



universität  
wien

# MASTERARBEIT/MASTER'S THESIS

Titel der Masterarbeit / Title of the Master's Thesis

„Bestäubungsbiologie ausgewählter *Anthurium* und  
*Spathiphyllum* Arten (Araceae) im südwestlichen  
Costa Rica“

verfasst von / submitted by

Norbert Elek, BSc

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of  
Master of Science (MSc)

Wien, 2020 / Vienna, 2020

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

UA 066 879

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

Masterstudium  
Naturschutz- und Biodiversitätsmanagement

Betreut von / Supervisor:

Prof. Dr. Jürg Schönenberger



## Danksagung

Ich möchte an dieser Stelle all jenen meine Danksagung widmen, die mich durch ihre fachliche sowie persönliche Unterstützung bei der Erstellung dieser wissenschaftlichen Arbeit tatkräftig motiviert haben. Ohne ihre Mithilfe wäre diese Masterarbeit nicht zustande gekommen.

Mein Dank gilt meinem Betreuer Prof. Jürg Schönenberger, der es mir ermöglicht hat, an diesem interessanten Thema zu arbeiten und mir somit einen Einblick in die Welt der strukturellen und funktionellen Botanik ermöglicht hat. Dies gilt auch für die freundliche, wertschätzende und zuvorkommende Art, die er mir immer entgegengebracht hatte.

Ein besonders großer Dank gilt meinem Mentor und Freund Florian Etl, für die wertvolle Unterstützung bei meiner Masterarbeit. Mit seiner Hilfsbereitschaft, seiner Geduld, dem Engagement und den kreativen Ideen unterstützte er mich durchgehend bei der Anfertigung meiner Arbeit.

Er stand mir mit seinen fachlichen Anregungen, wertvollen Tipps, seinem Rat sowie vielen konstruktiven Verbesserungsvorschlägen immer zur Seite. Dafür möchte ich mich herzlich bei ihm bedanken.

Des Weiteren möchte ich mich auch bei Paulo Milet-Pinheiro und Katharina Brandt für die sehr schöne Zeit und gute Zusammenarbeit in La Gamba bedanken sowie auch für ihre Unterstützung bei der statistischen Analyse meiner Daten. Beim Bestimmen der Prachtbienen haben mich Florian Etl, Paulo Milet-Pinheiro, Thomas Eltz und Andreas Berger unterstützt um Fehlbestimmungen zu vermeiden und bei schwierigen Fällen zu Helfen.

Zusätzlich möchte ich mich auch noch bei Hannah Böhmer bedanken, die mich während meines Studiums begleitet hat. Dies gilt auch für alle anderen Studenten, die mich ebenfalls bei der Datenaufnahme unterstützt, sowie unvergessliche Momente mit mir geteilt haben.

Abschließend möchte ich mich auch bei meinen großartigen Eltern bedanken. Ich bin ihnen tief verbunden und überaus dankbar, da sie mir mein Leben in Wien, mein Studium sowie den Aufenthalt in Costa Rica finanziell ermöglicht haben und mich in all meinen Entscheidungen unterstützt haben. Sie sind mir stets liebevoll und helfend zur Seite gestanden und haben somit einen wichtigen Beitrag zum Erfolg in meinem Studium beigetragen. Danke!



## Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung	1
2.	Material und Methoden	9
2.1	Forschungsstandorte	9
2.1.1	River Bed Trail	9
2.1.2	Ozelot Trail	9
2.1.3	Bird Trail	9
2.1.4	Stationsgarten	10
2.2	Untersuchte Pflanzenarten und Insektengruppen	11
2.2.1	<i>Spathiphyllum phryniifolium</i> Schott, 1857	12
2.2.2	<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> C. Koch, 1853	12
2.2.3	<i>Anthurium ochrantum</i> C. Koch, 1853	13
2.2.4	<i>Anthurium hacumense</i> Engler, 1898	13
2.2.5	<i>Anthurium hoffmannii</i> Schott, 1858	13
2.2.6	<i>Euglossini</i>	13
2.2.7	<i>Curculionidae</i>	13
2.3	Blühverlaufsdokumentation / Antheseverlauf	14
2.3.1	Antheseverlauf und tageszeitliche Muster der Duftfreisetzung der untersuchten Arten	14
2.4	Bestäubungsexperimente / Fortpflanzungssystem	17
2.4.1	Offene Bestäubungsexperimente	17
2.4.2	Test der Selbstbefruchtung durch manuellen Ausschluss von Bestäubern	17
2.4.3	Test einer Hybridisierung durch manuellen Kreuzung von <i>A. ochrantum</i> und <i>A. ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	18
2.5	Beobachtung der Blütenbesucher und Insektenpräparation	19
2.5.1	Häufigkeit und Identität der Blütenbesucher	19
2.6	Untersuchungen zur Kommunikation zwischen Blüten und Insekten	19
2.6.1	Ausschluss von visuellen Infloreszenzreizen	19
2.6.2	Biotests mit natürlichen Blütendufteluaten	22
2.6.2.1	Duftsammeln zur Herstellung eines natürlichen Blütendufteluats	22
2.6.2.2	Anlockungsversuche mit natürlichen Blütendufteluaten	23
2.6.3	Biotests mit synthetisch hergestellten Duftstoffen	25
2.6.3.1	Biotests mit mehreren synthetischen Duftstoffen zu unterschiedlichen Tageszeiten	25
2.6.3.2	Biotest mit synthetischem Ipsdienol	26
2.7	Bestäuber-Effizienz-Tests	26
2.7.1	Kontrollierte Insektenbesuche	26
2.7.1.1	Prachtbienen als Pollenvektor	26
2.7.1.2	Rüsselkäfer als Pollenvektor	27
2.7.2	Strukturelle Untersuchungen auf Vorhandensein von Pollen auf der Körperoberfläche der Blütenbesucher	28

2.8	Statistische Auswertung der Daten .....	28
3.	Ergebnisse .....	29
3.1	Blühverlaufsdokumentation / Antheseverlauf .....	29
3.1.1	Antheseverlauf und tageszeitliche Muster der Duftfreisetzung .....	29
3.1.1.1	<i>Anthurium ochrantum</i> variation <i>pluricostatum</i> .....	30
3.1.1.2	<i>Anthurium ochrantum</i> .....	31
3.1.1.3	<i>Anthurium hacumense</i> .....	32
3.1.1.4	<i>Spathiphyllum phrynifolium</i> .....	32
3.2	Bestäubungsexperimente / Fortpflanzungssystem .....	36
3.2.1	Offene Bestäubungsexperimente .....	36
3.2.2	Test der Selbstbefruchtung durch Ausschluss von Bestäubern .....	37
3.2.3	Test einer Hybridisierung durch manuelle Kreuzung von <i>A. ochrantum</i> und <i>A. ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> .....	38
3.3	Untersuchungen zur Kommunikation zwischen Blüten und Insekten .....	38
3.3.1	Ausschluss von visuellen Infloreszenzreizen .....	38
3.3.2	Biotest mit natürlichen Blütendufteluaten .....	41
3.3.2.1	Duftsammeln zur Herstellung eines natürlichen Blütendufteluats .....	41
3.3.3	Biotest mit synthetisch hergestellten Duftstoffen .....	42
3.3.3.1	Biotests mit mehreren synthetischen Duftstoffen zu unterschiedlichen Tageszeiten .....	42
3.3.3.2	Biotest mit synthetischem Ipsdienol .....	43
3.4	Bestäuber-Effizienz-Tests .....	44
3.4.1	Kontrollierte Insektenbesuche .....	44
3.4.1.1	Prachtbienen als Pollenvektor .....	44
3.4.1.2	Rüsselkäfer als Pollenvektor .....	45
3.4.2	Strukturelle Untersuchungen auf Vorhandensein von Pollen auf der Körperoberfläche der Blütenbesucher .....	46
4	Diskussion .....	56
4.1	Antheseverlauf und tageszeitliche Muster der Duftfreisetzung .....	56
4.2	Fortpflanzungssysteme .....	59
4.2.1	Interspezifische Kreuzung (Hybridisierung) .....	60
4.3.	Blütenbesucher und deren tageszeitliche Aktivitätsmuster .....	61
4.4	Visuelle vs. olfaktorische Infloreszenzsignale .....	65
4.5	Spezifität der Blütenbesucher für bestimmte Blütenduftstoffe .....	67
4.5	Bestäubungseffizienz der verschiedenen Blütenbesucher .....	68
Quellen	.....	71
Appendix	.....	77
Zusammenfassung	.....	98
Abstract	.....	100





# 1. Einleitung

Die Rolle von Bestäubern, wie z.B. Bienen, Schmetterlinge, Käfer, Mücken, Fliegen, Zweiflügler usw. ist von erheblicher Bedeutung bei der Erzeugung von Nahrungsmitteln für den Menschen, welche auf die Dienste dieser Insekten angewiesen sind um Früchte zu bilden (Dettner und Peters, 2010; Willmer, 2011). Auch für Nahrungsnetze sowie für die Funktionsfähigkeit von Ökosystemen sind Bestäuber von großer Wichtigkeit. Die zunehmende landwirtschaftliche Intensivierung zur Produktion von Feldfrüchten und Fleisch ist sowohl in den gemäßigten als auch in den tropischen Regionen ein großes Problem für den Erhalt der Biodiversität. Diese Entwicklung führte in den letzten Jahrzehnten zu einem generellen Rückgang der Biodiversität und somit zu einem Verlust vieler Arten (Hallmann et al., 2017; Seibold et al., 2019). Forschung und das damit gewonnene Wissen im Bereich der Bestäubungsbiologie ist daher essentiell um sinnvollen Naturschutz betreiben zu können (Hutter und Angres, 2018; Kohlmann et al., 2010; Müller-Motzfeld, 1997). Die Grundlagen einzelner Tier-Pflanzen Interaktionen sind vielfach noch unbekannt.

Die Erforschung der evolutionsbiologischen Fragestellungen zu den Reproduktionssystemen von Blütenpflanzen, insbesondere die daraus hervorgegangenen Interaktionen mit Tieren stehen im Mittelpunkt dieser Forschung (Armbruster und McCormick, 1990; Ayasse und Dötterl, 2014; Hentrich et al., 2010; Milet-Pinheiro und Gerlach, 2017; Montalvo und Ackerman, 1986; Sultana et al., 2006; Whitten et al., 1989). Trotz teilweise detaillierter Informationen zu einzelnen Pflanzenarten ist wenig bekannt über diese Vorgänge auf Gemeinschaftsebene. Die Pflanzen kommen nicht isoliert vor, sondern interagieren mit anderen Pflanzen und stehen in Konkurrenz um Ressourcen. Da Pflanzen von Tieren bestäubt werden, das betrifft ca. 90% aller Blütenpflanzen (Ollerton et al., 2011), stellen auch diese eine Ressource dar, um die gerungen wird. Im Laufe der Evolution haben sich verschiedene Anpassungen an gewissen Tiergruppen, v.a. gewisser Insektengruppen (Bienen, Käfer, Fliegen, Schmetterlinge etc.), herausgebildet, welche in Bestäubungssyndrome eingegliedert werden (Vogel, 1959, Endress, 1994). Dennoch teilen sich Pflanzen innerhalb eines Bestäubungssyndromes oft dieselben Tiere als Bestäuber.

Um die Bestäuber anzulocken und attraktiv für sie zu sein, setzen Blütenpflanzen Farben, Formen und Düfte ein und belohnen sie mit Nektar, Pollen und diversen anderen Dingen wie z.B. Harz, Futterkörperchen und sogar Duftstoffen, die von spezialisierten Bienen (Prachtbienenmännchen, Ölbienenmännchen) gesammelt werden (Eltz et al., 2005; Etl et al., 2017). Wie schon zahlreiche Untersuchungen gezeigt haben, sind die flüchtigen Riechstoffe ausschlaggebend bei der Bestäuberanlockung und es wird angenommen, dass die artspezifische florale Duftkomposition sowie die Duftemissionszeit eine entscheidende Rolle bei der Anlockung einer spezifischen Besucherfauna spielen (Ackerman, 1983; Ayasse und Dötterl, 2014; Dötterl und Vereecken, 2010; Schiestl und Dötterl, 2012; Vogel, 1966b).

Die vorliegende Arbeit untersucht die Bestäubungsökologie der Familie der Araceae im südwestlichen Costa Rica, in La Gamba. Die Pflanzenarten dieser Familie sind bekannt dafür, dass sie intensive Aromen freisetzen, die sich in ihrer Zusammensetzung spezifisch unterscheiden (Croat, 1980; Kuanprasert et al., 1998; Maia et al., 2019).

Die Araceae sind eine rein neotropische Pflanzenfamilie, mit derzeit 125 beschriebenen Gattungen und rund 3750 Arten (Boyce und Croat, 2016; International Aroid Society, 2020; Mayo et al., 1997). Für die vorliegende Arbeit wurden sympatrisch und syntrop blühende Arten aus den zwei Gattungen *Anthurium* und *Spathiphyllum* untersucht. Beide Gattungen weisen morphologische sowie ökologische Analogien auf (Cusimano et al., 2011; Henriquez et al., 2014; Mayo et al., 1997; Steiner, 2016). Obwohl seit einiger Zeit vermehrt Studien zur Bestäubungsökologie von Araceae unter Einbeziehung der Duftbiologie durchgeführt werden, liegen nur sehr wenige Daten zu sympatrisch blühenden Arten vor (Gibernau, 2011; Gottsberger et al., 2013; Hentrich et al., 2010; Maia et al., 2013). Dies trifft auch auf *Anthurium* und *Spathiphyllum* zu, wo es bisher nur eine Studie über zusammen blühende Arten gibt (Hentrich et al., 2010).

Die Gattung *Anthurium* weist eine breite Vielfalt an Bestäubern und Bestäubersyndromen auf. Neben Taufliegen (*Drosophilidae*) und Rüsselkäfern (*Curculionidae*), stellen auch Gallmücken (*Cecidiomyiidae*) sowie Prachtbienen (*Euglossini*) sehr wichtige Bestäuber- bzw. Besuchergruppen dar (Franz, 2007; Gibernau, 2011; Hentrich et al., 2010; Schwerdtfeger et al., 2002).

Einige Arten der Gattung *Anthurium*, wie zum Beispiel *Anthurium sanguineum*, werden sogar von Kolibris bestäubt (Kraemer und Schmitt, 1999). Allerdings wurden bei den meisten untersuchten Arten männliche Prachtbienen als die Hauptbestäuber identifiziert (Hentrich et al., 2010; Vogel, 1966b; Weber und Gerlach, 2018). Männliche Prachtbienen (*Euglossini*) sind bekannt dafür, dass sie flüchtige Duftstoffe von Blüten sowie von nicht floralen Quellen in ihrem Lebensraum sammeln (Eltz et al., 1999; Eltz et al., 2005; Hetherington-Rauth und Ramírez, 2016). Laut Eltz (2010), Hetherington-Rauth und Ramírez (2016) werden die Düfte im Rahmen der Partnerfindung und -werbung eingesetzt, um Paarungsbereitschaft zu signalisieren. Sie erfüllen eine wichtige Rolle bei der Bestäubung neotropischer Pflanzen. Etwa 10% der neotropischen Pflanzen werden von Ihnen bestäubt und wurden deshalb in das Bestäubungssyndrom der Parfümblumen eingegliedert (Eltz et al., 2005). Innerhalb neotropischer Orchideen haben sich ein großer Teil der Arten (ca. 1000 Arten) an die Bestäubung durch männliche Prachtbienen angepasst (Bembé, 2004; Ramírez et al., 2011). Innerhalb der Gattung *Anthurium* wurden interessanterweise an den, durch Prachtbienen bestäubten Arten, auch Rüsselkäfer als Bestäuber nachgewiesen (Franz, 2007).

Studien zur Bestäubungsbiologie von *Spathiphyllum* beobachteten Prachtbienen, Stachellose Bienen (*Meliponini*) und Furchenbienen (*Helictidae*) als Besucher, wobei nur Prachtbienen, und Stachellose Bienen als Bestäuber nachgewiesen wurden und *Helictidae* lediglich als Pollendiebe deklariert wurden (Hentrich et al., 2010; Montalvo und Ackerman, 1986). Hentrich et al., (2010) und Williams und Dressler (1976) zeigten, dass *Spathiphyllum humboldtii* von Prachtbienen bestäubt wird. Hierbei konnte bei sympatrisch und syntrop vorkommenden Arten gezeigt werden, dass die Bestäubung von artspezifischen männlichen Prachtbienen ausgeführt wird, was zu einer reproduktiven Isolation dieser Arten führt.

Die Spezifität der Bienen auf bestimmte *Anthurium*- und *Spathiphyllum*-Arten dürfte durch die unterschiedlichen Duftkomposition der Pflanzen bedingt sein (Hentrich et al., 2010). Wie schon Williams und Whitten (1983) beschrieben haben, basiert die bestäuberspezifische Anlockung vielleicht auch bei *Anthurium* auf einzelnen Duftkomponenten. Hierbei können die Düfte einer Pflanzenart die Männchen von nur einer *Euglossa*-Art oder auch von mehreren Arten anlocken (Williams und Whitten, 1983).

Innerhalb der Gattung *Catasetum* (Orchidaceae) haben Williams und Dodson (1972) herausgefunden, dass gleichzeitig vorkommende Arten dieser Gattung sich in ihrer Duftzusammensetzung unterscheiden. Des Weiteren konnten sie mit Hilfe von Field Bioassays beweisen, dass Duftkomponenten wie Cineol, Eugenol, Benzylacetat und Methylsalicylat, welche sich nebenbei bemerkt auch in den Pflanzenfamilien *Gesneriaceae*, *Solanaceae* und *Araceae* wiederfinden lassen, positiv stimulierend auf die Bestäuber wirken, wenn sie in reiner Form angeboten werden. Werden sie jedoch in Kombinationen präsentiert, wirken gewissen Substanzen auf manche Prachtbienen als Repellent. So stellt die unterschiedliche Duftproduktion bzw. -kombination die Hauptbarriere für die Hybridisierung zwischen interfertilen Arten dar (Hills et al., 1972). Ein ähnliches Experiment zu den Gattungen *Catasetum* und *Stanhopea* wurde von Moore (2009) mit den gleichen Ergebnissen durchgeführt. Hetherington-Rauth und Ramírez (2016) haben bei der Orchideengattung *Gongora*, bei welcher die Prachtbienen ebenfalls als Hauptbestäuber gelten, herausgefunden, dass die Duftmoleküle dieser Pflanzen artspezifisch sind und eng verwandte Taxa unterschiedliche chemische Profile aufweisen. Außerdem wurde auch gezeigt, dass *Gongora*-Duftchemotypen nahezu mit nicht überlappenden Bienengemeinschaften korrelieren (Hetherington-Rauth und Ramírez, 2016).

Die vorliegende Studie untersucht einen Teil der *Araceae*-Community in einem Tieflandregenwald in Costa Rica. Die Arbeit versteht sich als eine vergleichende Analyse der Bestäubungsbiologie von fünf sympatrisch blühenden *Araceae* Arten bzw. Unterarten, wobei vier davon der Gattung *Anthurium* (*Anthurium ochrantum* variation *pluricostatum*, *Anthurium ochrantum*, *Anthurium hacumense*, *Anthurium hoffmannii*) angehören und eine Art der Gattung *Spathiphyllum* (*Spathiphyllum phryniifolium*). Voruntersuchungen zu den genannten Arten am selben Standort (Etl. Unpubl. Daten; Steiner 2016 Diplomarbeit; Stubits 2019 Diplomarbeit) haben gezeigt, dass diese alle von Prachtbienen und Rüsselkäfern besucht werden, wobei vereinzelt noch andere Besucher wie Stachellose Bienen, Furchenbienen und Blattkäfer gesichtet wurden.

Es ist noch nicht geklärt, ob männliche Prachtbienen die einzigen Hauptbestäuber sind oder ob andere Blütenbesucher auch als wichtige Bestäuber fungieren. Weitgehend unbekannt sind auch die Mechanismen der reproduktiven Isolation dieser sympatrisch blühenden Pflanzenarten. Neben den unterschiedlichen Duftbouquets könnten wie

bereits erwähnt auch temporale Unterschiede in der Duftemission als eine Spezialisierung auf die Flugzeiten gewisser Prachtbienenarten fungieren. Solch ein Muster wurde von Armbruster (1990) bei *Dalechampia* (*Euphorbiaceae*) nachgewiesen.

Die aktuelle Studie untersucht den Antheseverlauf, das Fortpflanzungssystem, das Bestäuberspektrum der genannten Arten und die Anlockung sowie die Effizienz gewisser Blütenbesucher.

Folgende Forschungsfragen und Hypothesen wurden aufgestellt:

## **1. Antheseverlauf und tageszeitliche Muster der Duftfreisetzung**

### **A. In welche Phasen kann der Antheseverlauf unterteilt werden?**

Frühere Arbeiten von Hentrich et al., (2010), Steiner (2016) und Stubits (2019) haben an anderen und an teilweise den selben Arten von *Anthurium* und *Spathiphyllum*, die in dieser Studie untersucht werden, gezeigt, dass sich die Anthese in verschiedenen zeitlich sehr genau abgegrenzt Phasen unterteilen lassen. Unsere Hypothese ist, dass sich diese Phasen auch bei den noch nicht untersuchten Arten wiederfinden lassen und bei denselben Arten auch in unterschiedlichen Jahren gleich sind.

### **B. Wie lange dauern die einzelnen Phasen an?**

Hier wurde ein besonderes Augenmerk auf die folgenden bestäubungsrelevanten Entwicklungsstadien gelegt: die weibliche, die vormännliche und die männliche Phase. Unsere Hypothese ist, dass die einzelnen Phasen bei den verschiedenen Arten unterschiedlich lange dauern und dass der zeitliche Unterschied dieser Phasen bei allen untersuchten Arten ähnlich sein wird.

### **C. Wie unterscheiden sich die drei Entwicklungsstadien bei den genannten Arten in Bezug auf die Duftqualität, Duftquantität und Färbung des Spadix?**

Unsere Hypothese ist, dass sich die Duftqualität und Quantität, sowie die Färbung des Spadix interspezifisch unterscheiden.

**D.** Wann (Uhrzeit) werden die Bestäuber durch die vier Pflanzenarten angelockt?

Unsere Hypothese ist, dass alle vier Arten zu unterschiedlichen Uhrzeiten ihre Duftemission mit unterschiedlichen Stärken ausüben, damit keine Konkurrenz in Bezug auf die Bestäuber entsteht.

## **2. Fortpflanzungssysteme**

**A.** Ist Selbstbestäubung bei *Anthurium ochrantum* variation *pluricostatum*, *Anthurium ochrantum*, *Anthurium hacumense* und *Spathiphyllum phryniifolium* möglich, wenn ein vollständiger Ausschluss aller Bestäuber gegeben wäre?

Unsere Hypothese ist, dass Selbstbestäubung bei allen vier Arten nicht möglich ist, da sie proterogyn sind.

**B.** Ist eine interspezifische Kreuzung (Hybridisierung) zwischen *Anthurium ochrantum* variation *pluricostatum* und *Anthurium ochrantum* möglich?

Es wird angenommen, dass eine Hybridisierung zwischen den beiden Unterarten möglich ist, da es sich vermutlich um sehr nahe verwandte Unterarten handelt.

## **3. Blütenbesucher und tageszeitliche Aktivitätsmuster**

**Ist das Blütenbesucherspektrum der vier untersuchten Arten identisch?**

**A.** Welche Blütenbesucher sind spezifisch für die jeweilige Pflanzenart und gibt es Blütenbesucher, die sich die Arten teilen?

Basierend auf früheren Beobachtungen gehen wir davon aus, dass durch die charakteristischen Duftzusammensetzungen artspezifische Bestäuber angezogen werden.

**B.** Gibt es Unterschiede im tageszeitlichen Besuchsmuster der verschiedenen Prachtbienenarten? Gibt es eine zeitliche Einnischung der Prachtbienenarten in La Gamba?

Es wird angenommen, dass verschiedene Prachtbienenarten zu unterschiedlichen Tageszeiten aktiv sind, um die Konkurrenz mit anderen Arten zu vermeiden.

**C.** Welche Duftmoleküle locken welche Prachtbienen in La Gamba an?

Wir stellen die Hypothese auf, dass einzelne Duftkomponenten unterschiedliche Prachtbienen zu unterschiedlichen Tageszeiten vermehrt anlocken. Wir versuchen damit herauszufinden, ob es eine Anpassung der Duftemissionszeit der Pflanzen an die Aktivitätszeiten ihrer Bestäuber gibt.

#### **4. Visuelle vs. olfaktorische Infloreszenzsignale**

**A.** Ist der Duft bei den untersuchten Arten alleine für die Anlockung verantwortlich?

Unsere Hypothese ist, dass bei einem Ausschluss des visuellen Reizes, der Duft alleine trotzdem ausreichend für die Bestäuberanlockung ist.

**B.** Welche Bestäuber werden durch natürliche Duftstoffe angelockt?

Unsere Hypothese ist, dass mit dem hergestellten Eluaten nach einer unmittelbaren Duftgewinnung der Blüten, spezielle Bestäuber angelockt werden können, da die Eluate den Blumenduft imitieren.

**C.** Ist der Duftstoff ein entscheidender Faktor in der Spezialisierung auf bestimmte Bestäuberarten?

Ipsdienol, ein Hauptbestandteil von *Anthurium ochrantum* (Whitten et al., 1988), könnte bei der Anlockung bestimmter Prachtbienenarten eine wichtige Rolle spielen. Möglicherweise ist dieses Komponent ein Grund für die spezielle Besucherfauna von *A. ochrantum* (Steiner, 2016).

## 5. Bestäubereffizienz der verschiedenen Blütenbesucher

**A.** Tragen die Blütenbesucher Pollen an ihrem Körper und sind sie somit potenzielle Bestäuber?

Unsere Vermutung ist, dass Bienen, durch ihre dichte Behaarung eher eine Bestäubung ausüben können als Rüsselkäfer, da der Pollen besser haften bleibt, als auf der glatten Körperoberfläche der Rüsselkäfer.

**B.** Welche Rolle üben Prachtbienen und Rüsselkäfer bei der Gattung *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* aus? Sind sie in der Lage als Hauptbestäuber tätig zu sein?

Laut Franz (2007) sind nicht nur Prachtbienen, sondern auch kleinere Insekten wie Rüsselkäfer im Stande, die Bestäubung bei der Art *Anthurium ochrantum* durchzuführen. Für *A. ochrantum* var. *pluricostatum* wurde dies noch nicht gezeigt. Unsere Hypothese ist, dass Prachtbienen und Rüsselkäfer auch bei dieser Art als Bestäuber fungieren.



## **2. Material und Methoden**

### **2.1 Forschungsstandorte**

Im Zuge dieser Arbeit wurden Untersuchungen in der Golfo Dulce Region, im Südwesten Costa Ricas, nahe der Pazifikküste, in der Tropenstation La Gamba der Universität Wien (N 8°42.61', W 83°12.97') und im umliegenden Regenwald (Wanderwege River Bed Trail, Ozelot Trail und Bird Trail) durchgeführt. Diese Region verfügt über ein sehr breites Spektrum an unterschiedlichen Lebensräumen, von Tieflandregenwäldern bis hin zu niedermontanen Wäldern und der dazugehörigen azonalen Vegetation (Huber et al., 2008). Die Untersuchungen wurden während eines dreimonatigen Aufenthalts von Anfang Februar bis Anfang Mai 2019, also zur Zeit einer saisonalen Trockenperiode vorgenommen. Der durchschnittliche Jahresniederschlag liegt bei 5836 mm und aufgrund der klimatischen Bedingungen wachsen in der Umgebung der Tropenstation La Gamba primäre und sekundäre Tieflandregenwälder (Weissenhofer et al., 2008; Weissenhofer und Huber, 2008).

#### **2.1.1 River Bed Trail**

Der River Bed Trail ist ein kurzer Wanderrundweg durch einen 30-jährigen sekundären Tieflandregenwald (Stubits, 2019).

#### **2.1.2 Ozelot Trail**

Im Gegensatz zum River Bed Trail kann bei diesem Wanderweg die Vegetation als primärer Tieflandregenwald beschrieben werden (Stubits, 2019).

#### **2.1.3 Bird Trail**

Dieser Trail zieht sich als Rundweg durch eine aus der Nutzung genommene Kakaopflanzung.

## 2.1.4 Stationsgarten

Eine kultivierte Parklandschaft aus tropischen Nutzpflanzen sowie aus verschiedenen Arten des umliegenden Regenwaldes charakterisieren den Stationsgarten. Durch den kontrollierten Anbau resultieren viele sonnenexponierte, offene Flächen, als in den anderen Standorten. Von den Lichtverhältnissen ist der Standort mit einem forest-gap zu vergleichen.

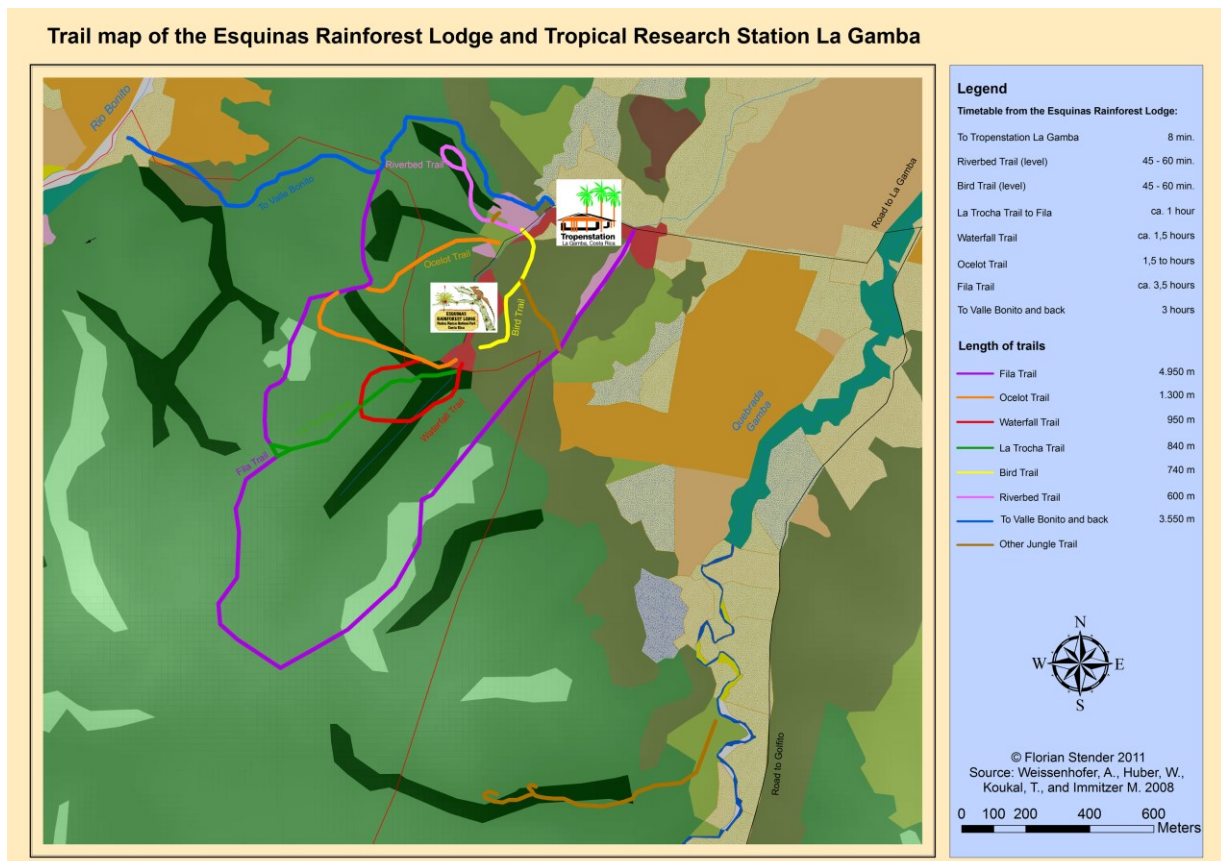


Abbildung 1: zeigt die Wanderwege in der Umgebung der Forschungsstation. Relevanten Routen werden in der Legende auf Länge und Gehminuten dargestellt.

Fotocredit: Das Bild wurde von der La Gamba Tropenstationswebseite runtergeladen.

## 2.2 Untersuchte Pflanzenarten und Insektengruppen

Die Pflanzenarten, welche für die bestäubungsbiologischen Experimente untersucht wurden, gehören zu den Gattungen *Anthurium* und *Spathiphyllum* innerhalb der Familie der Araceae (Aronstabgewächse). Bei der Gattung *Spathiphyllum* wurde nur eine Art *Spathiphyllum phryniifolium* untersucht, wohingegen bei der Gattung *Anthurium* vier verschiedene Arten *Anthurium ochrantum* var. (variation) *pluricostatum*, *Anthurium ochrantum*, *Anthurium hacumense* und *Anthurium hoffmanni* für die Versuche herangezogen wurden. Insgesamt wurden 76 Infloreszenzen auf 76 Individuen aus den fünf beschriebenen Pflanzenarten untersucht. Die Auswahl für das Experiment geeigneten Pflanzenindividuen erfolgte zufallsbedingt. Jeder Population der zuvor erwähnten fünf Arten wurde zunächst aufgesucht und die Individuen einzeln durch Etiketten mit Datum, Fundort, Gattung/Art, Findername und individuelle Nummer gekennzeichnet. Da zwei der untersuchten Arten, nämlich *Anthurium ochrantum* und *Anthurium hoffmannii* zum Teil nicht so häufig anzutreffen sind, wurden bei diesen Arten weniger Individuen als bei *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum*, *Spathiphyllum phryniifolium* und *Anthurium hacumense* für die Experimente herangezogen. Da die Blühperioden der fünf Arten untereinander und auch innerhalb der Arten variierten, waren periodische Kontrollen und ein wiederholtes Aufsuchen der Pflanzen notwendig. Eine zusammenfassende Übersicht der genauen Anzahl der für diese Arbeit untersuchten Arten kann der Tabelle 1 entnommen werden. Diese Arten werden nun in den folgenden Abschnitten näher charakterisiert. Eine detaillierte Beschreibung der genannten Arten findet man in der Diplomarbeit „Bestäubungsbiologie von *Anthurium* und *Spathiphyllum* (Araceae) im Südwesten Costa Ricas“ von Steiner aus dem Jahr 2016 oder auf der Webseite <http://www.aroid.org>.

Tabelle 1: Die untersuchten Pflanzenarten und die Anzahl der manipulierten (n=39) und unmanipulierten (n=37) Individuen/Infloreszenzen.

Untersuchte Araceae-Arten					
	<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	<i>Anthurium ochrantum</i>	<i>Anthurium hacumense</i>	<i>Anthurium hoffmannii</i>	<i>Spathiphyllum phryniifolium</i>
Anzahl Individuen (je eine Infloreszenz) (n)	40	5	14	1	16
Verpackte Infloreszenzen (n)	20	4	7	0	8
Offene Blütenstände (n)	20	1	7	1	8

### 2.2.1 *Spathiphyllum phryniifolium* Schott, 1857

*Spathiphyllum phryniifolium* ist eine ausdauernde, krautige Pflanze die nur im tropischen Tieflandregenwald anzutreffen ist (Mayo et al., 1997). Sie kann 130 cm groß werden und die Laubblätter weisen eine lanzettlich bis längliche elliptische Form auf (Schott., 1857). Der Blattstielquerschnitt ist kreisrund und der Spadix zeigt eine cremige bis weiße Färbung, welcher von der deutlich längeren grünen Spatha umgeben wird (Hammel et al., 2004).

### 2.2.2 *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* C. Koch, 1853

*Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* ist eine terrestrische, ca. 100 cm große, ausdauernde krautige Pflanze der Gattung *Anthurium*. Der Blattstielquerschnitt weist bei dieser Art eine mehrkantige, leistung gerippte Form auf. Die Blätter der Pflanze sind herzförmig und der Spadix schimmert in einem gelb-orangen Ton (Hammel et al., 2004; Steiner, 2016). Nach den Beobachtungen von Croat und Baker (1979) (<http://www.aroid.org>) erscheint der Spadix hingegen blass rötlich-lila und an der Spitze eher gelblich-grün. Diese Art wird in der aktuellen Literatur als Synonym für *A. ochrantum* verwendet (Hammel et al., 2004).

### **2.2.3 *Anthurium ochrantum* C. Koch, 1853**

Diese *Anthurium* Art weist ein ähnliches Erscheinungsbild zu *A. ochrantum* var. *pluricostatum* auf. Der Spadix ist gelb-orange und die Blätter ebenfalls herzförmig (Hammel et al., 2004; Steiner, 2016).

### **2.2.4 *Anthurium hacumense* Engler, 1898**

Im Gegensatz zu den vorher erwähnten Arten wächst *A. hacumense* epiphytisch. Die Art ist eine in den Neotropen heimische Pflanze, welche auch in Tieflandregenwäldern aufzufinden ist. Sie unterscheidet sich von anderen Arten der selben Gattung durch ihren ungewöhnlich langen Blütenstandstiel und durch die lila-violette Färbung des Spadix (Engler, 1898). Die Blätter sind elliptisch-oval, der Blattstielquerschnitt kreisrund und die reifen Früchte sind rot (Engler, 1898; Hammel et al., 2004).

### **2.2.5 *Anthurium hoffmannii* Schott, 1858**

Ebenso wie *A. hacumense* wächst *Anthurium hoffmannii* epiphytisch. Wie *A. ochrantum* und *A. hacumense*, hat *A. hoffmannii* sowohl einen kreisrunden Blattstielquerschnitt, als auch die „typischen“ herzförmigen Blätter von *A. ochrantum* var. *pluricostatum* und *A. ochrantum* (Hammel et al., 2004). Der Spadix hingegen ist cremig-weiß, wodurch diese Art im Feld eindeutig von den vorher genannten Arten differenzierbar ist.

### **2.2.6 *Euglossini***

Für die Versuche wurden vier der fünf Gattungen von Prachtbienen untersucht, nämlich *Eufriesea*, *Euglossa*, *Eulaema* und *Exaraete*. Insgesamt wurden 28 Arten; *Eufriesea* (2), *Euglossa* (20), *Eulaema* (4) und *Exaraete* (2) identifiziert.

### **2.2.7 *Curculionidae***

Bei den Rüsselkäfern wurden insgesamt zehn Exemplare der Gattung *Cyclanthura* für die Versuche verwendet. Diese pantropisch verbreitete Gattung umfasst derzeit 15 Arten und die Arten sind 1,8 – 3,5 mm groß und rotbraun in ihrem Erscheinungsbild (Franz, 2003; Franz, 2007).

## 2.3 Blühverlaufsdokumentation / Antheseverlauf

### 2.3.1 Antheseverlauf und tageszeitliche Muster der Duftfreisetzung der untersuchten Arten

In diesem Versuchsteil wurden 39 Infloreszenzen mit einem Kunststoffgitter eingepackt (20 *Anthurium ochrantum* variation *pluricostatum*, 4 *Anthurium ochrantum*, 7 *Anthurium hacumense* und 8 *Spathiphyllum phryniifolium*, siehe Tabelle 1). Das Einpacken wurde während der Infloreszenzbildungsphase vorgenommen und zusätzlich wurde auch ein feinmaschiges Stoffsäckchen übergestülpt (Abb. 2). Die Stoffsäckchen ließen sich von unten verschließen, sodass auch sehr kleine Insekten als Besucher komplett ausgeschlossen und damit eine Fremdbestäubung verhindert werden konnte. Diese Barriere blieb während des gesamten Zeitraums des Experiments aufrecht und wurde nur für eine kurze tägliche Kontrolle des Blütenstandes geöffnet. Dabei wurde die Dauer der einzelnen Blühphase und der Duftproduktionsintensität durch Riechen mit der Nase und durch visuelle Betrachtung dokumentiert. Bei allen Arten, außer bei *A. hoffmannii*, wurde auch verglichen, ob die Duftproduktion vom Spadix oder von der Spatha ausgeht. Dafür wurde täglich in kontinuierlichen Abständen von 30 Minuten (von 05:30 bis 16:00), an den Infloreszenzen gerochen. Dies geschah beginnend von der prä-anthetischen Phase, also bevor die Pflanze Düfte produziert, bis zum Ende der männlichen Phase und somit auch dem Enden der Duftproduktion. Notiert wurden unter anderem die bestäubungsrelevanten Phasen, in denen die rezeptiven Narben und die Pollenkörner vorhanden waren. Es wurde ebenfalls darauf geachtet, dass das Gitter den Blütenstand nicht berührt. Die unterschiedenen Infloreszenzphasen und die Merkmale dieser Phasen werden in der untenstehenden Tabelle 2 noch einmal zusammengefasst.

Der Übergang zwischen der Phase „Infloreszenzbildung“, bei der die Spatha noch den Spadix umschließt, und der „prä-anthetischen Phase“, bei der der Spadix schon teilweise frei liegt, die Narben jedoch noch nicht entwickelt sind, ist aufgrund von Überlappungen nicht immer eindeutig erkennbar. Eine Ausnahme stellt *Spathiphyllum phryniifolium* dar, wo dies ohne Schwierigkeiten erkannt werden kann, da sich die Spatha bereits sehr früh innerhalb der Anthese vom Spadix löst. Bei zwei *Anthurium hacumense* Individuen mit je einem Blütenstand konnten keine detaillierten Daten

aufgezeichnet werden, da sie in der prä-anthetischen Phase abgefressen wurden. Deshalb wurden sie in die statistische Auswertung nicht miteinbezogen. Des Weiteren wurde eine *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* sowie zwei *Spathiphyllum phryniifolium* Infloreszenzen wegen des verspäteten Verhüllens des jeweiligen Blütenstandes nicht für dieses Experiment als relevant betrachtet. Die Infloreszenzen blieben jedoch trotzdem während der gesamten Versuchsdauer verpackt.

Mit den eingepackten Exemplaren wurden weiterführende Versuche durchgeführt, die weiter unten (2.4.2 und 2.4.3 Seite 17/18, 2.6.1 Seite 19, 2.6.2.1 Seite 22 und 2.7 Seite 26) detailliert beschrieben werden. Es wurde eine identische Gliederung der Infloreszenzphasen verwendet wie in den Diplomarbeiten von Steiner (2016) und Stubits (2019) sowie in Hentrich et al. (2010). Versuchsstandorte für die untersuchten Individuen werden in Tabelle 3 dargestellt.

Tabelle 2: Antheseverlauf der untersuchten Arten

Blühphase	Ereignisse	Duftproduktion
Infloreszenzbildung	Geschlossene Spatha	Keine Duftproduktion Keine Insektenanlockung
Prä-anthetische Phase	Geöffnete Spatha, weder Antheren noch feuchte Narben erkennbar, grüner Spadix	Keine Duftproduktion Keine Insektenanlockung
Weibliche Phase	Geöffnete Spatha, rezeptive feuchte Narben, keine Antheren, Grün/schwach gelber Spadix	Beginn der Duftfreisetzung, Duftstärke von schwach bis stark Insektenanlockung
Vormännliche Phase	Geöffnete Spatha, keine Antheren, verblühte Narben (nicht rezeptiv), gelber Spadix	Schwacher Duft, Insekten Anlockung
Männliche Phase	Geöffnete Spatha, Antheren mit Pollen, verblühte Narben, gelb/orange Spadix	starker Duft, Insektenanlockung
Post-anthetische Phase	Geöffnete Spatha, verblühte Narben und Antheren, Farbwechsel des Spadix auf Grün	Ende der Duftfreisetzung, sehr schwacher bzw. kaum Duft, evtl. Insektenanlockung
Fruchtphase	Geöffnete Spatha, farbige, saftige Beeren, Verdickung des Spadix	Keine Duftproduktion Keine Insektenanlockung
Verwelken	Blütenstand verwelkt (bei nicht Bestäubung) und stirbt ab	Keine Duftproduktion Keine Insektenanlockung

Tabelle 3: Versuchsstandort sowie Anzahl der Individuen und Blütenstände zu den untersuchten Organismen

Art	Anzahl Individuen (je eine Infloreszenz)	Standort
<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	20	River Bed Trail und Forschungsstationsgarten
<i>Anthurium ochrantum</i>	4	River Bed Trail
<i>Anthurium hoffmannii</i>	1	Forschungsstationsgarten
<i>Anthurium hacumense</i>	7	Forschungsstationsgarten
<i>Spathiphyllum phryniifolium</i>	8	Forschungsstationsgarten



Abbildung 2: Infloreszenzen von *Spathiphyllum phryniifolium* mit geöffneter Spatha unter einem Kunststoffgitter und Stoffsäckchen verpackt.



## 2.4 Bestäubungsexperimente / Fortpflanzungssystem

### 2.4.1 Offene Bestäubungsexperimente

Insgesamt wurden 37 Blütenstände als Kontrollgruppe für die freie Bestäubung offen, sprich ohne Verdeckung gelassen. Um herauszufinden, ob eine Bestäubung stattgefunden hat, wurden die Blütenstände regelmäßig auf Entwicklung und Fruchtansatz kontrolliert. Die Anzahl der in diesem Experiment untersuchten Individuen (je ein Blütenstand pro Individuum) und die Versuchsstandorte sind in Tabelle 4 dargestellt.

Tabelle 4: Versuchsstandort sowie Anzahl der Individuen und Blütenstände der Kontrollgruppe

Art	Anzahl Individuen (je eine Infloreszenz)	Standort
<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	20	River Bed Trail und Forschungsstationsgarten
<i>Anthurium ochrantum</i>	1	River Bed Trail
<i>Anthurium hoffmannii</i>	1	Forschungsstationsgarten
<i>Anthurium hacumense</i>	7	Forschungsstationsgarten
<i>Spathiphyllum phrynifolium</i>	8	Forschungsstationsgarten

### 2.4.2 Test der Selbstbefruchtung durch manuellen Ausschluss von Bestäubern

In diesem Versuch wurden 39 Infloreszenzen in den bereits beschriebenen Gitter-Stoffsäckchen verpackt (20 *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum*, 4 *Anthurium ochrantum*, 7 *Anthurium hacumense* und 8 *Spathiphyllum phrynifolium*, siehe Tabelle 1). Dabei wurde dieselbe Vorgehensweise angewandt wie vorher im Abschnitt des Antheseverlaufs und tageszeitliche Muster der Duftfreisetzung. Im Verlauf des Versuchs wurde die Vorrichtung des Gitter-Stoffsäckchens für eine tägliche Kontrolle kurz entfernt, um die Infloreszenzen und ihre Anthese phase dokumentieren zu können.

Zwei Individuen wurden aus dem Versuch bei *A. hacumense* ausgeschlossen, da sie während der prä-anthetischen Phase beschädigt wurden und sich nicht mehr entwickeln konnten.

### 2.4.3 Test einer Hybridisierung durch manuellen Kreuzung von *A. ochrantum* und *A. ochrantum* var. *pluricostatum*

Um herauszufinden, ob interspezifische Kreuzungen (Hybridisierung) zwischen den Arten *Anthurium ochrantum* und *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* möglich sind, wurde eine Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* manuell bestäubt. Dafür wurden Pollen einer männlichen *Anthurium ochrantum* mit einem Schaumstofftupfer abgenommen und unmittelbar danach auf die rezeptiven Narben eines in der weiblichen Phase befindlichen Blütenstand von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* übertragen. Damit die Pflanze nicht im Vorfeld bestäubt werden konnte wurde die Infloreszenz bereits in der prä-anthetischen Phase eingepackt. Anschließend wurde der Antheseverlauf täglich dokumentiert.

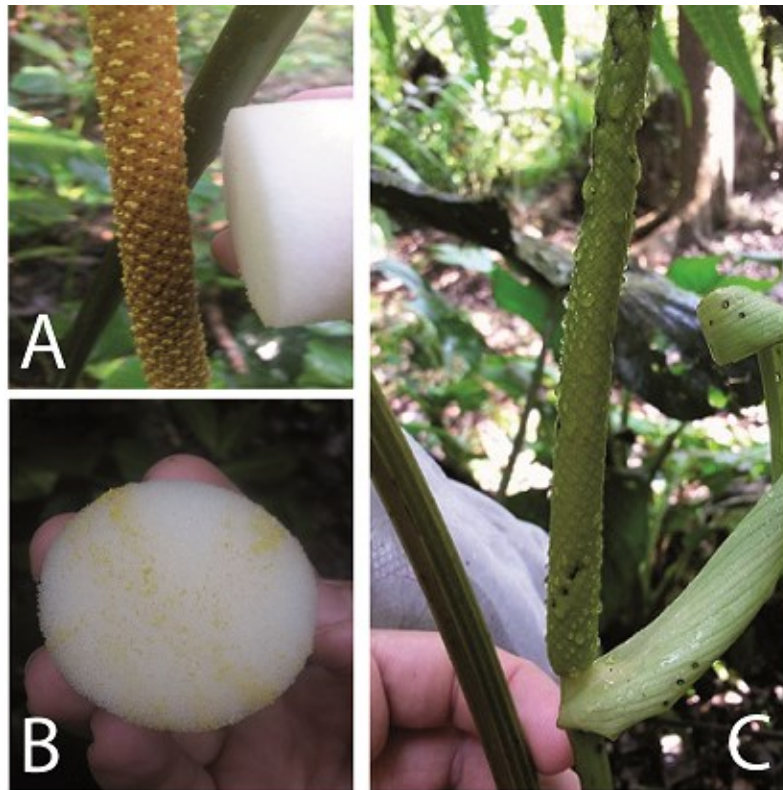


Abbildung 3: Darstellung der manuellen Pollenübertragung: A. Pollenabnahme von einer sich in der männlichen Phase befindlichen Infloreszenz von *Anthurium ochrantum*, B. Pollen auf einem Schaumstofftupfer, C *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* mit rezeptiven Narben (siehe Narbentropfen; größere Tropfen an der Spitze sind Regentropfen).

## **2.5 Beobachtung der Blütenbesucher und Insektenpräparation**

### **2.5.1 Häufigkeit und Identität der Blütenbesucher**

Die Bestäuber wurden mittels Kescher gefangen, in Röhrchen überführt und getötet. Kleine Insekten wurden mit Essigether betäubt und in 96%-igen Alkohol überführt. Anschließend wurden sie eingefroren und mit zwei unterschiedlichen Nadelstärken, 0 bzw. 1, gepinnt. Alle Insekten, die im Zuge dieser Experimente gefangen wurden, wurden mit Etiketten versehen. Dabei wurden folgende Informationen der Funddaten angegeben: Fangort, Fanguhrzeit, Datum, Land und Name des Sammlers. Ein weiteres Etikett gibt Auskunft über die Daten der Gattung, Artnamen und dem Namen des Bestimmers.

## **2.6 Untersuchungen zur Kommunikation zwischen Blüten und Insekten**

### **2.6.1 Ausschluss von visuellen Infloreszenzreizen**

Um zu testen, ob die olfaktorischen Reize der Infloreszenz alleine ausreichen, um Bestäuber anzulocken, wurden dreistündige Beobachtungen über die verpackten Blütenstände von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* (n = 4), *Anthurium ochrantum* (n = 3) und *Spathiphyllum phrynifolium* (n = 1) aus ca. 2 m Entfernung durchgeführt. Das Verhalten der sich nähernden Insekten wurde dabei dokumentiert. Nach jeder Landung auf den eingepackten Blütenstand wurden die Besucher dann mit einem Kescher gefangen.

Mit 10 der 20 eingepackten *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* Blütenstände wurden folgende zusätzliche Experimente durchgeführt:

- Interspezifische Kreuzungsversuche durch händische Pollenübertragung (eine Infloreszenz)
- Bestäubungsversuche mit Rüsselkäfern und Prachtbienen und ein Hybridisierungsversuch (fünf Infloreszenzen)
- Ausschluss von visuellen Infloreszenzreizen (vier Infloreszenzen)

-Die restlichen 10 Pflanzen blieben eingepackt und unbehandelt.

Für das visuelle Ausschlussexperiment wurden bei vier der 10 Exemplare von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* durchgehend Beobachtungen auf Blütenbesucher durchgeführt. Die Beobachtungszeiten bei zwei Individuen fanden immer zu gleichen Uhrzeiten von 09:00 – 12:00 Uhr statt und zwar sowohl während der weiblichen, der vormännlichen als auch während der männlichen Entwicklungsphase. Eine weitere Beobachtung fand von 05:30 – 08:30 Uhr, ebenfalls über die drei Entwicklungsphasen, statt. Bei dem vierten Beobachtungsexemplar wurde nur die männliche Phase, zu unterschiedlichen Uhrzeiten untersucht. Die Uhrzeiten waren 05:30 – 08:30, 09:00 – 12:00 und 13:30 – 15:30. Alle gefangenen Blütenbesucher wurden präpariert und auf Artniveau anhand von Bestimmungsliteratur (Roubik und Hanson, 2004) bestimmt.

Bei *Anthurium ochrantum* wurden drei Individuen eingepackt. Davon wurden zwei Pflanzen kontinuierlich von Beginn der weiblichen, über die vormännliche bis hin zum Ende der männlichen Phase auf Blütenbesucher beobachtet. Bei dem einen Individuum fanden die Beobachtungen von 05:30 – 08:30 Uhr und bei dem anderen von 09:00 – 12:00 Uhr statt. Bei dem dritten Exemplar fand die Beobachtung nur in der männlichen Phase von 05:30 – 08:30, 09:00 – 12:00 und 13:30 – 15:30 statt. Der River Bed Trail diente als Untersuchungsort.

Es wurden sieben Infloreszenzen von sieben Individuen von *Anthurium hacumense* eingepackt und untersucht. Hierbei wurden keine Beobachtungen auf potenzielle Bestäuber gemacht, sondern es wurde der Antheseverlauf, Riechintensität, Kontrolle auf Fruchtansatz bzw. das Absterben des Blütenstandes dokumentiert. Das Aufsuchen und Kontrollieren der Blütenstände fand täglich am Vormittag im Garten der Forschungsstation statt.

Acht *Spathiphyllum phrynifolium* Individuen mit je einer Infloreszenz wurden untersucht. Nur eine Infloreszenz wurde von 13:00 – 16:00 Uhr auf Bestäuber beobachtet, bei den restlichen wurde ausschließlich der Antheseverlauf mitverfolgt. Ort der Untersuchungen war der Forschungsstationsgarten.

Die Zeitintervalle wurden aufgrund früherer Beobachtungen von Florian Etl ausgewählt, da sie gezeigt haben, dass die Duftproduktion der Pflanze und die Insektenanlockung zu diesen Uhrzeiten am besten ist.

Tabelle.5: Die Anzahl der Blütenstände der untersuchten Araceae-Arten, bei denen ein Ausschluss der visuellen Infloreszenzreize durchgeführt wurde.

Untersuchte Araceae-Arten					
	<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	<i>Anthurium ochrantum</i>	<i>Anthurium hacumense</i>	<i>Anthurium hoffmannii</i>	<i>Spathiphyllum phryniifolium</i>
Untersuchte Blütenstände (n)	4	3	0	0	1
Kontrolle (n)	4	3	0	0	1

Als Kontrolle für das Experiment, bei dem es zum Ausschluss der visuellen Infloreszenzreize gekommen ist, wurde ein zweites leeres Kunststoffgitter mit einem Stoffsäckchen auf einem Holzstab in ca.  $\leq 1$  m Entfernung auf der Höhe des besagten Blütenstandes aufgestellt. Damit sollte eine Imitation des eingepackten Blütenstandes erreicht werden.



Abbildung 4: Eingepackte Infloreszenzen und ein leeres Stoff-Gittersäckchen als Kontrolle.

A. *Anthurium ochrantum* (li) Kontrolle (re),

B. *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* (li) Kontrolle (re)

## 2.6.2 Biotests mit natürlichen Blütendufteluaten

### 2.6.2.1 Duftsammeln zur Herstellung eines natürlichen Blütendufteluats

Mittels eines Duftabsauggeräts wurde bei *Anthurium ochrantum*, *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum*, *Spathiphyllum phrynifolium* und *Anthurium hacumense* der Infloreszenzduft abgesaugt. Dafür wurden jeweils zwei verpackte Infloreszenzen pro Art, mit Ausnahme von *Anthurium ochrantum*, verwendet. Hierfür wurde kontinuierlich wiederholt jeweils 3h Duft an den gleichen Infloreszenzen gesammelt. Die Düfte wurden gesammelt bis die Pflanzen diese zur Verfügung stellten, also vom Beginn der weiblichen bis hin zum Ende der männlichen Phase. Dafür wurden Spadix und Spatha mit einem selbsthergestellten rechteckförmigen Polyethylen-Säckchen (Bratschlauch-Plastiktüte), welches an beiden Längskanten und an einer Querkante durch einen handelsüblichen Lötkolben verschlossen wurde, überstülpt. Am Blütenstängel, knapp unter dem Blütenstand, wurde diese dann zugeschnürt, sodass die Pflanzenaromen nicht entweichen konnten. Darauffolgend wurde ein kleines Loch auf Spadixhöhe in das Säckchen geschnitten und der Duft wurde mithilfe einer Membranpumpe mit etwa 200ml/min Saugstrom durch das Loch in ein mit Duftstoff bindenden Stoffen (Aktivkohle und Tenax) gefülltes Pasteurglasröhrchen gesaugt. Für alle vier Arten wurden unterschiedliche Pasteurglasröhrchen verwendet. Nach dem Abschluss des Absaugvorgangs wurden die Pflanzen wieder ausgepackt. Auf diese Weise konnten sich die Düfte im Röhrchen anreichern. Anschließend nach jeder Absaugung, mit Ausnahme zweier Proben, wurden diese mit 1 ml Hexan bzw. Aceton in kleine 1 ml verschließbare Fläschchen ausgewaschen. Bei den zwei Ausnahme Proben handelt es sich um eine 15 Stündiges *Anthurium ochrantum* und um eine neun Stündiges *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* Eluaten. Hier wurden erst nach fünf und drei hintereinander folgenden Tagen, jeweils nach drei Stündiges Absaugung, die Eluate hergestellt. Die Duftgewinnung erfolgte zu unterschiedlichen Uhrzeiten, je nachdem wann die einzelnen Arten am stärksten dufteten.

- *Anthurium ochrantum* von 05:30 – 08:30 Uhr
- *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* von 09:00 – 12:00 Uhr
- *Anthurium hacumense* von 09:00 – 12:00 Uhr
- *Spathiphyllum phrynifolium* von 07:00 – 10:00 Uhr

### **2.6.2.2 Anlockungsversuche mit natürlichen Blütendufteluaten**

Mit den zuvor gewonnenen Eluaten aus den vier Pflanzenarten wurden insgesamt 29 Anlockversuche im Feld durchgeführt. Die Durchführung der Biotests fand zu den gleichen Uhrzeiten wie die Duftgewinnung statt. Die ersten 18 Anlockungen fanden im River Bed Trail statt, wohingegen die restlichen 11 Feldversuche im Bird Trail stattgefunden haben. Um die Insekten anzulocken wurde bei den ersten 18 Tests Duftfallen verwendet. Die Duftfallen wurden aus Filterpapier hergestellt und an Schnüren aufgehängt. Diese Fallen wurden in einer Höhe von ca. 1,70 m an Baumästen befestigt und die Probenmenge von 1 ml wurde durch einmaliges Pipettieren aufgetragen. Da sich diese Anlockmethode als erfolglos erwies, wurden die Methode und der Standort geändert. Nun wurde die Anlockungsmenge auf 3 ml, bestehend aus drei Einzeleluaten, erhöht. Die Fangmethode bestand aus einem am Boden platzierten Glas-Erlenmeyerkolben, mit einem kegelförmig zusammengefalteten weißen DIN-A4-Blatt als „Papiertrichter“ im Innern, welches durch einen Klebebandstreifen zusammen geklebt wurde. Der Anlockungsstandort wurde auf den Bird Trail verlagert. Für jede Art der elf Eluaten wurden jeweils zwei Durchgänge mit 3 ml, durch dreimaliges Pipettieren in dem Papierstanitzel, aufgetragen. Die übrigen drei Proben, nämlich die neun- bzw. 15-stündigen Proben und eine 1 ml Eluate wurden einzeln durch einmaliges Pipettieren getestet. Die beiden Anlockungsmethoden sind in der Abbildung 5 dargestellt. Eine Auflistung der verwendeten Probenmenge und die Anlockhäufigkeit/Uhrzeit pro Art sind in der untenstehenden Tabelle 6 nochmals zusammengefasst.

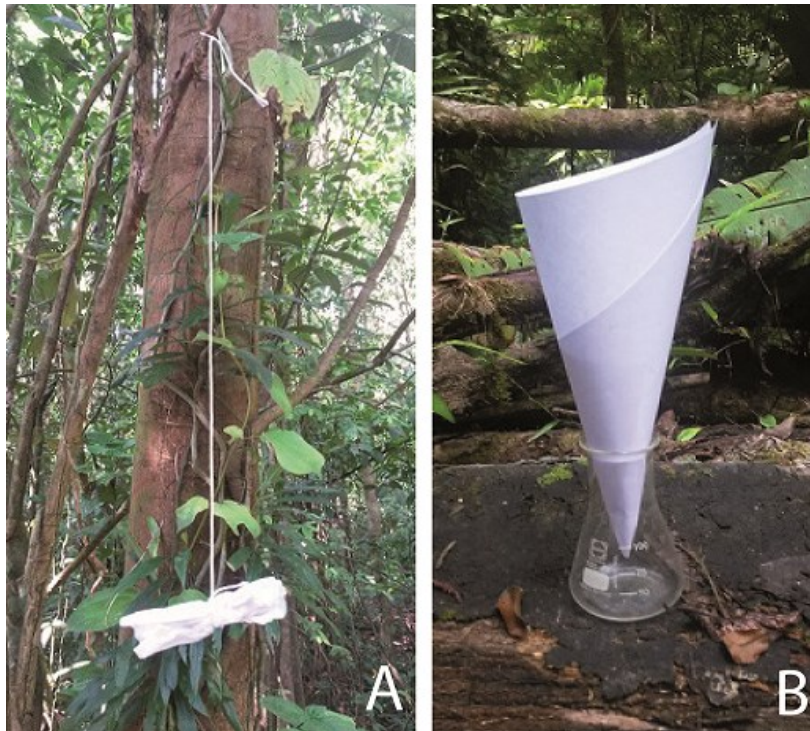


Abbildung 5: Darstellung der Anlockungsmethode, A Schurfalle, B, Papiertrichter im Erlenmeyerköben

Tabelle 6: Zeigt die Anlockhäufigkeit und Probenmenge der vier verwendeten Arten

	05:30 – 08:30	07:00 – 10:00	09:00 – 12:00	River Bed Trail Anlockhäufigkeit und Volumen (ml) Durch einmaliges pipettieren	Bird Trail Anlockhäufigkeit und Volumen (ml)		Gesamtzahl der Anlockung
					Durch dreimaliges pipettieren	Durch einmaliges pipettieren	
<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>			x	6x 1ml	2x 3ml	1x 1ml	9
<i>Anthurium ochrantum</i>	x			3x 1ml	2x 3ml	2x 1ml	7
<i>Anthurium hacumense</i>			x	2x 1ml	2x 3ml		4
<i>Spathiphyllum</i> <i>phryniifolium</i>		x		7x 1ml	2x 3ml		9



## **2.6.3 Biotests mit synthetisch hergestellten Duftstoffen**

### **2.6.3.1 Biotests mit mehreren synthetischen Duftstoffen zu unterschiedlichen Tageszeiten**

In einem zehntägigen Versuch wurde die tageszeitliche Aktivität von Prachtbienen mit sechs verschiedenen synthetisch hergestellten Pflanzenlockstoffen getestet. Sechs Duftstoffe wurden zur Anlockung der Bienen verwendet: Geraniol, Skatol, Benzylacetat, Eukalyptol, Eugenol und Methylsalicylat. Die Duftstoffe sind bekannt dafür, dass sie viele verschiedene Arten anlocken und eignen sich daher in einem beliebigen Gebiet der Neotropen die vorkommende Prachtbienenfauna zu erfassen (Ramírez et al., 2002).

Für das Experiment wurden vier Standorte in der Nähe der Forschungsstation La Gamba ausgewählt. Diese waren der Garten der Forschungsstation, der River Bed Trail, der Ozelot Trail und das Bachufer am Ende des Gartens der Forschungsstation. Es wurden insgesamt zwei Durchgänge pro Standort durchgeführt, mit Ausnahme des Stationsgartens und des River Bed Trails. An diesen Standorten wurde zusätzlich jeweils noch ein zusätzlicher Durchgang getestet. Bei dem Versuchsaufbau wurden sechs an Schnüren hängende Köderfallen aus Toilettenpapier, in einer Höhe von ca. 1,70 m und mit mindestens 5 m Abstand voneinander, an Baumästen aufgehängt und je 200 µl der sechs Proben durch einmaliges Auftragen durch eine Pipette aufgetragen. Innerhalb der Standorte wurden die Anlockfallen untereinander in zufälliger Reihenfolge aufgehängt. Der Versuch wurde in Abständen von zwei Stunden, beginnend um 05:30 bis 15:30 Uhr und mit je 30 Minuten Laufzeit, durchgeführt. Die angelockten Bienen wurden mit einem handelsüblichen Schmetterlingsnetz gefangen, lebend in Fangboxen überführt und auf Artniveau bestimmt. Dann wurden sie mit einem farbigen Stift, wie er in der Imkerei für die Markierung der Bienenköniginnen verwendet wird, am Rücken markiert und anschließend wieder freigelassen. Unbestimmbare Exemplare wurden in einem Gefäß mit ein paar Tropfen Ethylacetat überführt und durch Dämpfe abgetötet. Diese Bienen wurden daraufhin für eine genauere Bestimmung präpariert. Hierbei handelt es sich jedoch nur um eine sehr geringe Anzahl an Bienen.

### 2.6.3.2 Biotest mit synthetischem Ipsdienol

In diesem Versuchsteil wurde die synthetisch hergestellte Duftkomponente Ipsdienol getestet. Ipsdienol ist einer der Hauptkomponenten des Duftbouquets von *Anthurium ochrantum* (Whitten et al., 1988). Für das Experiment wurde der Garten der Forschungsstation ausgewählt. Um den Versuch zu testen wurde ein Köder aus Filterpapier in einer Höhe von ca. 1,70 m auf einen Baum aufgepinnt und insgesamt 200 µl aufgetragen. Anschließend wurde diese Attrappe beobachtet und etwaige davon angelockten Prachtbienen gefangen und im Labor auf ihre Artzugehörigkeit bestimmt. Dieser Versuch wurde einmal durchgeführt.



Abbildung 6: Filterpapierköder am Baum

## 2.7 Bestäuber-Effizienz-Tests

### 2.7.1 Kontrollierte Insektenbesuche

In diesem Experiment wurden die restlichen sechs der 10 Blütenstände aus dem Versuch 2.6.1 weiterbehandelt.

#### 2.7.1.1 Prachtbienen als Pollenvektor

Um festzustellen, ob die Prachtbienen als Hauptbestäuber für die Pflanze *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* fungieren können, wurde ein Blütenstand für diesen Versuch herangezogen. Die Infloreszenz wurde in der prä-anthetischen Phase mit einem Kunststoffgitter und Stoffsäckchen eingepackt. Darauffolgend wurde täglich der Antheseverlauf dieser Blüte kontrolliert und mit dem Eintritt in die weibliche Phase wurde mit den kontrollierten Insektenbesuchen gestartet. Die Beobachtung fand im Zeitraum der gesamten weiblichen Phase (sieben Tage) von 9:00 – 12:00 Uhr statt. Bevor wir die Beobachtung gestartet haben, wurden das Kunststoffgitter und die Stoffsäckchen entfernt.

Damit nur Prachtbienen die Bestäubung durchführen, wurden alle anderen potenziellen Bestäuber, wie z.B. stachellose Bienen, bei einer Annäherung an die Blüte durch Handbewegungen vertrieben oder sofort gefangen. Dadurch haben wir versucht zu vermeiden, dass diese die Infloreszenzen berühren konnten. Dies wurde ohne einen einzigen Fehler durchgeführt, da wir ansonsten den Versuch an dieser Infloreszenz hätten abbrechen müssen. Nach der Landung einer Prachtbiene auf der Blüte wurde versucht, diese zu fangen, um sie für eine spätere rasterelektronenmikroskopische Untersuchung in Wien zu verwenden und sie auf möglichen Pollen auf ihrem Körper zu untersuchen. Nach den dreistündigen Beobachtungen wurden die Pflanzen jedes Mal wieder eingepackt. Das Experiment fand im River Bed Trail statt.

### **2.7.1.2 Rüsselkäfer als Pollenvektor**

Um die Rolle der Rüsselkäfer bei der Bestäubung von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* festzustellen, wurden fünf Experimente mit fünf eingepackten *A. ochrantum* var. *pluricostatum* Blütenständen durchgeführt. Dafür wurde von vier in der männlichen Phase befindlichen Infloreszenzen von *A. ochrantum* var. *pluricostatum*, Rüsselkäfer eingesammelt und auf eine weibliche *A. ochrantum* var. *pluricostatum* Blüte, die gerade rezeptive Narben besaß, übertragen. Dasselbe wurde bei einer Infloreszenz von *A. ochrantum* durchgeführt. Die Käfer wurden mit einem Plastikbehälter eingesammelt und unmittelbar danach zu den anderen Infloreszenzen gebracht. Bei vier Blütenständen wurde jeweils immer nur ein Käfer von der männlichen Blüte im Kunststoffgitter und dem Stoffsäckchen platziert. Dafür mussten die Vorrichtungen abgebaut und die Rüsselkäfer aus dem Behälter ausgeschüttelt werden. Dies erfolgte unmittelbar nach dem Fangen des Insekts. Danach wurden die Blütenstände wieder vorsichtig eingepackt und verschlossen, sodass die Rüsselkäfer nicht rausfallen konnten.

Bei dem fünften Blütenstand wurde ein interspezifischer Hybridisierungsversuch durchgeführt. Zu diesem Zweck wurden auf der einzigen *Anthurium ochrantum* Kontrollpflanze sechs Rüsselkäfer gefunden und sofort auf eine weibliche *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* übertragen.

Der Transfervorgang ist genauso abgelaufen wie bei den vorherigen Experimenten. Die Aufenthaltsdauer der Insekten im Käfig betrug beim Übergang von *A. ochrantum* var. *pluricostatum* auf *A. ochrantum* var. *pluricostatum* zwei Tage und im Falle von *A. ochrantum* auf *A. ochrantum* var. *pluricostatum* vier Tage. Anschließend wurden die Rüsselkäfer für spätere Pollen Untersuchungen auf Leit-Tabs geklebt. Der Versuchsstandort war hierbei der River Bed Trail sowie der Garten der Forschungsstation.

### **2.7.2 Strukturelle Untersuchungen auf Vorhandensein von Pollen auf der Körperoberfläche der Blütenbesucher**

Um festzustellen, ob Prachtbienen und Rüsselkäfer als Bestäuber von *Anthurium ochrantum* und *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* in Frage kommen, wurden sie auf Pollenbesitz der untersuchten Pflanzenarten kontrolliert. Hierbei liefert das Rasterelektronenmikroskop (Stereomikroskop Leica-EZ4; digital 3D Mikroskop Leica-DVM6, Leica Microsystems AG, Heerbrugg, Schweiz; Rasterelektronenmikroskop JSM-6390, Joel, Peabody, USA) durch seine 100000-fache Vergrößerung wichtige Resultate. Es wurden insgesamt 23 Individuen (vier Rüsselkäfer aus dem Versuch 2.7.1.2, vier *Euglossa* aus dem Versuch 2.7.1.1, sechs *Eulaema bombiformis* und neun *Euglossa* aus dem Versuch 2.6.1.) für die rasterelektronenmikroskopischen und strukturellen Untersuchungen herangezogen. Damit die Oberflächen der Insekten elektrisch leitfähig sind, aber keine Störeffekte aufgrund der Aufladung vom Elektronenstrahl auftreten, wurden die Untersuchungsobjekte mit Gold (Gerät: SCD 050, BAL-TEC Maschinenbau AG, Pfäffikon, Schweiz) besputtert.

## **2.8 Statistische Auswertung der Daten**

Die statistischen Analysen, sowie die Graphen wurden mithilfe von Excel, R, sowie Primer 6 erstellt. Dabei wurden die Rohdaten verwendet. Um die signifikanten Unterschiede der tageszeitlichen Aktivitäten von *Euglossinen*-Bienengattungen zu testen, wurde eine zweifaktorielle PERMANOVA durchgeführt. Die Faktoren hierbei waren Zeit und Gattung. Die paarweisen Vergleiche ergaben die Resultate, die man in Abbildung 10 sehen kann.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Blühverlaufsdokumentation / Antheseverlauf

##### 3.1.1 Antheseverlauf und tageszeitliche Muster der Duftfreisetzung

Der Verlauf der Anthese wird für alle Arten im Vergleich in Tabelle 7 dargestellt, für jede Art separat (für alle über den gesamten Antheseverlauf eingepackten Infloreszenzen) in den Appendix Tabellen 18 - 25. Die Dauer, sowie der Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der verschiedenen Entwicklungsphasen der untersuchten Arten wird ebenfalls in Tabelle 7 im Vergleich gezeigt und für jede Infloreszenz separat in den Appendix Tabellen 18 - 25 dargestellt. Die Duftemissionsuhrzeiten für alle Arten im Vergleich werden darüber hinaus in einem separaten Balkendiagramm (Abb 7 und 8) dargestellt.

Tabelle 7: Vergleich der mittleren Dauer und Tageszeit der weiblichen, vormännlichen und männlichen Phase sowie die Mittelwerte der Duftemissionszeiten bei *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum*, *Anthurium ochrantum*, *Anthurium hacumense* und *Spathiphyllum phrynifolium*

	<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	<i>Anthurium ochrantum</i>	<i>Anthurium hacumense</i>	<i>Spathiphyllum phrynifolium</i>
n= Infloreszenzen	19	4	5	6
weibliche Infloreszenzphase ♀	6	6	8	7
vormännliche Infloreszenzphase	1	1	1	1
männliche Infloreszenzphase ♂	10	7	10	12
Duftemissionsbeginn ♀, ♂	06:00	05:30	07:30	06:00
Duftemissionshöhepunkt ♀, ♂	08:26 – 11:00	05:30 – 07:30	09:30 – 10:30	08:30 – 10:30
Duftemissionsende ♀, ♂	13:00	08:30	12:00	15:30

### 3.1.1.1 *Anthurium ochrantum* variation *pluricostatum*

Die Dauer der Anthesephasen sowie die Duftemissionszeiten der einzelnen eingepackten *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* Infloreszenzen (n = 20) wird in Appendix Tabellen 18 und 19 dargestellt und die daraus resultierenden Mittelwerte werden in der Tabelle 7, im Vergleich mit anderen Arten dargestellt. Die Antheseentwicklung bei diesen Exemplaren vollzieht sich über mehrere Wochen hinweg. Die Weibliche Infloreszenz-Phase der 20 Individuen dauerte im Mittel sechs (MW = 6, Min – Max = 4 – 7, n = 20) Tage lang. Die empfänglichen feuchten Narben waren während der gesamten 4 – 7 Tage feucht und sezernierten, glänzende Tröpfchen. Der Spadix ist während dieser Phase grünlich/gelblich gefärbt und emittiert jeden Morgen einen zitronenartigen Duft. Dieser, für die menschliche Nase wohlriechende Duft, war im Mittel um 08:30 (MW = 08:30, Min – Max = 08:30 – 08:30, n = 17 Individuen) am stärksten. Dies war auch die Tageszeit zur der Blütenbesucher dokumentiert werden konnten (siehe Punkt 3.3.1). Es beginnt sehr schwach um etwa 06:00 (MW = 06:00, Min – Max = 06:00 – 06:00, n = 20) und wird plötzlich sehr stark zwischen 08:00 – 08:30. Diese Stärke behält die Infloreszenz bis etwa 11:00 (MW = 11:00, Min – Max = 11:00 – 11:00, n = 20) und fällt sehr rasch ab bis man schließlich gegen 13:00 gar nichts mehr riecht (siehe Abb. 7, Grün). Eine leichte Schwankung konnte bei den Untersuchungsobjekten Nr. 3, 8 und 12 aufgezeichnet werden. Bei diesen schien die maximale Duftstärke schon um 08:00 (MW = 08:26, Min – Max = 08:00 – 08:30, n = 20) erreicht zu sein (siehe Abb. 7, Hellblau). Anschließend an die sechstägige weibliche Phase konnte man eine eintägige (bei allen Infloreszenzen gleich lang) vormännliche Phase beobachten. Diese zeichnete sich durch die bereits verblühten (eingetrockneten) Narben und durch die Bildung der ersten, jedoch noch sehr geringen Pollenmengen aus. Dabei öffneten sich nur vereinzelte Theken die schon leicht aus den Spadix herausragten. Der Zeitpunkt der stärksten Duftemission wurde in dieser eintägigen Phase zwar nicht bestimmt jedoch kann die Duftintensität bei allen Infloreszenzen als sehr schwach wahrgenommen werden, vergleichbar mit einer Infloreszenz die in der weiblichen Phase vor Beginn der stärksten Duftemission steht. Die danach eintretende, männliche Phase, war mit einem Mittelwert von 10 Tagen (MW = 10, Min – Max = 7 – 15 Tage, n = 20), die deutlich längste der verschiedenen Anthesephasen. Bei allen Individuen wurde der Spadix in der männlichen Phase Gelb/Organge. Die Duftintensität war, wie in der weiblichen Phase

auch, täglich um 08:30 (MW = 08:30, Min – Max = 08:30 – 08:30, n = 20 Individuen) am höchsten. Der Duftbeginn kann im Mittel ebenfalls um 06:00 (MW = 06:00, Min – Max = 06:00 – 06:00, n = 20) sowie das Ende der Duftproduktion um 13:00 (MW = 13:00, Min – Max = 13:00 – 13:00, n = 20) mit der weiblichen Phase gleichgesetzt werden (siehe Abb. 8, Grün). Generell wurde während der männlichen Phase, verglichen mit der weiblichen Phase, eine höhere Duftintensität wahrgenommen. In der Qualität des Duftes unterschieden sich beide Phasen nicht merkbar (menschliche Nase). Anflüge durch Blütenbesucher konnten auch in dieser Phase nur während der genannten „Duftintensitäts“ Zeiten dokumentiert werden (siehe Punkt 3.3.1).

### **3.1.1.2 *Anthurium ochrantum***

Bei *A. ochrantum* dauerte die weibliche Phase im Mittel sechs Tage (MW = 6, Min – Max = 6 – 6 Tage). Während diese Phase ist die Duftemission zwischen 05:30 – 07:30 Uhr am stärksten. Der Duftbeginn findet im Mittel um 05:30 statt, (MW = 05:30, Min – Max = 05:30 – 05:30, n = 4) und das Ende der täglichen Duftemission ist um 08:30 (MW = 08:30, Min – Max = 08:30 – 08:30, n = 4, siehe Abb. 7, Rot). Der Duft kann als zitrusartig beschrieben werden und ging eindeutig nur vom Spadix aus. Anflüge von Blütenbesuchern konnten in diesem Zeitraum dokumentiert werden. Der Spadix war während dieser Phase schwach gelb gefärbt. Eine eintägige vormännliche Phase, bei der keine feuchten Narben und nur vereinzelte Staubbeutel vorhanden waren, trennt auch bei dieser Art die weibliche von der männlichen Phase. Es konnte in dieser Phase nur eine schwache Duftemission wahrgenommen werden, jedoch konnten dennoch Anflüge durch Blütenbesucher dokumentiert werden. Die anschließende männliche Phase dauerte im Durchschnitt 7 Tage (MW = 7, Min – Max = 6 – 8 Tage, n = 4). Die Stärke der Duftemission und die subjektive Wahrnehmung des Duftbouquets (menschliche Nase), waren ident mit der weiblichen Phase dieser Art (siehe Abb. 8, Rot). Allerdings wechselte die Färbung der Spadix während dieser Phase von schwachem Gelb auf Orange. Die Dauer der Anthesephase der einzelnen eingepackten *Anthurium ochrantum* Infloreszenzen (n = 4) sowie die Duftemission während der verschiedenen Entwicklungsphasen wird in Appendix Tabellen 20 und 21 dargestellt.

### **3.1.1.3 *Anthurium hacumense***

Im Gegensatz zu den anderen untersuchten Arten war der Spadix nicht ganz gerade, sondern war am Ansatz leicht gebogen. Die Dauer der Anthese betrug bei *A. hacumense* über zwei Wochen. Die weibliche Phase dauerte im Mittel 8 Tage (MW = 8, Min – Max = 7 – 8, n = 5). Während dieser Phase war der Spadix hellviolett und die helleren Narben waren feucht und deutlich zu sehen. In dieser Phase wurde eine schwache, süßliche Duftemission wahrgenommen. Der Beginn der Duftemission wurde hierbei um 07:30 (MW = 07:30, Min – Max = 07:30 – 07:30, n = 5) registriert. Das Ende der Duftproduktion ist um 12:00 (MW = 12:00, Min – Max = 12:00 – 12:00, n = 5). Zwischen 09:30 – 10:30 wird die maximale Duftstärke erreicht (siehe Abb. 7, Dunkelblau). In der darauffolgenden vormännlichen Phase, welche bei allen Individuen nur einen Tag betrug, waren die Narben trocken und man konnte keinen Geruch wahrnehmen. Die Pollenproduktion war in dieser Phase noch nicht eingetreten. In den darauffolgenden männlichen Phasen, welche im Durchschnitt 10 Tage (MW = 10, Min – Max = 9 – 11, n = 5) andauerten, kamen täglich in der Früh neue Antheren an der Spadixoberfläche zum Vorschein und präsentierten den violetten Pollen. Der Wechsel auf eine dunklere braune Spadix-Färbung konnte im Übergang zur männlichen Phase ebenfalls beobachtet werden. Der Duftbeginn konnte auch während dieser Phase im Mittel um 07:30 (MW = 07:30, Min – Max = 07:30 – 07:30, n = 5), das Ende der Duftemission um 12:00 (MW = 12:00, Min – Max = 12:00 – 12:00, n = 5), sowie der Duftemissionshöhepunkt zwischen 09:30 – 10:30 wahrgenommen werden (siehe Abb. 8, Dunkelblau). Die Dauer sowie die Duftemission der Anthesephasen der einzelnen eingepackten *Anthurium hacumense* Infloreszenzen (n = 5) wird in Appendix Tabellen 22 und 23 dargestellt.

### **3.1.1.4 *Spathiphyllum phryniifolium***

Der Antheseverlauf von *Spathiphyllum phryniifolium* (n = 8 Infloreszenzen) dauerte ebenfalls über zwei Wochen. Die weibliche Infloreszenzphase zeichnete sich ebenfalls wie bei den anderen vorher beschriebenen Arten durch die feuchten Narben aus und dauerte im Durchschnitt 7 Tage (MW = 7, Min – Max = 6 – 7, n = 8). Der Spadix weist während diese Phase eine cremig-weiße Färbung auf und der Duftbeginn war im Mittel um 06:00 (MW = 06:00, Min – Max = 06:00 – 06:00, n = 8). Im Mittel hört die Duftproduktion um 15:30 (MW = 15:30, Min – Max = 15:30 – 15:30, n = 8) auf. Der



Duftintensitätshöhepunkt wird zwischen 08:30 – 10:30 Uhr erreicht (siehe Abb. 7, Gelb). Der Duft kann als waschmittelartig beschreiben werden. Auf die weibliche Phase folgte eine kurze, eintägige vormännliche Phase. In dieser Phase waren die Narben bräunlich und trocken und es waren noch keine Staubbeutel zu sehen. Eine Duftemission konnte während dieser Phase nicht wahrgenommen werden. Am darauffolgenden Tag begann die männliche Phase, welche im Durchschnitt 12 Tage (MW = 12, Min – Max = 10 – 13, n = 8) dauerte. Es traten während der gesamten männlichen Phase jede Nacht neue Antheren zwischen den Tepalen zum Vorschein, die sich schließlich in der Früh öffneten und weiße Pollenkörner freilegten. Der Pollen blieb zum Großteil in den Antheren kleben und rieselte nur nach und nach den Spadix herab. Der Duftbeginn war in dieser Phase im Mittel um 06:00 (MW = 06:00, Min – Max = 06:00 – 06:00, n = 8). Das Ende der Duftproduktion kann auf 15:30 (MW = 15:30, Min –Max = 15:30 – 15:30, n = 8) verzeichnet werden. Der Duftstärke-peak ist im Mittel zwischen 08:30 – 10:30 (MW = 08:30, Min – Max = 08:30 – 08:30, n = 8, siehe Abb. 8, Gelb). Die Dauer der Anthesephasen der einzelnen eingepackten Infloreszenzen (n = 8) sowie die Duftemission während der verschiedenen Entwicklungsphasen wird in Appendix Tabellen 24 und 25 dargestellt.

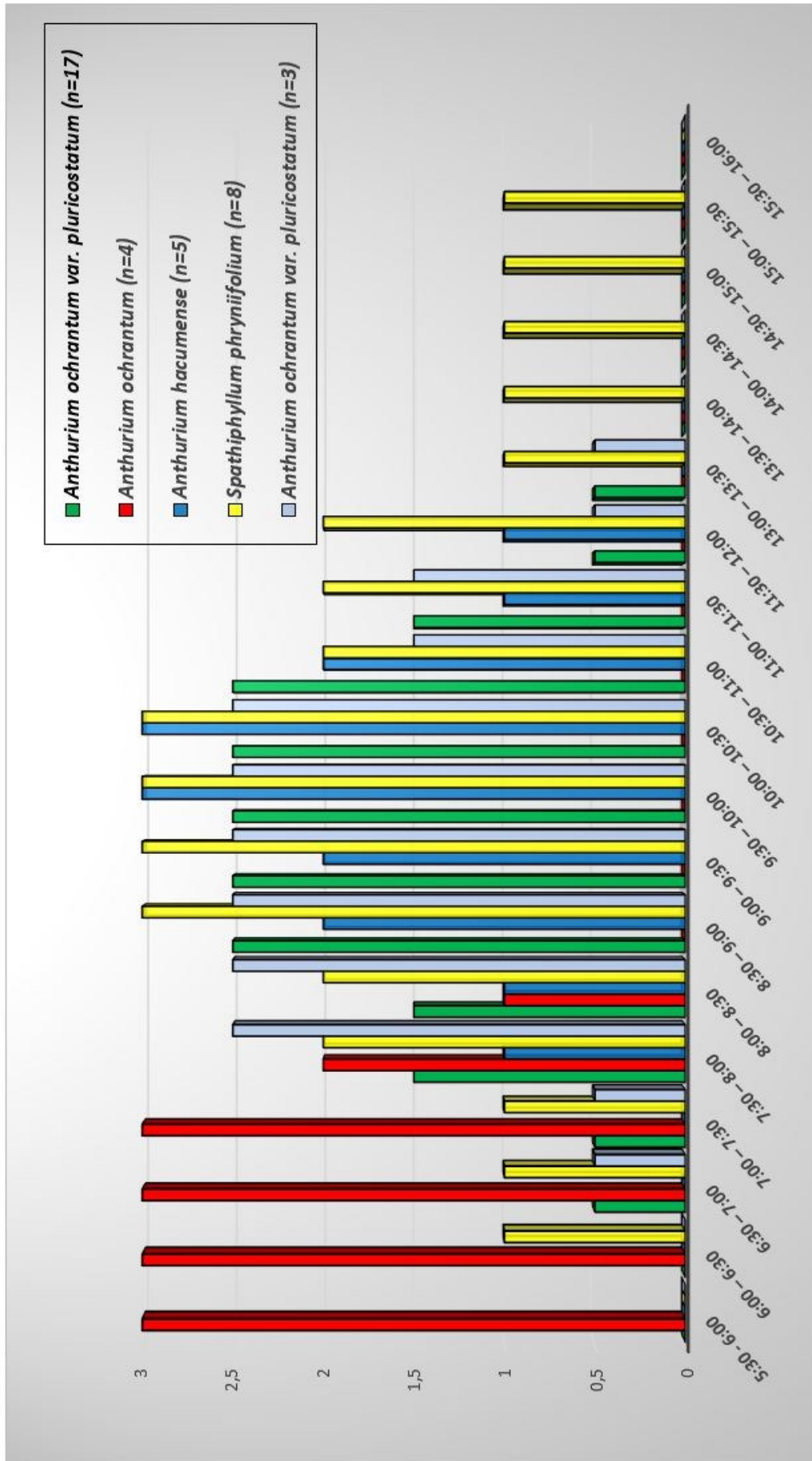


Abbildung 7: Vergleich der tageszeitlichen Duftschwankungen von drei *Anthurium* Arten und einer *Spathiphyllum* Art in der weiblichen Anthesephase. Stärke der Duftemission (0=kein Duft, 1=schwacher Duft, 2=mittelstarker Duft, 3=Starker Duft) der Infloreszenzen, gemessen in halb stündlichen Intervallen zwischen 05:30 – 16:00. n = Individuen (eine Infloreszenz pro Individuum). Die Infloreszenzen wurden jeden Tag der weiblichen/männlichen Anthesephase gemessen.

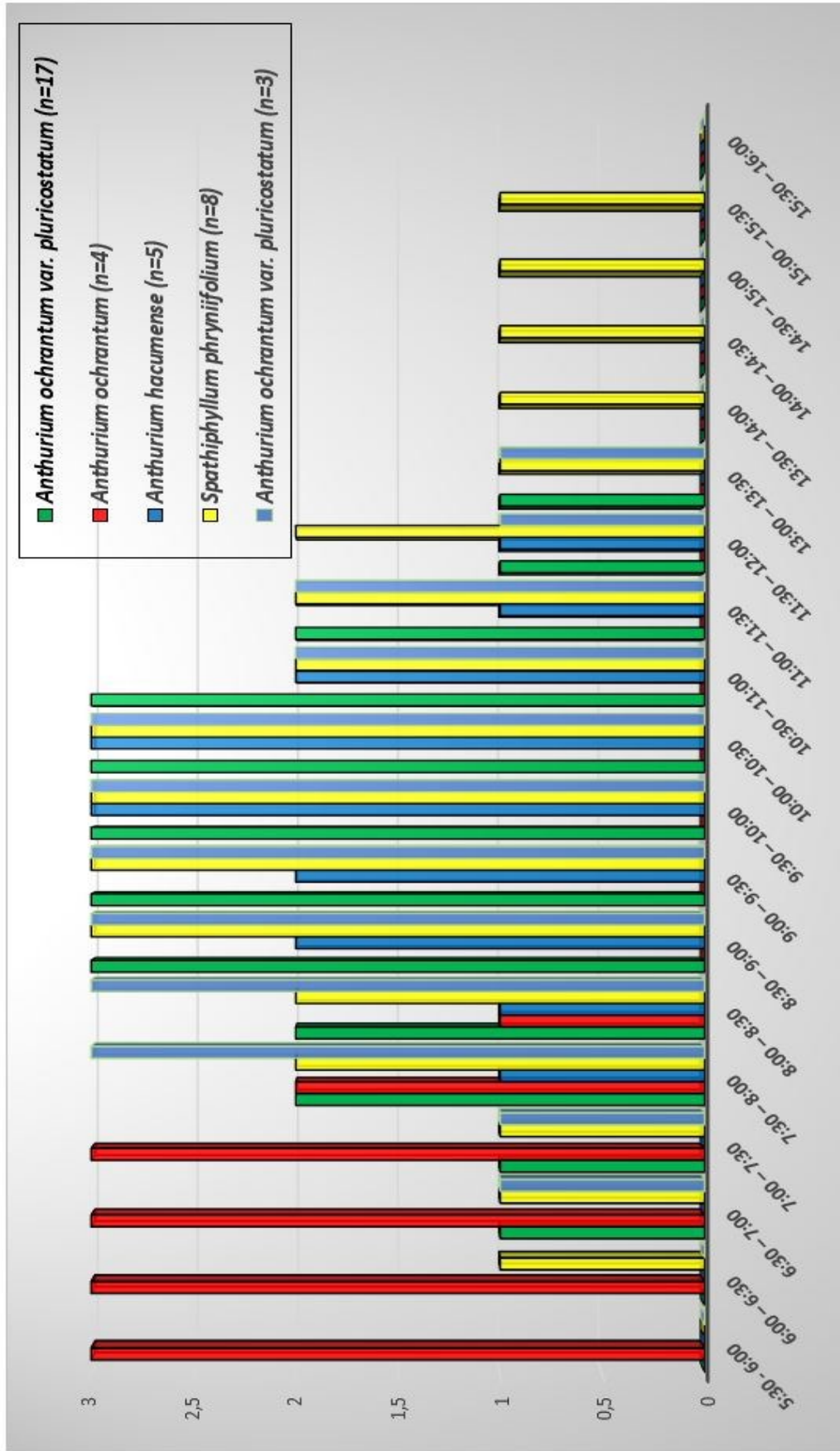


Abbildung 8: Vergleich der tageszeitlichen Duftschwankungen von drei *Anthurium* Arten und einer *Spathiphyllum* Art in der männlichen Anthesephase. Stärke der Duftemission (0=kein Duft, 1=schwacher Duft, 2=mittelstarker Duft, 3=Starker Duft) der Infloreszenzen, gemessen in halbstündlichen Intervallen zwischen 05:30 – 16:00. n = Individuen (eine Infloreszenz pro Individuum). Die Infloreszenzen wurden jeden Tag der weiblichen/männlichen Anthesephase gemessen.

## 3.2 Bestäubungsexperimente / Fortpflanzungssystem

### 3.2.1 Offene Bestäubungsexperimente

Bei *A. ochrantum* (n = 1), *A. hacumense* (n = 7), *A. hoffmannii* (n = 1) und *S. prhyniifolium* (n = 10) wurden 100% der untersuchten, für Bestäuber zugänglichen, Blütenstände erfolgreich bestäubt. Alle Blütenstände dieser Individuen haben sich während der post-anthetischen Phase verdickt und bildeten Früchte aus. Lediglich bei *A. ochrantum* var. *pluricostatum* war nur ein 85-prozentiger Bestäubungserfolg zu verzeichnen (Tab. 8).

Tabelle 8: Befruchtungserfolg (in %) von 40 Infloreszenzen, aus vier *Anthurium* und einer *Spathiphyllum* Art, die für die Bestäuber frei zugänglich waren.

	Anzahl (n) Blütenstände	Befruchtete Blütenstände	Unbefruchtete Blütenstände	Befruchtungserfolg in %
<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	21	18	3	85%
<i>Anthurium ochrantum</i>	1	1	0	100%
<i>Anthurium hoffmannii</i>	1	1	0	100%
<i>Anthurium hacumense</i>	7	7	0	100%
<i>Spathiphyllum</i> <i>prhyniifolium</i>	10	10	0	100%

### *Anthurium hoffmannii*

Tabelle 9: Anflugszeiten von sechs unterschiedlichen Individuen von *Euglossa gorgonensis* zu einer in der weiblichen Phase befindlichen Infloreszenz von *A. hoffmannii* während zwei Beobachtungstagen.

<i>Anthurium</i> <i>hoffmannii</i> n=1	Tag	Uhrzeit von 7:00 – 10:00	Blütenbesucher Artzugehörigkeit	Anzahl der Blütenbesucher
Weiblich ♀	1. Tag	07:45	<i>Euglossa gorgonensis</i>	4
		07:50	<i>Euglossa gorgonensis</i>	
		08:10	<i>Euglossa gorgonensis</i>	
		08:34	<i>Euglossa gorgonensis</i>	
Weiblich ♀	2. Tag	08:07	<i>Euglossa gorgonensis</i>	2
		08:14	<i>Euglossa gorgonensis</i>	

Eine Infloreszenz der Art *A. hoffmannii* wurde an zwei Beobachtungstagen zwischen 07:00 – 10:00 Uhr ausschließlich von *Euglossa gorgonensis* angefliegen. Bei der von uns beobachteten, in der weiblichen Phase befindlichen, Infloreszenz von *A. hoffmannii* wurden insgesamt sechs unterschiedliche männliche Individuen der Art *Euglossa gorgonensis* gefangen, vier Individuen am ersten und zwei am zweiten Tag. Die Bienen besuchten die Infloreszenz zwischen 07:45 – 08:34 und sammelten eindeutig Duftstoffe mit ihren Vorderbeinen.

### 3.2.2 Test der Selbstbefruchtung durch Ausschluss von Bestäubern

Tabelle 10: Befruchtungserfolg von den kontrollierten Ausschlussexperimenten bei *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum*, *Anthurium ochrantum*, *Anthurium hoffmannii*, *Anthurium hacumense*, *Spathiphyllum phryniifolium*.

	Anzahl (n) Blütenstände	Befruchtete Blütenstände	Unbefruchtete Blütenstände	Befruchtungserfolg in %
<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	19	0	19	0 %
<i>Anthurium ochrantum</i>	4	0	4	0 %
<i>Anthurium hoffmannii</i>	0	0	0	0 %
<i>Anthurium hacumense</i>	5	2	3	40 %
<i>Spathiphyllum</i> <i>phryniifolium</i>	6	0	6	0 %

Es konnte sich keine einzigen Infloreszenzen von *A. ochrantum* var. *pluricostatum* (n = 19), *A. ochrantum* (n = 4) und *S. phryniifolium* (n = 6) entwickeln. Bei *A. hacumense* (n = 5) wurden im Rahmen der kontrollierten Ausschlussexperimente zwei von fünf Blütenständen bestäubt.

### **3.2.3 Test einer Hybridisierung durch manuelle Kreuzung von *A. ochrantum* und *A. ochrantum* var. *pluricostatum***

Die mit Pollen von *A. ochrantum* handbestäubte Infloreszenz von *A. ochrantum* var. *pluricostatum* begann Früchte zu bilden. Allerdings kam es nicht zur vollständigen Fruchtreife, da die Infloreszenz frühzeitig von einem Prädator abgebissen wurde.

## **3.3 Untersuchungen zur Kommunikation zwischen Blüten und Insekten**

### **3.3.1 Ausschluss von visuellen Infloreszenzreizen**

Die eingepackten Infloreszenzen der untersuchten *Anthurium* und *Spathiphyllum* Arten haben in einigen Fällen zahlreiche Prachtbienen Individuen aus verschiedenen Arten angelockt, während kein einziges Prachtbienen Individuum ein Kontrollsäckchen angefliegen hat. Es wurden insgesamt sieben Bienen während der weiblichen, eine Biene während der prä-männlichen und 26 Bienen während der männlichen Phase der eingepackten Infloreszenzen n = 4 von *A. ochrantum* var. *pluricostatum* angelockt.

Während bei den Beobachtungen zwischen 09:00 -12:00 (zwei Infloreszenzen je 13 Tage; eine Infloreszenz sechs Tage) 28 Bienen angelockt wurden, kamen zwischen 05:30 – 08:30 (eine Infloreszenz 13 Tage; eine Infloreszenz sechs Tage) nur drei Bienen und zwischen 13:30 – 15:30 (eine Infloreszenz; sechs Tage) lediglich ein Bienenindividuum. Der Großteil (41%) alle Bienenbesuche fand bei dieser Art zwischen 09:00 und 10:30 statt. Alle sieben besuchenden Arten gehörten der Gattung *Euglossa* an wobei *E. tridentata* mit 17 Individuen die bei weitem häufigste Art war, gefolgt von *E. sapphirina* mit acht Individuen (Abb. 9). Die Besuche von *E. tridentata* fanden alle zwischen 07:30 – 11:00 statt und die von *E. sapphirina* zwischen 08:00 – 10:30.

Bei *A. ochrantum* besuchten 19 Bienen die eingepackten Infloreszenzen während der weiblichen, eine Biene während der prä-männlichen und 17 Bienen während der männlichen Phase. Während der Beobachtungenvon 05:30 – 08:30 (eine Infloreszenz 13 Tage; eine Infloreszenz sechs Tage) kamen 36 Bienen zwischen 09:00 – 12:00 (eine Infloreszenz 13 Tage; eine Infloreszenz sechs Tage) und zwischen 13:30 – 15:30

(eine Infloreszenz, sechs Tage) kamen keine Bienen zu den verpackten Infloreszenzen.

Die besuchenden vier Bienenarten gehörten den drei Prachtbienenengattungen *Eulaema* (2), *Exaerete* (1) und *Euglossa* (1) an, wobei die Art *Eulaema bombiformis* mit insgesamt 20 besuchenden Individuen die bei weitem häufigste Bienenart war. *E. bombiformis* besuchte die Blütenstände nur zwischen 05:30 – 07:15 (Abb. 9).

Es wurde eine Beobachtung von einer *S. phryniifolium* Infloreszenz von 13:00 – 16:00 Uhr während des weiblichen, vormännlichen und männlichen Blühzyklus durchgeführt. Am zweiten und letzten Tag der weiblichen Phase konnten zwei Dipteren gefangen werden. In der restlichen Beobachtungszeit wurden keine Blütenbesucher gesichtet

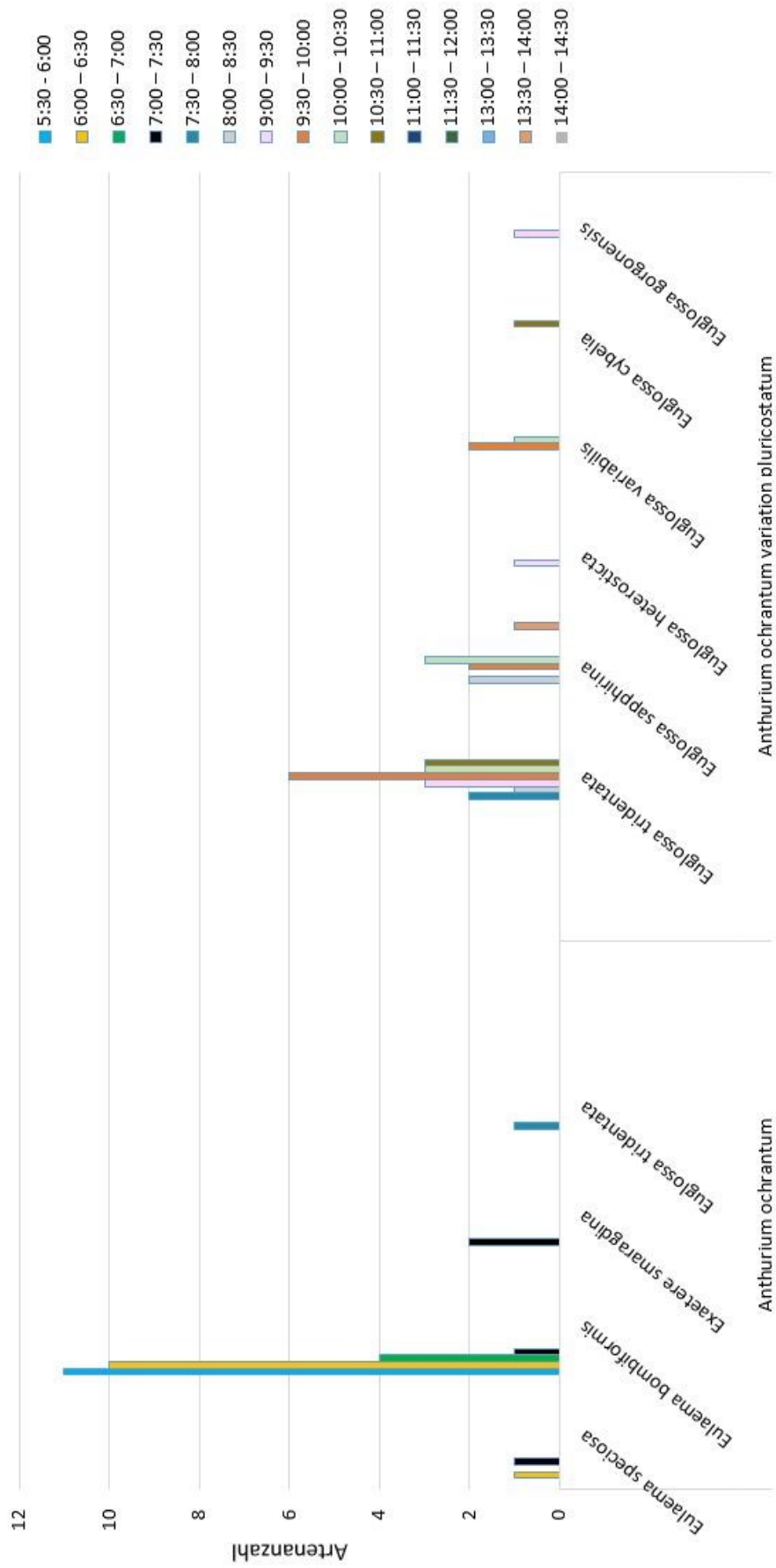


Abbildung 9: Die Anzahl und die Tageszeiten der Anflüge von zehn Prachtbienenarten zu den, in blickdichten weißen Stoffsäcken verpackten, Infloreszenzen von *Anthurium ochrantum* und *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum*, während einer Beobachtungszeit von insgesamt 126 Stunden an insgesamt drei Infloreszenzen von *A. ochr.* (57 Stunden 05:30 – 08:30 an insgesamt zwei Infloreszenzen, 57 Stunden von 09:00 -12:00 an insgesamt zwei Infloreszenzen und 12 Stunden von 13:30 – 15:30 an einer Infloreszenz) und insgesamt 165 Stunden an vier Infloreszenzen von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* (57 Stunden 05:30 – 08:30 an insgesamt zwei Infloreszenzen, 96 Stunden von 09:00 -12:00 an insgesamt drei Infloreszenzen und 12 Stunden von 13:30 – 15:30 an einer Infloreszenz). Bei jedem einzelnen Experiment war ein Kontrollsäcken in 1 m Entfernung angebracht welches von keinem einzigen Bienenindividuum angefliegen



### **3.3.2 Biotest mit natürlichen Blütendufteluaten**

#### **3.3.2.1 Duftsammeln zur Herstellung eines natürlichen Blütendufteluats**

Es wurde festgestellt, dass mit den Eluaten der vier untersuchten Arten keine Blumenbesucher angelockt werden konnten. Lediglich ein einziges Mal konnten bei einem Eluat von *A. ochrantum* var. *pluricostatum* mit der Menge von 1 ml zwei *Chrysomelidae* angelockt werden und eine Prachtbienen-Annäherung (*Eulaema cingulata*) konnte dokumentiert werden. Trotz der langen Untersuchungsdauer von 87 Stunden mit ausgebrachten Eluaten konnten keine weiteren Besucher angelockt werden.

### 3.3.3 Biotest mit synthetisch hergestellten Duftstoffen

#### 3.3.3.1 Biotests mit mehreren synthetischen Duftstoffen zu unterschiedlichen Tageszeiten

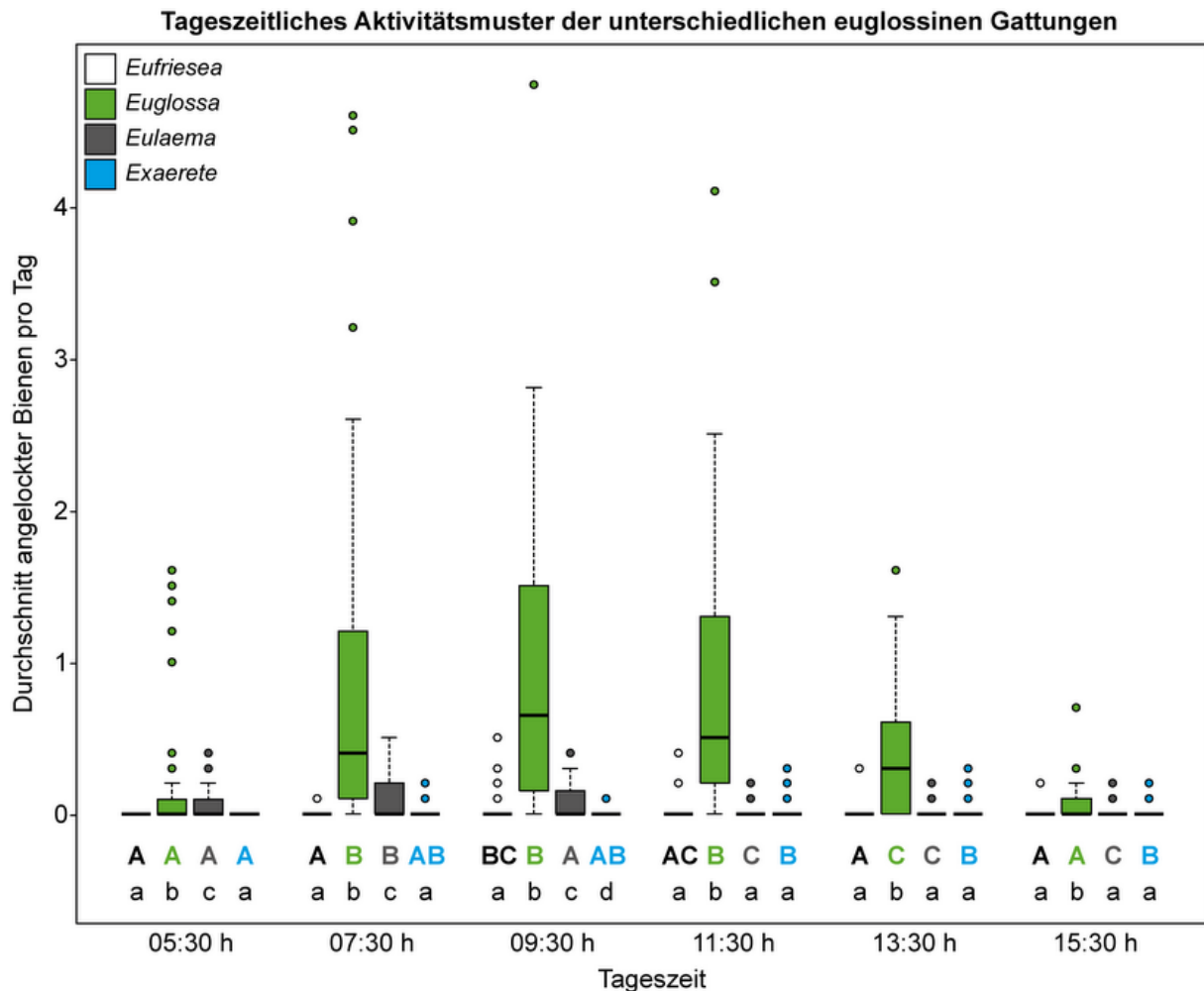


Abbildung 10: Paarweiser Vergleich der Tagesaktivität der *Euglossinen*-Bienengattungen zu den sechs Beobachtungszeiten (Median, 25% - 75%, Konfidenzintervall 95%). Signifikante Unterschiede sind durch unterschiedliche Buchstaben gekennzeichnet. Großbuchstaben (A, B, C) zeigen die Unterschiede innerhalb einer Gattung zwischen den sechs unterschiedlichen Uhrzeiten an. Kleinbuchstaben (a, b, c,) zeigen Unterschiede innerhalb einer Uhrzeit, zwischen den vier Gattungen, an.

Wie in Abb. 10 zu erkennen, zeigt die Gattung *Eulaema* (Grau) ihren Aktivitätshöhepunkt zwischen 05:30 – 09:30. Danach nimmt die Aktivität rapide ab, sodass nur vereinzelt Individuen gesichtet werden konnten. *Euglossa* (Grün) hat ihren täglichen Aktivitätshöhepunkt zwischen 07:30 – 13:30 Uhr.

Vor und nach diesem Zeitintervall sind nur vereinzelt Individuen unterwegs. *Eufriesea* (weiß) zeigt ebenso wie *Exaerete* (Blau) durchgehend eine geringe Sammelaktivität.

Der Aktivitätshöhepunkt bei *Eufriesea* kann zwischen 09:30 – 11:30 und bei *Exaerete* zwischen 07:30 – 09:30 dokumentiert werden.

Die Aktivitätsphasen der Gattungen haben sich pro Zeit unterschieden (PERMANOVA: Pseudo -  $F = 14.43$ ,  $df = 15$ ,  $P < 0,001$ ).

### 3.3.3.2 Biotest mit synthetischem Ipsdienol

Tabelle 11: Anzahl und Artzugehörigkeit der gesichteten Prachtbienenart während einer dreistündigen Beobachtung von 09:00 – 12:00 an einer Ipsdienol Dufffalle

	Anlockungsuhrzeit	Verwendete Volumen in $\mu\text{l}$	Angelockte Insekten	Anzahl Angelockte Insekten
<b>Dufffalle Ipsdienol</b>	9:00 – 12:00	200	<i>Euglossa tridentata</i>	1

Mit synthetischem Ipsdienol konnten außer einem männlichen Individuum von *Euglossa tridentata* keine weiteren Insekten angelockt werden.

### 3.4 Bestäuber-Effizienz-Tests

#### 3.4.1 Kontrollierte Insektenbesuche

##### 3.4.1.1 Prachtbienen als Pollenvektor

Tabelle 12: Anzahl und Anflugszeit der gesichteten Prachtbienenarten während einer siebentägigen Beobachtung (weibliche Anthese) jeweils von 09:00 – 12:00 einer Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* dar. Die sexuelle Phase in der sich die Infloreszenz am jeweiligen Beobachtungstag befand wird ebenfalls angegeben.

<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> BEAP Nr. 18 Anthese Phasen	Tag	Uhrzeit von 09:00 – 12:00	Blütenbesucher	Anzahl Blütenbesucher an diesem Tag
Weiblich ♀	1. Tag	09:31	<i>Euglossa tridentata</i>	1
Weiblich ♀	2. Tag	/	/	0
Weiblich ♀	3. Tag	/	/	0
Weiblich ♀	4. Tag	09:42	<i>Euglossa tridentata</i>	1
Weiblich ♀	5. Tag	09:20	<i>Euglossa cybelia</i>	5
		09:20	<i>Euglossa cybelia</i>	
		09:47	<i>Euglossa tridentata</i>	
		09:59	<i>Euglossa sapphirina</i>	
		10:05	<i>Euglossa hansonii</i>	
Weiblich ♀	6. Tag	09:15	<i>Euglossa cybelia</i>	7
		09:25	<i>Euglossa variabilis</i>	
		09:26	<i>Euglossa variabilis</i>	
		09:36	<i>Euglossa hansonii</i>	
		09:36	<i>Euglossa hansonii</i>	
		09:36	<i>Euglossa hansonii</i>	
Weiblich ♀	7. Tag	09:39	<i>Euglossa hansonii</i>	1
		09:43	<i>Euglossa hansonii</i>	

Die seit ihrer prä-anthetischen Phase verpackte Infloreszenz von *A. ochrantum* var. *pluricostatum*, wurde während ihrer siebentägigen weiblichen Phase für eine bestimmte Zeit (drei Stunden pro Tag) für Besucher geöffnet und dabei von zahlreichen Prachtbienenarten der Gattung *Euglossa*, (*E. cybelia* (n = 3), *E. hansonii* (n = 6), *E. tridentata* (n = 3), *E. sapphirina* (n = 1) und *E. variabilis*. (n = 2)) besucht. Insgesamt wurden 15 Individuen gefangen.

Die meisten Infloreszenzanflüge fanden in der ersten Beobachtungsstunde von 09:00 – 10:00 Uhr statt. Für Tag 2 und Tag 3 liegen keine Daten vor, da die Beobachtungen kurz nach Beginn wegen sehr starken Regenfällen abgebrochen werden mussten. Vier Tage nach Ende der männlichen Phase dieser Infloreszenz konnte bei dieser ein Fruchtausatz bestätigt werden.

### 3.4.1.2 Rüsselkäfer als Pollenvektor

Tabelle 13: Anzahl und Aufenthaltsdauer der von einer in männlicher Phase befindlicher Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* und *A. ochrantum* gesammelten Rüsselkäfer die auf eine, in der weiblichen Phase befindlichen Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* gesetzt wurde, sowie der später gemessene Befruchtungserfolg der *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* Infloreszenz.

<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	Nr. 9	Nr. 10	Nr. 12	Nr. 15	Nr. 16
<b>Anzahl platzierte Rüsselkäfer</b>	1	1	1	1	6
<b>Aufenthaltsdauer auf Infloreszenz</b>	2 Tage	2 Tage	2 Tage	2 Tage	4 Tage
<b>Herkunft platzierte Rüsselkäfer</b>	<i>A. ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> ♂	<i>A. ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> ♂	<i>A. ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> ♂	<i>A. ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> ♂	<i>A. ochrantum</i> ♂
<b>Ergebnis</b>	Abgestorben	Abgestorben	Abgestorben	Abgestorben	Abgestorben
<b>Bestäubungserfolg</b>	0 %	0 %	0 %	0 %	0 %

Ziel des Versuches war es, die Rolle der Rüsselkäfer bei der Bestäubung von fünf *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* Infloreszenzen festzustellen. Alle Infloreszenzen starben nach der männlichen Phase ab. Ein erfolgreicher Pollentransfer durch *Cyclanthura* Käfer konnte nicht nachgewiesen werden.

### 3.4.2 Strukturelle Untersuchungen auf Vorhandensein von Pollen auf der Körperoberfläche der Blütenbesucher

Tabelle 14: Artnamen der vier Prachtbienenindividuen, ihre Projektlafnummer und die Anzahl, der Fundort und die Art der auf ihrer Körperoberfläche gefundenen Pollenkörner.

Pflanzenart	<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>			
Bienenart	<i>Eg. hansonii</i>	<i>Eg. hansonii</i>	<i>Eg. cybelia</i>	<i>Eg. variabilis</i>
Bienen Laufnummer	629	630	631	632
Anzahl Pollenkörner	105	>450	15	36
Anzahl <i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> Pollenkörner	98	>450	0	14
Fremdpollen	7	0	15	22
Pollen am Körperteilen	Vorderbein Mittelbein Hinterbein	Vorderbein Mittelbein Hinterbein	Vorderbein Hinterbein	Vorderbein Mittelbein Hinterbein

Auf drei der vier untersuchten Prachtbienen wurden, an unterschiedlichen Körperteilen aller Individuen, *A. ochrantum* var. *pluricostatum*-Pollenkörner gefunden (Tab. 14). Die Anzahl der Pollenkörner variierte zwischen den Individuen. Die meisten Pollenkörner (>450 Stück) von *A. ochrantum* var. *pluricostatum* wurden auf *Euglossa hansonii* gefunden (Abb. 12 A – C). Die geringste Anzahl von 14 Pollenkörnern war auf der Körperoberfläche eines Individuums von *E. variabilis* zu finden. Die Anzahl der Pollenkörner von anderen unbestimmten Pflanzenarten betrug auf dieser Biene 22 (Abb. 14 B). Auf einer weiteren *Euglossa hansonii* konnten 98 Pollenkörner von *A. ochrantum* var. *pluricostatum* dokumentiert werden, ebenso wie sieben artfremde Pollenkörner (Abb. 12 E und Abb. 14 F). Auf der vierten untersuchten Biene, einer *Euglossa cybelia*, konnten ausschließlich Pollenkörner von anderen unbekanntem Pflanzenarten auf den Vorder- und Hinterbeinen dokumentiert werden (Abb. 14 E).

Tabelle 15: Gattungsname der vier Rüsselkäferindividuen, ihre Projektlaufrnummer und die Anzahl, der Fundort und die Art der auf ihrer Körperoberfläche gefundenen Pollenkörner.

<b>Pflanzenart</b>	<b><i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i></b>			
<b>Rüsselkäfer Gattung</b>	<i>Cyclanthura</i>	<i>Cyclanthura</i>	<i>Cyclanthura</i>	<i>Cyclanthura</i>
<b>Rüsselkäfer Laufnummer</b>	1	2	3	4
<b>Anzahl Pollenkörner</b>	0	19	0	13
<b>Anzahl <i>Anthurium ochrantum</i> Pollenkörner</b>	0	19	0	11
<b>Fremdpollen</b>	0	0	0	2
<b>Pollen am Körperteilen</b>	Kein Pollen am Körper	Kein Pollen am Körper	Kein Pollen am Körper	Kein Pollen am Körper

Zwei der vier untersuchten Rüsselkäfer Individuen trugen auf ihrem Körper keine Pollenkörner. Bei den anderen zwei Rüsselkäfern wurden je Käfer mehr als zehn Pollenkörner, die mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* stammten, an verschiedenen Stellen des Körpers an der Körperoberfläche klebend aufgefunden (Abb. 11 A – E).

Tabelle 16: Artnamen und Projektlaufrummer der sechs Prachtbienenindividuen, der Fundort, Anzahl und die Art der auf ihrer Körperoberfläche gefundenen Pollenkörner.

Pflanzenart	<i>Anthurium ochrantum</i>					
	<i>Eu. bombiformis</i>	<i>Eu. bombiformis</i>	<i>Eu. bombiformis</i>	<i>Eu. bombiformis</i>	<i>Eu. bombiformis</i>	<i>Eu. bombiformis</i>
Bienenart	<i>Eu. bombiformis</i>	<i>Eu. bombiformis</i>	<i>Eu. bombiformis</i>	<i>Eu. bombiformis</i>	<i>Eu. bombiformis</i>	<i>Eu. bombiformis</i>
Bienen Laufnummer	568	574	575	588	589	590
Anzahl Pollenkörner	7	0	>800	0	0	25
Anzahl <i>Anthurium ochrantum</i> Pollenkörner	0	0	>800	0	0	1
Fremdpollen	7	0	14	0	0	24
Pollen am Körperteilen	Vorderbein Mittelbein Hinterbein	Kein Pollen am Vorderbein Mittelbein Hinterbein	Antenne Vorderbein Mittelbein Hinterbein	Kein Pollen am Vorderbein Mittelbein Hinterbein	Kein Pollen am Vorderbein Mittelbein Hinterbein	Vorderbein Mittelbein Hinterbein



Auf der drei von sechs untersuchten Individuen von *Eulaema bombiformis* wurden keine Pollenkörner gefunden und bei einem anderen Individuum klebte ausschließlich nicht identifizierter Fremdpollen am Körper (Abb. 14 A). Auf den zwei restlichen Bienen wurde Pollen, von *Anthurium ochrantum*, gefunden. Während auf einer der Bienen nur ein einziges Pollenkorn dieser Art zu finden war, konnten auf dem zweiten Individuum über 800 Pollenkörner von *Anthurium ochrantum* (Abb. 13 E) sowie Fremdpollen dokumentiert werden.

Tabelle 17: Artnamen und interne Nummer der neun Prachtbienenindividuen, der Fundort, Anzahl und die Art der auf ihrer Körperoberfläche gefundenen Pollenkörner.

Pflanzenart	Anthurium ochrantum var. pluricostatum								
	Nr. 7	Nr. 7	Nr. 7	Nr. 14	Nr. 14	Nr. 14	Nr. 6	Nr. 6	Nr. 6
Pflanzenkennzeichnung	Nr. 7	Nr. 7	Nr. 7	Nr. 14	Nr. 14	Nr. 14	Nr. 6	Nr. 6	Nr. 6
Bienenart	<i>Eg. tridentata</i>	<i>Eg. cybelia</i>	<i>Eg. sapphirina</i>	<i>Eg. tridentata</i>	<i>Eg. sapphirina</i>	<i>Eg. tridentata</i>	<i>Eg. cybelia</i>	<i>Eg. tridentata</i>	<i>Eg. sapphirina</i>
Bienen Laufnummer	594	599	601	604	605	606	608	614	615
Anzahl Pollenkörner	1	2	32	99	18	14	0	2	6
Anzahl <i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> Pollenkörner	1	0	12	15	0	2	0	1	4
Fremdpollen	0	2	20	84	18	12	0	1	2
Pollen am Körperteilen	Vorderbein Mittelbein Hinterbein	Vorderbein Mittelbein Hinterbein	Vorderbein Mittelbein Hinterbein Kopf	Vorderbein Mittelbein Hinterbein Kopf	Vorderbein Kopf	Vorderbein Mittelbein	Kein Pollen am Vorderbein Mittelbein Hinterbein	Hinterbein	Vorderbein Mittelbein Hinterbein

Wie sich in Tabelle 17 erkennen lässt, entnehmen kann, wurden je drei Prachtbienen der Gattung *Euglossa* nach der Landung auf drei Pflanzenindividuen gefangen und auf Besitz von *A. ochrantum* var. *pluricostatum*-Pollen untersucht. Dabei wurden von den Körperteilen überwiegend die Vorder-, Mittel- und Hinterbeine sowie der Kopf inspiziert. Bei allen Bienen die beim Anflug auf *A. ochrantum* var. *pluricostatum* gefangen und anschließend untersucht wurden, fand sich nur eine geringe Anzahl bzw. überhaupt kein Pollen am Körper. Allerdings wurde durchaus Fremdpollen am Körper der Bienen gefunden. Ein Individuum der Art *Euglossa tridentata* hatte 99 Pollenkörner am Körper wobei 84 davon Fremdpollen (Abb. 14 D) waren und 15 *A. ochrantum* var. *pluricostatum* angehörten. Bei einem Individuum von *E. sapphirina* klebten 32 Pollenkörner, von denen 20 von Fremdpollen (Abb. 14 C) und 12 von *A. ochrantum* var. *pluricostatum* stammten.

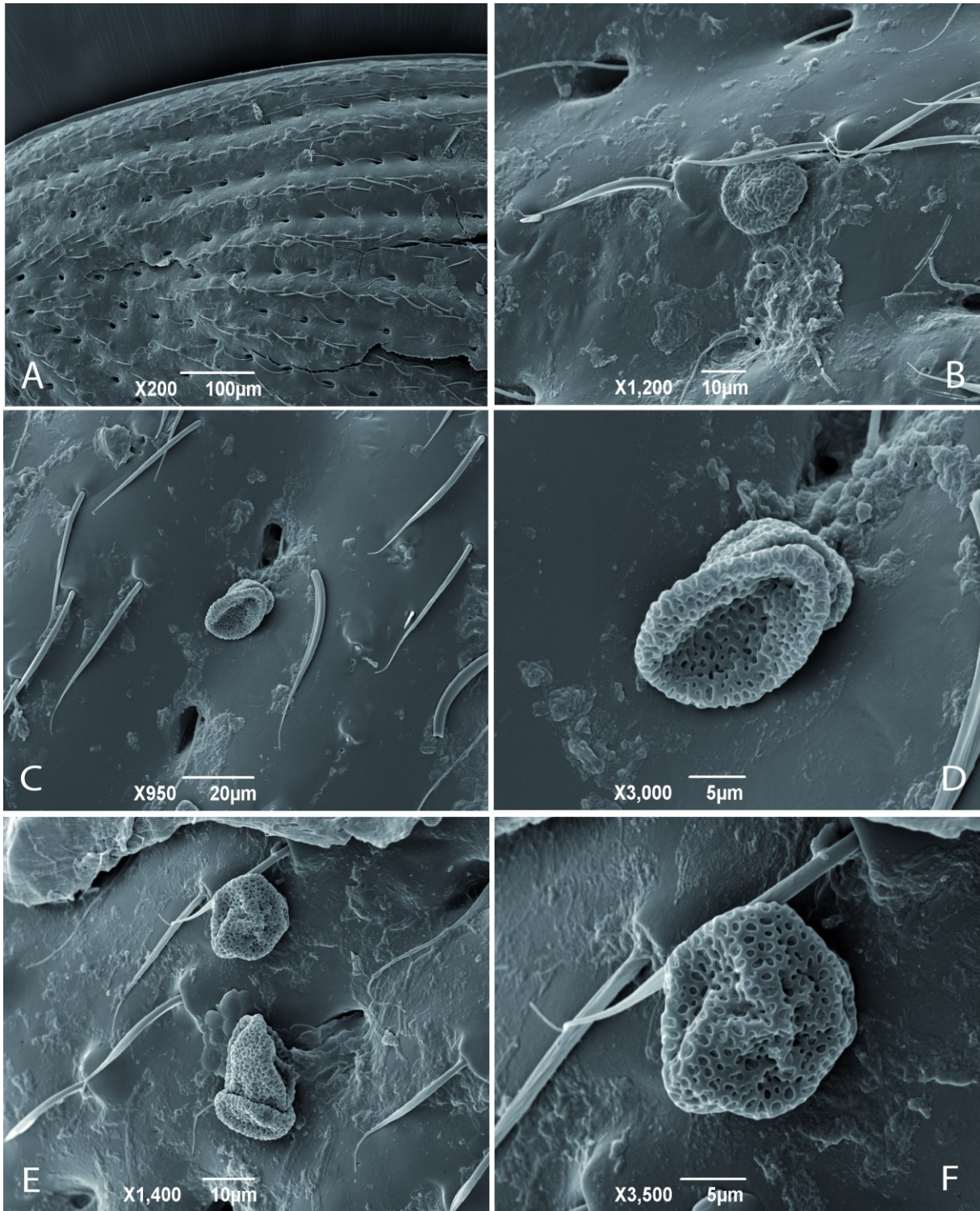


Abbildung 11: Rasterelektronenmikroskopische Fotos von trockenen Pollenkörnern von *Anthurium ochrantum*, auf den, die Infloreszenz besuchenden Rüsselkäfern der Gattung cf. *Cyclanthura* A, B: Pollenkorn am Rückenschild und B: die 1200-fache Vergrößerung desselben Pollenkorns, C: zwei aneinanderklebende Pollenkörner ventral am Abdomen, und D: dessen 3000-fache Vergrößerung, E: Drei Pollenkörner dorsal am Rückenschild und F: die 3500-fache Vergrößerung eines Pollenkorns das an einem Haar klebt.

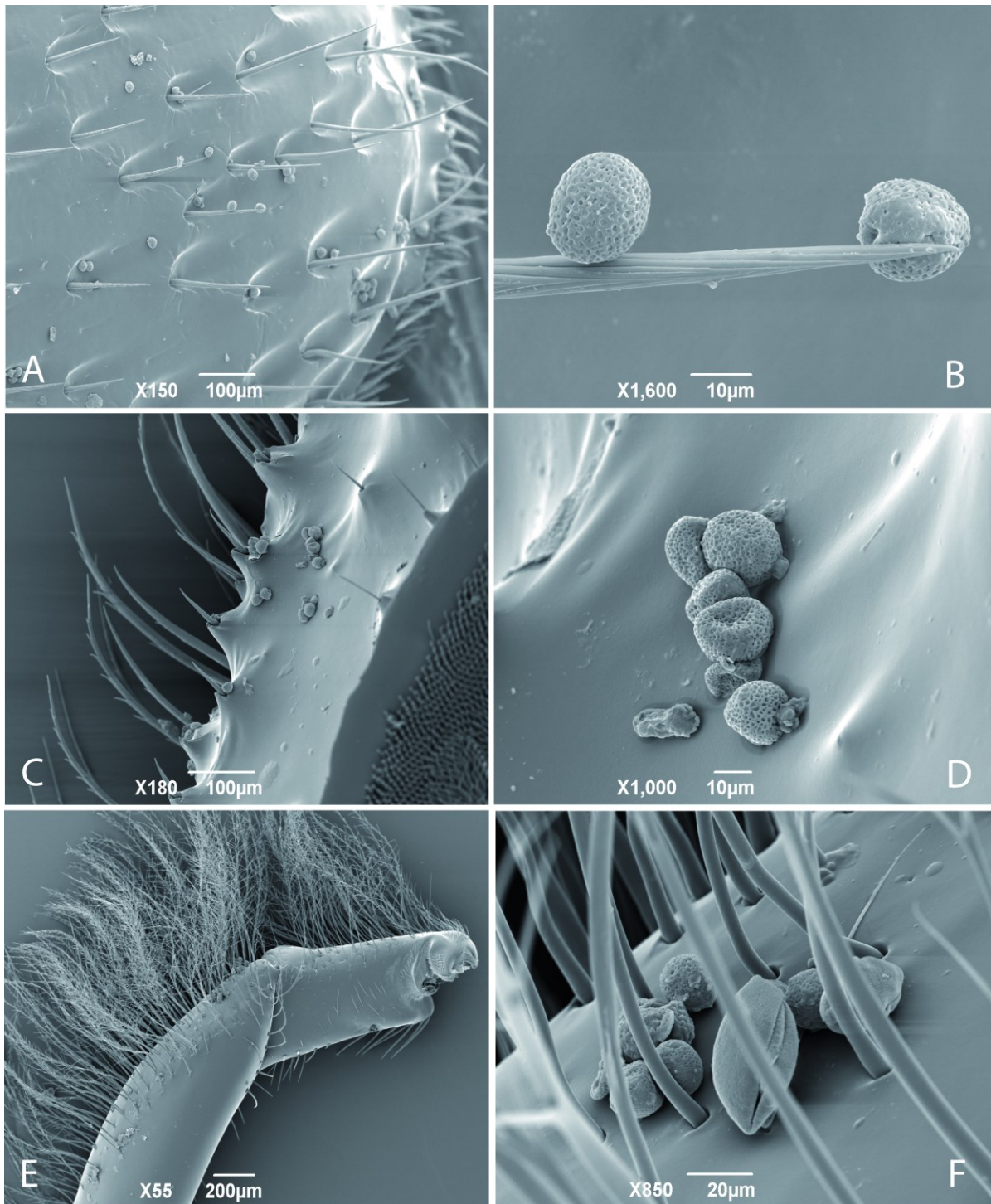


Abbildung 12: Rasterelektronenmikroskopische Fotos von trockenen Pollenkörnern von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* auf der Art *Euglossa* sp. A: Pollenkörner auf der hinteren Tibia einer *Euglossa hansonii* und B: zwei dieser Pollenkörner vergrößert an einem Haar der Biene klebend, C: Pollen auf der Tibia einer *E. hansonii*, und D: diese Pollenkörner vergrößert, E: Pollen auf dem Vorderbein einer *E. hansonii*, und F: dieser Pollen vergrößert neben nicht identifiziertem Fremdpollen zwischen den Haaren der Bienen klebend.

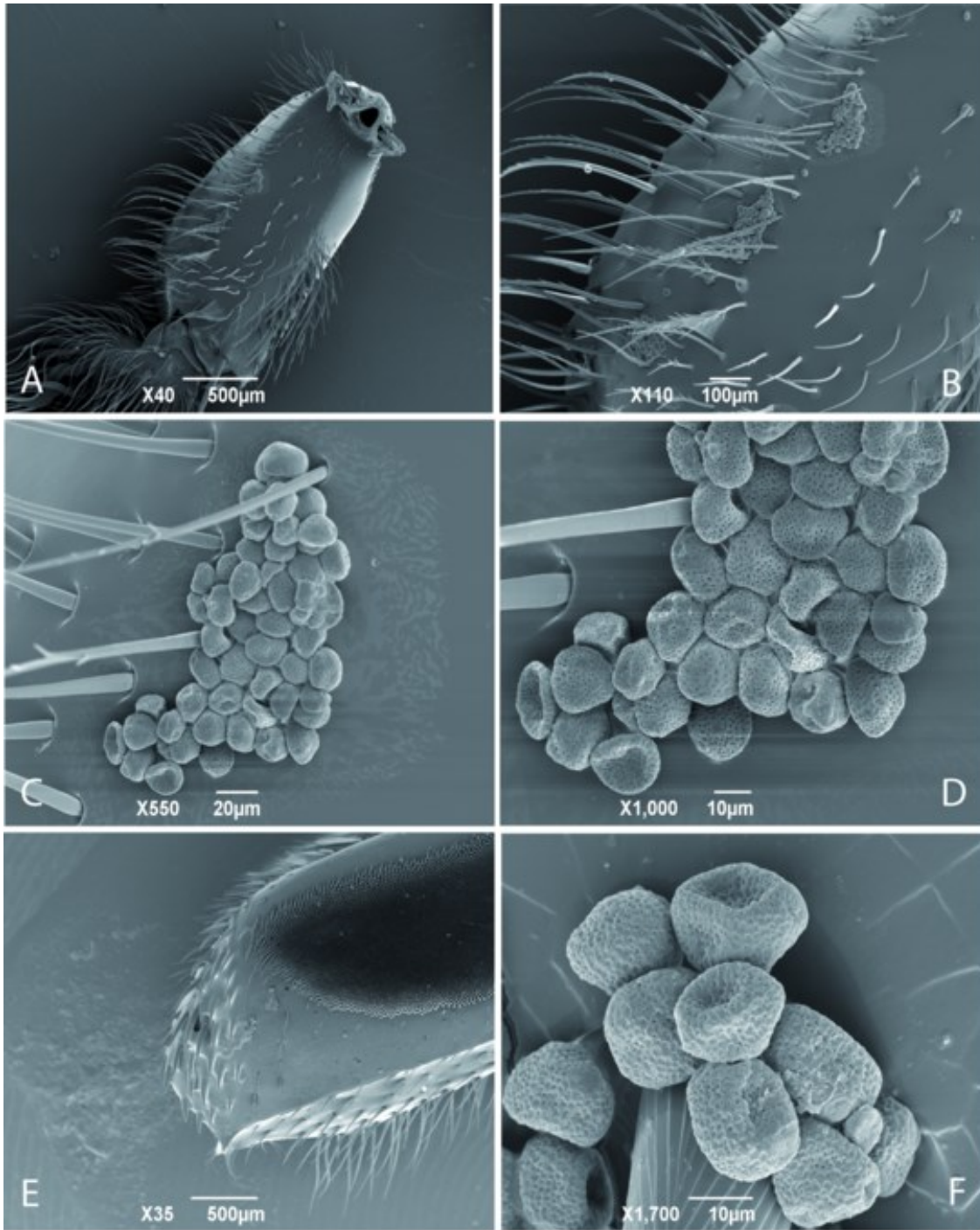


Abbildung 13: Rasterelektronenmikroskopische Fotos von trockenen Pollenkörnern von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* auf der Art *Euglossa* sp. und *Anthurium ochrantum* auf der Art *Eulaema* sp. A: Pollen von *A. ochrantum* var. *pluricostatum* auf dem Vorderbein von *E. hansonii*, B: Diese Pollenkörner vergrößert, C/D: weitere Vergrößerung der Pollenkörner, E: Pollen von *Anthurium ochrantum* auf dem Mittelbein von *Eulaema bombiformis*, F: Vergrößerung der Pollenkörner von *Anthurium ochrantum* auf dem Mittelbein von *Eulaema bombiformis*

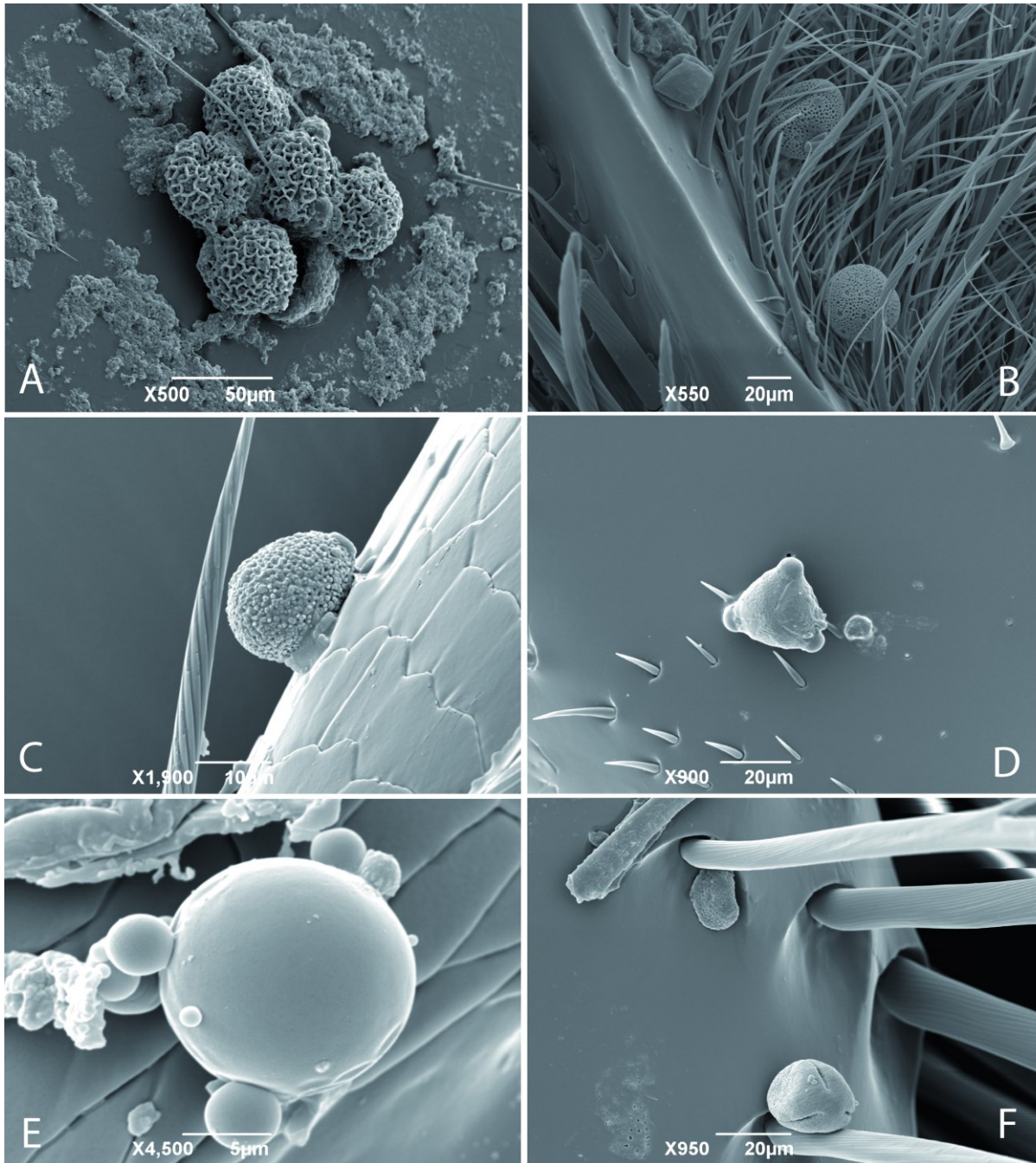


Abbildung 14: Rasterelektronenmikroskopische Fotos von trockenen Pollenkörnern anderer unbekannter Pflanzen auf Arten der Gattungen *Euglossa* und *Eulaema*, A: Pollenkörner auf dem Vorderbein von *Eulaema bombiformis*, B: Pollenkörner auf dem Vorderbein von *Euglossa variabilis*, C: Pollenkorn am Hinterbein von *Euglossa sapphirina*, D: Pollenkorn am Mittelbein von *Euglossa tridentata*, E: Pollenkörner am Hinterbein von *Euglossa cybelia*, F: Pollenkorn auf dem Vorderbein von *Euglossa hansonii*

## 4 Diskussion

Diese Studie liefert wertvolle Erkenntnisse zur Bestäubungsbiologie von vier *Anthurium* und einer *Spathiphyllum* Art. Die untersuchten Arten haben einen sehr ähnlichen Blühverlauf jedoch unterscheiden sie sich in wichtigen Details. Vorallem der Zeitpunkt der stärksten Duftemission und die damit eingehende Anlockung der Bestäuber stellt vermutlich einen entscheidenden Faktor für die reproduktive Isolation der einzelnen Arten dar. Nach den bisherigen Untersuchungen hat jede der fünf untersuchten Arten ein unterschiedliches Bestäuberspektrum. Diese Zusammensetzung von Insektenarten, vor allem Prachtbienenarten, wird vermutlich hauptsächlich durch die unterschiedlichen Duftbouquets bestimmt, jedoch wohl auch zu einem wesentlichen Anteil durch die artspezifischen Zeiten der Duftemission.

### 4.1 Antheseverlauf und tageszeitliche Muster der Duftfreisetzung

Alle untersuchten Arten durchlaufen eine vollständige Entwicklung in sieben Stadien; (1) Infloreszenzbildung, (2) prä-anthetische Phase, (3) weibliche Phase, (4) vormännliche Phase, (5) männliche Phase, (6) post-anthetische Phase und (7) Fruchtausatz bzw. kein Fruchtausatz. Alle Arten sind wie erwartet proterogyn, so wie alle bisher untersuchten Araceae (Mayo et al., 1997).

Des Weiteren ist bei allen Arten die weibliche Phase durch eine eintägige Zwischenphase von der männlichen Phase getrennt. Bei *Anthurium ochrantum* und *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* kam es an diesem Tag zur einer geringen Pollenproduktion, jedoch zu keiner Überlappung der Phasen, da die Narben bereits alle ausgetrocknet waren. Montalvo und Ackerman (1986) konnten bei *Spathiphyllum friedrichsthali* eine Überlappung der beiden Phasen ohne Zwischenphase beobachten. Bei *Spathiphyllum humboldtii* wurde ebenfalls eine Überlappung festgestellt (Hentrich et al., 2010). Eine Überschneidung der weiblichen und männlichen Anthesephasen, ohne eine vormännliche Phase, wurde ebenfalls von Florian Etl bei *Spathiphyllum* sp. „laguna“, beobachtet (Stubits, 2019).



Eine Gemeinsamkeit der untersuchten Arten war, dass die weibliche Phase immer kürzer war als die männliche. Dabei betrug die weibliche Phase je nach Art im Schnitt zwischen 6 - 8 Tagen, wobei die Dauer der Phase je nach Art und Individuum zwischen vier und acht Tagen schwankte:

- *A. ochrantum* var. *pluricostatum* (n = 20) im Durchschnitt sechs Tage (Min – Max = 4 - 7)
- *A. ochrantum* (n = 4) im Durchschnitt sechs Tage (Min – Max = 6 – 6)
- *A. hacumense* (n = 5) im Durchschnitt acht Tage (Min – Max = 7 - 8)
- *S. phryniifolium* (n = 8) im Durchschnitt sieben Tage (Min – Max = 6 – 7).

Die männliche Anthesedauer betrug bei allen Arten im Schnitt zwischen 7 – 10 Tagen wobei, sehr lange Phasen von 15 Tagen sowie kurze Phasen von sechs Tagen vorkommen können:

- *A. ochrantum* variation *pluricostatum* (n = 20) im Durchschnitt 10 Tage (Min – Max = 7 - 15)
- *A. ochrantum* (n = 4) im Durchschnitt 7 Tage (Min – Max = 6 - 8)
- *A. hacumense* (n = 5) im Durchschnitt 10 Tage (Min – Max = 9 - 11)
- *S. phryniifolium* (n = 8) im Durchschnitt 12 Tage (Min – Max = 10 - 13).

Die Beobachtungen der vorliegenden Studie decken sich mit bereits durchgeführten Untersuchungen von Steiner (2016) und Stubits (2019) zu denselben Arten im selben Untersuchungsgebiet.

Hierbei betrug bei *A. ochrantum* var. *pluricostatum* (n = 9) die weibliche Phase sieben Tage und die männliche Phase im Schnitt zehn Tage. Die weibliche Phase von *A. ochrantum* (n = 3) dauerte im Schnitt sechs Tage und die männliche im Schnitt fünf Tage. Die weibliche Phase von *S. phryniifolium* (n = 6) betrug fünf Tage und die männliche 13. Wobei bei dieser Art auch (Stubits, 2019) etwas kürzere Anthesen beobachtet werden konnten (drei Tage weiblich und zwölf Tage männlich). Beide Phasen waren durch eine zweitägige vormännliche Phase getrennt. Interessanterweise hatte die von Stubits (2019) untersuchte Infloreszenz von *S. phryniifolium* eine zwei tägige vormännliche „Zwischenphase“.

Der Grund für die länger andauernde männliche Phase könnte laut einer Hypothese von Montalvo und Ackerman (1986) bei *Spathiphyllum* eine evolutionäre Anpassung an stachellose Bienen sein. Dies resultiert aus dem Nahrungssuchverhalten dieser Bienen. Während stachellose Bienen über mehrere Tage ihren Nahrungsressourcen

treu bleiben und Pollen von der selben Art sammeln, zeigen Prachtbienenmännchen ein weniger blütenstetes Verhalten beim Sammeln der Düfte (Montalvo und Ackerman, 1986). Stachellose Bienen könnten, wegen ihres Pollensammelungsverhaltens, effektivere Bestäuber der Gattung *Spathiphyllum* sein als Prachtbienen (Stubits, 2019), denn erstere trugen um ein Vielfaches mehr Pollenkörner am Körper (Stubits, 2019, Tabelle 17).

Wir vermuten, dass durch die längere männliche Phase sichergestellt wird, dass der Pollenexport gesteigert wird. Andererseits bedeutet eine kürzere weibliche Phase auch eine kürzere Chance auf Pollenimport (erfolgreiche Bestäubung).

Die Duftproduktion und die damit verbundene Bestäuberanlockung findet bei den untersuchten *Anthurium* und *Spathiphyllum* Arten am Vormittag statt und kann schon mehrere Meter neben der jeweiligen Pflanze wahrgenommen werden. Bei allen Arten konnte ein kontinuierlicher Anstieg der Duftintensität ab einem, je nach Art unterschiedlichem Zeitpunkt festgestellt werden. *Spathiphyllum phrynifolium* beginnt mit einem sehr leichten Duftausstoß bereits um 06:00 und erreicht den Höhepunkt der Intensität um 08:30. Diese Intensität wird bis etwa 10:30 gehalten und klingt dann sehr langsam ab, so dass der Duft weit über die Mittagszeit hinaus sogar noch sehr schwach bis 15:30 wahrgenommen werden kann. *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* beginnt ebenfalls mit einem sehr schwachen Duftausstoß bereits um 06:30 welcher zwischen 13:00 – 13:30 komplett erlischt. Eine starke Duftemission kann allerdings nur zwischen 08:30 – 11:00 wahrgenommen werden. Da der überwiegende Teil der Prachtbienenanflüge in diesem Zeitraum erfolgt ist, jedoch vereinzelt auch Bienen in den „schwach“ duftenden Zeiten vor 08:30 bzw. nach 11:00 angefliegen sind, dürften die Bienen auch schwächere Intensitäten wahrnehmen. Der Grund für die vermehrte Anlockung während der Hauptintensitätszeiten könnte daher entweder eine Folge der unterschiedlichen Intensität oder schwankender Aktivitätszeiten der Bienen sein. Andere von Prachtbienen bestäubte *Anthurium*-Arten, duften ebenfalls am Vormittag und werden zur dieser Zeit von den Bienen besucht (Hentrich et al., 2010)

*Anthurium hacumense*, zu dem bisher nur wenig Informationen zur Duftproduktion und Bestäubungsbiologie vorliegen, zeigt in dieser Studie Ähnlichkeiten zu *A. ochrantum* var. *pluricostatum*. So beginnt diese Art um 07:30 zu duften, wobei der

Duftemissionshöhepunkt zwischen 09:30 – 10:30 erreicht wird und die Duftproduktion um 12 Uhr wieder eingestellt wird. Dies deckt sich nicht ganz mit den Beobachtungen von D. Beath, (unpubl. Data an webseite [www.aroid.org/pollination/beath](http://www.aroid.org/pollination/beath)) der den Zeitraum 10:00 -13:00 angibt, wobei er nicht angibt ob dies der Höhepunkt oder der gesamten Zeitraum der Duftproduktion ist. Zudem war seine Stichprobengröße sehr gering. Der Unterschied könnte möglicherweise daran liegen, dass die von ihm untersuchte Pflanze im Norden Costa Ricas wuchs (La Selva Biological Station), oder dass es bei dem von ihm untersuchten Individuum zu einer leichten Verschiebung kam.

Die unterschiedlichen Duftemissionszeiten der untersuchten *Anthurium* und *Spathiphyllum* Arten sind möglicherweise ein Mechanismus, um interspezifische Konkurrenz bei der Bestäuberanlockung zu vermeiden. Die Zusammenhänge dieser unterschiedlichen Zeiten mit den besuchenden Bienenarten werden weiter im Kapitel „Blütenbesucher“ diskutiert.

## **4.2 Fortpflanzungssysteme**

Eine Selbstbestäubung der untersuchten Arten bei einem vollständigen Ausschluss der Bestäuber war nicht möglich. Wie in Mayo et al. (1997) gezeigt, gilt in der gesamten Familie Araceae Protogynie als ein beständiges Merkmal. Aufgrund dieses Merkmals ist die weibliche Phase vorbei, bevor der Pollen präsentiert wird. Selbstbestäubung wird dadurch weitgehend verhindert (Maia et al., 2013). Unsere Ergebnisse deuten darauf hin, dass Fremdbestäubung bei den untersuchten Arten unerlässlich ist und die untersuchten Arten in ihrer sexuellen Fortpflanzung auf die bestäubenden Insekten angewiesen sind. Zahlreiche Arbeiten zeigen, dass innerhalb der Araceae Zoophilie als allgemeines Merkmal gilt (Gibernau, 2003; Gibernau et al., 2010; Hentrich et al., 2010; Vogel, 1966a).

#### 4.2.1 Interspezifische Kreuzung (Hybridisierung)

Selbstinkompatibilität beruht auf der Fähigkeit der Pflanze zwischen „Selbst“- und „Fremd“-Pollen zu unterscheiden (Held et al., 2019). Aus diesem Grund kommt es nicht zur Verschmelzung der Geschlechtszellen derselben Pflanze und damit nicht zur Inzuchtdepression (Heß, 2005). Da eine interspezifische Kreuzung zwischen *Anthurium ochrantum* und *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* in einem Experiment bestätigt wurde, dürfte Hybridisierung zwischen diesen zwei Arten generell möglich sein. Allerdings wurde nicht geprüft, ob der Hybrid fertil ist und die Stichprobengröße liegt bei nur zwei Individuen. Eine Fortpflanzungsbarriere abgesehen von den bestäubenden Bienenarten, scheint somit nicht vorhanden zu sein. Interessanterweise konnten wir im Untersuchungsgebiet, in natürlichen Mischpopulationen, keine als Hybride dieser Mutterarten definierbare Tochterpflanzen sicherstellen. Es stellt sich somit die Frage, warum keine natürlichen Hybride vorhanden sind, wenn eine manuelle Hybridisierung dieser beiden Arten möglich ist. Blütenbesucher als Bestäubungsbarriere und deren Zusammenhang mit Duftzusammensetzung und Duftemissionsuhrzeiten der Pflanzen wurden von Prachtbienen bestäubten, Orchideen diskutiert (Hills et al., 1972). Dabei wurde gezeigt, dass die primäre Fortpflanzungsschranke zwischen unterschiedlichen *Catasetum*-Arten der artspezifische Duft ist. Die artspezifische Duftzusammensetzung dürfte auch bei der reproduktiven Isolation von *A. ochrantum* und *A. ochrantum* var. *pluricostatum* eine wichtige Rolle spielen. Die unterschiedlichen Bestäubergemeinschaften erscheinen noch dazu zu unterschiedlichen Uhrzeiten an den Pflanzen. Dieser zeitliche Unterschied stellt vielleicht noch eine zusätzliche Barriere, für Bienenarten dar, die beide Arten besuchen. Trotz der großen Unterschiede in der Bestäubergemeinschaft gab es eine Bienenart, *Euglossa tridentata*, die an beiden Arten angetroffen wurde, wenn auch mit einer eindeutigen Präferenz für *A. ochrantum* var. *pluricostatum*. Bienen dieser Art könnten bei überlappenden Duftintensitätshöhepunkten der beiden *Anthurium*-Arten als interspezifischer Pollenvektor fungieren.

Angesichts dieser Ergebnisse, und denen von Steiner (2016) lässt sich darüber diskutieren, ob es sich bei *A. ochrantum* var. *pluricostatum* nicht doch um eine eigene Art handelt. Um dieser Frage nachzugehen müssen jedoch noch weitere taxonomische Untersuchungen gemacht werden und die einst als *A. pluricostatum*

beschriebene Pflanze an ihrem Typenstandort an der karibischen Seite Costa Ricas mit der in dieser Studie als *A. ochrantum* var. *pluricostatum* bezeichnete Pflanze verglichen werden. Schließlich werden phylogenetische Untersuchungen notwendig sein, um die Verwandtschaftsverhältnisse dieser beiden Taxa aufzuklären.

### **4.3. Blütenbesucher und deren tageszeitliche Aktivitätsmuster**

Die häufigsten Infloreszenzbesucher von *Anthurium* während dieser Arbeit waren die Prachtbienen aus den Gattungen *Euglossa* und *Eulaema*. Abgesehen von Prachtbienen konnten vereinzelt stachellose Bienen und *Curculionidae* (Rüsselkäfer) dokumentiert werden. Im Folgenden werden die untersuchten Arten und deren jeweiligen Blütenbesucher separat diskutiert.

*Anthurium hoffmannii* wurde während der zweitägigen Beobachtung der weiblichen Anthesephasen ausschließlich von der Art *Euglossa gorgonesis* besucht. Dies ist ein weiterer Hinweis darauf, dass diese Art den Hauptbestäuber von *A. hoffmannii* darstellt, wie Steiner (2016) postulierte. Allerdings beobachtete Steiner die Bienen ausschließlich während der männlichen Phase. Die zusätzliche Information dient somit als weiteres Beweismaterial für die Rolle dieser Bienenart. In beiden Phasen besuchten die Bienen die Infloreszenzen zwischen sieben und acht Uhr. Der Duftemissionshöhepunkt von *A. hoffmannii* fällt ebenfalls in diese Zeit (Steiner, 2016). Der Beginn der täglichen Aktivität der Gattung *Euglossa* (Abb. 10) fällt mit dem Duftemissionshöhepunkt von *A. hoffmannii* zusammen und die Aktivität der Gattung *Euglossa* erhöht sich signifikant ab sieben Uhr (Abb. 10). Dies ist ein weiterer Hinweis darauf, dass die Blütenduftproduktion mit der Hauptaktivitätszeit der jeweiligen bestäubenden Bienenart zusammenhängt.

Zusätzlich identifizierte Steiner, (2016) neben *Euglossa gorgonesis*, auch *Euglossa flammea* sowie *Eulaema meriana* und *Eulaema cingulata* als Blütenbesucher und somit mögliche Bestäuber dieser Pflanze. Wie bei den anderen *Anthurium*-Arten spielen *Curculionidae* und die stachellose Bienenart *Trigona fulviventris* möglicherweise eine nicht zu unterschätzende Rolle bei der Bestäubung (Steiner, 2016).

*Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* wurde in der vorliegenden Studie ausschließlich durch die Gattung *Euglossa* besucht. Dabei wurden die sechs Arten *E. heterosticta*, *E. tridentata*, *E. sapphirina*, *E. cybelia*, *E. variabilis* und *E. gorgonesis* dokumentiert. Interessanterweise konnten hier, wie bei Steiner (2016) keine anderen PrachtbienenGattungen außer *Euglossa* gesichtet werden. Steiner dokumentierte noch zwei weitere *Euglossa* Arten, und zwar *E. hansonii* und *E. deceptrix*. Weitere Besucher, die von Steiner (2016) dokumentiert wurden gehören zu den stachellosen Bienen, *Drosophila* Fliegen, *Crematogaster* Ameisen und *Curculionidae* (Steiner, 2016).

Diese Insekten besuchten die Infloreszenzen auch bei dieser Art während der Hauptemissionszeit des Duftes, zwischen 08:30 – 11:00. Mit der Abnahme der Duftintensität ab 11:30 vermindert sich die Sammelaktivität der Bienen und nur selten besuchten einzelne Individuen die Infloreszenzen (Abb. 10). Wie bereits oben erwähnt liegt dies offensichtlich auch an dem Hauptaktivitätszeitraum der Gattung *Euglossa* und deutet darauf hin, dass hier möglicherweise eine gewisse Anpassung des Blühzeitraumes seitens der Pflanzen stattgefunden hat. Bei von Prachtbienen bestäubten *Catasetum*-Arten wurde gezeigt, dass der Sammelaktivitätshöhepunkt der Bienen mit dem Duftemissionshöhepunkt zeitlich zusammenfällt (Milet-Pinheiro et al., 2015). Unser Experiment bestätigt auch, dass die Gattung *Euglossa* als alleinige Bestäuber bei dieser Pflanzen-Art fungieren kann. Durch strukturelle Untersuchungen konnte gezeigt werden, dass nicht alle Prachtbienen, die die weibliche Phase besuchen, Pollen am Körper hatten. Ein paar Individuen trugen jedoch hohe Mengen auf (Tab. 17) der Körperoberfläche. Ein möglicher Grund dafür könnte das ausgeprägte Reinigungsverhalten der Bienen sein. Bei der Reinigung befreien sie sich von Fremdpartikeln und somit auch von Pollenkörnern (Koch et al., 2017). Funktionsmorphologische Untersuchungen von Bembé (2004) bei Prachtbienen ergaben, dass die Männchen aller fünf Gattungen dafür die nötigen Bewegungsmöglichkeiten besitzen. Rüsselkäfer und stachellose Bienen werden auch als mögliche Bestäuber von *A. ochrantum* var. *pluricostatum* angegeben, da die Tiere Pollen dieser Art an Ihrem Körper trugen (Steiner, 2016). Die positive Bestäubung durch die genannten Insekten konnte in der vorliegenden Studie jedoch nicht bestätigt werden, da Experimente zur Fähigkeit von Rüsselkäfern (*Cyclanthura*) als Pollenvektor zu fungieren, nicht zum Befruchtungserfolg führten. Ob ein alleiniger Besuch durch stachellose Bienen bei dieser *Anthurium* Art zum Fruchterfolg führen kann, müsste ebenfalls noch getestet werden.

*Anthurium ochrantum* wurde im Gegensatz zu *A. ochrantum* var. *pluricostatum* bereits in den frühen Morgenstunden, von 05:30 bis 07:00, von Prachtbienen aus den Gattungen *Eulaema*, *Exaraete* und *Euglossa* besucht. Die meisten Infloreszenzanflüge wurden zu den Hauptduftzeiten zwischen 05:30 und 07:30 durch die Art *Eulaema bombiformis* getätigt. Frühere Beobachtungen von Steiner (2016) zeigten ebenfalls, dass diese Pflanze vermehrt durch *E. bombiformis* zwischen 06:00 – 07:00 besucht wird. So ein frühes Sammelverhalten wurde für *E. bombiformis* auch bei der Bestäubung von *Unonopsis stipitata* (Annonaceae) festgestellt (Teichert et al., 2009).

Wie in der vorliegenden Studie gezeigt, liegt der Aktivitätshöhepunkt der Gattung *Euglossa* zwischen 09:00 – 11:30. Durch *Euglossa* bestäubte *Catasetum*-Arten (*Orchidaceae*) zeigen ihr Duftemissionsmaximum ebenfalls zwischen 09:00 – 12:00, wohingegen die von *Eulaema* bestäubten *Catasetum*-Arten ihren Dufthöhepunkt gegen 06:00 haben (Milet-Pinheiro et al., 2015). Die Ergebnisse unserer Studie zeigen, dass die Gattung *Eulaema* zwischen 05:30 – 07:30 ihren Sammelaktivitätshöhepunkt hat. Individuen dieser Gattung waren auf *Anthurium ochrantum* auch ausschließlich zwischen 05:30 – 07:30, der Zeitraum an dem die Pflanze ihr Duftausstoßmaximum erreicht, zu finden. Bei *Catasetum macrocarpum*, die so wie *A. ochrantum* von *Eulaema* bestäubt wird, liegt der Duftintensitätshöhepunkt auch um 06:00 Uhr Morgens (Carvalho und Machado, 2002).

Den zweithäufigsten Blütenbesucher bei *A. ochrantum* stellt die Art *Trigona fulviventris* dar. Steiner (2016) konnte auf *A. ochrantum* einige dieser Bienen dokumentieren. Auch hier ist noch nicht vollständig geklärt, ob die stachellosen Bienen auch als gute Bestäuber fungieren oder nicht. Neufunde für *A. ochrantum* stellten die Bienenarten *Exaraete smaragdina*, *Eulaema speciosa* und *Euglossa tridentata* dar, die jedoch aufgrund ihres seltenen Auftretens eher eine untergeordnete Rolle in der Bestäubung zu spielen scheinen. Da sie jeweils nur ein Mal beim Anflug und Landung auf einem Spadix beobachtet werden konnten, dürfte es sich um zufällige Besuche handeln. Ein anderer Grund für die seltenen Besuche dieser Arten könnte auch eine generelle Seltenheit, zumindest an *Anthurium* Blütenständen, sein. Bei *Euglossa tridentata* trifft dies offensichtlich nicht zu, da die Art zum Beispiel bei *A. ochrantum* var. *pluricostatum* den häufigsten Blütenbesucher darstellt. Daher kann zumindest bei dieser Bienenart

davon ausgegangen werden, dass die Art aufgrund von gewissen Präferenzen überwiegend nur eine der beiden *Anthurium* Arten besucht. Als weitere mögliche Bestäuber von *A. ochrantum* werden Rüsselkäfer der Gattung *Cyclanthura* angegeben (Franz, 2007). Somit dürften bei dieser Art Rüsselkäfer als Co-Bestäuber fungieren. Interessanterweise konnten während dieser Studie nur an einer von fünf untersuchten Infloreszenzen von *A. ochrantum* sechs Individuen dieser Rüsselkäfer dokumentiert werden.

Die in dieser Studie durchgeführten Beobachtungen von *Spathiphyllum phryniifolium* sollten testen, ob die Art am Nachmittag, wenn die Duftproduktion stark zurückgeht, auch noch Blütenbesucher anlockt oder nicht. Außer zwei kleinen schwarzen Fliegen, vermutlich *Drosophila* sp., wurden keine weiteren Infloreszenzbesucher am Nachmittag gesichtet. Die Rolle von Fliegen als Blütenbesucher von *Spathiphyllum* ist noch weitgehend unerforscht. Generell werden wenige Neotropische Araceae Gattungen von Fliegen bestäubt. Bei *Dracontium* und einigen *Anthurium* Arten wird vermutet, dass sie durch Fliegen bestäubt werden (Grayum, 1990, Schwertfeger et al., 2002). Fliegen könnten durchaus eine Rolle bei der Bestäubung von *Spathiphyllum* spielen, zumal Stubits (2019) ebenfalls in der männlichen und weiblichen Phase Anflüge beobachten konnte. Mit Hilfe von Duftfallen, die mit synthetischen und aus den untersuchten *Spathiphyllum* Arten bekannten Duftstoffen bestückt waren, gelang es, eine hohe Anzahl an kleinen Fliegen anzulocken (Stubits, 2019). Da während den Beobachtungen am Nachmittag keine weiteren Insekten, vor allem keine Prachtbienen angelockt wurden, jedoch am Vormittag zahlreiche Blütenbesucher von Steiner (2016) und Stubits (2019) dokumentiert wurden, kann angenommen werden, dass dies an den tageszeitlichen Schwankungen des Duftausstoßes liegt. Während der Beobachtungszeit von 13:00 – 16:00 Uhr produziert die Pflanzenart nur sehr schwache Gerüche, während ihr Duftmaximum zwischen 08:30 - 10:30 liegt. Beobachtungen von Stubits (2019) zeigen, dass das Bestäuberspektrum von *S. phryniifolium* sehr umfangreich ist. Unterschiedliche Prachtbienenarten der Gattungen *Euglossa*, *Exaraete*, *Eufriesea* sowie stachellose Bienen, *Curculionidae*, *Chrysomelidae* und *Syrphidae* besuchten die Infloreszenzen zu den Zeiten starker Duftemissionen. Da das Aktivitätsmuster der vorkommenden Prachtbienenarten generell am Nachmittag abnimmt (Abb. 10) ist naheliegend, dass die Besuche auch aus diesem Grund zu dieser Zeit abnehmen. Die unterschiedlichen Duftemissionszeiten der untersuchten



*Anthurium* und *Spathiphyllum* Arten in der Untersuchungsregion tragen möglicherweise einen Teil zur unterschiedlichen Artenzusammensetzung an besuchenden Prachtbienen bei. Neben der chemischen Duftzusammensetzung der verschiedenen Arten spielt auch der Duftemissionszeitpunkt eine wichtige Rolle (Ramírez et al., 2011). Armbruster und McCormick (1990) und Armbruster und Berg (1994) zeigen, dass Bienen der Gattungen *Euglossa* und *Eulaema* unterschiedliche Sammelaktivitätszeiträume besitzen. Der Beginn der tageszeitlichen Aktivitätsmuster dieser Gattungen hängt höchstwahrscheinlich von der Lufttemperatur und der damit zusammenhängenden Temperaturregulierung der Bienen ab (Inouye, 1975, May und Casey, 1983).

#### **4.4 Visuelle vs. olfaktorische Infloreszenzsignale**

Die Blütenstände der untersuchten Pflanzenarten weisen je nach Art unterschiedliche Farben auf. Während *A. hoffmannii* einen weißen Spadix hat, ist dieser bei *Anthurium ochrantum* und *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* gelblich, und verändert seine Farbe sogar während der Anthese. Der Spadix von *A. hacumense* hingegen, hat eine violette Farbe und der von *Spathiphyllum phryniifolium* ist cremig-weiß. Die Spatha, die bei allen diesen Arten eine grüne Farbe hat, ist mit Ausnahme von *Spathiphyllum phryniifolium*, wo sie aufrecht hinter dem Spadix steht, nach unten gebogen. Die Farben dieser Infloreszenzen könnten bei der Anlockung der Bestäuber durchaus eine Rolle spielen. Obwohl das Farbsehen der Bienen schon bekannt ist (von Frisch, 1914), wurde diesem Blütensignal bei der Erforschung der Bestäubungsbiologie durch männliche Prachtbienen bisher nur wenig Beachtung geschenkt.

In der vorliegenden Studie wurde zum ersten Mal gezeigt, dass die Farbe der *Anthurium* – Infloreszenzen, bei der Anlockung männlicher Prachtbienen keine große Rolle spielen dürfte. So gut wie alle Prachtbienenarten, die als Bestäuber von *Anthurium ochrantum* sowie *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* in Frage kommen, konnten die Infloreszenzen ausschließlich durch deren olfaktorische Reize finden. Die Bienen hatten keine Probleme die duftenden Blütenstände, die unter einem weißen Stoffsäckchen verpackt waren, zu finden. Die Farbe des Säckchens könnte zwar als neuer visueller Reiz angesehen werden, da aber die gleichfarbigen Kontrollsäckchen nie angeflogen wurden, dürfte die Farbe nicht von großem Interesse

für die Bienen gewesen sein. Obwohl eine Fülle von Studien zur Anlockung von Prachtbienen mit synthetischen Duftstoffen existiert (Armbruster und McCormick, 1990; Dressler, 1968b; Hentrich et al., 2010; Hetherington-Rauth und Ramírez, 2016; Moore, 2009; Whitten et al., 1988), konnte über die Duftanlockung durch Ausschluss visueller Reize kaum Information in der Literatur gefunden werden. Dass die Blütendüfte von „Parfümblumen“ den Hauptanziehungsfaktor für die bestäubenden männlichen Prachtbienen darstellen wird zwar in vielen Arbeiten erwähnt (Dressler, 1968a, Vogel, 1966) und es wurde vielfach gezeigt, dass die Bienen durch synthetisch hergestellte Blütenduftstoffe und deren Mischung angelockt werden (Williams und Dodson, 1972), aber explizite Arbeiten über die Anlockung durch den Blütenduft selbst gibt es kaum. Zu der von Prachtbienen bestäubten Orchideenart *Catasetum maculatum* gibt es eine interessante Untersuchung (Adams, 1968). In der Studie wurde die Pflanze für wenige Minuten in ein durchsichtiges Kunststoffsäckchen eingepackt. Nach Entfernen dieser Verpackung wurde festgestellt, dass die Prachtbienen von den in der Verpackung verbleibenden Restdüften angelockt wurden. Bei anderen *Catasetum*-Arten wurde gezeigt, dass die Anlockung der artspezifischen Bestäubergemeinschaft, die aus ein paar Prachtbienenarten bestand, nur durch die Kombination mehrerer Duftkomponenten möglich ist und Einzelstoffe hingegen auch viele andere Prachtbienenmännchen anlocken, die aber die Blüten der jeweiligen *Catasetum*-Art nicht besuchen (Hills et al., 1972). Es wurde auch gezeigt, dass bei der Bestäubung der Palmenart *Geonoma macrostachys*, die Kopplung der visuellen Infloreszenzreize mit den olfaktorischen Infloreszenzreizen eine entscheidende Rolle für die Anlockung der männlichen Prachtbienen spielt (Knudsen et al., 1999). Die eingepackten Blütenstände in der genannten Studie wurden zwar angefliegen, aber es kam nicht zur Landung der Bienen. Demgegenüber scheinen bei *A. ochrantum* und *A. ochrantum* var. *pluricostatum* die Größe, Farbe, sowie Form der Blüte keine Rolle zu spielen. Alle dokumentierten Anflüge zu den verpackten Blütenständen führten zur Landung der Bienen und sie hatten keine auffälligen Probleme, die neuen Umstände zu akzeptieren. Dabei stellt sich die Frage, ob die Bienen sich die visuellen Signale der vorher besuchten, nicht verpackten, Infloreszenz nicht merken bzw. ob es für sie keine Rolle spielt, ob die Farbe ident zur vorher besuchten Duftquelle war. Viele Bienenarten sind für ihre Blütenstetigkeit bekannt, welche wiederum oft eine Voraussetzung für die erfolgreiche Bestäubung der Pflanzen darstellt (Willmer, 2011). Ob und in wie weit Prachtbienenmännchen blütenstet sind wurde noch wenig

untersucht (Roubik und Hanson 2004). Ein weiterer Besucher außerhalb der Prachtbienen, der möglicherweise auch alleine von dem Duft angelockt wurde, war eine stachellose Biene der Art *Trigona fulviventris*, die beim Anflug auf die eingepackte Infloreszenz beobachtet werden konnte. Besonders auffällig war dabei die hohe Anzahl von *Eulaema bombiformis*. Strukturelle-Untersuchungen von sechs Individuen der Art *E. bombiformis* zeigten, dass alle Bienen verschiedenste Pollenkörner an ihren Vorder-, Mittel- und Hinterextremitäten trugen, allerdings konnten nur auf zwei Individuen Pollen von *A. ochrantum* gefunden werden. Eines der beiden Individuen trug eine beachtliche Menge von mehr als 800 Pollenkörnern von *A. ochrantum* an ihrem Körper (Tab. 16, Abb. 13 E - F).

#### **4.5 Spezifität der Blütenbesucher für bestimmte Blütenduftstoffe**

Neben den Experimenten zum Ausschluss der visuellen Signale, womit bewiesen wurde, dass die Bienen vom Blütenduft alleine zu den jeweiligen Pflanzen angelockt werden, wurden auch Versuche mit synthetischen Duftstoffen durchgeführt, die Fragen zur olfaktorischen Spezialisierung der Bienen beantworten sollten. Einer dieser Blütenduftkomponenten war Ipsdienol. Laut Whitten et al. (1988) macht dieser 80 - 90% des Duftes von *A. ochrantum* aus. Der Duft lockte während des einmal für drei Stunden, von 09:00 – 12:00, durchgeführten Versuchs nur die Art *Euglossa tridentata* an. Whitten et al. (1988) konnten in Panama, Mexico und Peru insgesamt neun Arten aus zwei Gattungen (*Euglossa* und *Eulaema*) darunter *Euglossa tridentata* mit diesem Lockstoff anlocken. Angesichts der geringen Stichprobenmenge ist es möglich, dass die zukünftigen Versuche in La Gamba, Costa Rica vielleicht noch weitere Prachtbienenarten mit dem Duftstoff anlocken werden. Vor allem wäre es interessant zu überprüfen, ob *Eulaema bombiformis* angelockt wird, wenn der Duftstoff morgens zwischen 05:30 – 07:30 ausgebracht wird. Interessant ist auch, dass *Euglossa tridentata* zwar von Ipsdienol angelockt wird, bei *A. ochrantum* jedoch nur einmal angetroffen wurde. Ob hier andere Komponenten als Repellent wirken, wie es für *Catasetum* gezeigt wurde (Williams und Dodson 1972), müsste erst durch weitere Experimente getestet werden.

Im selben Zeitraum in dem mehrere Individuen der Bienenart *Eulaema bombiformis* die Blütenstände von *A. ochrantum* besucht haben, wurden in der Region Duftköder mit synthetischem Terpen-1,4-ol, Geraniol und Terpenen-4-ol von Florian Etl

ausgelegt. Mit der Substanz Terpen-1,4-ol wurden keine Arten angelockt doch zu Geraniol flogen vier Individuen von *E. bombiformis* und mit Terpenen-4-ol gelang es neun Individuen von *Eulaema meriana* anzulocken (F. Etl, pers, Kommunikation). Diese Resultate deuten darauf hin, dass möglicherweise die Duftkomponente Geraniol für die Anlockung von *E. bombiformis* zu *A. ochrantum* verantwortlich ist. So scheinen die anderen Hauptduftkomponenten von *A. ochrantum*, Ipsdienol und beta-Myrcene (Whitten et al., 1988, F. Etl, pers. Kommunikation) weniger wichtig als Geraniol bei der Anlockung zu sein. Außerdem ist beachtlich, dass *Eulaema meriana*, welche mit *E. bombiformis* sehr nahe verwandt ist, zwar von einer anderen Komponente angelockt wird, Geraniol jedoch gar nicht anfliegt und vice versa. Das erklärt auch, dass kein einziges Individuum von *E. meriana* an *A. ochrantum* gesehen wurde.

#### **4.5 Bestäubungseffizienz der verschiedenen Blütenbesucher**

Bei einigen bereits untersuchten Arten der Gattungen *Anthurium* und *Spathiphyllum* (Dressler, 1968a; Hentrich et al., 2010; Schwerdtfeger et al., 2002; Vogel, 1966a; Weber und Gerlach, 2018) wurden Prachtbienen als Hauptbestäuber beschrieben. Im Fall von *Spathiphyllum friedrichsthali* wurden sie als Co-Bestäuber zusammen mit stachellosen Bienen beschrieben (Montalvo und Ackerman, 1986). Franz (2007) beschrieb eine Curculionidae (*Cyclantura*) als Bestäuber von verschiedenen *Anthurium* Arten. Bei mindestens zwei Arten (*A. formosum* und *A. ochrantum*) sind Prachtbienen und Rüsselkäfer möglicherweise Co-Bestäuber. Aus unseren Untersuchungen geht hervor, dass Prachtbienen definitiv als effektive Bestäuber fungieren können, aber dass nur ein geringer Anteil an Bienen mit dem richtigen Pollen beladen war. Das bedeutet, dass die Bestäuber in dem Fall einen limitierenden Faktor für den Befruchtungserfolg darstellen. *Cyclantura* Rüsselkäfer, die ebenfalls häufige Besucher darstellten, trugen ebenfalls Pollen am Körper.

Es ist bekannt, dass *A. formosum* von Prachtbienen (*Euglossa* und *Eulaema*) und Rüsselkäfern (*Cyclantura*) der Art *C. carinata* besucht werden (Franz, 2007). Auch Käfer der Familie Chrysomelidae wurden auf Blütenständen gesichtet, allerdings wird angenommen, dass diese keine Bestäubung bei *Anthurium* ausführen können (Franz, 2007). Auch *Anthurium ochrantum* wird als rüsselkäferbestäubt betrachtet (Franz, 2007). Die Resultate der vorliegenden Studie zeigen jedoch, dass die Art am häufigsten von *Eulaema bombiformis* besucht und mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit

auch bestäubt wird. Strukturelle Untersuchungen von sechs *E. bombiformis* Individuen zeigten, dass alle Bienen verschiedenste Pollenkörner an ihren Körpern trugen und nur auf zwei Individuen Pollen von *A. ochrantum* gefunden wurde (Tab. 16, Abb. 13 E – F). Im Experiment von Whitten et al., (1988) wurde gezeigt, dass der Duftstoff Ipsdienol, Hauptkomponente von *A. ochrantum* nur Prachtbienen, jedoch keine Rüsselkäfer anlockt. So stellt sich die Frage, welche Signale Käfer der Gattung *Cyclantura* nutzen, um die *Anthurium*-Arten ausfindig zu machen. Um die Frage zu beantworten, ob Bienen oder Rüsselkäfer als Hauptbestäuber von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* fungieren, wurden Ausschlussexperimente durchgeführt, bei denen entweder nur Prachtbienen oder nur Rüsselkäfer die Infloreszenzen in deren rezeptiven Phasen besuchen konnten. Da die Bestäubung durch die Rüsselkäfer in den Experimenten nicht erfolgte, decken sich die Resultate nicht mit unserer Hypothese, dass Rüsselkäfer eine Bestäubung bei *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* durchführen können. Womöglich war die Anzahl der dazu künstlich umgesetzten Rüsselkäfer, mit je einem Rüsselkäfer pro Infloreszenz, zu gering. Erfolgreiche Bestäubung durch Rüsselkäfer erfolgte bei *A. formosum* nach einem Besuch durch acht Rüsselkäfer (Franz, 2007). Des Weiteren betrug die Aufenthaltsdauer der Käfer auf den Infloreszenzen während unserer Experimente nur zwei Tage und möglicherweise kam es während dieser Zeit zu keinem Kontakt der Pollen mit den feuchten Narben. Interessanterweise kam es auch bei dem durchgeführten Hybridisierungsexperiment, bei dem sechs Rüsselkäfer von einer Pollen ausschüttenden Infloreszenz von *A. ochrantum* auf eine mit rezeptiven Narben bestückten Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* umgesetzt wurden, nicht zur Bestäubung. Dabei betrug die Aufenthaltsdauer der Käfer hierbei sogar vier Tage, beinahe die gesamte Dauer der weiblichen Antheseperiode. Ultrastrukturelle Untersuchungen dieser Rüsselkäfer zeigten, dass zwei der Käfer Pollen am Thorax, dem Abdomen und an den Extremitäten trugen (Abb. 11). Im Gegensatz dazu fand bei den nur von Prachtbienen besuchten Infloreszenzen von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* eine erfolgreiche Bestäubung statt und es kam zu erfolgreicher Fruchtbildung. Während der gesamten weiblichen Antheseperiode besuchten insgesamt 15 Bienenindividuen aus fünf Arten der Gattung *Euglossa* die Infloreszenz und führten die typischen Duft-Sammelbewegungen durch. Dass eine Pflanzenart durch mehrere Prachtbienen-Arten besucht wird ist nicht ungewöhnlich (Chartier et al., 2014; Schwerdtfeger et al., 2002; Williams und Dodson, 1972).

Strukturelle Untersuchungen von vier der 15 Individuen zeigten Pollenkörner von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* auf nur drei Bienen. Dabei wurde eine unterschiedliche Anzahl an Pollenkörnern an Vorder-, Mittel- und Hinterextremitäten festgestellt. Bei einem Individuum von *Euglossa hansonii* konnten mehr als 450 Pollenkörner dieser Art am Körper der Biene gezählt werden. Eine so hohe Anzahl an Pollenkörnern lässt sich vermutlich durch die Landung und die typischen Sammelbewegungen auf einem, in der männlichen Phase befindlichen Spadix erklären. Der Pollen bleibt dabei anscheinend an den Extremitäten haften und bei erneuter Landung auf einer anderen, in der weiblichen Phase befindlichen, Infloreszenz werden die Pollen auf die rezeptiven Narben übertragen und führen somit zur Bestäubung. Es konnte an den Bienen ebenfalls Pollen von anderen Pflanzenarten dokumentiert werden. Somit ist klar, dass die Bienen auch verschiedene andere Blüten außerhalb von *Anthurium* besuchen. Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Rüsselkäfer als Hauptbestäuber bei *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* ausscheiden und Prachtbienen diese Aufgabe zum Großteil erfüllen. Wie es mit der Bestäubung durch Rüsselkäfer im Vergleich zur Bestäubungsleistung der Prachtbienen bei *A. hoffmannii*, *A. hacumense* und *Spathiphyllum phrynifolium* aussieht müsste ebenfalls durch ähnliche Experimente getestet werden und kann zum jetzigen Zeitpunkt nicht beurteilt werden.

## Quellen

- Ackerman J. D. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction. *Biological Journal of the Linnean Society* 1983; 20(3):301–14.
- Adams R. The Attraction of Euglossini (Hymenoptera: Apidae) to Fragrance compounds of Orchid flowers, *Doctoral thesis*, 1968.
- Armbruster S.W. Estimating and Testing the Shapes of Adaptive Surfaces: The Morphology and Pollination of Dalechampia Blossoms. *The American Naturalist* 1990; Vol. 135 (No. 1): pp. 14-31.
- Armbruster S. W, Berg E. E. Thermal Ecology of Male Euglossine Bees in a Tropical Wet Forest: Fragrance Foraging in Relation to Operative Temperature. *Biotropica* 1994; Vol 26.(No. 1): pp. 50-60.
- Armbruster S. W, McCormick D K. Diel Foraging Patterns of Male Euglossine Bees: Ecological Causes and Evolutionary Responses by Plants. *Biotropica* 1990; Vol. 22 (No. 2.):160–71.
- Ayasse, M. und Dötterl, S. The role of preadaptations or evolutionary novelties for the evolution of sexually deceptive orchids. *New Phytologist* 2014; 203:710–2.
- Bembé B. Functional morphology in male euglossine bees and their ability to spray fragrances (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Apidologie* 2004;35 (3): 283–91.
- Boyce P, Croat TB. The Überlist of Araceae, Totals for published and estimated number of species in Aroid genera 2016.
- Carvalho R, Machado I. C. Pollination of *Catasetum macrocarpum* (Orchidaceae) by *Eulaema bombiformis* (Euglossini). *Lindleyana - West Palm Beach-* 2002; 17 (2):85–90.
- Chartier M, Gibernau M, Renner S. S. The evolution of pollinator-plant interaction types in the Araceae. *Evolution; International journal of organic evolution* 2014; 68(5): 1533–43.
- Croat T. B. Flowering Behavior of the Neotropical Genus *Anthurium* (Araceae). *American journal of botany* 1980; 67(6):888–904.
- Cusimano N, Bogner J, Mayo SJ, Boyce PC, Wong SY, Hesse M et al. Relationships within the Araceae: comparison of morphological patterns with molecular phylogenies. *American journal of botany* 2011; 98(4): 654–68.
- Dettner K, Peters W. *Lehrbuch der Entomologie Bd 1*. 2nd ed. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag; 2010.
- Dodson C. H, Dressler R. L, Hills H. G, Adams R. M, Williams N. H. Biologically active compounds in orchid fragrances. *Science (New York, N.Y.)* 1969; 164(3885): 1243–9.

- Dötterl S, Vereecken N. J. The chemical ecology and evolution of bee–flower interactions: a review and perspectives The present review is one in the special series of reviews on animal–plant interactions. *Can. J. Zool.* 2010; 88(7): 668–97.
- Dressler RL. Observations on Orchids and Euglossine Bees in Panama and Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 1968a; 15(1): 143–83.
- Dressler R. L. Pollination by Euglossine Bees. Society for study of Evolution 1968b; Vol. 22(No.1): pp. 202 - 210.
- Eltz T. Sag's durch die Blume: Evolution des Parfümsammelns der Prachtbienen (Euglossini). *Entomologie heute* 2010:3–16.
- Eltz T, Sager A, Lunau K. Juggling with volatiles: exposure of perfumes by displaying male orchid bees. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* 2005;191(7):575–81.
- Eltz T, Whitten W.M, Roubik D.W, Linsenmair K.E. Fragrance collection, storage, and accumulation by individual male orchid bees. *Journal of chemical Ecology* 1999;25(1):157–76.
- Endress K.P. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge: Cambridge Univ. Press 1994.
- Engler H. G. A. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. Leipzig, 1898. <https://www.ipni.org/n/15320-2> (accessed February 19, 2020).
- Etl F, Franschitz A, Aguiar A.J.C, Schönenberger J, Dötterl S. A perfume-collecting male oil bee? Evidences of a novel pollination system involving *Anthurium acutifolium* (Araceae) and *Paratetrapedia chocoensis* (Apidae, Tapinotaspidini). *Flora* 2017; 232:7–15.
- Franz N. Systematics of *Cyclanthura* gen. n., a new genus of Derelomini (Coleoptera: Curculionidae). *Insect Syst Evol* 2003; 34(2): 153–98.
- Franz N. Pollination of *Anthurium* (Araceae) by derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Rev. Biol. Trop.* 2007; Vol. 55(1): 266–77.
- Frisch K von. Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zoologische Jahrbücher 1914 (Physiol) 35: (Sonderdruck: 188 S., 5 Tafeln)
- Gibernau M. Pollinators and Visitors of Aroid Inflorescences. *Aroideana* 2003; Vol. 26:66–83.
- Gibernau M. Pollinators and Visitors of Aroid Inflorescences: an addendum. *Aroideana* 2011; Vol. 34:70–83.
- Gibernau M, Chartier M, Barabé D. Recent Advances Towards an Evolutionary Comprehension of Araceae Pollination 2010: 101–14.



- Gottsberger G, Silberbauer-Gottsberger I, Dötterl S. Pollination and floral scent differentiation in species of the *Philodendron bipinnatifidum* complex (Araceae). *Plant Syst Evol* 2013; 299(4): 793–809.
- Grayum M. H. Evolution and Phylogeny of the Araceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 1990; 77(4): 628.
- Hallmann C.A, Sorg M, Jongejans E, Siepel H, Hofland N, Schwan H et al. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PloS one* 2017;12(10): e0185809.
- Hammel B, Grayum M, Zamora N. *Manual de plantas de Costa Rica*. St. Louis, Miss.: Missouri Botanical Garden; 2004.
- Held A, Sadava D, Markl J, Jarosch B, Hillis DM, Heller HC et al. *Purves Biologie*. 10th ed. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin / Heidelberg; 2019.
- Henriquez C. L, Arias T, Pires J. C, Croat T. B, Schaal B. A. Phylogenomics of the plant family Araceae. *Molecular phylogenetics and evolution* 2014; 75:91–102.
- Hentrich H, Kaiser R, Gottsberger G. Floral biology and reproductive isolation by floral scent in three sympatric aroid species in French Guiana. *Plant biology* (Stuttgart, Germany) 2010; 12(4): 587–96.
- Heß D. *Systematische Botanik*. 1st ed. Stuttgart: UTB GmbH; 2005.
- Hetherington-Rauth M. C, Ramírez S. R. Evolution and diversity of floral scent chemistry in the euglossine bee-pollinated orchid genus *Gongora*. *Annals of botany* 2016; 118(1): 135–48.
- Hills H. G, Williams N. H, Dodson C. H. Floral Fragrances and Isolating Mechanisms in the Genus *Catasetum* (Orchidaceae). *Biotropica* 1972; Vol. 4(No. 2): pp.61-76.
- Huber W, Weissenhofer A, Zamora N, Weber A. Plant diversity and biogeography of the Golfo Dulce region, Costa Rica 2008; 80:97–103.
- Hutter C-P, Angres V. *Das Verstummen der Natur: Das unheimliche Verschwinden der Insekten, Vögel, Pflanzen - und wie wir es noch aufhalten können*. Erscheinungsort nicht ermittelbar: Ludwig Buchverlag; 2018.
- Inouye W.D. Flight Temperatures of Male Euglossine Bees (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Journal of the Kansas Entomological Society* 1975; Vol. 48(No. 3): pp. 366-370.
- International Aroid Society. *The Genera of Araceae*, 2020. <http://www.aroid.org/> (accessed February 18, 2020).
- Knudsen J. T, Andersson S, Bergman P. Floral Scent Attraction in *Geonoma macrostachys*, an Understorey Palm of the Amazonian Rain Forest. *Oikos* 1999; 85(3): 409.

- Koch L, Lunau K, Wester P. To be on the safe site - Ungroomed spots on the bee's body and their importance for pollination. *PloS one* 2017;12(9): e0182522.
- Kohlmann B, Roderus D, Elle O. Biodiversity conservation in Costa Rica: a correspondence analysis between identified biodiversity hotspots (Araceae, Arecaceae, Bromeliaceae, and Scarabaeinae) and conservation priority life zones. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 2010; 81:511–59.
- Kraemer M, Schmitt U. Possible pollination by hummingbirds in *Anthurium sanguineum* Engl. (Araceae). *Plant Syst Evol* 1999; 217(3-4): 333–5.
- Kuanprasert N, Kuehnle AR, Tang CS. Floral fragrance compounds of some anthurium (ARACEAE) species and hybrids. *Phytochemistry* 1998; 49(2): 521–8.
- Maia A. C. D, Gibernau M, Dötterl S, Navarro D.M, Seifert K, Müller T. The floral scent of *Taccarum ulei* (Araceae): attraction of scarab beetle pollinators to an unusual aliphatic acyloin. *Phytochemistry* 2013; 93:71–8.
- Maia A. C. D, Grimm C, Schubert M, Etl F, Gonçalves E. G, Do Amaral Ferraz Navarro D. M. Novel Floral Scent Compounds from Night-Blooming Araceae Pollinated by Cyclocephaline Scarabs (Melolonthidae, Cyclocephalini). *Journal of chemical Ecology* 2019; 45(2): 204–13.
- May L. M, Casey M. T. Thermoregulation and Heat Exchange in Euglossine Bees. *The university of chicago press* 1983; Vol. 56(No. 4): pp. 541-551.
- Mayo S. J, Bogner J, Boyce P. The genera of Araceae. Kew; 1997.
- Milet-Pinheiro P, Gerlach G. Biology of the Neotropical orchid genus *Catasetum* A historical review on floral scent chemistry and pollinators. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2017; 27:23–34.
- Milet-Pinheiro P, Navarro D. M A. F, Dötterl S, Carvalho A.T, Pinto C.E, Ayasse M. Pollination biology in the dioecious orchid *Catasetum uncatum*: How does floral scent influence the behaviour of pollinators? *Phytochemistry* 2015; 116:149–61.
- Montalvo A. M, Ackerman J. D. Relative pollinator effectiveness and evolution of floral traits in *Spathiphyllum friedrichsthali* (Araceae). *American journal of botany* 1986; 73(12): 1665–76.
- Moore L. Orchid Fragrance Complexity as a Mechanism for Euglossine Bee Pollinator Specialization 2009:1–9.
- Müller-Motzfeld G. Die Bedeutung der Insekten für den Natur- und Umweltschutz. *Biologie in unserer Zeit* 1997; 27(5):330–9.
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 2011; 120(3): 321–6.

- Ramírez S. R, Eltz T, Fujiwara M. K, Gerlach G, Goldman-Huertas B, Tsutsui N. D. Asynchronous Diversification in a Specialized Plant-Pollinator Mutualism. *Science* 2011; Vol. 333(1742-1746).
- Roubik D. W, Hanson P. E. Abejas de orquídeas de la América tropical: Biología y guía de campo = Orchid bees of tropical America biology and field guide. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica: Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio; 2004.
- Schiestl F. P, Dötterl S. The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: coevolution or pre-existing bias? *Evolution; International journal of organic evolution* 2012; 66(7): 2042–55.
- Schott. H. W. Botanische Notizen, 1857.  
<http://legacy.tropicos.org/NamePublicationDetail.aspx?nameid=2104375>  
 (accessed February 19, 2020).
- Schwerdtfeger M, Gerlach G, Kaiser R. ANTHECOLOGY IN THE NEOTROPICAL GENUS *Anthurium* (Araceae): A preliminary report 2002; 23(2): 258–67.
- Seibold S, Gossner M. M, Simons N. K, Blüthgen N, Müller J, Ambarlı D. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* 2019; 574(7780): 671–4.
- Steiner I. Bestäubungsbiologie von *Anthurium* und *Spathiphyllum* (Araceae) im Südwesten Costa Ricas. *Diplomarbeit*, Universität Wien, 2016: 1–60.
- Stubits M. Pollination biology of four sympatric *Spathiphyllum* species (Araceae) in Costa Rica. *Diplomarbeit*, Universität Wien, 2019: 1–92.
- Sultana F, Hu Y-G, Toda M. J, Takenaka K, Yafuso M. Phylogeny and classification of *Colocasiomyia* (Diptera, Drosophilidae), and its evolution of pollination mutualism with aroid plants. *Systematic Entomology* 2006; 31: 684–702.
- Teichert H, Dötterl S, Zimma B, Ayasse M, Gottsberger G. Perfume-collecting male euglossine bees as pollinators of a basal angiosperm: the case of *Unonopsis stipitata* (Annonaceae). *Plant biology* (Stuttgart, Germany) 2009; 11(1): 29–37.
- Tropenstation La Gamba, [http://www.lagamba.at/uploads/media/Trailkarte\\_A4.pdf](http://www.lagamba.at/uploads/media/Trailkarte_A4.pdf)  
 (accessed February 2, 2020)
- Vogel S. Organographie der Blüten kapländischer Ophrydeen mit Bemerkungen zum Koaptations-Problem 1 Disinae und Satyriinae. Mainz Wiesbaden: Akad. der Wiss. u. d. Literatur Steiner in Komm; 1959.
- Vogel S. Scent organs of orchid flowers and their relation to insect pollination; 1966a.
- Vogel S. Scent organs of orchid flowers and their relation to insect pollination 1966b:253–9.

- Vogel S. Parfümsammelnde Bienen als Bestäuber von Orchidaceen und Gloxinia. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 1966: Vol 113, (No 3/4), pp: 302 - 361
- Weber A, Gerlach G. Die großen wissenschaftlichen Leistungen von Stefan Vogel (1925–2015) Teil 4. Die Parfümblumen und ihre prächtigen Bestäuber 2018: 133–48.
- Weissenhofer A, Huber W, Wanek W, Weber A. Terrestrial litter trappers in the Golfo Dulce region: diversity, architecture and ecology of a poorly known group of plant specialists 2008; 80:143–54.
- Weissenhofer, A. Huber, W. The climate of the Esquinas rainforest 2008; 80:59–62.
- Whitten W. M, Hills H. G, Williams N. H. Occurrence of ipsdienol in floral fragrances. *Phytochemistry* 1988; 27(9): 2759–60.
- Whitten W. M, Young A. M, Williams N. H. Function of glandular secretions in fragrance collection by male euglossine bees (Apidae: Euglossini). *Journal of chemical Ecology* 1989; Vol. 15(No. 4): 1285 - 1295
- Williams N. H, Dodson C. H. Selective Attraction of Male Euglossine Bees to Orchid Floral Fragrances and Its Importance in Long Distance Pollen Flow. *Society for study of Evolution* 1972; Vol. 26(No. 1): pp. 84-95.
- Williams N. H, Dressler R. L. Euglossine pollination of *Spathiphyllum* (Araceae). *Marie Selby Botanical Gardens Inc.* 1976; Vol. 1(No. 4): pp. 349-356.
- Williams N. H, Whitten W. M. Orchid Floral Fragrances and Male Euglossine Bees. *Biol. Bull.* 1983 (164): 355–95.
- Willmer P. Pollination and floral ecology. Princeton N.J.: Princeton University Press; 2011.

## Appendix

### Antheseverlauf und tageszeitliche Muster der Duftfreisetzung

Tabelle 18: Antheseverlauf von 20 Infloreszenzen der Art *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum*. In der Tabelle werden Anzahl der Tage der bestäubungsrelevanten Anthesephasen sowie der Beginn und das Ende der täglichen Duftemission während dieser Phasen angegeben. Die Durchgeführten Bestäubungsexperimente und deren Resultate werden ebenfalls gezeigt.

<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5
weibliche Infloreszenzphase ♀	5	5	6	6	7
vormännliche Infloreszenzphase	1	1	1	1	1
männliche Infloreszenzphase ♂	8	11	7	9	9
Experiment	Bestäuber- ausschluss	Bestäuber- ausschluss, Hybridisierungs- versuch	Bestäuber- ausschluss	Bestäuber- ausschluss	Bestäuber- ausschluss
Hypothese	Kein Frucht- ansatz	Fruchtansatz	Kein Frucht- ansatz	Kein Frucht- ansatz	Kein Frucht- ansatz
Fruchtansatz	nein	ja	nein	nein	ja
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der weiblichen Phase ♀ (n=20)	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:00 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der männlichen Phase ♂ (n=20)	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00

<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	Nr. 6	Nr. 7	Nr. 8	Nr. 9	Nr. 10
weibliche Infloreszenzphase ♀	5	4	5	5	5
vormännliche Infloreszenzphase	1	1	1	1	1
männliche Infloreszenzphase ♂	8	9	9	9	8
Experiment	Bestäuber- ausschluss, Ausschluss von visuellen Infloreszenzreizen , Bestäuber- beobachtung	Bestäuber- ausschluss, Ausschluss von visuellen Infloreszenz- reizen, Bestäuberbeoba- chtung	Bestäuber- ausschluss	Bestäuber- ausschluss, Bestäubung von Rüsselkäfer	Bestäuber- ausschluss, Bestäubung von Rüsselkäfer
Hypothese	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Kein Frucht- ansatz	Fruchtansatz	Fruchtansatz
Fruchtansatz	nein	nein	nein	nein	nein
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der weiblichen Phase ♀ (n=20)	08:30 – 11:00	08:30 –11:00	08:00 - 11:00	08:30 – 11:00	08:30 –11:00
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der männlichen Phase ♂ (n=20)	08:30 – 11:00	08:30 –11:00	08:30 -11:00	08:30 – 11:00	08:30 –11:00

<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	Nr. 11	Nr. 12	Nr. 13	Nr. 14	Nr. 15
weibliche Infloreszenzphase ♀	6	5	5	5	5
vormännliche Infloreszenzphase	1	1	1	1	1
männliche Infloreszenzphase ♂	10	15	11	8	7
Experiment	Bestäuber- ausschluss	Bestäubung von Rüsselkäfer	Bestäuber- ausschluss	Bestäuber- ausschluss, Ausschluss von visuellen Infloreszenz- reizen, Bestäuber- beobachtung	Bestäubung von Rüsselkäfer
Hypothese	Kein Fruchtansatz	Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Frucht- ansatz
Fruchtansatz	nein	nein	nein	nein	nein
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der weiblichen Phase ♀ (n=20)	08:30 – 11:00	08:00 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der männlichen Phase ♂ (n=20)	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00

<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	Nr. 16	Nr. 17	Nr. 18	Nr. 19	Nr. 20
weibliche Infloreszenzphase ♀	7	6	7	6	7
vormännliche Infloreszenzphase	1	1	1	1	1
männliche Infloreszenzphase ♂	11	10	12	10	13
Experiment	Bestäuber- ausschluss, Hybridisierungs- versuch mit Rüsselkäfer	Bestäuber- ausschluss	Bestäuber- ausschluss, Selektive Bienen- bestäubung	Bestäuber- ausschluss	Bestäuber- ausschluss
Hypothese	Fruchtansatz	Kein Frucht- ansatz	Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Kein Frucht- ansatz
Fruchtansatz	nein	nein	ja	nein	nein
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der weiblichen Phase ♀ (n=20)	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der männlichen Phase ♂ (n=20)	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00	08:30 – 11:00



Tabelle 19: An allen *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum*-Individuen wurde jeden Tag während der weiblichen, vormännlichen und männlichen Phasen in 30 min Intervallen von 05:30 – 16:00 gerochen. Nr. 3, 8, 12 zeigen in der weiblichen Phase ihren Duftemissionshöhepunkt schon um 08:00. Die Duftstärke wird in der Tabelle mit 0=kein Duft, 1=schwacher Duft, 2=mittelstarker Duft, 3=starker Duft dargestellt. Die Zeitintervalle indem die Pflanze Düfte produziert wird hell Grün dargestellt. Dunkelgrün zeigt die Duftemissionsschwankung in der weiblichen Phase.

<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	Nr. 1			Nr. 2			Nr. 3			Nr. 4			Nr. 5		
Gesamtbeobachtung (Tage)	14			17			14			16			17		
Anthesephase	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂
Anthesedauer (Tage)	5	1	8	5	1	11	6	1	7	6	1	9	7	1	9
Duftemissionsstärke	Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke		
5:30 - 6:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:00 – 6:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:30 – 7:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:00 – 7:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:30 – 8:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
8:00 – 8:30	2	0	2	2	0	2	3	0	2	2	0	2	2	0	2
8:30 – 9:00	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
9:00 – 9:30	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
9:30 – 10:00	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
10:00 – 10:30	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
10:30 – 11:00	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
11:00 – 11:30	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
11:30 – 12:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
13:00 – 13:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
13:30 – 14:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:00 – 14:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:30 – 15:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:00 – 15:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:30 – 16:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricosatum</i>	Nr.6			Nr. 7			Nr. 8			Nr. 9			Nr. 10		
Gesamtbeobachtung (Tage)	14			14			15			15			14		
Anthesephase	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vo-rmännlich	♂	♀	Vor-männlich	♂
Anthesedauer (Tage)	5	1	8	4	1	9	5	1	9	5	1	9	5	1	8
Duftemissionsstärke	Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke		
5:30 - 6:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:00 – 6:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:30 – 7:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:00 – 7:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:30 – 8:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
8:00 – 8:30	2	0	2	2	0	2	3	0	2	2	0	2	2	0	2
8:30 – 9:00	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
9:00 – 9:30	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
9:30 – 10:00	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
10:00 – 10:30	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
10:30 – 11:00	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
11:00 – 11:30	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
11:30 – 12:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
13:00 – 13:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
13:30 – 14:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:00 – 14:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:30 – 15:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:00 – 15:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:30 – 16:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	Nr.11			Nr. 12			Nr. 13			Nr. 14			Nr. 15		
Gesamtbeobachtung (Tage)	17			21			17			14			13		
Anthesephase	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂
Anthesedauer (Tage)	6	1	1 0	5	1	1 5	5	1	1 1	5	1	8	5	1	7
Duftemissionsstärke	Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke		
5:30 - 6:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:00 - 6:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:30 - 7:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:00 - 7:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:30 - 8:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
8:00 - 8:30	2	0	2	3	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
8:30 - 9:00	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
9:00 - 9:30	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
9:30 - 10:00	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
10:00 - 10:30	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
10:30 - 11:00	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
11:00 - 11:30	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
11:30 - 12:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
13:00 - 13:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
13:30 - 14:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:00 - 14:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:30 - 15:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:00 - 15:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:30 - 16:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i>	Nr.16			Nr. 17			Nr. 18			Nr. 19			Nr. 20		
Gesamt- beobachtung (Tage)	20			17			20			17			21		
Anthesephase	♀	Vor- männlich	♂	♀	Vor- männlich	♂	♀	Vor- männlich	♂	♀	Vor- männlich	♂	♀	Vor- männlich	♂
Anthesedauer (Tage)	7	2	11	6	1	10	7	1	12	6	1	10	7	1	13
Duftemissions- stärke	Duftemissions- stärke			Duftemissions- stärke			Duftemissions- stärke			Duftemissions- stärke			Duftemissions- stärke		
5:30 - 6:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:00 – 6:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:30 – 7:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:00 – 7:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:30 – 8:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
8:00 – 8:30	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
8:30 – 9:00	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
9:00 – 9:30	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
9:30 – 10:00	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
10:00 – 10:30	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
10:30 – 11:00	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
11:00 – 11:30	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
11:30 – 12:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
13:00 – 13:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
13:30 – 14:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:00 – 14:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:30 – 15:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:00 – 15:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:30 – 16:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabelle 20: Antheseverlauf von 4 Infloreszenzen der Art *Anthurium ochrantum*. In der Tabelle werden Anzahl der Tage der bestäubungsrelevanten Anthesephasen sowie der Beginn und das Ende der täglichen Duftemission während dieser Phasen angegeben. Die Durchgeführten Bestäubungsexperimente und deren Resultate werden ebenfalls gezeigt.

<i>Anthurium ochrantum</i>	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4
weibliche Infloreszenzphase ♀	6	6	6	6
vormännliche Infloreszenzphase	1	1	1	1
männliche Infloreszenzphase ♂	7	7	6	8
Experiment	Bestäuberausschluss	Bestäuberausschluss, Duft gesammelt	Bestäuberausschluss, Ausschluss von visuellen Infloreszenzreizen, Bestäuberbeobachtung	Bestäuberausschluss, Ausschluss von visuellen Infloreszenzreizen, Bestäuberbeobachtung
Hypothese	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz
Fruchtansatz	nein	nein	nein	nein
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der weiblichen Phase ♀ (n=4)	06:00 – 07:30	06:00 – 07:30	06:00 – 07:30	06:00 – 07:30
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der männlichen Phase ♂ (n=4)	06:00 – 07:30	06:00 – 07:30	06:00 – 07:30	06:00 – 07:30

Tabelle 21: An allen *Anthurium ochrantum*-Individuen wurde jeden Tag während der weiblichen, vormännlichen und männlichen Phasen in 30 min Intervallen von 05:30 – 16:00 gerochen. Die Duftstärke wird in der Tabelle mit 0=kein Duft, 1=schwacher Duft, 2=mittelstarker Duft, 3=starker Duft dargestellt. Die Zeitintervalle indem die Pflanze Düfte produziert wird Orange dargestellt.

<i>Anthurium ochrantum</i>	Nr. 1			Nr. 2			Nr. 3			Nr. 4		
Gesamtbeobachtung (Tage)	14			14			13			15		
Anthesephase	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂
Anthesedauer (Tage)	6	1	7	6	1	7	6	1	6	6	1	7
Duftemissionsstärke	Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke		
5:30 - 6:00	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
6:00 – 6:30	3	1	3	3	1	3	3	1	3	3	1	3
6:30 – 7:00	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
7:00 – 7:30	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
7:30 – 8:00	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
8:00 – 8:30	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
8:30 – 9:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
9:00 – 9:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9:30 – 10:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10:00 – 10:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10:30 – 11:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11:00 – 11:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11:30 – 12:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13:00 – 13:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13:30 – 14:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:00 – 14:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:30 – 15:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:00 – 15:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:30 – 16:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabelle 22: Antheseverlauf von 5 Infloreszenzen der Art *Anthurium hacumense*. In der Tabelle werden Anzahl der Tage der bestäubungsrelevanten Anthesephasen sowie der Beginn und das Ende der täglichen Duftemission während dieser Phasen angegeben. Die Durchgeführten Bestäubungsexperimente und deren Resultate werden ebenfalls gezeigt.

<i>Anthurium hacumense</i>	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5	Nr. 6	Nr. 7
weibliche Infloreszenzphase ♀	0	8	0	8	8	7	8
vormännliche Infloreszenzphase	0	1	0	1	1	1	1
männliche Infloreszenzphase ♂	0	11	0	9	11	11	9
Experiment	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss
Hypothese	Kein Frucht-ansatz	Kein Frucht-ansatz	Kein Frucht-ansatz	Kein Frucht-ansatz	Kein Frucht-ansatz	Kein Frucht-ansatz	Kein Frucht-ansatz
Fruchtansatz	nein	ja	nein	ja	nein	nein	nein
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der weiblichen Phase ♀ (n=5)	/	09:30 – 10:30	/	09:30 – 10:30	09:30 – 10:30	09:30 – 10:30	09:30 – 10:30
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der männlichen Phase ♂ (n=5)	/	09:30 – 10:30	/	09:30 – 10:30	09:30 – 10:30	09:30 – 10:30	09:30 – 10:30

Tabelle 23: An allen *Anthurium hacumense*-Individuen wurde jeden Tag während der Bestäubungs-relevanten Phasen in 30 min Intervallen von 05:30 – 16:00 gerochen. Die Duftstärke wird in der Tabelle mit 0=kein Duft, 1=schwacher Duft, 2=mittelstarker Duft, 3=starker Duft dargestellt. Die Individuen BEAH Nr. 1 und BEAH Nr. 3 wurden aus dem Versuch entfernt da sie während der prä-anthetischen Phase abgekaut wurden. Die Zeitintervalle in dem die Pflanze Düfte produziert wird im Blau dargestellt.

<i>Anthurium hacumense</i>	Nr. 2			Nr. 4			Nr. 5			Nr. 6			Nr. 7		
Gesamtbeobachtung (Tage)	20			18			20			16			18		
Anthesephase	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂
Anthesedauer (Tage)	8	1	11	8	1	9	8	1	11	7	1	8	8	1	9
Duftemissionsstärke	Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke		
5:30 - 6:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:00 – 6:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:30 – 7:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7:00 – 7:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7:30 – 8:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
8:00 – 8:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
8:30 – 9:00	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
9:00 – 9:30	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
9:30 – 10:00	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
10:00 – 10:30	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
10:30 – 11:00	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
11:00 – 11:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
11:30 – 12:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
13:00 – 13:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13:30 – 14:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:00 – 14:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14:30 – 15:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:00 – 15:30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15:30 – 16:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Tabelle 24: Antheseverlauf von 8 Infloreszenzen der Art *Spathiphyllum phryniifolium*. In der Tabelle werden Anzahl der Tage der bestäubungsrelevanten Anthesephasen sowie der Beginn und das Ende der täglichen Duftemission während dieser Phasen angegeben. Die Durchgeführten Bestäubungsexperimente und deren Resultate werden ebenfalls gezeigt.

<i>Spathiphyllum phryniifolium</i>	Nr. 1	Nr. 2	Nr. 3	Nr. 4	Nr. 5	Nr. 6	Nr. 7	Nr. 8
weibliche Infloreszenzphase ♀	6	6	6	7	7	7	7	6
vormännliche Infloreszenzphase	1	1	1	1	1	1	1	1
männliche Infloreszenzphase ♂	12	13	12	10	11	11	11	12
Experiment	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss von visuellen Infloreszenzreizen, Bestäuberbeobachtung	Bestäuber-ausschluss	Bestäuber-ausschluss
Hypothese	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz	Kein Fruchtansatz
Fruchtansatz	ja	ja	nein	nein	nein	nein	nein	nein
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der weiblichen Phase ♀ (n=8)	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30
Zeitpunkt der stärksten Duftemission während der männlichen Phase ♂ (n=8)	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30	08:30 – 10:30

Tabelle 25: An allen *Spathiphyllum phrynifolium* Individuen wurde jeden Tag während der Bestäubungs-relevanten Phasen in 30 min Intervallen von 05:30 – 16:00 gerochen. Die Duftstärke wird in der Tabelle mit 0=kein Duft, 1=schwacher Duft, 2=mittelstarker Duft, 3= starker Duft dargestellt. Die Zeitintervalle indem die Pflanze Düfte produziert wird im Gelb dargestellt.

<i>Spathiphyllum phrynifolium</i>	Nr. 1			Nr. 2			Nr. 3			Nr. 4		
Gesamtbeobachtung (Tage)	19			20			19			18		
Anthesephase	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂
Anthesedauer (Tage)	6	1	12	6	1	13	6	1	12	7	1	10
Duftemissionsstärke	Duftemissions-stärke			Duftemissions-stärke			Duftemissions-stärke			Duftemissions-stärke		
5:30 - 6:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:00 – 6:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
6:30 – 7:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:00 – 7:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:30 – 8:00	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
8:00 – 8:30	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
8:30 – 9:00	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
9:00 – 9:30	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
9:30 – 10:00	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
10:00 – 10:30	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
10:30 – 11:00	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
11:00 – 11:30	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
11:30 – 12:00	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
13:00 – 13:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
13:30 – 14:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
14:00 – 14:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
14:30 – 15:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
15:00 – 15:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
15:30 – 16:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

<i>Spathiphyllum phryniifolium</i>	Nr. 5			Nr. 6			Nr. 7			Nr. 8		
Gesamtbeobachtung (Tage)	19			19			19			18		
Anthesephase	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂	♀	Vor-männlich	♂
Anthesedauer (Tage)	7	1	11	7	1	11	7	1	11	6	1	12
Duftemissionsstärke	Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke			Duftemissionsstärke		
5:30 - 6:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6:00 - 6:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
6:30 - 7:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:00 - 7:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
7:30 - 8:00	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
8:00 - 8:30	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
8:30 - 9:00	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
9:00 - 9:30	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
9:30 - 10:00	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
10:00 - 10:30	3	0	3	3	0	3	3	0	3	3	0	3
10:30 - 11:00	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
11:00 - 11:30	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
11:30 - 12:00	2	0	2	2	0	2	2	0	2	2	0	2
13:00 - 13:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
13:30 - 14:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
14:00 - 14:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
14:30 - 15:00	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
15:00 - 15:30	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1
15:30 - 16:00	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

# Untersuchungen zur Kommunikation zwischen Blüten und Insekten

## Ausschluss von visuellen Infloreszenzreizen

### *Anthurium ochrantum* variation *pluricostatum*

Tabelle 26: Anzahl und Anflugszeit der gesichteten Prachtbienenarten während einer 13 - tägigen Beobachtung (gesamte Anthese) jeweils von 09:00 – 12:00 einer Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* dar. Die sexuelle Phase in der sich die Infloreszenz am jeweiligen Beobachtungstag befand wird ebenfalls angegeben.

<b><i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> BEAP Nr. 7 Anthese Phasen</b>	<b>Tag</b>	<b>Uhrzeit von 09:00 –12:00</b>	<b>Blütenbesucher</b>	<b>Anzahl Blütenbesucher an diesem Tag</b>
<b>Weiblich ♀</b>	1. Tag	/	/	0
<b>Weiblich ♀</b>	2. Tag	09:27	<i>Euglossa heterosticta</i>	1
<b>Weiblich ♀</b>	3. Tag	10:35	<i>Euglossa tridentata</i>	1
<b>Vormännlich</b>	4. Tag	/	/	0
<b>Männlich ♂</b>	5. Tag	09:13	<i>Euglossa tridentata</i>	2
		10:23	<i>Euglossa sapphirina</i>	
<b>Männlich ♂</b>	6. Tag	09:10	<i>Euglossa tridentata</i>	4
		09:25	<i>Euglossa tridentata</i>	
		09:50	<i>Euglossa tridentata</i>	
		10:39	<i>Euglossa cybelia</i>	
<b>Männlich ♂</b>	7. Tag	10:34	<i>Euglossa tridentata</i>	1
<b>Männlich ♂</b>	8. Tag	09:39	<i>Euglossa sapphirina</i>	1
<b>Männlich ♂</b>	9. Tag	10:05	<i>Euglossa tridentata</i>	1
<b>Männlich ♂</b>	10. Tag	10:24	<i>Euglossa tridentata</i>	1
<b>Männlich ♂</b>	11. Tag	/	/	0
<b>Männlich ♂</b>	12. Tag	/	/	0
<b>Männlich ♂</b>	13. Tag	/	/	0

Tabelle 27: Anzahl und Anflugszeit der gesichteten Prachtbienenarten während einer 13 - tägigen Beobachtung (gesamte Anthese) jeweils von 09:00 – 12:00 einer Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* dar. Die sexuelle Phase in der sich die Infloreszenz am jeweiligen Beobachtungstag befand wird ebenfalls angegeben

<b><i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> BEAP Nr. 6 Anthese Phasen</b>	<b>Tag</b>	<b>Uhrzeit von 09:00 – 12:00</b>	<b>Blütenbesucher</b>	<b>Anzahl Blütenbesucher an diesem Tag</b>
<b>Weiblich ♀</b>	1. Tag	/	/	0
<b>Weiblich ♀</b>	2. Tag	10:06	<i>Euglossa cybelia</i>	1
<b>Weiblich ♀</b>	3. Tag	09:48	<i>Euglossa tridentata</i>	1
<b>Weiblich ♀</b>	4. Tag	09:32 10:01	<i>Euglossa tridentata</i> <i>Euglossa tridentata</i>	2
<b>Vormännlich</b>	5. Tag	09:55	<i>Euglossa tridentata</i>	1
<b>Männlich ♂</b>	6. Tag	10:26	<i>Euglossa variabilis</i>	1
<b>Männlich ♂</b>	7. Tag	09:39 10:12	<i>Euglossa tridentata</i> <i>Euglossa variabilis</i>	2
<b>Männlich ♂</b>	8. Tag	10:37	<i>Euglossa tridentata</i>	1
<b>Männlich ♂</b>	9. Tag	09:41 10:10	<i>Euglossa variabilis</i> <i>Euglossa sapphirina</i>	2
<b>Männlich ♂</b>	10. Tag	09:51	<i>Euglossa sapphirina</i>	1
<b>Männlich ♂</b>	11. Tag	/	/	0
<b>Männlich ♂</b>	12. Tag	/	/	0
<b>Männlich ♂</b>	13. Tag	/	/	0

Tabelle 28: Anzahl und Anflugszeit der gesichteten Prachtbienenarten während einer 13 - tägigen Beobachtung (gesamte Anthese) jeweils von 05:50 – 08:30 einer Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* dar. Die sexuelle Phase in der sich die Infloreszenz am jeweiligen Beobachtungstag befand wird ebenfalls angegeben

<b><i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> BEAP Nr. 14 Anthese Phasen</b>	<b>Tag</b>	<b>Uhrzeit von 05:30 – 08:30</b>	<b>Blütenbesucher</b>	<b>Anzahl Blütenbesucher an diesem Tag</b>
Weiblich ♀	1. Tag	/	/	0
Weiblich ♀	2. Tag	/	/	0
Weiblich ♀	3. Tag	/	/	0
Weiblich ♀	4. Tag	/	/	0
Weiblich ♀	5. Tag	07:43	<i>Euglossa tridentata</i>	1
Vormännlich	6. Tag	/	/	0
Männlich ♂	7. Tag	/	/	0
Männlich ♂	8. Tag	08:10	<i>Euglossa sapphirina</i>	1
Männlich ♂	9. Tag	08:00	<i>Euglossa tridentata</i>	1
Männlich ♂	10. Tag	/	/	0
Männlich ♂	11. Tag	/	/	0
Männlich ♂	12. Tag	/	/	0
Männlich ♂	13. Tag	/	/	0

Tabelle 29: Anzahl und Anflugszeit der gesichteten Prachtbienenarten während einer sechstägigen Beobachtung (männliche Anthese) jeweils von 05:50 – 08:30, 09:00 – 12:00, 13:30 – 15:30 einer Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* dar. Die sexuelle Phase in der sich die Infloreszenz am jeweiligen Beobachtungstag befand wird ebenfalls angegeben

<b><i>Anthurium ochrantum</i> var. <i>pluricostatum</i> BEAP Nr. 17 Anthese Phasen</b>	<b>Tag</b>	<b>Uhrzeit von 05:30 – 08:30, 09:00 – 12:00, 13:30 – 15:30</b>	<b>Blütenbesucher</b>	<b>Anzahl Blütenbesucher an diesem Tag</b>
Männlich ♂	1. Tag	13:49	<i>Euglossa sapphirina</i>	1
Männlich ♂	2. Tag	/	/	0
Männlich ♂	3. Tag	08:15 09:34	<i>Euglossa sapphirina</i> <i>Euglossa variabilis</i>	2
Männlich ♂	4. Tag	09:25 10:24	<i>Euglossa tridentata</i> <i>Euglossa sapphirina</i>	2
Männlich ♂	5. Tag	08:23	<i>Euglossa tridentata</i>	1
Männlich ♂	6. Tag	09:29	<i>Euglossa gorgonesis</i>	1

## ***Anthurium ochrantum***

Tabelle 30: Anzahl und Anflugszeit der gesichteten Prachtbienenarten während einer 13 - tägigen Beobachtung (gesamte Anthese) jeweils von 05:30 – 08:30 einer Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* dar. Die sexuelle Phase in der sich die Infloreszenz am jeweiligen Beobachtungstag befand wird ebenfalls angegeben.

<b><i>Anthurium ochrantum</i> BEAO Nr. 3 Anthese Phasen</b>	<b>Tag</b>	<b>Uhrzeit von 05:30 – 08:30</b>	<b>Blütenbesucher</b>	<b>Anzahl Blütenbesucher an diesem Tag</b>
<b>Weiblich ♀</b>	1. Tag	05:45	<i>Eulaema bombiformis</i>	1 (Beobachtet)
<b>Weiblich ♀</b>	2. Tag	06:05 07:00	<i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema bombiformis</i>	2
<b>Weiblich ♀</b>	3. Tag	05:35 05:53 07:10	<i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema bombiformis</i> Schabe	3
<b>Weiblich ♀</b>	4. Tag	07:06 07:17	<i>Exaerete smaragdina</i> <i>Eulaema bombiformis</i>	2
<b>Weiblich ♀</b>	5. Tag	05:33 05:46 05:57 06:15 06:21 07:01	<i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema speciosa</i> <i>Exaerete smaragdina</i>	5 1 (Beobachtet)
<b>Weiblich ♀</b>	6. Tag	06:30 06:38 07:09 07:45 08:01	<i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema speciosa</i> <i>Trigona fulviventris</i> <i>Trigona fulviventris</i>	5
<b>Vormännlich</b>	7. Tag	06:46	<i>Eulaema bombiformis</i>	1
<b>Männlich ♂</b>	8. Tag	07:02	Schabe	1
<b>Männlich ♂</b>	9. Tag	07:37	<i>Trigona fulviventris</i>	1
<b>Männlich ♂</b>	10. Tag	05:41 06:07 06:13	<i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema bombiformis</i>	2
<b>Männlich ♂</b>	11. Tag	07:35 07:45	<i>Trigona fulviventris</i> <i>Euglossa tridentata</i>	3
<b>Männlich ♂</b>	12. Tag	06:01 06:13 07:26	<i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema bombiformis</i> <i>Trigona fulviventris</i>	3
<b>Männlich ♂</b>	13. Tag	05:53 06:25 07:00	<i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema bombiformis</i> <i>Eulaema bombiformis</i>	3

Tabelle 31: Anzahl und Anflugszeit der gesichteten Prachtbienenarten während einer 13 - tägigen Beobachtung (gesamte Anthese) jeweils von 09:00 – 12:00 einer Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* dar. Die sexuelle Phase in der sich die Infloreszenz am jeweiligen Beobachtungstag befand wird ebenfalls angegeben.

<b>Anthurium ochrantum BEAO Nr. 4 Anthese Phasen</b>	<b>Tag</b>	<b>Uhrzeit von 09:00 – 12:00</b>	<b>Blütenbesucher</b>	<b>Anzahl Blütenbesucher an diesem Tag</b>
Weiblich ♀	1. Tag	/	/	0
Weiblich ♀	2. Tag	/	/	0
Weiblich ♀	3. Tag	/	/	0
Weiblich ♀	4. Tag	/	/	0
Weiblich ♀	5. Tag	/	/	0
Weiblich ♀	6. Tag	/	/	0
Vormännlich	7. Tag	/	/	0
Männlich ♂	8. Tag	/	/	0
Männlich ♂	9. Tag	/	/	0
Männlich ♂	10. Tag	/	/	0
Männlich ♂	11. Tag	/	/	0
Männlich ♂	12. Tag	/	/	0
Männlich ♂	13. Tag	/	/	0

Tabelle 32: Anzahl und Anflugszeit der gesichteten Prachtbienenarten während einer sechstägigen Beobachtung (männliche Anthese) jeweils von 05:50 – 08:30, 09:00 – 12:00, 13:30 – 15:30 einer Infloreszenz von *Anthurium ochrantum* dar. Die sexuelle Phase in der sich die Infloreszenz am jeweiligen Beobachtungstag befand wird ebenfalls angegeben

<b>Anthurium ochrantum BEAOK Nr. 1 Anthese Phasen</b>	<b>Tag</b>	<b>Uhrzeit von 05:30 – 08:30, 09:00 – 12:00, 13:30 – 15:30</b>	<b>Blütenbesucher</b>	<b>Anzahl Blütenbesucher an diesem Tag</b>
Männlich ♂	1. Tag	05:45	<i>Eulaema bombiformis</i>	2
		06:15	<i>Eulaema bombiformis</i>	
Männlich ♂	2. Tag	05:47	<i>Eulaema bombiformis</i>	2
		06:12	<i>Eulaema bombiformis</i>	
Männlich ♂	3. Tag	05:50	<i>Eulaema bombiformis</i>	1
Männlich ♂	4. Tag	/	/	0
Männlich ♂	5. Tag	/	/	0
Männlich ♂	6. Tag	/	/	0



## ***Spathiphyllum phryniifolium***

Tabelle 33: Anzahl und Anflugszeit der gesichteten Prachtbienenarten während einer 13 - tägigen Beobachtung (gesamte Anthese) jeweils von 13:00 – 16:00 einer Infloreszenz von *Spathiphyllum phryniifolium* dar. Die sexuelle Phase in der sich die Infloreszenz am jeweiligen Beobachtungstag befand wird ebenfalls angegeben.

<b><i>Spathiphyllum phryniifolium</i> BESP Nr. 6 Anthese Phasen</b>	<b>Tag</b>	<b>Uhrzeit von 13:00 – 16:00</b>	<b>Blütenbesucher</b>	<b>Anzahl Blütenbesucher an diesem Tag</b>
<b>Weiblich ♀</b>	1. Tag	/	/	0
<b>Weiblich ♀</b>	2. Tag	13:14	Fliege	1
<b>Weiblich ♀</b>	3. Tag	/	/	0
<b>Weiblich ♀</b>	4. Tag	/	/	0
<b>Weiblich ♀</b>	5. Tag	/	/	0
<b>Weiblich ♀</b>	6. Tag	15:01	Fliege	1
<b>Vormännlich</b>	7. Tag	/	/	0
<b>Männlich ♂</b>	8. Tag	/	/	0
<b>Männlich ♂</b>	9. Tag	/	/	0
<b>Männlich ♂</b>	10. Tag	/	/	0
<b>Männlich ♂</b>	11. Tag	/	/	0
<b>Männlich ♂</b>	12. Tag	/	/	0
<b>Männlich ♂</b>	13. Tag	/	/	0

## Zusammenfassung

Die Familie der Araceae hat im Laufe der Evolution eine Vielzahl an Methoden entwickelt, um Bestäuber anzulocken. Neben der Größe, der Farbe und der Form des Blütenstandes, stellt ebenso der Blütenduft eine Schlüsselkomponente in Bezug auf die Anziehung von Bestäubern dar. Die neotropischen Araceae Gattungen *Anthurium* und *Spathiphyllum* produzieren dabei einen sehr starken Blütenduft, wodurch sie eine spezialisierte Beziehung mit männlichen Prachtbienen aufweisen. Diese Bienen sammeln mit ihren Vorderbeinen die flüchtigen Duftstoffe ein und speichern sie in den dafür modifizierten Tibialorganen. Später werden diese Stoffe im Rahmen der Partnerfindung eingesetzt. Somit haben die Duftmoleküle von *Anthurium* und *Spathiphyllum* sowohl eine Signal-, als auch Belohnungscharakter. Allerdings ist die artspezifische Duftbiologie dieser Gattungen, vor allem bei sympatrisch und syntrop vorkommenden Arten, wenig erforscht. In der letzten Zeit werden jedoch vermehrt Studien zur Bestäubungsbiologie, unter Einbeziehung der Duftbiologie, durchgeführt. Bis jetzt ist nicht bekannt, ob männliche Prachtbienen die einzigen Hauptbestäuber dieser beiden Gattungen darstellen oder ob auch andere Blütenbesucher als wichtige Bestäuber fungieren können. Des Weiteren ist noch nicht ganz klar, ob der Duft alleine ausreicht, um die Blumenbesucher anzulocken und in wie weit dieser bei der reproduktiven Isolation mitwirkt. Diese Arbeit versteht sich daher als eine vergleichende Analyse der Bestäubungsbiologie von fünf sympatrisch blühenden Araceae Arten, wobei vier davon der Gattung *Anthurium* (*Anthurium ochrantum* variation *pluricostatum*, *Anthurium ochrantum*, *Anthurium hacumense*, *Anthurium hoffmannii*) angehören und eine Art der Gattung *Spathiphyllum* (*Spathiphyllum phryniifolium*). Zur Untersuchung der Bedeutung des Blumenduftes bei der Anziehung der Blütenbesucher wurden diverse Experimente im südwestlichen Costa Rica in der Forschungsstation La Gamba vorgenommen. Dabei wurden die Dauer der Anthese und die Phasen der stärksten Duftemission der Pflanzenarten dokumentiert. Um festzustellen, welche Insekten als Hauptbestäuber fungieren, wurden Ausschlussexperimente sowie Anlockungsversuche mit natürlichen und synthetisch hergestellten Blütenduftstoffen durchgeführt. Zudem wurde untersucht, ob die Bestäuber bei einem kompletten Ausschluss der visuellen Reize seitens der Infloreszenz und nur durch den Einfluss von olfaktorischen Reizen ebenfalls angelockt werden.

Dabei wurde eine Vielzahl an männlichen Prachtbienen gefangen. Um die tageszeitlichen Sammelaktivitätsmuster der Bienengattungen zu verstehen, wurden statistische Analysen durchgeführt. Zusätzlich konnten ebenfalls Rüsselkäfer sichergestellt werden. Darüber hinaus wurden Versuche zum Fortpflanzungssystem durchgeführt, um festzustellen, ob die Pflanzenarten zur Selbstbestäubung fähig sind und ob eine interspezifische Kreuzung zwischen den Arten *Anthurium ochrantum* und *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* möglich ist. Bei dem interspezifischen Kreuzungsversuch wurde eine händische Pollenübertragung durchgeführt. Mit den sichergestellten Individuen wurden ultrastrukturelle Untersuchungen auf Pollenbesitz mit einem Rasterelektronenmikroskop vorgenommen. Die Beobachtungen haben gezeigt, dass alle Arten die gleichen Entwicklungsphasen der Anthese durchlaufen und dass diese voneinander getrennt und durch unterschiedliche Dauer charakterisiert sind. Aus diesem Grund ist eine Selbstbestäubung ausgeschlossen. Eine Hybridisierung konnte jedoch zwischen den Arten *Anthurium ochrantum* und *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* manuell durchgeführt werden. Dies führt zum Schluss, dass der artspezifische Blütenduft und die davon spezifisch angelockten Bestäuber zur reproduktiven Isolation der untersuchten Arten beitragen. Die Uhrzeit der Duftemission sowie die Duftintensität variieren ebenfalls zwischen den Arten. Im Zuge der Anlockungsversuche mit natürlichen Substanzen konnten keine Blütenbesucher beobachtet werden. Wohingegen mit synthetischen Reinsubstanzen eine Vielzahl von Prachtbienenarten sowie deren Aktivitätszeiträume festgestellt werden konnten. Mit den Ergebnissen der visuellen Ausschlussexperimente konnten zum ersten Mal gezeigt werden, dass die Anlockung der Prachtbienen bei *Anthurium ochrantum* und *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* ausschließlich durch olfaktorischen Reizen stattfindet. Die angelockten Bestäuber wurden mit einem Rasterelektronenmikroskop auf Vorhandensein von Pollen auf ihrem Körper untersucht. Da dies bei allen Gruppen der Fall war, wurden sie als potenzielle Bestäuber eingestuft. Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die fünf Arten einen sehr ähnlichen Blühverlauf haben, jedoch zeigen sie Unterschiede in wichtigen Details, wie z.B: Zeitpunkt der stärksten Duftemission, artspezifische Duftbouquets und die damit eingehende Anlockung der Bestäuber. Des Weiteren weisen die Arten eine unterschiedliche Gemeinschaft an Bestäubern auf, die zur unterschiedlichen Uhrzeiten aktiv sind. Diese Ergebnisse bieten eine einzigartige Möglichkeit, das Zusammenspiel

der Blütendüfte und der damit verbundenen Spezialisierung der Bestäuber zu verdeutlichen.

## **Abstract**

During the course of evolution, the Araceae family has developed a variety of methods to attract pollinators. Besides size, colour and shape of the inflorescence, the scent of the flowers is a key component in attracting pollinators. The Neotropical Araceae genera *Anthurium* and *Spathiphyllum* produce a very strong floral scent, which forges a specialized relationship with male orchid bees. These bees collect the volatile fragrances with their forelegs and store them in the tibial organs modified for this purpose. Later on, these substances are used in the process of finding partners. Thus, the scent molecules of *Anthurium* and *Spathiphyllum* have both a signalling and rewarding character. However, there is a little species-specific research to do with the olfactory biology of these genera, especially in sympatric and syntropic species. Recently, however, more and more studies on pollination biology, including olfactory biology, have been conducted. It is not yet known whether male orchid bees are the only main pollinators of these two genera or whether other flower visitors may also act as important pollinators. Furthermore, it is not yet clear whether the scent alone is sufficient to attract flower visitors and to what extent it is involved in reproductive isolation. This work is therefore a comparative analysis of the pollination biology of five sympatric flowering Araceae species, four of which belong to the genus *Anthurium* (*Anthurium ochrantum* variation *pluricostatum*, *Anthurium ochrantum*, *Anthurium hacumense*, *Anthurium hoffmannii*) and one to the genus *Spathiphyllum* (*Spathiphyllum phryniifolium*). In order to investigate the importance of the flower scent in attracting flower visitors, various experiments were conducted in southwestern Costa Rica at the La Gamba research station. The duration of the anthesis and the phases of the strongest scent emission of the plant species were documented. To determine which insects act as the main pollinators, exclusion experiments as well as attraction experiments with natural and synthetically produced flower scents were carried out. In addition to this, it was investigated whether the pollinators are also attracted by the complete exclusion of visual stimuli from the inflorescence and only by the influence of olfactory stimuli. A large number of male orchid bees were captured. Statistical analyses were performed to understand the diurnal collective activity

patterns of the bee species. Weevils could also be observed and investigated. In addition, experiments on the reproductive system were carried out to determine whether the plant species are capable of self-pollination and whether interspecific crossing between the species *Anthurium ochrantum* and *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* is possible. In the interspecific crossing experiment a manual pollen transfer was performed. Scanning electron microscopy was used to study the pollen load of individual floral visitors. The observations showed that all species go through the same developmental stages of anthesis, although these differ from each other in duration. For this reason, self-pollination is excluded. However, a hybridization between the species *Anthurium ochrantum* and *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* could be performed manually. This leads to the conclusion that the species-specific flower scent and the pollinators specifically attracted by it contribute to the reproductive isolation of the investigated species. The time of scent emission as well as the scent intensity also vary between species. No flower visitors could be observed during the attraction experiments with natural substances. In contrast, a large number of orchid bee species and their activity periods could be determined with synthetic pure substances. With the results of the visual exclusion experiments it could be shown for the first time that the attraction of the orchid bees in *Anthurium ochrantum* and *Anthurium ochrantum* var. *pluricostatum* is exclusively through olfactory stimuli. As this was the case for all groups, they were classified as potential pollinators. In summary, the five species have a very similar flowering process, but they show differences in important details such as time of strongest scent emission, the species-specific scent bouquets, and the resulting attraction of pollinators. Furthermore, the species have a different community of pollinators that are active at different times. These results offer a unique opportunity to illustrate the interplay of flower scents and the associated specialization of pollinators.