

Bestäubung, Duftdrüsen und Geschlechtsausbildung bei *Catasetum pendulum*

Natalie M. Warford und Beverly Harreil

Es ist ungewöhnlich, dass eine Spezies, die so charakteristisch ist wie *Catasetum pendulum* Dodson (Fig. 1) bis 1977 der Beschreibung entgehen konnte. (Orch. Dig. 41: 183. 1977), aber das nordwestliche Mexiko war botanisch nicht gut bekannt, bis Mitte der 50-er bessere Zugangswege vorhanden waren. Um diese Zeit war das neue *Catasetum* von Ralph Spencer gesammelt worden; In einem Brief von Jack A. Fowlie an George Kennedy wurde diskutiert, wann es blühte. Fowlie bezog sich unter dem Eindruck, dass es schon unter diesem Namen beschrieben worden war, auf *Catasetum pendulum*. Von Calaway H. Dodson ließ sich kein Hinweis darauf finden, aber er fuhr fort, bei der Beschreibung der Spezies den Namen zu benutzen.

Die Gattung *Catasetum* hat ihr Evolutionszentrum in Südamerika, wo es mit der größten Anzahl von Spezies vorkommt; nur drei Spezies, zwei von ihnen endemisch, finden sich in Mexiko. *C. pendulum* findet sich auf der pazifischen Hangseite in Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima und Michoacan. Der andere mexikanische Endemit *C. laminatum* Lindley kommt auf der Pazifikseite in den Bundesstaaten Mexiko, Michoacan, Guerrero und Oaxaca vor; es besitzt keine Ähnlichkeit mit *C. pendulum*, das ein naher Verwandter von *C. integerrimum* Hooker ist, zu finden auf der Golfseite von Tamaulipas nach Süden zur Yucatan-Halbinsel hin, und durch Mittelamerika hindurch bis nach Nicaragua (McVaugh, 1985; Soto Arenas, 1988).

Wir haben *Catasetum pendulum* in Habitaten auf Höhen von 60 bis 1020 m wachsen gesehen. Sie sind im heißen Tiefland reichlich vorhanden, wo sie auf Palmen, laubabwerfenden Eichen, auf Bäumen mit morscher Rinde oder modernden Baumstämmen wachsen. Schwere Pflanzen fallen manchmal herunter und nehmen eine terrestrische Lebensweise an; die Wurzeln, bedeckt mit einer Mulchschicht aus toten Blättern und Kiefernadeln, entwickeln sich zu einem enormen Wurzelsystem, das oberflächlich in das grobe, sandig-tonige Erdreich eindringt, das beste Drainage-Eigenschaften hat. Sie sind an eine lange, acht Monate währende Trockenzeit angepasst, während welcher sie ihre Blätter fallen lassen und in den Ruhezustand gehen, doch sie wachsen rasch, wenn die Regenzeit im Juni beginnt.

Gustavo Romero (1990) schätzt, dass 60 bis 90 Spezies zu *Catasetum* Rieh., Sektion *Catasetum* gehören, einschließlich der drei Spezies, die in Mexiko gefunden werden. Was einmal für eine außergewöhnliche Menge von Artbildungen oder Veränderlichkeiten bei den südamerikanischen Taxa gehalten wurde, erwies sich als das Ergebnis natürlicher Hybridisierung und Rückkreuzung (Dodson, 1978; Romero und Carnevali, 1990, 1991 A, 1991 B, 1992 A), ein Umstand, den Dodson treffend als irreführend bezeichnete (1966). Die promiskuen südamerikanischen *Catasetum* zeigen einen erstaunlichen Mangel an Barrieren bei der Kreuzbarkeit, mit Duftmischungen, die für nicht weniger als fünf verschiedene Euglossine-Bestäuber attraktiv sind: *Eulaema cingulata* Fabricius gilt als der Bestäuber von zwölf *Catasetum*-Spezies (Hills, Williams und Dodson, 1972).

Soweit bekannt, hat es keine natürliche Hybridisierung unter den drei mexikanischen Spezies von *Catasetum* gegeben, obwohl sowohl Pflanzen von *C. pendulum* als auch von *C. laminatum* (aus Oaxaca), kultiviert in Puerto Vallarta, *Eulaema polychroma* Friese (Fig. 2) anlockten. Nach van der Pijl und Dodson (1966) benutzt *C. integerrimum* auch *Eulaema polychroma* (und *El. cingulata*), wie sie auf Fotos, die Glenn Pollard geschickt hatte, erkennen konnten. Die mexikanischen *Catasetum*-Spezies sind räumlich und / oder ökologisch gut von einander getrennt.

Bestäuberanreiz

Euglossine-Bienen kann man nicht oft beobachten, wenn sie nicht von einer Orchidee durch den Duft ihrer aufgehenden Blüten angelockt werden. Der Duft kann die Bienen nur für kurze Zeit anlocken, aber sobald er anfängt, treffen die Bienen typischerweise in großer Zahl ein und sobald die Blüte aufhört, Duft auszusenden, fliegen alle Bienen weg. Die Fütterungszeit kann von Orchideenart zu Orchideenart variieren; z.B. treten *Notylia*-Spezies aus der Gegend von Puerto Vallarta mit *Euglossa viridissima* vom Morgen bis zum mittleren Nachmittag in Wechselwirkung (Warford, 1992). Von *Eulaema*-Bienen ist bekannt, dass sie schon in der Morgendämmerung oder in den frühen Morgenstunden Futter suchen (van der Pijl und Dodson, 1966), und dies wurde auch bei *Eulaema seabrae* Mocsaryi und *El. polychrome* beobachtet, die *Catasetum pendulum* zwischen 7 und 8 Uhr im Garten der Junior-Verfasserin besuchten.

Während eines einzigen Besuchszeitraums fing sie 95 *Eulaema potychroma* und 17 *El. Seabrae* auf zwei Pflanzen von *Catasetum pendulum* mit männlichen Blüten; es wurden nicht alle Bienen

gefangen, aber unter denen, die gefangen wurden, war das Verhältnis 5,6 : 1 zugunsten von *El. polychroma*. Da alle Blüten der fünf Harrellllischen *C. pendulum*-Pflanzen in 1991 männlich waren (Tabelle 1), waren wir nicht absolut sicher, welche Biene der eigentliche Bestäuber war, doch *El. seabrae* wurde nicht beim Tragen eines Pollinariums beobachtet, hingegen einige *El. polychroma* (Fig. 2) sehr wohl. In 1992 erzeugten die fünf Pflanzen nur weibliche Blüten (Tabelle 1), und diese zogen zwischen 7 und 8 Uhr morgens eine Vielzahl von *El. Polychroma* und *El. seabrae* an. Es wurde klar, dass *Eulaema polychroma* der wahre Bestäuber von *Catasetum pendulum* ist, weil *El. seabrae* zu groß ist, wohingegen *El. polychroma* leicht in der korrekten umgekehrten Position in die weibliche Blüte hineinpasste und die männlichen Pollinien in der Narbenspalte abstreifen konnte (Fig. 3). Da es zu dieser Zeit keine männlichen Blüten zur Beschaffung von Pollinarien gab, glauben wir, dass sie aus einem Nachbargarten oder von einem Naturhabitat 2 bis 3 km entfernt stammen müssen.

Die Bienen sind süchtig nach den Duftmischungen, die von den Blüten ausgesandt werden, und sie haben genau angepasste Geruchssinne, die sie befähigen, den Geruch aus einer erheblichen Entfernung aufzunehmen (wir haben eine Entfernung von 6 km festgestellt, aber es kann mehr sein). Die Bienen verhalten sich untereinander aggressiv, und in ihrer Erregung, zum Duft zu gelangen, sind sie sich der nahen menschlichen Beobachtung nicht bewusst. Die männlichen Blüten verblassen bald, nachdem das Pollinarium entfernt ist; weibliche Blüten verblassen bald nach der Bestäubung oder etwa eine Woche, nachdem sie von den Bienen viele Kratzer an der Duftquelle im Innern der Lippe abbekommen haben. Davor geschützte weibliche Blüten sind wirklich langlebig - bis zu etwa sechs Wochen.

Lokalisierung der Duftdrüsen mit Neutralrot

Für männliche Euglossine-Tropenbienen, die vielen Orchideen als Bestäuber dienen, sind Blütenduftbestandteile starke Reize. Stefan Vogel (1990) machte umfangreiche Studien an Duftdrüsen (Geruchsproduzenten) von Blüten der Gattungen *Catasetum* und *Cycnoches*, indem er Neutralrot-Farbstoff benutzte, der schnell von den Duftdrüsen-Vakuolen absorbiert wird. Die Senior-Verfasserin benutzte die Neutralrot-Methode wie von Vogel beschrieben, um die Position der Duftdrüsen in männlichen und weiblichen Blüten von *Catasetum pendulum* zu bestimmen. Das Testmaterial war in einer Lösung von 75 % Alkohol und 2 % Glycerin aufbewahrt worden; es wurde mehrere Male in reinem Wasser gespült und dann für mehrere Minuten in eine Lösung von etwa einem Teil Neutralrot-Farbstoff (ein Pulver) auf 500 Teile destilliertes Wasser gelegt. Das Material wurde dann in reinem Wasser abgespült, wobei nur der an den Duftdrüsenzellen absorbierte rote Farbstoff zurückblieb. Männliche Blüten zeigten Farbreste im Innern der Lippe und auf der Säule; weibliche Blüten hatten die Flecken im Innern der Lippe, am stärksten konzentriert am inneren Rand an der Spitze (Fig. 4).

Anomale Catasetum-Blüten

In Studien zur sexuellen Ausbildung von *Catasetum*-Orchideen fand Romero (1992 B), dass ein normales Verhaltensmuster die Ausbildung von entweder echten männlichen oder echten weiblichen Blüten ist. In weiteren Untersuchungen an *Catasetum* fand er seltene Beispiele von nichtfunktionalen intermediären, polymorphen Blüten, die von männlich-artigen bis zu weiblich-artigen reichen und die Merkmale von männlichen und weiblichen Blüten unfruchtbar in sich vereinen. Einige der nicht funktionsgemäßen Blüten waren beidseitig halb männlich und halb weiblich. Ein kleiner Prozentsatz, der sich der weiblichen Morphologie annähert, könnte Samen tragen, hatte aber kein funktionelles Pollinarium; männliche Blüten in Übergangsformen hatten keine funktionelle Narbe und oft fehlte ein normales Pollinarium. Blüten, die bisher für zwittrig gehalten wurden (Gregg, 1975), sind von Natur aus in den meisten Fällen nicht funktionsfähig. Romero fand bei 16 von 20 intermediären Blüten, dass sie nicht funktionsfähig waren. Das Verhältnis von Übergangsformen zu normalen männlichen oder weiblichen Blüten war ungefähr 1 bis 3 pro 1000. Er schloss daraus, dass intermediäre *Catasetum*-Blüten als "Hintergrundrauschen (oder Fehler)" in einem sonst erfolgreich reproduktiven System erscheinen.

Die Entwicklung männlicher oder weiblicher Blüten

Von verschiedenen Verfassern sind Faktoren, die für die Bildung männlicher oder weiblicher Blüten beeinflussend gehalten werden, veröffentlicht worden; allgemein kommt man zu dem Schluss, dass große, wohlgenährte Pflanzen, die reichlich der Sonne ausgesetzt waren, einen höheren Prozentsatz weiblicher Blüten bilden (Dodson, 1962, 1976; Gregg, 1975). Die Gregg-Studien basierten auf mehreren hundert kultivierter *Cycnoches*- und *Catasetum*-Pflanzen, vertreten durch vier *Cycnoches*- und zwei *Catasetum*-Spezies (C. *expansum* und C. *tabulare*). Ein interessanter Teil der Studien war das Ergebnis von Abdeckungen der sich entwickelnden Infloreszenzen bei in der Sonne kultivierten Pflanzen von C. *expansum* mit Aluminiumfolie; diese entwickelten alle männliche Blüten, keine weiblichen oder "zwittrigen" Blumen wurden gebildet. In der Sonne kultivierte Pflanzen von C. *expansum* mit unbedeckten Infloreszenzen entwickelten 52% weibliche,

41% männliche und 7% "zwitterige" Blütenstände. Gregg zeigte in ihrem Versuch, dass dieses Abdecken auf die Geschlechtsausbildung von *Cycnoches*-Blüten keinen nennenswerten Einfluss hatte, dass aber das regulative System bei *Catasetum* unterschiedlich zu sein schien und seinen Sitz in der Spitze des Blütenstandes hat.

Die Junior-Verfasserin machte einfache Aufzeichnungen über die Entwicklung männlicher und weiblicher Blüten an fünf *Catasetum pendulum* Pflanzen, die sie im Garten ihres Heims in Kultur hatte. Vier der Pflanzen waren in der Nähe von Puerto Vallarta gesammelt worden, und die fünfte in Tomatlan, 150 km südlich. Eine Pflanze war getopft, die anderen waren auf totem Holz montiert, das horizontal aufgehängt wurde; sie wurden nur während des ersten Jahres ihrer Etablierung gedüngt. Alle Pflanzen erhielten etwas direktes Sonnenlicht, wurden aber im großen und ganzen schattiert, wobei für gutes Licht gesorgt wurde, doch ohne weitere besondere Behandlung; sie waren alle in gutem Zustand. Das Ergebnis dieser fünf kultivierten Pflanzen in Bezug auf die Geschlechtsausbildung unterschied sich überraschenderweise von anderen Berichten. Während der Jahre 1992 und 1993 wurden nur weibliche Blüten gebildet (Tabelle 1). Über einen fast vierjährigen Zeitraum war das Verhältnis von männlichen zu weiblichen Blüten 137 : 220; es wurden keine Übergangsformen gebildet. Ein Probeexemplar mit der Bezeichnung Harrell 286 war der Champion der Blütenproduktion mit nicht weniger als 30 männlichen oder 17 weiblichen Blüten je Rispe. 1992 machte es zusammengerechnet sieben Blütenstände mit 114 weiblichen Blüten (in diesem Jahr wurden keine männlichen Blüten von der Pflanze erzeugt).

Das erfolgreiche Reproduktionssystem von *Catasetum pendulum* sichert das Überleben. Kapseln von 8 cm Länge und 6 cm Breite bringen ungefähr fünf Esslöffel Samen (Dodson schätzte ihre Zahl auf 2 Millionen).

Die Bildung von ausschließlich weiblichen Blüten in der variablen Umgebung des Harrellschen Gartens in den Jahren 1992 und 1993 lässt vermuten, dass außer Sonnenlicht und Dünger noch andere Faktoren für die Geschlechtsausbildung bei *Catasetum pendulum* verantwortlich sein können.

Danksagungen

Die Senior-Verfasserin sagt Dank an Gustave Romero für seine hilfreichen Kommentare zum Manuskript; an E. W. Greenwood, dass er wertvolles Vergleichsmaterial zur Verfügung stellte, für das Geschenk von Stefan Vogel's Buch und den Neutralrot-Farbstoff; an den Marie Selby Botanical Garden und an den Missouri Botanical Garden für die Benutzung ihrer Bibliotheken und die Erlaubnis, Material kopieren zu dürfen. Beide Verfasserinnen sind Robert Dressler immer dankbar dafür, dass er die Zeit fand, für uns die Euglossine-Bienen *Eulaema polychroma* und *El. seabrae* zu identifizieren.

Fig. 1. *Catasetum pendulum* Dodson.

a: Pflanze mit weiblichem Blütenstand.

b: Weibliche Blüten.

c: Pflanze mit männlichem Blütenstand.

d: Männliche Blüten im gleichen Maßstab wie die weiblichen Blüten.

e: Zerlegtes Perianth einer weiblichen Blüte.

f: Seitenansicht einer weiblichen Blüte mit entfernten Sepalen und Petalen.

g: Drunder- und Seitenansicht der weiblichen Säule; das Scheinpollinarium und die Anthere fehlen.

h: Zerlegtes Perianth einer männlichen Blüte im gleichen Maßstab wie die weibliche Blüte

i. Seitenansicht einer männlichen Blüte mit entfernten Sepalen und Petalen.

j: Längsschnitt einer männlichen Blüte ohne die Anthere und das Pollinarium; beachten Sie den unechten Narben-Kanal und das Fehlen eines Fruchtknotens.

k: Profil- und Drunderansicht einer männlichen Säule mit Anthere und Pollinarium am richtigen Platz; im gleichen Maßstab wie die Ansichten der weiblichen Säule.

l: Blick von unten auf die freigelegte männliche Säule mit einer Hinteransicht der Anthere zur Linken.

m: Längsschnitt der männlichen Säule und dem un abgelösten Pollinarium.

n: Vorder-, Hinter- und Seitenansicht eines frischen Pollinariums.

Alle Ansichten außer a, b, c und d nach lebendem Material gezeichnet von Nataiie Warford.

Fig. 2. *Eulaema polychroma*; gesammelt von Beverly Harrell in Puerto Vallarta am 18.07.1993, ein Pollinarium von *Catasetum pendulum* (männliche Blüte) tragend. Gefangen beim Besuch weiblicher Blüten der Pflanze "Harrell 286".

Fig. 3. *Eulaema polychroma*, gesammelt von B. Harrell am 15.07.1992 beim Besuch weiblicher Blüten der Pflanze "Harrell 286" von *Catasetum pendulum*. Zeichnung nach in Alkohol konservierten Blüten der Pflanze "Harrell 054"; die kultivierte Pflanze brachte 1991 nur männliche Blüten und 1992 nur weibliche Blüten hervor. 1990 wurden sowohl männliche als auch weibliche Blüten erzeugt.

Fig. 4. Duftdrüsen männlicher und weiblicher Blüten von *Catasetum pendulum*, lokalisiert durch Anwendung der vogelschen Neutralrot Methode. Alle Ansichten gezeichnet im gleichen Maßstab von Nataiie Warford.

a: Seitliche Schnittzeichnung einer männlichen Lippe mit Duftdrüse, schwarz eingefärbt.

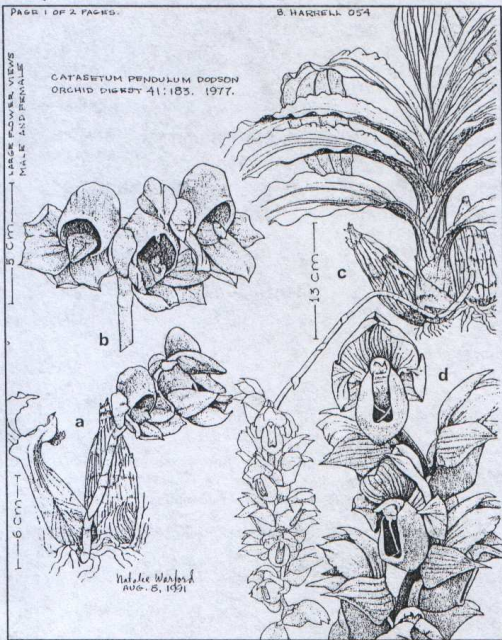
Lippe mit Duftdrüse, schwarz eingefärbt.

b: Duftdrüsenpositionen auf der freigelegten männlichen Säule.

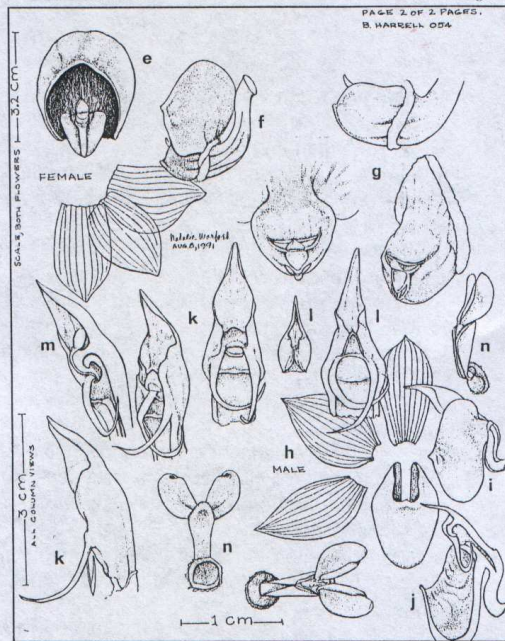
c: Seitliche Schnittzeichnung einer weiblichen Lippe mit Duftdrüse, schwarz eingefärbt. Die stärkste Farbstoffkonzentration war entlang des inneren, oberen Randes der kapuzenartigen Lippe. Zeichnung von Nataiie Warford.

Aus Orchid Digest 2/1996

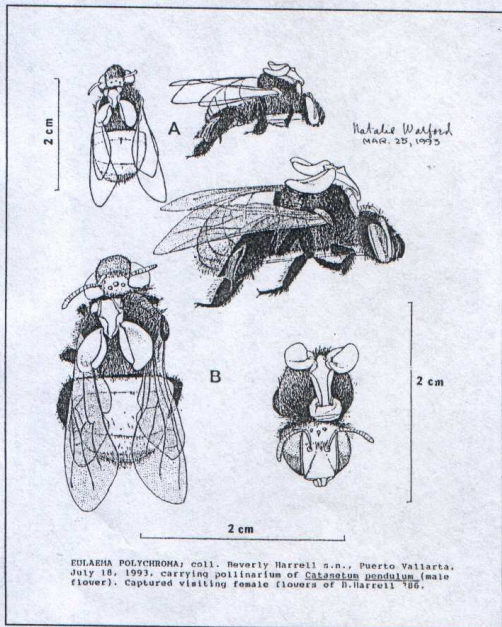
Übersetzung Helmut Sorgler



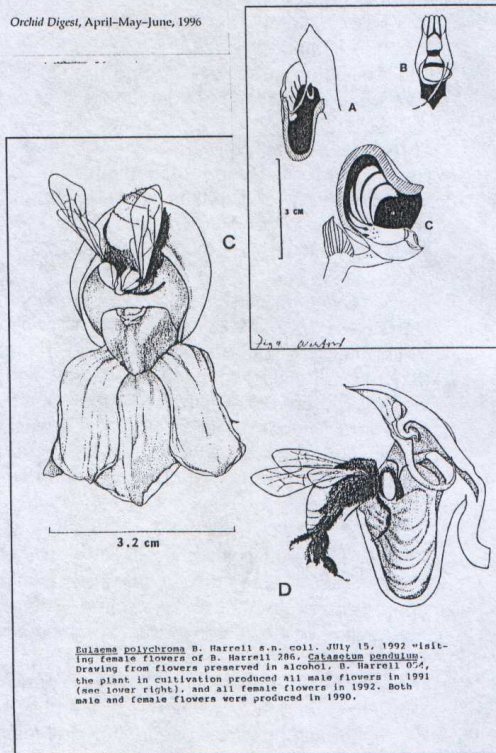
Orchid Digest, April-May-June, 1996



Orchid Digest, April-May-June, 1996



EULAEMA POLYCHROMA; coll. Beverly Harrell s.n., Puerto Vallarta, July 18, 1993, carrying pollinarium of *Catasetum pendulum* (male flower). Captured visiting female flowers of B. Harrell 186.



Eulaema polychroma B. Harrell s.n. coll. July 15, 1992 "visiting female flowers of B. Harrell 286, *Catasetum pendulum*. Drawing from flowers preserved in alcohol: B. Harrell 054, the plant in cultivation produced all male flowers in 1991 (see lower right), and all female flowers in 1992. Both male and female flowers were produced in 1990.