

# Die großen wissenschaftlichen Leistungen von STEFAN VOGEL (1925–2015)

## Teil 3. Blütendüfte und ihre Bildung in den Osmophoren

ANTON WEBER & HILKE STEINECKE

### Abstract

For a long time, the scent of flowers was considered as an accidental by-product of the general plant metabolism and thought to be only of occasional and secondary ecological importance. STEFAN VOGEL presented clear evidence that the floral scents are produced in specific floral structures, the “osmophores”, and that their production requires energy which is supplied through the decomposition of starch and/or lipoids. This means that floral scents play a significant ecological role, namely in the attraction of animal pollinators.

### Zusammenfassung

Blütendüfte hat man für lange Zeit als bloße Nebenprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels gehalten, die ökologisch nur gelegentlich bzw. sekundär ausgenutzt werden. STEFAN VOGEL hat gezeigt, dass die Düfte in spezifischen Strukturen, den so genannten Osmophoren, gebildet werden. Für ihre Bildung ist Energie notwendig, die durch den Abbau von Stärke und/oder Fetten gewonnen wird. Daraus ist zu schließen, dass den Blütendüften eine essentielle ökologische Rolle zukommt, nämlich die Anlockung von tierischen Bestäubern.

### 1. Blüten und ihr Duft

Duftproduzierende Organe sind im Tierreich schon lange bekannt, und natürlich weiß jeder,

dass viele Blüten duften. Bis in die 1960er-Jahre hinein hatte aber kaum jemand die Frage gestellt, ob die Blütendüfte „einfach so“ oder von speziellen

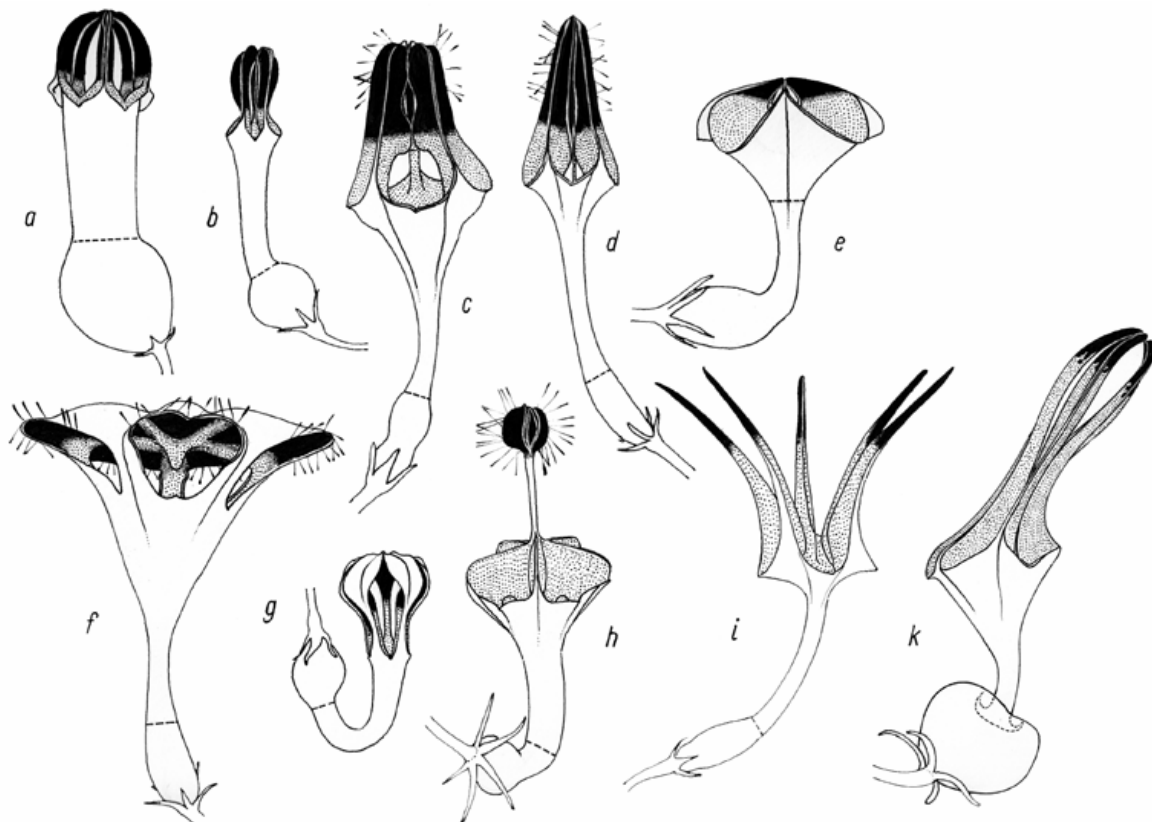


Abb. 1: Lage der Duftfelder (Osmophoren; schwarz) und der Gleitzzone (soweit sichtbar; punktiert) bei verschiedenen Arten von *Ceropegia* (Apocynaceae-Asclepiadoideae). a *C. ampliata*, b *C. woodii*, c *C. sandersonii* × *C. nilotica*; d *C. radicans*; e *C. elegans*; f *C. sandersonii*; g *C. euryacme*; h *C. distincta* var. *haygartii* (*C. haygartii*); i *C. stapeliiformis*; k *C. robyniana* (aus VOGEL 1961, Abb. 6).



Abb. 2: *Ceropegia stapeliiformis*; Kesselfallenblume mit zu langen Schwänzen ausgezogenen, auseinander strebenden Kronblattspitzen, die die duftabsondernden, braunvioletten Osmophoren tragen.



Abb. 4: *Ceropegia haygarthii* (*C. distincta* ssp. *haygarthii*); die apikal erweiterten, zusammengewachsenen Kronblattzipfel bilden einen fünfteiligen Osmopor, der von stielartigen Elementen emporgehoben wird und mit Flimmerkörpern besetzt ist.



Abb. 3: *Ceropegia woodii*; die braunvioletten, mit beweglichen Haaren („Flimmerkörper“) besetzten Osmophoren neigen an der Spitze zusammen und bilden eine Art Krone über dem Eingang zur Kesselfalle.

Strukturen produziert werden. Man hatte allgemein angenommen, dass die Blüten oder zumindest die Blumenkronen, wenn überhaupt, als ganze duften und in diffuser Weise den Duft verströmen. Manche Pflanzenphysiologen (z. B. FREY-WISSLING 1935, KISSER 1958) vertraten daher die Ansicht, dass den Blütendüften keine besondere ökologische Rolle zukommt, sondern dass sie als mehr oder minder bedeutungslose Nebenprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels anzusehen wären.

STEFAN VOGEL war der erste, der auf breiter methodischer Basis und auf Grund des Studiums zahlreicher Pflanzenarten mit diesen alten Vorstellungen aufräumte. Heute sind seine Resultate zu einer Selbstverständlichkeit geworden, und kaum jemand denkt noch daran, dass die Blütendüfte Jahrhunderte lang verkannt oder höchstens in Einzelfällen richtig eingeschätzt wurden. Den Anstoß für seine Untersuchungen gab die Wiederentdeckung der Bestäubungssyndrome, wo Blütendüfte bei der Charakterisierung mancher „Stiltypen“ (z. B. Fledermaus-, Schmetterlings-, Nachtfalter-, Fliegenblütigkeit etc.), neben Form, Größe und Färbung, eine gewisse Rolle spielen.

## 2. Beobachtungen an *Ceropegia*

In Südafrika hatte VOGEL mehrere Arten der Gattung *Ceropegia* (Apocynaceae-Asclepiadoideae, früher Asclepiadaceae) kennengelernt und sie als fliegenblütig eingestuft. Nach der Rückkehr nach Mainz und Publikation der großangelegten Arbeiten über die „Elemente der Sippengliederung“ (VOGEL 1954) und die südafrikanischen Ophrydeen (VOGEL 1959a, b; VOGELs Habilitationsschrift) widmete er der Gattung *Ceropegia* ein besonderes Augenmerk. Tatsächlich finden sich in dieser Gattung Blüten, die zu den merkwürdigsten im ganzen Pflanzenreich gehören:

Sie zeigen eine geradezu groteske Formenfülle, die mit der gängigen Vorstellung von Angiospermen-Blüten nur wenig zu tun hat, sie sind funktionell hoch spezialisiert und operieren nach dem Kesselfallen-Prinzip. Zudem produzieren sie Duftstoffe, die mit „normalen“ Blumendüften keine Ähnlichkeit haben. Sie locken Bestäuber an, die nichts mit typischen Blütengästen wie Bienen, Schmetterlingen, Nachtfaltern etc. zu tun haben, nämlich winzige Fliegen aus den Gruppen der Pilz-, Trauer- und Schmetterlingsmücken.

VOGEL publizierte zunächst zwei Studien über *Ceropegia*. Eine hat die Morphologie der Blüte zum Gegenstand (VOGEL 1960). Eine zweite befasste sich mit den merkwürdigen Insektenbesuchern und der Bestäubung (VOGEL 1961).



Abb. 5: *Ceropegia sandersonii*; die Kronzipfel sind im oberen Teil verbreitert und bilden ein Dach über dem Eingang zur Kesselfalle. Ihre Spitzen sind zu einem nach unten ragenden, braunen Zapfen („Uvula“) vereint, der als Osmophor fungiert.

VOGEL erkannte, dass die Insekten hauptsächlich durch den Duft angelockt werden. Dieser Duft geht jedoch nicht von der ganzen Blüte aus, sondern von spezifischen Strukturen, die VOGEL (in Anlehnung an einen von dem italienischen Bo-

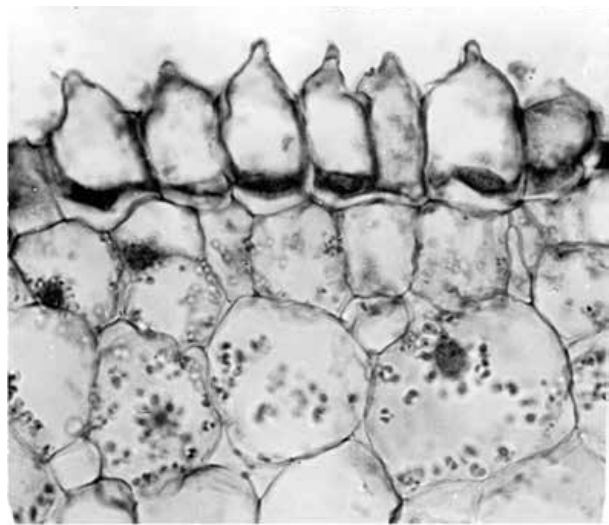
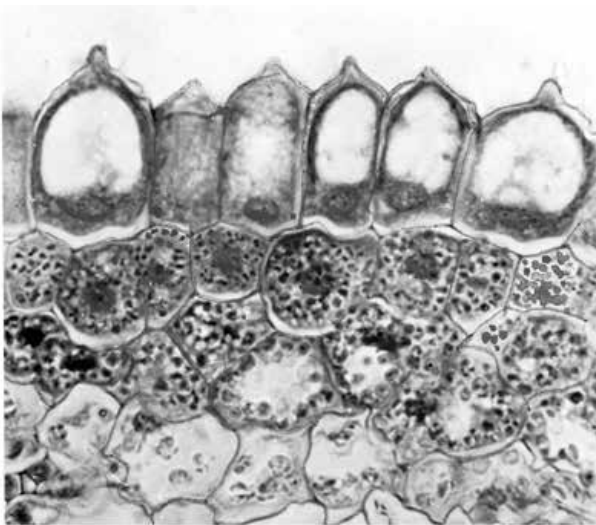


Abb. 6: *Ceropegia stapeliiformis*, anatomische Schnitte durch den Osmophor; Vorhandensein bzw. Abbau der Reservestoffe (Stärke) vor und nach der Duftemission (aus VOGEL 1963a, Abb. 1).





Abb. 7: Bei der von Vogel näher untersuchten südamerikanischen *Aristolochia trilobata* (Aristolochiaceae) ist der Mittellappen des Oberteils der Blüte in einen langen Schwanz ausgezogen. Er emittiert Duftstoffe, die kleine Fliegen anlocken; die Fliegen stürzen ab und fallen in den Blütenkessel; durch mitgebrachten Pollen wird die Blüte bestäubt, vor dem Verlassen des Kessels wird den Fliegen der Eigenpollen aufgedrückt. (Abbildung aus PAXTON's Magazine of Botany and Register of Flowering Plants 3: pl. 2, 1839).

taniker ARCANGELI 1893 für *Arum* geprägten Begriff) Osmophor nannte. Diese Osmophoren nehmen bei den einzelnen *Ceropegia*-Arten eine verschiedenartige Position ein: bei *C. stapeliiformis* sind die Petalenspitzen schwanzförmig verlängert und tragen Osmophoren im distalen Abschnitt das Drüsengewebe. Bei *C. loranthiflora* sind die duftabsondernden Petalenspitzen keulenförmig verdickt (Palpenosmophor), und bei *C. woodii* neigen die dunkelbraun gefärbten Kronblattspitzen zusammen. Bei *S. haygarthii* bilden sie zusammen einen Stiel, der an der Spitze einen aus fünf Teilen zusammengesetzten Palpenosmophor trägt. Die duftenden Petalenspitzen bei *C. sander-*



Abb. 8: Bei *Aristolochia tricaudata* laufen alle drei Lappen des Blüten-Oberteils in lange Schwänze aus. Das Funktionsprinzip der Blüte ist ähnlich wie bei *A. trilobata*. (Abbildung aus L' Illustration horticole 14: t. 522, 1867).

*sonii* wachsen zusammen und bilden einen vom Blütendach nach unten ragenden Zapfen, die so genannte Uvula.

### 3. Das Buch „Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung“

Die beiden Studien über die Morphologie und Bestäubungsbiologie von *Ceropegia* (VOGEL 1960, 1961) bildeten den Ausgangspunkt für eine weitere, großangelegte Arbeit mit dem Titel „Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung“ (VOGEL 1963a). Diese Arbeit wurde auf Grund ihrer wissenschaftlichen Bedeutung später (von SUSANNE S. RENNER) in einer englischen Version editiert (VOGEL 1990). Hier behandelte VOGEL zunächst im Detail die Anatomie und Physiologie der Osmophoren von *Ceropegia* und stellte unter Einsatz von mikrochemischen Methoden und experimentellen Ana-



Abb. 9: *Aristolochia cordiflora*. Bei der von VOGEL untersuchten, nahe verwandten Art („*A. aff. cordiflora*“) ist der Eingang in den Kessel gelb gefärbt und duftet stärker als der übrige Bereich des als Osmophor dienenden Blütenaumes. (Abbildung aus L' Illustration horticole 17: t. 30, 1870).

lysen (Hellfeldfarbstoffe, Fluorchromierung) fest, dass das duftstoffproduzierende Gewebe vor der Duftemission reichlich mit Stärkekörnern gefüllt ist. Diese werden während der Duftemission innerhalb weniger Stunden abgebaut. VOGEL schloss richtig, dass der Stärkeabbau die notwendige Energie liefert, die zum chemischen Zusammenbau der Duftstoffe und ihrer Emission benötigt wird. Die Synthese des Duftstoffes findet in den Zellen des Mesophylls statt, das somit als Produktionsgewebe fungiert. Das innere Sekret sammelt sich anschließend in der Epidermis und wird von dort verstrahlt (Emissionsschicht).

#### 4. Aristolochiaceen, Araceen und Orchideen

Von *Ceropegia* ausgehend, dehnte VOGEL in den „Duftdrüsen“ seine Studien auf die Familien der

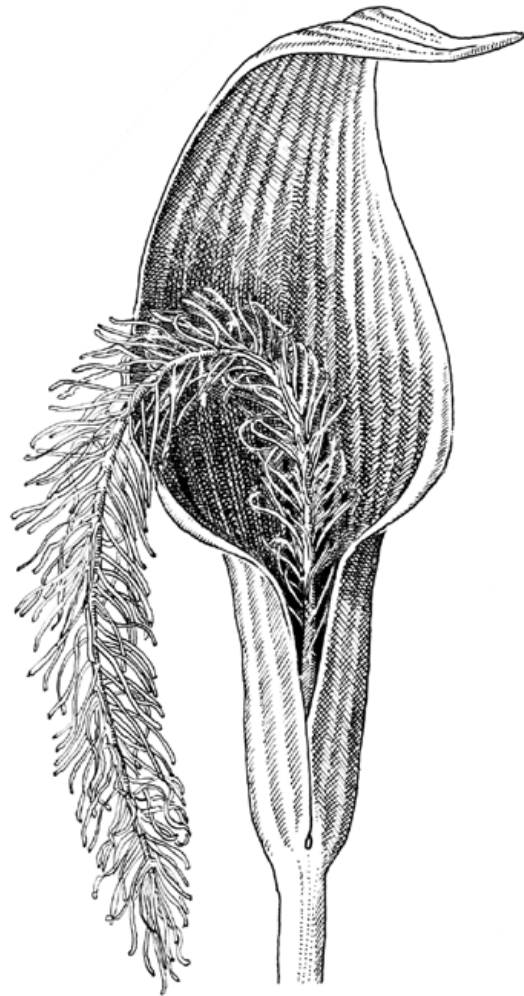


Abb. 10: *Arisaema fimbriatum*. Der Appendix des Kolbens ist quasten- oder pinselförmig, wodurch die Oberfläche des duftproduzierenden und -emittierenden Gewebes stark vergrößert wird (aus VOGEL 1963a, Abb. 21).

Aristolochiaceen, Araceen, Orchideen und Burmanniaceen aus. Er wies nach, dass die Duftproduktion bei *Aristolochia trilobata* auf den langen, schwanzförmigen Anhang beschränkt ist, der vor dem Blüteneingang nach unten hängt. Hingegen ist es bei einer *Aristolochia cordiflora* nahestehenden Art (der gesamte, flach ausgebreitete Blütenaum, der als Osmophor fungiert. Allerdings ist, wie VOGEL durch Zerschneiden der Blüten und Verteilung auf Riechgläser nachweisen konnte, die Duftemission nicht überall gleich stark ausgeprägt. Am stärksten duftet die in der Mitte liegende gelbe



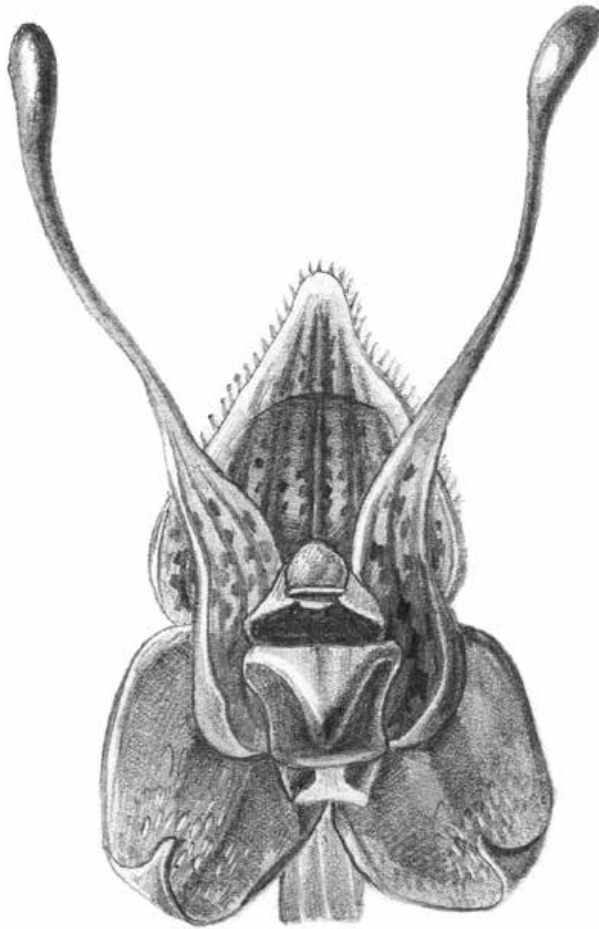


Abb. 11: *Pleurothallis* cf. *palpigera* (Orchidaceae). Blüte mit Palpenosmophoren, die aus den ausgezogenen Spitzen der lateral-inneren Perigonblätter hervorgehen. Originale Bleistiftzeichnung von S. VOGEL, Vorlage für VOGEL (1963a, Abb. 27 I).

Scheibe, die gleichzeitig den Eingang in den Blütenkessel repräsentiert. Wie VOGEL weiter zeigen konnte, erwärmt sich diese Zone auch, allerdings nur um etwa 4 °C, also nicht so stark wie der Appendix manch anderer Aronstabgewächse. Wieder wird die für die Synthese des Duftstoffes und die Erwärmung erforderliche Energie durch Abbau von Reservestoffen, insbesondere Speicherstärke, gewonnen.

Bei den Araceen, insbesondere *Arum*-Arten, ist die Duft- und Wärmeentwicklung des Kolbens (*Arum*: der apikale, blütenfreie und als Appendix bezeichnete Teil) schon lange bekannt. Doch auch hier weiß VOGEL viele neue anatomische und physiologische Details hinzuzufügen. Während die Duft- und Wärmeproduktion bei *Arum* hauptsäch-

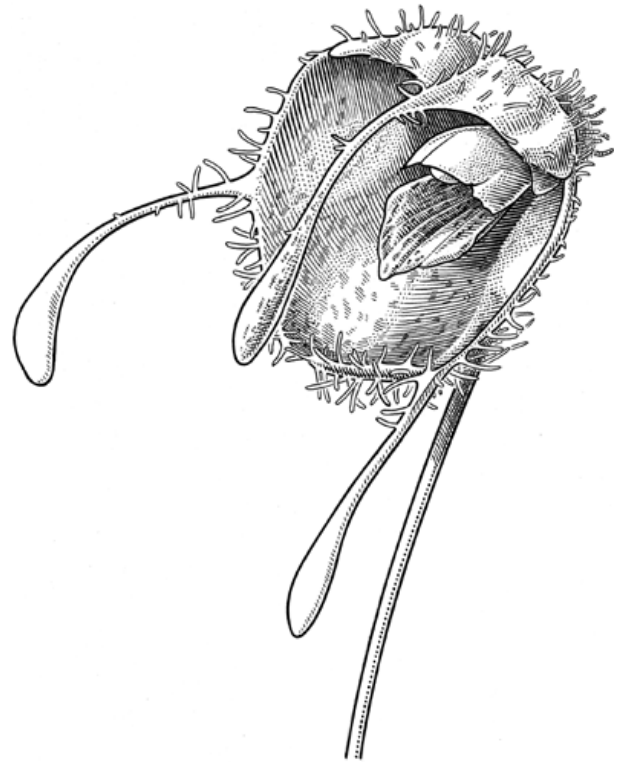


Abb. 12: Blüte von *Masdevallia horrida* (Orchidaceae). Hier sind es die äußeren Tepalen, deren Spitzen zu palpenförmigen Osmophoren ausgezogen sind (aus VOGEL 1963a, Abb. 27 II).

lich durch Veratmung von Stärke erfolgt, konnte VOGEL für die von den Philippinen stammende Aracee *Alocasia portei* (von VOGEL als *Schizocasia portei* geführt) zeigen, dass hauptsächlich fettartige Substanzen (Lipoide) für die Energiegewinnung abgebaut werden. Ungewöhnlich hoch ist dabei die Quantität des produzierten Duftstoffes. Er tritt in der Hauptphase der Emission als sichtbare Flüssigkeit in Form eines dünnen Films aus ätherischen Ölen auf der Oberfläche des Kolbens in Erscheinung. Auch bei *Typhonium* und *Spathiphyllum* speichert der Kolben nicht Stärke, sondern ausschließlich Fett. Bei den Kesselfallen von *Cryptocoryne* ist zwar ein kurzer, steriler Kolbenteil vorhanden, aber er fungiert hier nicht als Duftorgan. Diese Funktion wird hier von der freien Spitze der den Kessel bildenden Spatha übernommen.

Einen wesentlichen Platz in den Studien zu den Duftdrüsen nehmen die Orchideen ein. Hier zeigte VOGEL zunächst an einer Reihe von Vertretern der Pleurothallidinae (neuweltlich) und Bulbophyllinae (altweltlich), dass die Blüten Palpen

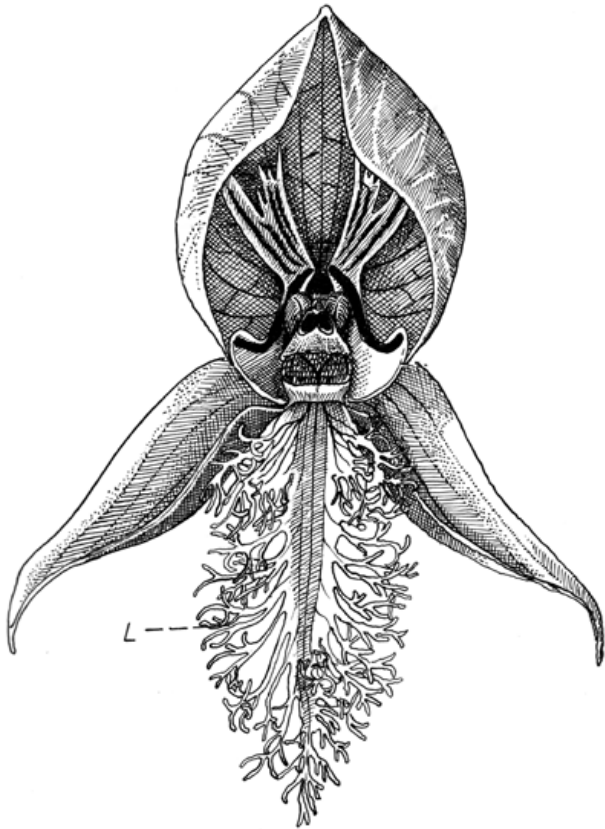


Abb. 13: *Disa lugens* (Orchidaceae). Das stark zerteilte Labellum (L) fungiert zur Gänze als Osmophor (aus VOGEL 1963a, Abb. 44 I).

oder Schwänze besitzen, die durch ihre Duftemission kleine Fliegen als Bestäuber anlocken (VOGEL 1963a, 1963c, 1966a). Obwohl die Bestäubung der *Ophrys*-Blüten durch sexuelle Täuschung und Pseudokopulation schon länger bekannt war (CORREVON & POUANNE 1916, 1923; POUYANNE 1917; KULLENBERG 1952, 1956, 1961) hat erst VOGEL die Frage gestellt, welche Blütenteile denn eigentlich den Duftstoff absondern. Er fand heraus, dass es nicht einfach die ganze Blüte oder das ganze Labellum ist, sondern nur dessen vorderster Rand (*O. lutea*, *O. fusca*) bzw. das umgeschlagene, apikale Anhängsel des Labellums (*O. apifera*, *O. arachnites* = *O. holoserica*, *O. tenthredinifera* u.a.).

Von besonderer Bedeutung ist, dass VOGEL das bisher als Futtergewebe gedeutete Gewebe in den Blüten von *Catasetum*, *Stanhopea* und anderen neuweltlichen Orchideen als Osmophoren erkannte. Diese Erkenntnis wurde später in einer eigenen Arbeit mit dem Titel „Das sexuelle Anlockungsprinzip der Catasetineen- und Stanhopeen-Blü-

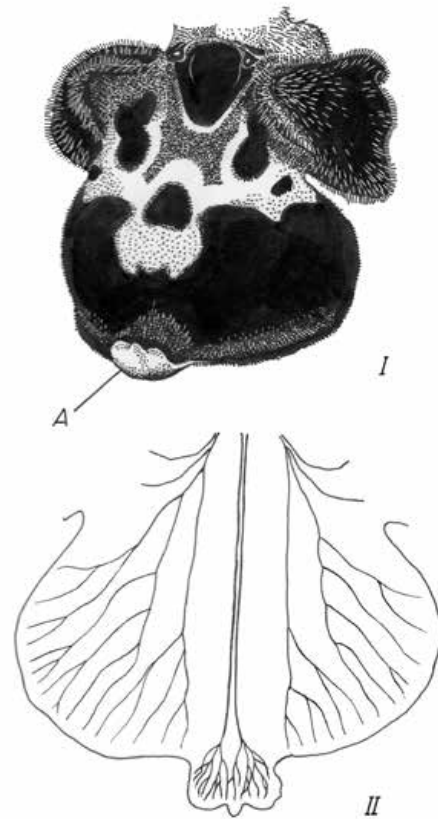


Abb. 14: Blüte von *Ophrys holoserica* (von VOGEL unter dem Synonym „*Ophrys arachnites*“ geführt). Labellum mit apikalem, eingeschlagenen und stark innervierten Anhängsel (A), das als Osmophor fungiert (aus VOGEL 1963a, Abb. 45).

ten und die wahre Funktion ihres sogenannten Futtergewebes“ noch genauer ausgeführt (VOGEL 1963b).

Obwohl die Erkenntnis, dass das so genannte Futtergewebe in Wirklichkeit ein Duftorgan ist, richtig ist, war VOGEL in dieser Arbeit noch nicht ganz bis zur wahren Funktion vorgedrungen. Das geschah erst drei Jahre später und betrifft die epochale Entdeckung der Parfümblumen und ihrer Bestäubung durch männliche Prachtbienen (VOGEL 1966b, 1967).

## 5. Methodische Aspekte und ökologische Bedeutung

In den „Duftdrüsen“ hat VOGEL auch methodische Fortschritte in der Analyse von Blüten erzielt und nebenbei einfache und reizvolle Experimente beschrieben, die jeder Leser selbst durchführen kann. So etwa die Sichtbarmachung von Duftfeldern und Duftmalen mittels selektiver Vitalfärbung mit Neutralrot. Man taucht die zu untersuchende

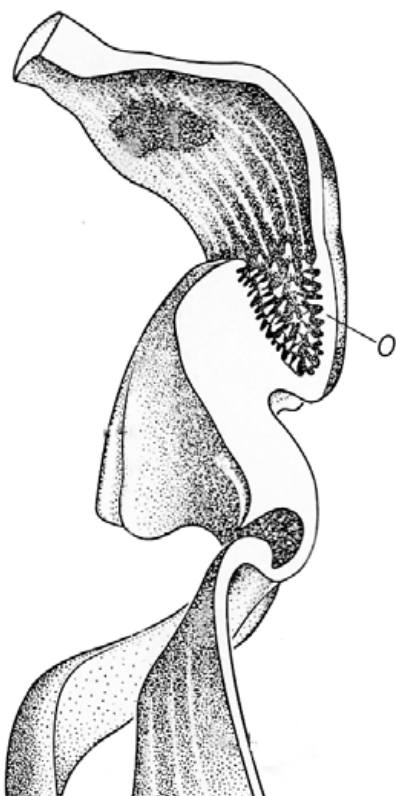


Abb. 15: Labellum von *Stanhopea graveolens* (Orchidaceae). Der Osmophor (O) wurde bis zu den Studien VOGELs als Futtergewebe missdeutet (aus VOGEL 1963a, Abb. 41).



Abb. 16: Blüte von *Stanhopea embreei* (Orchidaceae), Labellum längs durchschnitten. Der rote Pfeil weist auf den Osmophor hin.

Blüte einfach für einige Stunden in eine verdünnte Neutralrotlösung, woraufhin sich die duftproduzierenden Bezirke rot färben.

Wichtiger noch war die chemische Analyse der Duftstoffe. In den 1960er-Jahren stand VOGEL nur die Dünnschichtchromatographie als methodisches Werkzeug zur Verfügung. Heute gehören Dampfraumanalyse (besser bekannt unter dem englischen Namen Headspace-analysis), Gaschromatographie und Hochleistungsflüssigkeitschromatographie (HPLC) zur täglichen Routine in der Duftstoffanalyse.

Mit den „Duftdrüsen“ hat VOGEL (1963a) klargemacht, welche eminent wichtige Rolle den Duftstoffen bei der Bestäubung zukommt. Er hat auf breiter Grundlage bewiesen, dass Blütendüfte in speziellen floralen Strukturen, den Osmophoren gebildet werden, die als eigens der Anlockung dienende hochspezialisierte Apparate zu interpretieren sind. Zu ihrer Bildung ist ein beachtlicher Energieaufwand notwendig (Energiegewinnung

durch Abbau von Stärke oder Fetten). Damit war bewiesen, dass die Blütendüfte nicht bloß zufällige Nebenprodukte des Stoffwechsels mit sekundärer ökologischer Ausnutzung sein können, wie bis dahin vielfach angenommen wurde. Heute ist dieses Erkenntnis eine Binsenweisheit und kaum jemand erinnert sich noch, dass es STEFAN VOGEL war, der die Grundlagen dazu geschaffen hat.

#### Literatur

- ARCANGELI, G. 1883: Osservazione sull'impollinazione in alcune Aracee. – *Nuovo Giornale Bot. Ital.* **15**: 12-97.
- CORREVEON, H. & POUYANNE, A. 1916: Un curieux cas de mimétisme chez les Ophrydées. – *J. Soc. Nat. Horticult. France* **17**: 29-31, 41-42, 84.
- CORREVEON, H. & POUYANNE, A. 1923: Nouvelles observations sur le mimétisme et de la fécondation chez les *Ophrys speculum* et *lutea*. – *J. Soc. Nat. Horticult. France* **24**: 21-24.
- FREY-WISSLING, A. 1935: Die Stoffausscheidungen der höheren Pflanzen. – Berlin.
- KISSER, J. G. 1958: Die Ausscheidung von ätherischen Ölen und Harzen. – In: RUHLAND, W. (Hrsg.): *Handbuch der Pflanzenphysiologie* **10**: 91-129.





Abb. 17: Blüte von *Stanhopea cf. panamensis*. Der Osmophor befindet sich in einer sackförmigen Aushöhlung am unteren Ende des Hypochils (proximaler Teil des Labellums; bräunlich-gelb, mit braunvioletterm Fleck) und wird von den beiden Lappen des Mesochils (mittlerer Teil des Labellums) verdeckt.

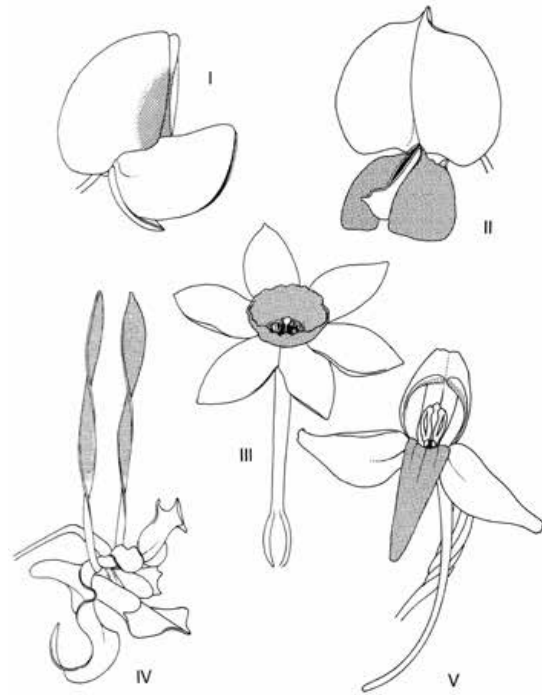


Abb. 18: Blüten von I *Lupinus cruckshanksii* (Fabaceae), II *Spartium junceum* (Fabaceae), III *Narcissus jonquilla* (Amaryllidaceae), IV *Dendrobium minax* (Orchidaceae), V *Platanthera bifolia* (Orchidaceae) nach Sichtbarmachung der Duftfelder durch selektive Vitalfärbung mit Neutralrot (aus VOGEL 1963a, Abb. 50).

KULLENBERG, B. 1952: Nouvelles observations sur les rapports entre *Ophrys* et les insectes. – Bull. Soc. Sc. Nat. du Maroc **32**: 175.

KULLENBERG, B. 1956: On the scents and colours of *Ophrys* flowers and their specific pollinators among the aculeate Hymenoptera. – Svensk Bot. Tidskr. **50**: 25-46.

KULLENBERG, B. 1961: Studies in *Ophrys* pollination. – Zool. Bidr. Uppsala **34**: 1-340.

POUYANNE, A. 1917: La fécondation des *Ophrys* par les insectes. – Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Noire **8**: 6-7.

VOGEL, S. 1954: Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. – Botan. Studien, Heft I: 1-338.

VOGEL, S. 1959a: Organographie der Blüten kapländischer Ophrydeen, mit Bemerkungen zum Koaptations-Problem. Teil I: Disinae und Satyriinae. – Abhandl. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math. – Naturwiss. Kl. **6**: 267-378.

VOGEL, S. 1959b: Organographie der Blüten kapländischer Ophrydeen, mit Bemerkungen zum Koaptations-Problem. Teil II: Disperidinae. Theorie der Koaptationen. – Abhandl. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math. – Naturwiss. Kl. **7**: 379-532.

VOGEL, S. 1960: Über die "Uvula" von *Ceropegia sandersonii* Hook., zugleich über einen merkwürdigen Fall postgenitaler Verwachsung. – Beitr. Biol. Pflanzen **35**: 395-412.

VOGEL, S. 1961: Die Bestäubung der Kesselfallenblumen von *Ceropegia*. – Beitr. Biol. Pflanzen **36**: 159-237.

VOGEL, S. 1963a: Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. Über Bau und Funktion der Osmophoren. – Abhandl. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math. – Naturwiss. Kl. **10**: 600-763.

VOGEL, S. 1963b: Das sexuelle Anlockungsprinzip der Catasinteen- und Stanhopeen-Blüten und die wahre Funktion ihres sogenannten Futtergewebes. – Österr. Bot. Z. **110**: 308-337.

VOGEL, S. 1963c: Orchideenblüten mit Duftorganen. – Die Orchidee **14**: 253-257.

VOGEL, S. 1966a: Scent organs of orchid flowers and their relation to insect pollination. – Proceedings of the 5th World Orchid Conference, Long Beach (US): 253-259.

VOGEL, S. 1966b: Parfümsammelnde Bienen als Bestäuber von Orchideen und *Gloxinia*. – Österr. Bot. Z. **113**: 302-361.

VOGEL, S. 1967: "Parfümblumen" und parfümsammelnde Bienen. – Umschau Wiss. Techn. **67**: 327.

VOGEL, S. 1990: The role of scent glands in pollination: On the structure and function of osmophores. – Englische Ausgabe der "Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. Über Bau und Funktion der Osmophoren." (Abhandl. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math. – Naturwiss. Kl. **10**, 1963) von S. S. RENNER. – Smithsonian Institution Libraries Washington and National Science Foundation, Amerind Publishing Company, New Delhi.