

---

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

## Teil 2: Fledermausblumen und Blumenfledermäuse

ANTON WEBER & HILKE STEINECKE

### Abstract

STEFAN VOGEL was a pioneer in research on bat pollination (chiropterophily). He was the first to discover bat pollination in several plant genera and families on his extensive research voyages to South America, West Africa, and Southeast Asia. We here describe the mechanisms and interrelationships involved in bat pollination.

### Zusammenfassung

STEFAN VOGEL war Vorreiter in der Untersuchung der Fledermausblütigkeit. Auf mehreren Reisen, zunächst nach Südamerika, später auch nach Westafrika und Südostasien, konnte er erstmals für einige Gattungen oder sogar Familien Fledermausbestäubung feststellen. Das Syndrom der Fledermausblütigkeit wird erläutert.

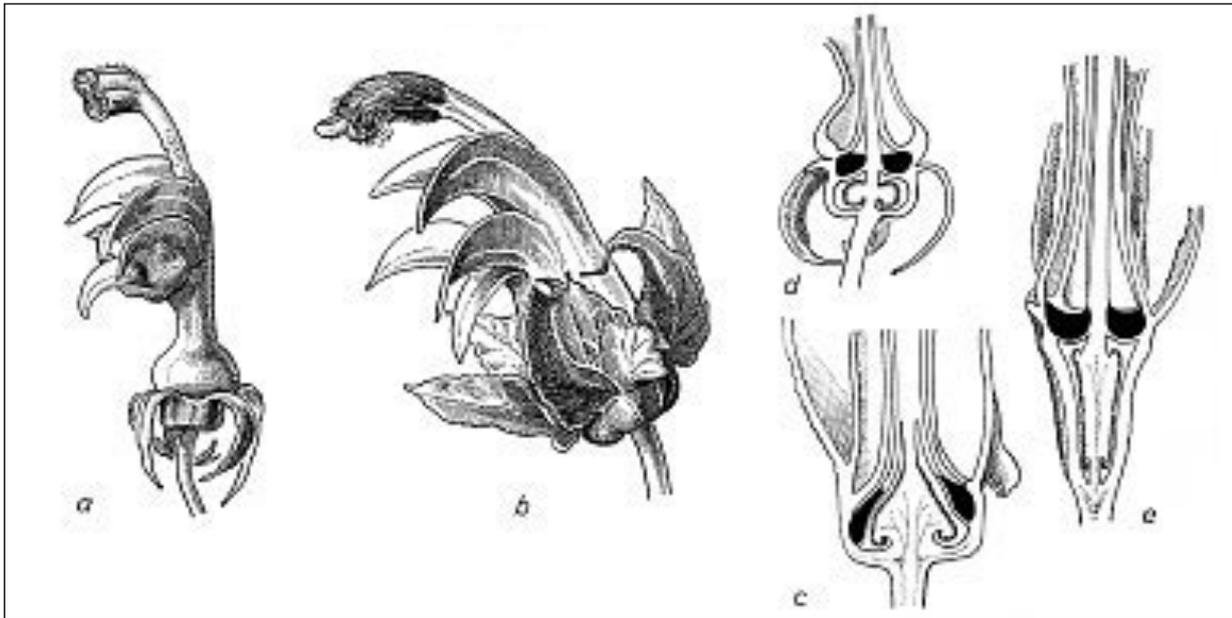


Abb. 1: Abbildungstafel aus STEFAN VOGELS Pionierarbeit über südamerikanische Fledermausblumen und Blumenfledermäuse (VOGEL 1958a: Abb. 5), nachträglich von ihm handkoloriert.

- I *Trianaea speciosa* (Solanaceae),
- II *Symbolanthus latifolius* (Gentianaceae),
- III *Cayaponia* sp. (Cucurbitaceae),
- IV *Cobaea scandens* (Polemoniaceae),
- V *Kohleria tigridia* (als „*Campanea grandiflora*“, Gesneriaceae),
- VI *Cheirostemon platanooides* (Malvaceae).

### 1. Fledermausblütigkeit in den Neotropen

STEFAN VOGEL hat schon früh und sehr eingehend an Fledermausblumen das Konzept der „Blütenstile“ verdeutlicht. Zwar hatte es damals in der Literatur schon Hinweise darauf gegeben, dass Fledermäuse Blüten besuchen und bestäuben können (z. B. PORSCH 1931, 1932, 1939), allgemein herrschte jedoch die Auffassung, dass dies eine eher kuriose und auf einige wenige Beispiele beschränkte Randerscheinung sei. In seiner ersten Reise nach Südamerika (Kolumbien; 1955/56; zusammen mit dem Zoologen HEINRICH STURM) konnte VOGEL zum ersten Mal die Bestäubung von Blüten durch Fledermäuse in freier Natur in den Neotropen beobachten. Er dokumentierte seine Beobachtungen auch fotografisch. VOGEL konnte beweisen, dass Fledermausbestäubung nicht auf das tropische Tiefland beschränkt ist, sondern auch auf einer Höhe von 3400 m über dem Meeresspiegel vorkommt. Als blütenbesuchende Fledermäuse konnte er drei Arten, nämlich *Anoura geoffroy*, *Lonchophylla concava* und *Glossophaga soricina*, identifizieren. Alle gehören der Familie der Blattnasen (Phyllostomidae) und der Unterfamilie der Langzungenfledermäuse („Blütenfledermäuse“, Glossophaginae) an. Direkt nachweisen und dokumentieren konnte er das Phänomen zunächst bei 16 Pflanzenarten. VOGEL publizierte diese Beobachtungen im



Jahre 1958 unter dem Titel „Fledermausblumen in Südamerika. Ein Beitrag zur Kenntnis des chiropterophilen Stilytus“ (VOGEL 1958a). Parallel dazu veröffentlichte er eine populärwissenschaftliche Darstellung zur Fledermausbestäubung (VOGEL 1958b). VOGEL konnte bestätigen, dass Blüten oder Blütenstände von Fledermausblumen oft an langen Stielen aus der Baumkrone heraushängen (Flagelliflorie). Auf Grund des Bestäubungssyndroms stufte er weitere sieben Arten als fledermausblütig ein. Die insgesamt 23 Arten verteilten sich auf 17 Gattungen und 13 verschiedene Familien. Damit konnte VOGEL die Kenntnis der Fledermausblütigkeit gegenüber dem Bekannten wesentlich erweitern. Auf Grundlage von Ergebnissen und Beobachtungen auf weiteren Reisen publizierte VOGEL zehn Jahre später eine

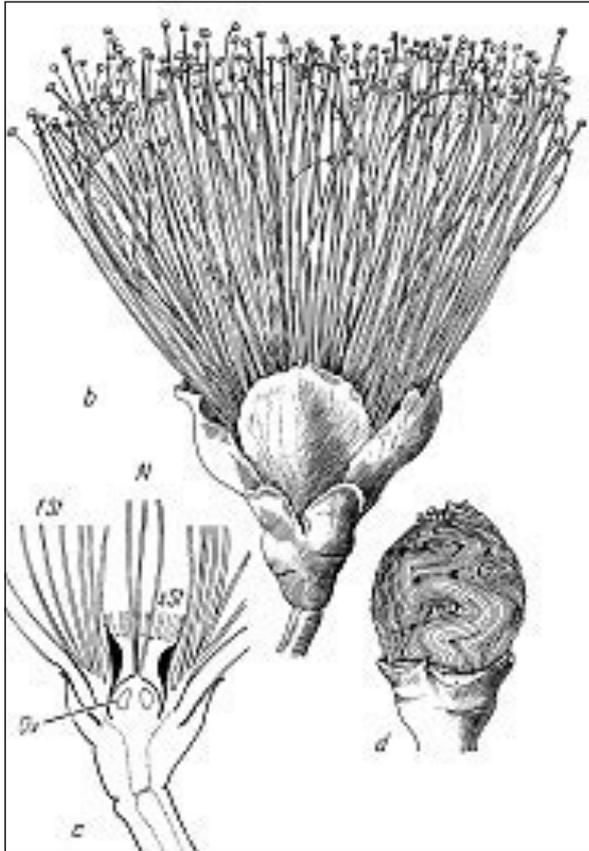


Abb. 2 (oben): Blüten von fledermausbestäubten Vertretern der Campanulaceae-Lobelioideae:

- a *Burmeistera fuscoapicata*,
- b *Siphocampylus tunicatus*;  
Schnitte durch die Blütenbasis von:
- c *Siphocampylus tunicatus*,
- d *Burmeistera fuscoapicata*,
- e *Centropogon foetidus* (aus VOGEL 1969a).

Abb. 3 (unten): Blüte von *Burmeistera* sp. (Campanulaceae-Lobelioideae). Die Gattung *Burmeistera* wurde erstmals von S. VOGEL als fledermausblütig erkannt (VOGEL 1969a).

dreiteilige Serie über Fledermausbestäubung in den Neotropen (VOGEL 1968 a, b, 1969). Jetzt wurde erst richtig klar, welche Bedeutung die Fledermausbestäubung in den Tropen hat. Sie ist nicht ein vernachlässigbares Randphänomen, wie man bis dahin glaubte, sondern ein bedeutender Bestäubungsmodus von tropischen Pflanzen, der mit der Vogelblütigkeit ver-



glichen werden kann. Durch seine Beobachtungen und Bilddokumente hat VOGEL auch andere Biologen angeregt und der Erforschung der Fledermausblütigkeit einen enormen Impuls verliehen. Im Jahre 1985 konnte die erste zusammenfassende Darstellung in Buchform erscheinen (DOBAT & PEIKERT-HOLLE 1985).

## 2. VOGEL weitet seine Untersuchungen aus

Wenige Jahre später, nachdem VOGEL inzwischen seinen Beobachtungshorizont auf Westafrika und Südostasien ausdehnen konnte, berichtete er in einem Kongressbeitrag über „Neuerkannte bzw. neudokumentierte Fledermausblumen aus drei Kontinenten“ (VOGEL 1988). Weitere Arbeiten erwachsen dann vor allem in Zusammenarbeit mit südamerikanischen Forscherinnen und Forschern, namentlich MARLIES und IVAN SAZIMA, ISABELLE MACHADO und ARIADNE LOPES. So konnten erstmals in folgenden Gattungen bzw. Pflanzenfamilien legitime Bestäubung durch Fledermäuse nachgewiesen werden: *Encholirium glaziovii*, eine terrestrische Bromeliaceae aus

Südost-Brasilien (VOGEL et al. 1989), *Harpochilus neesianus* aus der Familie der Acanthaceae (für weitere Vertreter der Familie kann dies ebenfalls aus dem chiropterophilen Merkmalsyndrom geschlossen werden, VOGEL et al. 2004), *Adenocalymna dichilum*, eine Liane aus Nordost-Brasilien aus der Familie der Bignoniaceae (MACHADO & VOGEL 2004) und eine strauchförmige *Mimosa*-Art (VOGEL et al. 2005).

Selbst in seiner letzten Arbeit widmete sich VOGEL unter anderem noch einmal der Fledermausblütigkeit, nämlich bei den Korbblütlern (VOGEL 2015). In dieser Familie ist das Phänomen selten und nur in wenigen Fällen durch Beobachtungen gestützt (*Gongylolepis jauaensis*, *Cirsium subcoriaceum*). Auf Grund der Analyse des Bestäubungssyndroms vermutet VOGEL aber für weitere 16 Arten der Korbblütler diesen Bestäubungsmodus.

## 3. Merkmale von Fledermausblumen

Heute schätzt man, dass etwa 1% der tropischen Pflanzen fledermausblütig sind, und viele harren zweifellos noch der Entdeckung. Voraussetzung für die Erweiterung der gegenwärtigen Kenntnisse sind zunächst Analysen der Bestäubungssyndrome, die in einem ersten Schritt sogar an Herbarmaterial möglich sind. Unerlässlich ist die anschließende Analyse von Lebendmaterial, um Merkmale wie Duft, Vorhandensein von Nektar etc. feststellen zu können.

Abb. 4 (oben): *Caryocar villosum* (Caryocaraceae), offene Blüte, Knospe kurz vor der Entfaltung (Blütenkrone entfernt) und Schnitt durch die Blüte (schwarz: Nektarien am inneren Staminodialtubus, aus VOGEL 1968).

Abb. 5 (Seite 139 oben): *Caryocar costaricense* (Caryocaraceae), blühende Bäume mit weit aus der Baumkrone herausgestreckten Blütenständen.

Abb. 6 (Seite 139 Mitte): *Kohleria tigridia* (Gesneriaceae) wurde erstmals von VOGEL als fledermausblütig (unter dem Namen *Campanea grandiflora*) eingestuft.

Abb. 7 (Seite 139 unten): Eine abgefallene Blüte von *Amphitecna latifolia* (Bignoniaceae) mit Krallenspuren von Fledermäusen.

Das Syndrom der Fledermausblütigkeit (Chiropterophilie) lässt sich grob folgendermaßen charakterisieren:

**Blütenfarbe:** Weiß, cremefarben, gelblichgrau, grünlich, seltener purpurn oder rötlich oder rotbraun; Blüten oft dunkel gefleckt oder punktiert.

**Blütenform und -statur:** Krone robust, weit offen, meist glockig oder trichterförmig, entweder radiär oder schwach dorsiventral (Typus der Glocken- oder Rachenblume); oder Blüte vom Pinseltyp, dann oft mit kleiner und/oder hinfalliger Krone und zahlreichen, weißen oder weißlichen, robusten Staubblättern mit langen Filamenten.

**Blütengröße:** Variabel, von klein (1–2 cm) bis sehr groß (die Blüten mancher *Solandra*-Arten erreichen einen Durchmesser von fast 40 cm). Die Blütengröße hängt nicht nur mit der Größe der bestäubenden Fledermäuse zusammen (die in den Neotropen am weitesten verbreitete und häufigste Blütenfledermaus *Glossophaga soricina* ist nur wenige cm groß und wiegt nur etwa 10 g), sondern auch mit der Art der Nektaraufnahme: manche Blüten (z. B. *Rhytidophyllum*) sind so konstruiert und dimensioniert, dass nur die Schnauze des Tieres in die Blüte passt, während große Blüten fast das ganze Tier aufnehmen können.

**Position der Blüten:** Blüten meist exponiert, bei Bäumen entweder unterhalb der Krone aus dem alten Holz entspringend (Kauliflorie) oder an langen Stielen aus der Krone herausragend oder unter der Krone an langen Stielen herabhängend (Flagelliflorie). Die Exposition der Blüten ist für die Wahrnehmung der Fledermäuse mittels Echo-Ortung von großer Bedeutung.

**Nektar/Pollen:** Nektar reichlich vorhanden, meist schleimig; Pollen (bes. bei Pinselblumen) in großer Quantität vorhanden.

**Duft:** Intensiv, unangenehm muffig, Frucht- oder Rübengeruch.

**Blühzeit:** Öffnung und Duftemission am Abend und in der Nacht; die Blüten fallen (mit Ausnahme der befruchteten weiblichen Teile) meist schon am nächsten Morgen ab.

Der schwierigste Schritt bei der Bestätigung der Fledermausblütigkeit ist die gezielte nächtli-







Abb. 8 (Seite 140 oben): Wie VOGEL (1968) gezeigt hat, sind zahlreiche Vertreter der Kakteen fledermausblütig. Hier *Hylocereus undatus* aus Kuba.

Abb. 9 (Seite 140 unten): *Pachira aquatica* (Malvaceae-Bombacoideae), eine stattliche neotropische Fledermausblume vom Pinseltyp.

Abb. 10a, b (oben links und rechts): Blüte von *Paliavana prasinata* (Gesneriaceae) in Seiten- und Frontalansicht. Auf Grund des Bestäubungssyndroms, insbesondere der Blütenform (dorsiventrale Glockenblume) und -färbung (grün mit rotbraunen Punkten) schloss VOGEL (1969a) auf Fledermausbestäubung. Dies wurde durch die Studien von SAN MARTIN-GAJARDO & SAZIMA (2005) definitiv bewiesen.

Abb. 11 (unten links). Die grünliche Farbe der Blüten von *Passiflora costaricensis* (Passifloraceae) weist ebenfalls auf Bestäubung durch Fledermäuse hin.

Abb. 12 (unten rechts): *Markea neurantha*, ein Nachtschattengewächs mit langgestielten, hängenden Blütenständen (Flagelliflorie).



che Feldarbeit. Neben einer guten fotografischen Ausrüstung ist vor allem Geduld nötig. Selbst wenn man keine Fledermaus zu Gesicht bekommt, kann man oft an den abgefallenen Blütenkronen Krallenspuren beobachten, die von den nächtlichen Blütenbesuchern herrühren: Fledermäuse klammern sich bei der Nektaraufnahme, die meist nur Bruchteile von Sekunden dauert, an die Blüten.

#### 4. Fledermausbestäubung, ein gar nicht so seltenes Phänomen

Im Laufe der Evolution haben sich Fledermausblumen in zahlreichen Familien konvergent herausgebildet, in manchen Familien mehrmals parallel, wie z. B. bei den Bignoniaceae (*Adenocalymna*, *Amphitecna*, *Crescentia*, *Haplophragma*, *Kigelia*, *Oroxylum*, *Parmentiera* u. a.) und Malvaceae (inkl. den früheren Bombacaceae und Sterculiaceae). Ein besonders interessanter Fall liegt in der Gattung *Mucuna* (Fabaceae-Faboideae) vor, bei der sich der Formtyp der Schmetterlingsblume an die Bestäubung

durch Fledermäuse angepasst hat. Wie der leider früh verstorbene Erlangerer Zoologe OTTO VON HELVERSEN und Mitarbeiter zeigen konnten, ist das oberste Blütenblatt (Fahne) wie ein Parabolspiegel gewölbt, der beim frontalen Anflug die hochfrequenten Laute der Fledermaus reflektiert und somit eine Echo-Ortung der Blüte ermöglicht (HELVERSEN & HELVERSEN 1999, 2003; HELVERSEN & WINTER 2003).

Abb. 13 (oben): Eine Blüten-Fledermaus (*Chaeronycteris mexicana*) beim Besuch eines Köpfchens einer mittelamerikanischen Kratzdistel (*Cirsium subcoriaceum*, gelbblühende Variante).

Abb. 14 (Seite 143): Teil eines Blütenstandes von *Kigelia africana* (Bignoniaceae). Die Blüten dieses afrikanischen Baumes werden in ihrer Heimat von Großfledermäusen (Flughunden) bestäubt. An einem im Botanischen Garten Bogor (Java, Indonesien) kultivierten Baum hat erstmals PORSCH (1932) den Blütenbesuch von Fledermäusen beobachtet. S. VOGEL hat später den Bestäubungsprozess genau analysiert und photographisch dokumentiert (VOGEL 1958).



Jeder, der sich mit Blütenökologie und/oder der Pflanzenwelt der Tropen befasst, weiß heute über die prinzipiellen Gegebenheiten der Fledermausblütigkeit Bescheid. Aber der Mensch, der erstmals die Fledermausbestäubung in freier Wildbahn beobachtet und dokumentiert hat, und der über ein halbes Jahrhundert diesbezügliche Beobachtungen zusammengetragen hat, ist vielfach schon in Vergessenheit geraten (vgl. z. B. FLEMING et al. 2009): Es war STEFAN VOGEL. Wenn es sich bei den „Stilypen“ und bei der Fledermausblütigkeit auch nicht um absolut originäre Entdeckungen handelt und VOGEL durchaus auf früheren Arbeiten aufbauen konnte, so hat er doch diesen Forschungsbereich wie kein anderer vorangetrieben und geprägt.

#### Literatur

DOBAT, K. & PEIKERT-HOLLE, T. 1985: Blüten und Fledermäuse. Bestäubung durch Fledermäuse und Flughunde (Chiropterophilie). – Frankfurt.  
 FLEMING, T. H., GEISELMAN, C. & KRESS, W. J. 2009: The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. – *Ann. Bot.* **104**: 1017–1043.

HELVERSEN, D. v. & HELVERSEN, O. v. 1999: Acoustic guide in a bat-pollinated flower. – *Nature* **398**: 759–760.  
 HELVERSEN, D. v. & HELVERSEN, O. v.: 1999: Object recognition by echolocation: a nectar-feeding bat exploiting the flowers of a rain forest vine. – *J. Comp. Physiol. A* **189**: 327–336.  
 HELVERSEN, O. v. & WINTER, Y. 2003: Glossophagine bats and their flowers: costs and benefits for plants and pollinators. – In: KUNZ, T. H. & FENTON, M. B. (eds.): *Bat ecology*. S. 346–397. – Chicago.  
 PORSCH, O. 1931: *Crescentia* – eine Fledermausblume. – *Österr. Bot. Z.* **80**: 31–44.  
 PORSCH, O. 1932: Das Problem der Fledermausblume. – *Anz. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Nr.* **3**: 27–28.  
 PORSCH, O. 1939: Das Bestäubungsleben der Kakteenblüte II. – *Jahrb. Deutsch. Kakteen-Ges., Teil* **1**: 81–142.  
 SAN MARTIN, I. & SAZIMA, M. 2005: Chiropterophily in *Sinningieae* (Gesneriaceae): *Sinningia brasiliensis* and *Paliavana prasinata* are bat-pollinated, but *P. sericiflora* is not. Not yet? – *Ann. Bot.* **95**: 1097–1103.  
 VOGEL, S. 1958a: Fledermausblumen in Südamerika. Ein Beitrag zur Kenntnis des chiropterophilen Stilypus. – *Österr. Bot. Z.* **104**: 491–530.  
 VOGEL, S. 1958b: Fledermausblumen und Blumenfledermäuse in Südamerika. – *Umschau in Wissenschaft und Technik* **58**: 761–763.



VOGEL, S. 1968: Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen I. – Flora Abt. B **157**: 562–602.

VOGEL, S. 1969a: Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen II. – Flora Abt. B **158**: 185–222.

VOGEL, S. 1969b: Chiropterophilie in der neotropischen Flora. Neue Mitteilungen III. – Flora Abt. B **158**: 289–323.

VOGEL, S. 1988: Neu erkannte bzw. neu dokumentierte Fledermausblumen aus drei Kontinenten. – Botanikertagung Gießen, Tagungsband S. 188.

VOGEL, S., SAZIMA, I. & SAZIMA, M. 1989: Bat pollination of *Encholirium glaziovii*, a terrestrial bromeliad. – Pl. Syst. Evol. **168**: 167–179.

VOGEL, S. 1998: Bat flowers and the history of mammalian pollination. – Abstr. XI Int. Bat Research Conference, Pirenopolis/Brasilia 3.–7. Aug. 1998.

VOGEL, S., MACHADO, I. C. & LOPES, A. L., 2004: *Harpochilus neesianus* and other novel cases of chiropterophily in neotropical Acanthaceae. – Taxon **53**: 55–60.

MACHADO, I. C. & VOGEL, S. 2004: The North-East-Brazilian liana *Adenocalymna dichilum* (Bignoniaceae) pollinated by bats. – Ann. Bot. **93**: 609–613.

VOGEL, S., LOPES, A. V. & MACHADO, C., 2005: Bat pollination in the NE Brazilian endemic *Mimosa lewisii*: an unusual case and first report for the genus. – Taxon **54**: 693–700.

VOGEL, S. 2015. Vertebrate pollination in Compositae: floral syndromes and field observations. – Stapfia **103**: 5–26.

Abb. 15: Die Glocken von *Solandra longiflora* (Goldkelch, Solanaceae) werden durch einen langen, engen Tubus aus dem Laub herausgehoben.