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

Teil 5c. Öl statt Nektar – die Ölblumen

(monokotyle Vertreter und abschließende Bemerkungen)

ANTON WEBER, GÜNTER GERLACH & HANNO SCHAEFER

Abstract

In Monokotyledons, oil flowers occur in two families: Iridaceae and Orchidaceae. Iridaceae oil flowers evolved two times (with trichome elaiophors), in the latter at least 10 times independently (with both trichome- and epithelial elaiophores). Significant representatives of the two families, discovered by STEFAN VOGEL, are described and illustrated. We conclude with final remarks on biogeography of oil flowers, evolution and loss of floral oil production, mimicry, and prediction in science.

Zusammenfassung

Bei den Monokotyledonen haben sich Ölblumen in zwei Familien entwickelt: Iridaceen und Orchideen. Bei ersteren (mit Trichom-Elaiophoren) zweimal, bei letzteren mindestens 10 mal voneinander unabhängig (sowohl Trichom- als auch Epithel-Elaiophoren). Wichtige Vertreter aus beiden Familien, die bereits von STEFAN VOGEL entdeckt wurden, werden näher dargestellt und illustriert. Abschließend werden folgende Aspekte der Ölblumen angesprochen: Pflanzengeographie, Evolution und sekundärer Verlust der floralen Ölproduktion, Mimikry und Voraussage in der Wissenschaft.

1. Einleitung

Außer bei den Dikotyledonen, für die wir das Auftreten von Ölblumen beschreiben konnten (vgl. DÖTTERL, GERLACH & WEBER 2018), sind es bei den Monokotyledonen nur zwei: die Iridaceae und die Orchidaceae. Allerdings enthalten letztere fast so viele ölblütige Arten wie alle Dikotyledonen zusammen. Die Entdeckung der Ölblumen bei den Irisgewächsen und den Orchideen geht auf STEFAN VOGEL zurück, der die beiden Familien bereits im ersten Band der „Ölblumen-Trilogie“ (VOGEL 1974) ausführlich behandelt hat. Im Folgenden werden die Ölblumen der beiden Familien näher vorgestellt. Daran schließen sich allgemeine und zusammenfassende Bemerkungen über die Ölblumen insgesamt an.

2. Iridaceae: *Cypella*, *Ennealophus*, *Trimezia*, *Tritoniopsis*

Die Verbreitung von Ölblumen bei den Iridaceae ist mit einer erst viel später entdeckten Ausnahme (*Tritoniopsis parviflora*) auf Südamerika beschränkt. Es handelt sich um Arten aus sieben Gattungen (*Alophia*, *Cypella*, *Ennealophus*, *Gelasine*, *Sisyrinchium*, *Tigridia*, *Trimezia*, *Tritoniopsis*), von denen hier nur die in der Kapitel-Überschrift genannten Gattungen behandelt werden. Diese spielen auch als Zierpflanzen eine gewisse Rolle. Alle von STEFAN VOGEL gemachten Beobachtungen zur Bestäubung

von Iridaceae kamen im Norden Argentiniens zu Stande. Es handelt sich bei den Pflanzen um Knollengeophyten, bei denen das Öl in Trichom-Elaiophoren gebildet und präsentiert wird.

Die Blüten von *Ennealophus euryandrus* (von VOGEL 1974 unter dem Namen *Sphenostigma euryandra* abgehandelt) haben wie viele andere Iridaceae drei große äußere und drei kleine innere Tepalen. Letztere sind im unteren, breiteren Teil geknickt, wobei die basalen Teile einen schüssel- oder glockenförmigen Raum bilden, während die distalen, schmälere Teile zurückgeschlagen sind. Dadurch kommt eine Art Separatkronen zustande. Der untere Teil des schüsselförmigen Raumes ist dicht mit ölsezernierenden Trichomen besetzt. Als Bestäuber konnte VOGEL Bienen der Gattung *Paratetrapedia* feststellen. Diese müssen eine schiefe Haltung einnehmen und sich in den Blütenbecher hineinbeugen, um das begehrte Öl aufzusammeln zu können. Sie schaben mit ihren besonders ausgebildeten Vorderbeinen das Öl aus den Trichomfluren und überführen es in die nach oben gestreckten hinteren Sammelbeine. Beim Sammeln umwandern die Tiere die zentrale Staubblattsäule und kommen dabei mit den Antheren und den Narben in Berührung.

Ähnlich wie bei den Schwertlilien (*Iris*) sind die Blüten von *Cypella* und *Trimezia* in drei funk-



Abb. 1a: *Ennealophus euryandrus* (Iridaceae). Blüte in Seitenansicht. (Foto: G. GERLACH, Bolivien, Dept. Santa Cruz, Jagüe, 2140m; cult. BG München-Nymphenburg).



Abb. 1b: *Ennealophus euryandrus* (Iridaceae). Blüte von oben gesehen. (Foto: G. GERLACH, Bolivien, Dept. Santa Cruz, Jagüe, 2140m; cult. BG München-Nymphenburg).



Abb. 1c: *Ennealophus euryandrus* (Iridaceae). Unterer Teil eines inneren Tepalums, mit Öldrüsen bzw. Ölfilm an der Basis. (Foto: G. GERLACH, Bolivien, Dept. Santa Cruz, Jagüe, 2140m; cult. BG München-Nymphenburg).

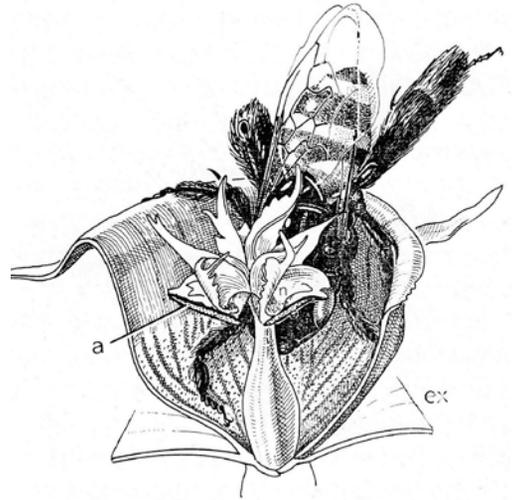


Abb. 2. *Ennealophus euryandrus* (Iridaceae); innerer Blüten teil (becherförmige Separatkron) mit Biene (*Paratetrapedia melampoda*) beim Aufsammeln des Blütenöls mit den Vorderbeinen (aus VOGEL 1974, Abb. 59).

tionelle Einheiten (Meranthien) gegliedert. Entsprechend sind auch die ölabsondernden Trichome auf die drei Einheiten aufgeteilt. Somit stehen hier den Bestäubern drei Zugänge zu den Ölressourcen zur Verfügung und der Bestäubungsvorgang sieht gänzlich anders aus: Die Bienen (Arten der Gattungen *Centris* und *Chalepogenus*) landen auf den lippenartigen inneren Tepalen, die an den Basen die Elaiophoren tragen und durch ein Gelenk beweglich sind. Beim Vordringen zu den basalen Elaiophoren kippen die Tepalen gegen die Staubblattsäule und die Narben, wodurch die Bienen mit Pollen beladen werden bzw. den mitgebrachten Pollen abladen.

Erst 2002 wurde mit *Tritoniopsis parviflora* ein erstes ölanbietendes Irisgewächs außerhalb Südamerikas, nämlich in Südafrika, gefunden (MANNING et al. 2002, MANNING & GOLDBLATT 2005, GOLDBLATT & MANNING 2006), und zwar einer einzigen Art der Gattung *Tritoniopsis*. Sie wird von *Rediviva gigas* bestäubt, also einer Art jener Bienengattung, die für die Bestäubung von *Diascia* (Scrophulariaceae) zuständig ist (vgl. DÖTTERL, GERLACH & WEBER 2018)). Da *Tritoniopsis* in einen völlig anderen Verwandtschaftskreis (Unterfam. Crocoideae) als die südamerikanischen Iridaceae (alle Unterfam. Iridoideae) gehört, ist es



Abb. 3a: *Cypella herbertii* (Iridaceae); sie *Iris*-artige Blüte hat drei kleine, bewegliche, innere Tepalen, auf deren Mittelrippe die Elaiophoren gelegen sind. (Fotos G. GERLACH, BG München-Nymphenburg).



Abb. 3b: *Cypella herbertii* (Iridaceae); mit einem Pfeil sind die Elaiophoren markiert. (Foto: G. GERLACH, BG München-Nymphenburg).



Abb. 4: *Trimezia martinicensis* und (im Bild) *T. steyermarkii* (Iridaceae) sind in den Tropen der ganzen Welt häufig kultivierte Zierpflanzen. Ihre Blüten funktionieren ähnlich wie jene von *Cypella* (Foto: A. WEBER; Costa Rica, Tropenstation La Gamba).



Abb. 5: *Tritoniopsis parviflora* (Iridaceae). Diese Art ist das einzige Irisgewächs außerhalb der Neotropen bzw. in Südafrika, deren Blüten Öl anbieten (Foto: J. MANNING; Südafrika, Fuß des St. Lowry's Passes).

augenscheinlich, dass innerhalb der Familie das Ölblumensyndrom mindestens zweimal unabhängig entstanden sein muss. Das ist auch daraus ersichtlich, dass *Tritoniopsis* einen Epithel-Elaiophor hat, der sich an der Basis der Tepalen und im Schlund der kurzröhrigen Blüte befindet.

3. Orchideen dürfen natürlich nicht fehlen

Wenn es um blütenökologische Besonderheiten geht, kann man fast sicher sein, dass die Orchideen mit dabei sind. Tatsächlich entwickelt eine Vielzahl von Orchideen ölanbietende Blüten. Diese sind in der Familie mehrmals parallel entstanden. Es haben sich, wie bereits VOGEL (1974) feststellen konnte, unabhängig in verschiedenen Verwandtschaftskreisen sowohl Epithel- als auch Trichom-Elaiophoren entwickelt. Als Beispiele für Orchideen mit Trichom-Elaiophoren können die Gattungen *Zygostates*, *Ornithocephalus* und *Lockhartia* genannt werden, die Mehrzahl der ölblütigen Orchideen bringt hingegen Epithel-Elaiophoren hervor (*Oncidium* p.p., *Gomesa* p.p.). Auch bezüglich der pflanzengeographischen Verbreitung

sind zwei große Gruppen von öldarbietenden Orchideen zu unterscheiden: die neotropischen und die südafrikanischen Vertreter. Letztere wurden nicht von VOGEL, sondern in den 1980er Jahren von südafrikanischen Forschern entdeckt.

Was die Bestäubung betrifft, konnte VOGEL selbst keine Beobachtungen machen, und das ist bis heute so geblieben: bis dato liegen keine eingehenden Studien zur Bestäubung ölanbietender Orchideen vor. Gut in das Bild passen ältere Beobachtungen des amerikanischen Orchideenforschers C. H. DODSON (in van der PIJL & DODSON 1966). Er konnte über Jahre in Iquitos (Peru) dokumentieren, dass manche Orchideen von Bienen der Gattung *Paratetrapedia* (Apidae-Apinae-Tapinotaspidini) besucht werden, deren Weibchen, wie wir heute wissen, Blütenöl sammeln.

Praktisch alles, was bezüglich der Bestäubung von ölanbietenden Orchideen bekannt ist, bzw. angenommen werden kann, geht auf VOGELS Rückschlüsse aus seinen morphologischen Analysen zurück.

Von den Orchideen mit Trichom-Elaiophoren hat VOGEL (1974) eine Art der Gattung *Zygostates* (*Z. pustulata*) eingehend analysiert. Die Blüten

sind so orientiert, dass das Labellum nach oben zeigt. Es sind zwei Elaiophoren vorhanden, die seitlich an der Basis des Lippenkallus liegen und aus einzelligen, schlauchförmigen Drüsenhaaren bestehen.

Die Arten von *Ornithocephalus* und verwandter Gattungen haben sehr kleine, oft weißlich-grünlich oder gelblich gefärbte Blüten, die zu dichten Blütenständen vereinigt sind. Sie tragen eine Säule mit einem langen, schnabelförmigen Fortsatz (Rostellum) und bilden Pollinarien mit einem extrem langen Stielchen. An der Basis der Lippe sitzt ein auffälliger Elaiophor, der üppig mit Öl gefüllt ist und dem Epithel-Typus ähnelt. Saugt man das Öl aber mit Filterpapier ab, so treten dichte Trichomfelder zu Tage. Wie schon Dodson (in VAN DER PIJL & DODSON 1966) berichtet hat, werden die Blüten von Tapinotaspidinen ausgebeutet. STEFAN VOGEL hat viele Arten dieser Gruppe ausgiebig in ihrer Blütenmorphologie untersucht. Auf der Tagung der Deutschen Botanischen Gesellschaft 2010 in Wien präsentierte VOGEL ein Poster (in englischer Version), in dem die winzigen, öldarbietenden Blüten von zahlreichen Arten von *Ornithocephalus* und verwandter Gattungen in handkolorierten Zeichnungen dargestellt sind – ein Meisterstück botanischer Illustration (deutsche Version siehe Abb. 8).

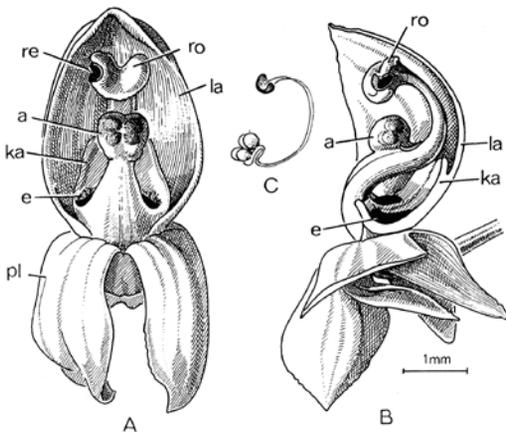


Abb. 6: *Zygostates pustulata* (Orchidaceae), Blüte mit Trichom-Elaiophoren. (A) Vorderansicht, (B) medianparalleler Schnitt. Die beiden Elaiophoren (e) liegen seitlich an der Basis des Lippenkallus (ka) und stellen Fluren aus einzelligen, schlauchförmigen Drüsenhaaren dar (aus VOGEL 1974, Abb. 71).



Abb. 7: *Ornithocephalus falcatus* (Orchidaceae), ein wenige Zentimeter großer Epiphyt mit winzigen Blüten an der Unterseite eines Baumastes (Foto: G. GERLACH; Ecuador, Prov. Morona Santiago, Gualaquiza).

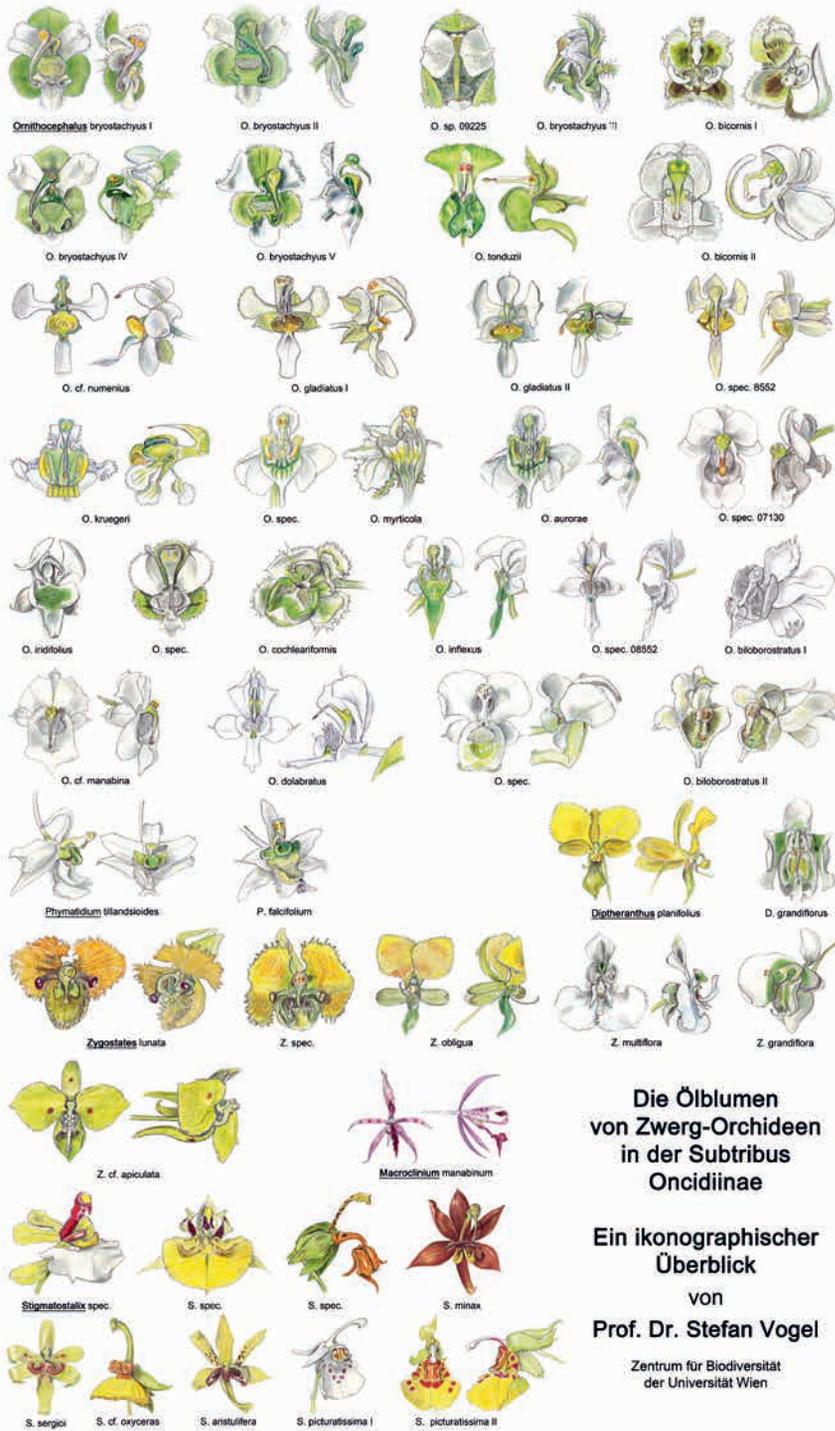


Abb. 8: Poster von STEFAN VOGEL mit kolorierten Handzeichnungen verschiedener ölblütiger Arten der Subtribus Oncidiinae (Orchidaceae) aus Lateinamerika (lediglich das rosafarbige *Macroclinium* ist nicht ölblütig, sondern gehört zu den Parfümblumen). Eine englische Version des Posters wurde anlässlich einer Tagung der Sektion „Biodiversität und Evolutionsbiologie“ der Deutschen Botanischen Gesellschaft in Wien, 16.–19. Sept. 2010, präsentiert.

Abgesehen von den Angaben DODSONS gibt es keine weiteren Beobachtungen zu ihrer Bestäubungsbiologie. Dem Zweitautor dieses Beitrags liegen einige Prachtbienenmännchen mit *Ornithocephalus*-Pollinarien vor. Es ist aber wahrscheinlich, dass die Prachtbienen nur Zufallsbesucher sind und ölsammelnde Bienen (Tapinotaspiden?) die legitimen Bestäuber darstellen.

Von den Orchideen-Gattungen mit Epithel-Elaiophoren ist an erster Stelle die große Gattung *Oncidium* zu nennen. Die große Mehrzahl der *Oncidium*-Arten entwickeln gelbe Blüten. Davon sind zahlreiche, aber keineswegs alle, Arten ölblütig. Neben dieser Tatsache ist die Ähnlichkeit der Blüten mit jenen der Malpighiaceen in Größe, Form und Färbung (gelb, seltener rosa) auffällig. Es ist klar, dass die ölführenden *Oncidium*-Blüten wie jene der Malpighiaceen von ölsammelnden Bienen bestäubt werden müssen, doch gibt es dazu keine publizierten Beobachtungen. Üblicherweise haben die ölblütigen Arten der Oncidiinae zwei Elaiophoren. Sie sind auf den Schultern der Lippe und hinter der Blütenebene gelegen. Die morpho-

logische Anpassung der Blüten von *Oncidium exaltatum*, *O. iricolor* und *O. luteum* an ölsammelnde Bienen geht sogar so weit, dass auf der Lippe vier Öldrüsen ausgebildet sind. Da diejenigen Bienen, die Malpighiaceen-Blüten ausbeuten, mit vier Beinen sammeln, liegt hier offensichtlich ein Fall von Mimikry (Nachahmung von Malpighiaceen-Blüten) vor, vgl. dazu auch die Ausführungen in den abschließenden Bemerkungen weiter unten.

Deutlich mehr als die Hälfte aller *Oncidium*-Arten haben allerdings Blüten, die weder Öl noch Nektar noch sonst etwas darbieten. Hier ähneln glänzende Bereiche der Lippenoberfläche fett-glänzenden Elaiophoren. Es handelt sich um Täuschblumen, genauer gesagt um Öltäuschblumen. Sie profitieren davon, dass die botanisch ungebildeten Bienen sie schlicht mit ölführenden *Oncidium*- oder Malpighiaceen-Blüten verwechseln.

Alle Arten der ehemaligen Gattung *Sigmatostalix* (heute in *Oncidium* eingegliedert) und *Gomesa radicans* (bei VOGEL als *Ornithophora radicans*) bilden ebenfalls auffällige Epithel-Elaiophoren, die oft in

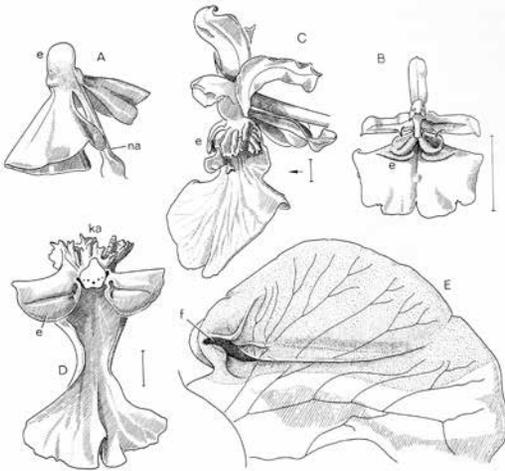


Abb. 9: Orchideen mit Epithel-Elaiophoren (e). A – C Arten mit Kallusdrüsen: A *Oncidium bicallosoides* (bei VOGEL als *Sigmatostalix bicallosa*), Labellum; B *Oncidium gramineum* (bei VOGEL als *Sigmatostalix graminea*), ganze Blüte; C *Gomesa viperina* (bei VOGEL als *Oncidium viperinum*), ganze Blüte; D *Oncidium sotoanum* (bei VOGEL als *Oncidium ornithorhynchum*), Rückenansicht des Labellums mit drüsigen Auriculae und nicht-drüsigem Kallus (ka); E Auricula vergrößert, das Öl wird von der punktierten Fläche und in der Furche (f) abgesondert (aus VOGEL 1974, Abb. 30).

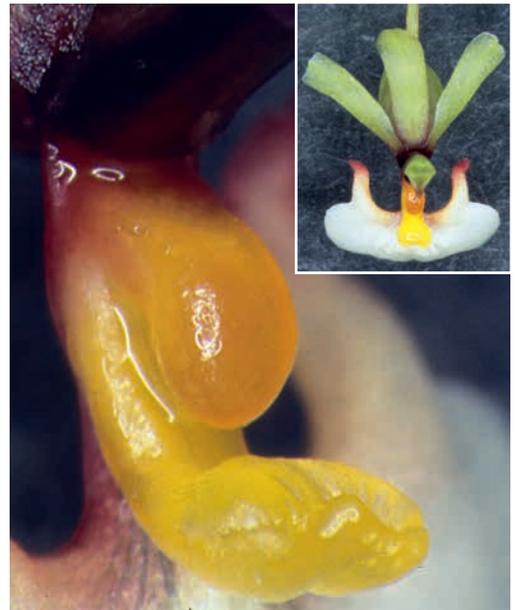


Abb. 10: *Gomesa radicans* (bei VOGEL *Ornithophora radicans*, Orchidaceae). Die orange und gelb gefärbten Schwielen (Calli) an der Basis des Labellums sind zu einem Epithel-Elaiophor umgewandelt (Foto: G. GERLACH, BG München-Nymphenburg).

schalenförmigen Strukturen zu finden sind. VOGEL (1974) untersuchte die Morphologie von *O. bicallosoides* (bei VOGEL als *Sigmatostalix bicallosa*) und schloss daraus auf den Ablauf der Bestäubung. Bis heute gibt es leider keine Beobachtungen dazu.

Weiterhin zeigt auch *Lockhartia*, ebenfalls aus der Verwandtschaft von *Oncidium*, Trichom-Elaiphoren. Die Pflanzen sind wenig- und kleinblütig und treten nie in größeren Populationen auf. Es ist schwer vorstellbar, dass die Bestäuber aus dem Blütenöl dieser Pflanzen ihre Nachkommenschaft mit Futtermitteln versorgen können. Ob hier Mimikry-Verhältnisse nach dem Muster von *Oncidium* vorliegen, ist bis dato ungeklärt.

Den mehr als 200 neotropischen Orchideenarten mit Ölblumensyndrom steht etwa die halbe Anzahl an Öl anbietenden Arten aus dem südlichen Afrika gegenüber. Dabei handelt es sich durchwegs um terrestrische Orchideen aus der Unterfamilie Orchidoideae, Tribus Diseae (jene der Neuen Welt sind ausschließlich Epiphyten und gehören der Unterfamilie der Epidendroideae an).

Schon zu Beginn seiner wissenschaftlichen Karriere beschäftigte sich STEFAN VOGEL intensiv mit diesen südafrikanischen Orchideen (VOGEL

1959), erkannte aber damals noch nicht, dass sie Öle als Attraktans anbieten. Er beschrieb die „vollständige Zweigängigkeit der Blüten“ bei den „Disperidinae“ (jetzt Coryciinae: *Ceratandra*, *Corycium*, *Disperis* und *Pterygodium*) und stellte sie in exakten Zeichnungen dar. Nachdem VOGEL im ersten Band seiner Ölblumentriologie (1974) versuchte, die Zweispornigkeit von *Diascia* (Scrophulariaceae) mit der Ausbeutung eines paarigen Organs analog zu der von ihm beobachteten neotropischen Gattung *Angelonia* (Plantaginaceae) zu deuten, beobachteten STEINER & WHITEHEAD (1988, 1990) den Blütenbesuch von *Diascia*-Arten durch ölsammelnde Bienen der Gattung *Rediviva*. Ihnen fiel dabei auf, dass die Tiere oft eines oder mehrere Orchideenpollinarien trugen. Da die Morphologie der Pollinarien ein diagnostisches Merkmal der Orchideen-Gattungen ist, folgerten sie, dass die Bienen zuvor *Disperis*-Blüten besucht haben mussten. So wurde von den beiden südafrikanischen Forschern der Erstdnachweis von ölanbietenden Orchideen in der Alten Welt geführt. Dabei werden *Disperis*-Arten wie die sympatrisch vorkommenden *Diascia*-Arten von Bienen der Gattung *Rediviva* bestäubt, indem die Tiere mit ihren verlängerten Vorderbeinen (Zweibeinsammler!) die paarigen Elaiphoren besammeln (STEINER 1989). Heute weiß man, dass fast alle Gattungen/Arten der Subtribus Coryciinae (6 Gattungen, zusammen etwa 120 Arten) Öl als florales Attraktans anbieten und von diversen Arten von *Rediviva* bestäubt werden. Ausnahmen bilden nur einige Arten von *Ceratandra* (6 Arten insgesamt), von denen *C. grandiflora* zur Käferbestäubung übergegangen ist (STEINER 1998).

Ob einige altweltliche *Bulbophyllum*-, *Eria*- oder auch neuweltliche *Ponthieva*-Arten (terrestrisch!) zu den Ölblumen gestellt werden könnten, lässt sich wegen fehlender Beobachtungen nicht sicher sagen. Auf jeden Fall wurden auf den Lippen dieser Pflanzen Ausscheidungen mit ölicher Konsistenz gefunden (van der CINGEL 2001). Da aber der sichere Nachweis von fetten Ölen sehr aufwendig ist, lässt sich noch nichts Abschließendes berichten. Das alles zeigt, dass trotz VOGELS intensiver Beschäftigung mit Ölblumen der Forschung noch ein weites Betätigungsfeld offen steht.



Abb. 11: Blüte von *Lockhartia goyazensis* (Orchidaceae). Das Labellum trägt einen massiven Kallus, an dessen distalem Ende sich ein Trichom-Elaiphore anschließt (Pfeil) (Foto: G. GERLACH; Brasilien, Edo. Rondonia, Cacauplandia; cult. BG München-Nymphenburg, 10/2006).

4. Abschließende Bemerkungen zu den Ölblumen

4.1 Biogeographie der Ölblumen

Rückblickend lässt sich sagen, dass uns die Ölblumen in vier Florenreichen entgegen treten: (1) den Neotropen, (2) den Paläotropen, (3) der Capensis (Kapregion Südafrikas) und (4) der Holarktis. Das hinsichtlich der Ölblumen am stärksten differenzierte Florenreich ist das neotropische. Es erstreckt sich über beide amerikanischen Subkontinente, von Texas bis nach Patagonien. Als die bedeutendsten Pflanzenfamilien sind die Malpighiaceae, Krameriaceae, Solanaceae, Plantaginaceae, Iridaceae und Orchidaceae zu nennen. Die Bestäuber rekrutieren sich aus zwei Subtriben der Apidae-Apinae: den Centridini (mit den Hauptgattungen *Centris* und *Epicharis*) und den Tapinotaspidini (inkl. *Tetrapediini*). Das Öl wird mit den Vorder- oder zusätzlich mit den Mittelbeinen gesammelt.

Das paläotropische Florenreich erstreckt sich von Westafrika über Madagaskar, Süd- und Südostasien, Neu Guinea bis in den Nordosten Australiens. Bezüglich Ölblumen ist nur eine Familie, die Cucurbitaceae, involviert, und was die Bestäuber betrifft, nur die Gattung *Ctenoplectra*

(Apidae-Apinae-Ctenoplectrini). Das Öl wird in charakteristischer Weise von den Weibchen mittels einer Bauchbürste („oil-mopping“) aufgesammelt.

Obwohl wesentlich kleiner, ist das Capensische Florenreich hinsichtlich der Ölblumen weitaus stärker differenziert. Als die drei wichtigsten Familien sind hier die Orchideen (insbes. die Subtribus *Coryciinae*), die Scrophulariaceen (vor allem die Gattung *Diascia*) und die Stilbaceen (mit Gattungen *Anastrabe*, *Bowkeria* und *Ixianthes*) zu nennen. Als Bestäuber tritt nur die Gattung *Rediviva* aus der Familie Melittidae auf. Das Öl wird nur mit den Vorderbeinen gesammelt.

Die Holarktis (Nord-Amerika und Eurasien) ist das hinsichtlich der Ölblumen am wenigsten differenzierte Areal. Hier sind die Ölblumen nur auf einen Teil der Gattung *Lysimachia* (Primulaceae) beschränkt und als Bestäuber ist nur die Gattung *Macropis* (Melittidae-Melittinae) involviert.

4.2 Phylogenie der Ölblumen

Überblickt man die Verteilung der Ölblumen im System der Angiospermen, so fällt auf, dass die Ordnungen, in denen die betreffenden Familien und Gattungen vorkommen, nicht näher mit-

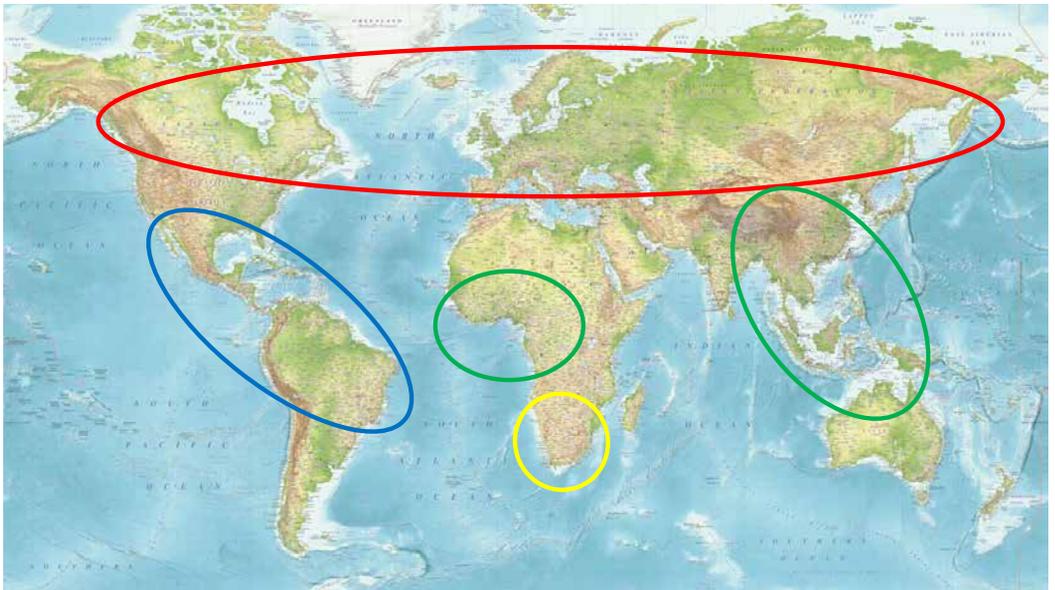


Abb. 12: Grobe geographische Verbreitung der Ölblumen und Ölbiene. Blau: Neotropis, grün: Paläotropis (*Cucurbitaceae*/*Ctenoplectra*), gelb: Capensis (*Diascia*, *Disperis/Rediviva*), rot: Holarktis (*Lysimachia/Macropis*).

einander verwandt sind, und Ölblumen vielfach parallel und voneinander unabhängig entstanden sein müssen. Die Ölblumen können geradezu als Paradebeispiel konvergenter Evolution dienen. Eine Ausnahme scheinen auf den ersten Blick die Lamiales zu machen, in denen mehrere bedeutende Familien mit Ölblumen zu finden sind (Calceolariaceae, Plantaginaceae, Scrophulariaceae und Stilbaceae). Bei näherer Betrachtung stellt man jedoch fest, dass auch hier die Ölblumen vorweisenden Gattungen nicht nächst verwandt sind und deshalb mehrfach unabhängige Evolution viel wahrscheinlicher als ein gemeinsamer Öl-produzierender Vorfahr ist.

Auf Grund des Vorkommens von Ölblumen in 11 Angiospermenfamilien kann man annehmen, dass Ölblumen konvergent mindestens 11 mal entstanden sind. Wahrscheinlicher ist aber, dass Ölblumen sogar wesentlich öfter entstanden sind, sowohl parallel in zwei oder mehr Gattungen einer Familie als auch in mehreren Artengruppen einer Gattung. Wir haben gesehen, dass in vielen Fällen (z. B. *Calceolaria*, *Lysimachia*, *Momordica*, *Oncidium* etc.) nur ein Teil der Arten einer Gattung ölblütig ist, während die anderen Nektar-, Pollen- oder Täuschblumen darstellen. Das führt zur Frage, ob das Öl in der Evolution manchmal auch wieder verlorengegangen ist.

Diese Frage hat STEFAN VOGEL mehrfach diskutiert, besonders eingehend im Falle der Malpighiaceae (VOGEL 1990). Diese Familie umfasst etwa 1250 Arten in 68 Gattungen, in 250 Arten fehlt das Öl. Letztere sind meist in den Paläotropen (West und Ostafrika, Madagaskar, Arabische Halbinsel, 1 Gattung/15 Arten in Ost- und Südostasien) heimisch. Bei ihnen bilden die Kelchdrüsen kein Öl, sondern Nektar. Sind nun die paläotropischen Arten als eine Reliktgruppe einzustufen, die „noch“ kein Öl bilden, oder ist es umgekehrt? Stammen die paläotropischen Arten von den amerikanischen ab und haben die paläotropischen die Ölproduktion, z.B. mangels geeigneter Bestäuber „eingestellt“?

VOGEL kam aus morphologischen Überlegungen zum Schluss, dass erstere Variante zu-

trifft, und meint, dass die Malpighiaceen vom westlichen Gondwanaland ihren Ausgang genommen haben und erst nach dem Auseinanderdriften des südamerikanischen und afrikanischen Kontinents die Ölblumen in Südamerika entstanden sind. Die vergleichsweise wenigen Gattungen/Arten der Paläotropen würden demnach eine oder mehrere Reliktgruppen darstellen.

So plausibel diese Interpretation erscheint, so wenig hält sie modernen, molekularsystematischen Untersuchungen stand. DAVIS & ANDERSON (2010) konnten klar zeigen, dass sich die paläotropischen Vertreter der Malpighiaceen von den neotropischen ableiten und in mehreren (mindestens 6), zeitlich gestaffelten Einwanderungswellen Afrika und die östlichen Paläotropen erreicht haben.

Auf breiter Basis sind zuletzt RENNER & SCHAEFER (2010) mit molekular-phylogenetischen-chronologischen Methoden der Frage nachgegangen, wie oft sich bei den Angiospermen Ölblumen entwickelt haben, wie oft sie wieder zu Pollen- oder Nektarblumen rückgebildet wurden, und wann diese Ereignisse stattgefunden haben. Dabei zeigte sich folgendes:

(1) Ölblumen sind in der Evolution mindestens 28 mal in 11 Familien parallel entstanden.

(2) Die Entwicklung der ersten Ölblumen geht bis kurz nach der Wende Kreide/Tertiär zurück.

(3) Als erste entstanden wohl die Ölblumen-Syndrome der Malpighiaceae (vor 75–64 Millionen Jahren), später folgten die Cucurbitaceen und der Gilbweiderich *Lysimachia*.

(4) Die Ölblumen von *Calceolaria*, *Krameria*, Iridaceae und Orchidaceae haben sich als letzte entwickelt und sind höchstens ein paar Millionen Jahre alt.

(5) Das Öl ging aber auch mindestens 36–40 mal als florales Attraktans wieder verloren.



Abb. 13a: Mimikry bei Malpighiaceen und Orchideen. *Gaudichaudia mucronata* (Malpighiaceae). (Foto: G. GERLACH, BG München-Nymphenburg).



Abb. 14a: Mimikry bei Malpighiaceen und Orchideen. *Malpighia glabra* (Malpighiaceae). (Foto: G. GERLACH, B.G. München-Nymphenburg).



Abb. 13b: Mimikry bei Malpighiaceen und Orchideen. *Oncidium hieroglyphicum* (Orchidaceae). Näheres im Text. (Foto: G. GERLACH, BG München-Nymphenburg).



Abb. 14b: Mimikry bei Malpighiaceen und Orchideen. *Oncidium sotoanum* (Orchidaceae). Näheres im Text (Foto: G. GERLACH, B.G. München-Nymphenburg).

(6) Dieser Verlust des Öls ging häufig mit der Eroberung neuer Lebensräume einher, in denen geeignete Bestäuber selten waren oder fehlten, so dass Mutanten, bei denen die Öl-Produktion zufällig ausfiel, keinen Bestäubungs-Nachteil hatten und sich langfristig andere Lockstrategien ausbilden mussten.

4.3 Mimikry

Im Zusammenhang mit der konvergenten Evolution (Herausbildung ähnlicher Merkmals-syn-drome in nicht näher verwandten Gruppen) steht das Phänomen der Mimikry. Im gegenständlichen Fall handelt es sich um Blüten nicht verwandter Gruppen, die Ölblumen großemäßig, gestalt-

lich und farblich nachahmen (Mimese), sodass sie von Blütenbesuchern nicht oder nur schwer unterschieden werden können. Viele Arten der Orchideengattung *Oncidium* sind etwa von gleicher Größe, ähnlicher Form und gelber Färbung. Aus der Distanz lässt sich vom Insekt (wie selbst für den Fachbotaniker) nicht ausmachen, ob ein bzw. welches florales Attraktans dargeboten wird. So werden auch jene Blüten, die überhaupt kein Belohnungsmittel bereithalten, bestäubt, indem sie schlichtweg mit solchen verwechselt werden, die eine Belohnung darbieten. Die „unehrlichen“ Blüten leben sozusagen auf Kosten der „ehrliehen“, sie ersparen sich die teure Produktion von Belohnungsmitteln und setzen statt dessen darauf, dass

sie nicht von den „ehrliehen“ auseinandergehalten werden können.

Noch interessanter sind jene Fälle, in denen imitatorische Konvergenzen bei Blüten verschiedener Pflanzenfamilien auftreten. So ahmen manche Orchideenblüten jene von Malpighiaceae in erstaunlicher Weise nach. Die „ehrliehen“ sind immer die Malpighiaceae, die „unehrliehen“ die Orchideen, die sich das „Mäntelchen von Ölblumen umhängen“, ohne Öl anzubieten.

Die Entdeckung, dass Ölblumen unseriöse Nachahmer finden, geht, wie könnte es anders sein, ebenfalls auf STEFAN VOGEL zurück. Dem Phänomen „Betrug bei Pflanzen“ hat er sogar ein ganzes Büchlein gewidmet (VOGEL 1993). Es enthält zahlreiche Beispiele für „Täuschblumen“ und schildert im Detail ihre raffinierten Strategien, Blütenbesucher auszutricksen und hereinzulegen. Es liest sich wie ein Krimi und kann dem Leser wärmstens empfohlen werden.

Besonders spannend wird es bei der Mimikry von *Oncidium sotoanum* (früher *O. ornithorhynchum*) und der Blüte mancher *Malpighia*-Arten (*M. glabra*, *M. emarginata* u. a.) die nicht nur in der ungewöhnlichen rosa Färbung, sondern auch in der äußeren Gestalt sehr ähnlich sind, obwohl beide völlig verschiedenen systematischen Gruppen angehören und der Blütenbauplan ganz unterschiedlich ist: Die Malpighiaceen besitzen als typische Vertreter der Dikotyledonen fünfzählige, die Orchidee als Angehörige der Monokotyledonen aber dreizählige Blüten. Während bei den Malpighiaceen die gelben Staubblätter auffällig im Zentrum sitzen, befindet sich bei der Orchidee an dieser Stelle ein gelblich-orangerfarbener Kallus. Die Funktion des oberen Blütenblattes, an dem sich die Biene an der Malpighiaceen-Blüte mit ihren Mandibeln festhält, wird bei der Orchidee durch die Säule übernommen, die eine besondere Ausparung zum Einklinken der Mundwerkzeuge besitzt. Auch bei der Orchidee kann der Bestäuber hinter die Blütenebene greifen, und findet dort zwei Elaiophoren (acht bei den Malpighiaceen), die ebenfalls als Epithel-Elaiophoren ausgebildet sind. Durch

diese frappanten Ähnlichkeiten, die morphologisch von völlig verschiedenen Blütenorganen herrühren, lässt sich schlüssig erklären, welche Funktion sie tragen. Der Vergleich der Blütendüfte an kultivierten Pflanzen beider Familien ergab ebenfalls Ähnlichkeiten. Aus alledem kann der Schluss gezogen werden, dass hier eine perfekte Müllersche Mimikry vorliegt, bei der die Vorzüge beider Pflanzen geteilt werden, beide belohnen den Bestäuber. Obwohl die beiden Mimikry-Partner keineswegs selten sind, wurden Blütenbesuche bei *Oncidium sotoanum* bisher noch nie beobachtet. Tatsächlich konnten die Merkmale und die Anpassungen der Blüten so stringent mit konkreten Bestäubungsabläufen erklärt werden, dass Vermutungen mittlerweile schon fast als Tatsachen angenommen werden können.

4.4 VOGELS blütenökologische Studien und Voraussage in der Wissenschaft

Ein wesentliches Kriterium für das Funktionieren und die Existenzberechtigung der Wissenschaft ist das Kriterium der Voraussagbarkeit. Wenn die Blütenökologie als seriöse Wissenschaft gelten will, dann muss dieses Kriterium zutreffen. Ein spektakuläres Beispiel, das jeder Biologie-Interessierte kennt, ist die Voraussage DARWINS über die Bestäubung der madagassischen Orchidee *Angraecum sesquipedale*: Die großen, weißen und nachts duftenden Blüten dieser Art haben einen über 30 cm langen, nektarführenden Sporn. DARWIN kannte diese Orchidee und postulierte in seinem Orchideen-Buch (DARWIN 1862), dass es auf Madagaskar ein Insekt, speziell einen Nachtfalter geben müsse, der einen ebenso langen Rüssel hat. Ein solches Insekt konnte sich damals kaum jemand vorstellen und DARWINS Postulat wurde belächelt. Aber ein solcher Nachtfalter wurde tatsächlich gefunden, 40 Jahre später und lange nach DARWINS Tod. Er wurde *Xanthopan morgani praedicta*, der „Vorausgesagte“, getauft. (Leider stellte sich später heraus, dass die Falter auf Madagaskar doch kein eigenständiges Taxon darstellen, so dass die *praedicta*-Form wieder aufgegeben wurde).

Eine Voraussage, die fast ebenso spektakulär ist wie jene DARWINS, betrifft die Bestäubung der

zweispornigen *Diascia*-Arten (Scrophulariaceae) durch Insekten mit paarigen Sammelorganen in Südafrika durch STEFAN VOGEL.

In seinem ersten Ölblumen-Buch (VOGEL 1974) schildert VOGEL den Blütenbau, die Lage und die Anatomie der Elaiophoren von *Diascia*, konnte aber hinsichtlich der Bestäuber keinerlei Angaben machen. Er sprach nur das Postulat aus, dass es auch in Südafrika eine Bienengruppe geben müsse, welche die neotropischen Centridini und Tapinotaspidini in den Paläotropen blütenökologisch vertreten. Es musste sich um Bienen handeln, die mit den Vorderbeinen in die beiden Sporne hineinlangen und das Öl der dort gelegenen Elaiophoren aufsammelten. Etwas später konnte VOGEL die Bienengattung *Rediviva* den Diascien als mögliche Bestäuber zuordnen (VOGEL 1984). Ein Problem bereiteten allerdings die Diascien mit langspornigen Blüten (z.B. *D. longicornis*, mit einer Spornlänge von 25 mm). Keine Biene, namentlich keine *Rediviva*-Art, war bekannt, die so lange Vorderbeine hatte, dass sie die langen Sporne hätte ausbeuten können. Doch VOGEL war überzeugt, dass es ein solches Insekt mit grotesk langen Vorderbeinen geben müsse, ansonsten wären die langspornigen Blüten schon längst ausgestorben. Kaum wurde die Voraussage publik, wurde eine solche Biene gefangen,



Abb. 15: *Rediviva longimanus* (Melittidae). Für die Bestäubung der zwei- und extrem langspornigen Blüten einiger *Diascia*-Arten (Scrophulariaceae) sagte STEFAN VOGEL die Existenz von Bienen mit extrem verlängerten Vorderbeinen voraus. Diese Voraussage traf durch die Entdeckung zweier neuer Bienenarten (*Rediviva longimanus* und *R. emdeorum*) mit eben diesen Merkmalen ein (Foto: A. PAUW, Cederberg, Südafrika).

und zwar von dem deutschen Botaniker-Ehepaar UTE und DIETRICH MÜLLER-DOBLIES, die in Südafrika arbeiteten. Sie setzen sich sofort mit VOGEL in Verbindung, und dieser wandte sich an den amerikanischen Bienen-Spezialisten CHARLES D. MICHENER. Bald nach der Voraussage wurde die Entdeckungsgeschichte publiziert (VOGEL 1984) und die Biene als eine für die Wissenschaft neue Spezies beschrieben (VOGEL & MICHENER 1985). Sie trägt den Namen *Rediviva emdeorum* (das Epitheton emdeorum nimmt etwas kryptisch Bezug auf die Entdecker der Biene: „Em“ und „de“ stehen für die mündliche Aussprache der Initialen M[ÜLLER]-D[OBLIES] und der Genetiv plural weist darauf hin, dass beiden Ehepartnern die Entdeckung zu verdanken ist). Eine zweite Art mit sehr langen Vorderbeinen wurde ebenfalls von MICHENER beschrieben, sie wurde mit dem bezeichnenden Namen *Rediviva longimanus* (die „Langhändige“) belegt.

Im Werk STEFAN VOGELS sind zahlreiche Voraussagen zu finden, wenn auch nicht alle so spektakulär wie im Falle von *Diascia* sein mögen. Sie harren noch vielfach der Bestätigung, oder Widerlegung, durch gezielte Feld-Studien. Seine Voraussagen bezüglich südafrikanischer Pflanzen (auf Grund der Blütensynndrome, VOGEL 1954) hat man jüngst auf den Prüfstand gestellt (JOHNSON & WESTER 2017). Sie erwiesen sich hinsichtlich Vogelbestäubung (Ornithophilie) in 93% (!) der Fälle als zutreffend, Selbst im schlechtesten Fall (Nachtschwärmerbestäubung, Sphingophilie) lag die Trefferquote noch bei fast 70%. Was speziell die Ölblumen bei den Orchideen betrifft, sei eine weitere Studie des südafrikanischen Forschers ANTON PAUW genannt, die den bezeichnenden (übersetzten) Titel trägt „Blütensynndrome sagen exakt die Bestäubung durch eine spezialisierte ölsammelnde Biene (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in einer Gilde südafrikanischer Orchideen“ voraus (PAUW 2006).

STEFAN VOGEL hat mit seinen blütenökologischen Untersuchungen nicht nur großartige Entdeckungen gemacht, sondern auch wesentlich dazu beigetragen, die Blütenökologie als eine ernstzunehmende und „exakte“ Wissenschafts-

disziplin zu etablieren. Die „Ölblumen“ spielen dabei eine besonders wichtige Rolle.

Literatur

CHASE, M. W., WILLIAMS, N. H., NEUBIG, K. M. & WHITTEN, W. M. 2008: Taxonomic transfers in Oncidiinae to accord with Genera Orchidacearum, vol. 5. – *Lindleyana* **21**: 20–31.

CINGEL, N. A. VAN DER 2001: An atlas of orchid pollination – America, Africa, Asia and Australia. – Rotterdam.

DARWIN, C. R. 1862: On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing. – London – Deutsche Übersetzung (durch H. G. Bronn): Über die Einrichtungen zur Befruchtung Britischer und ausländischer Orchideen durch Insekten und über die günstigen Erfolge der Wechselbefruchtung. – Stuttgart: Schweizerbart. Online-Zugang: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/52809#page/11/mode/1up>

DAVIS, C. C. & ANDERSON, W. R. 2010: A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. – *Amer. J. Bot.* **97**: 2031–2048.

DÖTTERL, S., GERLACH, G. & WEBER, A. 2018: Die großen wissenschaftlichen Leistungen von STEFAN VOGEL (1925–2015). Teil 5b. Öl statt Nektar – die Ölblumen (dikotyle Vertreter). – *Palmengarten* **82** (2): 48–65.

GOLDBLATT, P. & MANNING, J. C. 2006: Radiation of pollination systems in the Iridaceae of sub-Saharan Africa. – *Ann. Bot.* **97**: 317–344.

JOHNSON, S. D. & WESTER, P., 2017: STEFAN VOGEL's analysis of floral syndromes in the South African flora: an appraisal based on 60 years of pollination studies. – *Flora* **232**: 200–206.

MANNING, J. C. & GOLDBLATT, P. 2005: Radiation of pollination systems in the Cape genus *Tritoniopsis* (Iridaceae: Crocoideae) and the development of bimodal pollination strategies. – *Int. J. Plant Sci.* **166**: 459–474.

MANNING, J. C., GOLDBLATT, P. & FRIIS, I. 2002: The pollination of *Tritoniopsis parviflora* (Iridaceae) by the oil-collecting bee *Rediviva gigas* (Hymenoptera: Melittidae): the first record of oil-secretion in African Iridaceae. – *South African J. Bot.* **68**: 171–176.

NEUBIG, K. M., WHITTEN, W. M., WILLIAMS, N., BLANCO, M. A. ENDARA, L., BURLEIGH, J. G., SILVERA, K., CUSHMAN, J. C. & CHASE, M. W. 2012: Generic recircumscriptions of Oncidiinae (Orchidaceae: Cymbidieae) based on maximum likelihood analysis of combined DNA datasets. – *Bot. J. Linn. Soc.* **168**: 117–146.

PAUW, A. 2006: Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids. – *Amer. J. Bot.* **93**: 917–926.

PIJL, L. VAN DER & DODSON, C. H. 1966: Orchid flowers: their pollination and evolution. – Coral Gables, FL.

RENNER, S. S. & SCHAEFER, H. 2010. The evolution and loss of oil-offering flowers – new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. – *Phil. Trans. Roy. Soc. B* **365**: 423–135.

STEINER, K. E. & WHITEHEAD, V. B. 1990: Pollinator adaptation to oil-secreting flowers – *Rediviva* and *Diascia*. – *Evolution* **44**: 1701–1707.

STEINER, K. E. 1989: The pollination of *Disperis* (Orchidaceae) by oil-collecting bees in southern Africa. – *Lindleyana* **4**: 164–183,

STEINER, K. E. 1998: The evolution of beetle pollination in a South African orchid. – *Amer. J. Bot.* **85**: 1180–1193.

STEINER, K. E. & WHITEHEAD, V. B. 1988: The association between oil-producing flowers and oil-collecting bees in the Drakensberg of Southern Africa. – *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* **25**: 259–277.

VOGEL, S. 1954: Blütenbiologische Typen als Elemente der Sipplgliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. — *Bot. Studien*, Heft 1: 1–338. Jena.

VOGEL, S. 1974: Ölblumen und ölsammelnde Bienen. – *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-Naturwiss. Kl.* **7**: 285–547. Wiesbaden.

VOGEL, S. 1984: The *Diascia* flower and its bee: an oil-based symbiosis in Southern Africa. – *Acta Bot. Neerl.* **33**: 509–518.

VOGEL, S. 1990: History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. – *Mem. New York Bot. Gard.* **55**: 130–142.

VOGEL, S. 1993: Betrug bei Pflanzen: Die Täuschblumen. – *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mainz, Math.-Naturwiss. Kl.* 1993: 1–48.

VOGEL, S. & MICHENER, C. D. (1985): Long bee legs and oil producing floral spurs, and a new *Rediviva* (Hymenoptera, Melittidae; Scrophulariaceae). – *J. Kansas Entomol. Soc.* **58**: 359–364.

Anschriften der Autoren

Prof. i. R. DR. ANTON WEBER, Universität Wien, Department für Botanik und Biodiversitätsforschung, Rennweg 14, A-1030 Wien, E-Mail: anton.weber@univie.ac.at

Dr. GÜNTER GERLACH, Botanischer Garten München-Nymphenburg, Staatliche Naturwissenschaftliche Sammlungen Bayerns (SNSB), Menzinger Str. 61, 80638 München, E-Mail: gerlach@snsb.de

Prof. Dr. HANNO SCHAEFER, Technische Universität München, Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt, Department Ökologie und Ökosystem Management, Biodiversität der Pflanzen, Emil-Ramann-Straße 2, 85354 Freising, E-Mail: hanno.schaefer@tum.de