

An der Nase herum geführt

Viele Aronstab-Arten produzieren ausgeklügelte Duftgemische, um Bestäuber auszutricksen. Es spricht einiges dafür, dass bei den Aronstab-Arten hinter den vielen Möglichkeiten nicht der Zufall, sondern ein Plan steht.

Herfried Kutzelnigg

Einleitung

Die Bestäubung von Blüten durch Insekten ist gewöhnlich eine Angelegenheit von gegenseitigem Nutzen (Mutualismus, Symbiose). Zur Gewährleistung der Fortpflanzung werden die Narben der Blüten mit Pollen bestäubt. Im Gegenzug erhalten die Insekten Nektar oder einen mehr oder weniger großen Anteil des Pollens, selten auch andere „Belohnungen“. Allerdings gilt dieses „harmonische“ Miteinander nicht generell. So gibt es Insekten, die den Nektar einfach rauben, ohne als „Gegenleistung“ zu bestäuben, z. B. indem sie lange Kronröhren seitlich anbeißen, um dort den Nektar zu entnehmen (Nektarraub), oder indem sie den Pollen absammeln, ohne dass etwas davon auf eine empfängnisbereite Narbe derselben Pflanzenart gelangen würde. Umgekehrt tricksen zahlreiche Pflanzen ihre Bestäuber aus, indem sie diese durch bestimmte Düfte usw. anlocken und zur Übertragung von Pollen veranlassen, ohne ihnen dafür eine „Belohnung“ anzubieten (Insektentäuschblumen, molekulare Mimikry). Besonders viele Beispiele dafür findet man bei Orchideen (Orchidaceae), Osterluzeigewächsen (Aristolochiaceae), Schwalbenwurzgewächsen (Asclepiadaceae) und Aronstabgewächsen (Araceae); vgl. z. B. ZIZKA & SCHNECKENBURGER (1999). Vorgetäuscht werden essentielle Bedürfnisse der Insekten, wie geeignete Eiablageplätze, wichtige Nahrung oder Sexualpartner (sexuelle Mimikry, so z. B. in der Orchideengattung *Ophrys* = Ragwurz). Die Täuschungen erfolgen schwerpunktmäßig durch die für die Orientierung von Insekten entscheidenden Duftstoffe, werden aber oft durch optische Merkmale usw. unterstützt (multisensorische Täuschung). Die Signale müssen für die Tiere sehr genau und unwiderstehlich sein, sonst würden sich diese nicht wiederholt täuschen lassen. Das ist aber notwendig, da Fremdbestäubung nur dann erfolgen kann, wenn der Pollen zu einer anderen Pflanze derselben Art übertragen wird.

In letzter Zeit widmeten sich verschiedene Untersuchungen den chemischen Details solcher durch Täuschung der Insekten geprägten

Wechselbeziehungen; vgl. HANSSON (2011), URRU et al. (2011) sowie die beiden Streiflichter zu den Orchideen-Arten *Cypripedium fargesii* und *Epipactis veratrifolia* in diesem Heft (S.111-113). Im Folgenden soll auf die besonders eindrucksvolle Situation der Bestäubung bei der in dieser Hinsicht vielfältigen Gattung Aronstab (*Arum*) eingegangen werden.

Der heimische Aronstab – eine Insektentäuschblume

Zu den eindrucksvollsten Erscheinungen der heimischen Flora gehört der Blütenstand des Gefleckten Aronstabs (*Arum maculatum*), der als Kesselfalle ausgebildet ist, um mögliche Bestäuber einzufangen und über Nacht festzuhalten.

Der Name „Aronstab“ geht auf den antiken Namen „aron“ zurück und wurde wegen des zeitigen Ergrünens der Pflanze und der merkwürdigen stabartig verlängerten Blütenstandsachse volksetymologisch an den ergrünenden Stab des biblischen Hohenpriesters Aaron (4. Mose 17, 21) angelehnt.

Der Blütenstand (Kolben oder Spadix) des Aronstabs wird von einem großen Hochblatt



Abb. 1 Gefleckter Aronstab (*Arum maculatum*). Blick in das Innere einer aufgeschnittenen Kesselfalle mit Schmetterlingsmücken (*Psychoda phalaenoides*). Zuunterst am Blütenstand sitzen die weiblichen Blüten, darüber die männlichen Blüten mit hier noch geschlossenen Staubbeuteln, zuoberst die Reusenhaare. Foto: Richard WISKIN.

Kompakt

Die von einem Hochblatt umgebenen Blütenstände der Gattung *Aronstab* (*Arum*) sind meist als Kesselfalle ausgebildet. Sie produzieren komplexe Duftgemische, mit denen sie treffsicher ihre Bestäuber anlocken und gewöhnlich über Nacht festhalten. Es handelt sich also um Insektentäuschblumen. Eine „Belohnung“ erhalten die Besucher nicht. Die einzelnen Arten der Gattung produzieren sehr verschiedene Duftgemische für entsprechend unterschiedliche Bestäuber. Verbreitet sind Gerüche, die als Aas- oder Urin-artig beschrieben werden, aber auch angenehmere Duftnoten kommen vor. Besonders hinzuweisen ist auf Arten, die je nach Ökotyp = Chemorasse ganz unterschiedliche Gerüche abgeben, z.B. Freiesienduft oder Geruch nach Mottenkugeln. Bei *Arum palaestinum*, dem Schwarze-Calla-Aronstab, wurde die hochspezifische Wirkung der verschiedenen Duftkomponenten und die Reizleitung bis ins Gehirn näher untersucht. Das war deshalb möglich, weil diese *Arum*-Art von Taufliegen (*Drosophila*) bestäubt wird, einem der am besten untersuchten tierischen Organismen. Wesentliche Duftkomponenten sind in diesem Fall Verbindungen, die bei Gärungsprozessen durch Hefepilze entstehen und so gezielt die Taufliegen anlocken. Denn diese ernähren sich hauptsächlich von Hefepilzen.

Zur Bandbreite der Möglichkeiten in der Gattung *Arum* gehören auch Arten wie *A. creticum* und *A. idaum* aus Kreta, die keine geschlossenen Fallen bilden und ganz „normal“ von kleinen Wildbienen bestäubt werden, denen Pollen als „Belohnung“ angeboten wird.

Die eindrucksvolle Fülle an ganz verschiedenen ausgeklügelten Düften und den jeweiligen Bestäubern wirft die Frage nach der Entstehung auf. Vieles spricht dafür, dass bei den Aronstab-Arten hinter den vielen Möglichkeiten nicht der Zufall, sondern ein Plan steht.

(Spatha) umgeben, das im unteren Teil kesselförmig die Blüten umschließt (Abb. 1) und im oberen Teil als Schauorgan dient. Im untersten Teil des Blütenstandes befinden sich die weiblichen Blüten, die zuerst reif sind (vorweiblich). Nach oben zu folgen nach einer Übergangszone die männlichen Blüten, die erst nach den weiblichen heranreifen und dabei die gefangenen Insekten mit Pollen einpudern. Zuoberst, vor der Öffnung des Kessels, befindet sich schließlich ein Kranz von Reusenhaaren (umgewandelte, sterile männliche Blüten), die die Insekten daran hindern, den Kessel vorzeitig zu verlassen, und zugleich größeren Insekten als „illegitimen Bestäubern“ den Zutritt erschweren.

Die aus dem Kessel herausragende Verlängerung der Blütenstandsachse ist keulig verdickt (Appendix oder Keule). Sie verströmt abends einen betäubenden, harnartigen Geruch, der die Bestäuber anlockt. Das sind fast ausschließlich Weibchen des winzigen, stark behaarten Zweiflüglers *Psychoda phalaenoides* aus der Familie der Schmetterlingsmücken (Psychodidae), die offensichtlich auf der Suche nach einem geeigneten Ort für die Eiablage durch den Geruch getäuscht wurden. Die Larven leben nämlich an Standorten mit einem hohen Anteil an verwesenden organischen Substanzen, z. B. Kuhdung. Am bekanntesten sind die etwa 3 mm langen Tierchen unter dem Namen „Abortfliegen“, da sie gelegentlich als Bewohner von Toiletten und Waschbecken anzutreffen sind.

Die zur effektiven Anlockung notwendige Abgabe der Duftstoffe – es sind komplexe

Gemische aus zahlreichen organischen Verbindungen, vor allem *p*-Cresol (= 4-Methyl-Phenol), Indol und 2-Heptanon – wird wesentlich dadurch gesteigert, dass durch Abbau (Veratmung) von Stärke die Temperatur der Kesselfalle auf bis zu 40 °C erhöht wird. Diese Wärme ist aber auch für die Bestäuber angenehm, da es zur Blütezeit der Pflanze draußen noch empfindlich kalt ist. Die Insekten bleiben über Nacht gefangen. Am nächsten Morgen erschlaffen Kessel und Reusenhaare, so dass die Tiere wieder ins Freie gelangen können. Für den Aronstab bringt der Vorgang natürlich nur dann einen Vorteil, wenn die mit Pollen beladenen Insekten sich ein weiteres Mal einfangen lassen, um dann in der nächsten Falle die Bestäubung durchzuführen. Früher nahm man an, die Insekten würden für ihren Bestäubungsdienst durch die Narbenflüssigkeit „belohnt“. Neuere Untersuchungen haben aber gezeigt, dass das nicht zutrifft, zumal die Imagines (ausgewachsene Tiere) von *Psychoda phalaenoides* nur etwa eine Woche lang leben und in dieser ganzen Zeit gar keine Nahrung aufnehmen. Wegen der fehlenden Bewirtung sollte man daher nicht mehr von „Gasthaus“, sondern eher von „vorübergehender Gefangenschaft“ sprechen. Das Narbensekret dient vermutlich zur Aufrechterhaltung der Luftfeuchtigkeit im Kessel und zur besseren Aufnahme des Pollens.

Das Spektrum an Duftnoten

Zur Gattung *Arum* gehören etwa 25–30 Arten, die in Europa, Nordafrika, Südwest- und Zentralasien verbreitet sind, viele davon im Mittelmeerraum. Von diesen Arten zeigen nur wenige eine „normale“ Beziehung zu ihren Bestäubern. Sie bieten ihnen Pollen als „Belohnung“ an und halten die Tiere auch nicht unnötig fest (s. u.). Die meisten Arten aber sind Täuschblumen. Sie tricksen ihre Bestäuber aus und halten sie ähnlich wie der heimische Aronstab kurzzeitig gefangen, um sie dann ohne „Belohnung“ wieder frei zu lassen. Dasselbe gilt für einige mit *Arum* nahe verwandte Arten, die heute zu anderen Gattungen gestellt werden. Dazu gehören z. B. die Drachenwurz-Arten *Dracunculus vulgaris* und *Helicodiceros muscivorus*, die einen widerlichen Geruch nach verwesendem Fleisch ausströmen. Bei letzterer Art, die wegen ihres Gestankes auch Totespferd-Aronstab genannt wird, findet man nicht selten verendete Fliegen in der Kesselfalle (SEYMOUR et al. 2003, ANGIOY et al. 2003). Daher hielt man sie früher für eine fleischfresende Pflanze.

Die Gattung *Arum* wurde von BOYCE (1993) monographisch bearbeitet. Einen aktuellen

Überblick über die Ökologie der Bestäubung geben GIBERNAU et al. (2004). Mit den zugehörigen Duftgemischen beschäftigen sich u. a. KITE et al. (1998), URRU et al. (2010) sowie STÖKL et al. (2010). Jede *Arum*-Art hat ihr spezifisches Duftgemisch, das jeweils aus zahlreichen Komponenten besteht. Die Duftnoten reichen von fast geruchlos (für die menschliche Nase, die keine entsprechenden Rezeptoren aufweist) über süßlichen Geruch nach Freesien oder solchem nach verfaulendem Obst bis hin zu Mist-, Aas-, Urin oder Fäkalien-Geruch. Entsprechend unterschiedlich sind auch die Besucher. Gewöhnlich kommen als Bestäuber mehrere Arten in Frage. Dabei gibt es unterschiedliche Schwerpunkte je nachdem, wo eine bestimmte *Arum*-Art vorkommt. So hat etwa der Gefleckte Aronstab in England andere Anteile an Bestäubern als in Deutschland. Insgesamt verteilen sich in der Gattung *Arum* die Hauptbestäuber auf zahlreiche Familien von Zweiflüglern und Käfern; seltener wurden auch z. B. Wanzen und Wildbienen beobachtet. Bei Urin- und Fäkalienengeruch (*A. maculatum*, *A. italicum*) sind es Schmetterlingsmücken (Psychodidae), bei Mist- und Aasgeruch (z. B. *A. nigrum*, *A. apulum*) Dungfliegen (Sphaeroceridae), Kurzflügelkäfer (Staphylinidae) oder Zuckmücken (Chironomidae), bei Geruch nach faulendem Obst (*A. palaestinum*, *A. orientale*) Taufliegen (Drosophilidae) und bei Freesienduft (*A. creticum*, *A. idaeum*) Furchenbienen (Halictidae), Käfer (z. B. Samenkäfer = Bruchidae) und Weichwanzen (Miridae).

Auffälligerweise werden im Falle der Täuschblumen – wie beim heimischen Aronstab – fast immer nur weibliche Tiere angelockt, denen durch den Geruch ein geeigneter Eiablageplatz vorgetäuscht wird. Ausnahme sind die bekannten Taufliegen der Gattung *Drosophila*, bei denen in den Fallen beide Geschlechter in etwa gleich vertreten sind. Das liegt daran, dass die Tiere in diesem Fall nicht durch den Geruch eines potentiellen Eiablageplatzes, sondern durch vorgetäuschte Nahrung angelockt werden.

Zu erwähnen ist noch *Arum rupicola* (= *conophalloides*), eine Art, die Gnitzen (Ceratopogonidae) der Gattung *Culicoides* als Bestäuber anlockt. Diese Zweiflügler sind blutsaugende Parasiten an Vögeln und Säugetieren, und es ist von daher anzunehmen, dass hier die Anwesenheit von Wirtstieren durch Geruch und Wärme vorgetäuscht wird. Neben einem Harngeruch durch *p*-Cresol fallen hier besonders Sesquiterpene als Duftstoffe auf.

Die Duftgemische der Aronstab-Arten können von Population zu Population quantitativ und auch qualitativ mehr oder weniger stark variieren. So scheinen manche Populationen von *A. rupicola* mehr nach dem Kot von Raub-



tieren, andere mehr nach dem von Pflanzenfressern zu riechen (HANSSON 2011). Besonders bemerkenswert ist, dass bei mehreren Arten je nach Ökotyp deutlich verschiedene Gerüche produziert werden. So gibt es etwa bei *A. palaestinum* Chemorassen, die nach Aas riechen und entsprechend auch aasfressende Käfer (Scarabidae) und aasfressende Fliegen anlocken (KOACH 1986). Bei *A. creticum* wurde eine Chemorasse gefunden, die nach Mottenkugeln statt nach Freesien riecht. *A. orientale* lockt normalerweise durch einen fruchtigen Duft *Drosophila*-Fliegen an, während eine nach Fäkalien riechende Varietät Kurzflügelkäfer (Staphylinidae) der Gattung *Atheta* anzieht.

Keine Regel ohne Ausnahmen

Wie oben bereits erwähnt, gibt es wenige Aronstab-Arten, die keine Täuschblumen sind. Hierzu gehören die auf Kreta heimischen Arten *A. idaeum* und *A. creticum* (Abb. 2). Man erkennt die andersartige Situation schon äußerlich daran, dass der Kessel nach oben weit geöffnet ist und Reusenhaare fehlen, die bei den anderen Arten den Eingang bzw. Ausgang des Kessels verschließen. Sie produzieren auch keine Wärme. Der Duft wird als süßlich oder blumig bzw. nach Freesien oder nach Zitronen riechend angegeben. Ausführlich sind diese Arten bei URRU et al. (2010) dargestellt. Über die Bestäuber findet man in der Literatur unterschiedliche Angaben. Das könnte mit unterschiedlichen Herkunftsorten oder auch jahresabhängigen Schwankungen zusammenhängen. Ältere Arbeiten (vgl. KITE et al. 1998) nennen neun Familien von

Abb. 2 Kretischer Aronstab (*Arum creticum*). Bei dieser Art ist der Kessel nach oben breit geöffnet und besitzt keine Reusenhaare. Die Bestäubung erfolgt u.a. durch Furchenbienen, denen als „Belohnung“ Pollen dargeboten wird. Aus URRU et al. 2010, Abdruck mit freundlicher Genehmigung von Isabella URRU.



Abb. 3 Schwarze Calla-Aronstab (*Arum palaestinum*). Die Bestäubung erfolgt hier durch Taufliegen (*Drosophila*). © Johannes Stöckl, MPI für chemische Ökologie, Jena, Abdruck mit freundlicher Genehmigung.

Käfern als Hauptbestäuber und erwähnen auch Zweiflügler und Hautflügler. DIAZ & KITE (2006) fanden vor allem Fransen-Schmalbienen (*Lasioglossum marginatum*) aus der Familie der Furchenbienen (Halictidae) und seltener die Wanzen-Art *Dioncnotus cruentatus* aus der Familie der Weichwanzen (Miridae).

Arum palaestinum („Schwarze Calla“)

Eine Arbeitsgruppe des Max-Planck-Instituts für Chemische Ökologie in Jena (STÖCKL et al. 2010) hat sich jetzt im Detail mit

der Situation bei der Insektentäuschblume *Arum palaestinum* befasst. Diese Art (Abb. 3) wächst im Bereich Israel, Libanon und Syrien. Der Blütenstand ist dem unseres Gefleckten Aronstabs sehr ähnlich, unterscheidet sich aber durch die schwarz-violette Innenseite des großen Hochblattes (Spatha). Daher wird die Art auch als Black Calla (= Schwarze Calla) oder Solomon's Lily (= Salomons-Lilie) bezeichnet. Allerdings bringen beide Namen nicht die Zugehörigkeit zur Gattung Aronstab zum Ausdruck. Der Geruch ist im Gegensatz zu den meisten anderen Aronstab-Arten recht angenehm und erinnert an fruchtigen Wein oder leicht vergorene Früchte. Entsprechend sind die Bestäuber hier verschiedene Fruchtfliegen, darunter die weltweit verbreiteten Arten *Drosophila simulans* und *D. melanogaster*. Das kann man leicht nachvollziehen, da ja auch bei uns diese Fliegen durch leicht faulige Früchte

angelockt werden. Der Ablauf der Bestäubung ist in der „Supplemental Information“ zur zitierten Arbeit in einem anschaulichen kleinen Film dargestellt.

Der Grund, weshalb ausgerechnet *Arum palaestinum* so intensiv untersucht wurde, liegt an den Bestäubern. Denn bei *Drosophila* als einem der bestuntersuchten tierischen Organismen sind die Geruchsorgane und die neurophysiologischen Übertragungswege von Geruchsreizen gut bekannt. Daher konnte hier die Wirkung der Duftkomponenten exakt verfolgt werden. STÖCKL et al. (2010) fanden heraus, dass der Geruch auch hier durch ein Gemisch von zahlreichen Bestandteilen ausgemacht wird. Es sind vor allem Esterverbindungen, die bekanntlich für fruchtige Düfte verantwortlich sind. Von den isolierten Bestandteilen des Duftgemisches lösen 14 auch einzeln eine Reaktion des olfaktorischen Systems der Fliegen aus. Auffällig sind in dem Duftgemisch zwei Verbindungen, nämlich 2,3-Butandiolacetat und Acetoinacetat. Das sind Verbindungen, die nicht zum Standardsortiment von Blütendüften gehören. Vielmehr sind sie charakteristisch für die bei der alkoholischen Gärung durch Hefe erzeugten Produkte. Diese beiden und vier weitere, ebenfalls bei der Hefegärung entstehende Verbindungen zeigten im Gehirn der Fliegen die stärksten Signale. Das mag zunächst überraschen, erklärt sich aber dadurch, dass die hier betroffenen *Drosophila*-Arten sich nicht – wie man annehmen könnte – von Obst, sondern hauptsächlich von den auf vergärendem Obst lebenden Hefepilzen ernähren. Es liegt also eine beeindruckend perfekte Vortäuschung der Nahrungsquelle vor, denn die Riechkolben in den

Abb. 4 *Arum palaestinum* (Schwarze Calla): Blick in die Kesselfalle von oben. Man erkennt unterhalb der Reusenhaare zahlreiche eingefangene Taufliegen (*Drosophila*). © Johannes Stöckl, MPI für chemische Ökologie, Jena, Abdruck mit freundlicher Genehmigung.



Fühlern der betroffenen *Drosophila*-Arten sind auf die Wahrnehmung typischer Duftmoleküle wachsender Hefepilze spezialisiert.

Durch ein neues als „functional imaging“ bezeichnetes Messverfahren konnte die Arbeitsgruppe die Wirkung der Duftkomponenten bis ins Gehirn der Fliegen verfolgen. Es zeigte sich, dass 11 verschiedene Duftrezeptoren reagierten. Eine besonders starke Reaktion zeigten die Rezeptoren Or42b und Or92a. Sie erwiesen sich bei allen betroffenen Taufiegen als hoch konserviert. Entsprechend könnte man sie als „Hefe-Detektoren“ bezeichnen. Sieben von acht untersuchten *Drosophila*-Arten reagieren in derselben Weise auf die genannten Duftreize. Darunter sind auch Arten, die sich nach gängiger Zeitvorstellung bereits vor 40 Millionen Jahren getrennt haben. Daher folgern die Autoren, dass die Täuschung der Fliegen schon ebenso lange existiert.

Zu ergänzen ist noch, dass die Duftstoffe der von STÖKL et al. (2010) ausgewählten Art *A. palaestinum* bereits Gegenstand einer Untersuchung von KITE et al. (1998) waren. Letztere Autoren nennen allerdings als Ursache des fruchtigen Duftes Ethylacetat, Ethanol und Essigsäure als Hauptkomponenten. Alle drei sind Verbindungen, die bei STÖKL et al. (2010) nicht aufgeführt werden. Daher ist zu vermuten, dass hier eine andere Chemorasse untersucht wurde.

Fazit

Das Beispiel der Aronstab-Arten zeigt eine eindrucksvolle Fülle von sehr unterschiedlichen Duftgemischen und sehr unterschiedlichen Bestäubern, denen das eine Mal ganz „normal“ Pollen dargeboten wird, ein anderes Mal ein Eiablageplatz, wieder ein anderes Mal eine Nahrungsquelle und – im Falle von Blutparasiten – sogar ein möglicher Wirt vorgetäuscht wird. Da stellt sich natürlich die Frage, wie eine solche Fülle an Möglichkeiten zustande gekommen sein könnte.

Liegt im Erbgut der Gattung *Arum* ein großes Potential an unterschiedliche Duftnoten vor?

In diesem Fall bietet es sich geradezu an, hinter der Entstehung ein Konzept zu sehen, das durch die in der Biologie so gerne angenommenen Zufallsprinzipien nur unbefriedigend zu erklären ist. Der Versuch, die Produktion der ausgeklügelten Duftgemische durch jeweilige Neubzw. Umbildung des zugehörigen Sortiments an Struktur- und Regulationsgenen zu erklären, wird mindestens dann schwierig, wenn man das Nebeneinander von ganz unterschied-

lichen Düften und damit völlig anderen Bestäubern innerhalb derselben Art betrachtet. Das gilt etwa für das oben zitierte Beispiel von *Arum palaestinum*, bei dem die eine Chemorasse einen fruchtigen Duft hat und *Drosophila*-Fliegen anlockt, während eine andere Chemorasse einen Aasgeruch produziert und damit aasliebende Käfer und Fliegen anzieht. Für einen derart tiefgreifenden Wechsel sogar bei Chemorassen innerhalb einer Art bieten bekannte Mechanismen von ungerichteten Mutationen und Selektion keine Erklärung. Vielmehr drängt sich die Hypothese auf, dass im Erbgut der Gattung *Arum* ein großes Potential an unterschiedlichen Duftnoten vorliegt, das je nach ökologischer Situation unterschiedlich abgerufen werden kann. So gesehen spricht manches dafür, dass hier nicht der Zufall, sondern vielmehr ein Plan im Hintergrund steht.

Literatur

- ANGIOY AM, STENSMYR MC, URRU I, PULIAFITO M, COLLU I & HANSSON BS (2003) Function of the heater: the dead horse arum revisited. *Proc. Roy. Soc. London B* 271, S13–S15.
- BOYCE P (1993) The genus *Arum*. London: HMSO (Her Majesty's Stationery Office).
- DIAZ A & KITE CG (2006) Why be a rewarding trap? The evolution of floral rewards in *Arum* (Araceae), a genus characterized by saprophilous pollination systems. *Biol. J. Linnean Soc.* 88, 257–268.
- GIBERNAU M, MACQUART D & PRZETAK G (2004) Pollination in the Genus *Arum* – a review. *Aroideana* 27, 148–166. *Aroideana* 27, 148–166. www.edb.upslse.fr/equipe3/MG/publis/pollination.pdf
- HANSSON BS (2011) Täuschende Schönheiten. Forschungsbericht 2011 – Max-Planck-Institut für chemische Ökologie. www.mpg.de/1155805/Taueschen-de_Schoenheiten
- KITE CG, HETTERSCHIED WLA, LEWIS MJ, BOYCE PC, OLLERTON J, COCKLIN E, DIAZ A & SIMMONDS MSJ (1998) Inflorescence odours and pollinators of *Arum* and *Amorphophallus* (Araceae). S. 295–315 in: OWENS SJ & RUDALL PJ (eds.) *Reproductive Biology*. Kew: Royal Botanic Gardens. <http://oldweb.northampton.ac.uk/aps/env/lbrg/journals/papers/inflorescence.pdf>
- KOACH J (1986) Araceae. S. 330–340 in Feinbrun DN (ed.) *Flora Palaestina* 4. Jerusalem: Israel Academy of Science and Humanities.
- SEYMOUR RS, GIBERNAU M & ITO K (2003) Thermogenesis and respiration of inflorescences of the dead horse arum *Helicodiceros muscivorus*, a pseudothermoregulatory aroid associated with fly pollination. *Functional Ecology* 17, 886–894.
- STÖKL J, STRUTZ A, DAFNI A, SVATOS A, DOUBSKY J, KNADEN M, SACHSE S, HANSSON BS & STENSMYR MC (2010) A deceptive pollination system targeting *Drosophilids* through olfactory mimicry of yeast. *Current Biology* 20, 1846–1852. doi:10.1016/j.cub.2010.09.033
- URRU I, STÖKL J, LINZ J, KRÜGEL T, STENSMYR MC & HANSSON BS (2010) Pollination strategies in Cretan *Arum* lilies. *Biol. J. Linnean Soc.* 101, 991–1001.
- URRU I, STENSMYR MC & HANSSON BS (2011) Review: Pollination by brood-site deception. *Phytochemistry*. doi:10.1016/j.phytochem.2011.02.014
- ZIZKA G & SCHNECKENBURGER S (Hrsg.) (1999) Blütenökologie – faszinierendes Miteinander von Pflanzen und Tieren. Frankfurt: Waldemar Kramer.