



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Blütenbewegungen bei *Bulbophyllum lobbii* –
Beschreibung der Bewegung und physiologische Grundlagen

angestrebter akademischer Grad

Magister der Naturwissenschaften (Mag. rer.nat.)

Verfasser:	Kogler Stephan
Matrikel-Nummer:	9840131
Studienrichtung /Studienzweig	Biologie /Ökologie
(lt. Studienblatt):	
Betreuer:	Ao. Univ.-Prof. Dr. Michael Kiehn

Wien, im März 2010

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	5
1.1 Die Orchideen – Orchidaceae; Knabenkrautgewächse	5
1.1.1 Allgemeines und gemeinsame Merkmale	5
1.1.2 Genus <i>Bulbophyllum</i>	6
1.1.3 <i>Bulbophyllum lobbii</i> und verwandte Arten	7
1.2 Physiologie der Bewegungen	9
1.2.1 Historisches	9
1.2.2 Einteilung und Bezeichnung der Bewegungstypen	11
1.3 Fragestellungen	16
1.3.1 Analyse der Blütenbewegungen	16
1.3.2 Physiologische Versuche	16
1.3.2.1 Energiebereitstellung	16
1.3.2.2 Nastie oder circadiane Rhythmik	17
1.3.3 Bestäubungsversuch	17
2 Material	18
2.1 Analyse der Bewegung	18
2.2 Physiologische Versuche	20
3 Methoden	22
3.1 Analyse der Blütenbewegungen	22
3.1.1 Sektion <i>Sestochilus</i> – <i>Bulbophyllum lobbii</i>	22
3.1.2 Sektion <i>Sestochilus</i> – verwandte Arten	26

3.1.3	Sektion <i>Elassoglossum</i>	27
3.1.4	Genus <i>Hapalochilus</i>	27
3.2	Physiologische Versuche	27
3.2.1	Versuche zur Energiebereitstellung	27
3.2.2	Nastie oder circadiane Rhythmik	28
3.2.2.1	Lichtversuche	29
A	Lichtversuch 1: Hell/Dunkel-Lichtwechsel (LL/DD)	29
B	Lichtversuch 2: Dunkel/Hell-Lichtwechsel (DD/LL)	31
3.2.2.2	Temperaturversuche	32
3.3	Bestäubungsversuch	33
4	Ergebnisse	34
4.1	Analyse der Blütenbewegungen	34
4.1.1	Sektion <i>Sestochilus</i>	34
4.1.2	Sektion <i>Elassoglossum</i>	43
4.1.3	Genus <i>Hapalochilus</i>	45
4.2	Physiologische Versuche	46
4.2.1	Versuche zur Energiebereitstellung	46
4.2.2	Nastie oder circadiane Rhythmik	48
4.2.2.1	Lichtversuche	48
A	Lichtversuch 1: Hell/Dunkel-Lichtwechsel (LL/DD)	48
B	Lichtversuch 2: Dunkel/Hell-Lichtwechsel (DD/LL)	55
C	Vergleich der Lichtversuche	61
4.2.2.2	Temperaturversuche	63
4.3	Bestäubungsversuch	65

5 Diskussion: Nastie oder circadiane Rhythmik?	66
5.1 Einleitung	66
5.2 Analyse der Blütenbewegungen	67
5.3 Physiologische Versuche	69
5.4 Bestäubungsversuch	73
5.5 Offene Fragen und Ausblick	73
6 Literaturverzeichnis	75
7 Abstract	83
7.1 Englisch	83
7.2 Deutsch	84
8 Anhang	85
8.1 Fotos	85
8.2 Poster	97
9 Danksagungen	98
10 Curriculum Vitae	99

1 Einleitung

1.1 Die Orchideen – Orchidaceae; Knabenkrautgewächse

1.1.1 Allgemeines und gemeinsame Merkmale

Die Orchidaceae sind eine der artenreichsten und variabelsten Pflanzenfamilien; sie stellen 7 bis 10% aller Blütenpflanzen (Dressler, 1987) und sind nach den Korbblütlern die zweitgrößte Angiospermenfamilie (Fischer, 2006). Mit einer Artenzahl von 18 300 (Fischer et al., 2005) sind sie die größte Familie der Monokotylen (Fischer, 2006). Der namensgebende Grundcharakter der Monokotylen, d. h. das Vorhandensein nur eines Keimblattes, kann bei den Orchideen nicht festgestellt werden, da hier die Embryoentwicklung und die Samenkeimung in ganz besonderer Weise abgeändert ist und ohne Ausbildung von Keimblättern erfolgt (Brieger et al., 1992). Dagegen sind andere Merkmale der Einkeimblättrigen, wie die Parallelnervigkeit und das Randwachstum der wechselständigen Blätter (Fischer et al., 2005), das gleichmäßig erfolgt, sodass die Blätter unverzweigt bleiben, sowie das Fehlen des sekundären Dickenwachstums der Sprossorgane deutlich ausgeprägt (Brieger et al., 1992). Die Knabenkrautgewächse sind krautige, ausdauernde Pflanzen (Fischer et al., 2005). In gemäßigten Breiten sind sie als terrestrische, d. h. im Boden wurzelnde Geophyten, in den humiden Tropen fast ausschließlich als Epiphyten, jeweils in Verbindung mit endotropher Mykorrhiza anzutreffen (Fischer, 2006). Im Blütendiagramm finden sich die typischen Merkmale einer Lilienblüte mit insgesamt fünf dreizähligen Kreisen, jene der Sepalen und Petalen, zwei Staubblattkreise und ein Karpellkreis (Fruchtblätter) (Brieger et al., 1992). Die allgemeine Blütenformel der Orchidaceae lautet: $\downarrow P_{3+3}(A_1G_{(3)})$ (Fischer, 2006). Die drei Tepalen des äußeren Kreises werden, aufgrund ihrer Verschiedenheit zu den zwei paarigen inneren Petalen, als Sepalen bezeichnet (Fischer, 2006). Das mediane obere, infolge der Resupination dann untere, innere Tepalum wird als Labellum (Honiglippe) bezeichnet, und ist meist umgebildet, stark differenziert oft sehr auffällig und nicht selten gespornt (Fischer, 2006). Unter Resupination versteht man die Drehung des Blütenstiels oder der Knospe um 180° während der Entwicklung (Fischer et al.,

2005). Die Orchideen besitzen meist nur ein (in wenigen Fällen zwei) fruchtbares Staubblatt (Dressler, 1987). Dieses ist mit dem Stempel zumindest teilweise (meist sogar vollständig) zu einem einzigen Blütenorgan, der Säule oder Gymnostemium (Arditti, 1992) verwachsen (Dressler, 1987; Fischer et al., 2005). Die Staubbeutel sind zwei- oder vierfächrig. Die Pollenkörner jedes Staubeutelfaches sind meistens zu einem Paket, dem sog. Pollinium, vereinigt (Arditti, 1992; Jäger & Werner, 2002). Diesem dient die Rostellumdrüse als Haftorgan (Fischer et al., 2005). Der Fruchtknoten ist unterständig (Lauber & Wagner, 2007). Die Frucht der Orchideen ist eine mit Längsspalten aufspringende Kapsel (Lauber & Wagner, 2007). Sie beinhaltet zahlreiche aber sehr winzige Samen (10.000 bis 100.000) (Fischer, 2006). Diese besitzen jedoch kein Nährgewebe und können nur in Anwesenheit symbiontischer Mykorrhiza-Pilze keimen (Mykotrophie) (Fischer et al., 2005). Die Blütenstände der Familie der Orchidaceae sind meist als Ähren, seltener aber auch als Traube vorzufinden (Fischer et al., 2005). Es besteht aber auch die Möglichkeit der Ausbildung einer Rispe mit vielen Variationen, infolge der verschiedenen Entwicklung sowohl der Achsenteile der Infloreszenz, als auch der eigentlichen Blütenstiele (Brieger et al., 1992).

1.1.2 Genus *Bulbophyllum*

Die Gattung *Bulbophyllum* gehört zu einer der formenreichsten Subtriben der Familie der Orchidaceae, den Bulbophyllinae (Brieger et al., 1992). Insgesamt gehören zur Subtribus ca. 1470 Arten, hiervon allein ca. 1200 zu *Bulbophyllum* selbst (Brieger et al., 1992). Die Gattung ist somit die artenreichste in der Familie der Knabenkrautgewächse. Sie ist in allen tropischen und subtropischen Regionen der Erde verbreitet (McDonald & Lim, 2002). Das Gros der Arten entfällt eindeutig auf Asien (Vermeulen, 1991; Dressler, 1993), einschließlich Ozeanien, mit mehr als 750 Arten, wobei die meisten davon (über 350) in Neu-Guinea vorzufinden sind (Brieger et al., 1992). Zahlreiche *Bulbophyllum*-Arten besiedeln in den tieferen Lagen die immergrünen Regenwaldgebiete, vorzugsweise findet man sie aber in den Nebelwaldgebieten in einer Seehöhe von 1500 bis 2500 Metern (Brieger et al., 1992).

Die Gattung lässt sich durch einige gemeinsame Merkmale charakterisieren. Die Bulben tragen an ihrer Spitze 1-2, selten drei, winzige bis große Blätter. Das dorsale Sepalum ist nicht verwachsen. Die Honiglippe ist meist zungenförmig, häufig konvex, gerade oder gebogen jedoch niemals rundlich oder länglich vertieft und sitzt dem verlängerten Säulenfuß beweglich an. Bei der Säule, welche meist dicklich und nieder ist, findet man kein verlängertes, aufwärtsweisendes Rostellum. Die Antheren sind nicht hornartig verlängert. Die Infloreszenz ist niemals doldig oder trugdoldig. Das dorsale Sepalum besitzt keine durchsichtigen Flecken. Die Blüten der Pflanzen des Genus *Bulbophyllum* können in Form und Größe variieren. Die Infloreszenz kann ein- bis vierblütig, kurz oder lang gestielt sein. Der Habitus, die Infloreszenz und die Blütenstruktur dieser Gattung sind ungewöhnlich vielfältig (Brieger et al., 1992).

1.1.3 *Bulbophyllum lobbii* und verwandte Arten

Bulbophyllum lobbii Lindl. ist in die Sektion *Sestochilus* Breda einzuordnen (Hochschartner, 2006). Die meisten Arten dieser Sektion sind große Epiphyten mit kriechenden Rhizomen und deutlich ausgeprägten Bulben (Seidenfaden, 1992), welche jeweils ein einzelnes Blatt hervorbringen (Comber, 1990). Die Sektion ist durch große Pflanzen mit solitären, resupinierten Blüten charakterisiert. Es handelt sich um eine einheitliche, doch gegen andere Sektionen mehr durch quantitative Merkmale abgegrenzte Gruppe von 35 (Brieger et al., 1992) bis 50 Arten (Seidenfaden, 1990), die von Hinterindien bis Neu Guinea verbreitet sind (Brieger et al., 1992). Ein weiteres Erkennungsmerkmal sind die unbehaarten, glatten Petalen (Sektion *Hirtula*) (Hochschartner, 2006). Viele, der zu dieser Sektion gehörenden Arten locken ihre potentiellen Bestäuber, wobei es sich vorwiegend um Fliegen handelt, mit angenehmen Düften (Comber, 1990). Einige stinken allerdings (Hochschartner, 2006). Neben der Anlockung der Bestäuber durch Duftstoffe spielt auch das Labellum eine wichtige Rolle bei der Bestäubung. Mehrere Autoren sind der Meinung, dass schnelle, durch den Wind ausgelöste, Bewegungen der Lippe den Flügelschlag einer Fliege imitieren und somit einen visuell anziehenden Effekt auf die Bestäuber ausüben könnten (Barth, 1985; Meve & Liede, 1994; Borba & Semir, 1998). Neben der visuellen Attraktion scheint die Lippenbewegung aber auch einen direkten Einfluss auf die Bestäubung zu nehmen (Arditti, 1992; Teixeira et al., 2004).

Dieser Mechanismus ist vor allem für *B. macranthum* genauer beschrieben (Ridley, 1890). Dies wird aber auch für andere waldlebende *Bulbophyllum*-Arten Brasiliens (z. B. *B. glutinosum* und *B. regnellii* (Verola, 2002)) berichtet (van der Pijl & Dodson, 1966; Jones & Gray, 1976; Braga, 1977; Christensen, 1994). Durch die Bewegung der Lippe wird die Fliege an die Säulen/Pollinien-Kammer gepresst, wodurch das klebrige Pollinarium an ihr haften bleibt (Sazima, 1978; Hochschartner, 2006).

Erstmals taucht der Name *Bulbophyllum lobbii* 1827 auf, als Breda einige javanische Pflanzen von Kuhl & v. Hasslet beschreibt und als *Sestochilus uniflorum* illustriert (Hochschartner, 2006). 1847 benennt John Lindley die Pflanze nach Thomas Lobb in *Bulbophyllum lobbii* (McDonald & Lim, 2002). Dieser Name hat bis heute Bestand.

Nach heutiger Sicht werden elf Arten der Sektion *Sestochilus* zum *Bulbophyllum lobbii*-Komplex gezählt: *B. cameronense*, *B. coweniorum*, *B. dearei*, *B. facetum*, *B. lobbii*, *B. microglossum*, *B. orectopetalum*, *B. polystictum*, *B. siamense*, *B. smitinandii* und *B. sumatranum* (Hochschartner, 2006).

B. lobbii ist weit verbreitet und findet sich in Indien, Thailand, Burma, Kambodscha, Malaysia, Borneo, Sumatra, Java, Bali, Flores und auf den Philippinen. Hier kommt sie sowohl in tieferen als auch in höheren Lagen bis zu einer Höhe von 2000 Metern vor (McDonald & Lim, 2002). Die Orchideen gedeihen an den Stämmen oder den Ästen von Bäumen und bevorzugen schattige und feuchte Verhältnisse (Hochschartner, 2006).

Die Bulben von *B. lobbii* sind wenige Zentimeter voneinander entfernt, birnenförmig, eiförmig bis ellipsoid und ca. 4 x 2,5 cm groß. Sie sind stets einblättrig, wobei die Blätter eine durchschnittliche Größe von 20 x 5 cm erreichen (Brieger et al., 1992). Die einblütige Infloreszenz entspringt an den Knoten des Rhizoms (McDonald & Lim, 2002). Die Blüten sind ausgebreitet im Durchmesser bis zu 7 cm groß. Das dorsale Sepalum ist aufrecht und zugespitzt und misst ungefähr 5 x 1,2 cm. Die lateralen Sepalen sind stark asymmetrisch, etwa gleich lang und an der konkaven Basis viel breiter und so zurückgerollt, dass die Spitzen abwärts weisen. Die Petalen sind bis zu 3,5 cm lang, schmal, zwischen den Sepalen durchgeschlagen und abwärts gekrümmt. Sepalen und Petalen sind meist rotbraun geädert und haben eine

gelbliche Grundfarbe. Das dorsale Sepalum kann mitunter auch gefleckt sein (Brieger et al., 1992). Die größten und buntesten Vertreter dieser Art findet man in Borneo und Sumatra. Das auffälligste Merkmal ist die hochbewegliche, zungenförmige, 10 x 7 mm große oft rötliche Lippe, welche am sehr langen, fein rötlich punktierten Säulenfuß mit einem dünnen Ligament ansitzt (McDonald & Lim, 2002; Brieger et al., 1992). Das Ligament erlaubt der Lippe sich bereits bei einer Brise Wind vor- und rückwärts zu bewegen (McDonald & Lim, 2002).

1.2 Die Physiologie der Bewegungen

1.2.1 Historisches

„Einzelne Bewegungen von Pflanzenteilen zogen schon in alter Zeit die Aufmerksamkeit verschiedener Schriftsteller auf sich, die ihrer jedoch nur flüchtig erwähnen; so rührt die erste Nachricht über die heliotropischen Bewegungen mancher Blütenstiele schon von Varro her, nach welchen man damals solche Blumen als heliotropische bezeichnete und im folgenden Jahrhundert erwähnte Plinius, dass bei herannahendem Unwetter die Blätter des Klees sich schließen; Albertus Magnus im 13., Valerius Cordus und Garcias del Huerto im 16. Jahrhundert hielten zuerst die täglichen periodischen Bewegungen der Fiederblättchen einiger Leguminosen der Erwähnung werth; Ceasalpin aber beachtete auch schon die Bewegungen der Ranken und Schlingpflanzen und wunderte sich darüber, daß die letzteren ihre Stützen gewissermaßen aufsuchen. Mehr als diese alltäglichen Erscheinungen musste die auffallende Reizbarkeit der Blätter der aus Amerika eingeführten Mimosa pudica die Aufmerksamkeit auf sich ziehen, und so finden wir schon in Robert Hooke's Mikrographie 1667 eine Abhandlung über die Ursachen der selben. Aber auch die Reizbarkeit der Staubgefäße von Centaurea wurde schon 1653 von Borelli erwähnt.“ (aus Sachs' Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1882, zitiert nach Ruhland, 1959). Carl von Linné berichtet 1775 in seinem Werk *Horologium flore confirmandum*, dass das Öffnen und Schließen von Blüten artspezifisch zu verschiedenen Tageszeiten erfolgt (Bünning, 1953, zitiert nach Duarte 2006). *„Es hat aber sehr lange gedauert (nach Sachs bis zu Dodart's*

Veröffentlichung aus dem Jahre 1700), bis das Emporwachsen der Sprosse, also der negative Geotropismus, nicht mehr als bloße Selbstverständlichkeit betrachtet wurde. Für den Phototropismus hat erst Duhamel (vgl. Sachs) in der Mitte des 18. Jahrhunderts gezeigt, das wirklich Licht, nicht etwa die Temperatur, entscheidend ist“ (Ruhland, 1959). 1880 beschreibt und vergleicht Charles Darwin in seinem Werk *The Power of Movement in Plants* mehrere große Gruppen von Bewegungserscheinungen, welche beinahe allen Pflanzen gemeinsam zukommen. Er spricht davon, dass die am weitesten verbreitete Bewegung wesentlich von derselben Art ist, wie die des Stammes einer kletternden Pflanze, welche sich nacheinander nach allen Punkten der Windrose bewegt, sodass die Spitze rotiert (Darwin, 1880). „Diese Bewegung hat Sachs revoltierte Nutation genannt“. Für Darwin erscheint es als zweckmäßiger, die Begriffe Circumnutation und circumnutieren zu verwenden (Darwin & Darwin, 1880).

Die Beschreibung der circadianen Rhythmik blickt auf eine lange Historie zurück, denn fast alle Lebewesen haben die Eigenschaft entwickelt, sich den zeitlichen rhythmischen Schwankungen der Umgebung anzupassen (Sollberger, 1968). Sie wurde zunächst an Pflanzen und zwar durch das Studium tagesperiodischer Blattbewegungen (Pfeffer 1875; Bünning, 1977) entdeckt. „Der Pariser Astronom De Mairan (1729) erkannte, dass sich die Bewegungen der Pflanzen auch bei ununterbrochener Dunkelheit (Dauerdunkel) fortsetzen“ (Duarte, 2006). 1759 bestätigte Zinn bei Versuchen mit Bohnen, dass sich Blattbewegungen auch ohne einen Wechsel von Licht und Dunkelheit oder von hoher und niedriger Temperatur fortsetzen können (Bünning, 1977). „Freilaufende Rhythmen um Dauerlicht oder Dauerdunkel der nyktinastischen Schlafbewegungen von Blättern wurden von W. Pfeffer (1907) am Anfang des 20. Jahrhunderts gezeigt“ (Duarte, 2006). Dadurch wurde die Bedeutung der Autonomie der circadianen Rhythmik erkannt (Duarte, 2006). In den Folgejahren wurden viele Versuche zu den möglichen Ursachen der autonomen circadianen Rhythmik durchgeführt. So bewies R. Stoppel in ihren Versuchen 1926 und 1932, dass die Tagesperiodizität bei lebenden Organismen nicht bedingend durch die tagesperiodischen Schwankungen der elektrischen Leitfähigkeit beeinflusst wird. Auch die Bewegungen von Blättern, wie sie z. B. bei *Phaseolus multiflorus* (Bünning, 1931 & 1934; Stoppel, 1938; Bünning & Tazawa, 1957) und *Coleus blumei* x *Coleus frederici* (Halaban, 1968) zu beobachten sind,

sowie die turgorbedingte Öffnungs- und Schließbewegung der Blüten von *Kalanchoe* (Stoppel 1910; Bünsow, 1953 & 1960) wurden genauer untersucht. Im Zusammenhang mit der Tagesperiodizität bei lebenden Organismen stößt man immer wieder auf Versuche, die die abiotischen Faktoren Licht (Hesse, 1972) und Temperatur (Stern & Bünning, 1929; Schwemmler, 1960; Brauner & Rauh, 1966) ins Auge fassen. So zeigt zum Beispiel die UV-Resistenz der Zwiebelchuppen-Epidermis von *Allium cepa* einen circadianen Rhythmus mit 2 Maxima und zwei Minima (Biebl & Kartusch, 1973). Über die tagesperiodischen Änderungen der sichtbaren Fläche von Nucleus und Nucleolus bei Süßwasseralgen berichtet Schölm (1968). Heute geht man davon aus, dass es ein wesentliches Merkmal circadianer Rhythmen ist, der Kontrolle eines endogenen Oszillators zu unterliegen, der seinerseits durch den Tag/Nacht-Wechsel synchronisiert wird. In manchen Fällen wirken zusätzlich auch Temperaturwechsel oder andere Reize (Sitte, 2002). „Zeitgeber (Tag/Nacht- oder Temperaturwechsel) und endogener Oszillator bilden zusammen die physiologische Uhr; diese steuert letztlich die beobachteten tagesrhythmischen Phänomene, die man demnach als die Zeiger der Uhr auffassen kann“ (Sitte, 2002).

1.2.2 Einteilung und Bezeichnung der Bewegungsarten

Als Reiz wird ein physikalisches oder chemisches Signal bezeichnet, das in der Zelle eine Reaktionsfolge auslöst, deren Energiebedarf aus dem Organismus selbst gedeckt und nicht mit dem Reiz zugeführt wird. Chemische Reize werden oft Signalstoffe genannt. Endogene Signalstoffe (im Organismus selbst entstanden) sind z. B. die Phytohormone. Ein Reiz ist demnach der Auslöser eines charakteristischen Ablaufs, nicht dessen Antrieb (Sitte, 2002).

Durch einen Reiz ausgelöste Lokomotionsvorgänge werden Taxien genannt (Sitte, 2002). Diese gehören zur Gruppe der freien Ortsbewegungen (Ruhland, 1959). Sie finden sich vor allem bei niederen Pflanzen (z. B. Flagellaten, Volvocales, Diatomeen, Myxomyceten) und Bakterien daneben bei speziellen Zellstadien, z. B. bei den Schwärmsporen vieler Algen und Pilze und bei männlichen Gameten, die selbst noch bei den Pteridophyten (Farne) und einigen Gymnospermen (*Cycas*, *Ginkgo*) frei beweglich sind (Sitte, 2002). Eine taktische Bewegung kann sowohl

positiv, d. h. zum Reiz, als auch negativ (Bewegung vom Reiz weg) gerichtet sein. Bei Taxien unterscheidet man zwischen phobischen und topischen Reaktionen. Bei Ersteren kommt die Taxis durch eine in der Organisation der Zelle oder der Zelleinschlüsse begründete Bewegungsänderung zustande, sobald eine neuartige Umgebung als Reiz wirkt. Verläuft die Taxie in Richtung eines Reizgefälles, d. h. direkt auf einen Reiz zu oder von ihm weg, so nennt man diese Reaktion topisch (Ruhland, 1959).

Bei den Krümmungsbewegungen festgewachsener Pflanzen können ganz analoge Verschiedenheiten, nämlich Tropismen oder Taxien, beobachtet werden (Ruhland, 1959). Die Bewegungen von Organen einer solchen festgewachsenen Pflanze, die durch Reize ausgelöst und in ihrer Richtung bestimmt werden, bezeichnet man als Tropismen. Sie manifestieren sich meist durch eine Veränderung der Wachstumsrichtung oder durch differentielles Wachstum unterschiedlicher Flanken eines Organs. Diese Wachstumsbewegungen laufen meistens relativ langsam ab. Unter einer Nastie versteht man eine Bewegung, die durch einen Reiz ausgelöst wird, in ihren Ablauf jedoch vom Bauplan des Organs bestimmt wird. Sie liegen vielfach, aber nicht immer, einer Veränderung des osmotischen Potentials von Zellen zugrunde. Es handelt sich dabei um oftmals sehr rasch ablaufende Turgorbewegungen (Sitte, 2002).

Wenn eine Bewegung auf einem Wachstumsphänomen beruht, so spricht man von einer Nutationsbewegung. Dabei ist es egal, ob es sich um eine durch äußere Reize, wie Licht oder Schwerkraft, induzierte antagonistische Verschiedenheit der Wachstumsintensität zweier Flanken handelt, oder wenn eine solche Verschiedenheit ohne äußeren Anstoß erfolgt. Man spricht dann von autonomen Nutationsbewegungen, Circumnutation usw. (Ruhland, 1959). Circumnutation beschreibt eine drehende Bewegung der betreffenden Pflanzenorgane. Autonome Nutationsbewegungen werden vor allem bei Keimpflanzen und jungen Spross- und Infloreszenzachsen beobachtet (Sitte, 2002).

Beruhend die Bewegungen auf Turgorschwankungen spricht man von Variationsbewegungen (Ruhland, 1959).

Bewegungen, die also nicht von Außenfaktoren, sondern endogen gesteuert werden, werden als autonom bezeichnet. Endogen ausgelöste Turgorbewegungen sind z. B.

die der circadianen Rhythmik unterliegenden tagesperiodischen Bewegungen der Blätter bei *Phaseolus* (Bünning & Tazawa, 1957). Circadiane Rhythmen sind nach Sitte (2002) durch 3 Merkmale charakterisiert:

1. Sie laufen auch unter konstanten Außenbedingungen (Dauerlicht oder Dauerdunkel), noch wochen- bis monatelang weiter (bei höheren Pflanzen meist 1-2 Wochen), wobei die Schwingungsamplitude in vielen Fällen langsam abnimmt. Dies wird darauf zurückgeführt, dass die Kopplung zwischen der physiologischen Uhr und dem durch sie gesteuerten Prozess in Abwesenheit eines Zeitgebers schwächer wird. Der rhythmische Vorgang kann jedoch oft durch ein einziges Zeitgebersignal wieder in Gang gesetzt werden.
2. Die Periodenlänge dieser unter konstanten Umweltbedingungen weiterlaufenden („freilaufenden“) Schwingung liegt nicht genau bei 24 Stunden. Die „freilaufenden“ Rhythmen spiegeln die Periodizität des endogenen Oszillationsmechanismus wider der durch den externen Zeitgeber (z. B. durch den Licht-/Dunkelwechsel eines 24-Stunden-Tages) synchronisiert wird. Verdeutlicht wird dies durch die Synchronisierung der physiologischen Uhr auf andere Periodenlängen unter entsprechenden experimentellen Bedingungen (innerhalb weiter Grenzen von 6 – 36 Stunden).
3. Circadiane Rhythmen laufen temperaturkompensiert ab. Während sich die Reaktionsgeschwindigkeit einzelner enzymatischer Prozesse bei einer Erhöhung der Temperatur um 10 °C etwa verdoppelt bis verdreifacht ($Q_{10} = 2-3$) liegen die Q_{10} -Werte circadianer Rhythmen bei 0,8-1,4.

Zusammenfassend lässt sich hinsichtlich der circadianen Rhythmik Erwin Bünning (1977) zitieren: *„Die in der Zelle verborgene physiologische Uhr steuert wie eine Hauptuhr viele Nebenuhren, d. h. von ihr werden viele periphere Tätigkeiten gesteuert, sodass auch diese circadian werden (und nur diese peripheren Vorgänge treten uns unmittelbar entgegen).“*

Abschließend bietet es sich an, die wichtigsten Bewegungsarten nach dem jeweilig auslösenden Reiz zu unterscheiden. Die Einteilung erfolgt nach den W. Ruhland (1959):

1. *Bewegungen durch innere Anstöße* („endogene“, „autonome“ Bewegungen):
Beispiele: Gewisse Fälle von (unter konstanten Bedingungen vorgehenden) tagesperiodischen Blattbewegungen, gewisse Epinastie- oder Hyponastiebewegungen.
2. *Durch Licht bedingte Bewegungen:*
 - a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Phototaxis von *Euglena* und Chloroplasten.
 - b) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Phototropismus von Sprossen (meist positiv), Wurzeln (meist negativ); und Blattspreiten (transversal); diese Bewegungen sind durchwegs Nutationsbewegungen. Phototropische Reaktionen von Blättern; sofern sie auf Gelenkbewegungen beruhen, können sie Variationsbewegungen sein. Dia-Phototropismus von manchen Blattspreiten.
 - c) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Photonastie von Schließzellen, bestimmte Blattbewegungen.
 - d) Reaktionsart: Plasmaströmung. Beispiel: Photodinese
3. *Durch Schwerkraft bedingte Bewegungen:*
 - a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Geotaxis bei Einzellern
 - b) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Geotropismus von Sprossen (meist negativ) und Wurzeln (meist positiv). Plagio-Geotropismus von Seitenzweigen, Seitenwurzeln. Die geotropischen Bewegungen sind meist Nutationsbewegungen.
 - c) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Geo-Epinastie von manchen Blattstielen.
4. *Durch Berührung bedingte Bewegungen:*
 - a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Thigmotaxis
 - b) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Thigmotropismus mancher Ranken. Meist Nutationsbewegungen.

- c) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Thigmonastie mancher Ranken und *Drosera*-Tentakeln. Meist Nutationsbewegungen.
5. *Durch Erschütterung bedingte Bewegungen:*
Beispiel: Seismonastische Bewegung von *Mimosa pudica* und von manchen Staubgefäßen. Variationsbewegungen.
6. *Durch Verwundung bedingte Bewegungen:*
a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Traumatotaxis von Zellkernen.
b) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Traumatotropismus vieler Pflanzen.
c) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Traumatonastie mancher Ranken.
d) Reaktionsart: Plasmaströmung: Traumatodinese.
e) Reaktionsart: Abstoßung von Organen. Beispiel: Traumatochorismus.
7. *Durch chemische Faktoren bedingte Bewegung:*
a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Chemotaxis von Spermatozoiden und manchen Bakterien.
b) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Chemotropismus von Pollenschläuchen und manchen Pilzhyphen.
c) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Chemonastie von *Drosera*.
d) Reaktionsart: Plasmaströmung. Beispiel: Chemodinese.
8. *Durch Temperaturschwankung bedingte Bewegungen:*
a) Reaktionsart taktisch. Beispiel: Thermotaxis.
b) Reaktionsart tropistisch. Beispiel: Thermotropismus
c) Reaktionsart nastisch. Beispiel: Thermonastie, z. B. Öffnungs- und Schließbewegungen mancher Blüten.
9. *Durch Feuchtigkeit bedingte Bewegungen:*
Beispiel: Hydrotropismus (die noch an toten Organen mögliche feuchtigkeitsbedingten Quellungsbewegungen bleiben hier unberücksichtigt)
10. *Durch elektrische Faktoren bedingte Bewegungen:*
Beispiel: Galvanotaxis, Galvanotropismus und Galvanonastie.

Hug und Miltenburger beschreiben 1962 anhand von *Mimosa pudica* und anderen sensitiven Pflanzen eine zusätzliche, durch Strahlung ausgelöste Nastie, die sog. Radionastie (Hug & Miltenburger, 1962).

1.3 Fragestellungen

Da den Bewegungen der Orchideenblüten eine relativ große Bedeutung bei Bestäubungsvorgängen zugeschrieben wird (s. oben), ihre physiologischen Grundlagen und somit auch ihre Natur, aber bis dato weitgehend unbekannt sind, sollen folgende Fragenkomplexe bearbeitet werden.

1.3.1 Analyse der Blütenbewegung

- Wie lässt sich die Blütenbewegung am besten dokumentieren?
- Wie ist die Blüte zu fotografieren, um die Bewegung vermessen zu können?
- Eignen sich Fotoserien einer Seiten- oder Frontalansicht besser dazu?
- Welche Hilfsmittel bieten sich an?
- Führen die Blüten aller in der Studie untersuchten Orchideen eine Bewegung aus?
- Welche Teile der Blüte führen die auffälligste Bewegung aus?
- Lassen sich die Blütenbewegungen verschiedener *B. lobbii*-Pflanzen untereinander vergleichen?
- Sind die Bewegungen von *B. lobbii* mit den Blütenbewegungen anderer, mit *B. lobbii* verwandten vergleichbar?
- Gehorcht die Bewegung einer gewissen Regelmäßigkeit?
- Schwächt sich die Bewegung während einer Blühphase ab?
- Ist die Bewegung der Blüten bei *B. lobbii* mit bereits den bekannten Blütenbewegungen bei *B. williamsii* und *B. pardalotum* vergleichbar?
- Gattung *Hapalochilus*: Ist eine Blütenbewegung zu beobachten?

1.3.2 Physiologische Versuche

1.3.2.1 Energiebereitstellung

- Aus welchen Pflanzenorganen stammt die Energie für die Öffnungs- und Schließbewegung der Blüten von *Bulbophyllum lobbii*?

1.3.2.2 Nastie oder circadiane Rhythmik?

- Wird die Bewegung unmittelbar durch einen Umweltreiz ausgelöst? Handelt es sich um eine Nastie?
- Gehorcht die Bewegung einer inneren physiologischen Uhr? Handelt es sich um eine autonome Bewegung, die einer circadianen Rhythmik unterliegt?
- Gilt dies für alle beobachteten Objekte?
- Sind die Ergebnisse miteinander vergleichbar?
- Ist die Rhythmik durch eine Veränderung der äußeren Faktoren beeinflussbar?
- Lässt sie sich aus dem Gleichgewicht bringen und wenn ja, ist die Störung reversibel?
- Gibt es eine Wechselwirkung mit abiotischen Faktoren?
- Wie sieht diese aus?
- Welcher abiotische Faktor ist der entscheidende?
- Beeinflusst physiologischer Stress in Form von Hitze die Bewegung?

1.3.3 Bestäubungsversuch

- Wie verhält es sich mit der Blütenbewegung nach dem Bestäuben der Blüte?

2 Material

2.1 Analyse der Bewegung

- Materialien zur Dokumentation der Bewegung:
 - 1 Pflanzenterrarium (Foto 8; 9): 250 x 80 x 110 cm
 - Temperatur- und Feuchtefühler (Foto 10): EasyLog EL 2
 - 1 Temperatur- und Feuchtefühler: Hobo-onset; Funktion zur Lichtmessung in LUX
 - 4 Fotoapparate; 4 Stative (Foto 12): Nikon Coolpix P5000; Funktion zur Serienaufnahme
 - x 4 GB SD-Karten
 - 6 Hartschaumplatten: Creativ; schwarz, wetterfest; 50 x 50 cm; Stärke: 3mm
 - Wasserfeste Stifte: Edding; weiß; Breite: 0,8 bzw., 1,2 mm
 - Millimeterpapier
- Fotobearbeitungsprogramm: Adobe Photoshop 2.0
- Schnittprogramm: Windows Movie Maker
- Pflanzenmaterial:
 - *Bulbophyllum lobbii*:

<i>B. lobbii</i>- Akzessionsnummer	bereitgestellt von:	Jahr	Bereits vorhandenes Fotomaterial +/-
103_94	HBV	2009	-
099 B 122_1	HBV	2008	+; A. Sieder
099 B 280_1	HBV	2008	+; A. Sieder
141_93	HBV	2009	-
356_96	HBV	2009	-

03_07_07	HBV	2009	-
86_881	HBV	2008	++; A. Sieder
335_92	HBV	2007	++; A. Sieder
Orch 07233	HBV	2008	+, A. Sieder
Orch 099 B 301_1	HBV	2009	-
Orch 06309	HBV	2009	-
OR 620_99	HBV	2008	++; A. Sieder
Orch 09290	HBV	2008; 2009	++; A. Sieder;
Orch 08507	HBV	2009	-
Orch 040115 (Foto 13)	HBV	2007, 2008; 2009	++; A. Sieder
OR 39898	HBV	2008	++; A. Sieder
187_92 (Foto 14)	HBV	2008; 2009	++; A. Sieder
187_92 x 225_90	HBV	2008	++; A. Sieder
201_82	HBV	2007	++; A. Sieder
210_82 I – XVI (Foto 15)	B.S.	2009	-

Tab.1: Überblick über die in der Studie verwendeten *B. lobbii*-Typen

HBV: Botanischer Garten der Universität Wien

B.S: Bundesgärten Schönbrunn ++: Fotomaterial bereits vorhanden

- Verwandte Arten (Fotos 16-23):

<i>B. auriculatum</i>	HBV	2008	++; A, Sieder
<i>B. cameronense</i>	HBV	2008	++; A. Sieder
<i>B. dearei</i>	HBV	2009	-

<i>B. microglossum</i>	HBV	2007	+; A. Sieder
<i>B. palavanense</i>	HBV	2008; 2009	+; A. Sieder
<i>B. polystictum</i>	HBV	2009	-
<i>B. smitinandii</i>	HBV	2007	+; A. Sieder
<i>B. sumatranum</i>	HBV	2007; 2008; 2009	+; A. Sieder

Tab. 2: Überblick der verwendeten mit *B. lobbii* verwandten Arten der Sektion *Sestochilus*

- Sektion *Elassoglossum* (Foto 24; 25):

<i>B. pardalotum</i>	HBV	2008	+; A. Sieder
<i>B. williamsii</i>	HBV	2007; 2008	+; Glaser, Sieder

Tab. 3: Überblick der verwendeten Arten der Sektion *Elassoglossum*

- Genus *Hapalochilus* (Foto 26):

Orch 06320	HBV	2008	+; A. Sieder
Orch 08256	HBV	2008	+; A. Sieder
O98B113_1	HBV	2008	+; A. Sieder

Tab. 4: Überblick über die verwendeten Arten des Genus *Hapalochilus*

2.2 Physiologische Versuche

Zusätzlich zu den in 2.1 verwendeten Materialien:

- Wachstumskammer (Foto 5): Sanyo MLR-350; Maße: 60 x 135 x 50 cm
- Strahlungsmessgerät: Skye instruments: SKP 2200 1195 11766; Lichtmessung in Phar ($\mu\text{mol Photonen}\cdot\text{m}^{-2}$)
- Quantummesser: Skye instruments: 215 1195 11764
- 20 Wassertassen; weiß; 13 x 8 x 20 cm
- 20 Faltenfilter: Länge 60 cm

- 1 Glasgefäß im Hängekorb (Foto 4)
- **Pflanzenmaterial:** In diesen Versuchen werden ausschließlich Pflanzen der Art *Bulbophyllum lobbii* verwendet.

Pflanze	Versuch	Blütenzahl	Herkunft
210_82 V	Energiebereitstellung	1	B.S.
210_82 VII	Energiebereitstellung	1	B.S.
210_82 I	Lichtversuch 1 LL/DD	2	B.S.
210_82 IX	Lichtversuch 1 LL/DD	1	B.S.
210_82 XIII	Lichtversuch 1LL/DD	1	B.S.
210_82 XIV	Lichtversuch 1 LL/DD	1	B.S.
Orch 040115	Lichtversuch 1 LL/DD	1	HBV
210_82 VI	Lichtversuch 2 DD/LL	1	B.S.
210_82 XVI	Lichtversuch 2 DD/LL	1	B.S.
187_92	Lichtversuch 2 DD/LL	1	HBV
210_82 II	Temperaturversuch	1	B.S.
210_82 IV	Temperaturversuch	1	B.S.
210_82 III	Bestäubungsversuch	1	B.S.

Tab. 5: Überblick über die in den Lichtversuchen verwendeten *B. lobbii*-Pflanzen

HBV: Botanischer Garten der Universität Wien

B.S: Bundesgärten Schönbrunn

LL: Dauerhell

DD: Dauerdunkel

3 Methoden

Ziel dieser Diplomarbeit ist es, Methoden zu entwickeln und zu erproben, mit welchen sich die Blütenbewegungen verschiedener Orchideen beschreiben, genau analysieren und schließlich auch vergleichen lassen.

Einerseits soll mehr über die Bewegung per se herausgefunden werden, andererseits wird versucht ihr zugrundeliegende Ursachen zu entschlüsseln.

Folgende Methoden dienen der genauen Beobachtung und der Untersuchung der Physiologie der Bewegung.

3.1 Analyse der Blütenbewegungen

In diesem Kapitel steht der genaue Ablauf der Blütenbewegungen verschiedener Orchideen im Mittelpunkt. Das Hauptaugenmerk ist dabei auf das Genus *Bulbophyllum* gerichtet, im Speziellen auf die Blütenbewegung der Art *Bulbophyllum lobbii*. Die Beobachtungen verlaufen während eines regelmäßigen, der Jahreszeit entsprechenden, Tag/Nacht-Rhythmus.

Darüber hinaus werden auch deren nähere Verwandte und andere Arten aus der Sektion *Sestochilus* zu den Beobachtungen herangezogen.

Die bereits bekannten, jedoch wenig beschriebenen Blütenbewegungen zweier Arten der Sektion *Elassoglossum*, *Bulbophyllum williamsii* und *Bulbophyllum pardalotum*, werden genauer analysiert und im Anschluss mit jenen von *Bulbophyllum lobbii* verglichen.

Abschließend werden die Bewegungen eines anderen Genus der Orchidaceae, *Hapalochilus*, untersucht. Dies beschränkt sich allerdings auf rein empirische Beobachtungen ohne weiterführende Analysen.

3.1.1 Sektion *Sestochilus* - *Bulbophyllum lobbii*

20 verschiedene Pflanzen der Art *B. lobbii* (Tab. 1) werden für die Versuche zur Beschreibung der Blütenbewegung verwendet.

Die Pflanzen werden in einem eigens dafür hergestellten Pflanzenterrarium (2.1) im Glashaus des Botanischen Gartens der Universität Wien untersucht. Die äußeren Bedingungen, wie Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Lichtgenuss, in diesem entsprechen jenen des Glashauses. Mittels dreier Datenlogger (siehe Liste 2.1.1) wird über die gesamte Dauer der Versuche Protokoll über das vorherrschende Mikroklima des Glashauses und des Terrariums geführt.

Mittlere Temperaturen - Terrarium

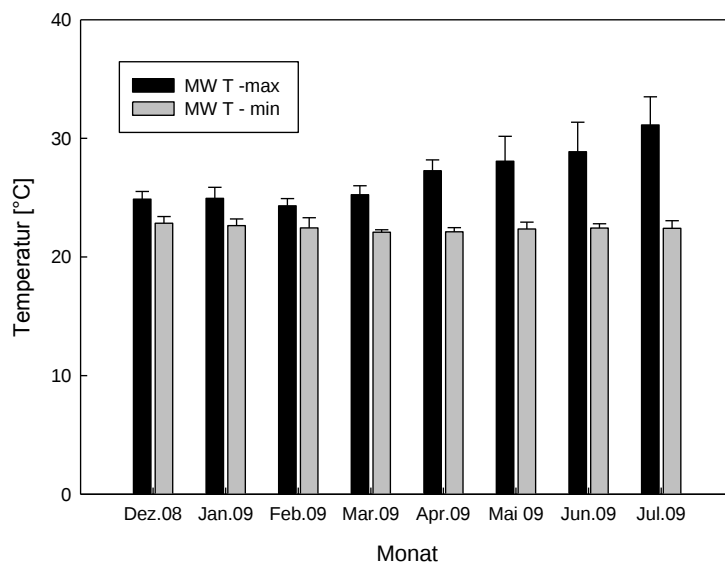


Abb. 1: Mittlere Temperaturen im Pflanzenterrarium; MW: Mittelwert

Mittlere Luftfeuchtigkeit - Terrarium

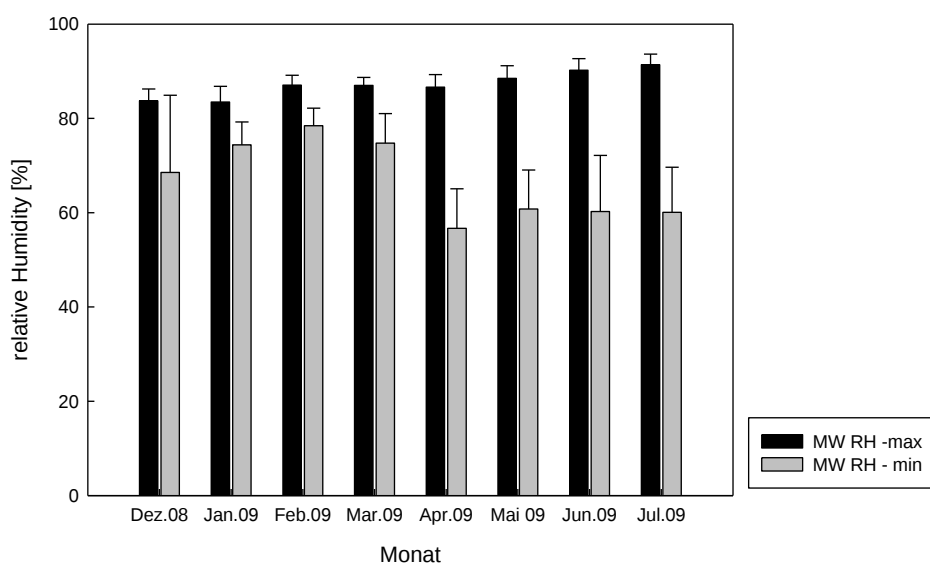


Abb. 2: Mittlere Luftfeuchtigkeit im Pflanzenterrarium; MW: Mittelwert

Vier Fotoapparate (2.1.1), die über eine Funktion zur Serienaufnahme verfügen, werden so eingestellt, dass sie alle zehn Minuten ein Foto der jeweiligen Pflanzen schießen. So können bis zu sechs Pflanzen bzw. deren Blüten zeitgleich untersucht werden. Die Einstellungen der Kamera, wie z. B. das Zoom, werden während einer Fotoserie nicht verändert.

Eine große Anzahl von bereits vorhandenem Fotomaterial (bereitgestellt von A. Sieder) wird zu den Untersuchungen der Blütenbewegungen herangezogen, dieses wird, wie auch anderen Fotoserien, mittels eines Schnittprogrammes (2.1.1) in kurze Zeitrafferfilme umgewandelt. So lassen sich die Bewegungen genauer analysieren.

Ein Problem, das sich bei der Analyse des älteren Fotomaterials ergibt, ist die Tatsache, dass es schwierig ist, die Bewegung ohne räumliche Bezugspunkte auf deren Intensität zu untersuchen. Aus diesem Grund wird bei den im Rahmen der vorliegenden Arbeit im Jahr 2009 angefertigten Fotoserien einen Raster (Foto 2 und 3) aus wasserfestem Material zu Hilfe genommen. Ein Kästchen beträgt 1 cm x 1 cm. Zur besseren Orientierung wird alle 5 cm x 5 cm eine dickere Markierungslinie gezogen. Der Raster wird im Terrarium so aufgehängt, dass sich die Versuchspflanzen gut davor positionieren lassen.

Im Zuge der Studie werden die fertigen Zeitrafferaufnahmen nach folgenden Gesichtspunkten analysiert:

- Uhrzeit zu Beginn der Öffnung
- Uhrzeit bei vollständigem Blütenschluss
- Dauer der Zeitspanne zwischen zwei aufeinander folgenden Öffnungen
- Intensität der jeweiligen Öffnungen
- Vergleiche der verschiedenen *B. lobbii* Arten
- Gemeinsamkeiten und Unterschiede

Um die Intensität der Bewegung, d. h. den des beweglichen dorsalen Sepalums zurückgelegten Weg, zu ermitteln, ist es nötig, die genauen Zeitpunkte für die vollendeten Öffnungen bzw. Schließungen der jeweiligen Einzelblüten zu bestimmen.

Das dorsale Sepalum legt seinen Weg in Form eines Kreisbogens, dessen Länge sich aus der Formel $b = r * \pi * \frac{\alpha}{180}$ (Abb. 4) (Wurl et al., 2006) ergibt, zurück. Für den Radius wird dessen Länge eingesetzt. Die Fotos 2 und 3 zeigen dies anhand der

Überblendung zweier Zeitpunkte einer Öffnungsbewegung bei *B. lobbii* 210_82 IX. Der zurückgelegte Weg wird in Foto 3 durch die Pfeile veranschaulicht. Aus der obigen Formel (Abb. 4) geht hervor, dass die Intensität der Bewegung, also der zurückgelegte Weg, von der Größe des dorsalen Sepalums abhängig ist. Um die Ergebnisse für alle beobachteten Einzelblüten vergleichbar zu machen wird als Bezugsgröße für die Messung der Stärke der Bewegung der Öffnungswinkel der Blüte zu den Zeitpunkten der Öffnungen bzw. der Schließungen der jeweiligen Blüten genommen. Die Größe einer Blüte ist somit irrelevant und fließt nicht mehr in die Berechnungen ein. Der Öffnungswinkel ergibt sich aus der Position zwischen dem dorsalen Sepalum, welches die auffälligste Bewegung durchführt und den unbeweglichen lateralen Sepalen. Der Winkel entspringt am Blütenboden am Ende des Blütenstiels (Abb. 3; Foto 1).

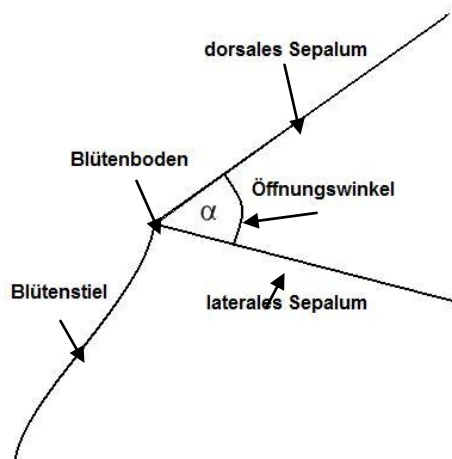


Abb. 3: Öffnungswinkel: Messung der Intensität



Foto 1: Öffnungswinkel

Die Positionen der Blütenblätter zu den betreffenden Zeitpunkten werden auf Millimeterpapier übertragen. Der Winkel kann vermessen werden. Dies ist dank des sich im Hintergrund befindlichen Rasters möglich.

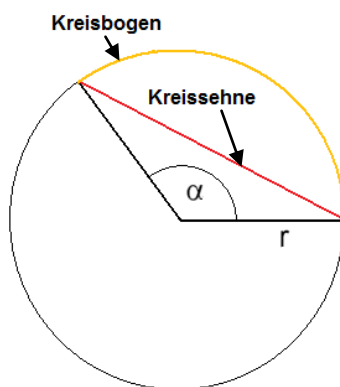


Foto 2: *B. lobbii*: Überblendung zweier Bilder während einer Öffnungsbewegung



Foto 3: Veranschaulichung des zurückgelegten Weges durch Pfeile

Die Stärke der Bewegung wird für alle Einzelblüten separat ermittelt. Stehen von einer Pflanze mehrere Aufnahmen von Blütenbewegungen zur Verfügung, werden die Werte für die entsprechenden Öffnungen bzw. Schließungen gemittelt.



Kreisbogen:

$$b = r * \pi * \frac{\alpha}{180^\circ} \text{ (Wurl et al., 2006)}$$

Kreissehne:

$$l = 2 * r * \sin\left(\frac{b}{2 * r}\right) \text{ (Wurl et al., 2006)}$$

b Kreisbogen

r Radius; Länge dorsales Sepalum

l Kreissehne

Abb. 4: Veranschaulichung der Begriffe Kreisbogen und Kreissehne

3.1.2 Sektion *Sestochilus* – verwandte Arten

Ob auch andere Arten der Gattung *Bulbophyllum*, welche der Sektion *Sestochillus* angehören, eine ähnliche Bewegung der Blüte ausführen, soll die Untersuchung verwandter Arten von *B. lobbii* zeigen.

In diesen Versuchen wird verstärkt, aber nicht zur Gänze, auf bereits vorhandenes Fotomaterial zurückgegriffen. Die Bewegungen werden nach den gleichen Gesichtspunkten wie in Punkt 3.1.1 analysiert und anschließend verglichen.

Im Experiment wird Pflanzenmaterial verwandter Arten von *B. lobbii* (siehe 2.1 Tab. 2) verwendet:

Standardisierte Aussagen über die Stärke der Bewegung sind nur bei den im Zuge der vorliegenden Arbeit im Jahr 2009 untersuchten Pflanzen zu treffen, da nur in diesen Fällen ein Raster als räumlicher Bezugspunkt angebracht ist.

3.1.3 Sektion *Elassoglossum*

Für diesen Versuch werden zwei Arten der Sektion *Elassoglossum* herangezogen. Dabei handelt es sich um *B. williamsii* und *B. pardalotum* bei denen Einzelblüten analysiert werden (2.1 Tab. 3).

Bereits bestehendes Fotomaterial (siehe 2.1 Tab. 3) wird analog zu Punkt 3.1 ausgewertet und analysiert. Im Anschluss folgt ein Vergleich der analysierten Blütenbewegungen von *B. pardalotum* und *B. williamsii* mit jener von *B. lobbii*.

3.1.4 Genus *Hapalochilus*

Bereits bestehendes Fotomaterial (siehe 2.1) von Einzelblüten von *Hapalochilus sp.* wird auf das Vorhandensein von Blütenbewegungen untersucht und im Anschluss mit den Bewegungen der Arten aus den Sektionen *Sestochilus* und *Elassoglossum* verglichen.

3.2 Physiologische Versuche

Im Rahmen der Diplomarbeit werden für die folgenden Versuche ausschließlich Pflanzen der Art *Bulbophyllum lobbii* verwendet. Dabei handelt es sich insgesamt um 13 Einzelblüten verschiedener *B. lobbii* Pflanzen. Die meisten entstammen dem Klon 210_82 aus den Bundesgärten Schönbrunn (siehe 2.2 Tab.5).

3.2.1 Versuche zur Energiebereitstellung

Zwei Blüten zweier Pflanzen der Nummern 210_82 V und VII (2.2) werden samt Blütenstiel mit einem ziehenden Schnitt entfernt. Die abgetrennten Einzelblüten werden in ein Gefäß mit sauberem Leitungswasser gegeben. Ein Draht hilft der Stabilisierung der Blüten (Foto 4).

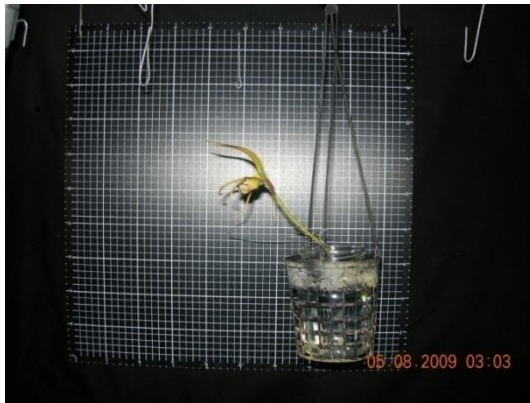


Foto 4: Abgetrennte Blüte von *B. lobbii* 210_92 VII

Mittels eines Hängekorbes werden die beiden Versuchspflanzen am für die Bewegungsversuche vorgesehenen Platz im Glashaus aufgehängt. Aus den Fotoserien werden mittels eines Videoschnittprogramms (siehe Liste 2.1) Zeitrafferfilme angefertigt. Die fertigen Aufzeichnungen der Bewegung werden auf die Öffnungs- und Schließungszeiten, die Dauer einer Öffnungsperiode und auf die Stärke der Schwingung untersucht. Die Bewegung wird wie in 3.1.1 vermessen. Dazu werden die Zeiten der Öffnungen und Schließungen ermittelt, die Position des dorsalen Sepalums im Bezug zu den lateralen Sepalen bestimmt und auf Millimeterpapier übertragen. Im Anschluss wird der Öffnungswinkel (Abb. 3) mit einem Geodreieck gemessen.

3.2.2 Nastie oder Circadiane Rhythmik

Ausgehend von verschiedenen Fragestellungen (1.3.2.2) werden im Rahmen dieser Diplomarbeit Versuche durchgeführt, die zur Aufklärung dieser beitragen bzw. einen Ansatzpunkt für weitere Versuche geben sollen, die in dieser Studie nicht behandelt werden.

Bei den Versuchen, die zur Stützung dieser Hypothesen durchgeführt werden, handelt es sich um Experimente zur Physiologie der Pflanze. Dabei werden die Phasenlängen des Lichtgenusses, sowie in einem anderen Versuch die Temperatur, entscheidend verändert. Andere abiotische Komponenten, wie z. B. die relative Luftfeuchtigkeit, werden stets konstant gehalten.

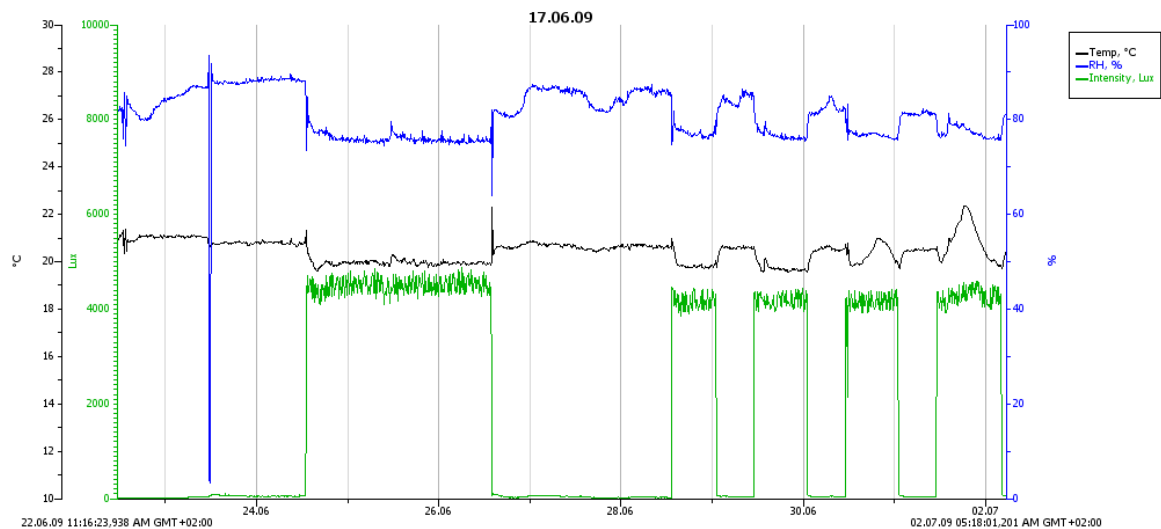


Abb. 5: Daten zu den Tagesgängen der Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Beleuchtungsstärke in der Wachstumskammer während eines Dunkel/Hell -Lichtversuchs (*B. lobbii* 187_92)

Abbildung 5 zeigt den Verlauf von Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Beleuchtungsstärke (LUX) während eines Dunkel/Hell-Lichtversuchs am Beispiel von *B. lobbii* 187_92. Die Temperaturen bewegen sich während des ganzen Versuchs zwischen 20°C und 22°C, die relative Luftfeuchtigkeit ist konstant hoch und liegt durchschnittlich bei ca. 80%. Auch die Beleuchtungsstärke schwankt während den vorgesehenen Lichtphasen kaum.

Die folgenden Licht- und Temperaturversuche finden am Department für Molekulare Systembiologie der Universität Wien statt. Die in Punkt 2.2 erwähnten Materialien werden, exklusive des Pflanzenmaterials (siehe 2.2 Tab. 5), von diesem Department zur Verfügung gestellt.

3.2.2.1 Lichtversuche:

In diesen Versuchen stehen im Rahmen dieser Diplomarbeit die Abkürzungen LL und DD für Dauerlicht und Dauerdunkel. Die Abkürzung LD beschreibt einen Lichtwechsel von 14 Stunden Licht und 10 Stunden Dunkelheit.

A) Lichtversuch 1: Hell/Dunkel-Lichtwechsel (LL/DD)

Für die Versuche stehen zwei Wachstumskammern zur Verfügung, in denen das Licht sowohl hinsichtlich der Stärke, als auch der Photoperiode regulierbar ist.

Genauso verfügen die Kammern über eine Temperaturregelung (siehe Liste 2.1) werden in diesem Versuch als Klimakammern verwendet. Neben dem geringen Platz der für die Versuchspflanzen in der Kammer zur Verfügung steht, ergeben sich Schwierigkeiten beim Einstellen der Luftfeuchtigkeit, welche notwendigerweise möglichst hoch gehalten werden soll. Da die Wachstumskammer über keine Funktion zur Regulierung dieser Komponente verfügt, muss eine andere Lösung für dieses Problem gefunden werden. Zehn kleine mit Wasser gefüllte Plastiktassen (2.2), in die jeweils ein feuchtes Filterpapier eingetaucht wird, werden in der Klimakammer so verteilt, dass eine Luftzirkulation möglich ist und somit auch die Temperatur in dieser konstant gehalten werden kann. Durch tägliches Gießen der Pflanzen, dem Befeuchten der Papierfilter und dem Nachfüllen der Plastiktassen mit Wasser wird die Luftfeuchtigkeit auf einem konstant hohen Wert gehalten. An der Rückwand der Innenseite der Kammer wird ein Raster (2.1) angebracht, um für die spätere Vermessung der Bewegungsintensität einen räumlichen Bezugspunkt zu setzen. Bei dem Versuch wird darauf geachtet, die richtigen Rahmenbedingungen für die Lichtversuche zu finden.

Um die Pflanzen nicht unnötigem zusätzlichem Stress auszusetzen, müssen die Bedingungen an jene des Orchideengewächshauses im Botanischen Garten der Universität Wien angeglichen werden. Für den Versuch werden in der Kammer die Temperatur und die Luftfeuchtigkeit konstant gehalten. Die Lichtphasen sollen jeweils 72 Stunden hell bzw. 72 Stunden dunkel bei konstanter Lichtstärke betragen. Da *B. lobbii* in der Natur schattige Standorte bevorzugt (Hochschartner, 2006), wird für den Versuch eine schwache Beleuchtung mit einer Lichtstärke von 150 PhAR [$\mu\text{mol Photonen} \cdot \text{m}^{-2}$] gewählt. Mittels eines Datenloggers (Hobo-onset, siehe Liste 2.1), werden die Werte der abiotischen Faktoren Licht, Temperatur und Luftfeuchtigkeit aufgezeichnet (Abb. 4). Da der verwendete Logger die Lichtstärke aber ausschließlich in LUX misst, muss diese zuvor mit einem PhAR-sensitiven Messgerät (2.2) eingestellt werden. PhAR steht für Photosynthetic Active Radiation, und beschreibt jenen Teil des Lichtes, der von den Pflanzen für die Photosynthese genutzt werden kann. Die Anwendung dieses Lichtsensors ist aber dennoch sinnvoll, da so Veränderungen der Lichtstärke sichtbar gemacht werden können und somit überprüft werden kann, ob diese während des Versuches konstant bleibt. Die

Versuchspflanzen werden wie in Punkt 3.1.1 auf die Zeiten der Öffnung, der Schließung, auf die Dauer der Bewegung und auf deren Bewegungsintensität untersucht.

Der Versuch wird mit 5, bzw. während einer Dunkelphase (DD) mit 6, Einzelblüten verschiedener *B. lobbii*-Pflanzen (siehe Tab. 5) durchgeführt.

Für zwei Einzelblüten wird die Versuchsanordnung leicht abgewandelt. Die Blüten der Pflanzennummern 210_82 IX und 210_82 XIV werden gemeinsam, zur gleichen Zeit unter den genau gleichen Bedingungen, in einer Klimakammer im LL/DD-Lichtwechsel untersucht. Zusätzlich wird eine weitere Lichtperiode von 72 Stunden LL nachgeschaltet. Die Einzelblüten der anderen Versuchspflanzen (2.2, Tab. 5) durchlaufen je eine Hell- und eine Dunkelphase.

Die Blütenbewegungen unter veränderten Bedingungen werden auf mögliche Gemeinsamkeiten und Unterschiede untersucht und im Anschluss auch mit den Ergebnissen für die Bewegungen, welche Einzelblüten von *B. lobbii* unter den standardisierten Bedingungen im Glashaus ausführen (4.1.1), verglichen.

B) Lichtversuch 2: Dunkel/Hell-Lichtwechsel (DD/LL)

Wie bei den vorhergehenden Lichtversuchen im Hell/Dunkel-Lichtwechsel werden die Experimente mit den zur Verfügung gestellten Versuchspflanzen (2.2, Tab. 5) in Wachstumskammern (2.2) durchgeführt. Die Versuchsanordnung gleicht jener des vorigen Versuches, bis auf einen sehr wichtigen Unterschied: Die Pflanzen werden zuerst einer Phase mit 48 bzw. 72 Stunden Dunkelheit ausgesetzt. Im Anschluss folgt eine Phase mit 48 bzw. 72 Stunden Licht. Die Einzelblüte der Nummer 187_92 durchläuft einen Phasenzklus von 48 Stunden, die Blüten von 210_82 VI und XVI einen von 72 Stunden. Im Anschluss an die jeweils 48 Stunden dauernden Lichtphasen wird der Klon der Nummer 187_92 einem normalen, der Jahreszeit entsprechenden Lichtwechsel (LD) von 14 Stunden hell und 10 Stunden dunkel ausgesetzt. Die Klone der Nummern 210_82 VI und XVI durchlaufen eine erneute Dunkelphase (DD) von 72 Stunden.

Es soll geklärt werden, wie sich die Versuchspflanzen im Dunkel/Hell-Versuch im Verhältnis zu dem Experiment im Hell/Dunkel-Lichtwechsel verhalten, bzw. ob sie

überhaupt eine Reaktion auf den veränderten Lichtgenuss zeigen. Die Experimente sollen dazu beitragen, eine mögliche Lösung für die in Punkt 1.3.2.2 gestellten Fragen zu finden, nämlich, ob es sich bei der beobachteten Bewegung um eine Nastie oder um eine autonome Bewegung handelt und ob sich nach der Störung der Bewegung wieder ein Gleichgewicht einstellt.

Dies soll durch Vergleiche der Bewegungen der in diesem Versuch verwendeten Einzelblüten sowie durch eine Gegenüberstellung mit den Bewegungen der Blüten im LL/DD-Versuch und dem Verhalten der Blütenbewegung unter standardisierten Bedingungen herausgefunden werden.

Die Bewegungen der Einzelblüten von *B. lobbii* im DD/LL-Lichtwechsel werden hinsichtlich der Periodenlänge und der Intensität der Bewegung untersucht. Dazu werden Zeitrafferfilme angefertigt, um die Zeitpunkte für die Öffnung bzw. die Schließung genau zu bestimmen. Im Falle der Intensität werden die Position des dorsalen und der lateralen Sepalen für die vollendeten Öffnungen bzw. Schließungen bestimmt und auf Millimeterpapier übertragen, um den Öffnungswinkel (Abb. 3) zu messen.

3.2.2.2 Temperaturversuche

Im folgenden Experiment wird der Einfluss von physiologischem Stress in Form von Hitze auf die Blütenbewegung von *B. lobbii* ermittelt.

In den bisherigen Versuchen wird die Temperatur stets konstant, in einem moderaten Bereich zwischen 20°C und 22°C, gehalten.

Der Versuch läuft, wie die Lichtversuche, in einer Wachstumskammer am Department für Molekulare Systembiologie ab und ist vom Prinzip her ähnlich. Bei konstant hoher Luftfeuchtigkeit von ca. 80 % und bei konstanten Lichtverhältnissen von 150 PhAR [$\mu\text{mol Photonen}\cdot\text{m}^{-2}$], werden zwei Versuchspflanzen (2.2 Tab. 5) für eine Woche einer Temperatur von 32°C ausgesetzt. Der Wechsel von Licht und Dunkelheit verläuft dabei nach zuvor festgelegten Zeitintervallen von 14 Stunden für den Tag und 10 Stunden für die Nacht. Mit Hilfe einer Digitalkamera, die über eine Funktion zur Serienaufnahme verfügt, werden die *B. lobbii*-Pflanzen im Abstand von zehn Minuten abgebildet. Anschließend wird ein Zeitraffer erstellt und die Bewegung

wird analog zu 3.1.1 analysiert. Die kurzen Filme werden genau auf die Rhythmik der Bewegung, d. h. auf die Dauer der Periodenlänge der Blütenbewegung, und deren Stärke untersucht. Ein hinter den Pflanzen angebrachter Raster hilft bei der Ermittlung der Ergebnisse.

3.3 Bestäubungsversuch

Eine Einzelblüte von *B. lobbii* 210_82 (2.2, Tab. 5) wurde von einem Gärtner (M. Speckmaier) manuell bestäubt. Die Samen stammten von einem weiteren *B. lobbii*-Klon (Orch 040115).

Die Zeitrafferaufnahmen dieses Versuches werden nach den bisher beschriebenen Standards (3.1.1) analysiert.

4 Ergebnisse

4.1 Analyse der Blütenbewegungen in normalen Tagesgang

4.1.1 Sektion Sestochilus

- *Bulbophyllum lobbii*

Die Videoaufnahmen zeigen, dass alle untersuchten *B. lobbii*-Pflanzen (Tab. 1) im Laufe eines 24-Stunden – Tages eine sehr ähnliche Bewegung ausführen. Bei allen führt das dorsale Sepalum die auffälligste Lokomotion aus. Die leichten Unterschiede sind vor allem durch die mehr oder weniger stark ausgeprägte Bewegung der Petalen (z. B. bei *B. lobbii* 103_94) zu erklären, die aber generell nur bei jüngeren Blüten zu beobachten ist, sich also schneller erschöpft. Die lateralen Sepalen bewegen sich nie. Neben den beweglichen Blütenblättern sind stets zusätzlich noch starke, drehende Bewegungen der Blütenstiele zu beobachten, die mit der Zeit schwächer werden.

Die Öffnungszeiten, d. h. jene Zeitpunkte an denen sich die Blüten zu öffnen beginnen, der untersuchten Pflanzen liegen zwischen 23:48 Uhr und 07:15 Uhr. Die meisten *B. lobbii*-Klone öffnen sich zwischen 00:00 Uhr und 02:00 Uhr. Die Schließungszeiten, d. h. die Zeitpunkte nach den abgeschlossenen Schließbewegungen, bewegen sich zwischen 18:51 Uhr und 22:50 Uhr. Die ermittelten Werte für die durchschnittlichen Öffnungs- und Schließungszeiten, sowie für die Dauer einer Bewegung lassen sich aus der folgenden Tabelle 6 ablesen. Herauszustreichen ist, dass die Dauer Blütenbewegungen der Versuchspflanzen aber alle in einem Rhythmus von rund 24 Stunden, von einer Öffnung bis zur nächsten, bleiben.

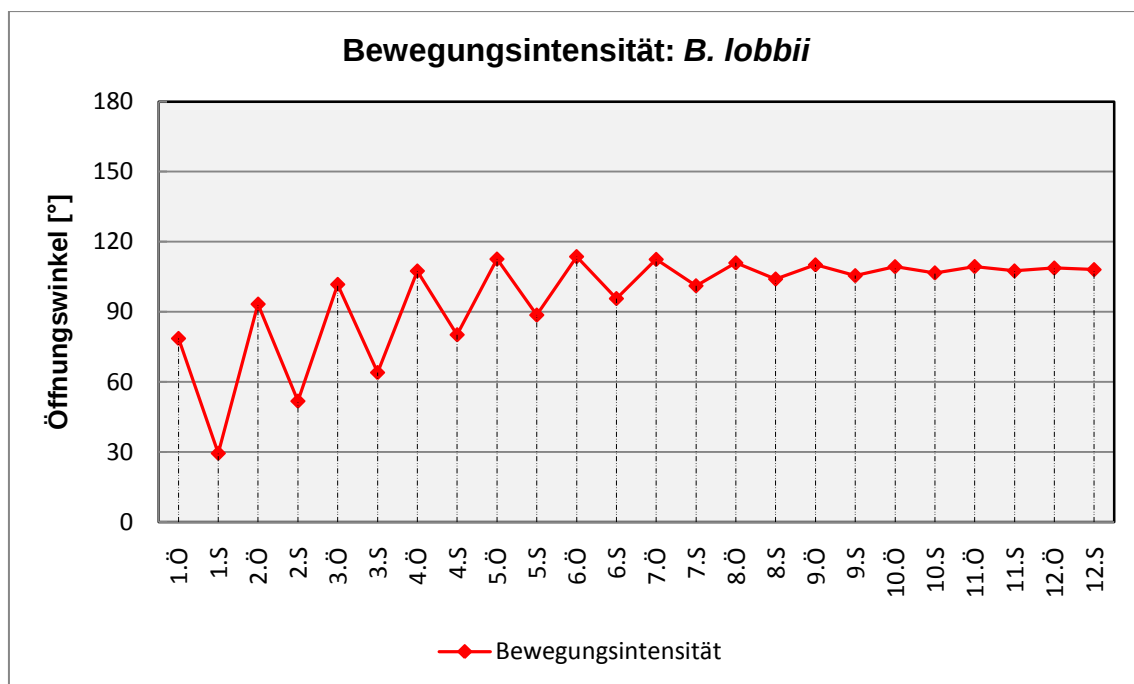
Für die, in der Tabelle 6 nicht angeführten *B. lobbii*-Individuen 335_92, 86_881 und Orch 07233, werden die gleichen Beobachtungen gemacht. Eine genaue, aussagekräftige Analyse der Blütenbewegung ist in diesen drei Fällen aufgrund des mangelhaften Fotomaterials nicht möglich.

Pflanze	Öffnungszeit	Schließungszeit	Periodendauer
<i>B. lobbii</i> 103_94	00:32 – 01:30 MW: 01:06	20:20 – 22:25 MW: 21:25	23 h 58 min +/- 38 min
<i>B. lobbii</i> 141_93	01:15 – 02:02 MW: 01:44	20:45 – 22:15 MW: 21:33	24 h 3 min +/- 21 min
<i>B. lobbii</i> 356_99	00:20 – 01:10 MW: 00:46	21:20 – 22:10 MW: 21:46	23 h 58 min +/- 33 min
<i>B. lobbii</i> 03_07_07	23:00 – 00:20 MW: 23:48	20:35 – 21:25 MW: 21:06	24 h +/- 34 min
<i>B. lobbii</i> Orch 06309	00:12 – 02:02 MW: 01:02	20:53 – 21:43 MW: 21:25	24 h 10 min +/- 70 min
<i>B. lobbii</i> OR 620_99	01:03 – 01:53 MW: 01:28	22: 34 – 23:24 MW: 22:50	24 h +/- 8 min
<i>B. lobbii</i> 099B301_1	00:35 – 01:45 MW: 01:08	21:27 – 22:47 MW: 22:00	23 h 51 min +/- 50 min
<i>B. lobbii</i> 09290	01:30 – 02:40 MW: 02:10	18:07 – 19:34 MW:18:51	23 h 56 min +/- 53 min
<i>B. lobbii</i> 08507	06:34 – 07:53 MW: 07:15	21:24 – 22:18 MW: 21:53	24 h 10 min +/- 8 min
<i>B. lobbii</i> OR 39898	00:34 – 01:56 MW: 01:10	19:56 – 20:46 MW: 20:14	23 h 56 min +/- 15 min
<i>B. lobbii</i> 187_92 x 225_90	00:30 – 01:35 MW: 01:09	19:53 – 21:05 MW:20:24	23 h 52 min +/- 36 min

<i>B. lobbii</i> 201_82	03:50 – 04:20 MW: 04:06	21.52 – 22.12 MW: 22:06	24 h 5 min +/- 10 min
<i>B. lobbii</i> Orch 040115	00:34 – 02:54 MW: 01:45	19:06 – 21:16 MW: 20:06	23 h 34 min +/- 41 min
<i>B. lobbii</i> 187_92	01:35 - 03:05 MW: 02:29	20:48 – 22:28 MW: 21:38	24 h 9 min +/- 80 min
<i>B. lobbii</i> 210_82	01:25 – 03:05 MW: 02:20	19:50 – 23:10 MW: 21:41	23 h 58 min +/- 47 min

Tab. 6: *B. lobbii*: Öffnungs- und Schließungszeiten; Dauer einer Periode; MW: Mittelwert Uhrzeit

Die Intensität der Blütenbewegung wird über die Öffnungswinkel der Blüten zu den Zeitpunkten der vollständigen Öffnungen und Schließungen ermittelt. Abbildung 6 zeigt den durchschnittlichen Verlauf der Schwingungsamplitude aller in dieser Arbeit untersuchten *B. lobbii*-Pflanzen mit der Zeit.

Abb. 6: *B. lobbii*: Abnahme der Schwingungsamplitude mit der Zeit.

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Im Durchschnitt ist die Blütenbewegung bei *B. lobbii* bis zum zwölften Tag der Blüte zu beobachten. Die Bewegung schwächt sich mit der Zeit stark ab. Der durchschnittliche maximale Öffnungsgrad einer Blüte wird am 6. Tag bei der 6. Öffnung erreicht und beträgt $113,64^\circ$. Der kleinste Winkel von $29,39^\circ$ wird am ersten Tag von der ersten Schließung eingenommen. Einzelne Blüten können aber durchaus wesentlich größere Öffnungswinkel und auch stärkere Schwingungsamplituden erreichen. *B. lobbii* 210_82 ist eine stark schwingende Art mit Öffnungswinkeln von bis zu 170° , wohingegen die Öffnung des Klons der Nummer 356_96 nur einen maximalen Winkel von 90° am ersten Tag einnimmt.

Die Abnahme der Intensität der Blütenbewegung von *B. lobbii* lässt sich durch die Abnahme der Öffnungs- und Schließungsbewegungen verdeutlichen. Die Öffnungs- bzw. die Schließungsbewegung wird durch den Winkel, den das dorsale Sepalum während einer Öffnungs- bzw. Schließungsbewegung beschreitet, beschrieben (Abb. 7 und 8).

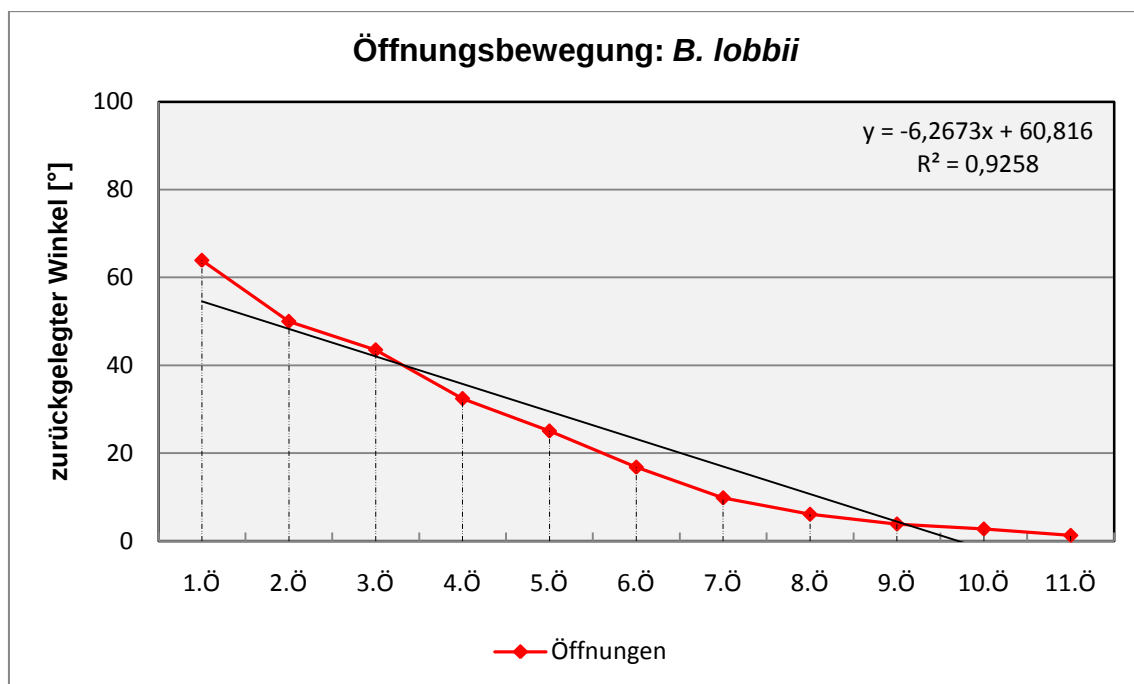


Abb. 7: *B. lobbii*: Abnahme der Öffnungsbewegung mit der Zeit;

Ö: Öffnungsbewegung

Beide Bewegungen nehmen mit der Zeit deutlich ab. Beginnt die Öffnung durchschnittlich mit einem zurückgelegten Winkel von $63,9^\circ$ endet sie mit $1,2^\circ$. Die

Schließbewegung beginnt mit einer Intensität von 49,1° und endet bei 0,68°. Beide Bewegungen nehmen annähernd linear ab (Abb. 7 und 8).

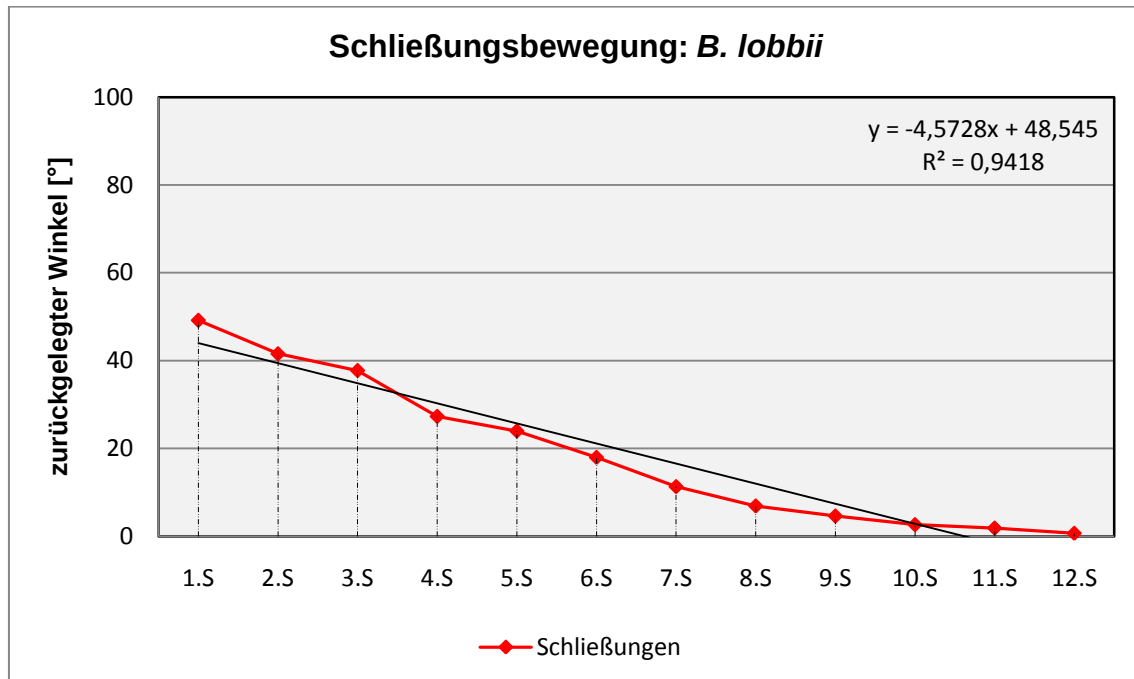


Abb. 8: *B. lobbii*: Abnahme der Schließbewegung mit der Zeit;

S: Schließbewegung

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Blüten von *Bulbophyllum lobbii* eine sehr einheitliche Bewegung ausführen, die während der ganzen Blühperiode einer Rhythmik im Bereich von 24 Stunden unterliegt. Die Intensität dieser Bewegung nimmt mit der Zeit bis zum zwölften Tag ab, ehe sie zum Stillstand kommt.

- *B. auriculatum* und *B. microglossum*

Für die Analyse der Blütenbewegung dieser beiden Arten steht nur sehr wenig Videomaterial zur Verfügung. Dennoch kann bei beiden eine deutliche, periodische Öffnungs- und Schließbewegung der Einzelblüte festgestellt werden. Bei *B. microglossum* führen sowohl das dorsale Sepalum als auch die Petalen eine starke Bewegung aus. Auffallend ist, wie bei *B. lobbii* (3.1.1), auch die drehende Bewegung des Blütenstiels.

- *B. cameronense*

Drei verschiedene Einzelblüten werden auf eine mögliche Periodizität ihrer Blütenbewegung untersucht.

<i>B. cameronense</i>	
Zeitpunkt der Öffnung	00:03 – 00:47; MW: 00:26
Zeitpunkt der Schließung	20:34 – 21:57; MW: 21:03
Dauer der Bewegung	23h 57 min; +/- 32 min

Tab. 7: Durchschnittliche Werte für die Öffnungs- und Schließungszeiten sowie für die Dauer einer Periode der Blütenbewegungen der Einzelblüten von *B. cameronense*; MW: Mittelwert Uhrzeit

Wie die Werte in der Tabelle 7 zeigen bewegen sich die verschiedenen Blüten in einem homogenen Rhythmus. Die Abweichungen von den Durchschnittswerten der Öffnungs- bzw. Schließungszeiten, sowie die der Periodenlänge sind gering. Über die Intensität der Bewegung kann im Fall von *B. cameronense* keine genaue Aussage getroffen werden. Beobachtungen zeigen aber eine Abschwächung der Bewegung mit der Zeit.

- *B. dearei*

Ähnliches gilt für *B. dearei*. Da nur wenig Videomaterial aus den vergangenen Jahren zu Verfügung steht, sind Aussagen über die Stärke der Bewegung schwierig. Doch auch in diesem Fall schwächt sich die Bewegung deutlich ab. Auffallend ist die starke, drehende Bewegung des Blütenstiels. Im Zeitraffer scheint es, als würde sich die Einzelblüte im Wind bewegen. Neben dem dorsalen Sepalum bewegen sich auch die Petalen sehr auffällig und periodisch.

<i>B. dearei</i>	
Zeitpunkt der Öffnung	01:23 – 02:09; MW: 01:49
Zeitpunkt der Schließung	21:28 – 22:07; MW: 21:45
Dauer der Bewegung	23h 50 min, +/- 28 min

Tab. 8: Durchschnittliche Werte für die Öffnungs- und Schließungszeiten sowie für die Dauer einer Periode der Blütenbewegungen der Einzelblüten von *B. dearei*. MW: Mittelwert Uhrzeit

- *B. palavanense*

<i>B. palavanense</i>	
Zeitpunkt der Öffnung	01:22 – 02:19; MW: 01:49
Zeitpunkt der Schließung	21:32 – 21:59; MW: 21:45
Dauer der Bewegung	23h 50 min; +/- 28 min

Tab. 9: Durchschnittliche Werte für die Öffnungs- und Schließungszeiten sowie für die Dauer einer Periode der Blütenbewegungen der Einzelblüten von *B. palavanense*; MW: Mittelwert Uhrzeit

Die ermittelten Durchschnittswerte der Blütenbewegungen (Tab. 9) entstammen Aufnahmen dreier Einzelblüten der Nummer Orch 06575 aus den Jahren 2008 und 2009 (Tab. 2). Sowohl die Öffnungs- als auch die Schließungszeiten und die Dauer einer Periode einer Bewegung sind in beiden Jahren sehr ähnlich. Bei *B. palavanense* wird die stärkste Bewegung vom dorsalen Sepalum ausgeführt. Die Petalen bewegen sich bei diesem Klon nur bei der jungen Blüte leicht. Auffallend ist auch die starke Drehbewegung des Blütenstiels und der jungen Knospe, welche sich wie die Öffnungsbewegung der Blütenblätter, mit der Zeit abschwächt. *B. palavanense* erreicht den maximalen Öffnungsgrad der Blüte am letzten Tag der Beobachtungen. Die Öffnungswinkel nehmen gleichmäßig zu (Abb. 9).

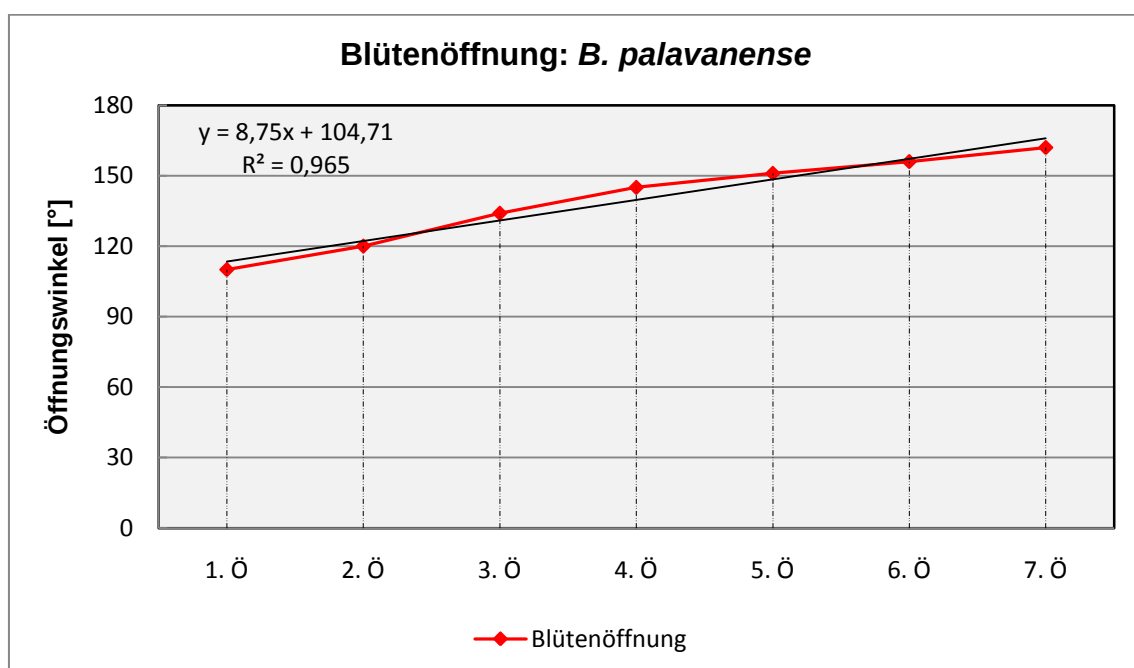


Abb. 9: Zunahme der Öffnungswinkel mit der Zeit; Ö: Öffnungswinkel Öffnung

Das heißt aber nicht, dass die Amplitude der Schwingung ebenfalls ansteigt. Wie Abbildung 10 eindeutig zeigt, nimmt die Bewegungsintensität der Schwingung im Laufe einer Blühperiode deutlich ab und erschöpft sich am siebten Tag.

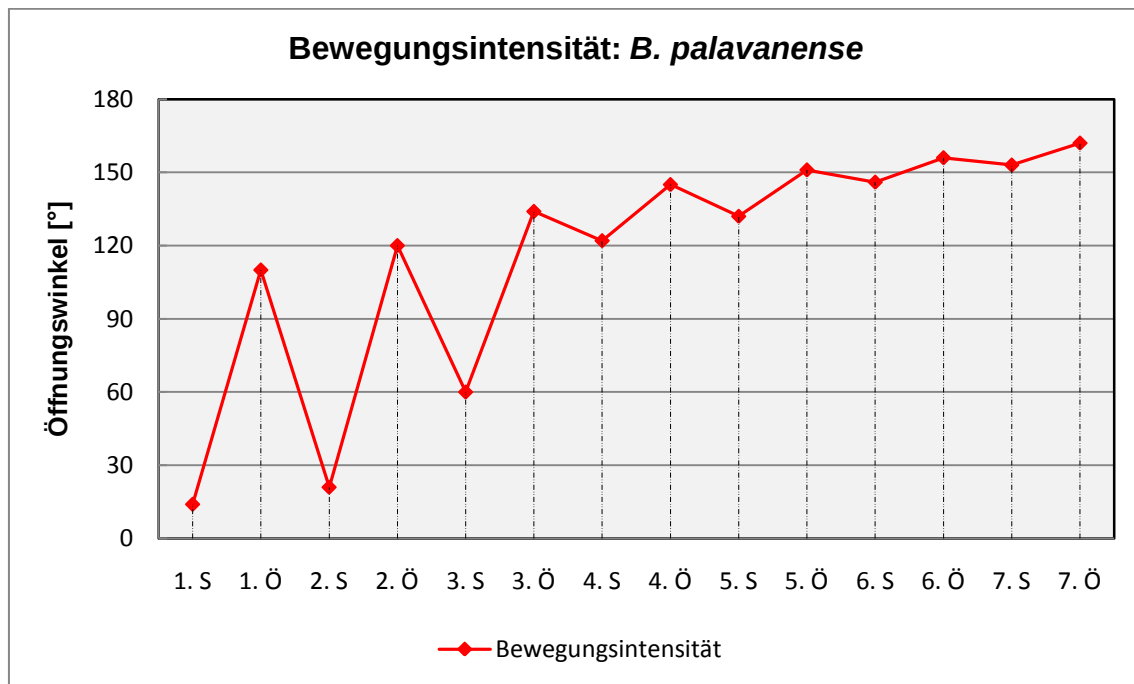


Abb. 10: *B. palavanense*: Abnahme der Bewegungsintensität mit der Zeit,

Ö: Öffnungswinkel Öffnung S: Öffnungswinkel Schließung

- *B. polystictum*

Auch die Bewegung von *B. polystictum* ist eindeutig einer Tagesrhythmik unterworfen. Die Werte in Tab. 10 veranschaulichen dies.

<i>B. polystictum</i>	
Zeitpunkt der Öffnung	01:12 – 02:24; MW: 01:43
Zeitpunkt der Schließung	20:01 – 20:34; MW: 20:12
Dauer der Bewegung	24h 05 min; +/- 21 min

Tab. 10: Durchschnittliche Werte für die Öffnungs- und Schließungszeiten sowie für die Dauer einer Periode der Blütenbewegungen der Einzelblüten von *B. polystictum*; MW: Mittelwert Uhrzeit

Wiederum nimmt die Stärke der Blütenbewegung stark ab (Abb. 11).

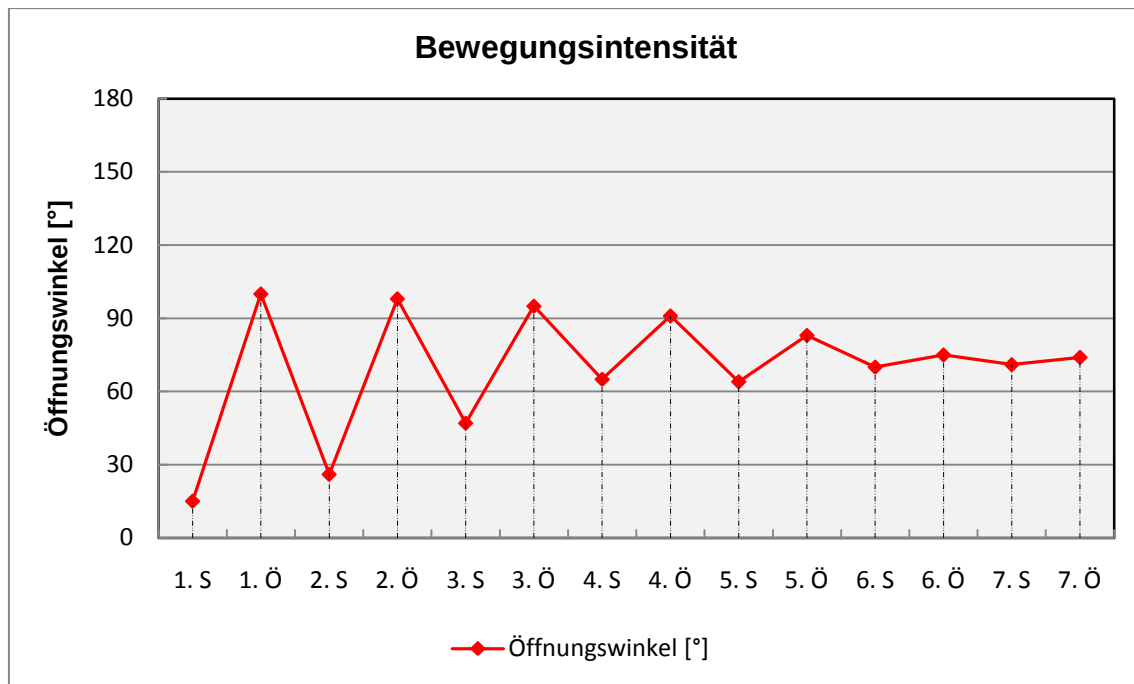


Abb. 11: *B. polystictum*: Abnahme der Intensität der Blütenbewegung mit der Zeit

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Dabei fällt auf, dass die *B. polystictum* den maximalen Öffnungswinkel der Blüte, im Gegensatz zu *B. palavanense* (Abb. 10), bei der ersten Öffnung nach dem Aufblühen erreicht. Im Anschluss nimmt der Winkel von Öffnung zu Öffnung gleichmäßig ab, die Winkel der Schließungen nehmen zu. Die Bewegung schwächt sich ab und erlischt am 7. Tag der Untersuchung.

- *B. smitinandii*

Auch die Blütenbewegung von *B. smitinandii* gehorcht einem annähernd circadianen, d. h. einen beinahe 24 h Stunden dauernden, Rhythmus. Eine Periode beträgt durchschnittlich 24 h 8 min. Im Durchschnitt öffnet und schließt sich die Blüte dieser Art der Sektion *Sestochilus* um 02:49 bzw. 23:25. Den Beobachtungen nach wird auch in diesem Fall die Bewegung mit der Zeit schwächer.

- *B. sumatranum*

Die Einzelblüten dieser Art führen eine analoge Bewegung. Die rhythmischen Öffnungs- und Schließbewegungen unterliegen einer Periodendauer von durchschnittlich 24 h 12 min. Die Blüten öffnen sich um 03:02 und sind um 20:41 wieder ganz geschlossen.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass alle untersuchten, mit *B. lobbii* verwandten Arten eine Blütenbewegung ausführen. Diese Bewegung unterliegt immer einer Rhythmik von rund 24 Stunden und schwächt sich innerhalb einer Blühperiode mit der Zeit in ihrer Intensität ab.

4.1.2 Sektion *Elassoglossum*

In der Literatur werden die Blütenbewegungen verschiedener Arten der Sektion *Elassoglossum* erwähnt. Die interessante Eigenschaft, dass die Blüten von *Bulbophyllum elassoglossum* nur vormittags bis etwa 11 Uhr geöffnet sind, hat schon J. Cootes (2005) festgestellt (Rysy, 2007). In einer Veröffentlichung von Garay, Senghas und Lemcke (1996) sind Farbfotos und S/W-Zeichnungen von Einzelblüten zu verschiedenen Tageszeiten enthalten. Auch im Text werden die sich nur am Morgen öffnenden Blüten von einem weiteren Vertreter dieser Sektion, *B. woelffliae*, erwähnt. Die Blütenbewegung von *B. williamsii* und *B. pardalotum* ist ebenfalls bereits bekannt. Rysy (2007) schreibt über *B. pardalotum*, dass diese Art ihre Einzelblüten nur während der ersten Stunden des Tages weit öffnet und dass dies während der Gesamtblühdauer von fast zehn Tagen der Fall sei.

Die Ergebnisse für die Blüten der in dieser Studie untersuchten Pflanzen dieser Sektion, *B. williamsii* und *B. pardalotum* bestätigen die Literaturangaben; sie führen eine starke Bewegung aus. In beiden Fällen wird diese für alle Blütenblätter des Perigons, mit Ausnahme der Lippe, beobachtet. Die Bewegung des Blütenstiels ist hier zu vernachlässigen.

Pflanze	Öffnungszeit	Schließungszeit	Periodendauer
<i>B. williamsii</i>	03:32 – 05:07	11:32 – 12:01	23 h 47 min
Abweichung	MW: 04:20	MW: 11:48	+/- 61 min
<i>B. pardalotum</i>	03:43 – 05:37	11:20 – 11:53	23 h 54 min
Abweichung	MW: 04:58	MW: 11:45	+/- 41 min

Tab 11: Durchschnittliche Werte für die Öffnungs- und Schließungszeiten, sowie für die Dauer einer Periode der Blütenbewegungen der Einzelblüten von *B. williamsii* und *B. pardalotum*; MW: Mittelwert Uhrzeit

Wie die Tabelle 11 zeigt, unterliegen auch die Blütenbewegungen von *B. williamsii* und *B. pardalotum* einer Tagesrhythmik. Im Unterschied zu *B. lobbii* sind diese beiden Arten jedoch mit einer durchschnittlichen Zeit von nur 7 h 8 min wesentlich kürzer geöffnet. Der Verlauf der Bewegungsintensität mit der Zeit wird am Beispiel von *B. williamsii* gezeigt (Abb. 12).

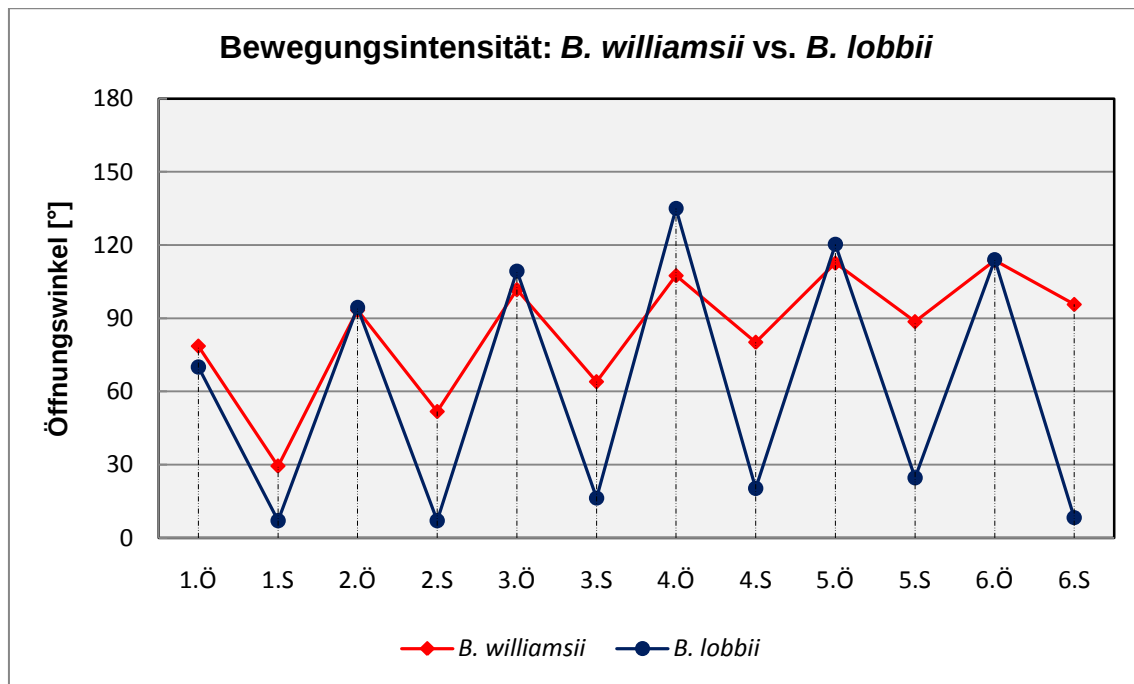


Abb. 12: *B. williamsii* vs. *B. lobbii*: Vergleich der Schwingungsamplitude der Blütenbewegung
 Ö: Öffnungswinkel Öffnung S: Öffnungswinkel Schließung

Die Schwingungsamplituden der in Abbildung 12 verglichenen Arten der Gattung *Bulbophyllum* *B. williamsii* und *B. lobbii* weichen stark voneinander ab. Während *B. williamsii* im Laufe der ganzen Blühperiode von durchschnittlich sechs Tagen relativ konstant schwingt, schwächt sich die Bewegung von *B. lobbii* in dieser Zeit schon stark ab. Eine Blütenbewegung ist bei *B. lobbii* durchschnittlich bis zum zwölften Tag zu beobachten (4.1.1, Abb. 6). Noch deutlicher ist die anhand eines Vergleiches der Winkel zu sehen, die von den jeweiligen Einzelblüten im Zuge der Öffnungsbewegungen zurückgelegt werden (Abb. 13).

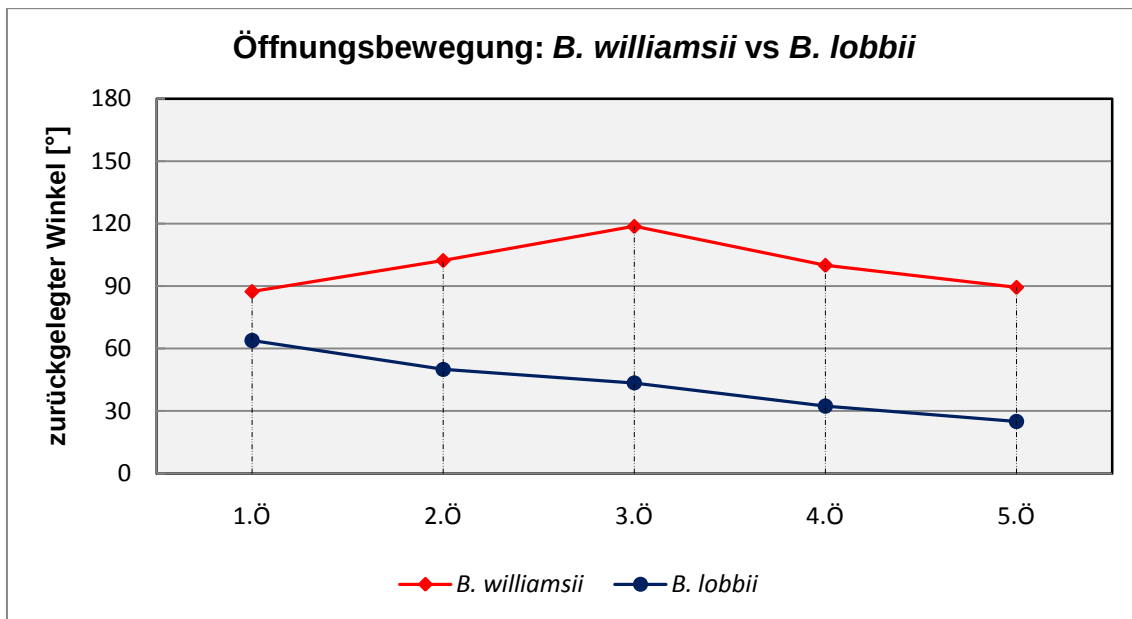


Abb. 13: *B. williamsii* vs. *B. lobbii*: Vergleich der Öffnungsbewegungen;

Ö: Öffnungsbewegung

Es ist deutlich zu sehen (Abb. 13), dass sich die Blüte von *B. williamsii* bei der fünften Öffnung noch immer mit einem Winkel von 89,4° Grad öffnet, wo hingegen die Öffnungsbewegung von *B. lobbii* zu diesem Zeitpunkt von anfänglichen 63,9° auf 25° abgeschwächt ist.

Für *B. pardalotum* werden hinsichtlich der Schwingungsamplitude der Bewegung ähnliche Beobachtungen gemacht. Die Bewegungsintensität bleibt während der gesamten Blütezeit von durchschnittlich zehn Tagen konstant stark.

Die drehende Bewegung des Blütenstiels, die bei *B. lobbii* (Tab.1) stets zu beobachten ist, ist bei *B. williamsii* kaum ausgeprägt. Die jungen Knospen und Blüten sowie die Blütenstiele von *B. pardalotum* führen zusätzlich zur Öffnungsbewegung eine solche Drehbewegung aus.

4.1.3 Genus *Hapalochilus*:

Auch bei untersuchten Blüten von *Hapalochilus* sp. ist eine Blütenbewegung zu erkennen. Dies zeigen die dazu angefertigten Zeitrafferaufnahmen von Orch 06320, Orch 08256 und O98B113_1. Neben Wachstumsbewegungen lassen sich vor allem bei Orch 08256 Öffnungs- und Schließbewegungen beobachten. Diese sind aber bei weitem nicht so deutlich ausgeprägt wie bei *B. lobbii* und verwandten Arten oder wie

bei *B. williamsii* und *P. pardalotum*. Darüberhinaus scheinen sie auch nicht so rhythmisch zu funktionieren. Genauere Aussagen über diese Bewegungen können aber nicht getroffen werden.

4.2 Physiologische Versuche

In den physiologischen Versuchen, welche im Rahmen dieser Diplomarbeit durchgeführt werden, werden die Blütenbewegungen der Versuchspflanzen der Orchideenart *Bulbophyllum lobbii* unter veränderten äußeren Bedingungen analysiert.

4.2.1 Versuche zur Energiebereitstellung

Nach der Analyse der Zeitrafferaufnahmen abgeschnittener Einzelblüten zeigt sich, dass auch abgetrennte Einzelblüten noch 4 Tage, bis zum Zeitpunkt des Welkens, eine Bewegung ausführen. Die dazu notwendige Energie wird demnach von Energiereserven der Blüte selbst bereitgestellt und bedient sich nicht der Reservespeicher außerhalb der Blüte.

<i>B. lobbii</i> 210_82	
Zeitpunkt der Öffnung	02:05 – 03:43; MW: 02:53
Zeitpunkt der Schließung	20:20 – 21:04; MW: 20:52
Dauer der Bewegung	24 h 25 min; +/-14 min

Tab. 12: Durchschnittliche Werte für die Öffnungs- und Schließungszeiten, sowie für die Dauer einer Periode der Blütenbewegungen abgetrennter Einzelblüten von *B. lobbii*; MW: Mittelwert Uhrzeit

Die Werte für die Öffnungs- und Schließzeiten sowie für die Dauer der Bewegung weichen dabei nur unwesentlich von den Standardwerten von *B. lobbii* 210_82 (Tab. 6) ab. Mit der Intensität der ausgeführten Bewegung verhält es sich ähnlich. Hier ist eine Abnahme mit der Zeit zu beobachten. Am 3. Tag nach der 3. Schließung erschöpft sich die Kraft der abgeschnittenen Blüte. Die Bewegung wird deutlich

schwächer. Nach der 5. Öffnung schließt sich die Blüte und beginnt zu welken. Abb. 14 zeigt die Abnahme der Stärke der Bewegung mit der Zeit.

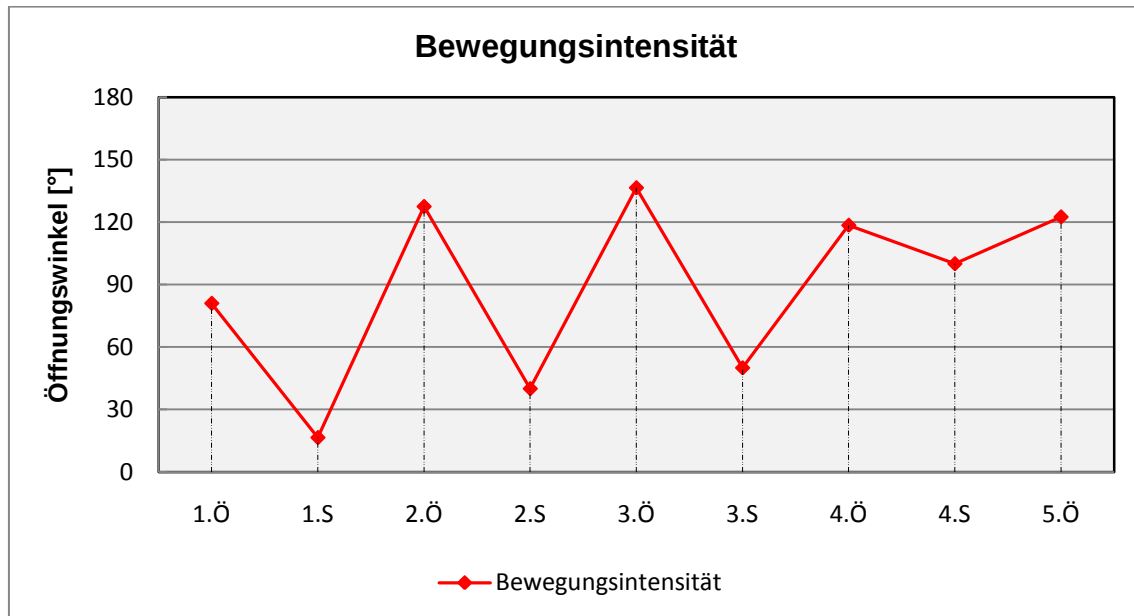


Abb. 14: Abgetrennte Einzelblüte von *B. lobbii*: Abnahme der Intensität der Blütenbewegung mit der Zeit

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Ein Vergleich (Abb. 15) mit der durchschnittlichen Schwingungsamplitude des *B. lobbii*-Klons 210_82 zeigt, dass das Abtrennen der Blüte anfänglich keinen Einfluss auf die Intensität der Blütenbewegung hat.

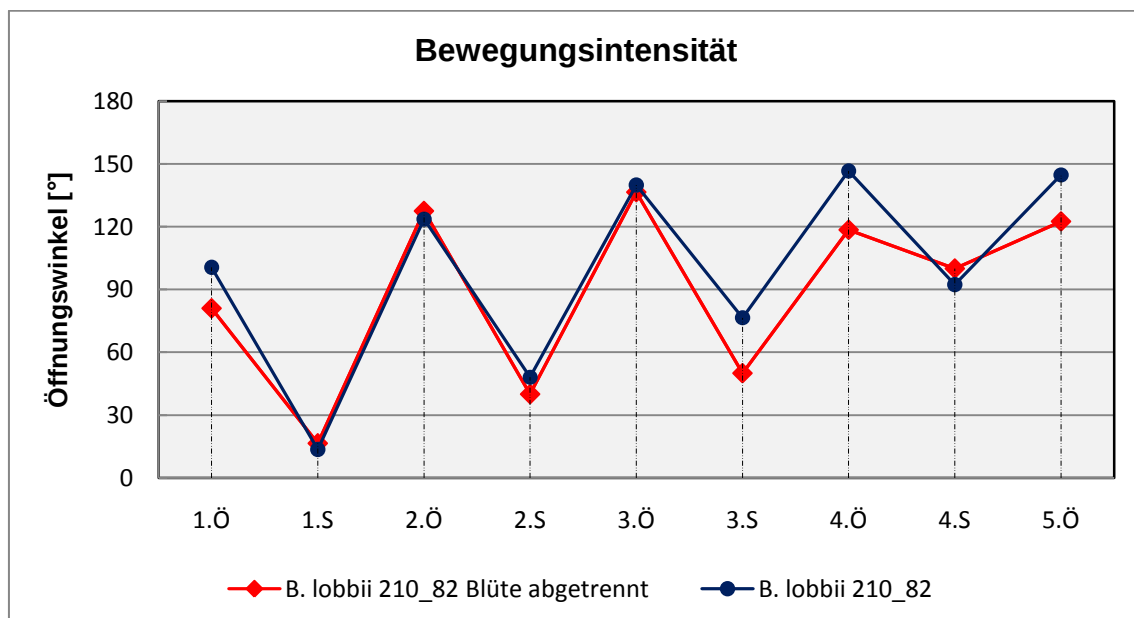


Abb. 15: *B. lobbii* 210_82: Vergleich der Schwingungsamplituden: abgetrennte Blüte vs. intakte Blüte

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

4.2.2 Nastie oder Circadiane Rhythmik

Die Analysen der sich mit der Zeit abschwächenden Bewegung ergeben, dass diese einem Rhythmus von ca. 24 Stunden unterliegt, dürfte es sich um eine circadiane Rhythmik handeln. Ungeklärt sind die möglichen Auslösemechanismen.

Die folgenden Ergebnisse bestärken die Aussage, dass es sich bei den beobachteten Bewegungen um eine autonome Bewegung in Form einer circadianen Rhythmik handelt.

4.2.2.1 Lichtversuche

A) Lichtversuch 1: Hell/Dunkel-Lichtwechsel (LL/DD)

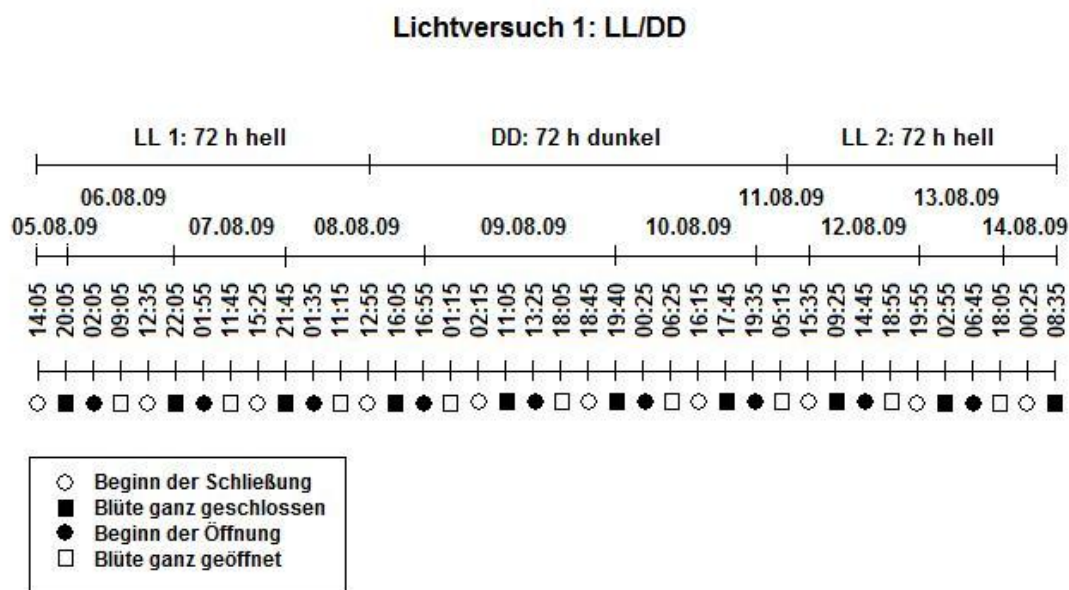


Abb. 16: Lichtversuch 1: Zeitlicher Ablauf am Beispiel von *B. lobbii* 210_82 XIV

Einleitend zeigen Abbildung 16 und 17 den zeitlichen Ablauf sowie den Verlauf der Schwingungsamplitude der Blütenbewegung während des Lichtversuches 1 anhand einer Einzelblüte von *B. lobbii* 210_82 XIV. Im LL 1 bleibt der Rhythmus der Bewegung relativ stabil. Die Öffnungszeiten bleiben innerhalb einer Periodenlänge von ca. 24 h (Tab. 13). Die Intensität nimmt bis zum Lichtwechsel ab (Abb. 17). Das anschließende DD bringt die Bewegung aus ihrer Phase. Die Blüte reagiert mit einer

erneuten Öffnung nach bereits 15 h 20 min (Tab 13) und einer Intensitätssteigerung auf den Lichtwechsel.

Öffnung	Tag	Lichtphase	Öffnungszeit	Rhythmik
1	06.08.09	LL 1	02:05	
2	07.08.09	LL 1	01:55	23 h 50 min
3	08.08.09	LL 1	01:35	23 h 40 min
4	08.08.09	DD	16:55	15 h 20 min
5	09.08.09	DD	13:25	20 h 30 min
6	10.08.09	DD	00:25	11 h
7	10.08.09	DD	19:35	19 h 10 min
8	12.08.09	LL 2	14:45	44 h 10 min
9	13.08.09	LL2	06:45	16 h

Tab. 13: Öffnungszeiten einer Einzelblüte von *B. lobbii* 210_82 XIV im Lichtversuch 1

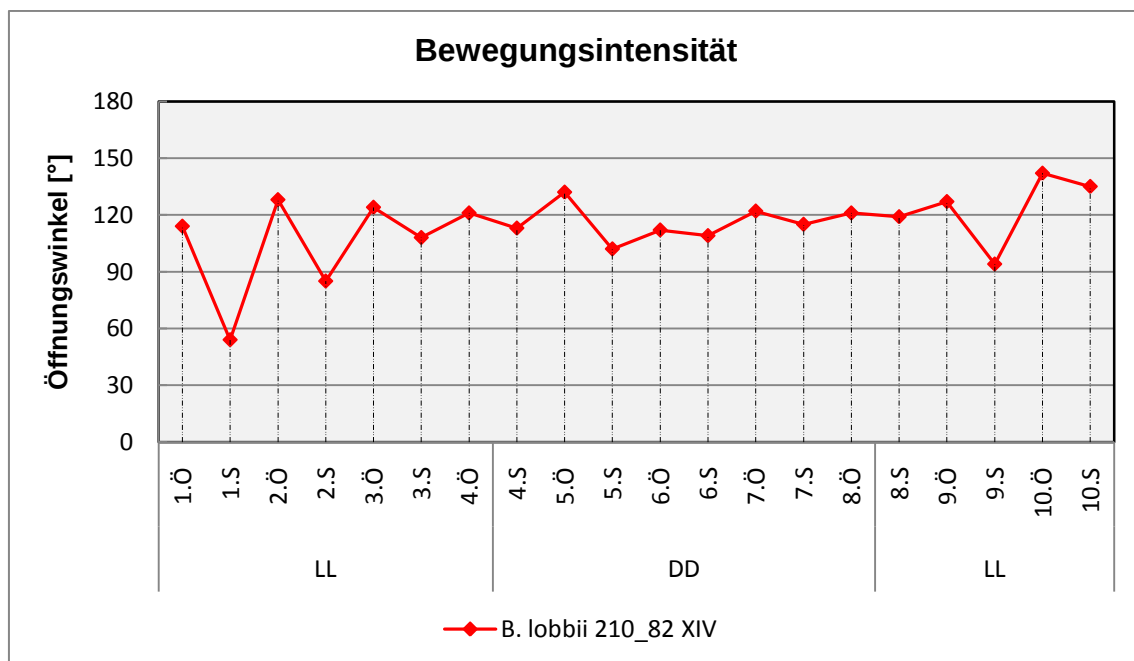


Abb. 17: *B. lobbii* 210_82 XIV: Bewegungsintensität während des Lichtversuchs 1

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Im DD bleibt die Periodenlänge stark verkürzt (Tab. 13). Die Intensität der Bewegung nimmt gegen Ende des Dauerdunkels stark ab (Abb.17). Nach einer Pause von 44 h 10 min öffnet sich die Blüte im LL 2 erneut. Die letzte Öffnung, die im Zuge dieses Lichtversuchs beobachtet wird, ist in ihrer Bewegungsintensität wieder deutlich stärker als jene zuvor (Abb. 17). Die Phasenlänge ist mit 16 h stark verkürzt.

B. lobbii 210_82 IX, welche zeitgleich in der selben Klimakammer mit Nr. 210_82 XIV untersucht wird, zeigt unter den gleichen Bedingungen ein sehr ähnliches Verhalten. Ein Vergleich der Öffnungszeiten zeigt dies (Tab.14):

Öffnung	Tag	Lichtphase	Öffnungszeit	
			210_82_IX	210_82_XIV
1	06.08.09	LL 1	02:45	02:05
2	07.08.09	LL 1	02:30	01:55
3	08.08.09	LL 1	01:50	01:35
4	08.08.09	DD	16:40	16:55
5	09.08.09	DD	12:40	13:25
6	10.08.09	DD	00:55	00:25
7	10.08.09	DD	20:15	19:35
8	12.08.09	LL 2	13:00	14:45
9	13.08.09	LL2	05:15	06:45

Tab.14: Vergleich der Öffnungszeiten der Einzelblüten von *B. lobbii* 210_82 IX und XIV

Die Blütenbewegung dieses Klon läuft im LL mit einer nahezu unveränderten Rhythmik mit Periodenlängen von 23 h 50 min am ersten und 23 h 20 min am zweiten Tag des Versuchs weiter. Nach dem Lichtwechsel folgt eine Verkürzung des Bewegungsrhythmus auf 14 h 50 min, die bis zu einem erneuten Lichtwechsel von DD auf LL anhält. Der Vergleich der Schwingungsamplituden (Abb.18) zeigt einen analogen Verlauf.

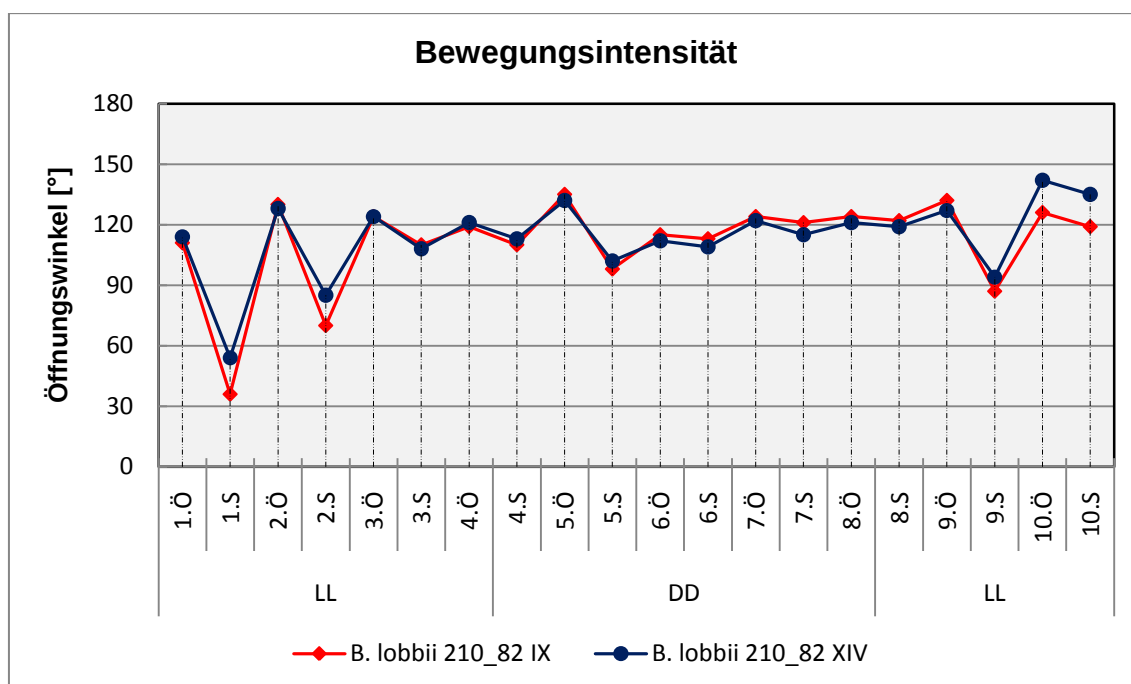


Abb. 18: *B. lobbii* 210_82 IX und XIV: Vergleich der Schwingungsamplituden im Lichtversuch

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Beide Blütenbewegungen schwächen sich in ihrer Intensität bis zum ersten Lichtwechsel ab. Im Anschluss folgt eine Verstärkung der Amplitude ehe die Bewegung in beiden Fällen bis zur 8. Öffnung fast erlischt. Nach dem zweiten Lichtwechsel steigen die Intensitäten der beiden beobachteten Bewegungen erneut an.

Die Klone der Nummern 210_82 I und XIII und Orch 040115 zeigen im Bezug auf ihre Blütenbewegungen während der Lichtversuche 1 (LL/DD) ebenfalls ähnliche Muster. Bei diesen Pflanzen wird nach der Behandlung im DD keine zusätzliche Dauerlichtphase nachgeschaltet. Hinsichtlich ihrer Periodizität weichen die Versuchspflanzen im LL kaum von den ermittelten Durchschnittswerten (Tab. 6) ab. Bei allen drei *B. lobbii*-Klonen liegt die Periodenlänge im LL im Bereich der Norm unter Berücksichtigung der jeweiligen Standardabweichungen (Tab. 6). Tabelle 15 zeigt einen Überblick der Periodenlängen dieser Versuchspflanzen während des gesamten Lichtversuchs.

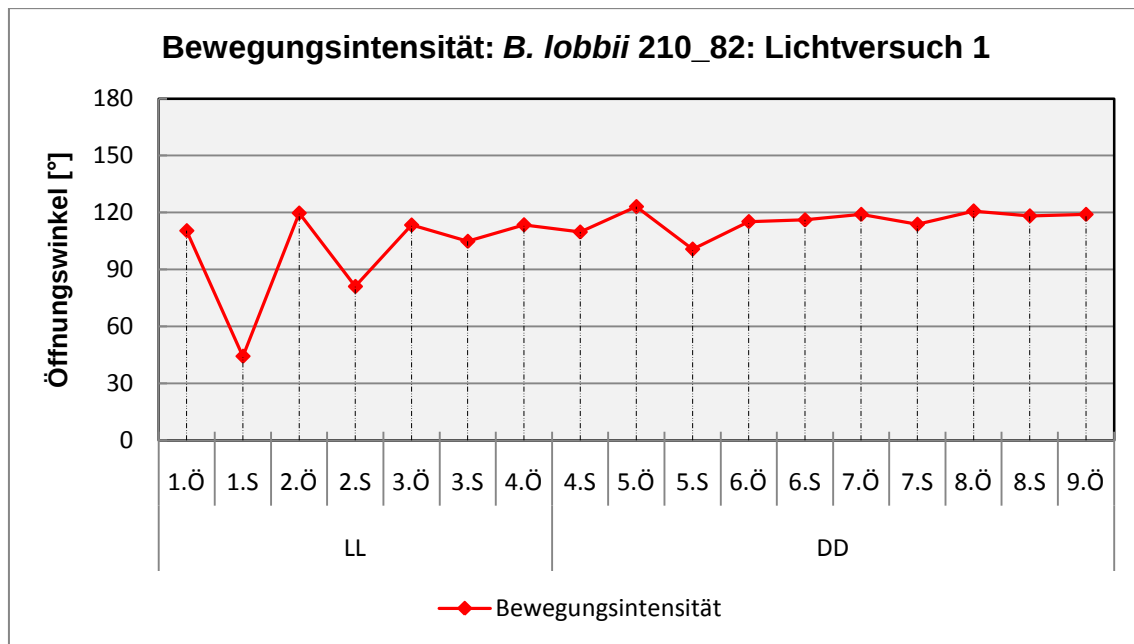
Phase/Pflanze	210_83 I	210_82 XIII	Orch 040115
LL	23 h 40 min	24 h 45 min	23 h 20 min

	23 h 30 min	25 h	22 h 40 min
DD	18 h 40 min	18 h 05 min	17 h 10 min
	19 h 50 min	18 h 20 min	19 h 35 min
	18 h 20 min	13 h 40 min	19 h 10 min
	18 h 35 min	12 h 20 min	18 h 50 min
		9 h 20 min	

Tab. 15: *B. lobbii* 210_82 I und XIII und Orch 040115: Dauer der Periodenlängen im Lichtversuch.

Nach dem Lichtwechsel folgt jeweils eine Verkürzung der Periodenlänge. Die zweite Einzelblüte des Klons 210_82 I, welche kurz vor dem Lichtwechsel von LL auf DD aufgeblüht ist, verhält sich analog. Die beiden Blüten dieser Versuchspflanze öffnen und schließen sich fast zeitgleich. Bei der Nr. 210_82 XIII verkürzt sich die Dauer einer Periode bis zur 10. Öffnung sogar auf unter 10 Stunden, wohingegen sie bei den anderen beiden Klonen, welche sich während des Versuchs je neunmal öffnen, zwischen 17 h 10 min und 19 h 50 min erreicht. All diese Öffnungen passieren in einen Zeitraum von 2 x 72 Stunden.

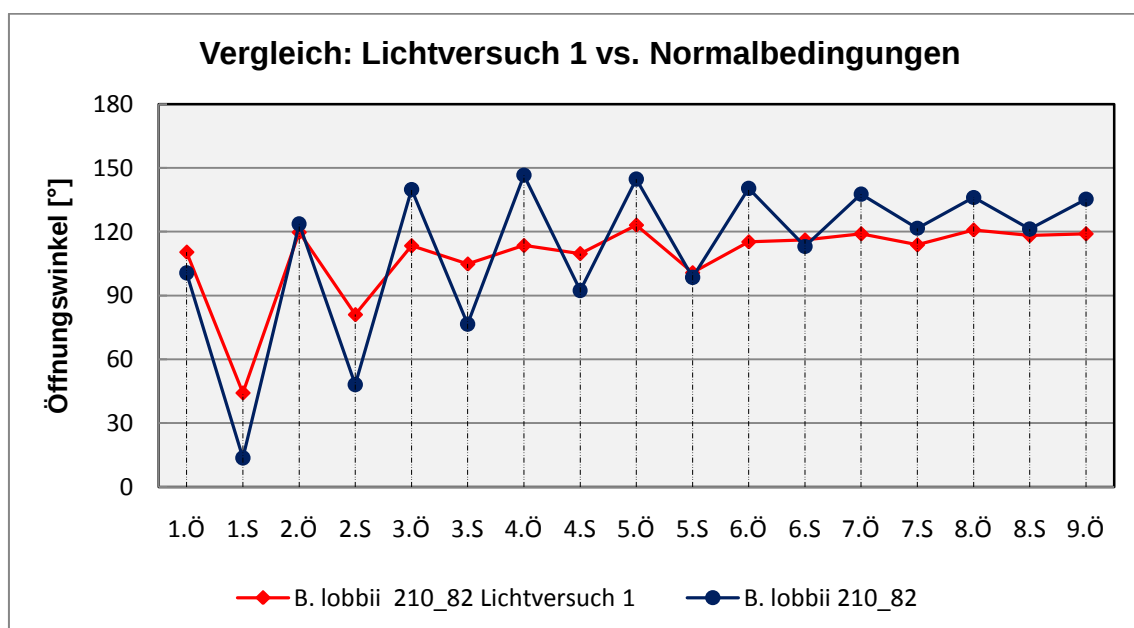
Die Verläufe der Schwingungsamplitude von *B. lobbii* 210_82 I und XIII und Orch 040115 können mit jenem aus Abbildung 17 verglichen werden. Bis zum Lichtwechsel von LL auf DD ist stets eine Verringerung der Stärke der Bewegung zu beobachten. In der anschließenden Dunkelphase verstärkt sich die Intensität wieder deutlich und erlischt annähernd mit ihrem Ende am siebten Tag. Aus diesem Grund ist es möglich, den durchschnittlichen Verlauf der Schwingungsamplitude von *B. lobbii* 210_82 während der Lichtversuche 1 (LL/DD) abzubilden.

Abb. 19: *B. lobbii*: Bewegungsintensität während der Lichtversuche 1

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Beim Vergleich der Schwingungsamplituden (Abb. 20) von *B. lobbii* 210_82 unter der Einwirkung von Dauerlicht und Dauerdunkel mit jenen der im Rahmen dieser Studie unter den Bedingungen im Glashaus des Botanischen Gartens der Universität Wien für diesen Klon ermittelten zeigt sich ein weiterer Effekt, den die veränderten Lichtbedingungen auf die Versuchspflanzen ausüben (Tab. 5).

Abb. 20: *B. lobbii*: Lichtversuch 1 vs. Normalbedingungen: Vergleich der Schwingungsamplituden

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Der Einfluss der Lichtversuche auf die Bewegungsintensität der Blütenbewegung ist auf den ersten Blick zu erkennen. Im Verhältnis zur gemessenen Amplitude unter Normalbedingungen zeigt sich jene, die im Rahmen der Lichtversuche 1 (Abb. 19) ermittelt wurde, stark gedämpft. Ein Vergleich der Stärke der Öffnungsbewegungen verdeutlicht dies (Abb. 21).

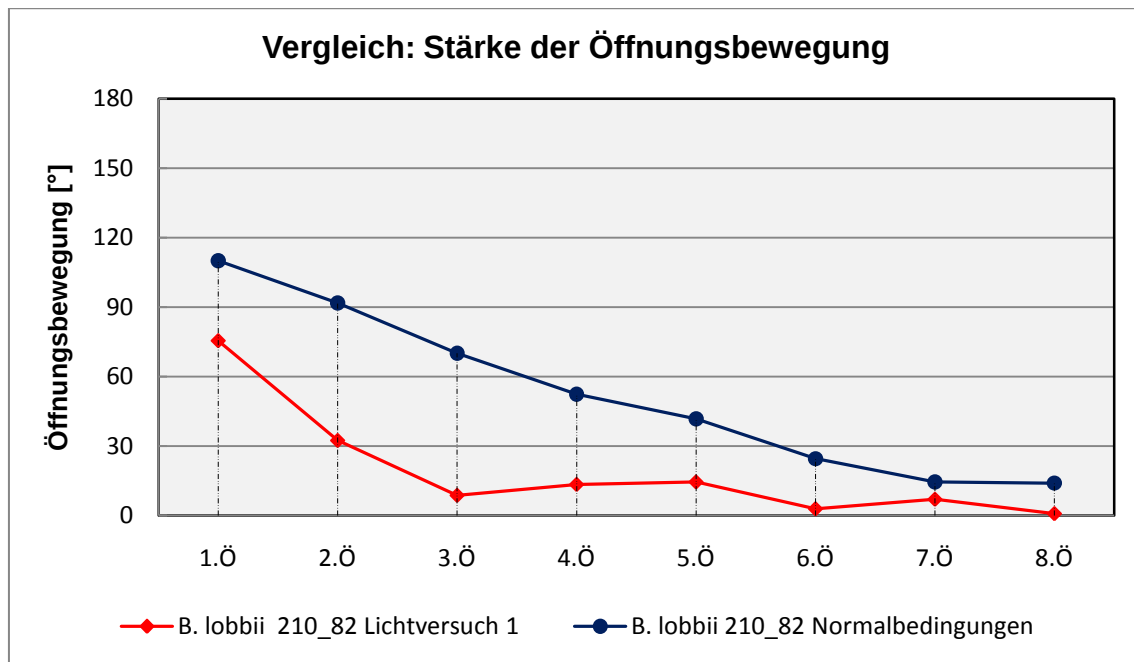


Abb. 21: *B. lobbii* 210_82: Vergleich Öffnungsbewegung: Lichtversuch 1 vs. Normalbedingungen

Ö: Öffnungsbewegung

Bei der dritten Öffnung beträgt der vom dorsalen Sepalum im Lichtversuch zurückgelegte Weg nur mehr 12,41 % vom gemessenen Durchschnittswert dieses Klons unter Normalbedingungen. Die zeitliche Komponente und der genaue Versuchsablauf werden in den Abbildungen 20 und 21 nicht berücksichtigt. Es ist jedoch nochmals zu erwähnen, dass sich die Blüten von *B. lobbii* im Glashaus täglich nur einmal öffnen und schließen (4.1.1), während sie in den Lichtversuchen für neun Öffnungen nur eine Zeit von 2 x 72 Stunden benötigen, und dass bei *B. lobbii* die Bewegung durchschnittlich bis zum zwölften Tag beobachtet wird.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass ein 72 Stunden einwirkendes LL nur einen geringen Einfluss auf die Bewegungsperioden der Blütenbewegung von *B. lobbii* hat (Tab.13 und 15). Die Längen der Bewegungsperioden bewegen sich im Bereich der ermittelten Durchschnittswerte. Nach dem Wechsel von LL auf DD zeigt *B. lobbii* eine starke Reaktion auf die veränderten Lichtverhältnisse in Form einer Verkürzung des

Bewegungsrhythmus (Tab. 13 und 15). Sofort wirkt sich das LL auf die Intensität der Bewegung aus (Abb. 20 und 21). Von Anfang ergibt sich eine gedämpfte Schwingungsamplitude, die sich nach dem Lichtwechsel von LL auf DD stets verstärkt.

B) Lichtversuch 2: Dunkel/Hell-Lichtwechsel (DD/LL)

Zuerst werden im Rahmen der Auswertung der Lichtversuche 2 Einzelblüten der Klon der Nummer 210_82 behandelt, da diese wie in Punkt 3.2.2.1 B beschrieben wird, zeitgleich in der selben Wachstumskammer untersucht werden. Im Anschluss daran folgen die Ergebnisse des etwas abgewandelten Versuches (siehe 3.2.2.1 B) für den Klon der Nummer 187_92.

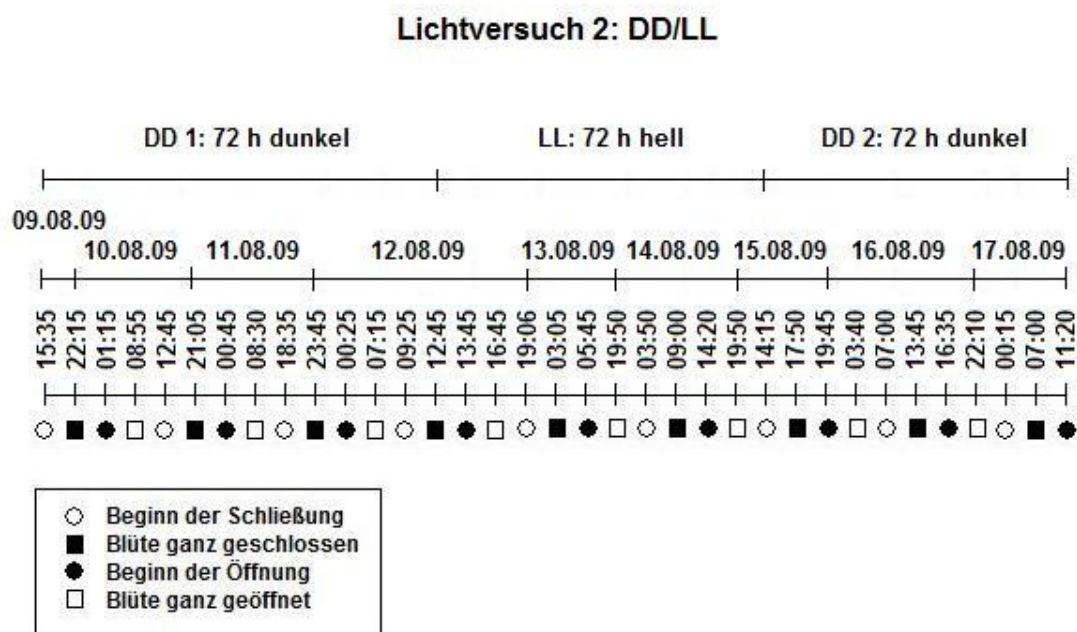


Abb. 22: Lichtversuch 2: Zeitlicher Ablauf am Beispiel von *B. lobbii* 210 82 VI

Abbildung 22 zeigt einen Überblick des zeitlichen Ablaufs der Blütenbewegung von *B. lobbii* im DD/LL-Versuch anhand einer Einzelblüte des Klons 210_82 VI. Unterstützend dazu sind in Tabelle 16 die Öffnungszeiten mit den dazugehörigen Periodenlängen aufgelistet. Es zeigt sich, dass die Blütenbewegung auch im Dauerdunkel weiterläuft, wobei sich der Rhythmus der Bewegung vorerst kaum verändert und nach wie vor ungefähr 24 Stunden beträgt (Abb. 22 und Tab. 16). Bei

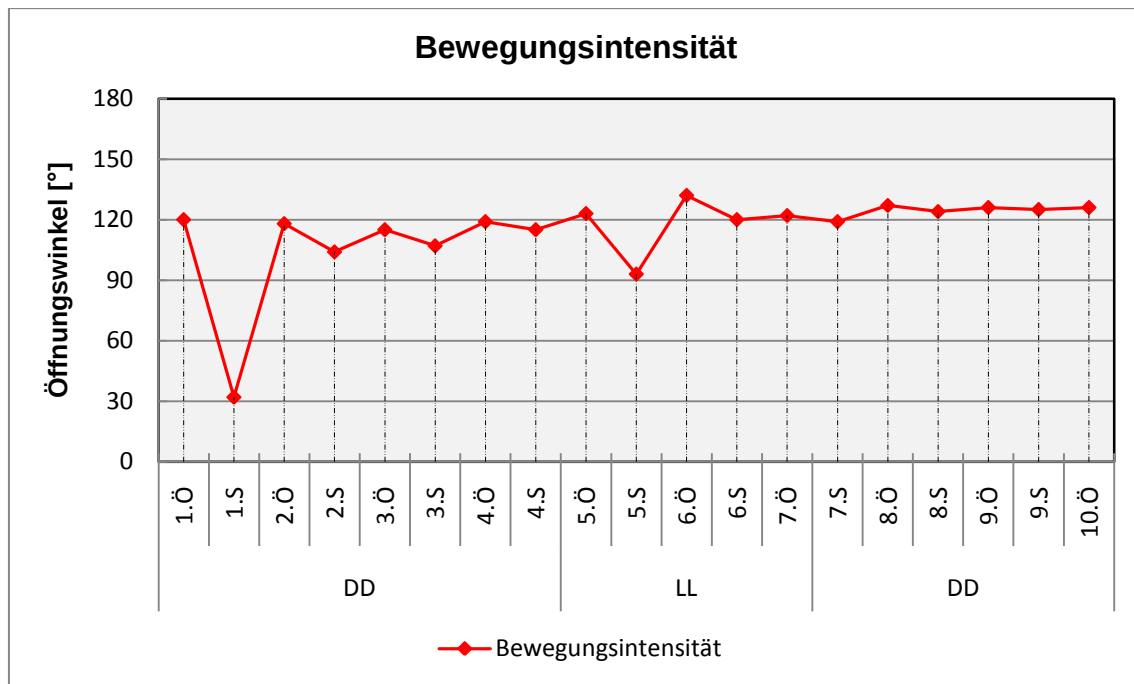
genauerer Betrachtung kann man erkennen, dass die eigentliche Veränderung der Rhythmik nach dem Lichtwechsel von DD auf LL erfolgt. Die Blüte antwortet auf das einfallende Licht mit einer starken Verkürzung der Periodenlänge als Folgen einer raschen Öffnung. Auch in den vorhergehenden Lichtversuchen (4.2.2.1 A) mit dem Wechsel der Lichtphasen von LL auf DD konnte eine verstärkte Reaktion nach dem Lichtwechsel in Form einer starken Veränderung der Bewegungsrhythmik beobachtet werden.

Öffnung	Tag	Lichtphase	Uhrzeit	Rhythmik
1	10.08.08	DD 1	01:15	
2	11.08.09	DD 1	00:45	23 h 30 min
3	12.08.09	DD 1	00:25	23 h 40 min
4	12.08.09	LL	13:45	13 h 20 min
5	13.08.09	LL	05:45	16 h
6	14.08.09	LL	14:20	32 h 35 min
7	15.08.09	DD 2	19:45	29 h 25 min
8	16.08.09	DD 2	16:35	20 h 50 min
9	17.08.09	DD 2	11:20	18 h 45 min

Tab 16: Öffnungszeiten einer Einzelblüte von *B. lobbii* 210_82 VI im Dunkel/Hell-Lichtwechsel

Nach der zweiten Öffnung im LL verlangsamt sich die Rhythmik der Blütenbewegung. Eine erneute Öffnung ist erst nach 32 h 35 min zu beobachten (Tab. 16). Auf den zweiten Lichtwechsel reagiert die Pflanze mit einer Verkürzung der Bewegungsperiode.

Die Bewegungsintensität nimmt bei *B. lobbii* 210_82 VI bereits im DD sehr stark ab (Abb. 23). Nach dem ersten Lichtwechsel ist eine kurzzeitige Hebung der Schwingungsamplitude zu erkennen. Auch der zweite Lichtwechsel hat eine positive Wirkung auf die Stärke der Bewegung, wenngleich der Effekt in diesem Fall wesentlich schwächer ausfällt.

Abb. 23: *B. lobbii* 210_82 VI: Bewegungsintensität während des Lichtversuchs 2

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Öffnung	Tag	Lichtphase	Öffnungszeiten	
			210_82_IV	210_82_XVI
1	10.08.08	DD 1	01:15	01:05
2	11.08.09	DD 1	00:45	00:35
3	12.08.09	DD 1	00:25	00:55
4	12.08.09	LL	13:45	14:05
5	13.08.09	LL	05:45	06:35
6	14.08.09	LL	14:20	13:40
7	15.08.09	DD 2	19:45	20:00
8	16.08.09	DD 2	16:35	17:00
9	17.08.09	DD 2	11:20	11:40

Tab. 17: Vergleich der Öffnungszeiten der Einzelblüten von *B. lobbii* 210_82 VI und XVI

Um zu klären, ob es sich dabei um einen Einzelfall handelt oder nicht, wird die Bewegung dieses Klons mit jener des Klons mit der Nummer 210_82 XVI verglichen.

Die Einzelblüten der beiden Klone von *B. lobbii* 210_82 zeigen, die Öffnungszeiten (Tab. 17) betreffend, ein sehr ähnliches Bild. Während der ersten Dunkelphase behalten beide den normalen Rhythmus. Die Öffnungszeiten bewegen sich im Bereich jener unter standardisierten Bedingungen im Glashaus (Tab.6). Nach dem Wechsel von DD auf LL weichen die Öffnungszeiten in Form einer Verkürzung der Periodenlänge der Bewegung in gleichem Ausmaß stark von den Standardwerten ab. Der weitere zeitliche Verlauf der Bewegung ist analog zu *B. lobbii* 210_82 VI.

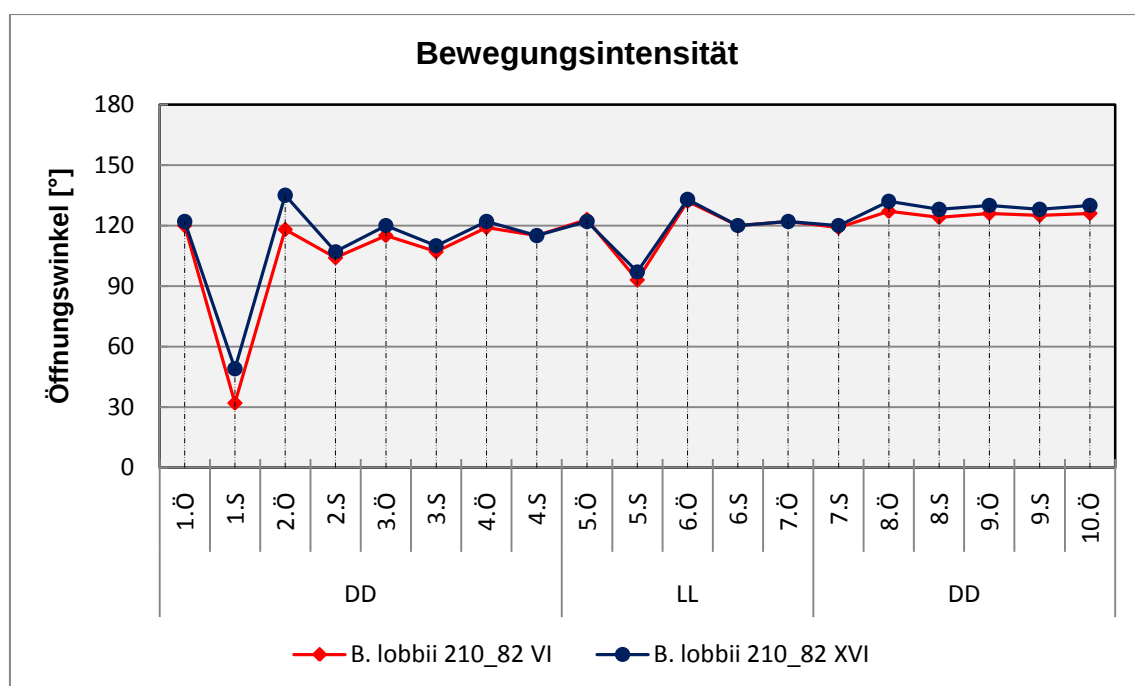


Abb. 24: *B. lobbii* 210_82 VI und XVI: Vergleich der Schwingungsamplituden im Lichtversuch 2

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Die Schwingungsamplituden der in diesem Versuch untersuchten Klone verlaufen fast ident (Abb. 24). Im DD schwächen sich beide Bewegungen gleich stark ab und reagieren dann in gleichem Ausmaß auf den ersten Lichtwechsel. Auf den zweiten Lichtwechsel reagiert 210_82 XVI nur unwesentlich stärker.

Im Vergleich mit der durchschnittlichen Schwingungsamplitude von *B. lobbii* 210_82, gemessen unter Normalbedingungen, erscheinen jene, die im Zuge der Lichtversuche ermittelt wurden, stark gedämpft (Abb. 25).

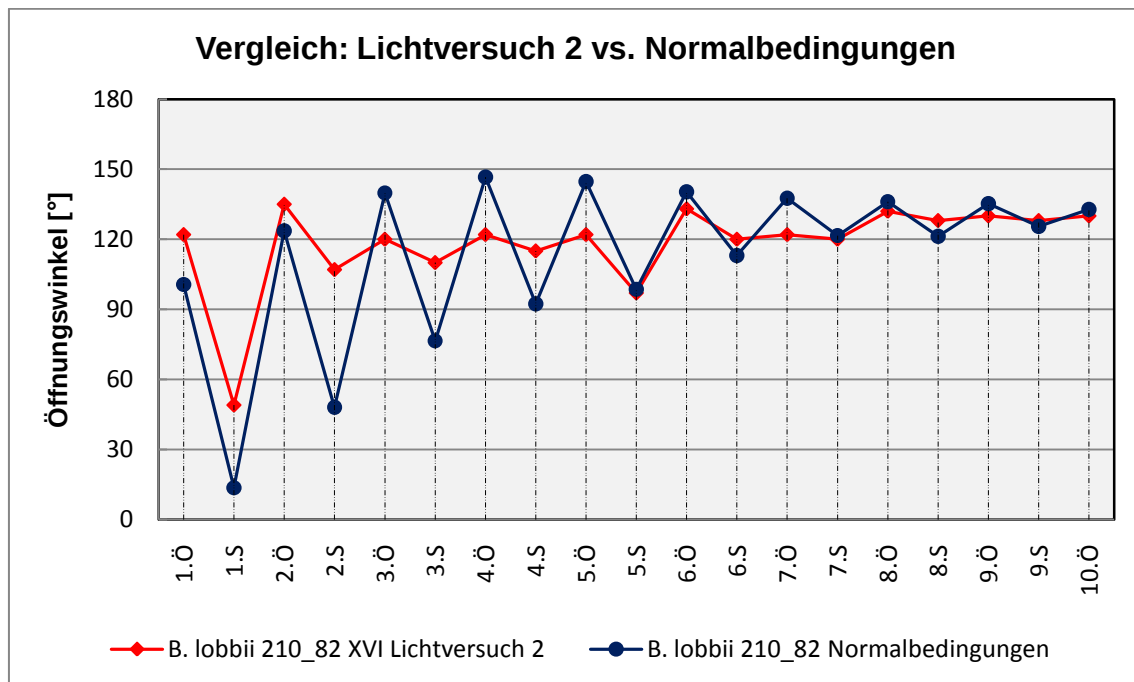


Abb. 25: *B. lobbii* 210_82: Lichtversuch 2 vs. Normalbedingungen: Vergleich der Schwingungsamplituden

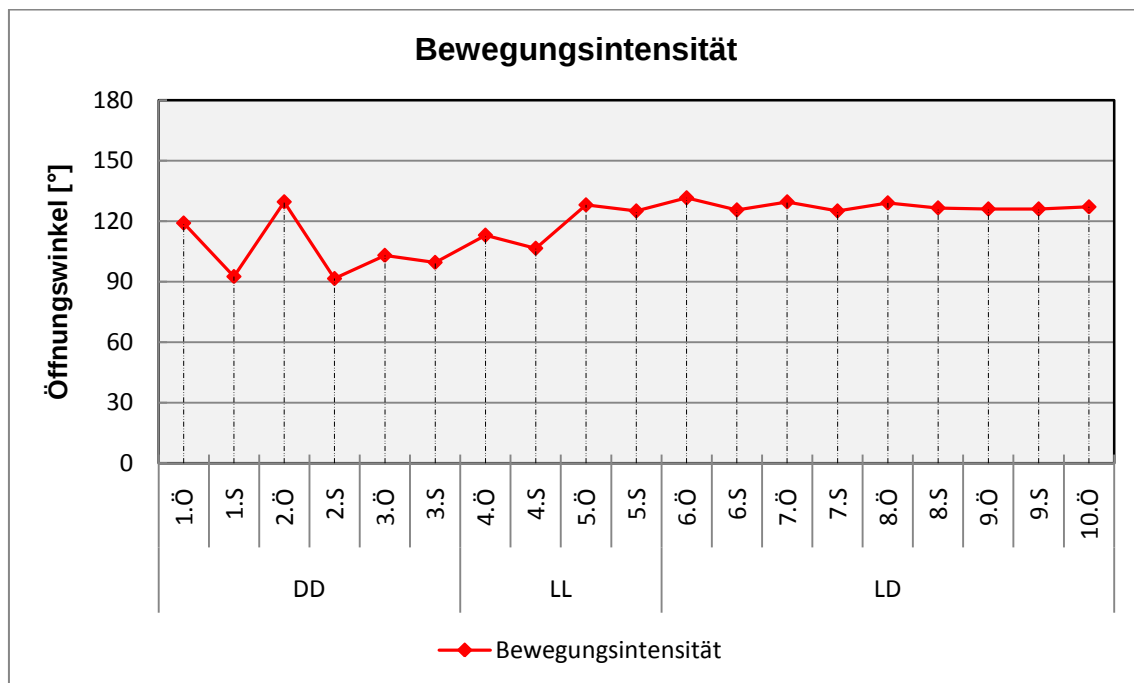
Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Im Versuch mit den Lichtphasenlängen von je 48 Stunden DD bzw. LL (Tab. 26) zeigt die Einzelblüte der Versuchspflanze eine ebenfalls starke Abweichung von ihrem normalen Bewegungsrhythmus (Tab 25).

Die Bewegungsrythmik der Einzelblüte des *B. lobbii*-Klons 187_92 (Tab. 18) weicht im DD, die Öffnungszeiten betreffend kaum von dem durchschnittlichen Rhythmus ab. Wie *B. lobbii* 210_82 (Tab. 16 und 17) zeigt 187_92 eine ähnliche Reaktion auf den Lichtwechsel. Auch nach 48 Stunden reagiert *B. lobbii* mit einer Verkürzung der Periodenlänge der Bewegung. Nach dem Zurückkehren in den normalen Lichtrhythmus (LD) stellt sich eine erneute Regelmäßigkeit der Bewegung ein, wenngleich die Öffnungszeiten nicht jenen in Tabelle 6 entsprechen. Dies ist damit zu erklären, dass die Zeit für den Wechsel auf die normalen Lichtverhältnisse willkürlich gewählt wird, und nicht dem tageszeitlichen Rhythmus von Sonnenauf- und Untergang entspricht. Die Blütenbewegung verläuft wieder annähernd rhythmisch, jedoch zu den Ausgangsbedingungen stark zeitverschoben.

Öffnung	Tag	Lichtphase	Uhrzeit	Rhythmik
1	22.06.08	48 h DD	23:35	
2	23.06.08	48 h DD	23:55	24 h 20 min
3	24.06.08	48 h LL	14:45	14 h 50 min
4	25.06.08	48 h LL	10:05	19 h 30 min
5	26.06.08	LD	06:35	20 h 30 min
6	27.06.08	LD	04:25	21 h 55 min
7	28.06.08	LD	03:35	23 h 10
8	29.06.08	LD	05:05	24h 30 min

Tab. 18: Öffnungszeiten einer Einzelblüte von *B. lobbii* 187_92 während des Lichtversuches Dunkel – HellAbb. 26: *B. lobbii* 187_92: Schwingungsamplitude der Blütenbewegung im Lichtversuch 2

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Die Intensität der Bewegung nimmt während des Lichtversuches sehr rasch stark ab. Auf den Lichtwechsel von DD auf LL reagiert die Pflanze positiv mit einer Verstärkung der Schwingungsamplitude (Abb. 26). Im Vergleich zu den

durchschnittlichen Werten, die für *B. lobbii* 187_92 ermittelt wurden, erscheint die Amplitude der Schwingung im Lichtversuch gedämpft (Abb.27).

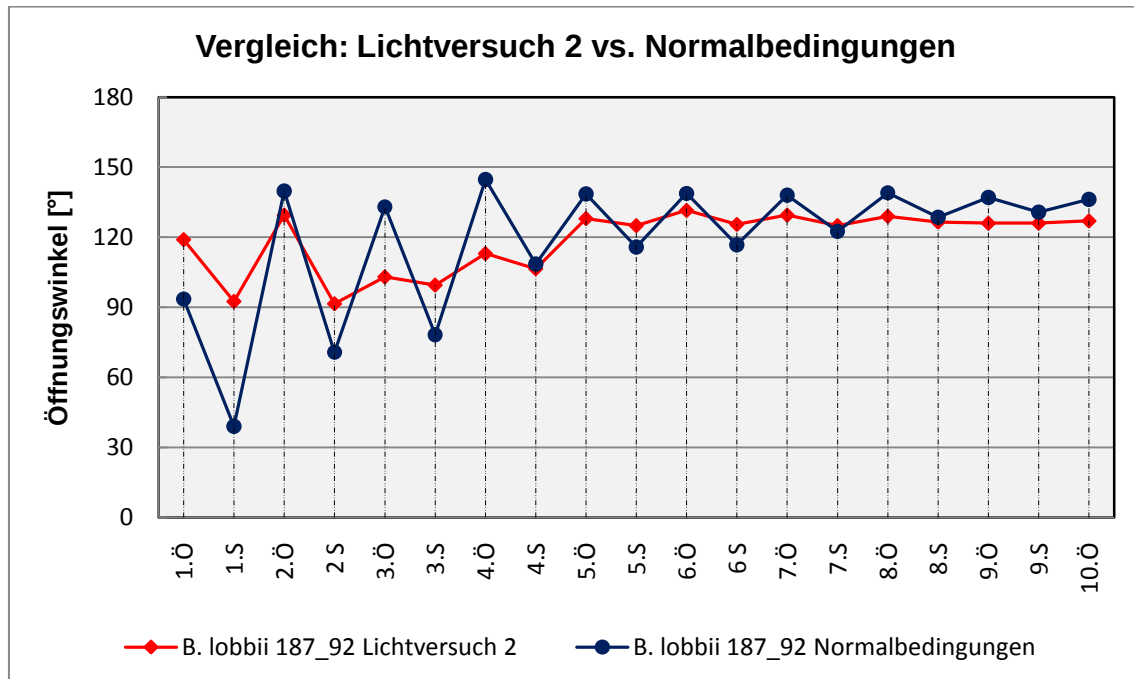


Abb. 27: *B. lobbii* 210_82: Lichtversuch 2 vs. Normalbedingungen: Vergleich der Schwingungsamplituden

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Alle drei Versuchsobjekte zeigen eine starke Reaktion auf die veränderten Phasenlängen der Beleuchtung [(LL) und (DD)] bezüglich ihrer Öffnungszeiten. In allen drei Fällen öffnen sich die Blüten auch ohne direkten Einfluss von Licht, während der Dunkelphase. Bei anschließendem, natürlichen Lichtwechsel von 14 Stunden Licht und 10 Stunden Dunkel angeglichenen Wechsel von Hell und Dunkel (LD), kehrt die Bewegung wieder in ihren Rhythmus zurück. Die Periodenlängen der Blütenbewegung von *B. lobbii* bleiben bei einwirkendem DD vorerst konstant. Erst nach einem Lichtwechsel von DD auf LL tritt eine Verkürzung auf. Die Amplitude der Blütenbewegung wird durch die vorherrschenden Lichtbedingungen stets negativ beeinflusst. Auf den Lichtwechsel reagiert die Pflanze mit einem kurzzeitigen Anheben der Bewegungsintensität.

C) Vergleich der Lichtversuche:

In den Versuchen zeigt sich, dass einwirkendes LL (4.2.2.1 A) oder DD (4.2.2.1 B) die gleiche Wirkung auf die Versuchspflanzen (Tab.5) haben. Der Rhythmus der

Blütenbewegung läuft während dieser Phasen unverändert weiter. Entscheidende Veränderungen werden bei beiden Versuchen erst nach den Lichtwechseln beobachtet. In beiden Fällen (LL/DD und DD/LL) antwortet *B. lobbii* mit einer starken Verkürzung der Bewegungsrhythmik, wobei die Versuchspflanzen im Lichtversuch 2 (4.2.2.1) schneller mit einer Öffnung reagieren. Im Bezug auf die gemessenen Schwingungsamplituden reagieren alle Versuchspflanzen mit einer sofortigen Abschwächung der Bewegungsintensität. Im Vergleich der Stärke der Öffnungsbewegungen (Abb. 28) zeigt sich, dass die Reaktion von DD auf LL (4.2.2.1 B) wesentlich stärker hinsichtlich einer Verstärkung der Bewegung ausfällt als umgekehrt (4.2.2.1 A). Beginnt ein Versuch mit dem Einwirken von DD (Lichtversuch 2) schwächt sich die Bewegung schneller ab.

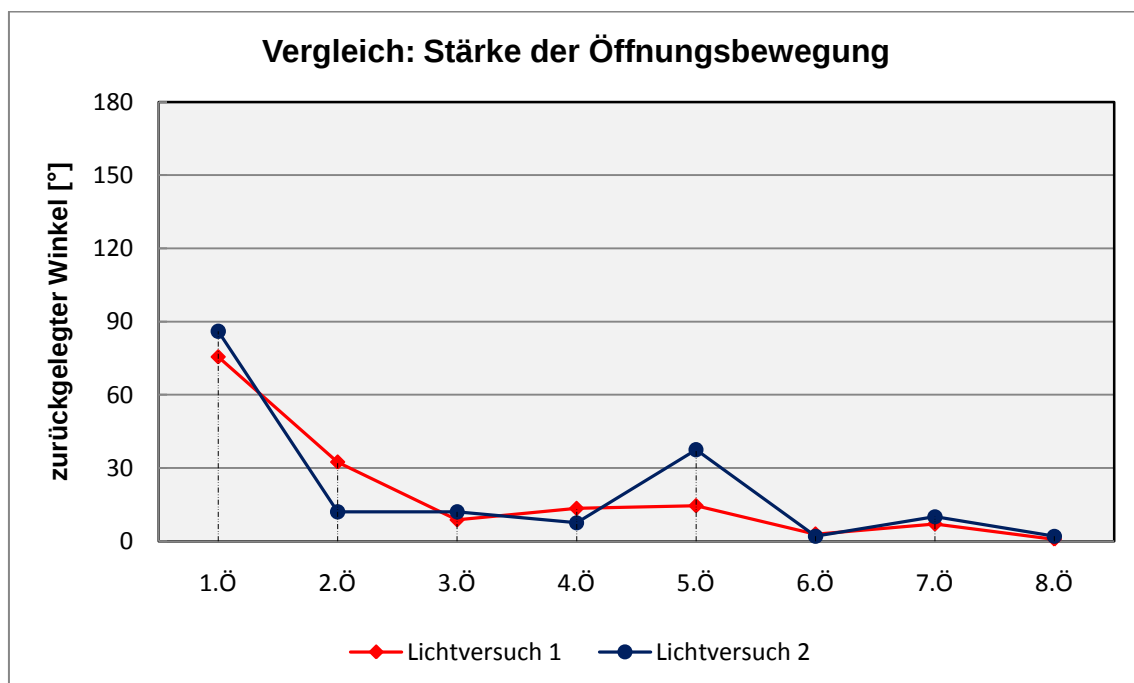


Abb. 28: *B. lobbii*: Stärke der Öffnungsbewegung: Lichtversuch 1 vs. Lichtversuch 2

Ö: Öffnungsbewegung

Die drehenden Bewegungen des Blütenstiels sind auch während der Lichtversuche zumindest jeweils zur Zeit der ersten Lichtphase (LL oder DD) zu beobachten. Ihre Intensität wird aber, wie die Schwingungsamplitude der Bewegung, unter den veränderten Lichtbedingungen schneller schwächer als unter Normalbedingungen.

4.2.2.2 Temperaturversuche:

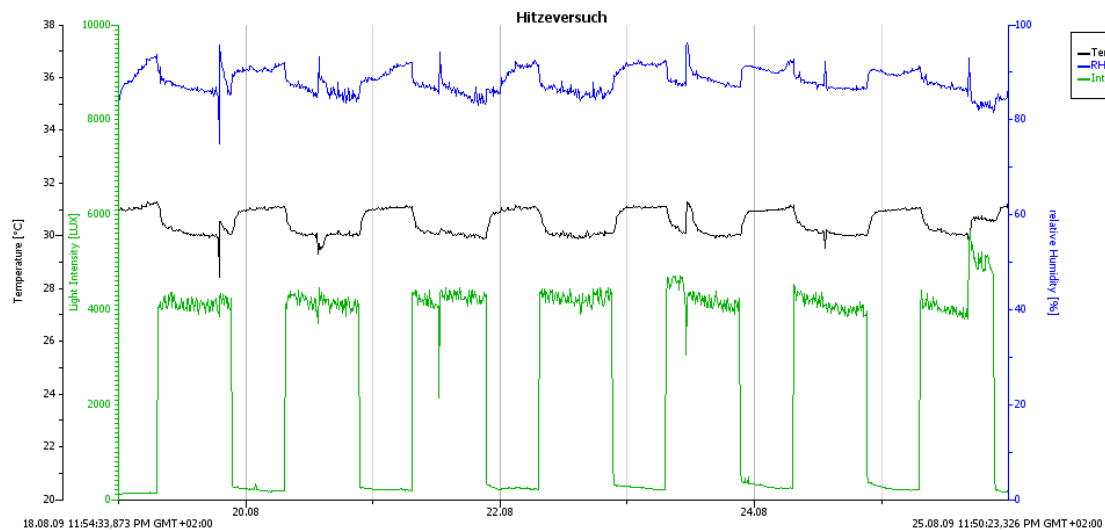


Abb. 29: Temperatur, relative Luftfeuchtigkeit und Lichtintensität während der Temperaturversuche

Abbildung 29 zeigt, dass die Temperatur sowie die relative Luftfeuchtigkeit während der Temperaturversuche konstant hochgehalten werden. Die Temperaturen bewegen sich um 31 °C, die Luftfeuchtigkeit sinkt nie unter 80 %.

Periodenlängen <i>B. lobbii</i> 210_82 Temperaturversuche	
II	IV
24 h 10 min	24 h 20 min
24h 20 min	24 h 10 min
23 h 50 min	24 h 20 min
23 h 50 min	23 h 50 min
24h 10 min	23 h 50 min

Tab. 19: *B. lobbii* 210_82 II und IV: Periodenlänge der Blütenbewegungen während der Temperaturversuche.

Betrachtet man die in Tab. 19 aufgelisteten Periodenlängen der beiden Versuchspflanzen (Tab. 5), so sind diese jenen, die unter standardisierten Bedingungen gemessen wurden (Tab. 6), analog. Die hohe Temperatur nimmt in diesem Versuch keinen Einfluss auf die Periodizität der Blütenbewegung.

Anders verhält es sich mit der Intensität der Bewegung. Abbildung 30 zeigt den Verlauf der Schwingungsamplitude von *B. lobbii* 210_82 im Temperaturversuch im Verhältnis zu jenem unter Normalbedingungen.

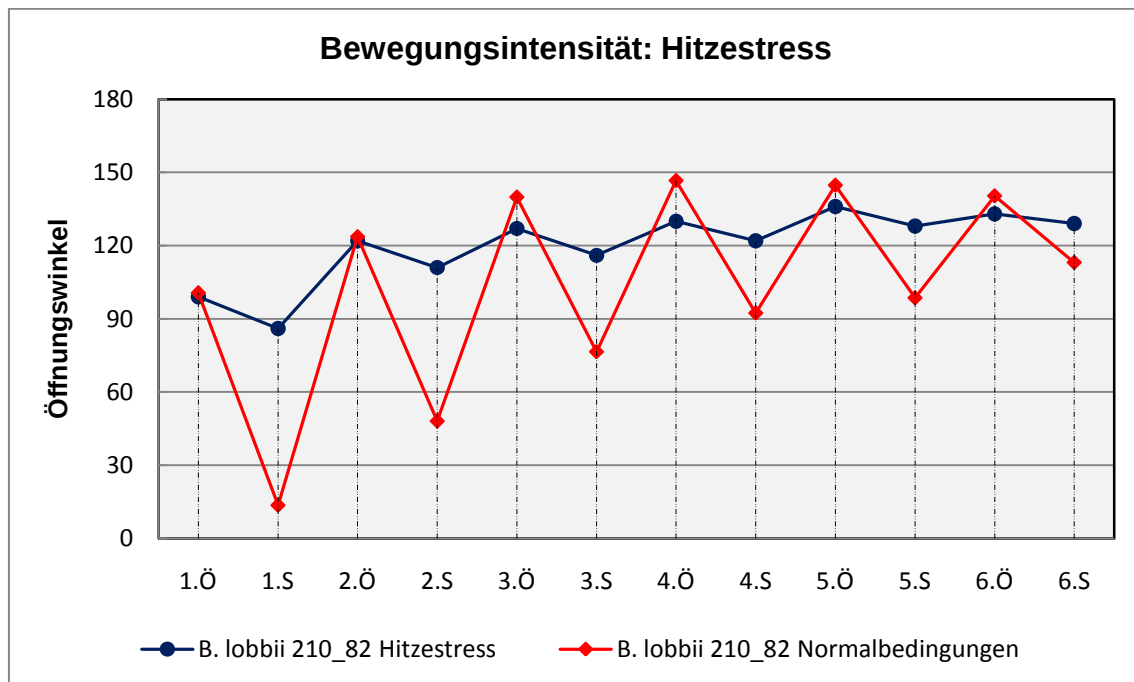


Abb. 30: *B. lobbii* 210_82: Bewegungsintensität der Blütenbewegung während des Temperaturversuchs im Vergleich mit der durchschnittlichen Schwingungsamplitude von *B. lobbii* 210_82

Ö: Öffnungswinkel Öffnung

S: Öffnungswinkel Schließung

Die Bewegung schwingt vom ersten Tag an mit einer gedämpften Amplitude, ehe sie am 6. Tag fast erschöpft ist. Ein Vergleich der Stärke der Öffnungsbewegung von *B. lobbii* 210_82 während des Temperaturversuchs mit jener, die unter Normalbedingungen ermittelt wurde, verdeutlicht dies (Abb. 31). Unter standardisierten Bedingungen kann die Bewegung bis zum zwölften Tag beobachtet werden (Abb. 6). Der Blütenstiel und die jungen Blütenknospen führen unter den Bedingungen des Hitzestress keine zusätzlichen drehenden Bewegungen aus.

Abschließend lässt sich sagen, dass Hitze einen stark negativen Einfluss auf die Amplitude der Blütenbewegung hat, deren Rhythmik aber durch den einwirkenden Stressfaktor nicht verändert wird.

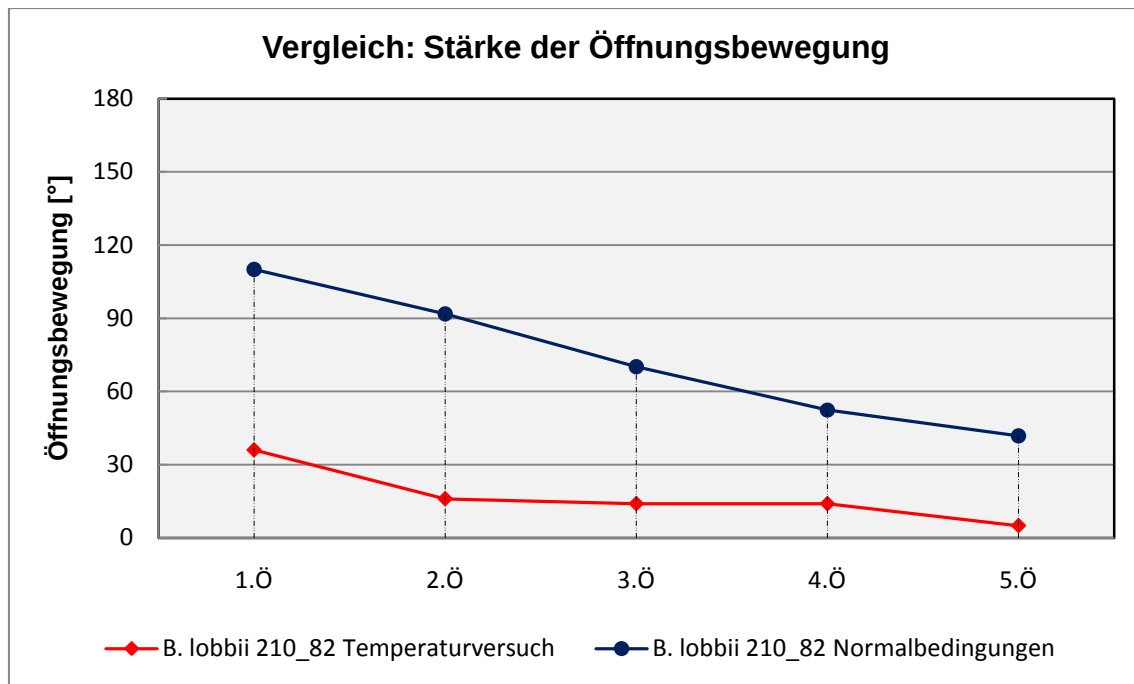


Abb. 31: *B. lobbii* 210_82: Stärke der Öffnungsbewegung: Temperaturversuch vs. Normalbedingungen

Ö: Öffnungsbewegung

4.3 Bestäubungsversuch:

Bei der Analyse des Zeitraffers zeigt sich, dass sich die Blüte kurz nach der Bestäubung, nach ca. 4 Stunden, zu schließen beginnt. Neun Stunden später ist die Blüte ganz geschlossen. Es erfolgt keine weitere Öffnung mehr. Die Pflanze beginnt zu welken, während der Fruchtknoten zu wachsen beginnt. Es ist keine Bewegung des Blütenstiels im Anschluss an die Bestäubung zu beobachten.

5 Diskussion: Nastie oder circadiane Rhythmik?

Im folgenden Kapitel sollen die in dieser Arbeit erhobenen Forschungsergebnisse (Kapitel 4) in einen Kontext mit den Fragestellungen (1.3) und mit in der Literatur diskutierten Beispielen gebracht werden.

5.1 Einleitung

a) Funktion der Bewegung

Oft werden Blütenbewegungen mit bestäubungsökologischen Phänomenen in Verbindung gebracht (van Doorn & Meeteren, 2003). Andererseits kann man evolutive Vorteile einer solchen Bewegung auch als Schutz der Bestäubungsorgane vor zeitweise ungünstigen äußeren Bedingungen deuten (Cootes, 2005). Für die letztere Deutung spricht im Falle der bearbeiteten Arten, dass diese Pflanzen tropische Standorte in einer Höhe von 2000 m besiedeln (McDonald & Lim, 2005), wo das Schließen der Blüten einen Schutz gegen nachmittags in den Bergen aufsteigende Wolken oder gegen eine Erhöhung der Luftfeuchtigkeit durch eintretenden Nebel darstellen könnte. Das Testen dieser Hypothese ist allerdings primär durch Beobachtungen und Versuche am Standort möglich. In Kultur könnte ein Versuch mit raschen Veränderungen der relativen Luftfeuchtigkeit eine mögliche Sensitivität der Bewegung auf die vorherrschende Feuchtigkeit beweisen oder ausschließen.

b) Natur der Bewegung

In den meisten Fällen sind es aber die abiotischen Faktoren Licht und Temperatur, die eine Blütenbewegung induzieren (van Doorn & Meeteren, 2003). Aus diesem Grund wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit vorwiegend mit diesen Faktoren experimentiert.

5.2 Analyse der Bewegung

- *B. lobbii* und verwandte Arten:

Es erwies sich, wie in Kapitel 3 erwähnt, als sinnvoll, die zu untersuchenden Pflanzen in einer Seitenansicht abzubilden und als räumliche Orientierungshilfe einen Raster zu verwenden, da sich nach der Analyse der Bewegungen herausstellte, dass bei *B. lobbii* und verwandten Arten das dorsale Sepalum die auffälligste Bewegung ausführt (Kapitel 4). Darüberhinaus half das bereits vorhandene und vom Botanischen Garten der Universität Wien für diese Arbeit zur Verfügung gestellte Fotomaterial (siehe Kapitel 2) dabei, unterstützende Aussagen über die Natur der Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüten von *B. lobbii* und dessen verwandten Arten zu treffen, da viele *B. lobbii*-Pflanzen während der Untersuchungen, die im Rahmen dieser Diplomarbeit durchgeführt wurden, nicht zur Blüte kamen.

Die Ergebnisse für die Öffnungs- und Schließbewegungen bei *B. lobbii* (siehe 4.1.1) und jene bei den mit *B. lobbii* verwandten Arten der Sektion *Sestochilus* (4.1.2) sind eindeutig miteinander vergleichbar. Alle Blüten der beobachteten Pflanzen führen Öffnungs- und Schließbewegungen in einem regelmäßigen Rhythmus von ca. 24 Stunden aus (vgl. *B. lobbii*: Tab. 6; verwandte Arten: Tab. 7-10). Dieser beobachtete Rhythmus könnte, ohne auf die Ergebnisse der physiologischen Versuche vorgreifen zu wollen, sowohl als Nastie als auch als autonome Bewegung gedeutet werden. Dieser Sachverhalt wird im Rahmen der Diskussion (5.3) später behandelt.

Eine deutliche Abschwächung der Schwingungsamplitude der Blütenbewegung wird sowohl für *B. lobbii* als auch für die anderen, in dieser Arbeit untersuchten Arten der Gattung *Sestochilus*, eindeutig nachgewiesen (siehe Kapitel 4). Sie könnte mit dem Altern der Blüte zusammenhängen (Bünsow, 1953; Bünning, 1977). Gründe dafür könnten in der mit dem Alter abnehmenden Stoffwechselrate oder einer möglichen zunehmenden Verdickung der Zellwand liegen. Sowie der Wasser- als auch der Mineralhaushalt könnten sich mit zunehmendem Alter der Blüten verändern und einen negativen Einfluss auf die Blütenbewegung ausüben. Fortführende Laborversuche könnten für Aufklärung sorgen.

Im Falle einer autonomen Bewegung wäre es möglich, dass sich die Intensität der Schwingung bereits unter den im Vergleich zum natürlichen Standort veränderten Umweltbedingungen im Glashaus abschwächt (Sitte, 2002; Bünsow, 1953). In der Natur könnte die Schwingungsamplitude der Bewegung während der ganzen Blühperiode konstant stark sein, wie es im Rahmen dieser Arbeit für *B. williamsii* (4.1.3) beobachtet wurde. Die Blütenbewegung könnte auf ein Wachstum unterschiedlicher Flanken der Blütenblätter (Wiedersheim, 1904; Böhner, 1934), also auf eine Wachstumsbewegung zurückzuführen sein. Auch eine Veränderung des osmotischen Potentials (Sitte, 2003) oder eine Kombination aus Wachstumsbewegung und Turgorveränderung wären mögliche Auslösemechanismen der Bewegung. Um hier konkretere Schlüsse ziehen zu können, müsste man die Reduktion der Stärke der Blütenbewegung am natürlichen Standort der Arten untersuchen.

Zusätzlich zu der rhythmischen Bewegung der Blütenblätter tauchte bei der genaueren Untersuchung der Blütenbewegung von *B. lobbii* (Tab. 1) ein weiteres Bewegungsphänomen in Form einer Bewegung des Blütenstiels auf (Kapitel 4), welche nach Sitte (2002) auf eine Zellstreckung zurückgeführt werden könnte. Es könnte sich dabei um eine autonome Wachstumsbewegung (Nutation) handeln, die sich mit Dauer der Blüte abschwächt. Die Annahme bezieht sich allerdings nur auf ein genaues Beobachten der Zeitrafferaufnahmen und nicht auf detaillierte Analysen, welche im Falle der Öffnungs- und Schließbewegung der *B. lobbii*-Blüten angewandt wurden. Dazu wäre eine separate Versuchsanordnung erforderlich, in welcher die Blüten frontal erfasst werden. Bei allen fünf zum *B. lobbii*-Komplex zugehörigen Arten, *B. daerei*, *B. microglossum*, *B. polystictum*, *B. smitinandii*, *B. sumatrananum*, sowie für die drei zusätzlich analysierten Blütenbewegungen von *B. cameronense*, *B. palavanense* und *B. auriculatum*, die wie *B. lobbii* der Sektion *Sestochilus* angehören, wurden die gleichen Beobachtungen gemacht.

- *B. pardalotum* und *B. williamsii*:

B. pardalotum und *B. williamsii*, die laut Rysy (2007) gemeinsam mit fünf weiteren Spezies der Sektion *Leptopus* (*B. catenulatum*, *B. elassoglossum*, *B. fenixii*, *B. aff. fenixii*, *B. woelfflae*) aufgrund einer einheitlichen Blüteneigenheit in eine separate Sektion (*Elassoglossum*) zusammengefasst sind, zeigen die in der Literatur erwähnte

Blütenbewegung. Alle diese *Bulbophyllum*-Arten haben die gemeinsame Eigenschaft ihre Blüten vormittags für kurze Zeit ganz zu öffnen und nachmittags zu schließen. Diese Blütenbewegung wiederholt sich während der ganzen Blütezeit (Rysy, 2007). J. Cootes (2005) sieht den Grund der Bewegung in einem Schutzmechanismus gegen Feuchtigkeit (siehe 5.1). Obwohl die Blütenbewegung bei *B. pardalotum* als auch bei *B. williamsii* ebenso wie bei *B. lobbii* rhythmisch verläuft (Tab. 11) ist sie nicht eindeutig mit der Bewegung von *B. lobbii* vergleichbar. Neben den für diese beiden Arten typischen, kurzen Blütenöffnungszeiten, liegt deutlichste Unterschied im Vergleich der Schwingungsamplituden mit *B. lobbii* (Abb. 12). In beiden Fällen (*B. pardalotum*, *B. williamsii*) ist keine Intensitätsabnahme zu beobachten.

- *Hapalochilus*:

Die Erwähnung der Blütenbewegungen von *Hapalochilus* sp. soll als Anstoß für weiterführende Untersuchungen zum Thema Blütenbewegungen bei Orchideen dienen. Die Hypothese ob sich die Blüten tatsächlich bewegen kann bestätigt werden, die Frage nach dem Wie und dem Warum bleibt offen.

5.3 Physiologische Versuche

Die im Rahmen der Diplomarbeit getätigten physiologischen Versuche (3.2) erlauben wesentliche Aussagen über die Natur der beobachteten Bewegungen.

- Energiebereitstellung:

Die Versuche mit am unteren Stielende abgeschnittenen Blüten von *B. lobbii* (3.2.1; Foto 3) zeigen, dass sich die Blüte trotz des Abtrennens von der Pflanze öffnet. Im Experiment bewegt bleiben sowohl die Rhythmik (Tab 12), als auch die Intensität der Schwingung (Abb.14) unverändert. Die für die Blütenbewegung verantwortlichen Mechanismen müssen damit von der Blüte und nicht von der ganzen Pflanze gesteuert werden. Man kann davon ausgehen, dass die Energie für die Öffnung von der Blüte selbst bereitgestellt wird, weil der Pflanze die grünen Teile, mit Ausnahme des Blattstiels, fehlen. Ähnliche Experimente wurden von Van Doorn (1997) und Trolinder (1993) durchgeführt. Van Doorn prüfte in diesem Zusammenhang die Blütenöffnung abgeschnittener Rosenblüten, Trolinder experimentierte mit

Baumwolle. Eine mögliche Erklärung für den Fortbestand der Blütenbewegung nach dem Abtrennen wäre ein Zusammenhang der Bewegung mit dem Phytochromsystem (van Doorn & Meeteren, 2003). Dieser Versuch ist deshalb so wichtig, weil er vor allem dazu dient, eine Antwort auf die Frage zu finden, ob es möglich ist, auch nach dem Abtrennen der Blüte noch eine rhythmische Bewegung zu beobachten. Die Ergebnisse dieses Experiments beinhalten die Voraussetzungen dafür, weitere offene Fragen, wie z. B. ob es sich bei der beobachteten Bewegung um eine Turgor- oder Wachstumsbewegung oder um eine Kombination aus beiden handelt, zu klären.

- Lichtversuche:

Wie bereits erwähnt (5.2), gehorchen die Öffnungs- und Schließbewegungen einem Rhythmus von annähernd 24 Stunden. Dieser Sachverhalt wirft zwei weitere wichtige Fragen auf, nämlich, ob die beobachtete Bewegung direkt von exogenen Umweltreizen ausgelöst oder von einer inneren physiologischen Uhr gesteuert wird (1.3.2.2). Manche tagesperiodischen Phänomene bei Pflanzen sowie bei Tieren sind rein oder dominierend exogen. Andererseits können sie sich aber auch im LL oder DD fortsetzen. Eine wichtige Eigenschaft circadianer Rhythmen ist das „Zeitgedächtnis“ (Bünning, 1977). Wie in den in dieser Diplomarbeit durchgeführten Lichtversuchen (4.2.2.1), wird auch in der Literatur auf konstante Lichtverhältnisse (LL, DD) zurückgegriffen, um die Anwesenheit eines endogenen circadianen Rhythmus zu testen. Bei allen so untersuchten Spezies setzte sich der Rhythmus, wenn vorhanden, unter diesen konstanten Lichtverhältnissen fort (van Doorn & Meeteren, 2003). Beispiele für Pflanzen, deren Blütenbewegung einem solchen circadianen Rhythmus unterliegen, sind die Tagblüher *Calendula arvensis*, *Bellis perennis* (Stoppel, 1910; Stoppel & Kneip, 1910), *Hedera helix* (Sigmond, 1929) und *Kalanchoe blossfeldiana* (Bünsow, 1953). Auch unter den Nachtblühern gibt es einige Vertreter mit circadianen Rhythmen wie *Cestrum nocturnum* (Overland, 1960), *Cereus grandifolius* (Schmucker, 1928) und einige Arten der Gattung *Oenothera* (Arnold, 1959; Takimoto, 1986; Sigmond, 1930).

Die Lichtversuche beweisen eindeutig, dass die Blütenbewegung von *B. lobbii* eine starke Wechselwirkung mit Licht zeigt. Einerseits dient Licht als exogener Zeitgeber für die autonome circadiane Rhythmik, andererseits hat es einen starken Einfluss auf die Intensität der Bewegung in Form eines Stressfaktors.

Die Lichtversuche 1 und 2 (4.2.2.1 A und B) zeigen, dass die Rhythmik der Blütenbewegung auch unter veränderten Lichtbedingungen in LL (72 h Dauerlicht) sowie auch im DD (72 h Dauerdunkel) beinahe unverändert weiterläuft (Tab. 13, 15 und 16; jeweils oben). Damit kann als nachgewiesen gelten, dass die Bewegung einer circadianen Rhythmik unterliegt. Da sich die Blüte während der jeweils 72 h andauernden Phasen im LL bzw. DD mit annähernd der gleichen Periodizität schließt und öffnet, ist die Bewegung nicht rein lichtabhängig. Eine Photonastie kann somit ausgeschlossen werden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass der Faktor Licht einen wesentlichen Einfluss auf die autonome Blütenbewegung in Form eines exogenen Zeitgebers hat. Das Ausmaß des Einflusses von Licht als Zeitgeber wird vor allem dadurch erkennbar, dass sowohl in Lichtversuch 1 (4.2.2.1 A) als auch in Lichtversuch 2 (4.2.2.1 B) die parallel untersuchten Pflanzen genau gleich auf die veränderte Umwelt reagieren (Abb. 18 und 24). Zusätzlich hat das Licht einen Effekt auf die Intensität der Bewegung. Dies wird dadurch verdeutlicht, dass die Stärke der Bewegung in beiden Lichtversuchen nach dem Lichtwechsel zunimmt, die Amplitude aber insgesamt während der Lichtversuche stark gedämpft ist (Abb. 20, 21 und 25). LL oder DD wirken in diesem Fall als Stressfaktor. Im Experiment verkürzen sich die Periodenlängen der Blütenbewegung nach dem Lichtwechsel. Dies kann dadurch zustande kommen, dass ein Faktor gleichzeitig kurze Perioden verursacht und außerdem die Rhythmik rasch ausklingen lässt, was die Frage nach einer möglichen Beeinflussbarkeit der Rhythmik durch abiotische Faktoren beantwortet. Daraus folgt, dass der Wechsel von LL auf DD oder vice versa einen Schwingungsabschnitt vor seiner sonst erreichbaren Phase abbrechen lässt. Der gegenläufige Schwingungsabschnitt ist dadurch zwangsläufig verkürzt, was auch schon Bünning (1977) bei Interpretation seiner Beobachtungen beschrieb. Die Verkürzung der Periodendauer ist also wie eine Art Neusynchronisation zu erklären und taucht mit ähnlichen Ergebnissen in der Literatur bei den Versuchen von Schmucker (1928), Arnold (1959) und Takimoto (1986) auf. Ein anderer Versuch (Brauner & Rau, 1966) beschreibt das Verhalten der Blüten von *Kalanchoe blossfeldiana* und *Calendula arvensis* im LL und DD. Die autonomen Öffnungs- und Schließbewegungen der Blüten von *Kalanchoe blossfeldiana* und *Calendula arvensis* zeigen im DD die gleiche Reaktion wie die Blüten von *B. lobbii*. Auch in diesem Versuch ist eine Abschwächung der Schwingungsamplitude zu beobachten (Brauner & Rau, 1966;

Sitte, 2002). Ein weiteres Indiz für das Vorliegen einer autonomen Bewegung ist, dass sich die Rhythmik nach der Auslenkung aus ihrer normalen Phasenlage wieder auf eine Periodenlänge von 24 Stunden synchronisieren lässt, was auch bei früheren Arbeiten mit anderen Objekten beobachtet wurde (Bünsow, 1953; Karvé, 1961; Zimmer, 1962). Die Reaktion ist also reversibel. Zusätzlich wurde versucht, veränderte Öffnungs- und Schließungszeiten durch ein verändertes Eintreten des Tag/Nacht-Wechsels zu erzeugen (Lichtversuch 2: *B. lobbii* 187_92, LW). Auch dies ist gelungen und spricht für eine circadiane Rhythmik der beobachteten Bewegung (Neusynchronisation als mögliche Erklärung laut Bünning, 1977).

- Temperatur:

Eine weitere wichtige Rolle im Zusammenhang mit Blütenbewegungen spielt in der Natur der exogene Faktor Temperatur. In der Literatur wird bei Blütenbewegungen die im Zusammenhang mit Temperaturveränderungen stehen häufig von Thermonastien gesprochen, welche oft in Verbindung mit einer Veränderung der Lichtverhältnisse stehen (Tanaka et al., 1987, van Doorn & Meteren, 2003). So beschreibt Kerner von Marilaun (1891) die temperaturabhängige Blütenöffnung bei *Gentiana rhaetica*. Für Pflanzen der Gattung *Portulaca* werden dieselben Beobachtungen gemacht (Ichimura & Suto, 1998). Auch die Öffnung der Blüten vieler Frühjahrsephemere wie *Ficaria*, *Galanthus*, *Tulipa* und *Crocus* steht in einem engen Zusammenhang mit einer Erhöhung der Temperatur (Pfeffer, 1873 und 1904; Andrews, 1929). Weniger häufig wird die Temperatur als exogener Zeitgeber für eine circadiane Rhythmik bei Blütenbewegungen erwähnt (van Doorn & Meeteren, 2003). Studien über die Rhythmik in anderen Pflanzenteilen zeigen, dass der Faktor Temperatur aber durchaus in der Lage ist, als exogener Zeitgeber zu wirken (Hayama & Coupland, 2003).

Nachdem in den Lichtversuchen die Bewegung eindeutig als autonom klassifiziert wird, soll im Folgenden die Auswirkung von einer konstant hohen Temperatur (3.2.2.2) auf die Periodizität und Intensität der Bewegung diskutiert werden. Es ist bereits vor dem Experiment auszuschließen, dass die Bewegung einem thermonastischen Effekt zu Grunde liegt, da die Temperatur auch in den Lichtversuchen stets konstant moderat (zw. 20 und 22°C) gehalten wurde. Wie bereits erwähnt, wirkt sich Temperatur nur sehr selten auf Periodizität circadianer

Rhythmen aus (Bünning, 1977). Der Versuch zeigt (4.2.2.2), dass auch bei einer für die Versuchspflanzen (Tab. 5) recht hohen Temperatur die Rhythmik der Bewegung konstant bleibt (Tab.19), die Intensität der Schwingung aber stark abnimmt (Abb. 30). Es lässt sich eine deutliche Wirkung der Blütenbewegung mit dem exogenen Faktor Temperatur beobachten. Die hohe Temperatur wirkt in diesem Fall als abiotischer Stress. Dass die Temperatur nicht doch auch als exogener Zeitgeber der circadianen Rhythmik der Blütenbewegung von *B. lobbii* mitbeteiligt, kann nicht zur Gänze ausgeschlossen werden. Fortführende Versuche müssten hierfür angestellt werden. Aussagekräftig wäre in diesem Fall ein Versuch, der vor allem die Reaktion auf einen raschen und starken Temperaturanstieg- bzw. abfall unter konstanten Lichtverhältnissen im LL, DD oder LD bei konstanter Luftfeuchtigkeit zeigt (Bünning, 1977).

5.4 Bestäubungsversuch

Aus den Erfahrungsberichten der Orchideengärtner im HBV (insb. Manfred Speckmaier) war zu entnehmen, dass die Blütenbewegungen bei *Bulbophyllum* nach der Bestäubung nicht weiter fortgesetzt werden; es erfolgt vielmehr ein rasches Abblühen. Die Berichte werden durch die Versuchsergebnisse (aus Kapitel 4.4.3) bestätigt. Damit ist offensichtlich, dass physiologische Vorgänge Einfluss auf die Blütenbewegungen haben, deren Natur aber bislang ungeklärt ist.

5.5 Offene Fragen und Ausblick

Nach der Klassifizierung der Blütenbewegung von *B. lobbii* als autonome circadiane Rhythmik liegt es nahe, auch die in dieser Arbeit beschriebenen Blütenbewegung verwandter Arten sowie die Bewegungen bei *B. williamsii*, *B. pardalotum* und verschiedener Spezies aus der Gattung *Hapalochilus* genauer zu untersuchen. Die Methoden wären die Gleichen. Interessant wären auch Beobachtungen am natürlichen Standort. Sie könnten u. a. Aufschlüsse darüber geben, ob das Phänomen der Blütenbewegung bei *B. lobbii* auf einer bestäubungsökologisch relevant ist oder einen Schutzmechanismus gegen die zunehmende Luftfeuchtigkeit

darstellt. In diesem Fall könnte die Frage geklärt werden, ob sich die Blütenbewegung auch in der freien Natur mit zunehmendem Blütenalter wie in den Laborversuchen in ihrer Intensität abschwächt. Im Bereich der Versuche mit dem exogenen Faktor Licht wären weitere Versuche von Interesse. Offen bleibt z. B. die Frage, wie sich die Rhythmik in stark verkürzten z. B. LL:DD = 6:6 Stunden, oder verkürzten und unregelmäßigen Lichtphasen (z. B. 2 Stunden Licht, 4 Stunden Dunkelheit) verhält. Überdies wäre interessant zu sehen, ob es möglich ist, eine Phasenverschiebung der Bewegung über eine Veränderung der Beginnzeiten von Beleuchtung und Dunkelheit zu erreichen. Ungeklärt bleibt, welche Rolle die Lichtintensität im Bezug auf die Periodizität und Intensität spielt. Fortführende Versuche mit hell- bzw. dunkelrotem oder blauem Licht könnten die Bewegung mit dem Phytochromsystem in Verbindung bringen bzw. eine Verknüpfung ausschließen.

Nicht zu vergessen ist der Klärungsbedarf bezüglich der eventuell autonomen drehenden Wachstumsbewegung der jungen Blüte und des Blütenstiels. Fotoserien in Frontalansicht könnten bei der Analyse dieser Bewegung hilfreich sein.

Die funktionell-anatomischen Grundlagen der Blütenbewegung von *B. lobbii* sind Gegenstand einer weiterführenden Arbeit von E. Kogler. Hier soll festgestellt werden, ob es sich bei den Blütenbewegungen bei *B. lobbii*, wie bereits erwähnt (5.3), um eine Wachstumsbewegung, eine Turgorbewegung oder um eine Kombination der beiden handelt. Eine solche Kombination wurde zum Beispiel für *Ipomoea tricolor* nachgewiesen (Phillips & Kende, 1980). Im Zusammenhang mit den funktionell-anatomischen Aspekten wäre es interessant herauszufinden, ob, und wenn inwiefern, das Wechselspiel zwischen Zucker- und Stärkekonzentrationen in den Zellen des beweglichen Sepalums einen Einfluss auf deren osmotisches Potential nimmt und gegebenenfalls die Bewegung beeinflusst.

6 Literaturverzeichnis

- Andrews F.M., 1929: The effect of temperature on flowers. *Plant Physiology* **4**, 281-284.
- Arditti J., 1992: Fundamentals of Orchid Biology. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Singapore, 691 pp.
- Arnold C.G., 1959: Blütenöffnung bei *Oenothera* in Abhängigkeit von Licht-Dunkelrhythmus. *Planta* **53**, 198-211.
- Ashman T.L., Schoen D.J., 1994: How long should flowers live. *Nature* **371**, 788-791.
- Barth F.G., 1985: Insects and flowers: The biology of a partnership. Princeton University Press, Princeton, 309 pp.
- Biebl R., Kartusch R., 1973: Tagesschwankungen der UV-Resistenz bei *Allium cepa*. *Protoplasma* **76/2**, 227 – 234.
- Böhner P., 1934: Zur Thermonastie der Tulpenblüte. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **52**, 336-347.
- Braga P.I.S., 1977: Aspectos biológicos das Orchidaceae de uma campina na Amazônia Central. *Acta Amazonica* **7** (Suppl. 2), 1-89.
- Brauner L., Rau W., 1966: Pflanzenphysiologische Praktika, Band 3. Versuche zur Bewegungsphysiologie der Pflanzen. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 138 pp.
- Brieger F.G., Maatsch R., Senghas K., 1992: Rudolf Schlechter – Die Orchideen; Beschreibung, Kultur und Züchtung, Band 1/A, 3. Auflage. Paul Parey, Berlin und Hamburg, 944 pp.
- Borba E.L., Semir J., 1998: Wind-assisted fly pollination in three *Bulbophyllum* (Orchidaceae) species occurring in the Brazilian campos rupestres. *Lindleyana* **13**, 203-218.
- Bünning E., 1931: Untersuchungen über die autonomen tagesperiodischen Bewegungen der Primärblätter bei *Phaseolus multiflorus*. *Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik* **75**, 439-480.

- Bünning E., 1934: Die Mechanik der tagesperiodischen Variationsbewegungen von *Phaseolus multiflorus*. *Flora* **129**, 120-139.
- Bünning E., 1953: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze, 3. Auflage. Springer-Verlag, Berlin, 539 pp.
- Bünning E., Tazawa M., 1957: Über den Temperatureinfluss auf die endogene Tagesrhythmik bei *Phaseolus*. *Planta* **50**, 107-121.
- Bünning E., 1959: Physiologie der Bewegungen, Teil 1. In: Ruhland W., (Eds.), Handbuch der Pflanzenphysiologie, Vol. 17, 1-23. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg, 692 pp.
- Bünning E., 1977: Die physiologische Uhr – Circadiane Rhythmik und Biochronometrie, 3. Auflage. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 176 pp.
- Bünsow R.C., 1953: Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei *Kalanchoe blossfeldiana*. *Planta* **42**, 220-252.
- Bünsow R.C., 1960: The circadian rhythm of photoperiodic responsiveness in *Kalanchoe*. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **25**, 257-260.
- Christensen D.E., 1994: Fly pollination in the Orchidaceae. In: Arditti J, (Eds.), Orchid Biology: Reviews and Perspectives, Vol. 6, 415-454. John Wiley and Sons, New York.
- Comber J.B., 1990: Orchids of Java. Bentham-Moxon Trust, The Royal Botanic Gardens Kew, 413 pp.
- Cootes J., 2005: *Bulbophyllum elassoglossum* – an elusive beauty. *The Orchid Review* **113**, 220-221.
- Darwin C., Darwin F., 1880: The power of movement in plants. John Murray, London, 592 pp.
- Davy de Virville A., Obaton F., 1922: Sur l'ouverture et la fermeture des fleurs météoriques persistantes. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences* (suppl. series A-D) **175**, 841-843.

- De Mairan J.J., 1729: Observation botanique. *Historie de l'Académie Royale des Sciences Paris*, 35.
- Dressler R.L., 1987: Die Orchideen. Eugen Ulmer, Stuttgart, 394 pp.
- Dressler R.L., 1993: Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides Press, Portland, 314 pp.
- Duarte H.M., 2005: Chronologie von *Clusia minor*: Circadianer Rhythmus einer Pflanze mit C3/CAM-intermediärem photosynthetischen Verhalten. Dissertation. Institut für Botanik, Technische Universität Darmstadt, 108 pp.
- Fischer M.A., 2006: Diversität und Systematik der höheren Pflanzen, 30. Auflage. Manuskript. Institut für Botanik, Universität Wien, 158 pp.
- Fischer M.A., Adler W., Oswald K., 2005: Exkursionsflora für Österreich, Lichtenstein und Südtirol, 2. Auflage. Land Oberösterreich, Biologiezentrum der OÖ Landesmuseen, Linz, 1392 pp.
- Garay L.A., 1995: Inquilinae Orchidacea. *Lindleyana* **10** (3), 177-179.
- Garay L.A., Senghas K., Lemcke K., 1996: *Bulbophyllum woelffliae*, eine neue, großblütige Art von den Philippinen. *Journal für den Orchideenfreund* **3**, 37-40.
- Hacklet A.C., 1931: The flowers of *Silene saxifraga* L.; An inquiry into the cause of their day closure in effecting their periodic movements. *Annals of Botany* **45**, 15-37.
- Halaban R., 1968: The circadian rhythm of *Coleus blumei* x *C. frederici*, a short day plant. I: Under constant light conditions. *Plant Physiology*, Vol. 43, No. 12, 1883-1886.
- Hayama R., Coupland G., 2003: Shedding light on the circadian clock and the photoperiodic control of flowering. *Current Opinion in Plant Biology*, **6**, 13-19.
- Hesse M., 1972: Endogene Rhythmik der Produktionsfähigkeit bei *Chlorella* und ihre Beeinflussung durch Licht. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, Band 67, Heft 1, Fischer, Stuttgart, 58–77.

- Hochschartner G., 2006: Molecular biogeography of the *Bulbophyllum lobbii* Lindl. complex (sect. *Sestochilus*, Orchidaceae) in Southeast Asia. Dissertation. Department of Organismic Biology, Paris-Lodron-University, Salzburg, 126 pp.
- Hug O., Miltenburger H., 1962: Strahleninduzierte Turgorbewegungen (Radionastien) bei Mimosen und anderen sensitiven Pflanzen. *Sonderausdruck aus „Die Naturwissenschaften“* **49**, Heft 21, Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg, 1-3.
- Ichimura K., Suto K., 1998: Environmental factors controlling flower-opening and closing in *Portulaca* hybrid. *Annals of Botany* **82**, 67-70.
- Jäger J., Werner K., 2002: Exkursionsflora von Deutschland, Band 4, Gefäßpflanzen: Kritischer Band, 9. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, 948 pp.
- Jones D.L., Gray B., 1976: The pollination of *Bulbophyllum longiflorum* Thouras. *American Orchid Society Bulletin* **45**, 15-17.
- Lauber K., Wagner G., 2007: Flora Helvetica, 4. Auflage. Haupt, Bern, Stuttgart, Wien, 1629 pp.
- Karvé A., Engelmann W., Schosser G., 1961: Initiation of rhythmical petal movements in *Kalanchoe blossfeldiana* by transfer from continuous darkness to continuous light or vice versa. *Planta* **56**, 700-711.
- Kerner von Marilaun A., 1891: Pflanzenleben, Band 2. Verlag des Bibliographischen Instituts, Leipzig.
- McDonald B., Lim S., 2005: *Bulbophyllum lobbii* and its relatives. *The Orchid Review*, September/October 2005, 27 – 281.
- Miyake T., Yahara T., 1999: Theretorical evaluation of pollen transfer by nocturnal and diurnal pollinators: When should a flower open? *Oikos* **86**, 233-240.
- Meve U., Liede S., 1994: Floral biology and pollination in stapeliads – new results and a literature review. *Plant Systematics and Evolution* **192**, Springer-Verlag, Wien, 99-116.
- Overland L., 1960: Endogenous rhythm in opening and odor of flowers of *Cestrum nocturnum*. *American Journal of Botany* **47**, 378-382.

- Pfeffer W., 1873: Untersuchungen über Öffnen und Schließen der Blüten. *In*: Physiologische Untersuchungen, 161-216. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Pfeffer W., 1875: Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Engelmann, Leipzig, 176 pp.
- Pfeffer W., 1904: Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch der Lehre von Stoffwechsel und Kraftwechsel der Pflanze. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Phillips H.L., Kende H., 1980: Structural changes in flowers of *Ipomoea tricolor* during flower opening and closing. *Protoplasma* **102**, 199-216.
- Ridley H.N., 1890: On the method of fertilization in *Bulbophyllum macranthum* and allied Orchids. *Annals of Botany* **4**, 327-336.
- Ruhland W., 1959: Handbuch der Pflanzenphysiologie, Vol. 17, 1-23. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg, 692 pp.
- Rysy W., 2007: *Bulbophyllum* Sektion *Elassoglossum* Rysy – eine neue Sektion. *Die Orchidee*, Vol. 58, Heft 3, Deutsche Orchideen-Gesellschaft E. V, Berlin, Dresden, 4-13.
- Sachs J., 1882: Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig.
- Sazima M., 1978: Polinização por moscas em *Bulbophyllum warmingianum* Cogn. (Orchidaceae), na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botanica* **1**, 133-138.
- Schmucker T., 1928: Die Bedingungen des nächtlichen Blühens von *Cereus grandiflorus*. *Planta* **5**, 549-559.
- Schölm H.E., 1968: Über tagesperiodische Änderungen der sichtbaren Fläche von Nucleus und Nucleolus einheimischer Süßwasseralgen und ihre Beeinflussbarkeit. *Protoplasma* **66**, 393-401.
- Schwemmler B., 1960: Thermoperiodic effects and circadian rhythms in flowering of plants. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* **25**, 239-243.
- Seidenfaden G., Wood J.J., 1992: The orchids of Peninsular Malaysia and Singapore. Olsen & Olsen, Fredensborg, 779 pp.

- Seidenfaden G., Singh P., Singh M.P., 1990: Orchid genera in Thailand, VIII: *Bulbophyllum* Thou. Dehra Dun, India, 228 pp.
- Siegerist E.S., 1991: Typus: *Bulbophyllum elassoglossum*. *American Orchid Society Bulletin* **60**, 865.
- Sigmond H., 1929: Über das Aufblühen von *Hedera helix* L. und die Beeinflussung des Vorgangs durch das Licht. *Beihefte des Botanischen Zentralblatt* **46**, 68-92.
- Sigmond H., 1930: Die Entfaltung der Blütenknospe zweier Oenothera-Arten, Teil I und II. *Beihefte des Botanischen Zentralblatt* **47**, 69-138; 476-488.
- Sitte P., Weiler E.W., Kadereit J.W., Bresinsky A., Körner C., 2002: Strasburger – Lehrbuch der Botanik, 35. Auflage. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin, 1123 pp.
- Sollberger A., 1968: Probleme der Steuerung biologischer Rhythmen. *Naturwissenschaftliche Rundschau*, Heft 7. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft M.B.H., Stuttgart, 277-289.
- Stern K., Bünning E., 1929: Über die tagesperiodischen Bewegungen von *Phaseolus multiflorus* I: Einfluss der Temperatur auf die Bewegungen. *Bericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **48**, 565-584.
- Stoppel R., 1910: Über den Einfluss des Lichtes auf das Öffnen und Schließen der Blüten. *Sonderabdruck aus den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Band 28, 1. Generalversammlungsheft, Gebrüder Bornträger, Berlin.
- Stoppel R., 1926: Die Beziehung tagesperiodischer Erscheinungen beim Tier und bei der Pflanze zu den tagesperiodischen Intensitätsschwankungen der elektrischen Leitfähigkeit der Atmosphäre. *Planta / Archiv für wissenschaftliche Botanik*, Band 2, Heft 2/3, Springer-Verlag, Berlin, 356-366.
- Stoppel R., 1932: Tagesperiodische Erscheinungen bei Pflanzen. *Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie*, Band 18, Springer-Verlag, Berlin, 448-453.

- Stoppel R., 1938: Die Schlafbewegungen etiolierter Blätter von *Phaseolus multiflorus* sind tageszeitlich von der Wirkung eines unbekannten Faktors abhängig. *Sonderabdruck aus den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, Band 56, Heft 5, Berlin-Dahlheim.
- Stoppel R., Kneip H., 1910: Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. *Zeitschrift für Botanik* **121**, 1-7.
- Takimoto A., 1986: *Oenothera*. In: Halevy A.H. (Eds.), *Handbook of flowering*, Vol. 5, 231-236. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Tanaka O., Wada H., Yokohama T., Murakami H., 1987: Environmental factors controlling capitulum opening and closing of dandelion, *Taraxacum albidum*. *Plant and Cell Physiology* **28**, 727-730.
- Teixeira S.D.P., Borba E.L., Semir J., 2004: Lip anatomy and its implications for the pollination mechanisms of *Bulbophyllum* species (Orchidaceae). *Annals of Botany* **93**, 499-505.
- Trolinder N.L., McMichael B.L., Upchurch D.R., 1993: Water relations of cotton flower petals and fruit. *Plant, Cell and Environment* **16**, 755-760.
- Vermeulen J.J., 1991: *Orchids of Borneo*, Vol. 2. Bentham-Moxon Trust, The Royal Botanic Gardens Kew, 352 pp.
- van der Pijl L., Dodson C.H., 1966: *Orchid flowers: Their pollination and evolution*. University of Miami Press. Coral Gables.
- van Doorn W.G., 1997: Water relations in cut flowers. *Horticultural Reviews* **18**, 1-85.
- van Doorn W.G., Meeteren U., 2003: Flower opening and closure: A review. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 54, No. 389, 1801-1812.
- Verola C.F., 2002: Biologia floral e sistemas de reprodução em espécies de *Bulbophyllum* (Orchidaceae) ocorrentes em mata de galeria, campo rupestre e floresta estacional. Dissertation. Universidade Estadual de Campinas, Brazil.
- Wiedesheim W., 1904: Studien über photonastische und thermonastische Bewegungen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* **40**, 230-241.

Wurl B., Wynands A., Schröder M., 2006: Maßstab 4 – Mathematik für die 4. Klasse, 3. Auflage. Dorner E., Wien, 228 pp.

Zimmer R., 1962: Phasenverschiebung und andere Störlichtwirkungen auf die endogenen tagesperiodischen Blütenbewegungen von *Kalanchoe blossfeldiana*. *Planta* **58**, 283-300.

Zinn F.G., 1759: Über das Schlafen der Pflanzen. *Hamburgisches Magazin* **22**, 40-50.

7 **Abstract**

7.1 **Englisch**

Numerous cases of movements are documented in plants. Plant movements irrespective of a stimulus and with a direction determined by the morphology are called nasties. They are distinguished from tropisms, which are stimulated by an external impulse, such as light or gravitation by the virtue of the fact that the organs of the plant follow the origin of the stimulus. A rhythmic motion regulated by internal processes, an autonomic movement, is known as circadian rhythmic.

The flowers of *Bulbophyllum lobbii* and its relatives show a periodic movement, which is regulated by an endogenous, circadian rhythm of 24 hours. The intensity of the movement always decreases with increasing senescence of the flower. In all *Bulbophyllum lobbii* plants investigated, the rhythm of the flower movement continued under constant light or darkness, but was much affected by changes from light to darkness or vice versa, which elucidates the high dependence of this particular circadian rhythm on the exogenous factor light. Temperature has no direct influence on the rhythm of the flower movement. High temperature has negative effects on its intensity.

7.2 Deutsch

Bewegungen werden bei Pflanzen schon seit langer Zeit dokumentiert. Unter einer Nastie versteht man eine durch einen Reiz ausgelöste Bewegung, die in ihrem Ablauf vom Bauplan des beweglichen Organs einer Pflanze bestimmt wird. Werden Bewegungen von Organen einer festgewachsenen Pflanze vom auslösenden Reiz in ihrer Richtung bestimmt, bezeichnet man sie als Tropismen. Endogene, nicht von Außenfaktoren gesteuerte, Bewegungen werden als autonom bezeichnet.

Die Blüten von *Bulbophyllum lobbii* und verwandten Arten zeigen eine endogen gesteuerte, einer circadianen Rhythmik gehorchende Bewegung. Die Intensität dieser Bewegung nimmt mit zunehmendem Alter der Blüte ab. Bei allen untersuchten *B. lobbii*-Pflanzen, setzt sich der Rhythmus der Blütenbewegung unter konstanten Lichtbedingungen, im Dauerlicht sowie im Dauerdunkel, fort. Starken Einfluss auf die Bewegung hat ein rascher Wechsel von Licht auf Dunkelheit oder umgekehrt. Dies unterstreicht die Abhängigkeit dieses speziellen circadianen Rhythmus von dem exogenen Faktor Licht. Die Temperatur hat keinen direkten Effekt auf die Bewegungsrhythmik. Hohe Temperaturen wirken sich allerdings negativ auf die Intensität der Bewegung aus.

8 Anhang

8.1 Fotos



Foto 5: Klimakammer am Department für Molekulare Systembiologie

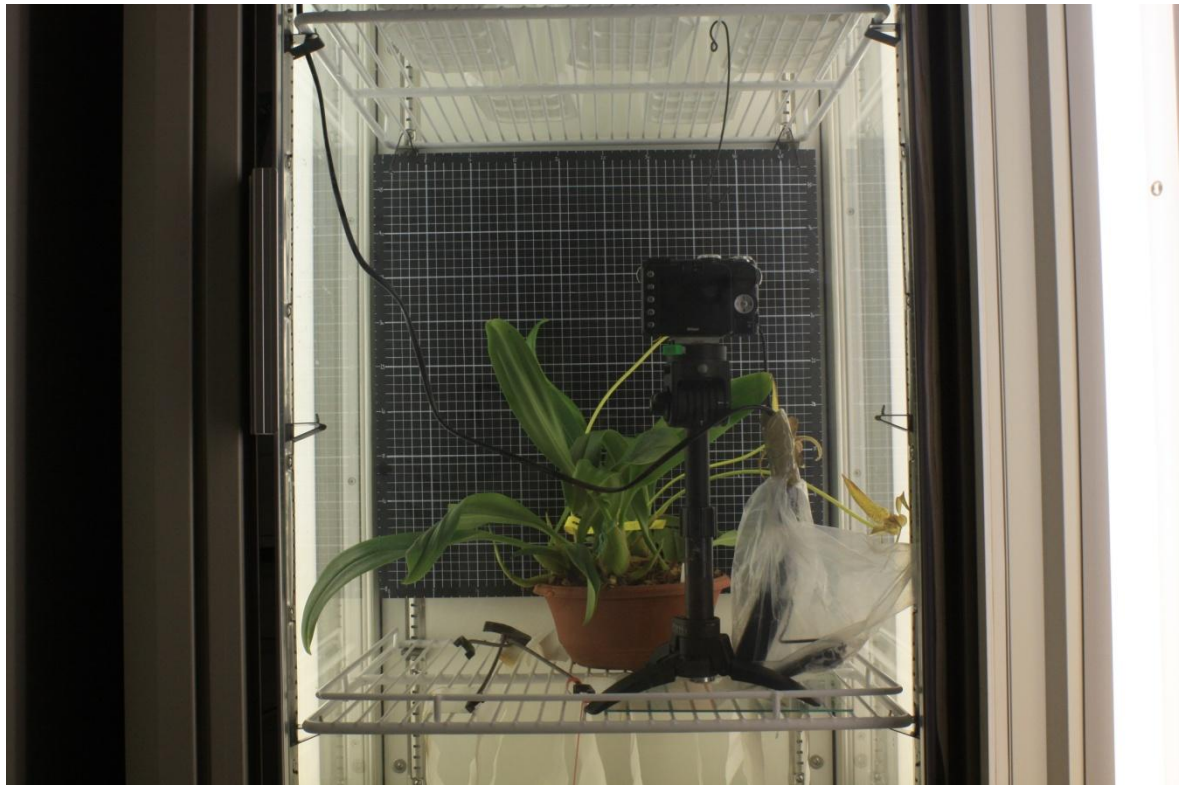


Foto 6: Klimakammer: Versuchsanordnung Lichtversuche

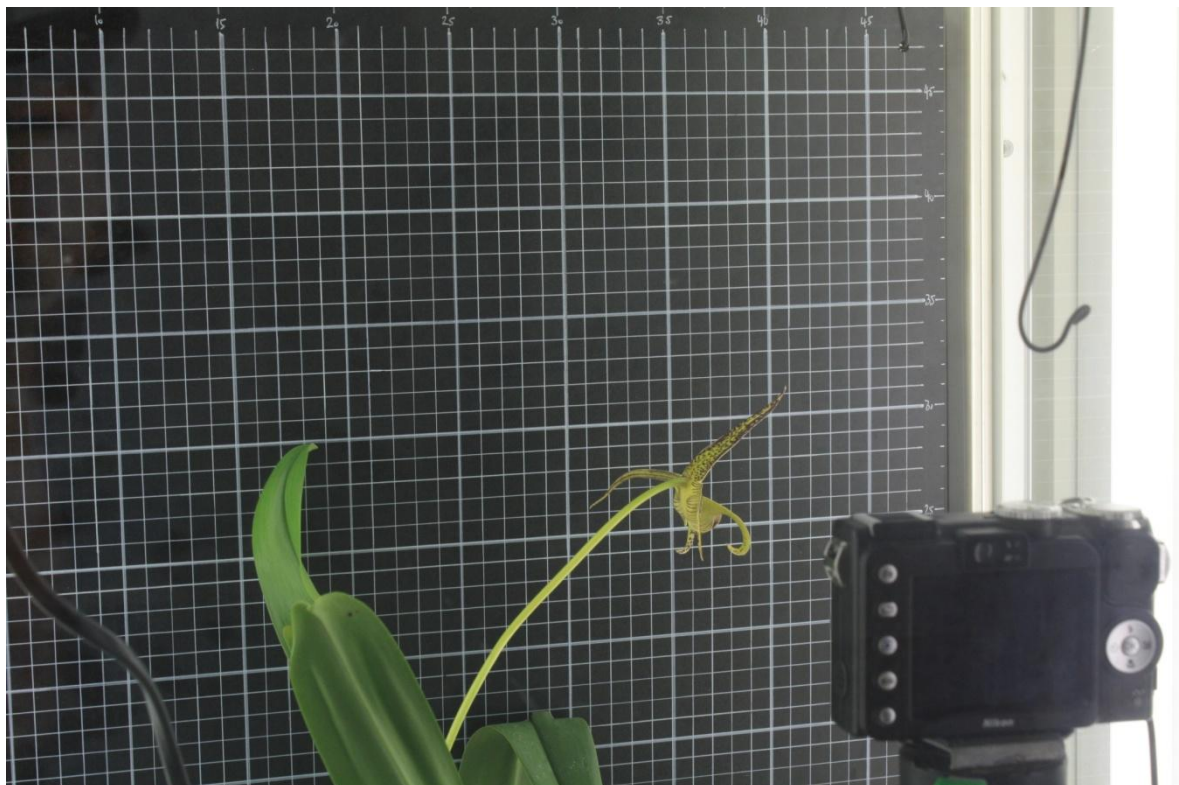


Foto 7: Klimakammer: Versuchsanordnung Lichtversuche



Foto 8: Pflanzenterrarium im Glashaus des Botanischen Gartens der Universität Wien



Foto 9: Innenraum des Pflanzenterrariums



Foto 10: Datenlogger: Aufzeichnung der Temperatur und Luftfeuchtigkeit im Terrarium

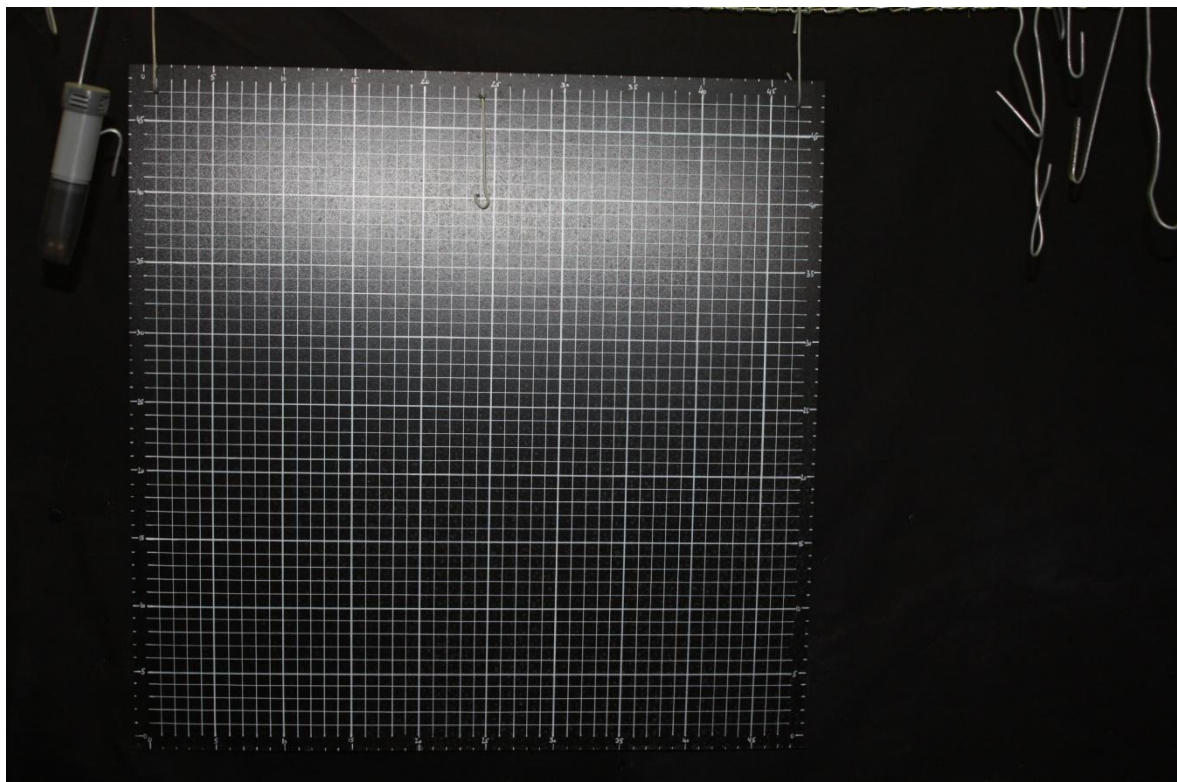


Foto 11: Raster: räumliche Orientierungsstütze für die Analyse der Blütenbewegungen



Foto 12: Fotoapparat: Erstellung von Fotoserien für die Analyse der Blütenbewegungen



Foto 13: *B. lobbii* Orch 040115



Foto 14: *B. lobbii* 187_92

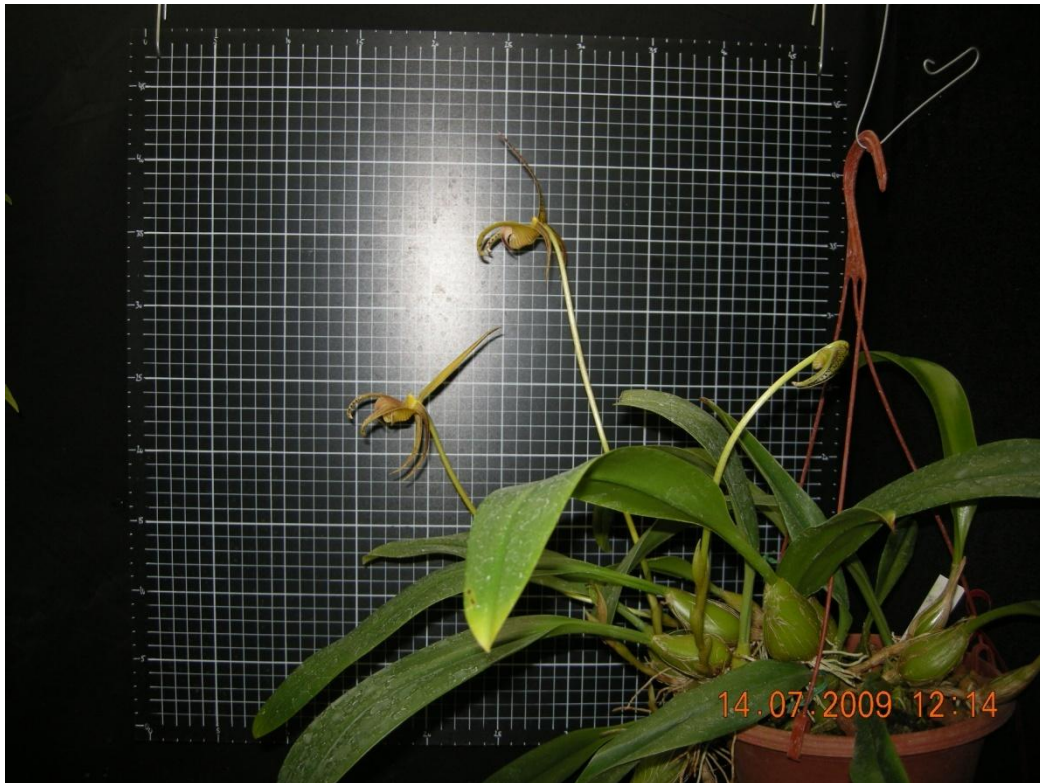


Foto 15: *B. lobbii* 210_82



Foto 16: *B. dearei*



Foto 17: *B. polystictum*



Foto 18: *B. palavanense*



Foto 19: *B. auriculatum*



Foto 20: links: *B. polystictum*; rechts: *B. sumatranum*



Foto 21: *B. smitinandii* (Foto: Anton Sieder)



Foto 22: *B. microglossum* (Foto: Anton Sieder)



Foto 23: *B. cameronense* (Foto: Anton Sieder)



Foto 24: *B. pardalotum* (Foto: Anton Sieder)



Foto 25: *B. williamsii* (Foto: Anton Sieder)



Foto 26: *Hapalochilus* sp. Orch 08256 (Foto: Anton Sieder)

8.2 Poster

Flower movements in Orchidaceae – *Bulbophyllum*

S. Kogler¹, E. Kogler¹, M. Speckmaier¹, A. Sieder¹, A. Nagl², R. Maier², W. Adlassnig³,
I. K. Lichtscheidl³, M. Kiehn¹

University of Vienna, Faculty of Life Sciences: ¹Department of Biogeography; ²Department of Molecular Systems Biology; ³Service Unit Cell Imaging and Ultrastructure Research

Introduction

Numerous cases of movements are documented in plants. Plant movements irrespective of a stimulus and with a direction determined by the morphology are called nasties. They are distinguished from tropisms, which are stimulated by an external impulse, such as light or gravitation; the organs of the plant follow the origin of the stimulus. A rhythmic motion regulated by internal processes, an autonomic movement, is named circadian rhythmic.

We compared flower movements of several orchid species under controlled conditions to identify potential triggers for these movements and their periodicity. Our research concentrates on the Genus *Bulbophyllum*, especially on *Bulbophyllum lobbii* and its relatives. Our experiments allow the description of the individual flower movements and a direct comparison between the movements in different species. They elucidate the physiological background and the underlying morphological ultrastructure of the movements.

The flower movement of *Bulbophyllum lobbii*:



Fig. 1: Flowers completely closed



Fig. 2: Flowers entirely opened



Fig. 3: Decreasing movement intensity in time



Fig. 4: Comparison of two closings

The flower movement of *Bulbophyllum williamsii*:



Fig. 5: Flower closed



Fig. 6: Opened for a short time



Fig. 7: Closed again

Questions:

Regular sequence in the flower movement of *B. lobbii*?
B. williamsii flowers without change in movement intensity?
Abiotic environment influences of the movements?
Turgor and/or growth related movements?

Decrease in intensity of the movement of *B. lobbii* flowers?
Can both movements be compared?
Circadian rhythmic of the movements?
Role of the morphological structures of the flowers?

Morphological characteristics of *Bulbophyllum lobbii* flowers:



Fig. 8: Cuticula; fluorescence microscope

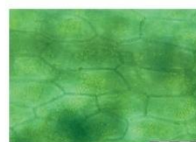


Fig. 9: Parenchyma cells without treatment

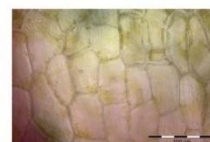


Fig. 10: Auxin(IAA) – treated parenchyma cells

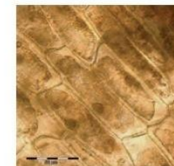


Fig. 11: Induced plasmolysis

The documentation of the anatomy and morphology of flower cells as a result of chemical treatments allows conclusions about the potential drivers of the movements. It contributes to an understanding of the physiology and connectivity of the processes.

9 **Danksagungen**

Bei der Planung und Durchführung dieser Diplomarbeit haben mich viele Personen unterstützt. Da es aber unmöglich ist, alle namentlich zu erwähnen, möchte ich mich auf wenige beschränken.

Als erstes möchte ich bei meinem Diplomarbeitsbetreuer Prof. Dr. Michael Kiehn vom Department für Biogeographie der Universität Wien für die tatkräftige Unterstützung bedanken.

Für die Bereitstellung sämtlicher technischer Geräte, die im Rahmen der Lichtversuche verwendet wurden, möchte ich dem Department für Molekulare Systembiologie besonderen Dank aussprechen. Vor allem möchte ich mich für die sehr persönliche Unterstützung bei Prof. Dr. Rudolf Maier und Dr. Alois Nagl bedanken.

Herzlicher Dank gilt auch dem Botanischen Garten der Universität Wien, ohne dessen Unterstützung diese Diplomarbeit nicht durchführbar gewesen wäre. Allen voran möchte ich an diese Stelle Anton Sieder und Manfred Speckmaier nennen, die mir stets mit der Bereitstellung von Literatur und Pflanzen- sowie Fotomaterial große Hilfe leisteten. Dem Verein der Freunde des Botanischen Gartens wird für die Anschaffung der drei Kameras gedankt, ohne die die Versuche nicht hätten durchgeführt werden können.

Weiters bedanke ich mich bei den Bundesgärten Schönbrunn, im Besonderen bei Gerald Schaffer, für die Bereitstellung von Pflanzenmaterial.

Abschließend möchte ich meiner Familie und meiner Freundin Nathalie für die Unterstützung während meines ganzen Studiums und der Diplomarbeit bedanken. Ohne sie wäre es viel schwieriger gewesen, diese Arbeit zu beenden.

10 Curriculum Vitae



Kogler Stephan Alexander
Fasangartengasse 4A/15
1130 Wien, Austria
Tel: +43 650 9780409
E-Mail: koxi84@gmx.at

Persönliche Daten:

Geburtstag:	9. April 1978
Geburtsort:	Linz
Nationalität:	Österreich
Familienstand:	ledig
Kinder:	keine

Schulausbildung:

1984 – 1988	VS 2, Volksschule Biesenfeld, Linz Österreich
	1988 – 1997 Bundesrealgymnasium Auhof, Linz, Österreich (Matura: Juni 1997)

Studium:

1998 – 1999	Studium der Landschaftsplanung Universität für Bodenkultur; Wien Österreich
1999	Beginn des Studiums der Biologie; Universität Wien, Österreich

Praktika während des Studiums:

Sommer 2005	Meeresschildkröten, Fethiye, Türkei
SS 2008	Tutorium: Pflanzenbestimmungsübungen für Lehramtsstudenten
SS 2008	Tutorien: Pflanzenbestimmungsübungen für Lehramtsstudenten; Pflanzenphysiologische Grundübungen
WS 2009	Tutorium: Pflanzenphysiologische Übungen für Fortgeschrittene

Kongresse:

2009	Europäischer Orchideenkongress (EOC); 26.09.2009; Dresden, Deutschland Vortrag über die „Blütenbewegungen bei Orchideen“ (gemeinsam mit E. Kogler)
------	---

Publikationen:

2009	Poster: EOC-Dresden “Flower movements in Orchidaceae - <i>Bulbophyllum</i> ”. Kogler S., Kogler E., Speckmaier M, Sieder A., Nagl A., Maier R., Adlassnig W., Lichtscheidl I., Kiehn M.
------	--

Zusätzliche Qualifikationen:

Sprachen	Deutsch (Muttersprache), Englisch (fließend), Spanisch (Grundkenntnisse)
EDV – Kenntnisse	Windows XP/Vista, Office, Sigma Plot
Sport	Fußball, Radfahren, Schwimmen, Laufen
Sonstige Interessen	Natur, Lesen, Reisen