

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/280317176>

Wasserthal, L. T. (2015). Angraecum–Orchideen und langrüsslige Schwärmer, Bestäubung und Evolution. Die Orchidee 66(3), 175–181.

Article · June 2015

CITATIONS

0

READS

2,129

1 author:



Lutz Thilo Wasserthal

Friedrich-Alexander-University of Erlangen-Nürnberg

59 PUBLICATIONS 1,501 CITATIONS

SEE PROFILE

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Circulation and respiratory gas exchange in insects [View project](#)



Interaction of long-tongued hawkmoths and long-spurred flowers and predators [View project](#)

Angraecum-Orchideen und langrüsselige Schwärmer

Bestäubung und Evolution

(W.R./M.E.)



Der niemals pendelnd schwirrende *Panogena lingens* besucht *Angraecum arachnites* mit aufrechtem Labellum. Der Falter trägt Pollinarien an der Unterseite der Rüsselbasis.

Key words: *Angraecum sesquipedale*, *Angraecum sororium*, *Angraecum longicalcar*, *Angraecum arachnites*, *Xanthopan morgani praedicta*, *Coelonia solani*, *Panogena lingers*, Coevolution, Pollination, Predator-Avoidance, *Sphingidae*, Bestäuber, Kometen-Orchidee, Stern von Madagaskar, Bestäuberwechsel, Praeadaptation, Rüssel, Pendel-Schwirrflug, Swing-hovering, Jagd-Spinnen, *Sparassidae*, *Ctenidae*, Räuber-Beute-Beziehung

Summary: Since DARWIN's prediction, the extremely long tongues of tropical hawkmoths have been understood to be the result of co-evolutionary competition with the long nectar spurs of orchids. However, extremely long-proboscis hawkmoths are not restricted to the exploitation of highly specialized sphingophilous flowers. Due to their long tongues and hovering flight they avoid ambush predators such as huntsman spiders, which lurk among flowers. However, the hovering hinders full insertion of the proboscis into the long spurs of orchids. Some orchids deter moths with swinging flight by forcing them to land on their protruding labelum; this is the case with *Angraecum sesquipedale* and *Xanthopan morgani praedicta*. Illegitimate visitors with tongues longer than the orchid spurs can exploit the nectar or even waste the pollinaria, thus exerting selection pressure towards spur elongation, consequently shifting pollinators from shorter to longer tongued moths.

Der berühmte Evolutionsforscher Charles DARWIN (1809-1882) kultivierte in seinem Gewächshaus Orchideen und erhielt auch ein Exemplar der madagassischen Kometen-Orchidee, *Angraecum sesquipedale*, die heute ein Symbol dieses Landes ist. DARWIN versuchte, die Besonderheit dieser Orchideenblüte mit ihrem extrem langen Nektarsporn zu verstehen und forderte als Bestäuber einen Schwärmer mit einem sehr langen Rüssel, geeignet um den Nektar tief im Sporn zu erreichen. Nur wenn der Kopf des Bestäubers beim Besuch die Blüte berührt, könnten sich auf der glatten, von Schuppen freien Rüsselbasis die Pollinarien anheften (DARWIN, 1862). Diese Annahme wurde vom Evolutionsbiologen WALLACE (WALLACE, 1867) unterstützt. ROTHSCILD and JORDAN beschrieben in ihrer Revision der Sphingiden (ROTHSCILD, JORDAN, 1903) zwei madagassische Schwärmer mit entsprechend langen Saugrüsseln, *Xanthopan morgani* und *Coelonia solani*. Sie entschieden sich für *Xanthopan morgani* als wahrscheinlichen Bestäuber von *Angraecum sesquipedale* und nannten die in Madagaskar endemische Rasse *praedicta* als Hinweis auf die Vorhersage von DARWIN und WALLACE. Seitdem werden die (extrem) auffällig langen Saugrüssel der Schwärmer als Ergebnis eines coevolutiven Wettlaufs mit der Ausbildung immer längerer Nektarspore der

Pflanzen angesehen, wie es DARWIN und WALLACE angenommen hatten. Der schwedische Botaniker NILSSON (NILSSON, 1988) konnte für die europäischen *Platanthera*-Orchideen mit langen Spornen einen höheren Fruchtansatz bei Blüten nachweisen, deren Sporne länger waren als die Rüssel der potentiellen Bestäuber. Während der Selektionsdruck der langrüssligen Schwärmer auf die Spornverlängerung der Orchideen wahrscheinlich ist, gibt es bisher keine überzeugenden Argumente für die reziproke Längenzunahme der Saugrüssel durch die Pflanzenspore. Die extrem langrüssligen Schwärmer sind Generalisten und nicht nur von den hoch spezialisierten Orchideen abhängig. Sie besuchen in Madagaskar und in den Tropen Süd- und Mittelamerikas durchaus auch wenig spezialisierte Blüten wie z. B. die der »Wandelröschen« *Lantana camara* oder *Clerodendron putre/Verbenaceae* (WASSERTHAL, 1993).

Lange Rüssel und Pendel-Schwirrflug als Adaptation gegenüber räuberischen Spinnen

Es gibt neuere Beobachtungen, die eine andere Ursache für die evolutive Längenzunahme der Schmetterlingsrüssel nahelegen. Die Gruppe der Schwärmer unter den Nachtfaltern verdankt ihren Namen ihrem Verhalten, den Nektar im Schwirrflug aus den Blüten zu saugen. Sie müssen ihren

Prof. Dr. Lutz Thilo Wasserthal,
Platenstr. 29, 91054 Erlangen,
Lutz.Thilo.Wasserthal@fau.de,
www.lt-wasserthal.de,

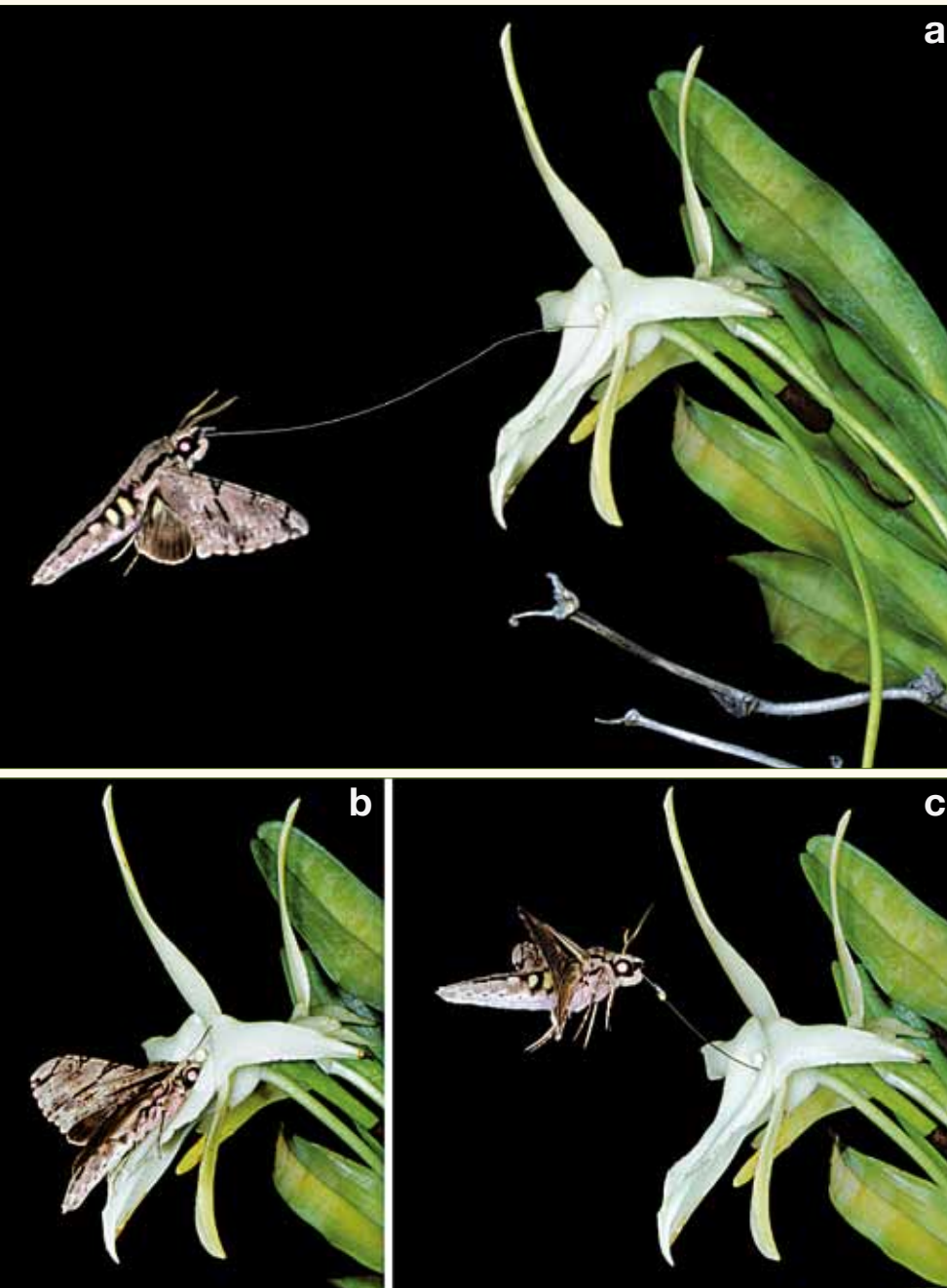
war von 1986 bis
2005 Vorstand des
Zoologie Lehr-
stuhls 1 der Uni-
versität Erlangen.
Seine Forschungs-
schwerpunkte
sind Entomologie,
Atmung und Kreis-
lauf der Insekten
sowie Dreiecksbeziehungen zwi-
schen Blüten, Bestäubern und Räu-
bern, insbesondere der Schwärmer.



Die Abbildungen sind vom Autor.

Flugmotor nicht abstellen und können so bei Störungen sehr schnell ausweichen. Ein Beispiel ist das wie ein Kolibri schwirrende Taubenschwänzchen, das oft in Gärten beobachtet wird. Der gelegentlich nach Europa einwandernde Windenschwärmer mit seinem bis zu 12 cm langen Rüssel zeigte im Fluglabor einen auffälligen Schwirrflug. Sobald die Rüsselspitze in eine Blüte eingetaucht war, setzte ein heftiger fast halbkreisförmiger Pendel-Schwirrflug um die Blüte ein. Daraus ergab sich die Frage, wie sich die langrüssligen madagassischen Schwärmerarten an den langspornigen Orchideen-Blüten verhalten. Die langrüssligen Schwärmerarten wurden zunächst in Madagaskar und später im Erlanger Universitäts-Tropenhaus in Nachzucht zusammen mit den *Angraecum*-Orchideen beobachtet und u.a. mit Infrarotkameras gefilmt.

Fast alle madagassischen sowie die ebenfalls beobachteten südamerikanischen Schwärmer mit extrem langen Saugrüsseln zeigten diesen Pendel-Schwirrflug während des Blütenbesuchs und nährten den Verdacht, dass es sich dabei um ein Prädatoren Ausweichverhalten handeln muss (WASSERTHAL, 1993). Konfrontations-Experimente in großen Freiland- und Gewächshauskäfigen wurden mit verschiedenen Schwärmerarten und Spinnen der Familie *Sparassidae* aus



a *Xanthopan morgani praedicta*, die erste fotografische Dokumentation der Bestäubung von *Angraecum sesquipedale*: Eintauchen des Rüssels (a), Landung auf dem vorstehenden Labellum (b), Rückwärtsflug mit Pollinarien auf der Rüsselbasis (c) (WASSERTHAL, 1997)

Madagaskar und *Ctenidae* aus Costa Rica durchgeführt. Diese frei jagenden Spinnenarten haben einen hochentwickelten Vibrationssinn. Sie können die Nachtfalter beim Warmzittern und beim Schwirrfly noch aus 3 m Entfernung orten und gezielt verfolgen, um sie mit einem Sprung zu ergreifen (WASSERTHAL, 1993 u. 1998). Die Konfrontationsversuche zeigten, welchen Vorteil dieser Pendel-Schwirrfly an den Blüten bietet. Die langen Saugrüssel erlauben es den Faltern, von den meisten Blüten einen sicheren Abstand zu wahren, und der Pendel-Schwirrfly hindert die lauernden Räuber daran, zu zielen und den geeigneten Moment zum Absprung zu finden (WASSERTHAL, 2001). Die Falter entgehen so den Fangattacken dieser Jagdspinnen. Die Hypothese, die extrem langen Saugrüssel seien primär zur Feindvermeidung entstanden, wurde zugunsten der reziproken Coevolution zurückgewiesen mit dem Argument, dass Spinnen im Freiland nicht beim Fang großer Schwärmer beobachtet wurden (NILSSON, 1998). Diese Fangaktionen finden jedoch im Dunkeln statt. Zudem befinden sich die meisten Blüten im Kronendach des Regenwaldes, sodass das Beobachten schwierig ist.

Wie wird *Angraecum sesquipedale* bestäubt trotz des hinderlichen Pendel-Schwirrfly?

Es bestand die Annahme, der Pendel-Schwirrfly sollte es den Schwärmern sehr erschweren oder gar unmöglich machen, ihren Rüssel tief genug in die Sporne der *Angraecum* Orchideen einzutauchen, um an den Nektar zu gelangen und die Pollinarien an der passenden basalen Stelle des Rüssels abzu-



Zwei *Xanthopan morgani praedicta* im Pendel-Schwirrfly vor *Angraecum longicalcar*: Es gelingt ihnen nicht, den ausgestreckten Rüssel in den Sporn einzuführen. Die Schwärmer erreichten die Nektarsäule nicht und entfernten nicht die Pollinarien.

heben. Nur so können sie beim nächsten Besuch auf das Rostellum der Orchidee übertragen werden. Um diese Hypothese zu testen, wurden 1992 im Südosten Madagaskars Besuche von *Xanthopan morgani* bei *Angraecum sesquipedale*-Blüten beobachtet und mit Infrarot-Videos dokumentiert. Es erwies sich, dass *Xanthopan* in dieser Region selten war und wir installierten ein großes Flugzelt über blühenden *Angraecum sesquipedale* zusammen mit zwei gefangenen *Xanthopan*. Das gefangene Männchen trug an seiner Rüsselbasis bereits ein Viscidium (Pollinarium-Klebscheibe) und Nektarreste. Dies war der erste Hinweis auf seine Bestäuberrolle bei *Angraecum sesquipedale*. Im Flugkäfig besuchten sowohl das Männchen wie das Weibchen häufig die Blüten. Sie zeigten kräftigen Pendel-Schwirrflug, jedoch während sie den Rüssel in den Sporn eintauchten, berührten sie schließlich mit den Beinen das vorragende Labellum, stoppten das Pendeln und konnten so »sitzend!« den Rüssel tief in den Sporn eintauchen. Sie entfernten die Pollinarien und übertrugen sie später auf andere Blüten (WASSERTHAL, 1997). Das Labellum als Landeplattform ist also hier für die Bestäubung sehr wichtig. Ähnlich verläuft die Bestäubung bei *Angraecum sororium* durch den ebenfalls pendel-schwirrenden Sphingiden *Coelonia solani* (WASSERTHAL, 1997).

Die Verführung oder Nötigung zum Niedersetzen unterläuft eigentlich das »Sicherheitsinteresse« der Falter, die ja mit abgestelltem Flugmotor angreifbar sind. Manche sphingophile Blüten sind beweglich mit der Pflanze verbunden. Sie ermöglichen den Faltern, ihren Pendel-Schwirrflug zusammen mit der Blüte fortzusetzen, während der Rüssel teilweise oder völlig in die Nektarröhre eingetaucht ist. So kommen Sie dem »Sicherheitsinteresse« ihres Bestäubers entgegen. Die mittelamerikanische Orchidee *Dendrophylax lindenii*

Ein Weibchen von *Coelonia solani*, das im stationären Schwirrflug die Pollinarien an der Rüsselbasis aufnahm (Pfeil) und den Pollen später übertrug. Dies ist die erste Dokumentation eines erfolgreichen Besuchs von *Angraecum longicalcar* durch einen extrem langrüssligen Falter.

mit einem ca. 11-17 cm langen Nektarsporn hat eine besonders vorragende Lippe mit auffällig langen seitlichen Fortsätzen, die gut als Landeplattform für die dort lebenden langrüssligen und pendel-schwirrenden Schwärmer der Gattung *Cocytius* geeignet ist (SUBRAHMANYAM, 2008). Die Blüten schweben beweglich in der Luft an bis 25 cm langen Blütenstielen und ermöglichen dadurch wahrscheinlich ein Mitpendeln, wenn der kräftige Schwärmer schwirrend auf der Lippe sitzt. In Costa Rica konnte an *Posoqueria latifolia* / *Rubiaceae* das teilweise Mitpendeln der schlanken hängenden Blüten mit *Amphimoea walkeri* gefilmt werden. Eine andere Strategie haben die Baobabs (*Adansonia rubrostipa* / *Bombacaceae*) mit ihren Pinselblüten beschriften (BAUM, 1995). Sie profitieren geradezu vom Pendeln der Schwärmer, weil dabei der Körper über die langen Antheren und die Narbe streift (WASSERTHAL, 1994). Bemerkenswert ist, dass die Schwärmerarten mit den längsten Rüsseln (*Amphimoea* bis 28 cm (MOSS, 1920) in den Tropen der neuen Welt vorkommen, wo es sphingophile (= von Schwärmern bestäubt, Anm. d. Red.) Blüten mit extrem langen Nektarröhren vor allem in anderen Pflanzenfamilien als den Orchideen gibt.

Die fehlende Landeplattform von *Angraecum longicalcar* als Hindernis für erfolgreiche Bestäubung durch pendel-schwirrende langrüsslige Schwärmer

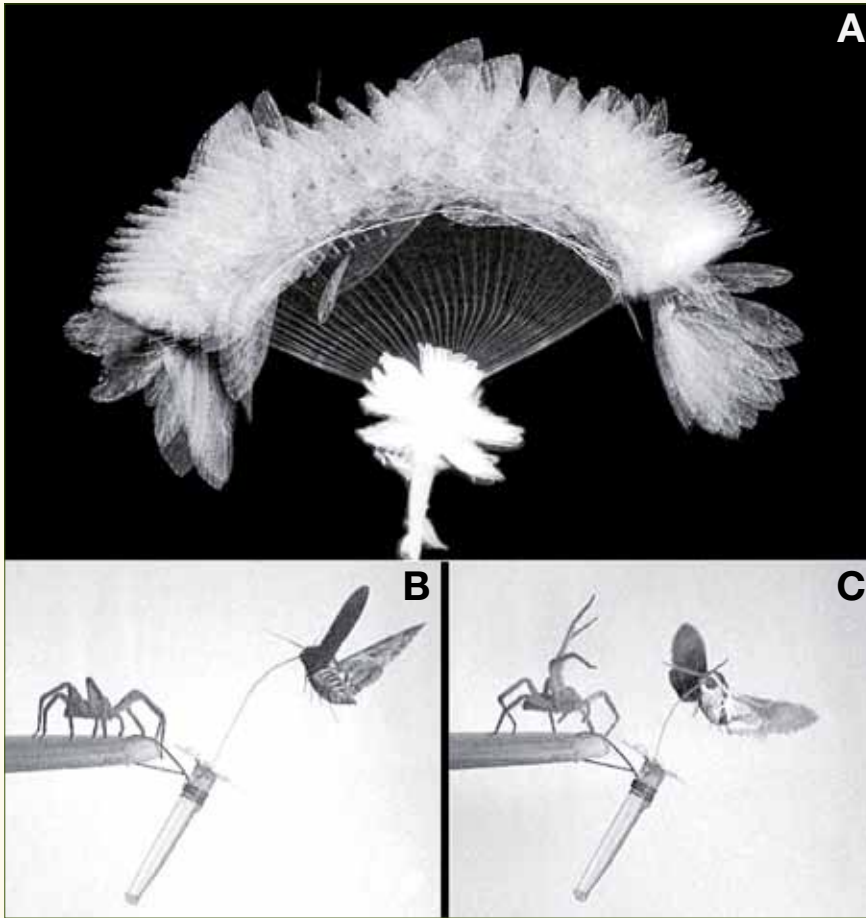
Mit bis zu 40 cm Spornlänge gehört *Angraecum longicalcar* neben *Angraecum sesquipedale* zu den längst-



Angraecum longicalcar, Rispe mit zehn extrem langspornigen Blüten

spornigen Orchideen (HERMANS, J., HERMANS, C., DU PUY, CRIBB, BOSSER, 2007). Es trägt bis zu zehn Blüten an einem Trieb. Diese endemische madagassische Orchidee ist aus ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet verschwunden. Wir erhielten 1994 gezüchtete Pflanzen von Marcel LECOUFFLE aus Paris und konnten sie bis heute kultivieren. Zudem züchteten wir in einem Erlanger Uni-Gewächshaus alle relevanten langrüssligen Schwärmerarten unter subtropischen Bedingungen und synchronisierten die Schlupfzeitpunkte der Nachtfalter mit

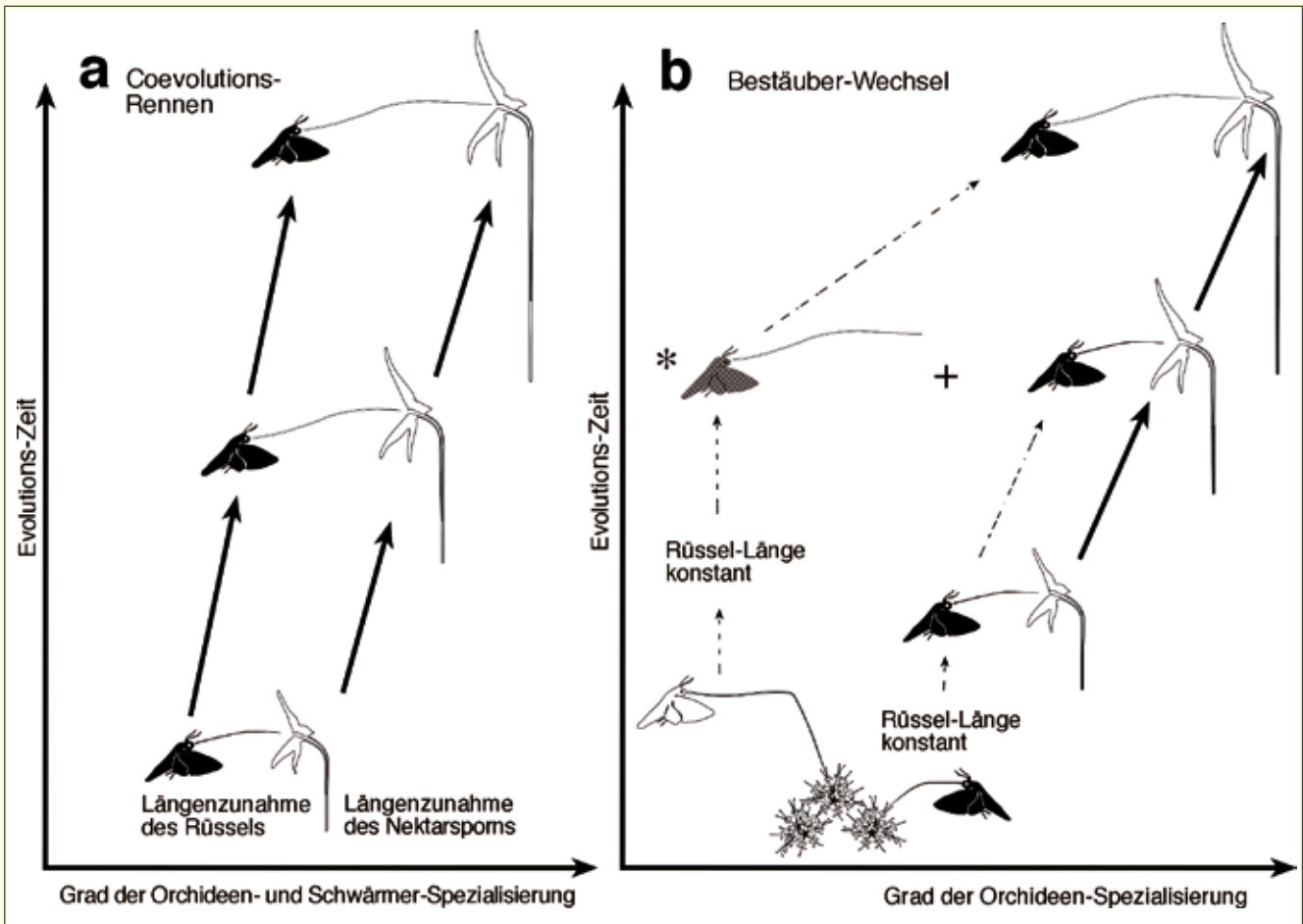




A) Pendel-Schwirrflyg eines Windenschwärmers an einem Compositen-Blütenstand, mit Stroboskop aufgenommen
 B) u. C) Die Jagdspinne *Cupiennius coccineus* wechselt von der Lauer zur Angriffshaltung, ohne auf einen schwirrenden Windenschwärmer zu springen, der vor einer Kunstblüte zwischen Position B und C im Sekundentakt hin- und herpendelt (WASSERTHAL, 2001).

der Blühphase der Orchideen zwischen 1995 und 2009. Bei Konfrontationsexperimenten mit 21 *Xanthopan morgani praedicta* zeigte sich, dass keiner dieser Schwärmer beim Besuch von *Angraecum longicalcar* den Saugrüssel tief genug in die Sporne eintauchen

Gegenüberstellung des Coevolutionsmodells von DARWIN (1862) und des Bestäuberwechsel-Modells: Wettlauf zwischen zunehmender Spornlänge und Rüssellänge (a), Rekrutierung von Blütengeneralisten mit bereits unterschiedlich stark verlängerten Saugrüsseln als Bestäuber langsporniger *Angraecum*-Orchideen und der allmähliche Bestäuberwechsel (b) durch ursprünglich illegitime Besucher (*)



konnte, um den Nektar zu erreichen, weil die Blüte nicht resupiniert ist und dadurch das Labellum nach oben ragt. Die Blüte kann so nicht das Landen erzwingen. So behielten die Falter ihren Pendel-Schwirrfly bei und erprobten eine Blüte nach der anderen, ohne sich dicht genug anzunähern und den Nektar zu erreichen, der nur die untere Hälfte des Spornes füllt. Die andere madagassische *Sphingiden*-Art mit extrem langem Saugrüssel, *Coelonia solani*, wurde ebenfalls mit dieser Orchidee konfrontiert und nur eines von 7 Tieren mit einer Rüssellänge von 19 cm entfernte und übertrug die Pollinarien. Dieses Tier unterschied sich im Verhalten von den anderen: es zeigte kein spontanes Pendel-Schwirren vor den Blüten. Alle 19 getesteten *Panogena lingens*, die nie beim Blütenbesuch pendeln, konnten ihre Rüssel voll in den Sporn eintauchen, aber gelangten nicht an den Nektar, weil ihre Rüssel mit 7,4 bis 11,5 cm zu kurz waren. Keines der Tiere entfernte die Pollinarien, da die Proportionen dieser Blüte zu groß für den zierlichen Saugrüssel von *Panogena lingens* sind.

Neben diesen großblütigen und extrem langspornigen *Angraecum*-Arten gibt es in Madagaskar eine Vielzahl an mäßig langspornigen angraecoiden Orchideen. Für die Bestäubung zahlreicher dieser Arten sorgt *Panogena lingens*, ein kleinerer langrüssliger Schwärmer aus der Verwandtschaft der pendel-schwirrenden Arten, der selbst aber nie pendelt. Daher kann diese Art Orchideenblüten bestäuben, die infolge fehlender Resupination kein vorragendes Labellum besitzen, wie *Angraecum arachnites* und *Angraecum linearifolium*. Dies belegen auch Befunde von Pollinarien verschiedener Orchideen an unterschiedlichen Stellen der basalen Rüssel gefangener *Panogena lingens* (NILSSON, JONSSON, RASON, RANDRIANJOHANY, 1985; NILSSON, JONSSON, RALISON, RANDRIANJOHANY, 1987; NILSSON, RABACONANDRIANINA, 1988).

Bestäuberwechsel

Besucher mit Saugrüsseln, die länger sind als die Sporne der besuchten Orchideen können den Nektar

ausbeuten und sogar die Pollinarien ohne Bestäubungseffekt vergeuden. Es konnte gefilmt werden, dass solche illegitimen Besucher die weiter distal am Rüssel angeklebten Pollinarien von der unvollständig eingerollten Rüsselspirale wegputzen und damit die Pflanze nicht nur den Nektar verliert, sondern auch ihr Fortpflanzungs-

erfolg eingeschränkt wird. So tragen die illegitimen Besucher dazu bei, den Selektionsdruck zu weiterer Spornverlängerung zu erhöhen. Wenn die Blüte ihren Sporn vergrößert hat, kann es zu einem Wechsel vom bisher kürzer rüssligen Bestäuber zum länger rüssligen Bestäuber kommen, wobei der vormalige Bestäuber nicht mehr den

Angraecum sesquipedale





Nektar erreicht und die Blüte für ihn als Täuschblume wirkt. Daraus ergibt sich eine grundlegende Abwandlung der bisherigen Vorstellung von einem wechselseitigen Anpassungsprozess. Die langen Saugrüssel und der Pendel-Schwirrfly sind vermutlich ein sehr altes Merkmal. Fossile Jagdspinnen sind bereits für die Zeit des Carbons nachgewiesen (KITTEL, 1910). Als die Schwärmer später auf der Bühne der Evolution erschienen, waren sie mit Jagdspinnen konfrontiert und entwickelten ihre langen Saugrüssel. Orchideen mit Nektarsporen profitierten von der Existenz von bereits vorhandenen Schwärmerarten unterschiedlicher Rüssellänge. Sie rekrutierten jeweils die Bestäuberart für ihren Pollinarien-Transport mit dem bestgeeigneten Rüssel. Wenn zahlreiche Besucher mit noch längerem Rüssel die Blüten ausbeuteten, ohne mit ihrer Rüsselbasis die Pollinarien abzunehmen und auf die nächste Blüte zu übertragen, konnten vor allem diejeni-

gen Blüten Samen bilden, die im Rahmen der Variabilität die jeweils längeren Sporne besaßen. Somit erreichten die Orchideen nur eine wirksame Bestäubung, wenn sie ihre Nektarspore weiter verlängerten.

Schlussfolgerung

Die beobachteten Blütenbesuche an angraecoiden Orchideen durch die Nachtschwärmer bestätigen DARWINs Hypothese, dass diese Blüten auf Bestäuber angewiesen sind, deren Rüssellänge der Spornlänge entspricht. Die langen Saugrüssel und der Pendel-Schwirrfly vor der Blüte sind für die Schwärmer eine Anpassung zur Vermeidung von Prädatoren-Attacken. Durch den Zwang, sich zum Blütenbesuch auf dem vorragenden Labellum setzen zu müssen, »bezahlen« diese Nachtfalter jedoch für die relativ großzügige Nektarbelohnung mit Behinderung ihrer Flugbewegung. Die Orchideen gewinnen einen sehr flugaktiven Bestäuber zur Verbreitung ihres Pol-

lens, dem sie exklusiv eine große Nektarmenge für ihren energieaufwendigen Flug bieten. Die Schwärmer jedoch besuchen auch eine Vielzahl anderer Blüten und sind nicht auf die nur saisonal verfügbaren langspornigen Orchideen angewiesen.

Danksagungen

Diese Untersuchung wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert (Wa 158/4). Sie wurde mit Erlaubnis der madagassischen Regierung und der Forstbehörde durchgeführt. Ich bin besonders Mme. Prof. Berte RACOTOSAMIMANANA, Universität Antananarivo, verpflichtet, die die Untersuchung von Anfang an gefördert hat. Ich danke Dr. Martin GÖPFERT für die Hilfe beim Schwärmerfang sowie Claudia OBERMEIER und Angela BRUNS für Ihre Hilfe bei der Nachzucht der Falter und Pflanzen. Ebenso danke ich Thomas MESSING-SCHLAGER und Alfred SCHMIEDL für technische Hilfe.

Literatur:

- BAUM, D. A. (1995): The comparative pollination and floral biology of baobabs (*Adansonia*-Bombacaceae): *Annals of the Missouri Botanical Garden* **82**:322-348
- DARWIN, C. (1862): On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects
- HERMANS, J.; HERMANS, C.; DU PUY, D.; CRIBB, P. J. and BOSSE, J. (2007): *Orchids of Madagascar*; Royal Botanical Gardens, Kew, 2nd ed.:398 pp.
- KITTEL, K.A. (1910): *Grundzüge der Paläontologie*, 1 Abt. Invertebrata:607 pp.
- MOSS, A. M. (1920): Sphingidae of Para, Brazil; *Novitates Zoologicae* **27**:333-415
- NILSSON, L. A. (1988): The evolution of flowers with deep corolla tubes; *Nature* **334**:147-149
- NILSSON, L. A.; JONSSON, L.; RASON, L. and RANDRIANJOAHANY, E. (1985): Monophily and pollination mechanisms in *Angraecum arachnites* SCHLTR. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawkmoths (Sphingidae) in Madagascar; *Biological Journal of the Linnean Society* **26**:1-19
- NILSSON, L. A.; JONSSON, L.; RALISON, L. and RANDRIANJOAHANY, E. (1987): Angraecoid orchids and hawkmoths in Central Madagascar: Specialized pollination systems and generalist foragers; *Biotropica* **19**:310-318
- NILSSON, L. A. and RABACONANDRIANINA, E. (1988): Hawkmoth scale analysis and pollination specialization in the epilithic Malagasy endemic *Aerangis ellisii* (REICHENB.FIL.) Schltr. (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **97**:49-61
- NILSSON, L. A. (1998): Deep flowers for long tongues. *Trends in ecology and evolution* **13**:259-260
- ROTHSCHILD, L.W. and JORDAN, K. (1903): A revision of the lepidopterous family Sphingidae; *Novitates Zoologicae* **9** (Supplement):1-972
- SUBRAHMANYAM, P. (2008): In den Sümpfen Floridas auf der Suche nach der Geisterorchidee; *Orchideenkurier* **5**:3-6
- WALLACE, A. R. (1867): Creation by law; *Quarterly journal of science* **4**:470-488
- WASSERTHAL, L. T. (1993): Swing-hovering combined with long tongue in hawkmoths, an antipredator adaptation during flower visits. In: W. Barthlott et al. ed.: *Animal-Plant Interactions in Tropical Environments*:77-87
- WASSERTHAL, L. T. (1994): Von langrüsseligen Schwärmerarten, *Forschung; Mitteilungen der Deutschen Forschungsgemeinschaft* **3**:8-11
- WASSERTHAL, L. T. (1997): The pollinators of Malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift; *Botanica Acta* **110**:343-359
- WASSERTHAL, L. T. (1998): Deep flowers for long tongues. *Trends in ecology and evolution* **13**:459-460.
- WASSERTHAL, L. T. (2001): Anpassungen bei Sphingiden zur Vermeidung von Spinnen- und Fledermaus-Attacken; *Verhandlungen des Westdeutschen Entomologentag 2000*, Löbecke Museum, Düsseldorf:13-30
- WASSERTHAL, L. T. (2013): Evolution of long-tongued hawkmoths and pollination of long-spurred *Angraecum* orchids; *Proceedings of the 20th World Orchid Conference, Singapore* **2011**:280-284



Angraecum sesquipedale var. *angustifolium*