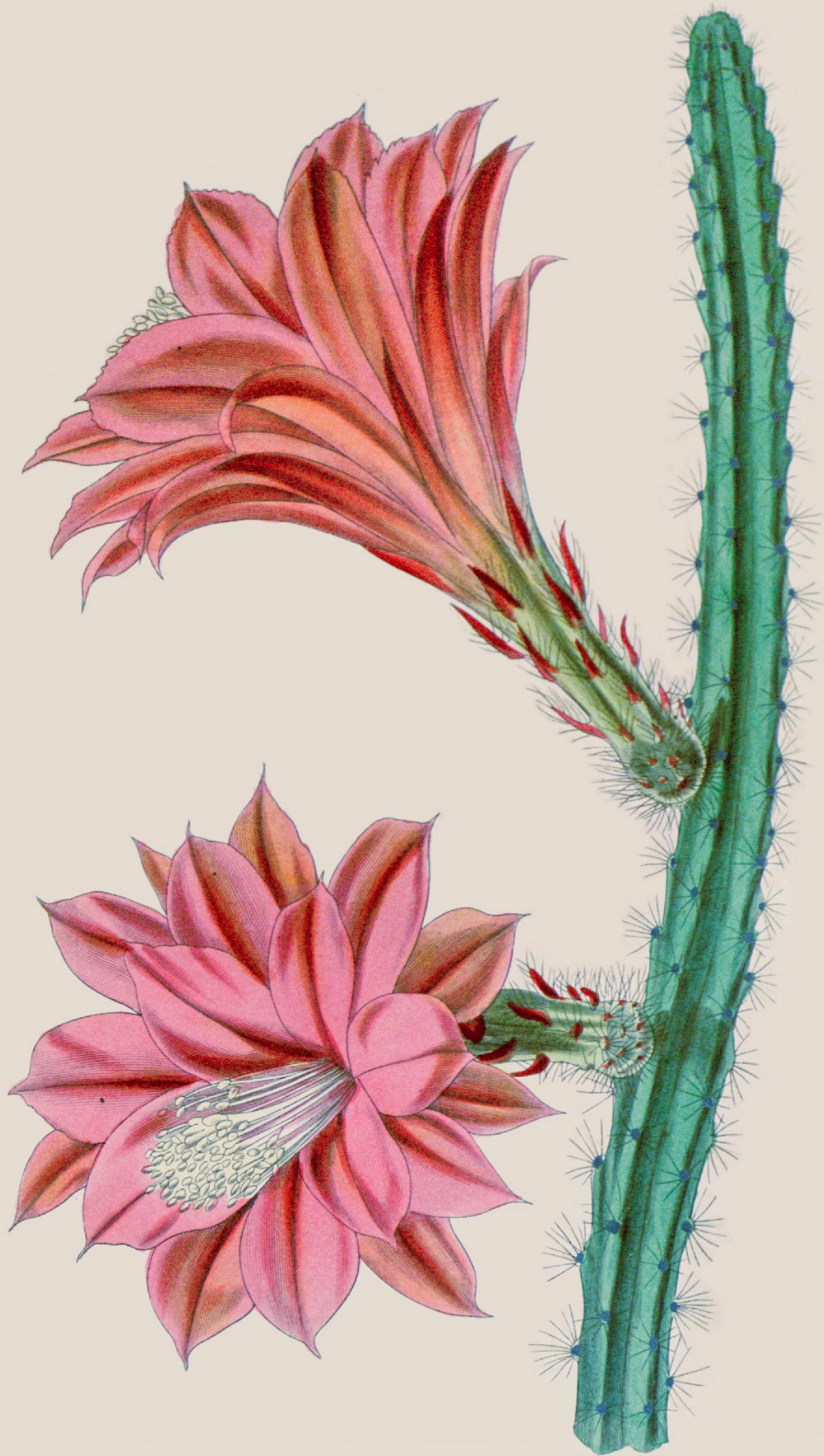


Kakteen und ihre Bestäuber
Naturhybriden



Beobachtungen im Nordosten
der Atacamaseenke

Naturhybriden

Kakteen und ihre Bestäuber - Beobachtungen im Nordosten der Atacamasenke

Verzeichnis der Bilder

Hybriden und ihre Basisarten:

Bild01 *Maihueniopsis camachoi*

Bild02 *Cumulopuntia ignescens*

Bild03 *M. camachoi* x *C. ignescens*

Bild04 *Maihueniopsis camachoi*

Bild05 *Maihueniopsis glomerata*

Bild06 *Maihueniopsis camachoi* x *M. glomerata*

Bild07 *Echinopsis atacamensis* ssp *atacamensis*

Bild08 *Echinopsis formosa*

Bild09 *Echinopsis formosa* x *E. atacamensis*

Bild10 *Echinopsis atacamensis* x *E. formosa*

Bild11 *Echinopsis atacamensis*

Bild12 *Oreocereus leucotrichus*

Bild13 *Oreocereus leucotrichus*

Bild14 *O. leucotrichus* x *Echinopsis atacamensis*

Bild15 *O. leucotrichus* x *Echinopsis atacamensis*

Biene *Trichothurgus aterrimus* an Blüten von:

Bild16 *Maihueniopsis camachoi*

Bild17 *Maihueniopsis camachoi*

Bild18 *Maihueniopsis camachoi*

Bild19 *Maihueniopsis camachoi*

Bild20 *Maihueniopsis glomerata*

Bild21 *Maihueniopsis glomerata*

Bild22 *Maihueniopsis glomerata*

Bild23 *Cumulopuntia ignescens*

Bild24 *Cumulopuntia ignescens*

Bild25 *Cumulopuntia sphaerica*

Bild26 *Cumulopuntia sphaerica*

Bild27 *Echinopsis atacamensis*

Bild28 *Echinopsis atacamensis*

Bild29 *Echinopsis formosa*

Bild30 *Echinopsis atacamensis* x *E. formosa*

Bild31 *Oreocereus leucotrichus*

Bild32 *Oreocereus leucotrichus*

Bild33 *Haplopappus rigidus* (Compositae)

Bild34 *Haplopappus rigidus* (Compositae)

Bild35 *Chuquiraga atacamensis* (Compositae)

Bild36 *Chuquiraga atacamensis* (Compositae)

- Die im Text erwähnten Bilder können durch Anklicken direkt angewählt werden. Vom aufgerufenen Bild zurück zum Text mit [Alt] + [Positionstaste rückwärts ←].
- Durch Anklicken der Koordinatenangaben unter den Bildern wird in eigenem Fenster die Stelle auf einer Satellitenkarte von Google Maps angezeigt. Diese kann auch auf dreidimensionale Darstellung oder auf kartographische Darstellung mit Höhenlinien umgestellt werden.
- Die Bilder sind 1920 Pixel breit (für Fotodruck 19cm breit) und können direkt vom pdf-Dokument in ein Word (.doc)- oder Open (.odt)-Dokument hinüberkopiert werden.
- Darstellung der Bilder mit voller Auflösung bei Zoom 200% (Zoom aufrufen mit [Ctrl]+[Y])
- [Ctrl]+[1] für Zoom 100% [Ctrl]+[3] für Darstellung Seitenbreite
[Ctrl]+[H] für Lesemodus [Ctrl]+[L] für Vollbildmodus

Zum Titelbild:

Im englischen illustrierten Gartenmagazin „Curtis’s Botanical Magazine, V. 67 [no. 3822]“ erschien im Jahre 1840 dieser Beitrag zu einer gezüchteten Kaktushybride unter dem Namen *Cereus speciosissimus*; Hybridus. Although this beautiful *Cereus* is distinctly stated by Dr. Lindley to be a hybrid production, raised by Mr. Mallison, gardener to Sir Samuel Scott, from seed of *Cereus speciosissimus*, fertilized by *C. flagelliformis*, and although this circumstance is quoted by Dr. Pfeiffer, yet this author raises it to the rank of a species, and defines it as *C. Smithii*. It is a ready flowerer, and a great ornament to the Cactus-house.

Bei vergleichender Betrachtung der drei klar unterscheidbaren Vegetationszonen von Sud Chichas (Potosí, Bolivien), dem mittleren Abschnitt der Valles Calchaquíes (Salta, Argentinien) und dem Nordosten der Atacamasenke (Antofagasta, Chile), fallen die zahlreichen, deutlich erkennbaren Kaktushybriden der Atacamasenke auf. Währenddem diesbezüglich in Sud Chichas insbesondere die heillos vermischten Tunillas und Opuntien hervortreten, sind es in den Valles Calchaquíes hauptsächlich die mit dem *Echinopsis terschekii* vermischten Formen des reinen *Echinopsis atacamensis* (ssp. *atacamensis*), welchen der Name *Echinopsis atacamensis* ssp. *pasacana* zugeteilt wurde und die hier als alleinige Art dieses Riesenkaktus' auftreten. Tunilla, Opuntia und Echinopsis der erwähnten hybridisierten Form sind allesamt fruchtbar und pflanzen sich fort. Trotz einiger weiterer gesehener Hybride scheint in diesen beiden Gebieten aber die saubere Artentrennung auch bei der in Sud Chichas hohen Artenvielfalt gut gewährleistet.

In der Atacamasenke indes ist trotz bloss weniger Kaktusarten jede dieser in mindestens einer hybridisierten Form leicht zu finden. In Annahme, dass die biologische Mechanik, welche die Verschmelzung artfremder Pollenzellkerne mit den Eizellen verhindert, bei den Kakteen der drei erwähnten Gebiete von selbiger Wirksamkeit ist, könnte die erhöhte Hybridisierung an der Art der Bestäubung liegen. Hier sind denn auch deutliche Unterschiede unter den Gebieten auszumachen. Insbesondere das sehr artenreiche Sud Chichas verfügt über das gesamte Spektrum allgemeiner Bestäuber, worunter auch etliche Spezialisten, wie oligolektische Wildbienen, die zur Hochzucht ihrer Larven bloss Pollen und Nektar weniger, ausgesuchter Arten verwenden. Auch wenn die Calchaquí-Täler wesentlich trockener sind als Sud Chichas, weisen diese doch eine reiche Flora auf, die sich an diese Umgebungsverhältnisse angepasst hat und auch hier findet sich eine reiche Artenvielfalt an Bestäubern einschliesslich Spezialisten. Hinzu kommt bei beiden Gebieten noch die Nähe tropischen und subtropischen Urwaldes im östlich anschliessenden Chaco, woher beispielsweise die jahreszeitlich migrierenden Kolibris zur Blüte während der sommerlichen Regenzeit erscheinen.

Ganz anders die Atacamasenke mit dem allseitig umgebenden Gebirge. Das Klima gehört wohl zum extremsten des Kontinentes und die Artenvielfalt beschränkt sich oft auf hochspezialisierte Pflanzen, die sich in ihrer Evolution an diese schwierigen Umweltbedingungen anzupassen wussten. Im Westen liegt das Kerngebiet der Atacamawüste, welche sich unverändert bis an die Pazifikküste erstreckt. Das Meereswasser ist durch den antarktischen Humboldtstrom derart kühl, dass selbst hier in den Tropen bloss eine minimale Verdunstung entsteht und auch die ständigen starken Westwinde kaum Feuchtigkeit zu den Anden tragen. Das unmittelbar im Osten sich türmende Hochgebirge der Anden besitzt hier sein durchschnittlich höchstes und beinahe breitestes Gebiet, bei welchem infolge der Trockenheit die Grenze des Dauerschnees über sechstausend Metern Höhe liegt, so hoch wie nirgends sonstwo auf dem Planeten. Bereits in der nördlich und südlich anschliessenden Region Chiles, Tarapacá und Atacama, sind die Berge auf 6000m Höhe vergletschert. Das Wasser für das Leben in diesem rundum isolierten Abschnitt des andinen Vorgebirges stammt aus im Sommer sporadisch fallenden Niederschlägen, welche auch jahrelang ausbleiben können, um dann wieder sintflutartig zu fallen und durch die Hunderte von Metern starken, sehr porösen verwitterten Lavaböden sogleich abzufließen. Wenige, durch Quellwasser gespeiste Bäche fliessen durch tiefe basaltische Lavasch-

luchten vom Hochgebirge zur Senke hinunter und versickern oder verdunsten meist noch bevor sie unten ankommen. Deshalb ist die einzige dauernd gesicherte Zufuhr von Feuchtigkeit jene wenige aus den oft stürmisch blasenden Westwinden vom rund 220km entfernten Pazifik. So erklärt sich denn die Erscheinung, wonach die meisten der hier wachsenden Pflanzen über und über mit Trichomen besetzt sind, an welchen frühmorgens mikroskopische kondensierte Tröpfchen glänzen. Bei solch kargen Verhältnissen darf auch die sehr beschränkte Anzahl an potentiellen Bestäubern nicht erstaunen. Einzig nennenswert für die Kakteen sind hier einige wenige Arten von solitären Wildbienen. Da sind denn oligolektische Schmalbienen (Halictidae, *Caenohalictus* sp.), welche hauptsächlich an den Blüten des *Oreocereus leucotrichus* oder andere wiederum an jenen des *Echinopsis atacamensis* [Bild07] erscheinen. Allem zuvor aber fällt hier gleich eine überaus fleissige Bauchsammlerin auf, so schwarz wie der Teufel, welche sozusagen keine Kaktusblüte auslässt und damit ein grosser Generalist, also eine polylektische Biene ist [Bild23]. Sie gehört zur grossen Familie der weltweit vorkommenden Megachilidae, von deren gut viertausend beschriebenen Arten 237 in Chile anzutreffen sind. Typische Merkmale dieser Familie sind die Anlage der Bruthöhlen in Hohlräumen (sowohl in Pflanzen wie auch in Fels und Boden), welche mit Pflanzenfasern, Blattstücken oder auch Mörtel oder Steinchen ausgekleidet werden, wie auch die Bürste auf der Unterseite des Abdomens des Weibchens, mit welcher dieses Pollen sammelt und deshalb als Bauchsammlerin bezeichnet wird [Bild17]. Der Familienname Megachilide hat nichts mit einem mächtigen Chile zu tun, sondern entstammt dem altgriechischen χεῖλον (Lippe). So ist denn die Oberlippe (Labrum) ausnehmend breit, was sich im grossen Abstand der Mandibeln zueinander offenbart [Bild16]. Eher aber ist mit Megachile (grosse Lippe) die Unterlippe (Labium) gemeint, aus welcher sich evolutionsmässig der Leck- und Saugrüssel der Bienen entwickelte und welcher bei unserer Familie sehr lang ist [Bild20, Bild24, Bild28]. Siehe dazu im [Anhang](#) „Entwicklung der Mundwerkzeuge bei Insekten“. Als ich mich im jüngsten Südfrühling (2017) in der Atacamasenke mit David Hunt traf, konnte auch er das Wirken dieses Bestäubers beobachten und versuchte dann anhand der geschossenen Fotos mehr über ihn zu erfahren. Er schrieb mir später dazu:

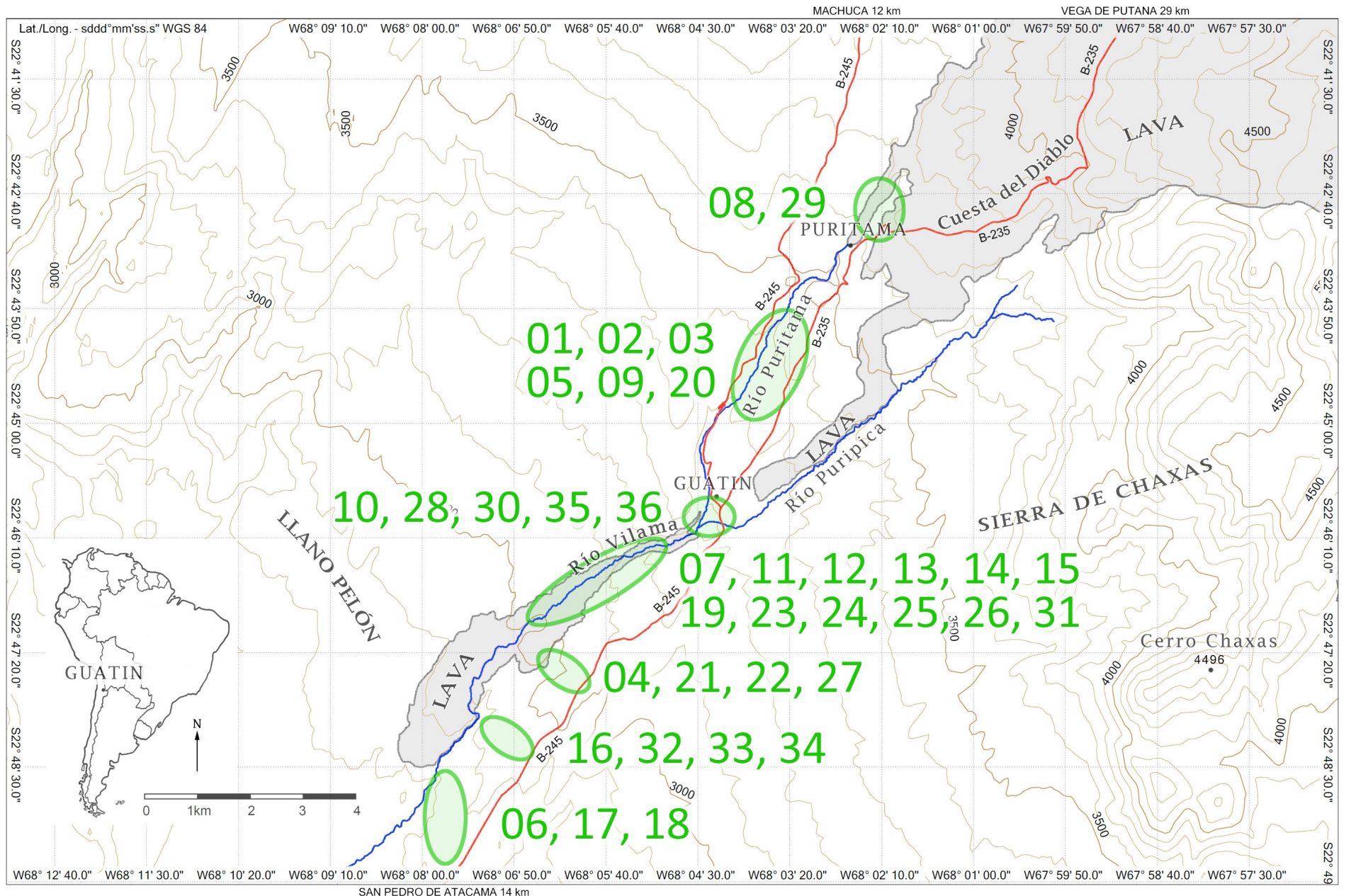
Purely by coincidence Fred Kattermann copied an e-mail to me he was sending to an expert on Atacama bees, so I contacted this person with one of my pictures of a bee in an *M. camachoi* flower. He (Laurence Packer, perhaps you know him?) responded 'by return' and I have inserted his identification in the caption (*Trichothurgus aterrimus*).

Trichothurgus aterrimus aber wird in verschiedenen wissenschaftlichen Veröffentlichungen (z.B. Laurence Packer; *Conservation Genetics of Oligolectic Bees; Conservation Biology, Vol19, No1, Feb.2005*) und auch in einer Dissertation ausdrücklich als oligolektische Biene an Cumulopuntien beschrieben. In einer nun gemachten Rückfrage an Packer bezeichnet er aber die vorangegangenen Veröffentlichungen als überholt und bestätigt nach Durchsicht der in unserem Bericht aufgeführten Bilder unsere Biene als polylektischer *Trichothurgus aterrimus*. Das Männchen [Bild20] des *Trichothurgus aterrimus* sieht dem Weibchen [Bild17] sehr ähnlich, besitzt aber keine Sammelbürste am hinteren Unterleib. Deutlich aber unterscheiden sich die beiden in ihrem Verhalten an den Blüten, gleich wie auch bei anderen beobachteten solitären Bienen feststellbar. Das Männchen nämlich ist ein stinkfauler Sack, füllt sich den Magen mit Nektar und Pollen und haut sich

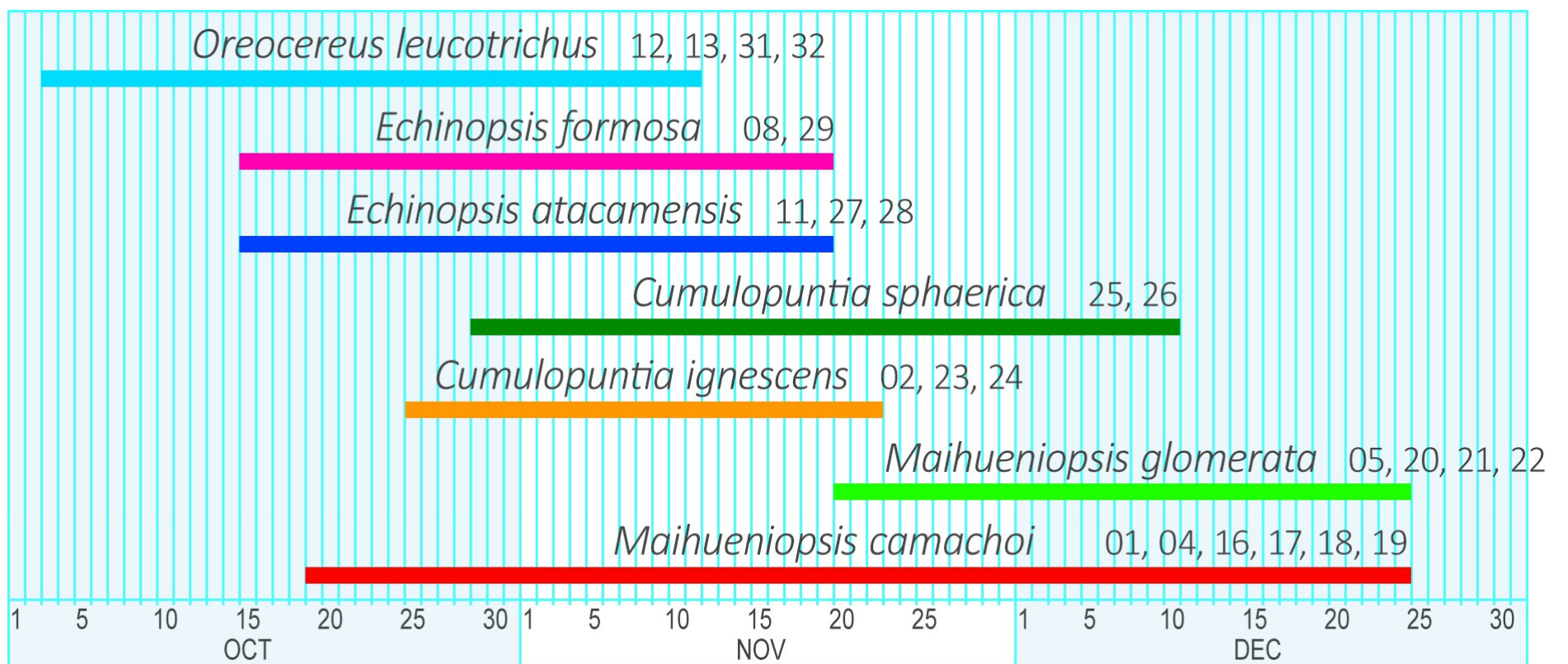
dann in den flauschigen Antheren zu jeglicher Stunde tagsüber zu einem Nickerchen aufs Ohr [[Bild20](#), [Bild26](#)], währenddem das Weibchen erwartungsgemäss während des ganzen Tages unermüdlich am Sammeln ist [[Bild21](#)]. Der *Trichothurgus aterrimus* ist, wie die solitären Bienen in den Anden allgemein, gegenüber dem Menschen sehr friedlich, gar scheu und macht sich bei Herantreten an die Blüten meist sogleich aus dem (Blüten-) Staub. Was er hingegen gar nicht mag, ist Konkurrenz der eigenen Art und so ist es durchaus üblich, welche in den Blüten oder auch am Boden anzutreffen, die sich gegenseitig ganz heftig verhauen und mit ihren starken Mandibeln zwicken [[Bild19](#)]. Beim Einnachten sind insbesondere an den Blüten der *Maihueniopsis camachoi* die faulen Männchen zu beobachten, welche bei der nächtlichen Schliessung der Blüte gleich darin liegenbleiben und somit geschützt vom eiskalten Westwind sowie auch vor Feinden gleich auf der Nahrungsquelle nächtigen.

Das mengenmässige Übergewicht des *Trichothurgus aterrimus* unter allen Kaktusbestäubern in diesem Gebiet ist unübersehbar. Das sehr fleissige Weibchen führt durch ihren hemmungslosen Besuch aller Kaktusblüten wohl ständig ein Pollengemisch aller jeweils zeitgleich blühenden Arten mit sich herum und wird durch ihre Gewohnheit, auf dem Fruchtblatt herumzuturnen und dabei wiederholt den pollenschwangeren Unterleib auf die Narbe zu pressen [[Bild18](#), [Bild21](#), [Bild25](#)] in nicht unwesentlicher Masse für die hier häufig anzutreffenden Hybriden verantwortlich sein.

Nachfolgend werden nun verschiedene Hybriden der Kakteen im Nordosten der Atacamasenke und die Basisarten, denen sie entstammen im Bereich von 2800 bis 3800 Metern Höhe aufgeführt und nachträglich unser *Trichothurgus aterrimus* beim Wirken in verschiedenen dieser Blüten gezeigt.



Die grün eingekreisten Gebiete zeigen die Stelle der Aufnahmen mit nebenstehender Bildnummer. Das gesamte Gebiet der Karte ist mit alter, verwitterter Lavaasche überdeckt. Mit „LAVA“ markiert ist ein überlagerter junger basaltischer Lavastrom. Der Río Puritama entspringt einer warmen Quelle, ist stark mineralhaltig und brackig, währenddem der Río Puripica sauberes Trinkwasser führt.



Typische Frühlingsblütezeit der beobachteten Kaktusarten. Alle Populationen wachsen entweder voll sympatrisch, überlappend oder unmittelbar aneinander angrenzend, mit Ausnahme von *Echinopsis formosa*, welche etwa 6km Abstand zu *Cumulopuntia sphaerica* und etwa 1km Abstand zu *Maihueniopsis glomerata* aufweist. Alle Blüten dieser Arten werden von der solitären, polylektischen Biene *Trichothurgus aterrimus* besucht, entweder als Hauptbestäuber, oder als fleissiger Mitbestäuber.

Die Zahlen rechts neben den Kaktusnamen sind die Bildnummern.

Hybride und ihre Basisarten

Die nachfolgenden Beschreibungen der Arten anhand der Bilder sind nicht vollständig und wiedergeben hauptsächlich die Eigenschaften, welche zum Verständnis der Hybriden und der Bestäuber von Bedeutung sind.

- [Bild01](#): *Maihueniopsis camachoi* ist der weitaus häufigste Kaktus in dieser Gegend und wächst zwischen etwa 2600m und 4000m Höhe kissenförmig mit Durchmessern bis über 150cm auf der ebenen Lavaasche, wie auch über grossen, schwarzen Basaltblöcken. Blühen tut er im Frühjahr von etwa Mitte Oktober bis zum Sommerbeginn um Weihnachten. Einzelne Kissen können dabei einen ganzen Monat lang immer wieder neue Blüten hervorbringen. Die süss-sauren Früchte werden von Insekten, Vögeln und vom Menschen geschätzt. Auf dem Bild sehen wir die für diese Art typische schirmartig geöffnete Narbe mit langen Ästen, welche sowohl von roter, wie auch von hellgrüner oder gar gleich gelber Farbe sein kann, wie die Kronblätter [Bild16](#). Die Staubblätter sind stets ganz von gelber Farbe, währenddem die Kronblätter meist gelb sind und oft braungelbe Ränder besitzen. Kronblätter in oranger Farbe sind selten. Die kegelförmigen Achsen laufen spitz zu und besitzen völlig flache, ungehökerte Oberfläche. Nach langer Trockenperiode aber können sie, wie auf diesem Bild, geschrumpelt sein. Die Areolen wachsen aus der ebenen Oberfläche ohne jegwelche Erhebungen. Siehe auch [Bild04](#), [Bild17](#), [Bild18](#), [Bild19](#).

- [Bild02](#): *Cumulopuntia ignescens* wächst erst ab 3000m und erreicht etwa 4000m Höhe. Auch dieser Kaktus formt Kissen von bis zu etwa 80cm Durchmesser in diesem Gebiet. Stark unterschiedlich zur *Maihueniopsis camachoi* ist das Fruchtblatt mit dickem, tonnenförmigem Griffel und sehr kurzen, selten abgespreizten Ästen. Kronblätter und Staubblätter können farblich von Weinrot bis zu hellem Zitronengelb variieren und nicht selten sind verschiedene dieser Farbtöne an einer einzigen Blüte zu sehen. Siehe auch [Bild23](#) und [Bild24](#). Blühen tut die *Cumulopuntia ignescens* in diesem Gebiet im Frühjahr für knapp einen Monat zwischen Ende Oktober bis Ende November. Die Dornenbüschel auf den Areolen sind umfangreicher, als an der *Maihueniopsis camachoi*, die Nebendornen zahlreicher. Oft sind diese von braunroter Farbe können aber genauso aschgrau sein [Bild23](#). Die Achsen unterscheiden sich deutlich von denen der *Maihueniopsis camachoi* und sind mit starken Noppen versehen, auf deren Enden die Areolen sitzen. In der Grösse der Achsen entsprechen sich die beiden Arten hingegen. *Cumulopuntia ignescens* und *Maihueniopsis camachoi* teilen sich dasselbe Substrat und wachsen oft gleich nebeneinander.

- [Bild03](#) Hybride *Maihueniopsis camachoi* x *Cumulopuntia ignescens*. Wie auf dem Bild leicht erkennbar, vereinigt diese Hybride nun typische Elemente beider Basisarten: Fruchtblatt der *Cumulopuntia ignescens* [Bild02](#), Achsen der *Maihueniopsis camachoi* [Bild01](#), Bedornung ein Zwischending. Die Färbung der Kronblätter ist zwar ebenfalls eine Mischung doch dürfte diese kaum als Hinweis für eine Hybridisierung taugen, siehe dazu auch [Bild23](#). [Bild01](#) *Maihueniopsis camachoi*, [Bild02](#) *Cumulopuntia ignescens* und [Bild03](#), die Hybride aus den beiden, wurden gleichentags (3. Dezember 2016) an der Schlucht des Río Puritama auf einer Strecke von knapp 1km aufgenommen. An dieser Hybride wurden Früchte gesehen.

▪ [Bild04](#) *Maihueniopsis camachoi*. Ein kleines Kissen, wie es in der Lavaasche oft zu sehen ist. Hier die ersten sich öffnenden Blüten an diesem Individuum in der letzten Oktoberwoche 2017, währenddem über zwanzig weit entwickelte Knospen sich in den kommenden Tagen nach und nach ebenfalls entfalten werden. Die Blüte der *Maihueniopsis camachoi* bleibt zwei oder drei Tage lang tagsüber offen und schliesst sich während der Nacht. Derart sind über rund zwei Monate in diesen über viele Kilometer in allen Richtungen sich ausdehnenden Populationen der *Maihueniopsis camachoi* dauernd viele Blüten gleichzeitig geöffnet und werden von der fleissigen schwarzen Biene *Trichothurgus aterrimus* (Megachilidae) andauernd besucht. Etwas anderes, als ein hundertprozentiger Befruchtungserfolg ist kaum vorstellbar. Die Areolen besitzen oft bloss einen leicht abgeflachten Hauptdorn und dieser wächst pfeilgerade um die eigene Achse sich drehend radial aus der Sprossachse.

▪ [Bild05](#) *Maihueniopsis glomerata* cf. Die Artbezeichnung dieser kleinen Kaktusart bleibt weiterhin umstritten. Friedrich Ritter benannte sie 1958 gemäss einem ihm zugestellten Individuum aus dieser unserer Population *Maihueniopsis conoidea*. Im selbigen Jahr aber schon korrumpierte Curd Backeberg diese Artbezeichnung mit einem fremden, auch ihm zugestellten Individuum. Diese Polemik wurde bis heute nie beigelegt. Die ähnliche *Maihueniopsis glomerata* aber wächst gemäss David Hunt bloss südlicher. Bis auf besseres Wissen bzw. einer notwendigen Revision dieses Typus bliebe ich hier bei *Maihueniopsis glomerata*.

Maihueniopsis glomerata lebt hier in einer riesigen zusammenhängenden Population von rund 80 Quadratkilometern im Bereich von etwa 2800m bis 3800m Höhe und ist in ihrer Form, insbesondere der Sprossachsen, sehr variabel. So wächst sie in tieferen Bereichen mit aufgelockerten und gut bedornten Achsen, genauso wie die *Maihueniopsis camachoi* [[Bild04](#)]. In grösseren Höhen aber schmiegen sich die Achsen sehr nahe zusammen und die Areolen sind gar Dornenlos. Das auf [Bild05](#) abgelichtete Individuum aus 3300m Höhe ist ein Zwischending. Grosse Kissen besitzen einen Durchmesser von rund 20cm. Die Blüten sind kleiner, als bei *Maihueniopsis camachoi* und besitzen dasselbe Farbspektrum, auch wenn sie im Durchschnitt klar zu Orange neigen. Ein deutlicher Unterschied besteht im Fruchtblatt mit langem, dünnem Griffel und der stets pastellgrünen Narbe mit kurzen, nie voll abgespreizten Ästen. Das Perikarpell ist meist stark beschuppt. Die Sprossachsen ähneln jenen der *M. camachoi* und besitzen ebenfalls eine glatte Oberfläche. Die flachen Dornen wachsen ebenfalls leicht sich um die eigene Längsachse drehend radial gestreckt aus der Sprossachse. Insbesondere bei schwacher Drehung aber besitzen sie die Neigung, gleich an der Austrittsstelle aus der Areole sich nach hinten zu biegen. Hierin unterscheiden sie sich deutlich von *M. camachoi* bei welcher dies nie vorkommt. Die Blütezeit der *Maihueniopsis glomerata* ist im Frühjahr, beginnt in unserem Gebiet allgemein im späten November und dauert einen Monat lang. Im Herbst 2016 fiel hier oben aber langanhaltender, starker Regen, was den Blütenbeginn im folgenden Frühjahr etwa zwei Wochen vorverlegte. Am Individuum auf [Bild05](#) haben am 11. November 2017 denn auch gut zwanzig Blüten schon geblüht, sieben sind eben offen (meist für zwei Tage, schliessen sich nachts) und sechzehn Knospen sind noch geschlossen oder öffnen sich eben. Auch bei der *Maihueniopsis glomerata* sind während der Blütezeit dauernd zahlreiche Blüten offen. Ein grosses Kissen bringt im Frühjahr gesamthaft etwa hundert Knospen zur Blüte.

Die Blüten werden fast ausschliesslich von der polylektischen schwarzen Megachilide *Trichothurgus aterrimus* stark besucht und auch hier ist ein hundertprozentiger Befruchtungserfolg garantiert. *M. glomerata* und *M. camachoi* teilen sich dasselbe Substrat und wachsen oft gleich nebeneinander. Siehe auch die Blütenbilder der *Maihueniopsis glomerata* [Bild20](#), [Bild21](#) und [Bild22](#) und vergleiche mit *Maihueniopsis camachoi* [Bild01](#), [Bild04](#), [Bild16](#), [Bild17](#), [Bild18](#) und [Bild19](#). Der deutlichste sichtbare Unterschied zwischen *M. glomerata* und *M. camachoi* dürfte übrigens die riesige Speicherwurzel der *M. glomerata* sein, währenddem die Wurzel der *M. camachoi* vergleichsweise erstaunlich klein ist. Dieses Merkmal aber wollen wir hier nicht weiter beachten, da es zur Hybridisierung wohl bedeutungslos ist.

- [Bild06](#) Hybride *Maihueniopsis camachoi* x *M. glomerata*. Dies ist wahrscheinlich die häufigste Hybride in unserem Gebiet und auch die für das ungeübte Auge am schwierigsten zu erkennende. Eine stark bedornete *Maihueniopsis glomerata* aus dem tiefer gelegenen Gebiet der grossen Population und eine nebenstehende junge *Maihueniopsis camachoi* machen oberflächlich betrachtet den Eindruck, als fliessen beide Arten ineinander über. An unserem Individuum von [Bild06](#) sind die Sprossachsen deutlich kleiner, als an ausgewachsenen *Maihueniopsis camachoi*, aber ebenso grösser, als an *M. glomerata*. Die Hauptdornen sind teilweise sehr lang, wie bei *M. camachoi*, aber dann wieder nach hinten gebogen, wie bei *M. glomerata*. Die Narbe entspricht jener von *M. glomerata*, ist aber rot, was bloss bei *M. camachoi* vorkommt. Kronblätter und Perikarpell sind deutlich kleiner, als bei *M. camachoi*. Die aus den beiden *Maihueniopsis* hervorgegangenen Hybriden sind fruchtbar. Wenn jeweils Ende November beide Arten gleich nebeneinander voll am Blühen sind, fliegt der fleissig sammelnde *Trichothurgus aterrimus* unbekümmert zwischen den Blüten beider Arten hin und her und so darf die erhöhte Hybridisierung dieser gattungsverwandten Arten kaum verwundern.

Auf die nachfolgenden zwei Basisarten *Echinopsis atacamensis* und *Echinopsis formosa* zur Bildung der Hybride *Echinopsis atacamensis* x *E. formosa* brauchen wir hier nicht detailliert einzugehen, werden ebendiese doch in unserem jüngsten Paper für die Haseltonia (Supplement 2018) eingehend behandelt.

- [Bild07](#) *Echinopsis atacamensis*. Diese hier ist die reine, klassische Form des Hochlandriesen, schlank, hochgewachsen, elegant und wenig verzweigt, mit schönen, grossen Blüten, die sich hier im Frühjahr etwa ab Mitte Oktober über gut einen Monat nach und nach entfalten (siehe auch [Bild11](#)). Das Weiss der Blüten besitzt einen leichten Gelbton, der aber kaum wahrgenommen wird. Die Blüte bleibt nicht länger als zwei Tage, sowohl bei Tag, wie auch während der Nacht durchgehend geöffnet. Sie zieht sozusagen alle Insekten an – Bienen, Wespen, Fliegen und Käfer [[Bild27](#), [Bild28](#)]. In drei Jahrzehnten sah ich lediglich zweimal einen Kolibri, eine *Patagona gigas* (Trochilidae) an seinen Blüten. Hingegen sind die beiden Kaktus-Tangaren *Phrygilus atriceps* und *Sicalis olivascens* (Thraupidae) hier anzutreffen, welche sich an den reifen Früchten des *Echinopsis atacamensis* wie auch des *Echinopsis formosa* verköstigen. Der *Echinopsis atacamensis* wächst hier etwa zwischen 2800 und 3600m Höhe ausschliesslich auf der jungen basaltischen Lava, welche viele harte Spalten für die Wurzeln des Kaktusriesen aufweist. Dieser *Echinopsis atacamensis* steht im Gegensatz zu jenem, der auf demselben Breitengrad östlich des Anden-

kammes wächst und vermutlich eine hybridisierte Form des hiesigen mit dem drüben wachsenden grössten Kaktus' Südamerikas, dem *Echinopsis terschekii* ist. Der hybridisierte *E. atacamensis* besitzt weniger und gröbere Rippen, ist massiger mit meist mehreren ausladenden Verzweigungen. Oft sind seine Achsen sowohl an der Spitze, wie auch seitlich voller Blüten, die aber kleiner und meist unschön sind und gar bloss halb geöffnet bleiben. Unser westlicher Riese nennt sich *Echinopsis atacamensis* ssp *atacamensis*, währenddem der östliche auf den Namen *Echinopsis atacamensis* ssp *pasacana* hört.

- [Bild08](#) *Echinopsis formosa*, wächst als massige Kugel mit Durchmessern bis rund 40cm, auch in Haufen, oder als kurze Säule auf selbigem Substrat aus basaltischer junger Lava, wie der *Echinopsis atacamensis*. Seine Population beginnt aber auf jener Höhe, bei welcher der *Echinopsis atacamensis* aufhört und wächst bis über 4000m hinauf. Es gibt also keine namhafte Überschneidung der Populationen, wohl aber eine Berührungszone von etwa 200 Höhenmetern mit deutlich spärlicherem Vorkommen beider Arten, als im dichtbewachsenen Zentrum ihrer Populationen. Die Blütezeit des *Echinopsis formosa* fällt mit jener des *Echinopsis atacamensis* zusammen, demnach hauptsächlich auf den späten Oktober und den frühen November. Siehe dazu auch [Bild29](#). Die Sprossachsen sind feinrippiger als beim *Echinopsis atacamensis* und die Areolen besitzen feinere Hauptdornen mit vielen feinen Nebendornen, die sichtlich ungeordnet wachsen im Vergleich mit den gleichmässig ausgerichteten Dornen des *Echinopsis atacamensis*.

- [Bild09](#) Hybride *Echinopsis atacamensis* x *E. formosa*. Diese grosse, eindrucksvolle Hybride würde auch von einem Banausen erkannt und liegt mit all ihren Eigenschaften genau zwischen den beiden Basisarten. Eine massive Säule von rund 2m Höhe, feiner gerippt, als *E. atacamensis*, doch gröber, als *E. formosa*. Das feine, geschmeidige und eher ungeordnete Dornenkleid gleicht eher jenem von *E. formosa* (vergleiche [Bild07](#) mit [Bild08](#)). Die Blüte ist gross und trompetenförmig mit langem Blütentubus, ähnlich wie *E. atacamensis* [[Bild11](#)], doch goldgelb, wie *E. formosa*. Auf [Bild09](#) treibt sich eben eine Schmalbiene (Halictidae) in der Blüte herum und auch die erwähnte Megachilide *Trichothurgus aterrimus* geht ein und aus, doch blieben die etwa zwanzig während der letzten zwei Sommer (2016/17 und 2017/18) beobachteten Blüten fruchtlos und ebenso all die bereits verdorrten und noch in den Dornen hängenden Blütenreste, was auf Sterilität dieses Individuums hindeutet. Diese Hybride steht auf 3351 Metern Höhe nahe dem oberen Ende der hiesigen *Echinopsis atacamensis*-Population, wo die ersten spärlichen Individuen des *E. formosa* erscheinen und ist bisher die einzige ihrer Art, die ich antraf.

- [Bild10](#) Hybride *Echinopsis atacamensis* x *E. formosa*. Diese Hybride unterscheidet sich deutlich von der vorherigen auf [Bild09](#), gleicht in all ihren Eigenschaften dem *Echinopsis atacamensis*, besitzt aber Blüten von derselben goldgelben Farbe, wie der *E. Formosa*. Zwei blühend angetroffene, grosse einachsige Individuen waren fruchtbar mit zahlreichen alten Früchten an der Achse. Das eine hiesige [[Bild10](#)] steht mitten in der *Echinopsis atacamensis*-Population, von der Hybride [Bild09](#) etwa dreieinhalb Kilometer die Schlucht hinunter auf gut 3200m Höhe, währenddem das andere, ausgehend von Hybride [Bild09](#) knapp 250m die Schlucht hinauf auf 3360m wächst und im Sommer 2017/18 mehrfach blühte. Dass die gelbe Farbe der Blüte einer Laune der Natur am reinen *Echinopsis atacamensis* entspringt, ist wenig wahrscheinlich, zumal mir in vielen Jahren in den weiten Wachstumsgebieten dieses *Echinopsis atacamensis* sowohl oben in der Puna Argentini-

ens, Boliviens und Chiles, wie auch in ihren Vorandengebieten nie bewusst etwas anderes, als ihre stets weissen Blüten untergekommen ist.

- [Bild11](#) *Echinopsis atacamensis*. Dieses Bild des bereits oben besprochenen *Echinopsis atacamensis* dient zur Erläuterung der nächsten Hybride *Echinopsis atacamensis* x *Oreocereus leucotrichus*. Es soll auf den bisweilen sehr langen Blütentubus dieser Art aufmerksam machen, welcher zwischen der Blütenbasis mit dem Fruchtknoten gleich an der Sprossachse und den Kelchblättern mit den austretenden, weissen Kronblättern leicht konisch sich öffnend verläuft. Damit will der Kaktus wohl die Blüte aus dem Dornengewirr herausbringen. Für die Insekten stellen Dornen um die Blüten keine Abschreckung dar, auch wenn man da und dort mal eine aufgespiesste Biene erblicken kann. Es gibt gar Kak-tusarten, welche die Blüten mitten in einem Dornenkäfig öffnen, welcher gar die Entfal-tung der Kronblätter verhindert, wie dies etwa am *Gymnocalycium saglionis* öfters zu se-hen ist. Trotzdem ist da ein reger Zulauf an bestäubenden Insekten zu sehen. Vögel, Fal-ter und Fledermäuse aber bleiben bei gefährlicher Dornenumgebung insbesondere bei starkem Wind den Blüten fern, sind sie sich wohl der Verletzungsgefahr ihrer kostbaren Flügel bewusst. Betreffend den Bestäubern ist der *Echinopsis atacamensis* aber auch so-was wie ein Generalist und zieht je nach Gebiet und Art der Umgebung jegliche Art der Bestäuber, sowohl bei Tag, wie auch in der Nacht an, was wohl auch ein Faktor zur Erklä-rung seines sehr weiten Verbreitungsgebietes im Gebirge ist.

- [Bild12](#), [Bild13](#) *Oreocereus leucotrichus*. Wie es seine Artbezeichnung nahelegt, ist das prägende Merkmal dieses Säulenkaktus' sein weisses „Haar“, das meist auf der gesamten Sprossachse wächst, aber besonders am oberen Achsende sehr dicht und lang ist. Seine für Oreocereen typische Blüte besitzt ebenfalls einen langen Tubus, wie oben für den *Echinopsis atacamensis* beschrieben, doch schafft es dieser nicht aus den ausnehmend langen Dornen heraus. Der *Oreocereus leucotrichus* besitzt bereits im Jugendstadium an etwa 50cm langen Achsen sehr starke Hauptdornen von bis zu 30cm Länge. Auf den Are-olen finden sich auch Nebendornen, die zwar kürzer, aber immer noch dick und steif sind. Der Blütentubus ist beinahe zylinderförmig oder von bloss schwacher Konizität. Auffällig sind seine schönen, achssymmetrisch gleichmässig angeordneten weit geöffneten Kron-blätter [[Bild13](#)]. Nicht alle Blüten sind von derartiger Vollendung, wie denn auch die Haar-dichte veränderlich ist. Nach langer Trockenheit, welche auch Jahre dauern kann, sind die Achsen gelbbraun geschrumpft und pumpen sich nach Regenfällen wieder voll zu schö-nen sattgrünen Sprossachsen. Der *Oreocereus leucotrichus* kann auch bei geschrumpften Achsen noch blühen. Seine Hauptblütezeit ist meist während des ganzen Oktobers und zieht sich noch eine oder zwei Wochen in den November hinein, doch blüht er bisweilen nach sommerlichen Niederschlägen nochmals um das Sommerende im späten März, wenn auch nicht mehr üppig. Seine Blüte folgt der typischen Protandrie, die auch an an-deren Arten dieser Gattung festzustellen ist. Am ersten Tag der Entfaltung wird also bei geschlossenen Ästen der Narbe der Blütenstaub freigegeben, die Pollensäcke der Anthe-ren öffnen sich. Am zweiten Tag dann öffnet die Narbe ihre Äste, währenddem der Blü-tenstaub von Insekten und Wind bereits weggetragen wurde. Am dritten Tag ist die Blüte dann welk. Die Blüte bleibt auch hier, wie beim *Echinopsis atacamensis*, Tag und Nacht geöffnet. Evolutionstechnisch ist die Blüte des *Oreocereus leucotrichus* eine Kolibriblüte. In Ermangelung dieses Vogels in dieser Gegend aber wird die Bestäubung von solitären

Bienen vorgenommen. Diese Kaktusart besitzt hier eine oligolektische Biene, eine metallisch grün und golden schimmernde Schmalbiene (Halictidae), doch auch der mehrfach erwähnte *Trichothurgus aterrimus* geht an diese Blüten und vertreibt dabei gar die Halictiden falls sie diese hier antrifft [[Bild31](#), [Bild32](#)]. Der Befruchtungserfolg ist aber sehr unterschiedlich und selten hundertprozentig. Im Gegensatz zum *Echinopsis atacamensis*, wächst der *Oreocereus leucotrichus* nebst der basaltischen Lava auch auf der Lavaasche. Auf basaltischer Lava sieht man ihn oft gleich neben den Riesen des *Echinopsis atacamensis* stehen. Ende Oktober und Beginn des Novembers blühen dann beide Arten gemeinsam. Der *Oreocereus leucotrichus* wächst ab etwa 2800 Meter Höhe bis über 4000 Meter hinauf, daher auch sein Gattungsname „Bergkaktus“. Er lebt somit sympatrisch mit dem *Echinopsis atacamensis* wie auch mit dem *Echinopsis formosa*.

- [Bild14](#), [Bild15](#) Hybride *Oreocereus leucotrichus* x *Echinopsis atacamensis*. Über der Schlucht des Río Vilama sind in einem lichten Wald von sympatrisch auf basaltischer Lava wachsenden *Echinopsis atacamensis* und *Oreocereen leucotrichus* mehrere Hybriden dieser beiden Arten zu finden. An keinem dieser sah ich eine Frucht, trotz zahlreicher durrer Blütenreste auf den Achsenden. Sie scheinen also steril zu sein. Zuerst fällt die fehlende Behaarung der Achsen auf [[Bild14](#), [Bild15](#)]. Auch sind feine Nebendornen wie am *Echinopsis atacamensis* an den Areolen zu finden. Die Blüte ist leicht grösser, als jene eines reinen *Oreocereus leucotrichus* und mit deutlich konischerem Blütentubus, auch wieder ähnlich dem *Echinopsis atacamensis* [[Bild11](#)]. Ebenfalls gleicht die Behaarung der Schuppen am Blütentubus jener des *Echinopsis atacamensis*. [Bild14](#) der Hybride wurde aus selbiger Perspektive fotografiert, wie [Bild12](#) des *Oreocereus leucotrichus*, ebenso entspricht [Bild15](#) der Perspektive von [Bild13](#). Der nächstgelegene *Echinopsis atacamensis* steht in etwa 1m Entfernung zu dieser Hybride, der nächste *Oreocereus leucotrichus* in etwa 6m Entfernung. Alle drei blühten an diesem 31. Oktober 2017 gemeinsam.

Die polylektische Biene *Trichothurgus aterrimus* (Megachilidae)

Nachfolgend wird die Universalität dieses Hauptbestäubers an den verschiedenen Kakteenblüten in unserem beobachteten Gebiet nachgewiesen.

- [Bild16](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis camachoi*. Gut sichtbar an dieser Aufnahme sind die infolge der breiten Oberlippe (Labrum) weit auseinanderliegenden Mandibeln der Kieferzange (siehe [Anhang](#), Entwicklung der Mundwerkzeuge bei Insekten) und die relativ kurzen Antennen oder Fühler, welche sehr empfindliche Organe der Sinneswahrnehmung sind. Nebst Tastsinn und Sinn für Geschmack und Temperatur, besitzen diese Antenne auch einen ausserordentlich empfindlichen Geruchssinn, welcher nach neuesten Erkenntnissen (z.B. Untersuchungen am Max Plank Institut) selbst jenen von Hunden übertrifft. Damit riecht die Biene wohl den Duft der offenen Blüte, bzw. den Nektar auf grosse Distanz, auch wenn dieser für die menschliche Nase nichts hergibt. Die optischen Reize der Blüte, wie Kronblätter und Narbe des Fruchtblattes, mögen hierbei bloss zur Markierung des Landeplatzes dienen, insbesondere wenn mehrere Blüten nebeneinander offen sind und der Duft in unmittelbarer Nähe verwirrend ist.
- [Bild17](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis camachoi* mit gesammeltem Blütenstaub. Dieser wird von einer Bürste, einer Behaarung der Unterseite des Abdomens (der

hintere Körperteil des Insektes) festgehalten. Dies ist ein prägendes Merkmal, welches die Megachiliden als Bauchsammler auszeichnet. Bloss die weibliche Biene besitzt diese Behaarung, die männliche sammelt keinen Blütenstaub.

- [Bild18](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis camachoi*. Auf diesem Bild sehen wir die äusserst hohe Wirksamkeit dieser Biene bei der Bestäubung. An den Blüten aller hiesiger Kaktusarten mit relativ kurzem Fruchtblatt (*Maihueniopsis camachoi*, *M. glomerata*, *Cumulopuntia ignescens*, *C. sphaerica*) legt sich die Biene bäuchlings auf die Narbe und taucht dann dem Griffel nach kopfvoran zum Nektar hinunter, welcher sich an dessen Basis findet. Die pollenbesetzte Bürste des Abdomens bleibt dabei in Kontakt mit der Narbe. Dann taucht die Biene wieder hoch, dreht sich auf der Narbe wie auf einem Karussell in eine andere Himmelsrichtung und taucht erneut ab, siehe auch [Bild21](#) und [Bild25](#). Auf dem hiesigen Bild sehen wir auch die Grösse dieses *Trichothurgus aterrimus*, der mit einer Körperlänge von 10 bis 13mm etwa unserer Honigbiene entspricht.

- [Bild19](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis camachoi*. Zwei sich prügelnde Weibchen. Die Besucherfrequenz dieser Megachile in den Blüten ist sehr hoch und oft habe ich Mühe, Aufnahmen der Blüten zu schiessen, ohne dass ständig Besucher ein- und ausfliegen. Wie bereits erwähnt, ist der *Trichothurgus aterrimus* ein für den Menschen friedliches Insekt und duldet auch kleine Fliegen oder Käfer in ihren Blüten [[Bild17](#)]. Endgültig vorbei ist aber der Frieden, wenn ein Konkurrent der eigenen Art erscheint, was bei besagter hoher Besucherfrequenz häufig der Fall ist. Dann verhauen sich die beiden Kontrahenten oft bis zur Erschöpfung, manchmal aber dauert die Rangelei auch bloss eine Sekunde. Dass den Streithähnen dabei körperlicher Schaden erwächst, ist mir nie aufgefallen. Dieses Verhalten ist sehr gegensätzlich zu staatenbildenden Bienen, wie unserer Honigbiene, welche sich untereinander gut vertragen. Doch auch unter solitären Bienen sticht der *Trichothurgus aterrimus* mit seiner Aversion eigener Konkurrenten hervor, die sich sogleich zoffen, wo immer sie einander begegnen.

- [Bild20](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis glomerata*. Hier sehen wir den männlichen *Trichothurgus aterrimus* bei seiner Hauptbeschäftigung, dem grenzenlosen Faulenzen in den Blüten. Auf der Unterseite des Abdomens ist die fehlende Sammelbürste zu bemerken. Die Weibchen besuchen die *Maihueniopsis glomerata* ebenso häufig, wie die grössere *Maihueniopsis camachoi* und garantieren auch hier einen hundertprozentigen Befruchtungserfolg.

- [Bild21](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis glomerata*. Hier nun die weibliche Biene beim Sammeln, das pollenbesetzte Abdomen an die Narbe gedrückt. Währenddem sie mit ihrem Saugrüssel unten an der Basis des Griffels Nektar aufnimmt, strampelt sie mit ihren frei verfügbaren Beinen unaufhörlich Pollen an die Bürste. Dies geschieht bisweilen mit derartiger Inbrunst, dass dabei die Antheren abgerissen werden und mitten in der klebrigen Narbe landen. Besonders in den grossen, weit ausladenden Narben der *Maihueniopsis camachoi* ist es nicht ungewöhnlich, mehrere abgerissene Antheren darin vorzufinden.

- [Bild22](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis glomerata*. Der natürliche Feind der Kaktusblüten ist in dieser Gegend die Wüstenheuschrecke *Trimerotropis ochraceipennis* oder *Trimerotropis pallidipennis* (Acrididae). Diese pflegt bei ihren nächtlichen Besuchen

den Blüten die zarten Kronblätter und auch die Narbe abzufressen. Hier auf [Bild22](#) sehen wir nun eine solche bedauernswerte Blüte, welche in der vorangehenden Nacht ihres ersten von meist zwei Blütentagen von benannter Schrecke übel zugerichtet wurde. Ich verweilte an diesem Tag eine gute Weile vor dieser Pflanze und machte die Feststellung, dass die verstümmelte Blüte genau so oft vom *Trichothurgus aterrimus* besucht wurde, wie irgendeine unversehrte Maihueniopsis-Blüte. Dies bestätigt wohl die bereits bei [Bild16](#) erwähnte Annahme, wonach Insektenbestäuber von ihrem hochempfindlichen Geruchssinn zu den Blüten geleitet werden und nicht etwa von Form und Farbe der Kronblätter und der Narbe, die lediglich zur optischen Landehilfe vor Ort dienen. Eine Befruchtung der abgefressenen Blüte sollte trotzdem möglich sein, wenn der *Trichothurgus aterrimus* sein pollenschwangeres Abdomen auf dem Stummel des Fruchtblattes umherreibt. Die abgefressene klebrige Narbe dient wohl nur als wirksame Fangvorrichtung für den Blütenstaub. Bei Kolibriblüten sieht die Sache etwas anders aus, denn abgesehen von Aasfressern besitzen Vögel keinen Geruchssinn. Insektenbestäuber aber werden auch dort vermutlich allein durch den Nektargeruch angezogen.

- [Bild23](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Cumulopuntia ignescens*. Wenn die Bienen die Staubblätter der *Cumulopuntia ignescens* kitzeln und diese sich dadurch dem Griffel zuneigen, ist der Zutritt zum Nektar weiter aussen als unmittelbar am Griffel leichter, wie hier dieses sammelnde Weibchen zeigt.
- [Bild24](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Cumulopuntia ignescens*. Offensichtlich sprühend vor Lebensfreude schlägt das gutgelaunte Weibchen Purzelbäume und dreht Rollen auf den Antheren in der Blüte der *Cumulopuntia ignescens*. Vergrössert man das Bild, ist der ausgefahrene lange Saugrüssel deutlich zu erkennen.
- [Bild25](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Cumulopuntia sphaerica*. Die weibliche Bienen am Sammeln gemäss der Beschreibung zu [Bild18](#). Die *Cumulopuntia sphaerica* findet sich in unserem Gebiet, vermutlich der höheren Luftfeuchtigkeit wegen bloss an den Wänden der Schluchten, in denen Wasser fliesst. Sie blüht meist im November, kann aber genauso kräftig zu Herbstbeginn Ende März nochmals blühen, falls Sommerregen fiel. Im Frühjahr blüht sie auch bei jämmerlich zusammengeschrumpften Achsen. Ihre auffälligste Eigenschaft ist ihre hauptsächliche Vermehrung durch Klonung leicht abgeworfener Achsglieder, wozu ihre Dornen Widerhaken besitzen, welche schon bei leichtester Berührung einhängen und haften. Achsglieder mit Blüten oder Früchten hingegen bleiben fest mit der Sprossachse verbunden. Gemäss David Hunt sollte diese chilenische Art *Cumulopuntia leucophaea* Phil heissen und die Bezeichnung *Cumulopuntia sphaerica* bloss für die nördlicher in Peru zu findende Art verwendet werden. Unter anderen wird auch in der MBT-Datenbank Tropicos *Cumulopuntia leucophaea* bloss als Synonym von *Cumulopuntia sphaerica* aufgeführt und auch in chilenischer Literatur wird ausschliesslich *C. sphaerica* verwendet.
- [Bild26](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Cumulopuntia sphaerica*. Männlicher Vertreter des *Trichothurgus aterrimus* am Faulenzen. Siehe auch [Bild20](#).
- [Bild27](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Echinopsis atacamensis*. An den Blüten des *Echinopsis atacamensis* verkehren scharenweise Insekten, gleich ob Bienen, Wespen, Fliegen oder Käfer. Auch die einzigen zwei Male, bei denen ich in dieser Gegend Kolibris sah, han-

delte es sich um die Trochilide *Patagona gigas* an den Blüten dieser Art. Durch die Grösse der Blüten geraten die Insekten auch nicht gleich aneinander. Beobachtungen aber sind insofern schwierig, als dass die Blüten meist oben auf den Achsenden etliche Meter über Boden wachsen. Jedenfalls gehört auch der *Trichothurgus aterrimus* zu den regelmässigen Gästen der *Echinopsis atacamensis*-Blüten. Die Hauptblütezeit des *Echinopsis atacamensis* beginnt in unserem Gebiet Ende Oktober und dauert etwa einen Monat lang. Die einzelne Blüte bleibt nicht länger als zwei Tage, sowohl tagsüber, wie auch während der Nacht geöffnet. Der hiesige, westliche *Echinopsis atacamensis* ssp *atacamensis* bringt jeweils bloss wenige Blüten hervor, dafür aber grosse und wohlproportionierte. Der mutmasslich mit dem *Echinopsis terschekii* hybridisierte *Echinopsis atacamensis* ssp *pasacana* auf der Ostseite des Andenkammes hingegen blüht sehr üppig, aber mit kleinen, meist unschönen Blüten. Auf [Bild27](#) startet der *Trichothurgus aterrimus* nach dem Besuch eben aus der Blüte.

- [Bild28](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Echinopsis atacamensis*. Genüsslich krault ein *Trichothurgus aterrimus* auf dem Rücken durch die wogenden grossen Antheren der Blüte. Bei Bildvergrösserung ist hier der ausgefahrene, lange Saugrüssel zu sehen, wie auch bei [Bild20](#) und [Bild24](#) bereits bemerkt. An den Kelchblättern dieser Blüte sind einige Schäden zu sehen, die wahrscheinlich von der Wüstenheuschrecke *Trimerotropis pallidipennis* oder *Trimerotropis ochraceipennis* (Acrididae) verursacht wurden.
- [Bild29](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Echinopsis formosa*. Hier im oberen Bereich der Prepuna zwischen 3500m und 4000m, ist das Klima durch häufigere Niederschläge feuchter und damit auch die Vegetation verändert und etwas artenreicher im Vergleich mit der deutlich wüstenhaften Zone um 3000 Meter Höhe. Der Befruchtungserfolg am *Echinopsis formosa* ist jedenfalls sehr hoch und bereits im Dezember zieren zahlreiche knallrote und köstlich süss schmeckende reifen Früchte den Scheitel der Achsen.
- [Bild30](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Echinopsis atacamensis* x *E. formosa*. Hier sehen wir unsere Biene an der unter [Bild10](#) bereits beschriebenen Hybride. Da diese Hybride fruchtbar ist und ausser der gelben Blütenfarbe äusserlich keine weiteren unterscheidenden Merkmale zum *Echinopsis atacamensis* aufweist, wird der *Trichothurgus aterrimus* wohl auch keinen Unterschied zwischen den beiden ausmachen.
- [Bild31](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Oreocereus leucotrichus*. Noch häufiger, als der *Trichothurgus aterrimus* ist an diesen Blüten eine oligolektische Halictide von metallisch glänzender grüner und goldener Farbe zu sehen, welche sich hier gleich auch zur Paarung einfindet (vermutlich *Caenohalictus dolator*). Diese typische Kolibriblüte wird in Ermangelung besagten Vogels in dieser Gegend zweifellos von den erwähnten Bienen bestäubt. Die Bienen klettern zwar auch zur weit vorstehenden Narbe hoch, doch ist der Befruchtungserfolg meist bloss mässig. Einige Oreocereen sind im Dezember voller Früchte, während auf anderen wiederum beinahe oder auch gar keine Blüte befruchtet wurde. Besondere Erwähnung gebührt noch dem Umstand, dass die Kolibriblüten der Oreocereen unten nahe der Basis des Blütentubus' eine Nektarkammer besitzen, die den Blütensaft umschliesst. Der Kolibri durchsticht mit seinem spitzen Schnabel deren Wandung, um an den begehrten Saft zu gelangen. Der Biene indes steht diese Möglichkeit nicht zur Verfügung. Trotzdem entschwinden sowohl die Halictiden, wie auch der *Trichothurgus aterrimus* meist minutenlang in die Tiefe des Blütenkelches, wo bestimmt kein Blütenstaub zu fin-

den ist. Entweder findet sich auch ausserhalb der Nektarkammer etwas vom Blütensaft, oder dann bohrt sich eben auch die Biene da durch – das Werkzeug dazu besässe sie ja mit ihren starken Kieferzangen. Vielleicht schafft es aber zumindest der *Trichothurgus aterrimus* auch, seinen langen Saugrüssel durch die Wandung durchzustossen...

- [Bild32](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Oreocereus leucotrichus*. Hier frisst der *Trichothurgus aterrimus* Blütenstaub zum Eigenbedarf.
- [Bild33](#) ▪ [Bild34](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Haplopappus rigidus* (Compositae). Zur Selbstversorgung verschmäht der *Trichothurgus aterrimus* selbstverständlich auch nicht die zahlreichen Blüten der Familien ausserhalb der Cactaceen. Insbesondere die hier artreichen Compositen (einschliesslich der Asteraceen) besitzen eine genügende Auswahl an langfristig blühenden Pflanzen, welche dieser Biene auch ausserhalb der Blütezeit der Kakteen Nahrung bietet. Allerdings ist mir nie bewusst aufgefallen, dass der *Trichothurgus aterrimus* an diesen „fremden“ Blüten Pollen gesammelt hätte. Trotzdem ist er oft, wie auf [Bild34](#) deutlich erkennbar, bei der Suche nach Nektar auch ungewollt über und über mit Blütenstaub der Gastgeber zugedeckt und wird so auch diesen Pflanzen ein wertvoller Bestäuber sein.
- [Bild35](#) ▪ [Bild36](#) *Trichothurgus aterrimus* an *Chuquiraga atacamensis* (Compositae). Wie bereits bei [Bild33](#) und [Bild34](#), sehen wir hier den *Trichothurgus aterrimus* an einer weiteren „fremden“ Blüte Nektar saugen – an der weniger auffälligen, xerophyten *Chuquiraga atacamensis*, ebenfalls aus der Familie der Compositen.



Bild01 *Maihueniopsis camachoi*
Quebrada de Puritama, Antofagasta, Chile
-22.74469, -068.06444, 3323m, 03.Dec 2016 16:25



Bild02 *Cumulopuntia ignescens*
Quebrada de Puritama, Antofagasta, Chile
-22.73662, -068.06044, 3352m, 03.Dec 2016 18:15



Bild03 *Maihueniopsis camachoi* x *Cumulopuntia ignescens*
Quebrada de Puritama, Antofagasta, Chile
-22.74280, -068.06302, 3345m, 03.Dec 2016 17:10



Bild04 *Maihueniopsis camachoi*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.79355, -068.10590, 2996m, 29.Oct 2017 14:21



Bild05 *Maihueniopsis glomerata*
Quebrada de Puritama, Antofagasta, Chile
-22.75408, -068.06119, 3313m, 11.Nov 2017 15:39



Bild06 *Maihueniopsis camachoii* x *Maihueniopsis glomerata*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.82315, -068.13471, 2811m, 13.Nov 2017 15:59



Bild07 *Echinopsis atacamensis* ssp *atacamensis* mit Schmalbienen (Halictidae) bei der Paarung
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77421, -068.09213, 3102m, 02.Dec 2015 16:25



Bild08 *Echinopsis formosa*
Puritama, Antofagasta, Chile
-22.71641, -068.03816, 3634m, 07.Dec 2016 14:03



Bild09 *Echinopsis formosa* x *E. atacamensis*
Puritama, Antofagasta, Chile
-22.73853, -068.06157, 3351m, 01.Dec 2016 17:59



Bild10 *Echinopsis atacamensis* x *E. formosa*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.76936, -068.07514, 3202m, 24.Nov 2016 13:24



Bild11 *Echinopsis atacamensis*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77503, -068.09633, 3081m, 20.Dec 2012 16:11



Bild12 *Oreocereus leucotrichus*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77385, -068.09151, 3095m, 08.Nov 2016 17:43



Bild13 *Oreocereus leucotrichus*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77385, -068.09151, 3095m, 08.Nov 2016 17:48



Bild14 *Oreocereus leucotrichus* x *Echinopsis atacamensis*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77362, -068.08995, 3124m, 31.Oct 2017 18:29



Bild15 *Oreocereus leucotrichus* x *Echinopsis atacamensis*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77362, -068.08995, 3124m, 31.Oct 2017 18:22



Bild16 *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis camachoi*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.80697, -068.11722, 2932m, 25.Dec 2012 12:21



Bild17 *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis camachoi*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.82732, -068.13386, 2783m, 18.Nov 2013 12:52



Bild18 *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis camachoi*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.81625, -068.13469, 2768m, 20.Nov 2014 17:28



Bild19 *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis camachoi*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77471, -068.09557, 3090m, 07.Nov 2016 18:21



Bild20 *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis glomerata*
Quebrada de Puritama (Guatin), Antofagasta, Chile
-22.74778, -068.05756, 3364m, 11.Nov 2017 16:18



Bild21 *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis glomerata*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.79418, -068.09843, 3058m, 25.Nov 2015 15:05



Bild22 *Trichothurgus aterrimus* an *Maihueniopsis glomerata*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.79462, -068.10290, 3043m, 05.Dez 2015 13:40



Bild23 *Trichothurgus aterrimus* an *Cumulopuntia ignescens*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77597, -068.09774, 3051m, 03.Nov 2015 16:49



Bild24 *Trichothurgus aterrimus* an *Cumulopuntia ignescens*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77597, -068.09774, 3051m, 03.Nov 2015



Bild25 *Trichothurgus aterrimus* an *Cumulopuntia sphaerica*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77423, -068.09343, 3073m, 15.Nov 2016 15:27



Bild26 *Trichothurgus aterrimus* an *Cumulopuntia sphaerica*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77424, -068.09347, 3072m, 17.Nov 2016 16:53



Bild27 *Trichothurgus aterrimus* an *Echinopsis atacamensis*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.78948, -068.10675, 2997m, 07.Nov 2016 14:44



Bild28 *Trichothurgus aterrimus* an *Echinopsis atacamensis*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.76941, -068.07778, 3193m, 13.Nov 2015 16:21



Bild29 *Trichothurgus aterrimus* an *Echinopsis formosa*
Quebrada Jorgencal (Guatin), Antofagasta, Chile
-22.71693, -068.04180, 3589m, 17.Nov 2017 14:41



Bild30 *Trichothurgus aterrimus* an *Echinopsis atacamensis* x *E. formosa*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.76928, -068.07516, 3213m, 10.Nov 2016 16:07



Bild31 *Trichothurgus aterrimus* an *Oreocereus leucotrichus*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.77873, -068.10182, 3028m, 02.Nov 2015 16:12



Bild32 *Trichothurgus aterrimus* an *Oreocereus leucotrichus*
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.80466, -068.11764, 2948m, 26.Oct 2017 16:13



Bild33 *Trichothurgus aterrimus* an *Haplopappus rigidus* (Compositae)
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.80052, -068.12119, 2855m, 23.Nov 2013 13:27



Bild34 *Trichothurgus aterrimus* an *Haplopappus rigidus* (Compositae)
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.80052, -068.12119, 2855m, 23.Nov 2013 13:29



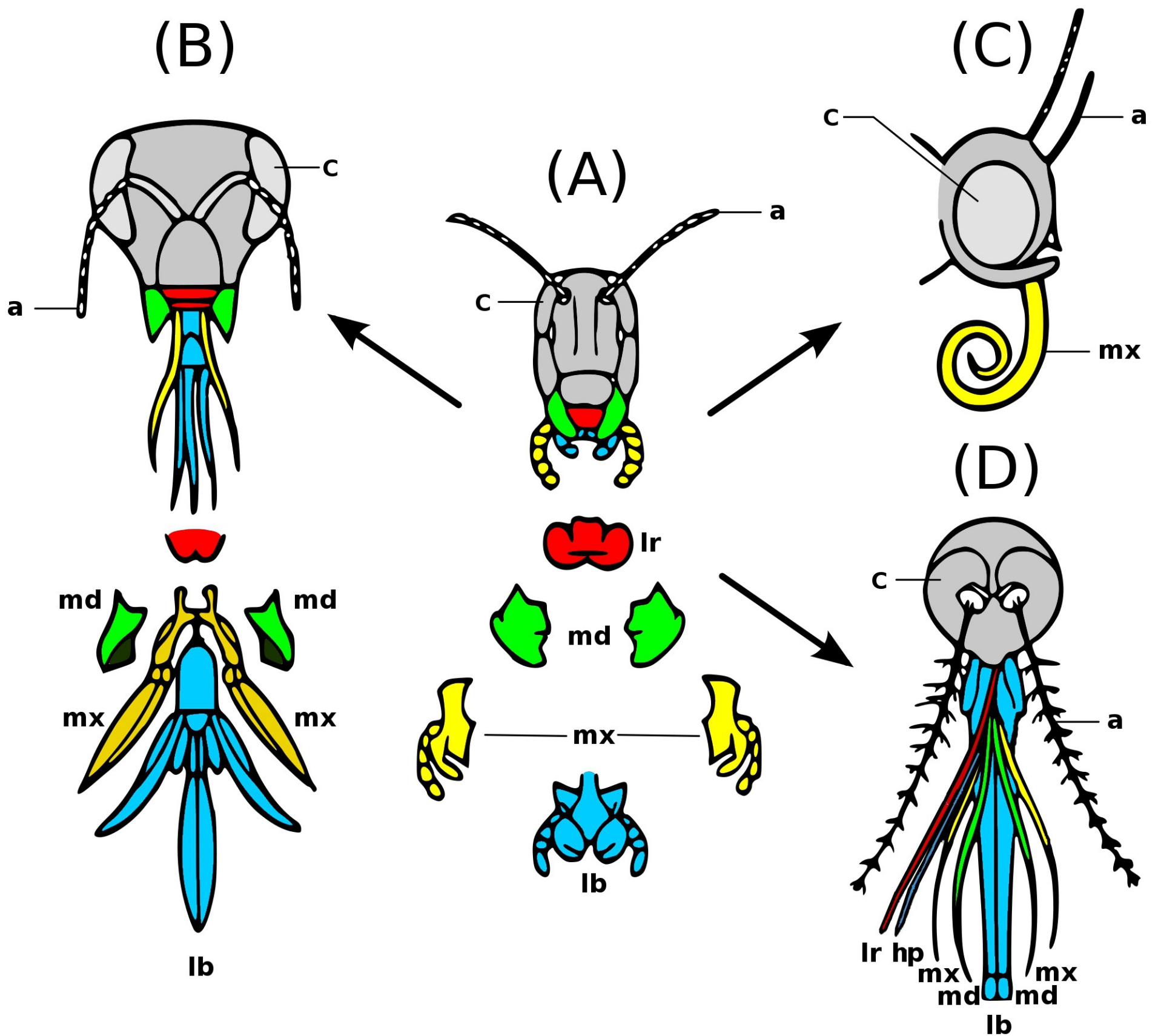
Bild35 *Trichothurgus aterrimus* an *Chuquiraga atacamensis* (Compositae)
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.76940, -068.07468, 3195m, 27.Nov 2015 15:43



Bild36 *Trichothurgus aterrimus* an *Chuquiraga atacamensis* (Compositae)
Guatin, Antofagasta, Chile
-22.76940, -068.07468, 3195m, 27.Nov 2015 15:44

Entwicklung der Mundwerkzeuge bei Insekten

Die Entwicklung der Mundwerkzeuge bei Insekten ausgehend vom primitiven Kauwerkzeug der Heuschrecken, kauend-beissend (A), zu den Honigbienen, leckend-saugend (B), den Schmetterlingen, Saugrüssel (C) und den Stechmückenweibchen, stechend (D)



a: Antenne - c: Komplexauge - hp: Hypopharynx (Innenlippe, manchmal auch Zunge)
lb: Labium (Unterlippe) - Ir: Labrum (Oberlippe) - md: Mandibel (Oberkiefer) - mx: Maxille (Unterkiefer).

https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Evolution_insect_mouthparts_coloured_derivate.png?uselang=de