Warum eine Baumameise das Tauchen lernte

Eine außergewöhnliche Partnerschaft zwischen Tier und Fleisch fressender Pflanze

von Ulrich Maschwitz, Georg Zizka, Brigitte Fiala & Marlis Merbach

Ameisen beeindrucken uns mit ihrer Vielseitigkeit und ihren oft unglaublichen Fähigkeiten. Als soziale Tiere kommunizieren und kooperieren sie miteinander. Sie bilden „Staaten" mit riesigen Individuenzahlen. Sie graben, bauen, weben und kleben. Sie jagen, säen und ernten. Sie kultivieren Pilze, halten „Nutztiere" und versklaven sogar andere Ameisen. Wir finden sie überall: tief in der Erde, hoch in den Baumwipfeln, in den trockensten Wüsten, den feuchtesten Wäldern und selbst im rauen Hochgebirge. Nur eines scheint ihnen nicht gelungen zu sein: die Eroberung des Wassers als Lebensraum. Aber wir müssen uns korrigieren: Auch das haben sie geschafft – zwar nur mit einer einzigen der weit über zehntausend bekannten Spezies, dafür auf eine höchst „extravagante" Weise.

Wo findet man diese „Exotin"? Nun, ausschließlich auf der fernen Insel Borneo, tief im Torfsumpfwald, einem sehr ungewöhnlichen Lebensraum. Noch dazu ist sie eine Baumameise, *Camponotus schmitzi* mit wissenschaftlichem Namen, also eine nahe Verwandte unserer Rossameisen. Und wie ist es ihr gelungen, das nasse Element für ihre Zwecke zu erobern? Dazu musste sie erst eine Symbiose mit einer Pflanze eingehen, einer ebenfalls nicht ganz alltäglichen Vertreterin ihrer Lebensform: der Fleisch fressenden *Nepenthes bicalcarata*. Die „zweigezähnte Kannenpflanze" erhielt ihren Namen nach einem Paar großer, gebogener „Dornen" unten am Kannendeckel. Die sehen zwar aus wie die Giftzähne einer riesigen Kobra, allerdings verspritzen sie kein Gift, sondern geben süßen Nektar ab (Abb. 1 und 2).

Doch damit sind wir schon mittendrin in dieser schier unglaublichen Geschichte. Aber der Reihe nach.

Die vegetabilen Karnivoren

Die tropischen Kannenpflanzen haben abendländische Naturfreunde schon seit ihrer Entdeckung Mitte des 17. Jahrhunderts fasziniert, zunächst wegen ihres bizarren Aussehens und ihrer Schönheit, dann im 19. Jahrhundert außerdem wegen ihrer von Joseph Hooker und Charles Darwin (Darwin 1875) aufgeklärten Natur als Tierjäger und Fleischfresser: Kannenpflanzen bessern ihren Nährstoffbedarf mit Stickstoff und Phosphor aus erbeuteten Tieren auf. Die jüngst entdeckte Partnerschaft zwischen einer *Nepenthes*-Art und einer tauchenden Ameise sowie die Aufklärung der Funktion dieser einzigartigen Symbiose lassen das „Pflanzenwunder" *Nepenthes* nur noch wundersamer erscheinen.

Mit über hundert Arten sind die Kannenpflanzen weit über die feuchten Tropen der Alten Welt verbreitet. Die größte Artenvielfalt haben sie am Heimatort „unserer" Art ent-

Abb. 1
Nepenthes bicalcarata, eine Kletterpflanze im Torfsumpfwald von Borneo.
Fotos, wenn nicht anders angegeben, von Dennis Merbach.

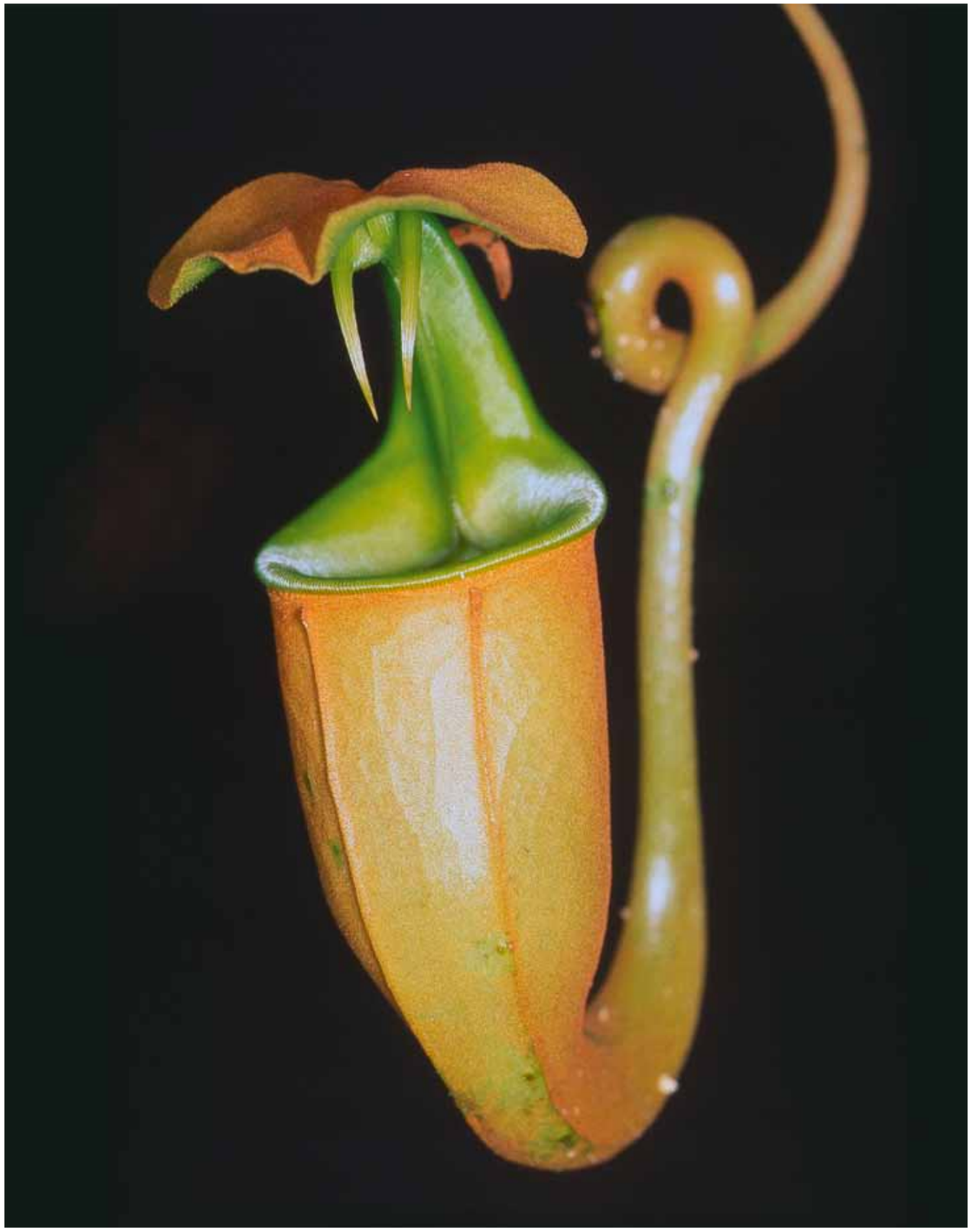

Abb. 2
Kanne von *Nepenthes bicalcarata* mit den charakteristischen Peristomzähnen, hier eine Luftkanne. Nektartropfen haben sich an der Oberfläche angesammelt.

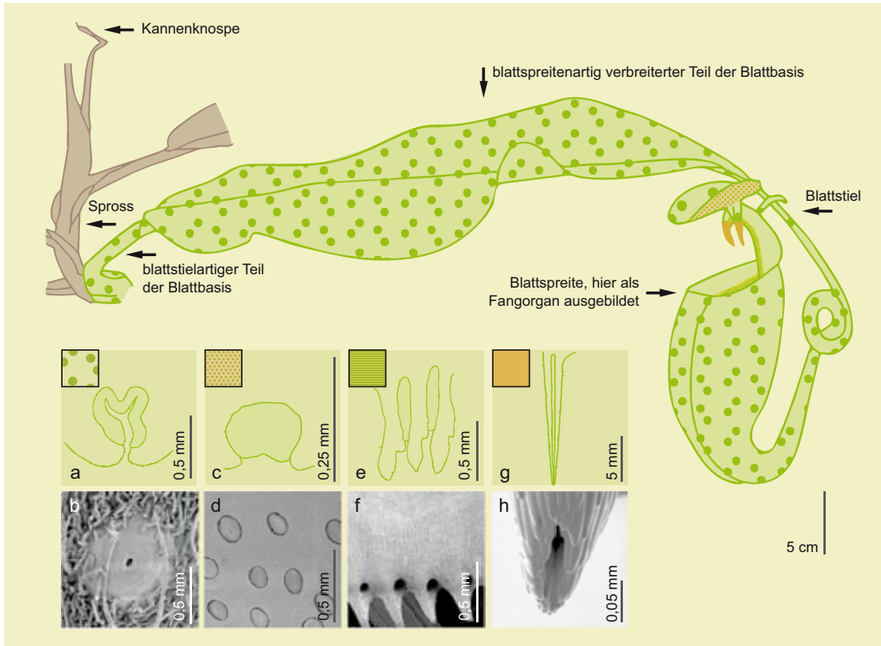

Abb. 3
Schemazeichnung des Blatts von *Nepenthes bicalcarata*. Die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen und Grafiken (a–h) in den Miniaturbildern zeigen verschiedene auf dem Blatt vorkommende Typen von Nektarien.
a/b: gesamtes Blatt
c/d: Unterseite des Deckels
e/f: Peristom
g/h: Kannenzahn

wickelt, in Borneo: über dreißig Spezies. Hier findet man höchst spektakuläre Formen, etwa die „Toilettenschüssel"-Kannen von Lows Kannenpflanze (*N. lowii*), die tatsächlich Vogel- und Säugetierkot sammelt, oder die riesigen „Humpen" von Rajahs Kannenpflanze (*N. rajah*), die mit ihren bis zu vier (!) Liter fassenden Kannen sogar kleine Wirbeltiere fängt. Normalerweise haben es diese Pflanzen aber auf Gliederfüßler abgesehen, vorzugsweise Zucker liebende Insekten. Sehen wir uns an, wie sie das machen.

Ameisen bevorzugt

Die *Nepenthes*-Arten haben ihre Laubblätter in mit Flüssigkeit gefüllte „Fallgruben" umgewandelt. An rankenförmigen Verlängerungen der Blattstiele baumeln zu „Kannen" umgeformte Blattspreiten. Deren eigentliche Aufgaben, Photosynthese und Assimilation, haben die blattartig verbreiterten Blattbasen übernommen (Abb. 3).

Die Fangflüssigkeit wird von Drüsen im unteren Teil der Kannen abgeschieden; sie ist viskos und enthält Eiweiß verdauende Enzyme. Hier werden auch die Abbauprodukte der ertrunkenen Tiere resorbiert. Ein Deckel über dem Kannenraum, ähnlich dem eines bayrischen Bierkrugs, verhindert, dass Regen den Inhalt allzu sehr verdünnt.

Im oberen Bereich sind die Kannen vieler Arten mit wachsigen Schüppchen besetzt, die die Füßchen der Opfer verkleben; das erleichtert das Abgleiten und erschwert das Entkommen der Beutetiere. Dieselbe Wirkung lässt sich aber auch mit Zähnchen am Kannenrand oder mit einem Wasserfilm erzielen (Bohn & Federle 2004). Der geschwungene Kannenrand wiederum enthält extraflorale Drüsen, die das trügerische Lockmittel der Fallensteller produzieren, den süßen, nahrhaften Nektar. Oft sind die Kannenränder zudem „kunstvoll" gestaltet und prächtig gefärbt, wohl um auch fliegende Beuteinsekten anzulocken (Abb. 4–7).

Abb. 4/7
Kannen von zwei *Nepenthes*-Arten, *N. ampullaria* (oben), *N. rafflesiana* (unten links und Mitte) und *N. rafflesiana* var. *elongata* (unten rechts).

Die bevorzugten Beuteobjekte fast aller Kannenpflanzenarten sind jedoch die allgegenwärtigen Ameisen. Wenn deren Kundschafterinnen den am Kannenrand gefundenen Nektar im Nest melden, eilen Artgenossinnen zum Futtersammeln herbei. Doch leider verunglücken dabei stets ein paar und stürzen in die Kannen. Nach der gängigen Lehrmeinung ist dieser Fangvorgang ein reines Räuber-Beute-Geschehen (Pietropaolo & Pietropaolo 1996). Wir wollen bei unseren evolutionären Betrachtungen am Ende des Artikels jedoch eine andere Interpretation des Geschehens präsentieren, die sogar Licht auf die stammesgeschichtliche Entstehung der Kannenfallen werfen könnte.

Nepenthes bicalcarata: eine außergewöhnliche Ameisenpflanze

Die Fangkannen der „zweigezähnten Kannenpflanze" sind zwar oft recht groß, bis zu 25 cm lang, sonst aber von der typischen länglichen Gestalt, die man von vielen anderen *Nepenthes*-Arten kennt. Besonderheiten zeigen sich erst bei genauerer Betrachtung. Die extrafloralen Nektardrüsen am Kannenrand sind gut und gattungstypisch entwickelt, einzigartig sind jedoch die Riesennektarien in den beiden Kannenzähnen (Merbach et al. 1999). Diese überreiche Ausstattung mit Zuckerdrüsen weist bereits auf einen besonderen Kostgänger hin.

Eine zweite strukturelle Eigenheit der Pflanze ist einzigartig in der Gattung *Nepenthes* und ein eindeutiger Hinweis auf den Symbiosepartner: die Bildung sogenannter Domatien, Strukturen, die von Insekten als Wohnraum genutzt werden können – in unserem Fall ausschließlich von *Camponotus schmitzi* („Schmitz' Rossameise"). Ein Abschnitt der Ranke zwischen Blattfläche und Kannen ist nämlich verdickt und innen durch Degeneration des Marks hohl. Ausschließlich hier finden sich die Kolonien der Partnerameise (Abb. 8).

Wohnen im Grünen ...

Nach dem Hochzeitsflug müssen die jungen Ameisenköniginnen (Jung-)Pflanzen ihres Partners, der Kannenpflanze *Nepenthes bicalcarata*, suchen. Diese dürfen noch nicht von Artgenossinnen besetzt sein, nur dann sind sie zur Koloniegründung geeignet – eine im Dickicht des Sumpfwalds schier unlösbar erscheinende Aufgabe. Sie gelingt nur sehr wenigen der ununterbrochen in den Ameisenkolonien herangezogenen Weibchen.

Sicherlich erkennen die Jungköniginnen die richtige Wirtslianen-Art unter anderem an dem für sie charakteristischen Duft. Aber sie fliegen weiter, wenn die Pflanze bereits den Ameisenspurduft einer Konkurrentin trägt und damit „besetzt" signalisiert. Haben sie schließlich ein geeignetes – d. h. junges, unverholztes und unbewohntes – Domatium gefunden, beißen sie ein Eingangsloch hinein. Die ersten Arbeiterinnen ziehen die Königinnen hier in „Vollklausur" heran, indem sie sie mit eigenen Eiern und Körperreservestoffen füttern. Haben mehrere Jungköniginnen auf derselben Pflanze mehrere Domatien ohne Besiedlung gefunden, kommt es zwischen den Jungkolonien zu einem erbitterten Kampf, der mit dem Sieg eines der Völker und dem Tod der Konkurrentinnen endet.

Später schwärmen die Arbeiterinnen aus und suchen auf der besetzten Pflanze neue, frische Blätter, in deren Domatien sie wieder Löcher beißen (Abb. 9). Mit ihrer Brut beziehen sie den Innenraum der Hohlstruktur und bilden ein neues Teilnestchen der Gesamtkolonie, die mit bis zu ca. 250 Arbeiterinnen und einer einzigen Königin ausschließlich in den Domatien ihrer Wirtspflanze lebt.

Die Arbeiterinnen verlassen ihre Wirtspflanze nie. Sie beziehen all ihre Nahrung von ihr. Kohlenhydrate, die hauptsächlich für den Energiebedarf der erwachsenen Ameisen benötigt werden, holen sie von den Zucker spendenden Nektardrüsen. Insbesondere die stark entwickelten Drüsen in den Dornen am Deckelrand dienen der Partnerameise als spezifische Kohlenhydratquelle, die von ihr „liebevoll" gepflegt und geputzt wird; die übrigen Nektardrüsen der Kannenpflanze, etwa an den Blüten, lässt sie dagegen links liegen (Abb. 10 und 11).

... Pool-Nutzung inklusive

Woher aber stammen die Proteine, die sie für die heranwachsende Brut braucht? Hier spielt sich nun etwas fast Unglaubliches ab: Die für die Nahrungsbeschaffung zuständigen Außendiensttiere halten sich versteckt unter dem Kanneninnenrand auf, überraschenderweise also in der Falle selbst. Von dort laufen sie, ohne abzugleiten, innen an der Kannenwand hinab, tauchen in die Kannenflüssigkeit ein

Abb. 8 /9
Links: Aufgeschnittenes Kannenstiel-Domatium mit einer Teilkolonie von *Camponotus schmitzi* mit Larven, Puppen und Arbeiterinnen.

Unten: Domatium mit Eingangsloch, das von Arbeiterinnen gebissen wurde.

Abb. 10/11
Die als Deckelrand-Dornen ausgebildeten Riesennektardrüsen liefern die Zuckernahrung der Ameisenpartner. Sowohl die Nektariendornen als auch die Kannenöffnung (links) werden von putzenden Ameisen sauber gehalten, nicht aber die Deckel-unterseite.

Links: Von *C. schmitzi* gereinigte Blattbereiche bei *N. bicalcarata*: Peristom mit Peristomzähnen.

Rechts: Peristom und Peristomzähne einer unbesiedelten *N.-bicalcarata*-Pflanze. Die Oberfläche ist von Mikroorganismen überwachsen.

und schwimmen darin umher! Aus diesem „Pool" holen sie sich, manchmal in Gemeinschaftsarbeit, ertrunkene Beuteinsekten oder erjagen tauchend sogar lebende Mückenlarven, die als Kommensalen unbeschadet in der enzymhaltigen Kannenflüssigkeit leben (Abb. 12 und 13).

Ebenso mühelos verlassen die Ameisen die Kannensuppe wieder und laufen über die glatte Kannenwand nach oben! Sie selbst fallen der Pflanze nicht zum Opfer, wie auch eine Untersuchung der Kannenbeute zeigte. Wenn Sie dieses Geschehen – verständlicherweise – nicht glauben mögen: Es ist alles filmisch dokumentiert (Arzt 2009). Das bedeutet also, dass die Ameisen ihren Proteinbedarf mit den Tieren decken, die die Kannenpflanze mit ihrem Nektariensekret angelockt und mit dem Gleitfallenmechanismus erbeutet hat.

Und noch eine Besonderheit: Normalerweise verhalten sich symbiotische Pflanzenameisen aggressiv gegen

Abb. 12/13
Links oben: *Camponotus schmitzi* taucht in der Fangkanne nach Nahrung.

Links unten: Oberhalb der Wasseroberfläche der Kannenflüssigkeit haben sich Ameisen versammelt, um gemeinsam ein ertrunkenes Beutetier abzutransportieren. Tier ganz unten ist ein Soldat mit abgestutztem Kopf.

Wo bleibt der Nutzen?

Ein solcher Schutzeffekt konnte nämlich bei allen möglichen Ameisen-Pflanzen-Partnerschaften nachgewiesen werden (u. a. Davidson & McKey 1993, Jolivet 1996, Bronstein 1998, Rico-Gray & Oliveira 2007). Sollte unsere Tauchameise womöglich gar eine Schmarotzerin der Kannenpflanze sein? Nach allem, was wir über Domatien, die damit verbundenen evolutionär-selektiven Prozesse und den genetischen Aufwand der Pflanze für deren Bildung wussten, erschien das nicht sehr wahrscheinlich. Dennoch mussten wir lange nach einem Nutzen suchen, den die Pflanze von ihren Partnerameisen hat.

In umfangreichen Erhebungen untersuchten wir zum einen Kannenpflanzen mit und ohne *C.-schmitzi*-Ameisenpartner, zum anderen Jungpflanzen und alte, sekundär ameisenlos gewordene *N.-bicalcarata*-Lianen an ihren natürlichen Standorten. Doch es ließ sich kein Unterschied im Ausmaß des Blattflächenfraßes durch irgendwelche Pflanzen fressenden Insekten feststellen. Das war ungewöhnlich, denn normalerweise findet man mit dieser Methode bei Ameisenpflanzen deutliche Effekte.

Daneben führten wir Experimente durch, in denen wir Pflanzen künstlich ameisenlos machten und mit Raupenleim jeglichen Zugang zu ihren Ranken verhinderten; auch so ergaben sich keine erhöhten Fraßschäden. *Camponotus schmitzi* schützt ihre Pflanzenpartnerin also offensichtlich nicht feststellbar gegen Blatt fressende Herbivoren! Andererseits reagierten die Ameisenpartner heftig und spezifisch (mit Herbeilaufen und aggressivem Verhalten), wenn Teile der Liane zerquetscht, die Pflanze also verwundet wurde! Wie passte das zusammen?

Sicherheitsdienst und Putzkolonne

Ein erster Hinweis auf des Rätsels Lösung ergab sich, als wir bemerkten, dass an den jüngeren Laubblättern von ameisenlosen Pflanzen oft keine oder höchstens rudimentäre Kannen zu finden waren, was bei bewohnten Exemplaren nicht vorkommt. Intensive Beobachtungen im Freiland brachten uns endlich auf die richtige Spur: Ein ganz bestimmter Rüsselkäfer der Gattung *Alcidodes* ist einer der Dreh- und Angelpunkte der Partnerschaft zwischen Ameisen und Pflanzen: Dieser Käfer sticht die Kannen an, wenn Nektarienbesucher. Nicht so *Camponotus schmitzi*. Sie toleriert sie stattdessen, ebenso wie andere Ameisen. So stürzen manche dieser fremden Besucherinnen ungehindert in ihr nasses Verderben. Wo bleibt die Aggressivität der Ameise gegenüber möglichen Konkurrentinnen? Und worin besteht der zu erwartende Schutz der Partnerpflanze vor herbivoren Insekten, den man von einer symbiotischen Pflanzenameise eigentlich erwarten sollte?

Abb. 14
Der Rüsselkäfer *Alcidodes* sp. bohrt Löcher in die sich entwickelnde Kannenknospe.

sie an den Blattspreiten gerade auszusprossen beginnen, und zerstört sie gnadenlos (Abb. 14)!

Das tut er übrigens auch bei einigen anderen Kannenpflanzenarten in demselben Lebensraum. Sobald die Partnerameisen den Käfer entdecken, attackieren sie ihn heftig und er lässt sich daraufhin nach Möglichkeit fallen.

Die Käferabwehr ist jedoch offenbar nicht die einzige Partnerhilfe der Ameisen. Wie wir beobachtet haben, halten sie ganz gezielt die Gleitfläche am Kannenrand (Peristom) sauber. An nicht von Ameisen bewohnten Pflanzen verpilzt und verschmutzt diese Region rasch, damit sinkt der Fangerfolg dieser Kannen. Das Putzverhalten der Ameisen ist also wichtig, um die Fängigkeit der langlebigen Kannen aufrechtzuerhalten (Abb. 10; Merbach et al. 2001). Eine neue Analyse von Thornham et al. (2012) bestätigt unsere Hypothese.

Bonhomme et al. (2011) postulieren weitere symbiotische Effekte der Ameisen. Sie berichten, dass große in die Kannen gefallene Insekten angegriffen und daran gehindert werden, die Kannen zu verlassen, und deuten dies als symbiotischen Beitrag der Partnerameisen. Wir sehen das nicht so, da *Camponotus schmitzi* ihre gesamte Proteinnahrung für die Kolonie, insbesondere die Larven, aus der Kannenbeute bezieht. Ob die Stickstoffbilanz der Kannenpflanze dank des symbiotischen Beitrags dann insgesamt positiv, ausgeglichen oder negativ ist, bleibt deshalb offen.

Das sind insgesamt sehr verblüffende Ergebnisse: Eine vorwiegend Ameisen fressende Pflanze gewährt also einer bestimmten Ameisenart „Kost und Logis", damit diese sie gegen einen ganz speziellen Feind verteidigt, der ihre Fähigkeit vermindert, Insekten (zumeist andere Ameisen) zu erbeuten. Große *Nepenthes-bicalcarata*-Lianen, die ihre Partnerameisen verloren haben, sind zwar lebensfähig, aber deutlich in ihrer Fähigkeit beeinträchtigt, frische Blätter und Sprosse zu bilden. Außerdem halten die Ameisen als „Putzkolonne" die langlebigen Kannen glatt und fangfähig.

Diese Partnerschaft zum gegenseitigen Nutzen hat aber vor allem die „Biologie" der Ameise stark verändert. Sie ließ sie zu einer extremen Spezialistin werden, die nur auf *N. bicalcarata* existieren kann und dabei sogar zum „partiellen" Wasserinsekt wurde! Was erstaunt hier mehr die evolutive Veränderung der Pflanze oder die der Ameise?

Evolution einer Partnerschaft

Wie lässt sich die Entstehung dieser eigenartigen Symbiose evolutiv erklären? Dazu müssen wir etwas weiter ausholen, sowohl auf der Seite der Ameisen als auch auf der der Pflanzen. Ameisen sind als wohl erfolgreichste Gruppe der Insekten der Regenwälder in diesen Lebensräumen außergewöhnlich häufig. Praktisch immer und überall kann man irgendwelche Arbeiterinnen auf Blättern und Stämmen bei der Nahrungssuche antreffen. Sie sind damit die idealen Beuteobjekte für *Nepenthes*. Entsprechend der Vorliebe der meisten Ameisenarten für „Süßes" ist also die Entwicklung von Nektar produzierenden Drüsen ein evolutionär „kluger" Schritt, um sie gezielt anzulocken. Diesen Schritt haben nicht nur alle Kannenpflanzen getan, sondern auch viele andere Pflanzen des Regenwalds, die aber keine Fleischfresser sind. Sie sind nicht auf Proteine aus, sondern nutzen die Aggressivität und die Kampfkraft, über die Ameisen verfügen.

Viele Ameisen sind wie schon dargelegt Räuber, die bevorzugt für das Wachstum ihrer Larven Proteinnahrung benötigen. Als Eiweißlieferanten kommen da auch herbivore Insekten infrage, die die Pflanzen schädigen. Zudem verteidigen Ameisen mit der mechanischen Kraft ihrer Beißkiefer und zusätzlich mit ihren vielfältigen chemischen Waffen wirkungsvoll ihre Dauerfutterstellen, also Pflanzen mit extrafloralen Nektarien, gegen tierische Zerstörer und Konkurrenten. Durch ihre Fähigkeit zu Verständigung und Zusammenarbeit sind sie zudem in der Lage, Nestgenossinnen in größerer Zahl herbeizuholen, die dann gemeinschaftlich Nahrungsquellen ausbeuten und Gegner abwehren können. Die mutualistische Wirksamkeit solcher Symbiosen ist inzwischen vielfach belegt (Heil & McKey 2003, Rosumek et al. 2009, Trager et al. 2010). Es „lohnt" sich also, Bündnisse mit Ameisen einzugehen!

Kosten-Nutzen-Rechnungen

Überträgt man diese Verhältnisse allgemein auf die karnivoren Kannenpflanzen mit ihren Nektardrüsen, so bietet das massenhafte Anlocken von Ameisen nicht nur Frischfleisch, sondern potenziell auch Schutz gegen Herbivoren. Um beides zu nutzen, sollten die Pflanzen also einen Kompromiss zwischen Fallenjagd und Schutz finden. Dies wäre möglich, wenn nur ein kleiner, die Kolonie nicht wesentlich schädigender Teil der herbeigelockten Arbeiterinnen abgefangen und so die Rekrutierung weiterer Tiere nicht unterbrochen würde. Eine solche „Kosten-Nutzen-Abwägung" sollte evolutionär dadurch möglich sein, dass die Pflanzen ihre Absturzfallen auf einem nur wenig effektiven Entwicklungsniveau „hielten". Dann könnten die Ameisen Nektar sammeln, weitere Artgenossinnen rekrutieren und sogar Herbivorenfeinde der Pflanzen erbeuten, ohne dabei allzu viele „Opfer bringen" zu müssen für sie also ebenfalls eine „Kosten-Nutzen-Kalkulation". Der Prozess der Fallenjagd der *Nepenthes*-Pflanzen wäre dann kein reiner Räuber-Beute-Jagdprozess zwischen „gerissenen"

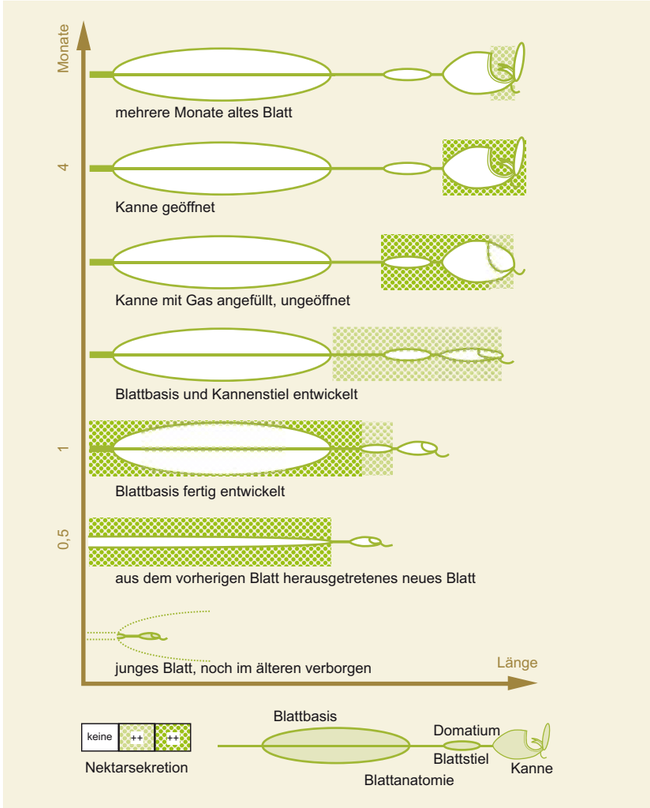

Abb. 15
Räumliche und zeitliche Sekretionsmuster bei *N. bicalcarata*.

Vom Nutzen der Kastration

Die Schilderung der Symbiose zwischen *Nepenthes bicalcarata* und *Camponotus schmitzi* klingt nach einem absolut harmonischen Verhältnis der Partner zu beiderseitigem Nutzen. Dem ist aber nicht so. Die Ameise arbeitet nämlich mit einem raffinierten Trick an der Verschiebung des partnerschaftlichen Gleichgewichts zu ihren Gunsten! An Freilandpflanzen und an später im Gewächshaus gehaltenen Partnersystemen konnten wir beobachten, dass die Ameisen manchmal die Blüten ihrer Wirtspflanzen zerbeißen und so verhindern, dass diese Samen ansetzen und zur Reife bringen. Anders gesagt: Die Ameisen kastrieren ihre Wirte! (Abb. 16)

Der Sinn solchen Tuns ist leicht zu erschließen: Damit wird verhindert, dass die Pflanzen Substanz und Energie in die Erzeugung eigener Nachkommen stecken. Denn schließlich wachsen die Pflanzen in der Zeit der Samenreifung nicht oder nur langsam – was zum Nachteil der Ameisen ist, weil diese dann keine neuen Domatien, keine frischen Kannen und auch keine jungen, gut produktiven Nektarien von der Pflanze erhalten. Wir kennen Derartiges von einer Reihe anderer Myrmekophytie-Symbiosen (Frederickson 2009), so auch von unserem weiteren Untersuchungsobjekt, dem südostasiatischen *Macaranga-Crematogaster*-Symbiosekomplex (Moog 2002).

Auch beim *N.-bicalcarata-C.-schmitzi*-System gibt es eine gute biologische Bestätigung für unsere funktionelle Interpretation der Kastration: Diese Kannenpflanze ist zweihäusig, d. h., es gibt männliche und weibliche Pflanzen. Die Partnerameisen sterilisieren nur weibliche Exemplare, die – wie gesagt – viel Energie in die Samenproduktion stecken. Weil die bei männlichen Pflanzen naturgemäß entfällt, können sie sich die mühsame Arbeit der Blütenkastration sparen. Wie wundersam ist doch die Evolution des Lebendigen!

Abb. 16
Junger weiblicher Blütenstand von *N. bicalcarata* wird kastriert. Ein Teil der Blütenknospen ist bereits abgebissen, die restlichen werden „bearbeitet". Foto: Marlis Merbach

Pflanzen und „ausgetricksten" Ameisen, sondern ein komplexeres Geschehen irgendwo zwischen Symbiose und Täuschung.

Nektar als Schutzgeld

Noch weiter gedacht, eher aus der Sicht der Ameisenforscher als aus der der Karnivorenspezialisten: Eine evolutiv dem Kannenfang-Prinzip vorausgehende Schutzsymbiose mit Ameisen mittels Nektarproduktion, die bei tropischen Pflanzen sehr häufig zu finden ist, dürfte der Ausgangspunkt für die so schwer zu verstehende stammesgeschichtliche Entstehung der Kannenfallen sein! Ehe es zur Entwicklung der Karnivorie kam, lebten die Lianen wie viele andere Pflanzen der Region in einer Schutzsymbiose mit kämpferischen Ameisen. Diese Verbindung hat sich nebenbei bis heute gehalten! Für die Richtigkeit der skizzierten Symbiose-Hypothese spricht z. B. die Tatsache, dass an jungen, noch nicht fangbereiten Kannen bereits Nektarien vorhanden sind und zu diesem Zeitpunkt sogar besonders viel Nektar produzieren (Abb. 15).

Auch die kannenlosen Blütenstände der *Nepenthes*-Arten, die nur indirekt mit der Karnivorie zu tun haben, lassen sich offenbar mittels extrafloraler Nektarien von Ameisen beschützen.

Zurück zu unserer „zweizähnigen Kannenpflanze": So oder so ähnlich könnte auch die Symbiose zwischen der hier betrachteten *Nepenthes*-Art und ihrer hochspezifischen Partnerameise evolutionär entstanden sein. Nur um es nicht zu vergessen: Neben der hochentwickelten Symbiose läuft auch in diesem System nebenher der evolutionär „alte" Prozess der Täuschung und des Fallenfangs irgendwelcher anderen Ameisen (und sonstigen Zucker liebenden Beute-Arthropoden) weiter!

Wir sind damit am Ende der Untersuchung unseres hochspezialisierten und einzigartigen Symbiosesystems auf zwei sehr generelle Fragen zu den berühmten Fleisch fressenden Kannenpflanzen gestoßen. Sind sie wirklich, wie allgemein angenommen, nur reine Räuber, die es bevorzugt auf Ameisen abgesehen haben? Oder haben sie vielleicht gleichzeitig ein Futter-gegen-Schutz-Bündnis mit diesen Insekten geschlossen, unseren „Alleskönnern" im Regenwald? Ist dies vielleicht auch der Schlüssel zum Verständnis der stammesgeschichtlich rätselhaften Entstehung der einzigartigen Karnivorie dieser Urwaldlianen?

Die Autoren

Prof. Dr. Ulrich Maschwitz, geboren 1937, lehrte bis 2003 Zoologie an der Goethe-Universität Frankfurt a. M. Seine Hauptforschungsgebiete waren die Soziobiologie und Ökologie staatenbildender Insekten. Gemeinsam mit vielen Schülern untersuchte er dabei vor allem Ameisen in den Regenwäldern Südostasiens. Bis heute kooperiert er weiterhin mit Wissenschaftlern aus dieser Region.

Prof. Dr. Georg Zizka studierte Biologie mit Schwerpunkt Botanik an der Goethe-Universität Frankfurt. Nach seiner Promotion (1988) und Habilitation (1994) wurde er im Jahr 1995 Professor für „Diversität und Evolution der Höheren Pflanzen" am Institut für Ökologie, Evolution und Diversität der Goethe-Universität. Seit diesem Jahr leitet er auch die Abteilung „Botanik und molekulare Evolutionsforschung" am Senckenberg Forschungsinstitut. Zu seinen Arbeitsgebieten gehören die Systematik, die Evolution und Biogeografie der Höheren Pflanzen, die Erfassung und Analyse des Diversitätswandels sowie Biodiversitätsdatenbanken.

Dr. Brigitte Fiala studierte Biologie, Chemie und Geografie in Frankfurt a. M. Seit 1988 arbeitet sie am Lehrstuhl für Tierökologie und Tropenbiologie der Universität Würzburg. 25 Jahre forscht sie inzwischen in den Tropen, vor allem in Südostasien und Westafrika. Ihre Interessen gelten der Biodiversität, Interaktionen zwischen Tieren und Pflanzen, vor allem Ameisen-Pflanzen-Symbiosen. Ein besonderer Schwerpunkt ist die Ökologie der Pionierbaumgattung *Macaranga* in Südostasien.

Marlis Merbach promoviert an der Universität Frankfurt über „Studien an fallgrubenjagenden karnivoren Lianen der Gattung *Nepenthes*. Symbiontische Beziehungen zu Ameisen und Beutespezialisierung". Während mehrerer Forschungsaufenthalte auf Borneo arbeitete und publizierte sie mit Prof. Dr. U. Maschwitz und Prof. Dr. G. Zizka zu Fragen der Biodiversität in tropischen Regenwäldern. Ihr Hauptinteresse gilt den Interaktionen der Gattung *Nepenthes* mit Ameisen. Sie arbeitet als Biologie- und Chemielehrerin und leitet den Fachbereich Biologie an ihrer Schule.

Kontakt (korresp. Autor): Prof. Dr. Ulrich Maschwitz, Fachbereich Biowissenschaften, Goethe-Universität Frankfurt
Anemonenweg 33, D-63263 Neu-Isenburg, maschwitz@bio.uni-frankfurt.de

Dank

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft DFG für ihre Unterstützung. Dank gebührt auch dem Ministry of Education of the government of Brunei und der Universiti Brunei Darussalam für die Forschungsgenehmigung in Brunei.

Schriften

Arzt, V. (2009): Kluge Pflanzen. Wie sie locken und lügen, sich warnen und wehren und Hilfe holen bei Gefahr. 288 S. C. Bertelsmann, München. Barthlott, W., Porembski, S., Seine, R. & Theisen, I. (2004): Karnivoren. Biologie und Kultur Fleischfressender Pflanzen. 224 S. Eugen Ulmer Stuttgart. Bohn, H.F. & Federle, W. (2004): Insect aquaplaning: *Nepenthes* pitcher plants capture prey with the peristome, a fully wettable water-lubricated anisotropic surface. Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 101(39) 14: 138–141. Bonhomme, V., Gounand, I., Alaux, Ch., Jousselin, E., Barthelemy, D. & Gaume, L. (2011): The plant ant *Camponotus schmitzi* helps its carnivorous host – plant *Nepenthes bicalcarata* to catch its prey. J. Tropical Ecology 27: 15–24. Bronstein, J. L. (1998): The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. Biotropica 30: 150–161. Clarke, C. M. (1997): *Nepenthes* of Borneo. 207 S. Natural History Publications (Borneo), Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia. Darwin, C. (1875): Insectivorous Plants. John Murray, London. Davidson, D. W. & McKey, D. (1993). Evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. Journal of Hymenoptera Research 2: 13–83. Frederickson, M. E. (2009). Conflict over reproduction in ant-plant symbiosis: why *Allomerus octocarticulatus* ants sterilize *Cordia nodosa* trees. Am. Nat. 173: 675–681. Heil, M. & McKey, D. (2003): Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. Ann Rev Ecol Evol 34: 425–453. Jolivet, P. (1996): Ants and plants. An example of coevolution. Backhuys Publ. Leiden. Merbach, M. A., Zizka, G., Fiala, B., Merbach, D. & Maschwitz, U. (1999): Giant nectaries in the peristome thorns of the pitcher plant *Nepenthes bicalcarata* Hook f. (Nepenthaceae): Anatomy and functional aspects. Ecotropica 5: 45–50. Merbach, M. A., Booth, W. E., Maschwitz, U., Fiala, B. & Zizka, G. (2001): Ant-plant-interactions in *Nepenthes bicalcarata*: from carnivory to myrmekophily. GTÖ 2001, 14. Jahrestagung in Bremen. Moog, U. (2002): Die Reproduktion von *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Südostasien: Bestäubung durch Thripse und Kastration durch Pflanzenameisen. 161 S. Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main. Phillipps, A., Lamb, A. & Lee, C. (2008): Pitcher Plants of Borneo. 2. Auflage. 298 S., Natural History Publications (Borneo) Kota Kinabalu. Pietropaolo, J. & Pietropaolo, P. (1996): Carnivorous Plants of the World. 206 S. Timber Press. Rico-Gray, V. & Oliveira, P. S. (2007): The ecology and evolution of ant-plant interactions. Univ. Chicago Press, Chicago. Rosumek, F. B., Silveira, F. A. O., Neves, F. de S., Barbosa, N. P. de U., Diniz, L., Oki, Y., Pezzini, F., Fernandes G., W. & Cornelissen, T. (2009): Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. Oecologia (2009): 160: 537–554. DOI 10.1007/s00442-009-1309-x Thornham, D. G., Smith, J. M., Grafe T. U. & Federle, W. (2012): Setting the trap: cleaning behaviour of *Camponotus schmitzi* ants increases long-term capture efficiency of their pitcher plant host, *Nepenthes bicalcarata*. Functional Ecology 26: 11–19. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2011.01937.x. Trager, Matthew D., Bhotika, Smriti, Hostetler, Jeffrey A. et al. (2010): Benefits for Plants in Ant-Plant Protective Mutualisms: A Meta-Analysis, PLOS ONE , 5 (12) DOI: 10.1371/journal.pone.0014308.