

**Studien an fallgrubenjagenden karnivoren Lianen  
der Gattung *Nepenthes***

Symbiontische Beziehungen zu Ameisen und Beutespezialisierung

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Naturwissenschaften

vorgelegt am Fachbereich Biowissenschaften

der Johann Wolfgang Goethe-Universität

in Frankfurt am Main

von

Marlis Annette Merbach

aus Frankfurt am Main

Frankfurt am Main 2014

vom Fachbereich Biowissenschaften der Johann Wolfgang Goethe - Universität als  
Dissertation angenommen.

Dekanin: Prof. Dr. M. Piepenbring

Gutachter: Prof. Dr. U. Maschwitz

Prof. Dr. G. Zizka

Datum der Disputation: 18.12.2014

„Eine Mischung aus Vorahnung und Erwartung hat meinen Puls nach oben getrieben. Marlis sieht nicht einmal auf, als wir sie erreichen; sie steht über eine Albomarginata gebeugt, und jetzt flüstert sie nur noch: schnell, schnell. ... Vor unseren Augen spielt sich ein unerbittliches, lautloses Drama ab. Tausende von Termiten zweigen von ihrer Hauptstraße ab und stürmen zum Kelch einer Kannenpflanze. Auf deren Deckel haben sich bereits Wächter postiert und sichern nach allen Seiten - die Zangen drohend aufgerichtet. Offenbar verfolgen sie den Aufmarsch der Arbeiterinnen, die jetzt zielstrebig die grüne Kanne erklimmen und sich auf den weißen Randstreifen stürzen. Und dort breitet sich Chaos aus. Die ersten Tiere haben jäh gestoppt, schlagen ihre Mundwerkzeuge in den pelzigen Belag und scheinen alles andere zu vergessen. Zum Beispiel dass sie nicht alleine sind, dass andere Kolleginnen nachrücken. Tausende. Ein nicht abreißender Strom. Sie drängen von hinten. Schieben. Überholen. Verschaffen sich Platz. Und ständig rücken neue Tiere nach. Blind und unbeirrt werfen sie sich in das Getümmel, um an der Fressorgie teilzuhaben. ... Fast im Sekundentakt verliert ein Tierchen nach dem andern den Halt und schlittert in den tödlichen Abgrund. Der schlüpfrige Gleitfilm, der über den Rand verteilt ist, lässt ihnen keine Chance. Sie stürzen in die Masse der todgeweihten, zappelnden Artgenossen. Es sind nur Termiten, das ist wahr, dennoch habe ich, wider besseres Wissen, gegen ein diffuses Gefühl von Unfairness oder Gemeinheit zu kämpfen. Allzu plötzlich und beliebig holt sich die fleischfressende Pflanze ihre blinden Opfer. Skrupellos und effektiv schlägt sie zu - ohne einen Laut und ohne sich zu rühren. Nur vom Kannengrund dringt leises Schaben und Kratzen – vergebliche Fluchtversuche über die steilen, glatten Wände. ... Albomarginata hat ihre Gefräßigkeit unter Beweis gestellt. Im Laufe von Wochen wird sie ihre Beute verdauen und die Nährstoffe über die Kannenwand resorbieren - ein fettes Zubrot an Stickstoff, das groß genug ist, um die gesamte Pflanze zu versorgen und zusätzliche Kannenblätter wachsen zu lassen.“

aus: Volker Arzt (2009): Kluge Pflanzen.

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einleitung</b> .....	<b>11</b>
1.1	Ameisen .....	12
1.2	Pflanzen und Ameisen, symbiotische Beziehungen.....	13
1.2.1	Komplexitätsgrad von Ameisen-Pflanzen Beziehungen .....	16
1.2.2	Unerwartete Komplexität von Ameisen-Pflanzen Beziehungen bei der Gattung <i>Nepenthes</i> .....	16
1.3	Fleischfressende Pflanzen .....	17
1.3.1	Klebefallen.....	19
1.3.2	Klappfallen.....	20
1.3.3	Saugfallen.....	20
1.3.4	Fallgrubenfallen .....	20
1.3.5	Reusenfallen.....	20
1.4	Die Familie Nepenthaceae .....	21
1.4.1	Bau und Wuchs .....	23
1.4.2	Nektarien bei <i>Nepenthes</i> .....	25
1.5	Fragestellungen und Ziele der gesamten Arbeit .....	28
<b>2</b>	<b>Material und Methoden</b> .....	<b>29</b>
2.1	Auswahl und Fundorte der Proben.....	29
2.2	Beschreibungen der ausgewählten Taxa.....	29
2.2.1	Beschreibungen der Kannenpflanzenarten .....	29
2.2.1.1	<i>Nepenthes albomarginata</i> T. LOBB ex LINDL .....	31
2.2.1.2	<i>Nepenthes ampullaria</i> JACK.....	32
2.2.1.3	<i>Nepenthes bicalcarata</i> HOOK. f.....	33

2.2.1.4	<i>Nepenthes gracilis</i> KORTH .....	34
2.2.1.5	<i>Nepenthes mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> (HOOK. f.) ADAM & WILCOCK.....	35
2.2.1.6	<i>Nepenthes rafflesiana</i> JACK.....	37
2.2.1.7	Die Partnerameise <i>Camponotus (Colobopsis) schmitzi</i> STÄRCKE.....	38
2.3	Untersuchungsgebiete .....	40
2.3.1	Die Lage und Zeitraum der Untersuchungen .....	40
2.3.2	Die Standorte.....	41
2.3.3	Das Klima .....	41
2.4	Materialgewinnung und –aufbewahrung .....	42
2.4.1	Frisch- und Lebendaufsammlungen.....	42
2.4.1.1	Gewinnung von <i>Camponotus schmitzi</i> Kolonien.....	42
2.4.1.2	Gewebe von <i>Nepenthes bicalcarata</i> .....	43
2.4.2	Fixierungs- und Aufbewahrungslösungen .....	43
2.4.3	Gefriertrocknungen .....	44
2.5	Anatomische Nektarienuntersuchungen .....	44
2.5.1	Schnitttechniken und Färbungen .....	44
2.6	Dokumentation .....	45
2.7	Statistische Analysen .....	45
2.8	Anatomie und Oberflächenstruktur der Nektarien.....	46
2.9	Absammlung und Mengenschätzung des Nektars.....	47
2.10	Ameisenbesucher und Ameisenbeute durch Anlockung durch Extraflorale Nektarien.....	49
2.11	Beutefangstudien bei <i>Nepenthes albomarginata</i> .....	49
2.11.1	Aufsammlung der Beuteproben .....	49
2.11.2	Langzeitbeobachtungen des Zustandes des weißen Randes sowie des Beutefangs bei <i>Nepenthes albomarginata</i> .....	50

2.11.3	Verhalten der Beute .....	50
2.11.4	Termitenfall - Experiment an <i>Nepenthes albomarginata</i> Kannen .....	51
2.11.5	Bestimmung der Beute .....	51
2.12	Untersuchungen des Myrmekophytiesystems bei <i>Nepenthes bicalcarata</i> .....	52
2.12.1	Schutzrolle der Partnerameisen .....	52
2.12.2	Nahrungsspektrum von <i>Camponotus schmitzi</i> .....	52
2.12.3	Beobachtungen des Verhaltens von <i>Camponotus schmitzi</i> .....	53
2.13	Fraßschäden durch phytophage Insekten .....	54
2.13.1	Überblick über verschiedene Schadmuster bei <i>Nepenthes</i> .....	54
2.13.2	Übersicht der Flächenfraßschäden an <i>Nepenthes</i> div. sp. ....	54
2.13.3	Übersicht der Schäden durch <i>Alcidodes</i> sp.....	55
2.13.4	Fraßverhalten von <i>Alcidodes</i> sp.....	55
2.13.5	Intensitätsunterschiede der Bohrschäden bei <i>Nepenthes</i> div. sp. ....	55
2.13.6	Fraßexperimente mit <i>Alcidodes</i> sp.....	56
2.13.7	Test des Einflusses der Präsenz der Ameisenkolonie auf die Attraktivität der Wirtspflanze <i>Nepenthes bicalcarata</i> für den Rüsselkäfer .....	56
2.13.8	Suche nach Larvenstadien des Rüsselkäfers in <i>Nepenthes</i> div. sp.....	57
2.13.9	Ameisen Ausschlussexperiment bei <i>Nepenthes bicalcarata</i> .....	57
2.13.10	Konfrontation von <i>Camponotus schmitzi</i> mit verletztem Pflanzenmaterial.. .....	58
2.13.11	Konfrontation mit <i>Alcidodes</i> sp.....	59
<b>3</b>	<b>Anatomie, Oberflächenstruktur und Nektarsekretionsmuster bei Nektarien der Gattung <i>Nepenthes</i> .....</b>	<b>60</b>
3.1	Fragestellungen und Ziele zu diesem Themenbereich .....	63
3.2	Ergebnisse .....	64
3.2.1	Beschreibung der Nektarientypen .....	64
3.2.2	Anatomische Untersuchungen an den Peristomzähnen von <i>Nepenthes bicalcarata</i> und ihre mechanischen Eigenschaften .....	68

3.2.3	Zeitliche und räumliche Muster der Nektarsekretion .....	72
3.2.3.1	Zeitliche Muster der Nektarsekretion bei den Peristomzähnen .....	76
3.2.4	Ameisen ernten Nektar und wenige finden den Tod.....	76
3.3	Diskussion.....	79
3.4	Zusammenfassung zu Kapitel 3 .....	84
<b>4</b>	<b>Untersuchungen des Myrmekophytiesystems bei <i>Nepenthes bicalcarata</i> .....</b>	<b>85</b>
4.1	Fragestellungen und Ziele zum Themenbereich Untersuchungen des Myrmekophytiesystems bei <i>Nepenthes bicalcarata</i> .....	87
4.1.1	Fragestellungen zu <i>Nepenthes bicalcarata</i> .....	87
4.1.2	Fragestellungen zu <i>Camponotus schmitzi</i> .....	87
4.2	Ergebnisse .....	89
4.2.1	Wuchsvoraussetzungen von <i>Nepenthes bicalcarata</i> für die Besiedlung und das Zusammenleben mit Ameisen .....	89
4.2.1.1	Beobachtungen zum Wachstum und die natürliche Ablegerbildung von <i>Nepenthes bicalcarata</i> .....	89
4.2.1.2	Bau und Wuchs von <i>Nepenthes bicalcarata</i> im Hinblick auf die Besiedlung durch Ameisen .....	91
4.2.1.3	Diverse Ameisenbesucher und andere Nektarsammler an den Peristomzahnnektarien.....	92
4.2.1.4	Unspezifische Besiedler auf <i>Nepenthes bicalcarata</i> .....	93
4.2.2	Untersuchungen zur Biologie von <i>Camponotus schmitzi</i> , dem regulären Besiedler.....	95
4.2.2.1	Arbeitsteilung in der Kolonie.....	95
4.2.2.2	Schildläuse.....	96
4.2.2.3	Genutzte Ressourcen der Pflanze.....	96
4.2.2.4	Säuberungsverhalten .....	103
4.2.2.5	Die Koloniestruktur von <i>Camponotus schmitzi</i> .....	107
4.2.2.6	Aktivitätszeiten von <i>Camponotus schmitzi</i> .....	111

4.2.2.7	Besiedlungsgrad der <i>Nepenthes bicalcarata</i> Bestände mit <i>Camponotus schmitzi</i> .....	112
4.2.2.8	Eintrageverhalten von Nährstoffen .....	113
4.2.2.9	Entfernt <i>Camponotus schmitzi</i> eindringendes Wasser aus den Domatien?.....	113
4.2.2.10	Wie verhält sich <i>Camponotus schmitzi</i> , wenn ihre Wirtspflanze blüht?.....	115
4.2.2.11	Wirtsspezifität von <i>Camponotus schmitzi</i> .....	116
4.3	Diskussion.....	121
4.3.1	Spezifität der Beziehung.....	121
4.3.2	Phänologie der Ameisen-Pflanzen Interaktion .....	121
4.3.2.1	Koloniegründung.....	121
4.3.2.2	Koloniestruktur .....	122
4.3.2.3	Besiedlungsdichte und Koloniegröße .....	123
4.3.2.4	Wirtserkennung .....	125
4.3.3	Anpassungen und Wechselbeziehungen der Symbiosepartner .....	125
4.3.3.1	Nährstoffversorgung der Ameisen.....	126
4.3.4	Bekämpfung von Epiphyllen und Säuberungsverhalten .....	127
4.3.5	Kastration der Wirtspflanze.....	128
4.4	Zusammenfassung zu Kapitel 4 .....	130
<b>5</b>	<b>Warum eine karnivore Pflanze mit einer Ameise kooperiert. Selektive Verteidigung gegen pflanzenzerstörende Rüsselkäfer bei <i>N. bicalcarata</i></b> .....	<b>132</b>
5.1	Fragestellungen und Ziele zum Themenbereich selektive Verteidigung gegen pflanzenzerstörende Rüsselkäfer bei <i>Nepenthes bicalcarata</i> .....	135
5.2	Ergebnisse .....	136
5.2.1	Überblick der Schäden und Identifikation des Pflanzenschädlings.....	136
5.2.2	Konfrontation der Partnerameise <i>C. schmitzi</i> mit verletztem Pflanzenmaterial ihrer Wirtspflanze.....	140



5.2.3	Konfrontation der Partnerameise <i>C. schmitzi</i> mit <i>Alcidodes</i> sp. ....	141
5.2.4	Langzeit-Ameisen-Ausschlussexperiment.....	142
5.2.5	Einflüsse von potentiellen chemischen Abwehrmitteln .....	143
5.3	Diskussion.....	147
5.4	Zusammenfassung zu Kapitel 5 .....	153
<b>6</b>	<b>Der Beutespezialist <i>N. albomarginata</i>.....</b>	<b>154</b>
6.1	Fragestellungen und Ziele zum Themenbereich Beutespezialist <i>N. albomarginata</i> .. .....	156
6.2	Ergebnisse .....	157
6.2.1	Beuteanlockungsmechanismus und Beutefang von <i>N. albomarginata</i> .158	
6.2.1.1	Langzeitbeobachtungen des Zustandes des weißen Randes sowie des Beutefanges bei <i>N. albomarginata</i> .162	
6.2.2	Beuteaufsammlungen an <i>N. albomarginata</i> und Verhalten der Termiten ... .....	163
6.3	Diskussion.....	169
6.4	Zusammenfassung zu Kapitel 6 .....	172
<b>7</b>	<b>Abschließende Diskussion zur Evolution der Partnerschaft: Sind fleischfressende Pflanzen und Ameisenpflanzen ein Gegensatz?....</b>	<b>173</b>
<b>8</b>	<b>Abschließende Zusammenfassung .....</b>	<b>179</b>
<b>9</b>	<b>Literatur.....</b>	<b>183</b>
<b>10</b>	<b>Abkürzungsverzeichnis.....</b>	<b>193</b>
<b>11</b>	<b>Abbildungsverzeichnis.....</b>	<b>194</b>

<b>12</b>	<b>Tabellenverzeichnis .....</b>	<b>202</b>
<b>13</b>	<b>Anhang.....</b>	<b>206</b>
13.1	Standortsnamen und deren Beschreibung .....	206
13.2	Untersuchungsgebiete .....	209
13.3	Weiterführende Ergebnisse aus diesem Projekt .....	212
13.3.1	Belauf von <i>N. bicalcarata</i> und <i>N. mirabilis</i> Kannen mit nektarsuchenden Ameisen .....	212
13.3.2	Koloniegründung von <i>C. schmitzi</i> .....	217
13.3.3	Besiedlungsstruktur von <i>C. schmitzi</i> Kolonien auf <i>N. bicalcarata</i> : Anzahl der Tiere pro Peristom und Domatium in den Kannen (als Teilkolonien) .....	228
13.3.4	Langzeitbeobachtungen Zustand weißer Rand sowie Beutefang <i>Nepenthes albomarginata</i> .....	234
13.3.5	Beuteproben aus <i>Nepenthes albomarginata</i> .....	236
13.3.6	Termitenarten aus den Beuteproben von <i>Nepenthes albomarginata</i> ....	240
<b>14</b>	<b>Eigene Publikationen.....</b>	<b>241</b>
14.1.1	Abstracts.....	241
14.1.2	Artikel .....	241
14.2	Verzeichnis der Vorträge aus dem Projekt .....	242
14.3	Auswahl der populärwissenschaftlichen Publikationen zu dem Projekt (Zeitungsartikel, Radiobeiträge, Filme) .....	242
<b>15</b>	<b>Erklärung .....</b>	<b>243</b>

# 1 Einleitung

Fleischfressende Pflanzen haben seit der ersten Entschlüsselung ihrer Funktionsweise im 19. Jahrhundert durch Charles Darwin viele Menschen fasziniert und auch zu manch abenteuerlichen Fantasien angeregt. Selbst Menschen sollten die Opfer solcher Monstergewächse sein. Seit alters her mit der Entstehung der ersten Botanischen Gärten und Herbarien sammeln, kultivieren und beobachten Menschen diese Pflanzen, manchmal sogar gruppenweise in Liebhaberverbänden mit eigenen Zeitschriften organisiert.

Ein gemeinsames Prinzip scheint allen fleischfressenden Pflanzen zugrunde zu liegen: In paradox wirkender Umkehr des bekannten Verhältnisses Fresser gleich Tier und Gefressene gleich Pflanze leisten fleischfressende Pflanzen das Unerwartete: Sie fangen, töten, verdauen und resorbieren tierische Opfer. Nur eine einzige Ausnahme unter den viele Hunderte von Arten umfassenden Karnivoren scheint zu existieren, verborgen in den fast unbegehbaren Torfsumpfwäldern Borneos. Es ist eine Kannenpflanzentart, die in seltsam verkehrter Weise mit einem speziellen Vertreter einer Tiergruppe ein mutualistisches Verhältnis, eine Symbiose eingegangen ist, die normalerweise den Hauptbestandteil der *Nepenthes* Beute stellt, einer Ameise.

Was es mit dieser Beziehung auf sich hat, war bis vor kurzem unklar.

Ihre Entschlüsselung aus dem kombinierten Blickwinkel der Botanik, Zoologie und Ökologie erbrachte erstaunliche Ergebnisse und ließ wiederum die faszinierte Sicht von Darwin und seinen Nachfolgern Recht behalten. Sie zeigt auch trotz zahlreicher neuerer Untersuchungen seit jener Zeit, wie beschränkt unsere Sicht auf das Phänomen Karnivorie noch immer ist.

Kannenpflanzen können, wie die hier vorgelegten Studien zeigen werden, in der Tat „höchst brutal“ sein, da sie trickreich gleich Tausende von Tieren fast gleichzeitig überlisten und ertränken. Sogar Säugetiere können erbeutet oder ihr Kot genutzt werden, wie parallel laufende Arbeiten anderer Wissenschaftler in Borneo zeigen.

Unser bisheriges Bild der Karnivorie – wenigstens unseres speziellen Falles der Karnivorie der Gattung *Nepenthes* – ist revisionsbedürftig.

Und nicht zuletzt: Die Studie ergibt endlich Hinweise, wie in aller Welt gerade die Gattung *Nepenthes*, eine Gattung unter Hunderten von tropischen Lianengewächsen, es rätselhafter Weise geschafft hat, höchst erfolgreich mit vielen Arten karnivor zu werden!

Um die doch recht komplizierten und z.T. recht paradox wirkenden Verhältnisse besser verstehen zu können, soll einleitend über das gesamte Phänomen der Pflanzen-

karnivorie berichtet werden. Erst dann ist meines Erachtens eine verständliche Darstellung der Ziele und Vorgehensweisen in dieser Arbeit möglich.

Auch die Ameisen, die als „heimliche Herrscher“ des Regenwaldes in diesem Biom und wie sich zeigen wird, auch in der Kannenpflanzenbiologie eine entscheidende Rolle spielen, sollen einleitend kurz berührt werden.

## **1.1 Ameisen**

Ameisen spielen als dominierende Faunenelemente einer ganzen Reihe von terrestrischen Ökosystemen eine bedeutende Rolle. Dabei sind sie in gemäßigten Klimaregionen hauptsächlich als Räuber und als Symbiosepartner für pflanzensaugende Läuse und Zikaden zu finden, während sie vor allem in tropischen Ökosystemen auch in großer Zahl lose bis enge Beziehungen zu höheren Pflanzen eingegangen sind. Die Populationsdichte der Ameisen ist in tropischen Regionen extrem hoch. Auch der Artenreichtum ist enorm: MALSCH et al. (2003) sammelten in einem Tiefland-Regenwald im Pasoh Forest Reserve, West-Malaysia, 489 Ameisenarten aus 76 Gattungen und 9 Unterfamilien auf einer Fläche von wenigen Quadratkilometern.

Ameisen haben eine ganze Reihe von unglaublichen Fähigkeiten entwickelt. Natürlich können nicht alle Arten dies alles, aber im Überblick kommt eine beeindruckende Aufzählung zusammen: Sie können miteinander auf sehr vielfältige Weise kommunizieren, auf mechanischem oder chemischem Wege. Sie zirpen, trommeln und zischen, sie schäumen oder platzen zur Verteidigung und scheiden in vielfältiger Weise Duftsekrete aus. Sie weben, schneiden, töpfern, kleben und stellen Papier her, sie graben und bauen, benutzen Werkzeuge, errichten Brücken und konstruieren Flöße. Sie halten und züchten „Nutzvieh“ und melken es, sie sammeln und ernten Körner und betreiben Vorratswirtschaft. Sie legen Gärten an und kultivieren darin Nutzpflanzen, züchten Pilze und verspeisen sie, sie säen Blumen und kooperieren mit Bäumen und veranstalten Massentreibjagden. Sie erzeugen „Milch“ für ihre Brut, Antibiotika für die Hygiene und Herbizide und Insektizide zur Pflanzen- und Tierbekämpfung.

Ihre Fortbewegungsweisen sind Laufen, Klettern, Fliegen und Springen. Manche erzeugen tödliche Gifte, andere „bestehlen“ und „betrügen“ ihre Nachbarn mit chemischen Methoden oder berauben sie. Meuchelmörder finden sich unter den Ameisen, wieder andere verführen zum Königinnenmord oder rauben Sklaven, die für sie die Arbeit verrichten ...

Man findet Ameisen überall, im tiefen Boden ebenso wie in den höchsten Baumwipfeln. Sie leben in den trockensten und heißesten Wüsten, in Hochgebirgen und in Hochmooren. Nur eines ist ihnen nicht gelungen: Die Eroberung des Wassers als Lebensraum, obwohl doch so viele unterschiedliche Insektengruppen, Käfer, Wanzen, Fliegen u.ä. dies geschafft haben. So dachte man jedenfalls noch vor wenigen Jahren. Aber auch dies haben die Ameisen geschafft! Allerdings nur eine einzige Art unter den ca. zehntausend bekannten Spezies.

Wo findet man diese Spezialistin? In den Torfsumpfwäldern Borneos lebt die Baumameise *Camponotus schmitzi* in Symbiose mit einer fleischfressenden Pflanze, *Nepenthes bicalcarata*. Ein Hauptteil der vorliegenden Arbeit behandelt dieses Symbiosesystem. Hier vereinen sich damit die beiden Aspekte Karnivorie und Myrmekophytie. Außerdem wurden Studien zu verschiedenen Ameisenbesuchern der Tieflandarten *N. mirabilis* var. *echinostoma*, *N. rafflesiana*, *N. ampullaria* und *N. albomarginata* durchgeführt, wobei sich bei der zuletzt erwähnten Art ein höchst erstaunliches Beute-Phänomen ergab.

## 1.2 Pflanzen und Ameisen, symbiontische Beziehungen

Die Entstehung und der überwältigende Siegeszug der bedecktsamigen Blütenpflanzen, die seit der Kreidezeit die terrestrische Flora der Erde zunehmend prägen, beruhen in erster Linie auf ihrer symbiontischen Beziehung zu Insekten. Diese blütenökologische Partnerschaft war umgekehrt entscheidend für die Entfaltung ganzer Insektenordnungen etwa der nektarivoren Lepidoptera und zahlreicher Taxa der Hymenoptera und Diptera.

Noch wichtiger neben dieser Symbiose für die Entfaltung der Klasse der Insekten ist ihre phytophage Ernährungsweise, die bei den meisten Insektenordnungen anzutreffen ist. Ebenfalls bemerkenswert ist auch der zunächst unerwartete umgekehrte Fall, das Phänomen der karnivoren Pflanzen, deren terrestrische Vertreter ihren Nährstoffbedarf u.a. aus Insektenbeute decken. So bedeutsam und vielfältig diese Beziehungen auch sein mögen, sie beruhen alle im Wesentlichen auf zwei einfachen Grundprinzipien, dem Anbieten von Nahrung in einer Symbiose oder aber der Ausbeutung von Nährstoffen der anderen Seite.

Nur bei einer einzigen Insektengruppe haben sich sehr viel komplexere Wechselwirkungen zwischen Tieren und Pflanzen gebildet, in der Familie der Ameisen. Obwohl ursprünglich räuberisch lebend, sind diese sozialen Hymenopteren in höchst vielfältige Symbiosen zu Gefäßpflanzen getreten, die im Folgenden einleitend kurz geschildert und

charakterisiert werden sollen. Wenn auch nichtsymbiotische Beziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen zu finden sind, etwa bei den blättererntenden Blattschneideameisen, den zahlreichen samensammelnden Ernteamisen und bei einigen bambusbewohnenden Arten, sind doch die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen zumeist symbiotischer Natur. Sie reichen von wenig spezialisierten Interaktionen bis hin zu obligaten Symbiosen, bei denen ein Partner nicht ohne den anderen überleben kann (Übersicht u.a. in BEATTIE 1985, BUCKLEY 1982, HECKROTH 2000, HUXLEY 1986, JANZEN 1974, KAUFMANN 2002, ZIZKA 1990). Die Pflanzen sichern die Beziehungen zu den Ameisen durch das Angebot von Nahrungsquellen und/oder Nistmöglichkeiten, Ameisen leisten einen Beitrag zur Samenverbreitung (BEATTIE 1985, SERNANDER 1906), durch Nährstoffeintrag in Teile der Pflanze, so dass diese von der Pflanze genutzt werden können oder dem Schutz vor Herbivoren (JANZEN 1967, RISCH et al. 1977, MCKEY 1984, FIALA 1988). Sehr untergeordnet ist dagegen bei Ameisen die Funktion als Bestäuber (PEAKALL & BEATTIE 1989).

Mehrere der vielfältigen Wechselbeziehungen werden von verschiedenen biologischen Fachrichtungen unterschiedlich benannt. Unterschieden wird dabei etwa Myrmekochorie, Myrmekotrophie, Myrmekophylaxis, Myrmekophilie oder Myrmekophytie.

Eindeutig ist der Begriff der Myrmekochorie, die Ausbreitung von Diasporen durch Ameisen. Oft sind das sehr unspezifische Interaktionen und hunderte von Ameisenarten können für die Verbreitung von Diasporen einer Pflanzenart fungieren, es gibt aber auch sogenannte „Keystone seed disperser“. Hier verbreitet im Extremfall nur eine einzige Ameisenart die Diasporen einer Pflanzenart (siehe z.B. LUBERTAZZI et al. 2010).

Ebenfalls eindeutig wird der Begriff Myrmekotrophie verwendet, worunter man die Ernährung einer Pflanze durch Ameisen versteht (siehe z.B. JANZEN 1974, BAZILE et al. 2012).

Der Begriff Myrmekophilie dagegen wird unterschiedlich verwendet. Nichtspezialisten benutzen ihn als einen Oberbegriff für positive Interaktionen zwischen Ameisen und einer Vielzahl von anderen Organismen wie Pflanzen, Arthropoden und Pilzen. Hierunter werden aber sogar die Beziehungen von Ameisen mit kommensalisch, parasitisch oder räuberisch lebenden Arthropoden verstanden, die Ameisen zur Aufzucht ihrer Nachkommen nutzen und selbst einen großen Teil ihres Lebens innerhalb einer Ameisenkolonie leben, sogenannte Ameisengäste.

Hier wird im Sinne meiner Arbeitsgruppe der Begriff der Myrmekophilie wesentlich enger gebraucht und beschränkt sich auf Ameisen – Pflanzen Beziehungen. Er wird damit zur Abgrenzung des Begriffes Myrmekophytie verwendet. Myrmekophile Pflanzen sind

Pflanzen, die Ameisen anlocken, indem sie Nahrung in Form von Extrafloralen Nektarien (EFN) und / oder Fraßkörper zur Verfügung stellen, aber keinen Wohnraum anbieten.

Der Begriff Myrmekophylaxis bedeutet Schutz durch Ameisen. Beschützt werden sogenannte myrmekophile und myrmekophytische Pflanzen.

Ein Myrmekophyt ist eine Pflanze, die in einer symbiontischen Interaktion mit Ameisen lebt. Diese Pflanzen bieten Nestraum durch spezielle Strukturen und versorgen die Ameisen häufig direkt mit Nahrung in Form von extrafloralem Nektar und / oder Fraßkörpern oder indirekt durch symbiontische Beziehungen zu trophobiontischen Pflanzenläusen. Als Gegenleistung erhalten die Pflanzen von den Ameisen Hilfe vor allem bei der Verteidigung gegen Herbivoren, gegen Pflanzenkonkurrenz oder durch Säuberung der Assimilatflächen, bei epiphytischen Pflanzen zusätzlich durch das Sammeln von Dünger, aber auch durch Samenverbreitung.

Wesentlich ist hier die Unterscheidung in obligate und fakultative Beziehungen. In obligaten Myrmekophytien können die Partner dieser Symbiosen alleine nicht überleben, sie sind aufeinander angewiesen und voneinander abhängig. Die Pflanze bietet Wohnraum in Form von Domatien sowie die komplette Nahrung sehr häufig über den Umweg von Trophobionten an, die Partnerameisen sind häufig völlig abhängig von der Pflanze und können ohne diese nicht überleben. Solche Ameisenarten werden im natürlichen Lebensraum oft nur auf einer Pflanzenart gefunden. Bei fakultativen Myrmekophytien ist das Überleben der beiden Parteien (Pflanze und Ameisen) nicht völlig abhängig von der Interaktion. Beide Organismen können auch ohne die andere Art überleben. Fakultative Myrmekophyten weisen Domatien auf und bieten teilweise zusätzlich den Ameisen Nahrung an.

### 1.2.1 Komplexitätsgrad von Ameisen-Pflanzen Beziehungen

Der Komplexitätsgrad von Ameisen-Pflanzen Beziehungen ist sehr unterschiedlich. Er reicht von Zweipartnersystemen im Falle vieler unspezifischer Myrmekophyten zu drei- oder sogar Vierpartnersystemen bei obligaten Myrmekophytieassoziationen, in denen Trophobionten neben Pflanzen und Ameisen den dritten Partnertyp darstellen, in neuester Zeit wurden sogar Pilze noch ungeklärter Funktion als ein weitere Partnertyp identifiziert (VOGLMAYR et al. 2011).

Als noch komplizierter haben sich erstaunlicherweise Ameisengartensymbiosen erwiesen, wie neue Untersuchungen unserer Arbeitsgruppe zeigen (KAUFMANN et al. 2001, KAUFMANN & MASCHWITZ 2006). Dabei handelt es sich um sogenannte Ameisengärten, Assoziationen verschiedener Ameisen mit nestfestigenden epiphytischen Blütenpflanzen und Pilzen, mit trophobiontischen Schildläusen und dem Trägerbaum, dem Phorophyten.

Bei diesen Assoziationen ist der Spezifitätsgrad unterschiedlich, sie können jedoch nur existieren, wenn alle Partner vorhanden sind. Hier kommen so erstaunliche Phänomene wie das Düngen und Bewässern des Gartens, dessen Bepflanzung und dessen Pflanzenschnitt vor.

Bei diesen Vielpartnerassoziationen spielen also eine Kombination der Phänomene Myrmekochorie, Myrmekotrophie, Myrmekophylaxis, Myrmekophilie und Myrmekophytie eine Rolle.

### 1.2.2 Unerwartete Komplexität von Ameisen-Pflanzen Beziehungen bei der Gattung *Nepenthes*

Die Pflanzen der Karnivorengattung *Nepenthes* sind reichlich mit Nektarien ausgestattet. In der überwiegenden Zahl der Fälle dienen Nektarien bei Pflanzen zur Anlockung von Ameisen, die diese Futterquelle gegen Phytophagen schützen, ein typischer Fall von Myrmekophilie. Bei *Nepenthes* ist nach allgemeiner Ansicht die Funktion der Nektarien jedoch eine völlig andere (siehe z.B. BOHN & FEDERLE 2004), sie dienen dazu, Ameisen in die Kannen zu locken und als Beute zu nutzen.

Aber auch bei *Nepenthes* läuft, wie sich zeigen wird, nicht nur der einseitige pflanzliche Karnivorieprozess ab, sondern auch eine parallel laufende symbiontische Beziehung zu den Ameisen (siehe Kapitel 3). Mehr noch, im Falle von der Assoziation der in Borneo beheimateten Kannenpflanze *N. bicalcarata* mit der Rossameisenart *Camponotus schmitzi* liegt sogar eine Verschränkung des Myrmekophytiephänomens mit dem der pflanzlichen Karnivorie vor, also ein unerwartet hoher Grad an Komplexität.



### 1.3 Fleischfressende Pflanzen

Um das karnivore und myrmekophytische Phänomen innerhalb der Gattung *Nepenthes* einordnen zu können, wird hier vorab ein kurzer Überblick über die Karnivorie bei Pflanzen gegeben.

Die Mehrzahl aller grünen Pflanzen weltweit beziehen ihre Kohlenhydrate aus der Fotosynthese, alle notwendigen mineralischen Nährstoffe werden von dem Substrat, in dem sie wachsen, aufgenommen. Fleischfressende Pflanzen sind Pflanzen, die durch Gleit- oder Klebfallen, seltener durch bewegliche Fangeinrichtungen umgewandelter Blätter, kleine Tiere fangen und verdauen. Schon BUFFON prägte im 18. Jahrhundert in der Zoologie den Begriff "insectivore" für Insekten fressend. In der Botanik wurde der Begriff spätestens durch das Buch von CHARLES DARWIN (1875) 'Insectivorous plants' bekannt. Der Begriff „Insektivore“ ist irreführend, da ja nicht nur Insekten Beute dieser Pflanzen werden, daher ist der Begriff „karnivor“ oder „fleischfressend“ vorzuziehen.

Fleischfressende Pflanzen findet man bei den höheren Pflanzen, aber sogar über einhundert Pilzarten sind als karnivor bekannt. Fangtechniken karnivorer Pilze sind entweder Schlingfallen, mit denen Fadenwürmer gefangen werden oder Klebfallen. Auch zwei Gattungen karnivorer Moose sind bekannt, die Wimperntierchen verdauende Art *Colura zoophaga* und die Gattung *Pleurozia*, epiphytische Lebermoose tropischer Bergregenwälder, mit den für Moose extrem komplex gebauten Blättchen, die reusen- bzw. trichterartig nach innen gewölbte sack- oder muschelförmige Unterlappen besitzen. Höhere Pflanzen, wie z.B. die Kannenpflanzen der Gattungen *Heliamphora*, *Sarracenia*, *Cephalotus* oder *Nepenthes*, Sonnentaugewächse (*Drosera*), die Venus-Fliegenfalle (*Dionea*) oder die reusentragende Gattung *Genlisea* bzw. der Wasserschlauch *Utricularia* fangen aktiv oder passiv kleinere Tiere, an Land meist Insekten, im Wasser Infusorien bzw. vielzellige Wasserbewohner und gelangen so an Nährstoffe, die sonst in ihrem Lebensraum nur in unzureichendem Maße vorhanden sind (Überblick z.B. in JUNIPER et al. 1989, PIETROPAOLO & PIETROPAOLO 1986, Kurzübersicht in CAROW & FÜRST 1990, SITTE et al. 2002, BARTHLOTT et al. 2004).

Man kann karnivore Pflanzen auf allen Kontinenten außer der Antarktis finden, die landlebenden Formen kommen besonders artenreich in Mooren in den gemäßigten Zonen oder im Hochgebirge vor, während im tropischen Regenwald eine geringere Zahl an Arten zu finden sind. Diese Pflanzen leben meist in nährstoffarmen Regionen wie Hangquellensümpfen, von Wasser umspülten Felsen, Hochmooren, periodisch nassen Sandflächen, auf nährstoffarmen Böden tropischer Regenwälder oder als Aufsitzer-

pflanzen (Epiphyten) in der Kronenregion der Bäume (siehe CAROW & FÜRST 1990). Zur Anlockung und zum Fang der Beute werden verschiedene Bildungen verwendet. Farben, Düfte sowie EFN locken die tierischen Besucher an, Klebfallen, Gleitfallen und sich schließende Blätter fangen sie ein und verdauen sie anschließend. Mehrere Gattungen werden als „präkarnivor“ bezeichnet, d.h. dass sie nicht alle Eigenschaften der Karnivorie besitzen, wie sie unten aufgeführt sind.

Insgesamt finden sich weltweit ca. 600 fleischfressende höhere Pflanzenarten, die aus 19 verschiedenen Gattungen stammen. Diese werden den Ordnungen der Caryophyllales, Lamiales, Ericales, Asterales, Oxalidales, sowie der monokotylen Poales zugeordnet. In der Ordnung Caryophyllales findet sich mit 6 Gattungen die umfangreichste Gruppe der Karnivoren mit den jeweils aus einer Gattung bestehenden Familien der Drosophyllaceae (Gattung *Drosophyllum*), Dioncophyllaceae (Gattung *Triphyophyllum*) sowie der Nepenthaceae (Gattung *Nepenthes*). Zudem gehören in die Ordnung die Familie der Droseraceae mit den Gattungen *Drosera*, *Dionaea*, *Genlisea* und *Aldrovanda*. Eine weitere Ordnung, der eine große Zahl von Karnivoren zugeteilt wird, sind die Lamiales. Hierhin gehört die Familie Lentibulariaceae mit den Gattungen *Pinguicula*, *Genlisea* und *Utricularia*, sowie die Familie Byblidaceae mit der einzigen bekannten karnivoren Gattung *Byblis* und die erst kürzlich als karnivor erkannte Gattung *Philcoxia* aus der Familie der Plantaginaceae (PEREIRA et al. 2012). Die Ericales beherbergen 3 karnivore und eine präkarnivore Gattung aus zwei Familien. Die gattungsreichere Familie der Sarraceniaceae mit den drei Gattungen *Sarracenia*, *Darlingtonia* und der präkarnivoren Gattung *Heliophora* und die Roridulaceae mit der einzigen präkarnivoren Gattung *Roridula*.

In den Ordnungen Asterales und Oxalidales ist jeweils nur eine karnivore Pflanzengattung bekannt, bei den Asterales die Gattung *Stylidium* aus der Familie der Stylidiaceae, bei den Oxalidales die Gattung *Cephalotus* aus der Familie Cephalotaceae.

Die Familie der Poaceae aus der monokotylen Ordnung der Poales besitzt eine karnivore Pflanzenart, die Bromelie *Broccinia reducta*. Andere Vertreter der Gattung *Broccinia* gelten als präkarnivor. Eine weitere präkarnivore Gattung der Familie ist *Catopsis*.

Bei Karnivoren handelt es sich ausnahmslos um hoch spezialisierte Pflanzen. Als Bewohner nährstoffarmer Gebiete gibt ihnen der Fang kleiner Tiere einen Konkurrenzvorteil gegenüber nicht karnivoren Pflanzen, da sie sich zusätzliche Nährstoffe wie Stickstoff, Phosphor Schwefel und Metallionen aneignen können. Die Eigenschaften fleischfressender Pflanzen definiert JUNIPER et al. (1989) folgendermaßen: Sie locken selbstständig Beutetiere an, sind in der Lage, diese festzuhalten, sie zu töten, sie zu verdauen und die

für sie verwertbaren Bestandteile für ihren eigenen Stoffwechsel aufzunehmen. Die fleischfressende Pflanze soll außerdem nachweisbare Einrichtungen und Eigenschaften zum Fang von Kleinlebewesen aufweisen, wobei die Beute durch Duft oder Farbe zusätzlich angelockt werden kann, was aber nicht immer der Fall sein muss (z.B. *Genlisea*, *Pinguicula*). Die Zersetzung der Beute geschieht in der Regel durch eigene Verdauungsenzyme aber auch durch Eiweiß zersetzenden Bakterien, (z.B. bei *Heliophora*), siehe auch der Spezialfall *Roridula*, deren klebrige Blätter Insekten fangen, die von auf der Pflanze lebenden Wanzen und Spinnen gefressen werden. *Roridula* absorbiert Ausscheidungen dieser räuberischen Arthropoden.

Es werden bei karnivoren Pflanzen fünf verschiedene Fallentypen unterschieden. Dies sind Klebefallen, Klappfallen, Saugfallen, Fallgrubenfallen und Reusenfallen. Diese unterteilen sich durch die Fähigkeit der Bewegung in aktive und passive Fallen. Zu den aktiven Fallen gehören die Klappfallen, die meisten Klebefallen und die Saugfallen, während es sich bei Fallgrubenfallen, einigen Klebefallen und bei Reusenfallen um passive Fallen handelt. Sämtliche bisher entdeckte Fallen karnivorer Pflanzen leiten sich von Blättern ab.

### **1.3.1 Klebefallen**

Klebefallen besitzen Drüsenhaare auf der Blattoberfläche, die ein klebriges Sekret sezernieren. Arthropoden, in aller Regel Insekten, werden durch die Sekrete angelockt und kleben an den Tropfen fest. Im anschließenden Kampf, sich loszureißen, benetzen sich die Opfer zusätzlich mit weiterem Sekret, bis sie ganz damit verklebt sind. Die Mehrheit der Arten schüttet in das Sekret Enzyme aus und nimmt anschließend die verwertbaren Stoffe auf.

Selten wird die Beute von räuberischen Kommensalen aufgeschlossen, deren Ausscheidungen von der Pflanze resorbiert werden (z.B. Wanzen bei *Roridula*). Klebefallen sind bei vielen karnivoren Pflanzengenera vertreten wie der Gattung Sonnentau (*Drosera*, Droseraceae), Fettkraut (*Pinguicula*, Lentibulariaceae), der Regenbogenpflanzen (*Byblis*, Byblidaceae), der Wanzenpflanzen (*Roridula*, Roridulaceae), dem Taublatt (*Drosophyllum*, Drosophyllaceae) und dem Hakenblatt (*Triphyophyllum*, Dioncophyllaceae). Erst kürzlich wurde eine weitere fleischfressende Pflanze mit Klebefallen entdeckt, die ihren Beutefang im Boden verrichtet (PEREIRA et al. 2012). Bei *Philcoxia minensis* handelt es sich um einen Vertreter der Plantaginaceae, die an unterirdischen klebenden Blättern Nematoden fängt und verdaut.

### 1.3.2 Klappfallen

Bei Klappfallen handelt es sich um umgewandelte Blätter, die durch eine schnelle Schließbewegung zweier Blatthälften Beute fangen. Ausgelöst wird die Bewegungsreaktion durch sogenannte Fühlhaare an den Blattinnenseiten. Diese Haare lösen den Schließmechanismus aus, wenn sie 2x hintereinander bewegt werden. Nach dem Fangen des Beutetieres schließt die Falle mit den Geweben der beiden Blatthälften so dicht, dass ein Verdauungsssekret sezerniert werden kann und das Tier verdaut wird. Nur bei zwei Arten aus zwei Gattungen ist dieser Fallentyp entwickelt: bei der Venus Fliegenfalle (*Dionaea muscipula*) sowie der Wasserfalle (*Aldrovanda vesiculosa*). Beide werden in die Familie der Droseraceae aus der Ordnung der Caryophyllales eingeordnet.

### 1.3.3 Saugfallen

Dies ist ein Fallentyp, der nur im Wasser oder in wasserhaltiger Erde funktioniert, da sein Funktionsprinzip auf hydrostatischem Unterdruck aufbaut, der schlagartig ausgeglichen wird. Dabei wird die Beute in die Falle gesaugt. Dieser Fallentypus ist nur beim Wasserschlauch (*Utricularia*) vertreten, der mit derzeit rund 220 bekannten Arten die artenreichste Gattung der karnivoren Pflanzen darstellt. Die Gattung gehört in die Familie der Lentibulariaceae aus der Ordnung der Lamiales.

### 1.3.4 Fallgrubenfallen

Die aus Blättern gebildeten Fallen stellen einen Hohlraum dar, aus dem das Opfer nach dem Hereinfallen nicht mehr entkommen kann, ertrinkt und verdaut wird. Vertreter dieser Fallentypen sind die Gattungen *Cephalotus* (Cephalotaceae), die zu den Sarraceniaceae zählenden Gattungen *Sarracenia*, *Darlingtonia* und die präkarnivore *Heliophora* sowie die Gattung *Nepenthes* (Nepenthaceae).

### 1.3.5 Reusenfallen

Reusenfallen sind sehr kompliziert konstruiert und kommen in der Gattung *Genlisea* aus der Familie der Lentibulariaceae, bei den Sarraceniaceae bei der einen Art *Sarracenia psittacina* sowie bei den beiden außerhalb der Gefäßpflanzen stehenden Moosgattungen *Colura* und *Pleurozia* vor. Die Fallen sind so ausgebildet, dass die Opfer nur in eine Richtung der Reuse weitergehen können, bis sie in einem Bereich der Falle ange-

kommen sind, wo die Verdauung erfolgt. Als Opfer kommen u.a. Protozoen (bei *Genlisea*) in Frage (siehe BARTHLOTT et al 2004).

## 1.4 Die Familie Nepenthaceae

Nach den neusten Untersuchungen werden die mit Fallgruben ausgestatteten karnivoren Familien der Nepenthaceae, Dioncophyllaceae (Hakenblattgewächse) und Droseraceae (Sonnentaugewächse) in die Ordnung der Caryophyllales (Nelkenartige) gestellt, während die Sarraceniaceae den Ericales zugeordnet (STEVENS 2001) werden.

Bei der karnivoren Familie der Nepenthaceae handelt es sich um eine monotypische Familie. Die einzige Gattung der Familie ist *Nepenthes*. Diese wurde 1658 von dem damaligen Gouverneur Madagaskars, Etienne de Flacourt, unter dem Namen „*Amramitico*“ beschrieben. Carl von Linné prägte später, 1753, den heutigen Namen *Nepenthes*. Der Begriff *Nepenthes* kommt aus dem Griechischen (ne = nicht, penthos = Kummer, Leid) und bedeutet „gegen Kummer, Kummer lindernd“ und wurde bei HOMER (8. Jahrhundert v. Chr.) in seiner Odyssee verwendet.

Die Zahl der beschriebenen Arten steigt weiterhin an, da jährlich neue Arten (insbesondere in Sumatra und auf den Philippinen) entdeckt werden. Während MACFARLANE (1908) 58 Arten in seiner ersten Monographie der Gattung beschrieb, DANSER (1928) dann 65 Arten, sind bei JEBB & CHEEK (1997) insgesamt 82 Arten aufgeführt (siehe Tab. 1). Die CITES-Auflistung von VON ARX et al. (2001) enthält mittlerweile 98 Arten.

Tab. 1. Zahl der *Nepenthes* Arten in den Hauptverbreitungsgebieten, Daten aus JEBB & CHEEK 1997. Die Zahl der Arten hat sich bis heute durch zahlreiche Neubeschreibungen erhöht.

Regionen	Zahl der <i>Nepenthes</i> Arten
Borneo	31
Sumatra	27
Philippinen	21
Malayische Halbinsel	11
Moluccen und Sulawesi	10

In Tabelle 1 sind die Artenzahlen der Hauptverbreitungsgebiete zum Zeitpunkt der letzten Revision im Jahre 1997 aufgeführt.

*Nepenthes* ist in der östlichen Paläotropis (außer Afrika) verbreitet, begrenzt durch die Seychellen, der Indomalayischen Region, im Norden durch Süd China, im Westen durch Madagaskar und Ceylon, im Osten durch Neu Guinea und Neukaledonien sowie im Süden durch das tropische Australien. Das Hauptverbreitungsgebiet ist der Malayische Archipel und dort als Diversitätszentrum Borneo, insbesondere der Mount Kinabalu mit 28 Arten. Im Westen treten mehrere von diesem Hauptverbreitungsgebiet isolierte Arten auf, die von SCHMID-HOLLINGER (1979) als die westlichen *Nepenthes*-Arten zusammengefasst wurden. Die Art mit der weitesten Verbreitung ist *Nepenthes mirabilis*. Sie kommt im Süden als einzige Art der Gattung in Queensland, Australien vor, im Norden auch in Südchina, z.B. Hong Kong. Sie wächst an nährstoffarmen Standorten (z.B. sandige Stellen, Felsen, Sümpfe) als bodenständige Rosette oder ist dort als kletternde Sprossachse mit 20 m Höhe und mehr zu finden. Nur wenige Arten (z.B. *N. reinwardtiana*) leben auch epiphytisch.

Grob kann man die Pflanzen in zwei Gruppen unterteilen: Tieflandarten, die unter 1000 m über Meereshöhe wachsen sowie Hochlandarten, die zwischen 1000 m und 2000 m vorkommen. Oberhalb dieser Höhe kommen kaum noch Arten vor. Alle Arten der Gattung sind international geschützt.

Die Gattung *Nepenthes* ist die artenreichste karnivore Gattung mit Fallgruben zum Beutefang. Fossilfunde weisen darauf hin, dass diese Gattung bereits seit 20 Millionen Jahren existiert, möglicherweise sogar doppelt so alt ist.

### 1.4.1 Bau und Wuchs

Kannenpflanzen der Gattung *Nepenthes* sind ausnahmslos fleischfressend, sie fangen ihre Beute in den namensgebenden Kannen, bei denen es sich um abgewandelte Blätter handelt. Alle bislang untersuchten Arten besitzen EFN an allen oberirdischen Pflanzenteilen, die allgemein als Organe zum Anlocken von Ameisen angesehen werden.

Pflanzen der Gattung *Nepenthes* sind zweihäusige ausdauernde, je nach Art sehr verschieden schnell wachsende Pflanzen. Männliche und weibliche Pflanzen unterscheiden sich bis auf die Infloreszenzen nicht voneinander.

Die Blätter der Gattung *Nepenthes* sind zu Fangorganen modifiziert. Sie lassen sich in drei Abschnitte unterteilen: Blattgrund (leaf base), dessen Aufgabe die eigentliche Photosyntheseleistung ist, er bildet den Hauptteil der Blattfläche und damit des Assimilationsapparates, der Kannenstil (tendril), der dem Blattstiel anatomisch entspricht und bei den Luftkannen rankenförmig ausgebildet ist (hiermit klettert die Liane) sowie die Kanne (pitcher). Dieser Teil des Blattes, die eigentliche Blattspreite, ist zu einem kannenförmigen Fangapparat umgebildet und kann je nach Art unterschiedlich groß, unterschiedlich geformt und gefärbt sein. Die Farbe der Kannen weicht oft auch innerhalb einer Art stark voneinander ab. Die Kanne besitzt einen je nach Art sehr unterschiedlich großen und ausgeformten Rand, das Peristom (peristome), woran sich ein Deckel (lid), der zumeist bei der geöffneten Kanne über dem Kannenlumen ausgerichtet ist und eine Spitze (tip), die als eigentliche Blattspitze angesehen wird anschließt (siehe Abb. 1).

Bei den Kannen handelt es sich um passive Gleitfallen, die ihre Beute durch Nektarproduktion, Kannenfärbung und teilweise Duft anlocken. Die Innenwände der Kannen sind bei den meisten Arten (von den untersuchten Arten *N. albomarginata*, *N. gracilis*, *N. rafflesiana* und *N. mirabilis*) in eine Gleit- und Verdauungszone unterteilt, wobei eine Wachsbereifung in der Gleitzone vorhanden ist. Von den untersuchten Arten ist diese Zone bei *N. albomarginata*, *N. gracilis* und *N. mirabilis* voll ausgebildet, bei *N. rafflesiana* reduziert und bei *N. bicalcarata* und *N. ampullaria* fehlt diese (siehe BAUER et al. 2011, auch BAUER et al. 2009). Der Bereich des Deckels und des Peristoms wird außerdem als die Anlockungszone bezeichnet. Beide Kannenteile sind mit zahlreichen EFN besetzt. Das Peristom ist von einer gerippten Oberfläche bedeckt und krümmt sich in Richtung des Kanneninneren, in dem es in einer Reihe von meist kleineren Zähnen ausläuft, zwischen denen sich EFN befinden. Oft ist die Anlockungszone farblich von den anderen Kannenbereichen unterschieden (siehe auch JUNIPER et al. 1989 und BARTHLOTT et al. 2004).

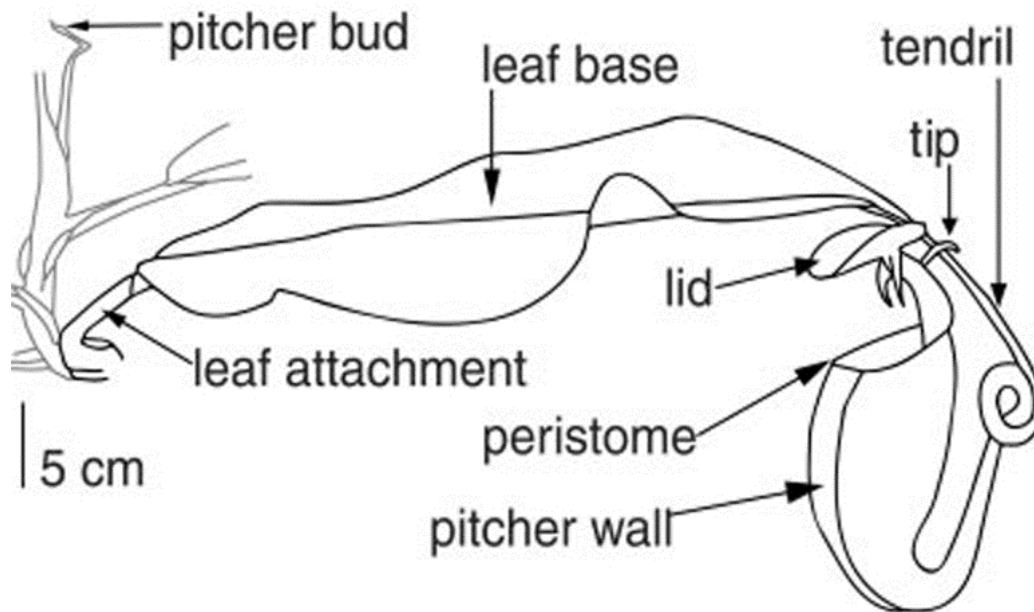


Abb. 1. Blattabschnitte bei einem Blatt mit Luftkanne von *N. bicalcarata* (pitcher bud = Kannenknospe des jüngsten Blattes, leaf attachment = Teil der Blattbasis, die direkt an die Sprossachse angrenzt, leaf base = Blattbasis, tendril = Blattstiel, bei *Nepenthes* ist dies der Abschnitt, an dem das Fangorgan, die Kanne hängt, pitcher wall = Kannenwand, lid = Deckel, tip = Spitze, peristome = Kannenrand). Abbildung aus: MERBACH et al 2007.

Die Gleitzone grenzt an der Innenseite der Kannenwand direkt an das Peristom und verläuft bis oberhalb des Flüssigkeitsspiegels. Sie ist mit zwei unterschiedlichen Wachsschichten bedeckt, wobei die obere Schicht nur lose auf der unteren aufliegt. Bei dem Versuch, sich auf der Oberfläche der Gleitzone fortzubewegen, löst ein Insekt die Kristalle der oberen Schicht, verklebt damit die Prätarsen und Tarsen und es fällt in die Kannenflüssigkeit. Auch die darunter liegende Wachsschicht ist rutschig, so dass die Gleitzone auch funktioniert, wenn die obere Schicht durch den Belauf bereits zerstört wurde (JUNIPER et al. 1989, GORB et al. 2005).

Unterhalb des Flüssigkeitspegels befindet sich die Verdauungszone, die zahlreiche eingesenkte Verdauungsdrüsen besitzt, welche Enzyme (Esterasen, Phosphatasen, Proteasen, Aminopeptidasen, Peroxidasen und Ribonucleasen) in die Kannenflüssigkeit sezernieren (JUNIPER et al. 1989, BARTHLOTT et al. 2004). Die Kannenflüssigkeit enthält außerdem Substanzen, die die Oberflächenspannung verringern, so dass Tiere nach dem Hereinfallen schnell ertrinken.

*Nepenthes* bildet einen Blattdimorphismus aus, der mit der Wuchsform der Pflanze korrespondiert. Erst bleibt die Sproßachse mit kurzen Blattinternodien kurz. Der Wuchs wirkt rosettenartig, da die Blätter dicht beieinander kreisförmig um die Sproßachse angeordnet sind. Diese Blätter bilden Kannen, die meist recht breit und bauchig sind und auf



der dem Kannenstiel gegenüber liegenden Seite zwei Flügelleisten besitzen. Der Kannenstiel ist bei diesen Blättern gerade und bildet keine Ranken aus. Diese Blattformen nennt man Bodenkannen (lower pitchers). Wenn der Spross der Pflanze in ein Streckenwachstum geht, so ändern sich die Blattformen. Die Kannen sind meist schlanker, Flügelleisten fehlen und der Kannenstiel rankt. Diese Blattformen werden als Luftkannen (upper pitcher) bezeichnet. Es gibt Arten, bei denen in der Regel nur eine Kannenform ausgebildet ist. Von den untersuchten Arten findet man bei *N. ampullaria* zumeist nur Bodenkannen, Luftkannen entwickeln sich nur in Ausnahmefällen und dann rudimentär. Dort besteht allerdings auch ein Blattdimorphismus, bei den Blättern an den Langtrieben wird die Kannenknospe nicht zur Kanne ausgebildet, der Kannenstiel allerdings rankt auch bei diesen Blättern.

Die Sprossachsen können rund sowie drei- bzw. vierkantig geformt sein. Damit klettert *Nepenthes* an Bäumen hoch, wobei sie je nach Art bis zu 20 m Länge erreichen kann (z.B. *N. bicalcarata*). Fällt nun solch ein Baum um, so bedeutet das nicht unbedingt den Tod der Kannenpflanze. Aus der nun auf dem Boden liegenden Sprossachse können neue Seitentriebe abzweigen, die erst rosettenförmig am Boden wachsen und dann nach einer gewissen Zeit anfangen wieder zu ranken und erneut empor zu klettern (siehe auch Kapitel 4.2.1.1).

#### **1.4.2 Nektarien bei *Nepenthes***

Nektarien sind Strukturen, die zuckerhaltige Sekrete sezernieren, die in geringeren Mengen auch Proteine, Aminosäuren sowie Vitamine enthalten. Sie können an allen oberirdischen Teilen der Pflanze auftreten (siehe DAUMANN 1931, ZIMMERMANN 1932). Nektarien werden nach ihrer Lage und nach ihrer Funktion in Gruppen definiert: Florale Nektarien (FN) sind auf den Blüten zu finden, häufig insbesondere an den Tepalen, während extraflorale Nektarien (EFN) auf allen anderen oberirdischen Pflanzenteilen vorkommen können. Eine Unterteilung der Nektarien in Hinsicht auf deren Funktionen erfolgt durch die Begriffe Nuptiale Nektarien (NN) und Extranuptiale Nektarien (ENN). Nuptiale Nektarien sind solche, die eine Rolle in der Bestäubung spielen, ungeachtet dessen, an welcher Stelle sie auf der Pflanze lokalisiert sind, während die Funktionen Extranuptialer Nektarien nicht in einer Beziehung zur Bestäubung stehen. Nuptiale Nektarien können floral oder extrafloral sein. Nektarien treten in sehr vielen verschiedenen Pflanzenarten auf und sind im letzten Jahrhundert bis heute intensiv untersucht worden (Überblick über den Stand der Forschung zur Diversität, Ökologie und Evolution von EFN bei Ameisenpflanzen bietet MARAZZI et al. 2013, zur Forschung der EFN bei *Nepenthes*

siehe BAUER et al. 2008, DAUMANN 1931, LLOYD 1942, MERBACH et al. 1999, 2001 und ZIMMERMANN 1932.

Nektarien treten soweit untersucht in allen Arten der Gattung *Nepenthes* auf. Sie sind auf der Pflanze sowohl innerhalb der Blütenstände als auch normalerweise auf allen Teilen der Blätter sowie auf den Sprossachsen verteilt. Neben den FN an den adaxialen Teilen der Tepalen findet man EFN an den abaxialen Seiten der Tepalen sowie an den Infloreszenzachsen (siehe Abb. 21). Prinzipiell kann man bei *Nepenthes* drei verschiedene Nektarientypen unterscheiden (die Begriffe wurden von ZIMMERMANN 1932 und DAUMANN 1931 eingeführt): „kugelig hohle Nektarien“, „scheibenartige Nektarien“ und „schlauchförmige Peristomnektarien“. Sie unterscheiden sich in ihrer Größe und Form des Sekretionsgewebes sowie in der gesamten Struktur des Nektariums (MACFARLANE 1908, DAUMANN 1931, ZIMMERMANN 1932, LLOYD 1942, MERBACH et al. 1999, 2001). Sehr kleine „scheibenartige Nektarien“ befinden sich an der Unterseite der Kannendeckel und der adaxialen Seite der Tepalen. Die „schlauchförmigen Nektarien“ sind nur im Peristombereich zu finden, während die „kugelig hohlen Nektarien“ an allen anderen Pflanzenteilen oberhalb des Bodens vorkommen. Diese EFN haben, soweit es bekannt ist, alle extranuptiale Funktionen. Allerdings wird die Funktion der EFN bei *Nepenthes* bis heute diskutiert. Mit der Produktion von EFN und Nektarsekreten hat die Pflanze offensichtlich metabolische (den Stoffwechsel betreffende) Kosten. In mehreren Studien wurde daher der Frage nachgegangen, welche Vorteile der Besitz Extrafloraler Nektarien für Pflanzen bringt. In der Gattung *Nepenthes* ist die derzeit noch am weitesten akzeptierte Hypothese, dass die einzige Funktion der Nektarien in der Anlockung potenzieller Opfer besteht (z.B. KURATA 1976, PHILLIPPS & LAMB 1996, PHILLIPPS, LAMB & LEE 2008, BOHN & FEDERLE 2004, BAUER & FEDERLE 2009, BAUER et al. 2011). Dies würde bedeuten, dass Karnivorie eine einseitige Räuber-Beute-Beziehung darstellt. Allerdings formulierte Tan bereits 1997 eine breitere Hypothese bezüglich Karnivorie bei *Nepenthes*:

*„If traps were 100% efficient then pitchers would capture very few ants because the first ants to arrive are the scouts which will lead more ants to the source of food, in this case, nectar. The occasional ant that falls in is only one of many that continually visit the same pitcher.“* (aus TAN 1997).

Mehrere Untersuchungen wurden zur Peristomanatomie von *Nepenthes* durchgeführt (z.B. MACFARLANE 1908, LLOYD 1942), aber detaillierte Studien der Struktur und Funktion der auffälligen Peristomzähne von *Nepenthes bicalcarata* fehlten bislang. Diese Nektarien und ihre Funktion bei verschiedenen *Nepenthes* Arten sind ein Schlüssel für die Erforschung der komplexen Beziehungen zwischen Pflanze und Insekten. Als Teiluntersuchung wurden daher vergleichend morphologische und anatomische Untersuchungen an den EFN der Gattung durchgeführt.

## 1.5 Fragestellungen und Ziele der gesamten Arbeit

Das Promotionsvorhaben hat die Beziehungen zwischen verschiedenen Vertretern der südostasiatischen Kannenpflanzen mit Ameisen zum Inhalt. Ein Hauptaugenmerk liegt dabei auf der Funktion der EFN.

Diese wurden anatomisch, morphologisch und in Bezugnahme auf ihre Nektarsekretion untersucht. Zudem erfolgten Beobachtungen der Nektarienbesucher im Freiland. Diese Forschungen ließen Schlüsse auf die Funktion der Nektarien zur Beuteanlockung oder dem Schutz der Pflanze zu.

Ein weiterer Schwerpunkt der Arbeit lag in der Frage nach dem Herbivorieschutz der Pflanzen durch Ameisen.

Es ergeben sich eine ganze Reihe von Fragen, welche Funktionen EFN in dem engverwobenen Zusammenspiel von Kannenpflanzen und Ameisen haben. Wie konnte sich in einer Pflanzengruppe zum einen das Extrem eines Räuber-Beute Verhältnisses als auch das eines hochspezialisierten Myrmekophytensystems bilden?

Aus der Antwort auf die Frage, welche Vorteile die Partner aus dem Zusammenleben ziehen und ob es sich tatsächlich um solche Extreme handelt, könnten sich Rückschlüsse auf die Evolutionswege der Beziehungen zwischen *Nepenthes* und Ameisen ergeben.

In der vorliegenden Arbeit wurde die Lage, Struktur und Bedeutung Extrafloraler Nektarien bei *Nepenthes* in Bezug auf die Bedeutung zur Anlockung von Ameisen untersucht. Weiterhin wurde auf die Frage eingegangen, welche Bedeutung der Ameisen für *Nepenthes* haben, ob diese alleine als Beute dienen oder ob auch ein Schutz der Pflanze durch die Ameisen gegen Herbivoren erfolgt.

Schwerpunkt der Arbeit lag auf *Nepenthes bicalcarata* und ihrer Interaktion mit der Ameisenart *Camponotus schmitzi*. Dabei mussten konsequenterweise auch die Beziehungen dieser Pflanze zu anderen, opportunistischen Arten mit in die Untersuchung einbezogen werden.

Im Rahmen der Arbeiten wurde bei *Nepenthes albomarginata* ein außergewöhnlicher Beutefangmechanismus entdeckt, der anschließend ebenfalls untersucht wurde (siehe Kapitel 6).

## **2 Material und Methoden**

### **2.1 Auswahl und Fundorte der Proben**

Für die hier vorliegende Arbeit wurden sechs verschiedene Arten der Gattung *Nepenthes* sowie unterschiedliche Arthropodenarten untersucht. Im Folgenden werden diese aufgeführt, die verwendeten Fundorte aufgelistet und die Arten beschrieben (siehe Tab. 2).

### **2.2 Beschreibungen der ausgewählten Taxa**

Hier folgen Beschreibungen der untersuchten *Nepenthes* Arten sowie der Ameisenart *Camponotus schmitzi*.

#### **2.2.1 Beschreibungen der Kannenpflanzenarten**

Für diese Arbeit wurden insgesamt sechs Kannenpflanzenarten untersucht. Die Informationen dazu erfolgten aus den Erstveröffentlichungen, den Beschreibungen bei CLARKE (1997) sowie eigenen Beobachtungen.

Jede Art wird nach dem gleichen Muster vorgestellt:

- Artname und Erstautor
- Abbildungen
- Verbreitungsgebiet
- Typische Lebensräume
- Nutzung dieser Art im Rahmen dieser Doktorarbeit

Tab. 2. Fundorte der untersuchten Proben

<b>Proben</b>	<b>Brunei Darussalam</b>	<b>Sabah, Tiefland</b>	<b>Sabah, Hochland (Mount Kinabalu und Crocker Range Nationalpark)</b>	<b>Palmengarten der Stadt Frankfurt am Main</b>
<b><i>Nepenthes</i> Arten</b>				
<i>N. albomarginata</i> T. LOBB ex LINDL	X			
<i>N. ampullaria</i> JACK	X	X		
<i>N. bicalcarata</i> HOOK. f.	X	X		X
<i>N. gracilis</i> KORTH	X	X	X	X
<i>N. mirabilis</i> (LOUR.) DRUCE var. <i>echinostoma</i> (HOOK. f.) ADAM & WILCOCK	X			
<i>N. mirabilis</i> (LOUR.) DRUCE		X		X (Saatgut aus Sabah, Malaysia)
<i>N. rafflesiana</i> JACK	X	X	X	
<b><i>Arthropoden</i></b>				
<i>Camponotus schmitzi</i> SCHUITEMAKER & STÄRKE 1933	X	X		
Arthropoden- Beuteproben aus <i>Nepenthes</i>	X	X	X	

### 2.2.1.1 *Nepenthes albomarginata* T. LOBB ex LINDL



Abb. 2. Links: Ausschnitt aus einer Rosettenpflanze mit mehreren Bodenkannen von *N. albomarginata*.

Abb. 3. Rechts: Luftkanne von *N. albomarginata*.

<b>Artname</b>	<i>Nepenthes albomarginata</i> T. LOBB ex LINDL.
<b>Verbreitungsgebiet</b>	Borneo, Sumatra, Malayische Halbinsel
<b>Typische Lebensräume</b>	Heidewälder, Gipfelvegetation niedrigerer Berge, offene Vegetation auf Torf oder Kalkstein
<b>Nutzung dieser Art im Rahmen dieser Doktorarbeit</b>	Diese Art wurde sowohl für die vergleichenden Arbeiten an der Nektarien-anatomie, der räumlichen und zeitlichen Muster der Nektarsekretion, aber auch bezüglich ihrer Strategie zum Beutefang untersucht.

### 2.2.1.2 *Nepenthes ampullaria* JACK



Abb. 4. Gestauchter Spross mit Blattrosette von *N. ampullaria* in ca. 1 m Abstand vom Boden (oben).

Abb. 5. Ausschnitt aus einer Rosettenpflanze mit mehreren Bodenkannen von *N. ampullaria* (unten links).

Abb. 6. *N. ampullaria*, junge rot gefärbte Bodenkanne (unten rechts). Diese Ausfärbung trifft man seltener an.

<b>Artname:</b>	<i>Nepenthes ampullaria</i> JACK
<b>Verbreitungsgebiet:</b>	Borneo, Sumatra, Thailand, Malayische Halbinsel, Singapur, Neu Guinea.
<b>Typische Lebensräume:</b>	Heidewälder, Sumpfwälder, degenerierte Sumpf- und Heidewälder, zumeist auf relativ flachem Untergrund.
<b>Nutzung dieser Art im Rahmen dieser Doktorarbeit:</b>	An dieser Art wurden Untersuchungen zur Nektarienanatomie sowie der räumlichen und zeitlichen Muster der Nektarsekretion durchgeführt.



### 2.2.1.3 *Nepenthes bicalcarata* Hook. f.



Abb. 7. Ausschnitt aus kletternder *N. bicalcarata* mit diversen gut ausgebildeten Luftkannen (oben).

Abb. 8. Luftkannen von *N. bicalcarata* mit den prominenten Peristomzähnen, in denen sich außergewöhnlich große Nektarien befinden (unten links).

Abb. 9. *N. bicalcarata*, junge Bodenkanne (unten rechts).

<b>Artname:</b>	<i>Nepenthes bicalcarata</i> HOOK. f.
<b>Verbreitungsgebiet:</b>	Borneo.
<b>Typische Lebensräume:</b>	Natürliche Lebensräume sind Sumpfwälder dominiert von der Dipterocarpaceae <i>Shorea albida</i> und gelegentlich Heidewälder auf weißem Sand.
<b>Nutzung dieser Art im Rahmen dieser Doktorarbeit:</b>	Der Schwerpunkt der Untersuchungen dieser Arbeit lag bei <i>N. bicalcarata</i> . Diese Art wurde sowohl für die vergleichenden Arbeiten an der Nektarienanatomie, der räumlichen und zeitlichen Muster der Nektarsekretion, aber auch bezüglich ihrer Sonderstellung als karnivorem Myrmekophyt hin untersucht.

#### 2.2.1.4 *Nepenthes gracilis* KORTH



Abb. 10. Links: Bodenkanne mit Kannenstiel und Teil der Lamina von *N. gracilis*. Auf der Deckelunterseite sind Nektartropfen zu erkennen. Es treten sowohl rote als auch grüne Kannen auf.

Abb. 11. Rechts: Nest aus Bodenkannen von *N. gracilis* auf dem Regenwaldboden

<b>Artname:</b>	<i>Nepenthes gracilis</i> Korth
<b>Verbreitungsgebiet:</b>	Borneo, Sumatra, Thailand, Malayische Halbinsel, Singapur und Sulawesi.
<b>Typische Lebensräume:</b>	Feuchte offene Gelände, Heidewälder, Sumpfwälder, auf allen Böden
<b>Nutzung dieser Art im Rahmen dieser Doktorarbeit:</b>	An dieser Art wurden Untersuchungen zur Nektarien-anatomie sowie der räumlichen und zeitlichen Muster der Nektarsekretion durchgeführt.

2.2.1.5 *Nepenthes mirabilis* (LOUR.) DRUCE var. *echinostoma* (HOOK. f.)  
ADAM & WILCOCK



Abb. 12. Links: Luftkanne von *N. mirabilis* var. *echinostoma*. Das Peristom ist zwar tellerförmig verbreitert, aber das Kannenlumen ist groß und deutlich entwickelt.

Abb. 13. Rechts: Luftkanne von *N. mirabilis* var. *echinostoma*. Das Peristom ist so stark ausgebildet, dass kaum noch ein Zugang zum Kanneninneren vorhanden ist.

<b>Artname:</b>	<i>Nepenthes mirabilis</i> (LOUR.) DRUCE var. <i>echinostoma</i> (HOOK. f.) ADAM & WILCOCK
<b>Für diese Arbeit genutzte</b>	Voruntersuchungen wurden in Ostmalaysia, Sabah durchgeführt. Von diesen Pflanzen stammen auch Exemplare im Palmengarten Frankfurt ab, die für histologische Untersuchungen genutzt wurden. Für alle weiteren Arbeiten wurde ausschließlich die Varietät <i>N. mirabilis</i> (LOUR.) DRUCE var. <i>echinostoma</i> (HOOK. f.) ADAM & WILCOCK genutzt.
<b>Varietäten:</b>	

<b>Verbreitungsgebiet:</b>	Borneo, Sumatra, Thailand, Malayische Halbinsel, Sulawesi, Maluku, Neu Guinea, Australien, Philippinen, Java, Indo-China, China, Hong Kong, Macau und Palau Island.
<b>Typische Lebensräume:</b>	Feuchte offene Gelände, insbesondere Sümpfe. <i>N. mirabilis</i> kann auch im überschwemmten Uferbereich von stehenden Gewässern und Fließgewässern wachsen.
<b>Nutzung dieser Art im Rahmen dieser Doktorarbeit:</b>	Die Art wurde für Voruntersuchungen in Sabah, Ostmalaysia sowie Beobachtungen in Hong-Kong genutzt. An der Varietät <i>N. mirabilis</i> (Lour.) Druce var. <i>echinostoma</i> (HOOK. f.) ADAM & WILCOCK wurden Untersuchungen zur Nektarien-anatomie sowie der räumlichen und zeitlichen Muster der Nektarsekretion in Brunei Darussalam durchgeführt.

### 2.2.1.6 *Nepenthes rafflesiana* JACK



Abb. 14. Links: Eine Luftkanne von *N. rafflesiana* in der typischen Ausprägung mit spiralisiertem Kannenstiel. Oberhalb des Deckels sieht man das jüngere Blatt der gleichen Pflanze mit schon voll entwickeltem Kannenstiel, jedoch ist die Kanne erst im Knospenstadium.

Abb. 15. Rechts: Eine Bodenkanne von *N. rafflesiana* var. *gigantea*, von der Form wie *N. rafflesiana* in der typischen Ausprägung, jedoch wesentlich größer und mit der typischen dunkelroten Kannenwandfärbung. Eine *N. rafflesiana* Bodenkanne in der typischen Ausprägung ist im Hintergrund links neben dem Deckel zu erkennen. Die Kannenwand dieser Kannen ist meist von hellerem Rot, oder rot-grün gefleckt.

<b>Artname:</b>	<i>Nepenthes rafflesiana</i> JACK
<b>Für diese Arbeit genutzte Varietät:</b>	Obwohl im Untersuchungsgebiet mindestens vier Varietäten dieser Art wachsen, wurde für die Untersuchungen ausschließlich <i>N. rafflesiana</i> JACK in der typischen Ausprägung verwendet.
<b>Verbreitungsgebiet:</b>	Borneo, Sumatra, Malayische Halbinsel und Singapur.
<b>Typische Lebensräume:</b>	Offene sandige, feuchte Gebiete, Sumpfwälder, Heidewälder
<b>Nutzung dieser Art im Rahmen dieser Doktorarbeit:</b>	An dieser Art wurden Untersuchungen zur Nektarien-anatomie sowie der räumlichen und zeitlichen Muster der Nektarsekretion durchgeführt.

### 2.2.1.7 Die Partnerameise *Camponotus (Colobopsis) schmitzi* STÄRCKE



Abb. 16. Arbeiterinnen von *C. schmitzi* auf einer Luftkanne mit spiralisiertem Domatium von *N. bicalcarata*. Auf dem Bildausschnitt ist auch ein Teil des Peristoms sowie die Kanne wand und der Kanne stiel zu sehen.

#### **Taxonomische Einordnung:**

*Camponotus schmitzi* wird in die Untergattung *Colobopsis* innerhalb der Gattung *Camponotus*, Tribus Camponotini und Unterfamilie Formicinae der Familie Formicidae eingeordnet. Die Art wurde von dem Botaniker Jan Pieter Schuitemaker gesammelt und von August Stärke 1933 zuerst beschrieben (siehe SCHUITEMAKER & STÄRKE 1933). Die Erstbeschreibung ging in Vergessenheit und wurde durch die Untersuchungen im Rahmen dieser Arbeit wiedergefunden. Eine detaillierte Beschreibung der Königin und der Arbeiterinnen der Art findet man dort. Männliche Tiere sind bisher nicht beschrieben.

*C. schmitzi* gehört zu der Gattung der Rossameisen. Es handelt sich um die einzige bekannte schwimmende und tauchende Ameisenart (CLARKE & KITCHING 1995, BOHN et al. 2012), da sie in den Kannen von *N. bicalcarata* schwimmt und taucht, um nach ertrunkenen Beutetieren zu fouragieren und aquatischen Larven zu erbeuten. Die Art ist endemisch auf der Insel Borneo.

Die Untergattung *Colobopsis* ist dimorph, d.h. die Arbeiterinnen sind in distinkt unterschiedliche Kasten unterteilt, sogenannte Major- und Minorarbeiterinnen, erstere auch Soldatinnen genannt.

<b>Artname:</b>	<i>Camponotus (Colobopsis) schmitzi</i> STÄRCKE
<b>Verbreitungsgebiet:</b>	Borneo
<b>Typische Lebensräume:</b>	Die Art lebt ausschließlich vergesellschaftet mit <i>Nepenthes bicalcarata</i> . Im Rahmen dieser Arbeit wurde sie außerdem einmal auf einem Hybriden siedelnd gefunden (siehe Kapitel 4.2.2.11)
<b>Nutzung dieser Art im Rahmen dieser Doktorarbeit:</b>	Diese Art wurde für die Fragestellung der Schutzmechanismen von <i>N. bicalcarata</i> gegen Herbivore genutzt. Dazu wurde die Biologie der Art untersucht.

## 2.3 Untersuchungsgebiete

### 2.3.1 Die Lage und Zeitraum der Untersuchungen

Alle Standorte liegen auf dem Sundaschelf im Bereich des perhumiden Tropengürtels (TJIA 1980, BERNARD 1991). Die größte Insel des Sundaarchipels, Borneo, liegt umgeben westlich von der malayischen Halbinsel und Sumatra sowie südlich von Java, Sulawesi und den kleineren Sundainseln sowie südöstlich der Philippinen im Pazifischen Ozean. Die Insel ist die drittgrößte der Welt (aus WALTER 1964).

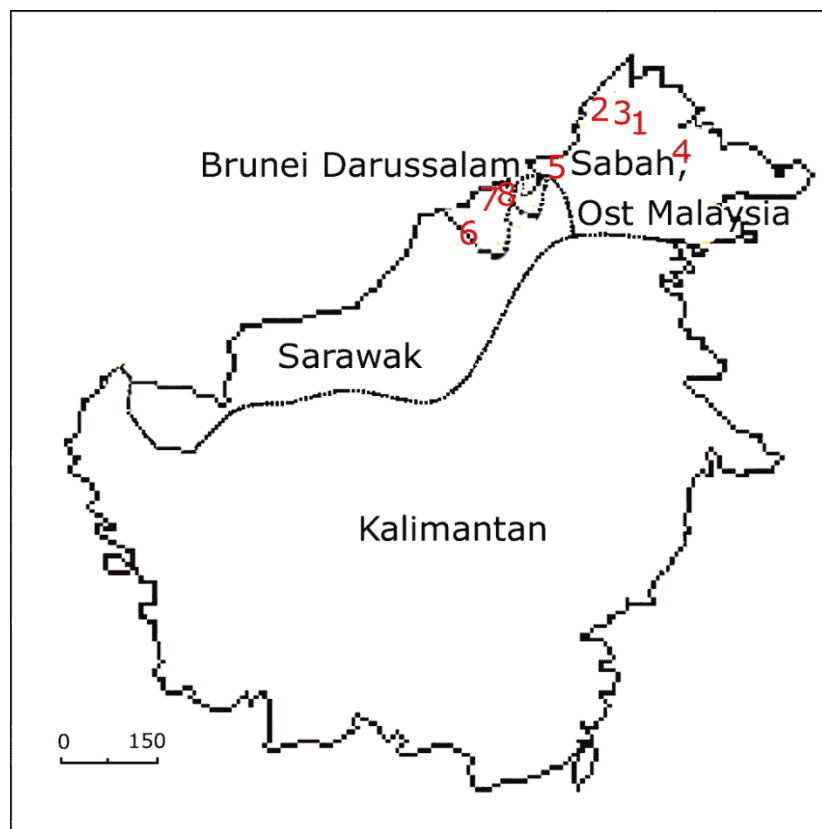


Abb. 17. Untersuchungsgebiete auf Borneo (West Malaysia, Sabah: 1: Poring Hot Springs, 2: Crocker Range National Park, 3: Mount Kinabalu, 4: Telupid, 5: Sipitang. Brunei Darussalam: 6: Labi, 7: University Brunei Darussalam, 8: Bandar Seri Begawan.)

Die Untersuchungen zu den Interaktionen von Kannenpflanzen und Ameisen wurden auf Borneo in Sabah, Ost Malaysia (1995) sowie in Brunei Darussalam (1997, 1998 und 2000) durchgeführt, wobei der Schwerpunkt der Feldarbeit in Brunei in Kooperation mit der Universität Brunei Darussalam (UBD) lag. Auf der Übersichtskarte in Abb. 17 sind die



Standorte auf ca. 50 km genau eingezeichnet. Die Untersuchungsgebiete lagen z.T. in Primärwaldgebieten, *Shorea albida* Sumpfwälder auf Torf (WHITMORE 1988), zumeist jedoch in Sekundärwaldgebieten, d.h. nach dem Brand wiederbesiedelten Heidewäldern auf weißem Sand. Die Gattung *Nepenthes* besiedelt z.T. gerade solche Standorte als Pionierpflanze.

Pflanzen an den gleichen Standorten wurden für die Nektarsekretionsmessungen sowie die histologischen Untersuchungen an den Nektarien genutzt. Außerdem wurden an Gewächshauspflanzen des Palmengartens der Stadt Frankfurt am Main (*N. bicalcarata*, *N. gracilis*, *N. mirabilis*) Nektarienuntersuchungen durchgeführt (siehe hierzu Anhang Kapitel 11.2).

### **2.3.2 Die Standorte**

Da es sich bei der Gattung *Nepenthes* um nach dem Washingtoner Artenschutzübereinkommen (WA) geschützte Arten handelt, werden die genauen Standortangaben wegen der Sicherheit der Pflanzenbestände hier nicht veröffentlicht. Sie sind jedoch im Senckenbergmuseum Frankfurt/M sowie an der Johann Wolfgang Goethe Universität Frankfurt hinterlegt. Die Standorte wurden mit Namen versehen und sind im Anhang (siehe Kapitel 11.1) dieser Arbeit beschrieben. Die hauptsächlichen Habitate von *Nepenthes bicalcarata* in Brunei waren Sumpfwälder, die von der Baumart *Shorea albida* dominiert wurden (korrespondierend mit ‚Alan bunga forest type‘, WHITMORE 1988), sowie Sumpfwald Fragmente und offene degradierte Heidewälder auf weißem Sand. Mit *N. bicalcarata* wuchsen im gleichen Habitat *N. ampullaria*, *N. gracilis* und *N. rafflesiana* in *Shorea albida* Sumpfwäldern sowie *N. mirabilis* var. *echinostoma*, *N. albomarginata*, *N. rafflesiana*, *N. ampullaria* und *N. gracilis* in offenen degradierten Heidewäldern auf weißem Sand. *N. mirabilis* var. *echinostoma* wuchs in offenen sumpfigen Geländen, oft zusammen mit *N. ampullaria*, *N. gracilis* und *N. rafflesiana*.

### **2.3.3 Das Klima**

Neben Südamerika besitzt Südostasien die größten zusammenhängenden Regenwaldgebiete weltweit. Die Vegetation ist durch ein gleichmäßig feuchtwarmes Klima, tropisch heiß und ganzjährig feucht, geprägt. Die Temperaturen liegen im Jahresverlauf relativ gleichbleibend bei ca. 28 Grad Celsius. Im Tagesverlauf können sie um die Mittagszeit sehr hohe Werte bis 40 Grad Celsius erreichen, die abends meist auf unter 30 Grad Celsius sinken (Einzelheiten hierzu in MÜHR 2000). Abends steigt dann auch die

Luftfeuchtigkeit an offenen Standorten von 20 bis 30 % relative Luftfeuchtigkeit um die Mittagszeit auf 80-90 % relative Luftfeuchtigkeit nachts (eigene Messungen). Die konkreteren Daten sind hier wichtig, weil die Ameisen bei geringer Luftfeuchtigkeit kaum außerhalb der Pflanze aktiv sind (siehe z.B. Kapitel 4.2.2.6).

Zwischen den Monaten November und März können starke Monsunniederschläge auftreten. Die Niederschläge nehmen von der Küste (2500 mm) ins Landesinnere (bis zu 5000 mm) zu.

## **2.4 Materialgewinnung und –aufbewahrung**

Für die Untersuchungen wurden sowohl Arthropoden als auch Pflanzenteile gesammelt und fixiert. Hierbei wurden je nach weiterer Verwendung der Proben (Histologie, Rasterelektronenmikroskopie, Untersuchungen mit dem Binokular) verschiedene Fixierungen verwendet. Außerdem wurden Lebendsammlungen durchgeführt, die sofort ohne Fixierung für Untersuchungen und Experimente verwendet wurden, so z.B. bei verschiedenen Verhaltensexperimenten mit *Alcidodes* sp.

### **2.4.1 Frisch- und Lebendaufsammlungen**

Frischsammlungen von Pflanzenteilen der Gattung *Nepenthes* wurden in den Gewächshäusern des Palmengartens der Stadt Frankfurt am Main sowie an den Naturstandorten in Sabah, Malaysia und Brunei Darussalam durchgeführt. Das Frischmaterial wurde für Experimente mit *C. schmitzi* bzw. *Alcidodes* sp. unter Laborbedingungen sowie für Zählungen der Nektariendichte genutzt.

#### **2.4.1.1 Gewinnung von *Camponotus schmitzi* Kolonien**

*C. schmitzi* wurde lebend zur Ausfuhr und Ansiedlung auf Gewächshauspflanzen im Palmengarten Frankfurt/Main sowie für experimentelle Arbeiten im Labor in Brunei gesammelt. Bei den Experimenten mit *C. schmitzi* wurden mit großen Kolonien besiedelte *N. bicalcarata* Pflanzen vorsichtig abgeschnitten, sofort ins Labor transportiert, der Stamm in Wasser gestellt und nach 1 Stunde Aufstellzeit mit den Experimenten begonnen. Die Pflanze wurde in regelmäßigen Zeiträumen von ca. 6-12 Stunden mit Regenwasser abgeduscht, was Regen simulieren sollte. So gesammelte Testkolonien wurden höchstens 3 Tage hintereinander für Experimente genutzt.

Für die Lebendsammlung zur Ansiedlung im Gewächshaus wurde eine *C. schmitzi* Kolonie folgendermaßen „geerntet“:

Das Peristom der besiedelten Kannen wurde mit einer Gartenschere in einem Ring abgeschnitten. Die unter dem Peristom in Gruppen sitzenden Ameisen rannten bei Beginn des Schneidens kurz über die Kanne, ließen sich aber kurz darauf wieder unter dem Peristom nieder. Der Peristomring mit den Ameisen konnte mit den anderen Ringen in einem aus Moskitonetzstoff hergestellten Beutel verstaut werden. Außerdem wurden die Domatien mit der Brut in die gleichen Beutel gelegt. Während des Transports nach Deutschland wurden die Ameisen mehrfach mit einer Mischung 1:1 aus Honig und Wasser gefüttert, indem die Lösung tropfenweise auf das Moskitonetzgewebe gegeben wurde. Diese Tropfen wurden sofort von *C. schmitzi* Arbeiterinnen abgesammelt.

Die Kolonie wurde im Palmengarten folgendermaßen ausgesetzt: Peristomringe wurden auf voll entwickelte Kannen gehängt, Domatien wurden an Kannenstiele mit voll entwickelten aber nicht angebohrten Domatien gebunden. Nach einem Tag waren die ursprünglichen Pflanzenteile verlassen worden, die Ameisen hatten in den Domatien der neuen Wirtspflanze neue Eingangslöcher gebohrt und die Kannen besiedelt. Die mitgebrachten Pflanzenteile wurden nun entfernt.

#### **2.4.1.2 Gewebe von *Nepenthes bicalcarata***

Die Peristomzähne von *N. bicalcarata* wurden von lebendem kultiviertem Gewächshausmaterial im Palmengarten der Stadt Frankfurt/Main geerntet. Ich bearbeitete die Peristomzähne von 9 verschiedenen Pflanzen (Accessionsnummer 94-12035-4-0). Die EFN wurden in Längs- und Querschnitten untersucht, die Einbettung erfolgte in Euparal™.

#### **2.4.2 Fixierungs- und Aufbewahrungslösungen**

Bei allen untersuchten Kannenpflanzenarten wurden Aufsammlungen der Kannenbesucher gemacht. Die Tiere wurden zum einen lebend von der Pflanze mit weichen Pinzetten gesammelt und in einer 70%igen Ethanollösung (Ethanol 70% - Aqua Dest 30%) konserviert. Außerdem wurden Kanneninhalte aller *Nepenthes* Arten zur Bestimmung der Beutezusammensetzung gesammelt und in einer 70%igen Ethanollösung fixiert. Für die Aufsammlungen im Feld wurde die Lösung im Labor hergestellt und in kleine Schnappdeckelgläschen ( $\leq 50$  ml) und kleine Gläschen mit Schraubverschluss gefüllt und ständig mitgeführt.

Zu Beginn des Projektes erfolgte die Fixierung des gesammelten Pflanzenmaterials in 70% Ethanol. Jedoch zeigte sich, dass das Material nach dieser Behandlung zu hart wurde, daher wurde anschließend das für histologische Untersuchungen gesammelte Pflanzenmaterial großteils in Bouin-Lösung (Pikrinsäure-Formaldehyd-Essigsäure) konserviert (GERLACH 1984). Die Verwendung von Bouin-Lösung hatte den Vorteil, dass die Pflanzenteile weich wurden. Das war besonders bei den Peristomen und Peristomzähnen von *N. bicalcarata* wichtig.

Probleme ergaben sich dadurch, dass der Gehalt an Formaldehyd die Bouin-Lösung toxisch macht und stark irritierend ist. Bouin färbt durch die Pikrinsäure das Objekt gelb an, was zur Folge hat, dass die sehr starke Färbung den Kontrast verringert, so dass kleine Strukturen nicht mehr erkennbar sind. Dies war jedoch für die Bearbeitung der Nektarien nicht erforderlich. Das Material musste vor der histologischen Weiterverarbeitung ca. 1 Tag in destilliertem Wasser gewässert werden, um die Bouin-Lösung auszuwaschen.

### **2.4.3 Gefriertrocknungen**

Für die Untersuchung der Oberflächenstrukturen der Nektarien bei *Nepenthes* div. sp. wurde Frischmaterial mit flüssigem Stickstoff übergossen und eine Woche bei einer Temperatur von – 30 Grad Celsius in einer Gefriertrocknungsanlage der Firma Christ aufbewahrt.

## **2.5 Anatomische Nektarienuntersuchungen**

Die Form und Größe der Nektarien wurde mit dem REM fotografiert, der Aufbau der Nektarien in mit histologischen Paraffinschnitten untersucht.

### **2.5.1 Schnitttechniken und Färbungen**

Die Pflanzenteile wurden frisch entnommen, in AFE (auf 100ml: 90ml 70% Ethanol, 5ml Formol konz., 5ml Eisessig) bzw. Bouin (auf 100ml: 75ml konz. wässrige Pikrinsäurelösung, 20ml Formol konz., 5ml Eisessig) konserviert und nach Entwässerung in Paraffin (Art. 7164, Merck) (GERLACH 1984) oder Polyethylenglykol (PEG 1500) (BÖCK 1989) oder später in Paraplast eingebettet. Das Schneiden der Blöcke erfolgte auf einem Schlittenmikrotom der Firma Leitz, Schnittdicke 9-12 µm sowie einem Mikrotom der Firma Leica, RM 2135, Färbungen erfolgten mit Astrablau-Safranin 2:1, Toluidinblau

GERLACH (1984) oder für die weißen Kantenränder von *N. albomarginata* mit Haematoxylinlösung (Delafield) (GERLACH 1984). Die Färbezeit war bei der Astrablau-Safraninlösung 2:1 doppelt so lang wie in GERLACH (1984) angegeben, da sich bei den Originalzeiten keine deutlichen Einfärbungen zeigten.

Die fertig gefärbten Schnitte wurden in Euparal™ eingebettet. Die Anatomie der EFN der verschiedenen Präparate wurde fotografisch und in der Skizze dokumentiert und verschiedene Nektarientypen herausgearbeitet.

## 2.6 Dokumentation

Die Schnitte der Nektarien wurden mit mikroskopischen Fotografien (Video Grafik Print UP-910 Sony) und mit Zeichnungen durch einen Zeichenspiegel (Zeichenspiegel Marke Leitz, Wetzlar; Mikroskop Marke Leitz Orthoplan 939374) dokumentiert. Außerdem wurden rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen der Oberflächen der Nektarien vorgenommen. Diese erfolgten mit einem REM (Hitachi S - 4500).

Zur Dokumentation wurden die Pflanzenarten, mit denen an den Naturstandorten sowie im Palmengarten Gewächshaus gearbeitet worden war, herbarisiert, wobei jeweils, wenn vorhanden, Blütenstände sowie Blätter mit Luft- und Bodenkannen inklusive Sprossabschnitten ausgewählt wurden.

Die Herbarbelege sind in den Herbarien des Forstministeriums Brunei Darussalam (Dept. of Forestry) sowie in der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft aufbewahrt (Herbarium Senckenbergianum, Frankfurt am Main).

## 2.7 Statistische Analysen

Bei den Untersuchungen des Myrmekophytiesystems bei *N. bicalcarata* (siehe Kapitel 4 und 5) wurden verschiedene statistische Methoden zur Klärung der Signifikanz der Daten genutzt. Zur Frage nach der Schutzrolle der Partnerameisen *C. schmitzi* auf *N. bicalcarata* wurden mehrere Versuche durchgeführt, die mit dem Chi-Quadrat Test sowie dem t-Tests mit abhängigen Stichproben statistisch ausgewertet wurden.

Bei der Untersuchung des Überblickes vorhandener Schäden wurden Pflanzen, die mit *C. schmitzi* kolonisiert waren (85 untersuchte Pflanzen mit 1134 Blättern) mit unbesiedelten Pflanzen (32 untersuchte Pflanzen mit 471 Blättern) verglichen. Die Mehrzahl dieser Pflanzen war besiedelt, wodurch die ungleichen Pflanzen- und Blattzahlen der

verschiedenen Gruppen resultieren. Hier wurde der Chi-Quadrat Test mit Statistica 6.0 durchgeführt.

Der Chi-Quadrat Test wurde ebenfalls bei einem anderen Experiment eingesetzt, dem „Langzeit-Ameisen-Ausschlussexperiment“ (siehe Kapitel 5.2.4). Vier Gruppen wurden getestet, zwei mit *C. schmitzi* Besiedlung und zwei unbesiedelte (davon jeweils eine Gruppe mit dem Belauf anderer Ameisenbesucher und einer, bei dem andere Ameisenbesucher durch Ameisenleim von der Pflanze abgeschirmt worden waren).

Um zu testen, ob *C. schmitzi* auf Pflanzenverletzungen, vor allem ihrer Wirtspflanze, reagiert, wurde frisch zerdrücktes Material der jungen Blätter auf den Deckel der besiedelten Kannen plaziert (genaue Versuchsanordnung siehe Kapitel 2.13.11). Die ungestörte Tätigkeit der Ameisen (Anzahl der Ameisen auf den Kannen) wurde für 3 Minuten beobachtet, wobei die Anzahl der aktiven *C. schmitzi* alle 30 Sekunden notiert wurde. Das Pflanzenmaterial wurde dann auf den Deckel aufgesetzt und die Aktivität der Ameisen ebenfalls alle 30 Sekunden für weitere 6 Minuten aufgezeichnet. Die Analyse der Signifikanz der Änderung der Häufigkeit des Ameisenverhaltens wurde mit Hilfe des t-Tests mit abhängigen Stichproben (Statistica 6,0) durchgeführt, alle Aktivitäten in der ungestörten dreiminütigen Vorlaufphase vor der Untersuchung wurden mit den ersten 3 Minuten des Experiments verglichen.

Die Beuteanalysen zum Termitenmassenfang von *N. albomarginata* in Kapitel 6 wurden mit Boxplots dargestellt (siehe Abb. 64), die mit SPSS 9.0 erstellt wurden.

## **2.8 Anatomie und Oberflächenstruktur der Nektarien**

Die Anatomie der Nektarien von *N. bicalcarata* wurde untersucht und verglichen mit Nektarien der Arten *N. albomarginata*, *N. mirabilis*, *N. gracilis* und *N. rafflesiana*. Methoden zur Histologie siehe Kapitel 2.5.

Die Peristomzähne wurden in Längs- und Querschnitten untersucht, die Dokumentation erfolgte mit Mikrofotografien und mikroskopischen Zeichnungen mit Zeichenspiegel. Die Mikromorphologie der Peristomoberfläche und Spitze der Zähne wurde mit dem REM untersucht.

## 2.9 Absammlung und Mengenschätzung des Nektars

Die Nektarsekretion der Luftkannen verschiedener *Nepenthes* Arten, die jeweils im gleichen Lebensraum vorkamen (*N. albomarginata*, *N. bicalcarata*, *N. gracilis*, *N. mirabilis* var. *echinostoma*, *N. rafflesiana*) wurde während zwei Feldaufenthalten in Brunei Darussalam bearbeitet. Hierfür wurden Sprossachsen mit sich entwickelnden und fertig entwickelte Blätter mit Tangletrap® an der Basis umhüllt, um nektarfressende Ameisen und andere Besucher auszusperrern und in einem Zeitraum von drei Wochen beobachtet. Hierbei handelt es sich um einen handelsüblichen Insektenleim, der das Überwinden der eingestrichenen Bereiche für nicht flugfähige Insekten unmöglich macht, da die Tiere festkleben würden.

Beobachtungszeiten waren morgens und nachmittags 2-3x wöchentlich. Wenn Nektartröpfchen oder ein Nektarfilm gefunden wurde, wurde dieser mit einem Refraktometer auf seine Zuckerkonzentration hin untersucht und für weitere Untersuchungen zur Zusammensetzung des Nektars auf Filterpapier gesammelt und mit Silikagel schnell getrocknet. Zusätzlich wurden die Kannen in Schläuche von Moskitonetz eingehüllt, um außerdem Fluginsekten davon abzuhalten, den Nektar abzusammeln (siehe Abb. 18). Um die Nektarmenge zu dokumentieren, mussten die Schläuche sehr vorsichtig geöffnet werden, ohne stark zu erschüttern, da sonst die Nektartropfen abgefallen wären.

Als Ergänzung zu den Feldstudien wurden 5 Monate lang 36 Blätter von 8 kultivierten *N. bicalcarata* Pflanzen (Palmengarten, Frankfurt) bezüglich Blattentwicklung und Sekretion der EFN untersucht. Hierfür wurden sie wie oben beschrieben alle 5 - 10 Tage besucht, die Sekretion dokumentiert, der Zuckergehalt ermittelt und der Nektar auf Filterpapier gesammelt. Während dieser Studie komplettierten 7 Blätter ihre Entwicklung, während die übrigen Blätter nur mit einem Teil der Entwicklung zu den Ergebnissen beitrugen. Eine Schätzung der Quantität des Nektars von verschiedenen Teilen der Blätter zusammen mit dem jeweiligen Entwicklungsstand von jedem Blatt wurde dokumentiert (Tab. 6, Abb. 26). Die Nektarsekretion wurde in 3 Gruppen eingeteilt: „keine“ (keine sichtbaren Tröpfchen, Oberfläche komplett trocken), „niedrig“ (kleine Nektartropfen sichtbar oder Oberfläche leicht feucht) oder „hoch“ (große Nektartropfen sichtbar [ $>1\text{mm}$  im Durchmesser], Oberfläche mit auffallend starken Nektarfilm).



Abb. 18. Die Kannen – hier bei *N. rafflesiana* in der typischen Ausprägung - wurden durch Barrieren aus Insektenleim vor laufenden Nektarbesuchern geschützt. Hüllen aus Moskitonetzschläuchen schützten zusätzlich gegen Fluginsekten.



## **2.10 Ameisenbesucher und Ameisenbeute durch Anlockung durch Extraflorale Nektarien**

Für dieses Experiment wurden junge Kannen von *N. bicalcarata* und *N. mirabilis* genutzt, die regelmäßig von Ameisen besucht wurden. Die Kannen wurden präpariert, um die Ameisenbeute zählen zu können, die über eine definierte Zeit gefangen wurden. Um so wenig Veränderungen und Störungen wie möglich zu erzeugen, wurden die Kannen nicht geleert. Eine dünne Watteschicht wurde mit einer Papierrolle (damit sich keine Fasern am Peristom und an der Kannenwand verfangen) in die Flüssigkeit hineingegeben. Dies erfolgte, damit die vorher gefangene Beute nicht mehr sichtbar war und die Beutezählungen im durchgeführten Zeitintervall nicht behindert wurden. Die so präparierten Kannen wurden mit einer kleinen Wassermenge aufgefüllt, damit der Flüssigkeitslevel höher als die Watte war. Nach 30 Minuten ohne Störung begannen die Ameisen wieder in großer Zahl, die Kannen zu besuchen. Die Besucher wurden in einem Zeitintervall von 30 Minuten an jeder Kanne gezählt, anschließend wurde die Zahl der Ameisen bestimmt, die in dieser Zeit in die Kannenflüssigkeit gefallen waren. Bei beiden *Nepenthes* Arten wurden jeweils 23 Experimente durchgeführt (siehe auch Anhang 12.3.1).

## **2.11 Beutefangstudien bei *Nepenthes albomarginata***

### **2.11.1 Aufsammlung der Beuteproben**

An 2 Standorten wurden insgesamt 32 Kannen (19 Kannen an Standort "Paradies" und 13 Kannen an Standort "White Sand") auf den Kanneninhalt und den Zustand des weissen Kannenrandes hin untersucht (siehe 13.3.5).

Die verschiedenen Beuteproben wurden inklusive der Kannen am Standort gesammelt und in einem verschlossenen Zipbag ins Labor transportiert. Dort wurden die Kannen aufgeschnitten, der gesamte Kanneninhalt entnommen und in ein Becherglas gegeben. Die Kannen wurden mehrfach ausgespült. Nach ca. 10 Minuten wurde die klare Flüssigkeit oberhalb der Beute durch Abpipettieren dekantiert (eine Zentrifuge stand leider nicht zur Verfügung) und die Probe in 70% Ethanol konserviert. Der Zustand der Haare des weißen Peristomrandes wurde für jede Kanne ebenfalls dokumentiert.

### **2.11.2 Langzeitbeobachtungen des Zustandes des weißen Randes sowie des Beutefangs bei *Nepenthes albomarginata***

An den Standorten White Sand und Paradies wurden bei *N. albomarginata* von 26 Kannen (White Sand) und 25 Kannen (Paradies) frisch geöffnete Kannen markiert und in einem definierten Zeitintervall bezüglich des Zustandes des weißen Randes (intakt oder abgefressen) und des Beutefangs (keiner / Anzahl diverser Arthropoden / Massenfang an Termiten) untersucht (siehe auch Anhang 12.3.4). Am Standort White Sand handelte es sich ausschließlich um Luftkannen, da die Pflanzen dort zu der Zeit keine Rosettenstadien ausgebildet hatten und ausschließlich Luftkannen vorhanden waren. Am Standort Paradies wurden zum Beginn der Untersuchung 8 Bodenkannen und 16 Luftkannen in frisch geöffnetem Zustand gefunden. Der Standort White Sand konnte innerhalb der 35 Tage fast täglich aufgesucht werden, während der Standort Paradies nur alle 2 bis 4 Tage besucht wurde, da es sich jeweils um einen mehrstündigen Fussmarsch handelte und kein Geländewagen zur Verfügung stand.

Die Kannen mit abgefressenem Rand und Termitenfang wurden am Standort belassen. Es wurde im Anschluss an den Massenfang weiter beobachtet, ob sich zusätzliche Veränderung an der Beutezusammensetzung oder dem Zustand des weißen Randes ergaben.

Die Untersuchung erfolgte in den Monaten November bis Dezember.

### **2.11.3 Verhalten der Beute**

Um die Termiten bei ihrem typischen Verhalten an den weißen Rändern der Kannen von *N. albomarginata* beobachten zu können, wurden Massenmärsche von *Hospitalitermes* Termitenkolonien gesucht. Die Termitenstraßen wurden zurückverfolgt, so dass der Standort der Kolonie entdeckt werden konnte. Nun wurde diese Kolonie täglich aufgesucht, um erneute Massenmärsche zu finden, die ja dort ihren Ursprung haben.

Die Bereiche am Kopf des Massenmarsches, an denen Scouts ausschwärmten und Arbeiter zu den Futterstellen rekrutiert wurden, wurden gesucht und vorsichtig frisch abgeschnittene *N. albomarginata* Kannen mit intakten weißen Rändern als Futter angeboten. Auf diese Weise konnten mehrfach Rekrutierungen auf *N. albomarginata* Kannen ausgelöst und das typische Verhalten beobachtet werden.

Auch konnten Massenfang-Zählungen durchgeführt werden. Es wurde dabei ermittelt, wie viele Tiere pro Minute während des Abfressens des weißen Randes in die Kannen fielen und wie lange das Abfressen des Randes dauerte.

#### **2.11.4 Termitenfall - Experiment an *Nepenthes albomarginata* Kannen**

Zwei frisch abgeschnittene *N. albomarginata* Luftkannen wurden auf Sträuchern, die von *Hospitalitermes* Scouts ausgekundschaftet wurden, platziert. Die in direkter Nachbarschaft angeordneten Kannen wurden nacheinander von den Termiten abgeerntet und konnten parallel bezüglich der Zahl der hineinfliegenden Termiten pro Minute untersucht werden.

Pro 1 Minute wurde eine Zählung hereinfliegender Tiere durchgeführt, mit einem Diktiergerät notiert und sofort ohne Pause weitergezählt. Die Beobachtung dauerte an, bis beide Kannen nicht mehr belaufen waren. Die weißen Ränder waren bei beiden Kannen am Ende der Beobachtung komplett abgeerntet.

Für ein besseres Verständnis der gesammelten Daten erfolgte eine Dokumentation der Maße der Kannen inklusive dem weißen Rand und dem Peristom.

Daten zur den benachbart angeordneten *N. albomarginata* Kannen:

Luftkanne links:

Mehrere Monate alte Kanne mit grauem Rand und erkennbaren Rissen im Rand. Größe: Länge ohne Deckel: 9,5 cm; Durchmesser des Peristoms von vorne zum Deckelansatz: 2,3 cm.

Luftkanne rechts:

Kanne mit weißem Rand, junge Kanne mit schneeweißem Rand ohne erkennbare Risse; Länge ohne Deckel: 8,7 cm; Durchmesser des Peristoms von vorne zum Deckelansatz: 2,5 cm.

#### **2.11.5 Bestimmung der Beute**

Die Bestimmung der Termiten aus *N. albomarginata* erfolgte auf Artniveau durch Dr. D. T. JONES, London.

Die z.T. nur fragmentarisch erhaltenen weiteren Arthropodenreste in allen entnommenen Beuteproben wurden mit einem Binokular (Stereolupe Wild 308700) auf Ordnungsniveau bestimmt, innerhalb der Hymenoptera die Formicidae soweit möglich auf Gattungsniveau. Hierfür wurden der Bestimmungsschlüssel für Ameisen aus HÖLLDOBLER & WILSON (1990) sowie BOLTON (1994) benutzt.

## **2.12 Untersuchungen des Myrmekophytensystems bei *Nepenthes bicalcarata***

### **2.12.1 Schutzrolle der Partnerameisen**

Zur Vereinheitlichung der Beobachtungen und Experimente wurden nur große Kolonien von *C. schmitzi* untersucht. Die Koloniegroße war einfach zu schätzen, indem man durch Zählen der Anzahl der Arbeiterinnen unter dem Peristom der besiedelten Kannen eine ungefähre Koloniegroße feststellte. Dieser Bereich war gut einsehbar, wenn man einen Zahnarztspiegel (auch Mund- bzw. Dentalspiegel genannt) in Größe 4, Spiegeldurchmesser 2,3 cm) nutzte, den man in die Öffnung der Kanne so hineinhielt, dass man die Arbeiterinnen unter dem Kannenrand zählen konnte. Diese Störung veranlasste die Tiere nicht, ihren Platz unter dem Peristom zu verlassen. Nach der Auszählung wurde die Kolonie mindestens 1 Tag ungestört belassen, bevor die Experimente begannen.

Folgendermaßen wurden große Kolonien definiert: Mindestens 5 Kannen waren besiedelt, davon waren mindestens 10 Arbeiterinnen unter dem Peristom von mindestens 3 Kannen vorhanden.

### **2.12.2 Nahrungsspektrum von *Camponotus schmitzi***

Um das Nahrungsspektrum von *C. schmitzi* herauszufinden, wurden Versuche zum Eintrageverhalten von Insektenteilen, Säugerurin und Salzlösung durchgeführt.

Um die Frage zu klären, ob die Ameisenkolonie auch andere proteinhaltige Nahrung außer der frisch toten Beute aus der Kannenflüssigkeit annimmt, wurden Experimente zum Eintrageverhalten von frischen Insektenteilen durchgeführt. Hierfür wurden frisch gesammelte Arbeiterinnen der Riesenhonigbiene (*Apis dorsata* FABRICIUS 1798) genutzt, die lebend auf dem Gelände der Universität Brunei Darussalam gesammelt wurden. Die Tiere flogen allnächtlich in eine durch eine Neonröhre ausgelöste Lichtfalle. Sie konnten dort gefahrlos lebend aufgesammelt werden. Die Bienen wurden frisch getötet und ihre Teile direkt für das Experiment benutzt.

Als Säugerurin wurde frischer eigener Urin genutzt, der direkt verwendet wurde. Damit wurde simuliert, dass ein Säuger (z.B. ein Affe) im Wald Urin abgelassen hat und Teile der *N. bicalcarata* Pflanze getroffen hat.

Als Salzlösung wurde eine schwache Kochsalzlösung mit destilliertem Wasser angesetzt, die den Schweiß von Säugetieren simulieren sollte. Der Ansatz bestand aus 1 g

NaCl in 10 ml Aqua dest. Das Salz wurde in kochendem Wasser gelöst, damit sichergestellt werden konnte, dass alle Salzkristalle sich lösten und wurde dann auf Umgebungstemperatur abgekühlt.

Alle Substanzen und Insektenteile wurden direkt auf die Oberseite des Kannendeckels gegeben.

### **2.12.3 Beobachtungen des Verhaltens von *Camponotus schmitzi***

Die Beobachtungen der Ameisenkolonien erfolgten möglichst schonend, um so wenig Störung wie möglich zu verursachen. Sollten Tiere unterhalb des Peristoms gezählt oder beobachtet werden, so gelang dies nur, ohne die Kannen zu zerstören, mit kleinen runden Zahnarztspiegeln (Größe 4, Spiegeldurchmesser 2,3 cm), die in die Kannenöffnung gehalten wurden.

Nächtliche Untersuchungen wurden stets mit Taschenlampen durchgeführt, die von rotem Zellophanpapier umhüllt waren. *C. schmitzi* Arbeiterinnen reagierten nachts irritiert, wenn sie mit weißem Licht beleuchtet wurden, jedoch nicht bei rotem Licht.

Um den Tag-Nacht Rhythmus sowie die räumliche Verteilung der Ameisenaktivität und Reaktion der Ameisen auf Pflanzenbesucher zu beobachten, wurde die Zahl der foragierenden Arbeiterinnen auf vier *N. bicalcarata* Pflanzen mit großen Kolonien für 1,5 Tage in stündlichen Intervallen dokumentiert. Die für diese Untersuchung ausgesuchten Kolonien waren wegen einer besseren Zugänglichkeit am Rande eines Sumpfwaldfragments lokalisiert. Zusätzlich wurde in punktuellen Beobachtungen die Aktivität von 7 Kolonien in einem *Shorea albida* Sumpfwald zu unterschiedlichen Tag- und Nachtzeiten in einem Zeitraum von 3 Wochen durchgeführt.

Das Kolonieleben von *C. schmitzi* wurde dokumentiert und in dieser Arbeit beschrieben (siehe Kapitel 4). Teilweise handelte es sich hier um einmalige oder selten gemachte Beobachtungen, wie die der Koloniegründung, das Bohren von neuen Löchern in Domatien von Arbeiterinnen, das Spuckverhalten beim Eindringen von Wasser in Domatien, die hier nicht gesondert beschrieben werden. Eine Dokumentation erfolgte durch ein detailliertes Verhaltensprotokoll sowie fotografisch.

## 2.13 Fraßschäden durch phytophage Insekten

### 2.13.1 Überblick über verschiedene Schadmuster bei *Nepenthes*

Die Untersuchungen an den Fraßschäden bei *Nepenthes* div. sp. gestalteten sich unerwartet langwierig und schwierig. Begonnen wurde, wie bei derartigen Untersuchungen an Ameisenpflanzen in meiner Arbeitsgruppe allgemein üblich, mit einer Aufzeichnung aller Schadmuster an Blattflächen, die an *Nepenthes* div. sp. zu finden waren. Dabei wurden jedoch bei diesen Aufnahmen die kleinen punktförmigen Fraßschäden an knospenden Fangkannen, die durch *Alcidodes* sp. verursacht wurden, übersehen, denn diese führten in der Regel zu einem kompletten Verlust der Kanne, deren Gewebe bereits als Knospe austrocknete, abstarb und oft abfiel. Aufgefundene ausgetrocknete Kannenknospen wurden in dieser Zeit als Trockenschäden missinterpretiert, wie man sie sehr oft an kultivierten *Nepenthes* Arten in Gewächshäusern in Deutschland (z.B. im Palmengarten Frankfurt) beobachten kann. Das bedeutet, dass die Resultate, die in Abbildung 52 aufgeführt sind, primär flächige Fraßschäden an Blattstrukturen sind. Hierfür wurden die fünf Arten *N. ampullaria*, *N. bicalcarata*, *N. gracilis*, *N. mirabilis* var. *echinostoma* und *N. rafflesiana* in Hinsicht auf verschiedene Schadmuster durch eine Kartierung des Ist-Zustandes untersucht.

Nachdem später *Alcidodes* sp. als der Hauptverursacher der Schäden entdeckt worden war, wurden alle weiteren Untersuchungen auf diese punktförmigen Fraßschäden konzentriert. Es wurde der Frage nachgegangen, ob Schutzmechanismen gegen die Schäden durch die Rüsselkäfer bei *N. bicalcarata* und ihrer Partnerameise gefunden werden konnten (Kapitel 5.2).

### 2.13.2 Übersicht der Flächenfraßschäden an *Nepenthes* div. sp.

Die verschiedenen Schadmuster und phytophagen Insekten wurden beobachtet und fotografisch dokumentiert. Der Ist-Zustand der Flächenfraßschäden wurde vom jüngsten bis zum ältesten Blatt protokolliert. Hierbei wurde jedes Blatt in die Teile 'Teil der Blattbasis, der an den Spross angrenzt (leaf attachment), Blattbasis (leaf base), Blattstiel, bei *Nepenthes* ist dies der Abschnitt, an dem das Fangorgan, die Kanne sich anschließt (tendrill) aufgeteilt. Die Kanne wurde in Kannenwand (pitcher wall), Deckel (lid) und Peristom, der mit Nektarien besetzte obere Kannenrandbereich (peristome), siehe Abb. 1, unterteilt. Die Schadmuster wurden in '5%', '25%', '50%', '75%' und '>90%' entfernte Blattteile klassifiziert.

Da die Abbildungen teilweise englisch sind (den Publikationen entnommen), sind in den oben genannten Beschreibungen die Blatteile auch auf Englisch genannt.

### 2.13.3 Übersicht der Schäden durch *Alcidodes* sp.

Nachdem *Alcidodes* sp. als der Hauptverursacher der Schäden entdeckt worden war, wurde der Ist-Zustand der Schäden, die von den Rüsselkäfern verursacht wurden, bei *N. bicalcarata* dokumentiert.

Mit *C. schmitzi* [N (Zahl der untersuchten Pflanzen) = 85, M (Zahl der Blätter) = 1134] besiedelte Pflanzen wurden hierfür mit solchen, die ca. gleich groß und nicht besiedelt waren (N=32, M=471), verglichen. In einem Sumpfwaldgebiet wurden alle erreichbaren *N. bicalcarata* Pflanzen eines Areals für die Kartierung genutzt. Der Besiedlungszustand wurde durch Suchen von Eingangslöchern in den Domatien sowie der Suche von *C. schmitzi* Arbeiterinnen unter dem Peristom der Kannen mit Zahnarztspiegeln (siehe Verweis auf die Methode des Zählens von *C. schmitzi* unter dem Peristom, Kapitel 2.12.1) ermittelt. Da die Mehrzahl der Pflanzen besiedelt war, resultierte daraus die ungleiche Zahl der beiden Gruppen.

Es wurde unterschieden zwischen **Schadenstyp D<sub>p</sub>**: Totalschaden der Kannenknospen, bei dem nur die Kannenknospe von der Perforierung betroffen war und **Schadenstyp D<sub>L</sub>**: Totalschaden des gesamten Blattes, bei dem außerdem noch der Kannenstiel, Teile der Blattbasis sowie Teile der eingehüllten Sprossachse betroffen waren (siehe Abb. 51 sowie Abb. 54). Die Daten der zwei Schadenstypen wurden getrennt erfasst.

### 2.13.4 Fraßverhalten von *Alcidodes* sp.

Zur Beantwortung der Frage, welche *Nepenthes* Arten für die Rüsselkäfer attraktiv waren, wurde der Ist-Zustand des Schadens direkt im Feld kartiert und Experimente durchgeführt, bei denen das Fraßverhalten der Rüsselkäfer untersucht wurde.

### 2.13.5 Intensitätsunterschiede der Bohrschäden bei *Nepenthes* div. sp.

Circa 50 Pflanzen pro *Nepenthes* Art wurden bezüglich Schäden, die durch *Alcidodes* sp. verursacht wurden, qualitativ untersucht, d.h. jede Pflanze wurde genau vom jüngsten zum ältesten Blatt nach den spezifischen punktuellen Bohrschäden des Rüsselkäfers hin abgesucht und dokumentiert.

Es wurde ebenfalls untersucht, ob die spezifischen Schadmuster auch an anderen Pflanzen im gleichen Habitat zu finden waren, jedoch nur bis auf Augenhöhe. Da nicht bis in die Baumkronen hinein gesucht werden konnte, ist nicht auszuschließen, dass potentieller Fraßschaden von *Alcidodes* sp. übersehen wurde.

### **2.13.6 Fraßexperimente mit *Alcidodes* sp.**

Fünf Rüsselkäfer wurden jeweils in separate Terrarien gesetzt. Jedes Terrarium beinhaltete frisches Material (jeweils die Spitze einer Pflanze mit 2 jungen Blättern inklusive der jungen Sprossachse von *N. ampullaria*, *N. bicalcarata*, *N. gracilis*, *N. mirabilis* var. *echinostoma* oder *N. rafflesiana*). Nach 24 h wurde das Pflanzenmaterial bezüglich des Vorhandenseins von Bohrlöchern hin untersucht. Dieses Experiment wurde dreimal mit frischem Pflanzenmaterial und entweder frisch gefangenen oder 2 Tage nicht anderweitig genutzten Käfern durchgeführt.

### **2.13.7 Test des Einflusses der Präsenz der Ameisenkolonie auf die Attraktivität der Wirtspflanze *Nepenthes bicalcarata* für den Rüsselkäfer**

Es wurde getestet, ob die Präsenz von *C. schmitzi* Arbeiterinnen möglicherweise einen abstoßenden Effekt auf den Rüsselkäfer hat. Dies könnte z.B. das Aufbringen von Pheromonspuren oder Alarmsubstanzen durch *C. schmitzi* Arbeiterinnen auf der Pflanzenoberfläche sein.

Fünf Rüsselkäfer wurden in ein Terrarium mit frischem Pflanzenmaterial (Spitze einer Pflanze mit 2 jungen Blättern inklusive der jungen Sprossachse) von entweder besiedelten oder unbesiedelten *N. bicalcarata* Pflanzen gesetzt. Jeweils 2 Experimente wurden simultan durchgeführt. Nach 11 Stunden wurde die Zahl der Bohrlöcher bei besiedelten bzw. unbesiedelten *N. bicalcarata* Pflanzen gezählt. Jedes Set an Experimenten mit besiedelten bzw. unbesiedelten *N. bicalcarata* Pflanzen in zwei getrennten Terrarien wurde 8x mit frischem Pflanzenmaterial und frisch gefangenen Rüsselkäfern wiederholt.



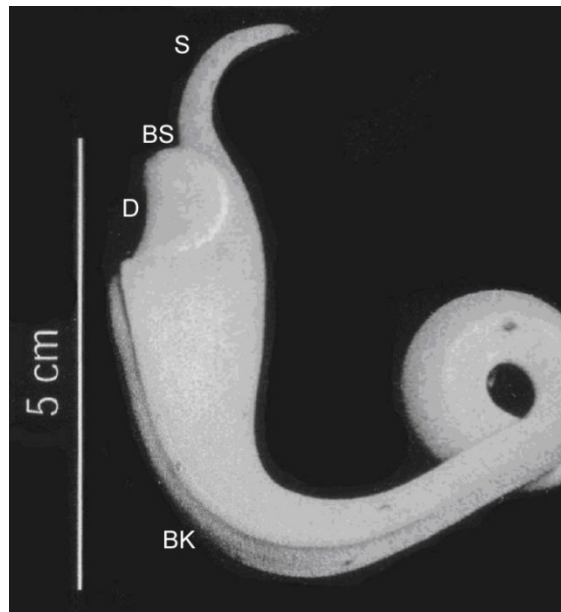


Abb. 19. Kannenknospe einer Luftkanne bei *N. bicalcarata*, BK = Basis der Kannenknospe, BS = Basis der Kannenspitze, S = Spitze, D = der noch geschlossene Deckel der Kanne in der Entwicklung. Gut erkennbar rechts im Bild das hier schon fast vollständig entwickelte bei der Luftkanne gewundene Myrmekodomatium mit Nektarium im oberen Bereich. Auch die Spitze der Kanne ist voll entwickelt (oben links). Der noch fest geschlossene noch sehr kleine Deckel sitzt unterhalb der Spitze und umschließt das sich entwickelnde Peristom fest.

### 2.13.8 Suche nach Larvenstadien des Rüsselkäfers in *Nepenthes* div. sp.

Um eventuell abgelegte Eier der Rüsselkäfer in *N. bicalcarata*, *N. mirabilis* var. *echinostoma* und *N. ampullaria* zu finden, wurden nach dem Schadmuster typisch perforierte Pflanzenteile, die eindeutig ein Ergebnis der Aktivitäten von *Alcidodes* waren, gesammelt und in 70% Ethanol fixiert. Zusätzlich wurden 8-10 Rüsselkäfer jeweils in 3 Terrarien mit jungen Blättern und vom jüngsten Blatt umhüllte Sprossachsen von *N. bicalcarata*, *N. mirabilis* var. *echinostoma* bzw. *N. ampullaria* gesetzt (pro Terrarium eine separate Pflanzenart). Das perforierte Pflanzenmaterial wurde nach ca. 3 Tagen ebenfalls in 70% Ethanol fixiert. Alle so erhaltenen Pflanzenproben wurden nach Eiern und Larven des Rüsselkäfers mit einem Binokular (Euromex) abgesucht.

### 2.13.9 Ameisen Ausschlussexperiment bei *Nepenthes bicalcarata*

Zusätzlich zu dem Überblick über Pflanzenschäden wurde ein Ameisenausschluss-experiment am gleichen Standort durchgeführt. Die Pflanzen wurden in 4 Gruppen unterteilt:

- A: Pflanzen, die durch *C. schmitzi* kolonisiert waren und von anderen Ameisenarten besucht wurden [N (Zahl der Pflanzen)=39, M (Zahl der Blätter)=119].
- B: Pflanzen, die durch *C. schmitzi* kolonisiert waren und nicht von anderen Ameisenarten besucht wurden, weil die Pflanze an der Basis mit Insektenleim bestrichen war (N=31, M=103).
- C: Pflanzen, die nicht durch *C. schmitzi* kolonisiert waren, aber von anderen Ameisenarten besucht wurden (N=40, M=96).
- D: Pflanzen, die nicht durch *C. schmitzi* kolonisiert waren und nicht von anderen Ameisenarten besucht wurden, weil die Pflanze an der Basis mit Insektenleim bestrichen war (N=36, M=93).

Für Gruppe B und D wurden zur Vermeidung von Kontakt mit dem Boden alle Stämme und unteren Kannen der Pflanze mit Kunststoffbändern auf junge Bäume oder Äste aufgebunden, die in den Boden gerammt wurden. Diese wurden mit dem Insektenleim Tanglefoot ® (Tangle Company, USA) beschichtet, um laufende Besucher (hauptsächlich Ameisen) daran zu hindern, die Pflanzen zu betreten. Bei Gruppe C wurden unbesetzte Pflanzen verwendet oder die Kolonien wurden mit Spruzid ®, (Neudorf, Deutschland) durch Besprühen unter dem Peristom und in die Domatien abgetötet. Wie frühere Experimente gezeigt haben, ist Spruzid nicht schädlich für die Pflanzen.

Die Pflanzen wurden jeden vierten bis fünften Tag überprüft, neue Brücken, die z.B. durch herabgefallene Äste entstanden waren, wurden entfernt und Stellen, an denen das Tanglefoot ® defekt war, wurden ausgebessert. In diesen Fällen wurden die Pflanzen der Gruppen B und D nach Ameisen abgesucht, welche sofort entfernt wurden. Das Experiment lief über eine Dauer von 79 Tagen.

### **2.13.10 Konfrontation von *Camponotus schmitzi* mit verletztem Pflanzenmaterial**

Um zu testen, ob *C. schmitzi* auf Verletzungen insbesondere der Wirtspflanze reagiert, wurde frisch zerquetschtes Pflanzenmaterial von jungen Blattteilen von *N. bicalcarata*, *N. gracilis* oder eines nicht bestimmten Grases auf den Deckel von besiedelten Kannen von sechs großen *C. schmitzi* Kolonien gelegt (pro Kolonie 3-4 Kannen,  $\Sigma$  beobachtete Kannen = 22). Der Standort von 4 Kolonien war am Rand eines Sumpfwaldfragmentes gelegen (Locality 1), der Standort von 2 weiteren Kolonien (bei denen jeweils 3 Kannen getestet wurden), lagen innerhalb eines *Shorea albida* Sumpfwaldes (Locality 2). Jede der 16 kolonisierten Kannen von Locality 1 wurde einmal am Tag und zweimal nachts

getestet, die 6 Kannen der 2 Kolonien von Locality 2 wurden nur zweimal tagsüber getestet, da dieses Areal nachts nicht erreichbar war.

In einer Voruntersuchung wurde das Verhalten von *C. schmitzi* Arbeiterinnen an einer einzelnen Kanne für 3 Minuten beobachtet, wobei die Zahl der aktiven *C. schmitzi* Arbeiterinnen alle 30 Sekunden aufgezeichnet wurde. Im dann folgenden Experiment wurde das frisch zerquetschte Pflanzenmaterial vorsichtig auf den Deckel platziert und die Reaktion der Ameisen für 6 Minuten jeweils alle 30 Sekunden durch die Zahl der draußen aktiven Ameisen aufgezeichnet (siehe Abb. 55 und 56). Beim Zerquetschen der Pflanzenteile wurde auf saubere Hände geachtet, so dass keine Duftstoffe der zuvor benutzten Pflanzenmaterialien transferiert wurden. Die Bewohner der Kannen wurden innerhalb von vier Stunden mit einer Pause von jeweils mindestens 1 Stunde mit drei verschiedenen Pflanzenmaterialien konfrontiert. Die Reihenfolge der Experimente wurde jedes Mal zufällig direkt vor dem Experiment bestimmt.

Zusätzlich wurde 3x eine 2 cm lange nicht bestimmte Dipterenlarve zusammen mit jeweils einem der drei verschiedenen Pflanzenmaterialien auf den Deckel gelegt, um herauszufinden, ob die Ameisen auch aggressiv gegen Besucher reagieren, wenn sie diese zusammen mit dem zerstörten Pflanzenmaterial finden (siehe Abb. 55).

#### **2.13.11 Konfrontation mit *Alcidodes* sp.**

Die Rüsselkäfer *Alcidodes* sp. wurden von *N. bicalcarata* und *N. ampullaria* Pflanzen in Sumpfwäldern gesammelt. Sie wurden in Terrarien mit frischem jungem Pflanzenmaterial von *N. bicalcarata* gehalten. Kurz vor dem Experiment wurden die Tiere mit einem dünnem Baumwollfaden am Thorax zwischen Pronotum und den verdickten Vorderflügeln fixiert, so dass sie immer noch in der Lage waren zu fliegen, aber durch den Faden am Wegfliegen gehindert werden konnten (siehe Abb. 57). Diese Rüsselkäfer wurden nur einmal pro Experiment genutzt und durch frisch gefangene für das nächste Experiment ersetzt. Das Verhalten von *C. schmitzi* wurde in Sumpfwäldern und offenen Sekundärstandorten auf weißem Sand bei insgesamt 9 Kolonien getestet.

### 3 Anatomie, Oberflächenstruktur und Nektarsekretionsmuster bei Nektarien der Gattung *Nepenthes*

In tropischen Lebensräumen haben im Unterschied zu unseren Breiten eine große Zahl von Pflanzen EFN entwickelt. Soweit dies bekannt ist, haben diese Nektarien in der Regel eine symbiontische Funktion (Überblick z.B. bei ZIMMERMANN 1932, BUCKLEY 1982, KOPTUR 1992, FIALA et al. 1994, HEIL 1998). Ihre zuckerhaltigen Sekrete locken Ameisen an, die im Gegenzug diese nährstoffhaltige Ressource verteidigen und damit die nektarienbesitzende Pflanze gegen Herbivoren verteidigen. In der karnivoren Kannenpflanzengattung *Nepenthes* jedoch kann eine alternative Funktion der EFN festgestellt werden. Hauptsächlich Ameisen aber auch andere Nektar fressende Insekten, die von den Nektarien angelockt werden, werden als Beute in den Kannen gefangen (MORAN 1996).

Wie schon einleitend ausgeführt, überlegte nach über einem Jahrhundert Nektarienforschung TAN (1997), dass, falls die Kannenfallen zu 100% effizient wären, sie sehr wenige Ameisen fangen würden, da sie die Ameisen rekrutierenden „Scouts“ wegfangen würden. ZIZKA (1991) hatte schon darauf hingewiesen, dass eine große Zahl von nicht gefangenen vom Nektar angelockten Ameisen möglicherweise zu einem Schutzeffekt führen könnten – verglichen mit den wenigen gefangenen Arbeiterinnen. Er verlagerte damit die Diskussion von einer Räuber-Beute Hypothese zu einer Symbiose Hypothese. JOEL (1988) nahm als erster eine Fütterungspartnerschaft zwischen Ameisen und Kannenpflanzen an: “that many pitcher plants ... serve as ‘nectar suppliers’ ... In return, small portions of the insect communities ... are ‘sacrificed’ and serve as prey”. Diese Hypothesen wurden in den Arbeiten von MORAN (1996) zum Beutefang bei *Nepenthes rafflesiana* und bis heute (z.B. BAUER et al. 2008, 2009, 2011, 2012a, 2012b) nicht weiter beachtet, erst die hier vorliegende Arbeit bringt erste fundierte Belege dafür.

Um diese kontroversen aber sich nicht gegenseitig ausschließenden Vermutungen und Hypothesen, die die Beziehungen zwischen *Nepenthes* und Ameisen betreffen, zu beantworten, wurde analytisch und experimentell nach Belegen gesucht. Dazu wurde die Anatomie sowie die zeitlichen und räumlichen Muster der Nektarsekretion von EFN der fünf Tieflandarten der Gattung *Nepenthes* untersucht. Im Rahmen der Anatomie wurde besonderes Augenmerk auf die Peristomzähne von *N. bicalcarata* gelegt. Außerdem wurde bei *N. bicalcarata* und *N. mirabilis* var. *echinostoma* eine Studie zum Ameisenbesuch auf den Kannen und dem Prozentsatz der Arbeiterinnen, die als Beute in den Kannen gefangen wurden, durchgeführt. Start- und Schwerpunkt dieser Studie war *N.*

*bicalcarata*, eine Pflanze, die indirekt die Idee eines symbiotischen Systems unterstützt. Diese Art unterscheidet sich von den anderen Arten der Gattung durch folgende Eigenschaften:

- a) Zwei gut entwickelte spitze und feste zahn- oder dornartige Strukturen des Peristoms, die am Peristomhals direkt angrenzend zum Kannendeckel liegen und deren Spitzen über das Zentrum der Kanne zeigen, die auch als Peristomzähne bezeichnet werden;
- b) Sezernierung großer Nektarmengen aus EFN und FN;
- c) die regelmäßige Interaktion mit Ameisen (hauptsächlich *Camponotus schmitzi*) (BECCARI 1886, SCHUITEMAKER & STÄRKE 1933, CLARKE 1992, CLARKE & KITCHING 1995);
- d) Myrmekodomatien, d.h. geschwollene, hohle nicht selbst öffnende Kannenstiele, durch *C. schmitzi* eröffnet und als Nistraum genutzt.

Verschiedene Autoren haben in der Vergangenheit die außerordentliche Kannenmorphologie beschrieben und über ihre biologischen Funktionen spekuliert. BURBIDGE (1880) war der erste, der die Beziehung mit Ameisen erwähnte (obwohl er eine schwarze Ameisenart beschrieb, die in getrockneten Kannen nistet, statt der roten *C. schmitzi* aus den hohlen Ranken des Blattes) und über die Funktion der zwei Dornen spekulierte. Er kam zu dem Schluss, dass sie einen Tarsier [*Tarsius bancanus* ist die einzige Tarsierart, die von Borneo bekannt ist (PAYNE et al. 1985)] daran hindern, die Kannen zu plündern, wobei er das Verhalten nie selbst beobachtet hat. BECCARI (1886) stimmte Burbidge zu und war der erste, der die hohlen Kannenstiele richtig als von einer *Camponotus* Art besiedelte Myrmekodomatien interpretierte. DODD (1982) erklärte, dass die Funktion der Peristomzähne unklar sei, dass sie aber seiner Meinung nach nicht dem Beutefang dienen. CLARKE (1993) vermutete jedoch, dass viele Insekten die Kannen wegen ihrem Nektar besuchten, der sich auch an den Spitzen der Peristomzähne ansammelt. Er fand am natürlichen Standort aufgerissene Kannen und schrieb diesen Schaden Affen und anderen kleinen Säugetieren zu, die auf diese Weise Kannen auf der Suche nach Beute absuchen und verwertbares entnehmen. CLARKE schloss daraus, dass die Zähne nicht helfen, die Kannenbeute vor räuberischen Säugetieren zu schützen, aber dass sie ein Teil des Beutefangsystems sein könnten.

Dies ist auch bereits zuvor im Zusammenhang mit der Anlockung von Bestäubern erkannt worden. Hier hat VOGEL (1960, 1961) gezeigt, dass in den Fliegenfallenblumen von der Fallschirm-Leuchterblume, *Ceropegia sandersonii* (in dieser Gattung der Asclepiadaceae die Corolla zu einer Fallgrube umgewandelt) ist und eine kleine zapfenförmige

Struktur oberhalb des Zentrums der Kronröhre (genannt "Gleitzapfen") eine wesentliche Rolle bei der Anlockung und dem Festhalten von Insekten spielt.

Die Anatomie der Nektarien von einigen *Nepenthes* - Arten ist bereits von verschiedenen Autoren untersucht worden (u.a. MACFARLANE 1908, DAUMANN 1931, ZIMMERMANN 1932, LLOYD 1942), aktuellere Studien beschäftigten sich dann detaillierter mit dem Ameisen-Pflanzensystem, allerdings hauptsächlich aus Sicht der Phytotelmataforschung (CLARKE 1993, 1997, 1998a, 1998b, 2004 CLARKE & KITCHING 1993, 1995, CLARKE et al. 2009) oder der Karnivorie (MORAN 1991, 1996, 1999, MORAN et al. 2005, BOHN & FEDERLE 2004, BAUER & FEDERLE 2009, BAUER et al. 2008, 2009, 2011, 2012a, 2012b, BONHOMME et al. 2011a, 2011b, GREENWOOD et al. 2011, GORB et al. 2005). Mehrere Autoren arbeiteten an der Anatomie des Peristoms von *Nepenthes* Arten und der Strukturen im Kannenbereich, die der Anlockung und dem Fang potentieller Beute dienen, aber detaillierte Untersuchungen der Struktur und Funktion der Peristomzähne von *Nepenthes bicalcarata* sowie die Muster der Nektarsekretion während der Blattentwicklung und die Funktionen der Nektarien fehlten. Dieser Aspekt ist daher hier bearbeitet und in diesem Kapitel dokumentiert worden, mit interessanten Ergebnissen.

Ein Großteil der Ergebnisse dieses Kapitels ist im Jahre 1999 und 2001 bereits veröffentlicht worden (siehe MERBACH et al. 1999 und MERBACH et al. 2001, Kapitel 14.1.2).

### 3.1 Fragestellungen und Ziele zu diesem Themenbereich

Die Ziele der Studie dieses Kapitels waren eine Neubewertung der Funktionen der Nektarien und der Peristomzähne durch eine Untersuchung ihrer Anatomie, ihrer Nektarsekretion und ihrer mechanischen Eigenschaften während der Entwicklung.

Hierfür wurden die folgenden Fragestellungen zu diesem Teilbereich bearbeitet:

- Wie ist das räumliche Muster der Nektarien bei *Nepenthes*? An welchen Stellen sind EFN auf der Pflanze zu finden? Um welche Nektarientypen handelt es sich jeweils? Sind diese Muster bei den verschiedenen untersuchten *Nepenthes* Arten gleich oder, wenn nein, wie weichen sie voneinander ab?
- Wie ist das zeitliche Muster der Nektarsekretion bei *Nepenthes*?
- Welche Funktionen haben EFN bei verschiedenen *Nepenthes* Arten, insbesondere bei *N. bicalcarata*?
- Welche Funktionen haben die Peristomzähne bei *N. bicalcarata*?

## 3.2 Ergebnisse

EFN gibt es bei allen während dieses Projektes untersuchten *Nepenthes* Arten. Sie können normalerweise auf allen Teilen des Blattes gefunden werden: auf der Blattbasis (stielartiger und abgeflachter basaler Teil des Blattes), auf dem Kannenstiel (Ranke) und auf der Kanne (Blattspreite, siehe auch Abb. 1). In allen untersuchten Arten außer *N. bicalcarata* findet man sie auch zusätzlich an den jungen Sprossachsen, bei letzterer kann man sie dort nicht erkennen, weil die Blätter mit ihrer Blattbasis an der Sprossachse sich nach unten hin bis zum vorherigen Blatt entlang ziehen. Der jüngste Sprossabschnitt ist immer zusammen mit dem jüngsten sich entwickelnden Blatt von der Blattbasis des nächst älteren Blattes umhüllt, so dass er nicht offen nach außen tritt. EFN sind bei dieser Art an der Blattbasis vertreten, nicht aber am Spross.

Im Blütenbereich sind Nektarien an den Tepalen (ad- und abaxial) und auf der Infloreszenzachse aller untersuchten Arten zu finden. Ihre Funktion wird hier nicht betrachtet. Alle hier bearbeiteten Arten weisen ihre EFN an den gleichen oberirdischen Pflanzenteilen auf. Eine Übersicht über makroskopisch erkennbare EFN zeigt Tabelle 3.

### 3.2.1 Beschreibung der Nektarientypen

Eine histologische Bearbeitung der unterschiedlichen Pflanzenteile sollte zeigen, ob die Nektarien der untersuchten Arten sich anatomisch unterscheiden. Dazu lagen bereits Studien von DAUMANN (1931) vor, deren Ergebnisse teilweise in dieser Arbeit bestätigt werden konnten. In Anlehnung an DAUMANN (1931) wurde Typ 1-4 übernommen, aber Typ 5-6 nach eigener Einteilung hinzugefügt (siehe Tab. 3). Das Drüsengewebe konnte in den Schnitten gut von anderen Gewebetypen (Parenchym, Leitbündel, ...) unterschieden werden, da es plasmareiche Epithelien aufwies und mit Astrablau meist kräftig blau angefärbt wurde. Allerdings konnte im histologischen Präparat keine Unterscheidung zwischen Nektarien und Verdauungsdrüsen getroffen werden, jedoch ist die Lage der beiden Drüsenarten bei *Nepenthes* eindeutig und Verwechslungen sind nicht möglich.

Die Nektarien der Infloreszenzen wurden exemplarisch für *N. bicalcarata* untersucht. Hierbei wurden EFN an den Sprossachsen (Hauptachse, Seitenachsen 1. und 2. Ordnung) gefunden. Dabei handelte es sich ausnahmslos um Nektarien des Typs 4 („Urnenförmiges Nektarium“, siehe auch Tabelle 3 und Abb. 20c). Ebenfalls den Typ 4 fand man an den Blütenstielen sowie den Außenseiten der Tepalen. Die Innenseiten der Tepalen waren dicht mit Nektarien der Typen 1 und 3 („Scheibenförmiges und



Napfförmiges Nekarium“, siehe Tabelle 3) besetzt. Bei männlichen wie weiblichen Infloreszenzen konnte man das gleiche Nektarienmuster finden.

Die Größe der verschiedenen Nektarientypen ist innerhalb der untersuchten Arten verschieden. Bei weitem die größten „Urnenförmigen Nektarien“ (Typ 4) findet man bei *N. bicalcarata* und die kleinsten bei *N. albomarginata*. Der gleiche Typ ist von intermediärer Größe in *N. rafflesiana*, *N. mirabilis* var. *echinostoma* und *N. gracilis*. „Scheibenförmige Nektarien“ (Typ 1) an der Deckelunterseite sind teilweise bei *N. albomarginata* nicht vorhanden aber diese Art besitzt diesen Nektarientyp im Gegensatz zu den anderen untersuchten Arten an den Kannenstielen zusammen mit „Urnenförmigen Nektarien“.

Während die Peristomnektarien von *N. bicalcarata* nur eine Länge von ca. 0,5 mm erreichen, werden sie bei *N. mirabilis* var. *echinostoma* bis zu ca. 1 cm lang. Das ist beeindruckend groß und erreicht fast die Größe der Peristomzahnnektarien von *N. bicalcarata* (Abb. 20 g, h) von 17-29 mm (genauere Angaben siehe 3.2.2). Die Peristomnektarien von *N. rafflesiana*, *N. albomarginata* und *N. gracilis* weisen etwa die gleiche Größe wie die von *N. bicalcarata* auf. Tabelle 5 zeigt im Vergleich die Volumina sowie Längenangaben verschiedener EFN bei *N. bicalcarata*. Dort sind bei weitem die längsten und voluminösesten Nektarien in den Peristomzähne zu finden.

Kurz zusammenfassend kann man sagen, dass die Nektarien bei *N. bicalcarata* und *N. mirabilis* var. *echinostoma* am größten entwickelt waren und die stärkste Nektarsekretion zeigten, während sie bei *N. albomarginata* vergleichsweise schwach entwickelt waren (siehe auch Tab. 4).

Tab. 3. Einteilung der Nektarien in unterschiedliche Typen für die Typen 1-4 nach DAUMANN (1931), verändert, Einteilung für die Typen 5-6 nach eigener Einteilung. Eine detaillierte Aufstellung der untersuchten *Nepenthes* Arten siehe Tab. 4.

Typ Nr.	Name	Beschreibung des Nektarientypen
1	Scheibenförmiges Nektarium	Kleinerer Nektarientyp: Das Nektarium besteht aus mehreren Drüsenzellschichten, die im Gewebe flach, scheibenförmig vorliegen. Die Drüsenzellschicht liegt direkt an der Oberfläche (bei den untersuchten Arten: Blütenhülle innen bei <i>N. bicalcarata</i> , Deckelunterseite bei <i>N. bicalcarata</i> , <i>N. mirabilis</i> ).
2	Köpfchenförmiges Nektarium	Die Drüse sitzt auf einem verschmälerten Halsteil. (Diesen Typ habe ich bei keiner der untersuchten Arten vorgefunden.)
3	Napfförmiges Nektarium	Eingesenkte scheibenförmige Nektardrüse, deren Drüsenrand den Hohlraum nicht überdacht (alle untersuchten <i>Nepenthes</i> Arten).
4	Urnenförmiges Nektarium	Das Nektarium besteht aus mehreren Drüsenzellschichten, die im Gewebe nach innen eingestülpt sind. Die Einstülpung ist bei unterschiedlichen Arten verschieden stark ausgeprägt. Das dadurch entstehende Lumen verläuft bis zur Oberfläche. Die Öffnung ist in der Regel recht klein und von außen als kleines Loch erkennbar. Im REM sind diese Nektarien häufig als kleinere Hügel zu erkennen, auf deren Spitze sich ein Loch befindet (der am häufigsten zu findende Typ, alle untersuchten <i>Nepenthes</i> Arten).
5	Schlauchförmiges Nektarium	Häufig im Peristom rings um die Kannenöffnung lokalisiert (bei den untersuchten Arten <i>N. bicalcarata</i> , <i>N. rafflesiana</i> ).
6	Eiförmiges Nektarium	Häufig im Peristom rings um die Kannenöffnung lokalisiert (bei den untersuchten Arten <i>N. mirabilis</i> , <i>N. gracilis</i> ). Diese Nektarienform scheint eine Variante des Typs 5, ist jedoch wesentlich kürzer. Interessant ist, dass <i>Nepenthes mirabilis</i> im Peristombereich eiförmige Nektarien aufweist, während die Varietät <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> hier sehr lange schlauchförmige Nektarien besitzt).

Tab. 4. Makroskopisch erkennbare Nektarien bei verschiedenen Vertretern der Gattung *Nepenthes*. [nicht untersucht = n.u., vorhanden = +, nicht vorhanden = -, vorhanden aber nicht erkennbar, da vom Blattgrund verhüllt oder beim Peristom mit Ausrichtung in die Kanne = (+)].

oberirdische Pflanzenteile	<i>N. ampullaria</i>	<i>N. albo-marginata</i>	<i>N. bicalcarata</i>	<i>N. gracilis</i>	<i>N. mirabilis</i>	<i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i>	<i>N. rafflesiana</i>
<b>Sprossachse</b>							
junger oberer Bereich	sehr stark behaart, EFN nicht erkennbar	(+)	(+)	(+)	+	+	(+)
mehrfährig, verholzt	+	-	-	-	-	-	-
<b>Laubblatt</b>							
Blattgrund stielartig	+	+	+	+	+	+	+
Blattgrund spreitenartig	+	+	+	+	+	+	+
Blattstiel hinten (nahe Blattgrund)	+	+	+	+	+	+	+
Blattstiel vorne (nahe Kanne)	+	+	+	+	+	+	+
<b>Blattspreite (Kanne)</b>							
Spitze	n.u.	n.u.	+	n.u.	+	n.u.	n.u.
Deckel Oberseite	+	+	+	+	+	+	+
Deckel Unterseite	+	+, sehr klein, Zahl pro Fläche sehr gering	+	+	+	+	+
Peristom	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)
Kannenwand	+	+	+	+	+	+	+
Flügelleisten	n.u.	n.u.	+	n.u.	+		+

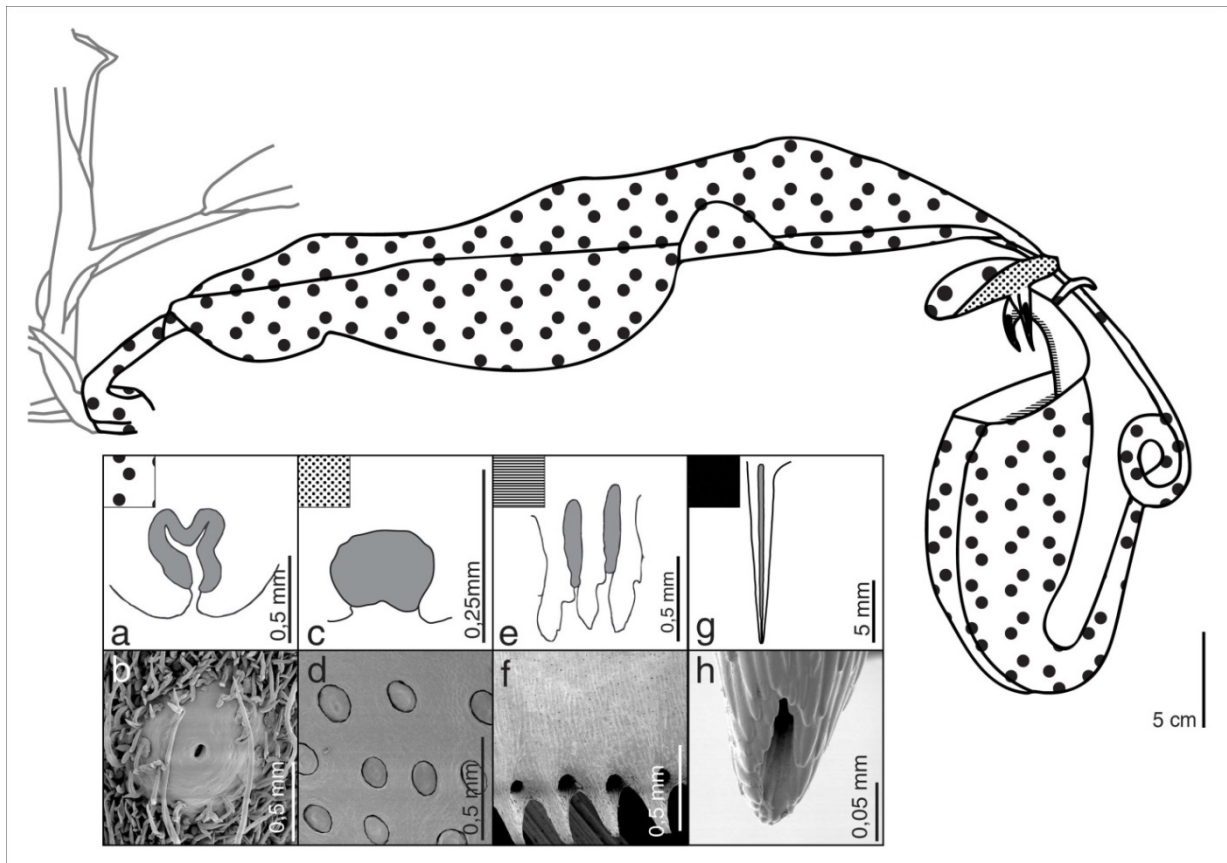


Abb. 20. Nektarientypen und ihre Lage auf dem Blatt am Beispiel von *N. bicalcarata*. a: "Urnenförmiges Nektarium", Typ 4, an allen oberen Pflanzenteilen außer den Tepalen Oberseiten, den Deckelunterseiten sowie dem Peristom. Längsschnitt. b: "Urnenförmiges Nektarium" (SEM). c: "Scheibenförmiges Nektarium", Deckel Unterseite. Längsschnitt. d: "Scheibenförmiges Nektarium", Tepale einer männlichen Blüte (SEM). e: Ringförmige Linie von Nektardrüsen am Peristom und der Kannenöffnung Innenseite. Längsschnitt. f: Peristom mit Öffnung des Nektarkanals (REM). g: Peristomzahn Rekonstruktion eines Längsschnittes aus einer Reihe von Querschnitten. h: Zahnspitze mit Öffnung des Nektarkanals (REM). Abbildung aus: MERBACH et al. 2007, verändert.

### 3.2.2 Anatomische Untersuchungen an den Peristomzähnen von *Nepenthes bicalcarata* und ihre mechanischen Eigenschaften

Bei *N. bicalcarata* ist der direkt an den Deckel angrenzende Abschnitt des Peristoms in ein Paar charakteristische Peristomzähne oder Peristomdornen (namensgebend für die Art) verlängert, die drei- bis viermal länger als der Rest des Peristoms sind (siehe Abb. 22 a-c). Die harten nadelspitzen Strukturen zeigen vom unteren Deckelansatz mit ihrer Öffnung bis direkt über die Mitte der Kannenöffnung (siehe Abb. 21). In jedem dieser Strukturen befindet sich jeweils ein einzelnes sehr großes Nektarium. Untersuchungen der Größe verschiedener Nektarien bei *N. bicalcarata* (Länge der Öffnung in der Epidermis, Fläche und Länge des Sekretionsgewebes, daraus errechnetes Volumen)

zeigten, dass die Zahnnektarien die größten Einzelnektarien der ganzen Pflanze sind (siehe Tab. 5). Sie sezernieren eine beträchtliche Nektarmenge, oft sichtbar als Tröpfchen an der Spitze der Zähne (siehe Abb. 23). Der Längsschnitt (Abb. 22 a) zeigt ein großes zylindrisches Sekretionsgewebe, das sich von der Basis der Zähne bis zur deren Spitze erstreckt. Der Nektar wird durch einen engen Kanal an der Spitze des Peristomzahns nach außen geführt. Abb. 22 c zeigt einen Querschnitt des Zahns mit Sekretionsgewebe im Zentrum. Das Zahnnektarium ist etwa 1000-fach größer als die Nektarien der Unterseite des Deckels, 300-fach größer als die Peristom Nektarien und 4-fach größer als die Nektarien der Blattbasis (geschätztes Volumen). Die Länge der Zähne (Spitze bis Basis) in voll entwickelten Kannen reicht von 17-29 mm ( $\bar{x} = 22$  mm,  $n = 28$ ).

Die mechanischen Eigenschaften und die Struktur der Peristomzähne verändern sich mit dem Alter des Blattes. Vollständig entwickelte aber noch geschlossene Kannen sowie jene, die gerade ihren Deckel geöffnet haben, haben unausgehärtete weiche Zähne. Einige Tage nach dem Öffnen, wenn die Kannen noch weich und flexibel sind, härten die Peristomzähne nach und nach aus. Die spitz zulaufende Zahnspitze wird dann bedingt durch die Festigkeit des Gewebes scharf wie die Spitze einer Nadel.

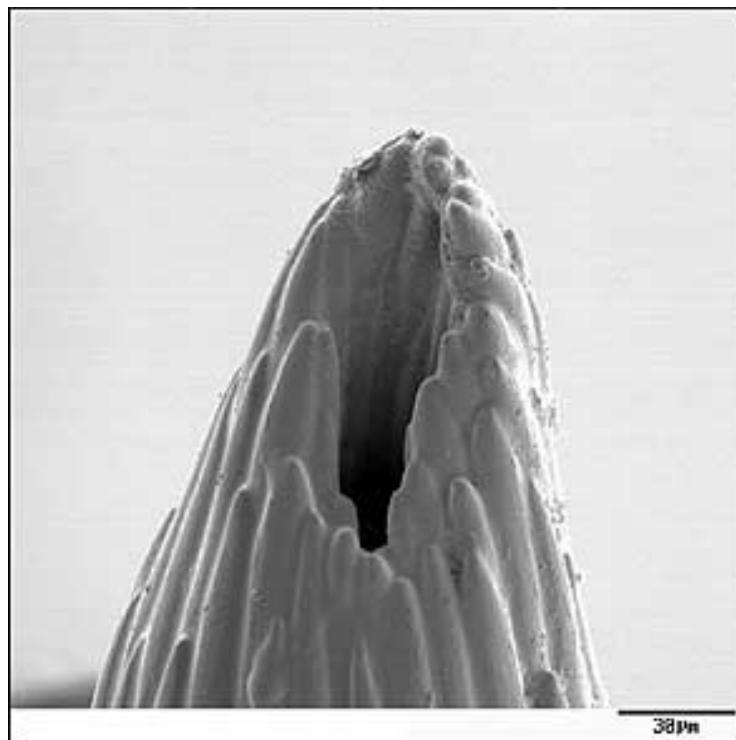


Abb. 21. *N. bicalcarata*, Blick in eine Zahnspitze mit der Öffnung des Nektarkanals (REM). Abbildung aus: MERBACH et al. 1999.

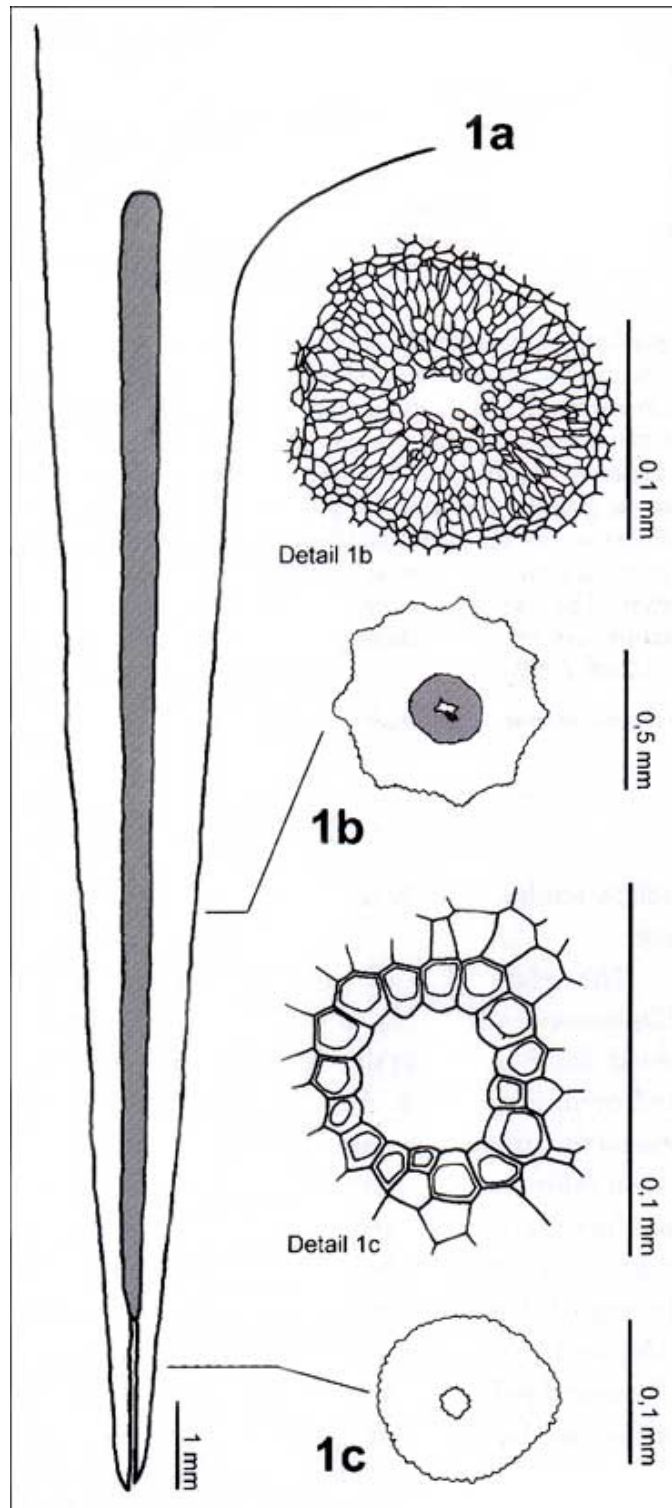


Abb. 22. a-c: *N. bicalcarata*, Peristomzahn. a: Längsschnitt, Rekonstruktion aus Querschnitten. b-c: Querschnitte. b: Mittlere Region, Sekretionsgewebe schattiert. Detail von b: Sekretionsgewebe. c: Apikale Region mit Nektarkanal. Detail von c: Innenliegende Zellschicht des Nektarkanals. Abbildung aus: MERBACH et al. 1999.



Abb. 23. *N. bicalcarata*, oberer Teil einer ca. einjährigen Bodenkanne, Nektar sammelt sich an den Spitzen der Peristomzähne und überzieht filmartig die gesamten Peristomzähne bis zu deren Basis. Dies ist als glänzende Schicht zu erkennen. Auch das restliche Peristom ist bei sezernierenden Peristomnektarien mit diesem Nektarfilm überzogen. Aus dem gleichen Grund glänzen auch andere Bereiche des Peristomhalses. Abbildung aus: MERBACH et al. 1999.

Tab. 5. Vergleich der Nektariengröße bei *N. bicalcarata*. Das geschätzte Volumen wurde anhand des angenäherten geometrischen Körpers berechnet und basiert auf den Messdaten der anatomischen Schnitte.

	Länge des Sekretionsgewebes ( $\bar{x}$ [mm])	Geschätzter Radius des Sekretionsgewebes [mm]	Geschätztes Volumen der EFN [mm <sup>3</sup> ]
Deckel, Unterseite (n=2 untersuchte Deckel, m=14 EFN)	0,1	0,05 - 0,06	0,00063
Alle oberirdischen Pflanzenteile außer Tepalen Oberseiten, Deckel Unterseiten und Peristom. (n=1 untersuchtes Präparat, m=6 EFN)	1	0,3	0,19
Ringförmige Reihe von Nektardrüsen am Peristom, Öffnung zur Innenseite der Kanne (n=1 untersuchtes Präparat, m=6 EFN)	0,55	0,045	0,0023
Peristomzähne (n=1 untersuchtes Präparat, m=1 EFN)	12,5	0,14	0,77

### 3.2.3 Zeitliche und räumliche Muster der Nektarsekretion

Es wurden Feldstudien zu den zeitlichen und räumlichen Mustern der Nektarsekretion für fünf *Nepenthes* Tieflandarten (*N. albomarginata*, *N. bicalcarata*, *N. gracilis*, *N. mirabilis* var. *echinostoma* und *N. rafflesiana*) durchgeführt. Tabelle 6 fasst die Ergebnisse zusammen. Zwei „Extreme“ sind bei den Arten *N. bicalcarata* und *N. albomarginata* vorhanden: Erstere sezerniert erhebliche Nektarmengen durchgehend während der gesamten Lebensspanne eines Blattes, während die EFN der letzteren keine makroskopisch sichtbare Nektarsekretion zeigen, wenn auch das Vorhandensein von Nektardrüsen (siehe Tab. 4) auf eine geringe Sekretion hindeutet. Dies ist ein erster Hinweis auf ihre andersartige Beute (siehe Kapitel 6). Die Sekretion der EFN bei *N. gracilis* war im Allgemeinen sehr niedrig, während sie bei *N. rafflesiana* mehr oder weniger auf spezielle Teile der Kanne beschränkt war. *N. mirabilis* var. *echinostoma* war die einzige Art, die eine sichtbare Nektarmenge an den Nektarien der jungen Sprossachsen produzierte. Zusätzlich zu dieser klar erkennbaren Sprossachsennektarproduktion sezernierten die Peristomnektarien dieser Art sehr aktiv bei frisch geöffneten Kannen. Der Nektar war oft sichtbar als dichter und kohärenter Film, der das gesamte Peristom bedeckte (Abb. 24). Die große sezernierte Nektarmenge kann möglicherweise mit der Größe insbesondere in Hinsicht auf die Länge des Sekretionsgewebes zu tun haben.

Detaillierte Studien kultivierter *N. bicalcarata* Pflanzen heben das außergewöhnliche Nektarsekretionsmuster dieser Art hervor (Abb. 26, Tab. 6). Beim jungen Blatt, das gerade nicht mehr vom vorherigen Blatt verhüllt ist, beginnt die Nektarsekretion an den EFN der Blattbasis. Wenn diese fertig entwickelt ist und die Ausdifferenzierungsphase des Kannenstiels durchlaufen wird, hält die Sekretion an der Blattbasis an, aber auch die EFN des Kannenstiels produzieren in dieser Zeit Nektar. Im Domatienbereich ist die Sekretion zu der Zeit noch nicht so hoch. Bei fertig ausgebildetem Blattbasis- und Kannenstielbereich verlagert sich bei der Entwicklung der Kanne bis zu ihrer Öffnung die Nektarsekretion zur Kanne hin, bei geöffneter Kanne ist sie erst auf der gesamten Kanne zu finden, bei älteren Kannen sezernieren nur noch sichtbar die EFN der Peristom- und Deckelregion (siehe Abb. 26, Abb. 27).

Die Blattentwicklung bei *N. bicalcarata* dauert mehrere Monate vom ersten Sichtbarwerden der Kannenknospe bis zum Öffnen der Kanne [Zahl der beobachteten Blätter=7,  $\bar{x}$  =117,9 ( $\pm$ 19,2) Tage]. Die EFN produzierten hohe Nektarmengen über mehrere Wochen an Teilen junger Blätter, die noch nicht im Stande waren, Beute zu fangen (Abb. 25 a, b, 26).



Tab. 6. Feldstudien der zeitlichen und räumlichen Muster der Nektarsekretion verglichen für fünf *Nepenthes* Tieflandarten (*N. albomarginata*, *N. bicalcarata*, *N. gracilis*, *N. mirabilis* var. *echinostoma*, *N. rafflesiana*). N=Zahl der untersuchten Pflanzen, S=Zahl der Sprossachsen, M=Zahl der Blätter, Nektarsekretion: 0=keine, +=niedrig, ++=hoch, -=nicht sichtbar. Aus MERBACH et al. 2001, übersetzt und verändert.

Art	Habitat	N	S	M	Junge Sprossachsen	Blatt Stadium der Blattentwicklung ----- Blattteil	Blatt verhüllt von Basis des vorherigen Blattes	Blatt gerade sichtbar werdend	Blattbasis voll entwickelt	Kanne gasgefüllt, noch nicht geöffnet	Kanne geöffnet	Altes Blatt
<b><i>N. albomarginata</i></b>	teilweise abgebrannte Heidewaldfragmente	8	8	33	0	Blattbasis	-	0	0	0	0	0
						Blattstiel	-	0	0	0	0	0
						Kanne Peristom	0	0	0	0	0	0
						Kannenwand Außenseite	0	0	0	0	0	0
						Kanne Deckel Unterseite	0	-	-	-	0	0
<b><i>N. bicalcarata</i></b>	Sumpfwald	4	9	18	0	Blattbasis	-	-/+	-/+	-/+	0	0
						Blattstiel	-	0	0	-/+	0	0
						Kanne Peristom	0	0	0	0	+	0
						Kannenwand Außenseite	0	0	0	0	++	-/+
						Kanne Deckel Unterseite	-	-	-	-	+	-/+
<b><i>N. gracilis</i></b>	teilweise abgebrannte Heidewaldfragmente	5	5	19	0	Blattbasis	-	0	0	0	0	0
						Blattstiel	-	0	0	0	0	0
						Kanne Peristom	0	0	0	0	0	0
						Kannenwand Außenseite	0	0	0	0	0	0
						Kanne Deckel Unterseite	0	-	-	-	-/+	0
<b><i>N. mirabilis</i></b>	teilweise abgebrannte Heidewaldfragmente	15	13	51	-/+	Blattbasis	0	0	0	0	0	0
						Blattstiel	0	0	0	0	0	0
						Kanne Peristom	0	0	0	0	++	0
						Kannenwand Außenseite	0	0	0	0	0	0
						Kanne Deckel Unterseite	0	-	-	-	-/+	0
<b><i>N. rafflesiana</i></b>	teilweise abgebrannte Heidewaldfragmente	6	6	13	0	Blattbasis	-	-/+	0	0	0	0
						Blattstiel	-	0	0	0	0	0
						Kanne Peristom	0	0	0	0	+	0
						Kannenwand Außenseite	0	0	0	0	0	0
						Kanne Deckel Unterseite	0	-	-	-	-/+	0

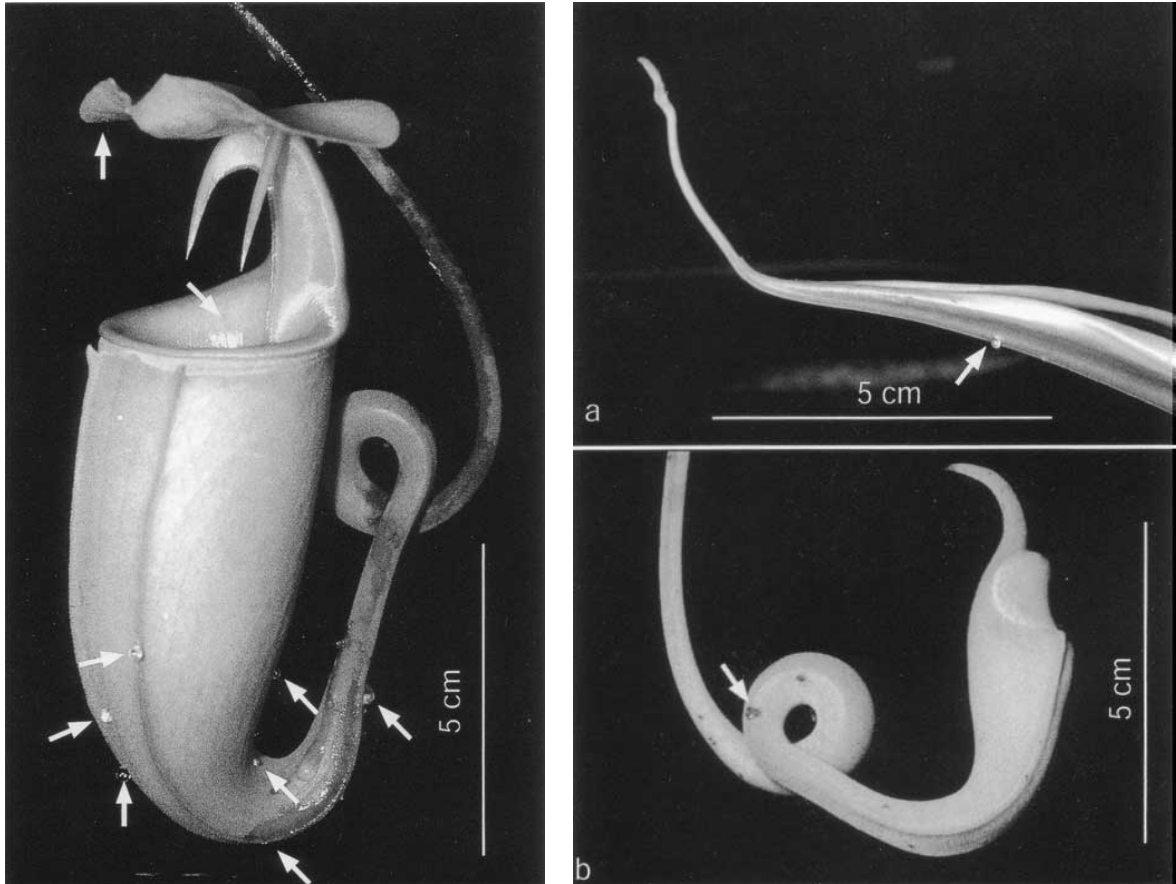


Abb. 24. links: *N. bicalcarata*: Voll entwickelte Luftkanne mit Nektartropfen an der Kanne wand. Die Pfeile weisen auf Tropfen oder glänzende Flächen mit starker Nektarsekretion hin. Abbildung aus: MERBACH et al. 2001.

Abb. 25. rechts oben und rechts unten (a + b): *N. bicalcarata*: Vorderer Blattabschnitt mit Kannenknospen in Entwicklung. Die Pfeile weisen auf Tropfen oder glänzende Flächen mit starker Nektarsekretion hin. a: Blattstadium mit sehr kleiner Kannenknospe, Nektartropfen am flachen laminaartigen Blattgrund. b: Kannenstiel zur vollen Größe entwickelt mit Nektartropfen, Kannenknospe weiterhin klein und flach. Abbildung aus: MERBACH et al. 2001.

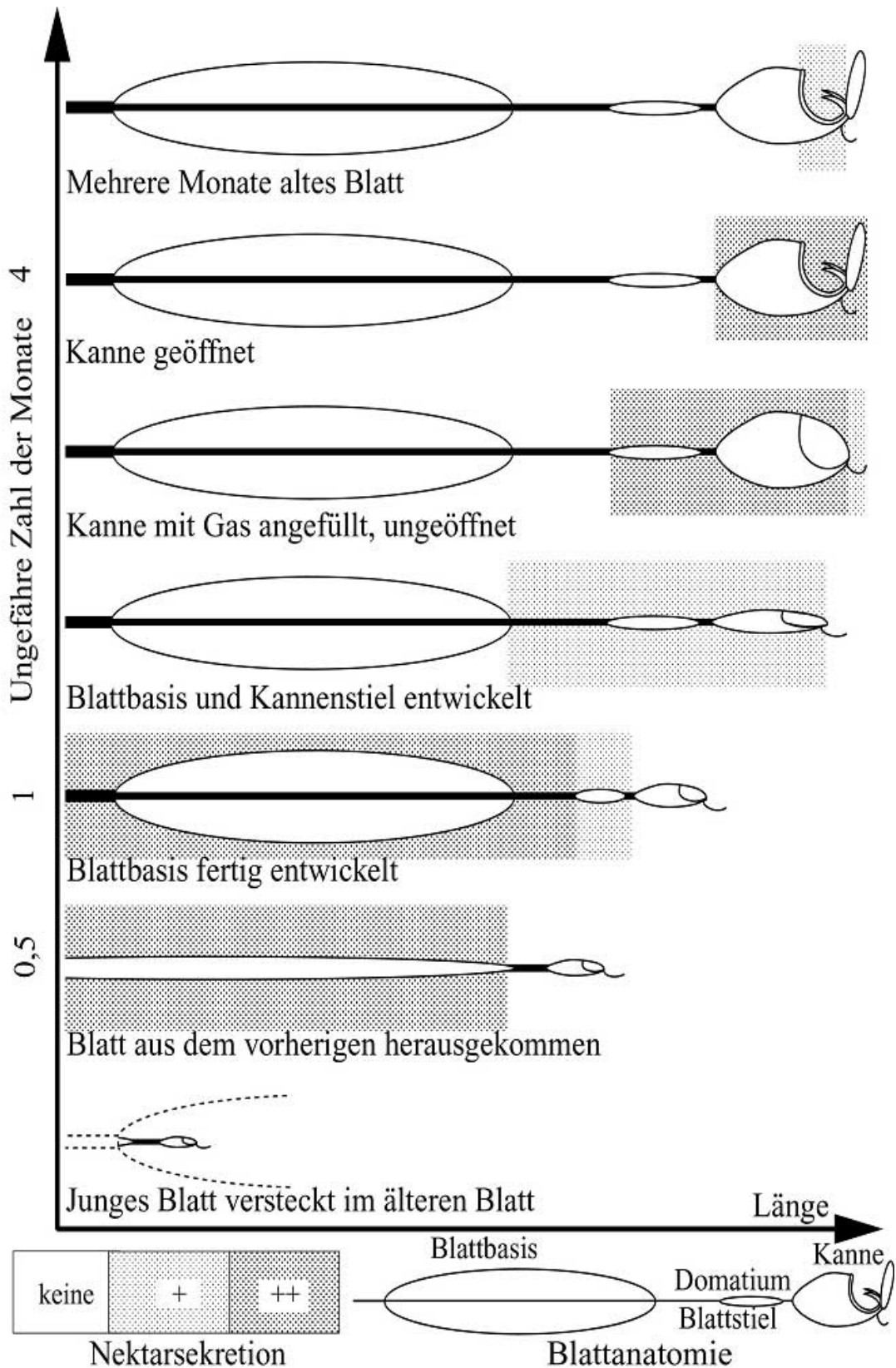


Abb. 26. *N. bicalcarata*: zeitliche und räumliche Muster der Nektarsekretion während der Blattentwicklung. Abbildung aus: MERBACH et al. 2001, übersetzt.

### 3.2.3.1 Zeitliche Muster der Nektarsekretion bei den Peristomzähnen

Bei der frisch geöffneten Kanne, wenn die Zähne noch weich sind, ist keine Nektarsekretion zu beobachten. Erst nach dem Aushärten der Zähne nach ca. 2-3 Tagen sind kleine Nektartropfen an den Spitzen zu beobachten, die jedoch bei besiedelten Pflanzen im Freiland sofort und regelmäßig von *C. schmitzi* abgeerntet werden. Die Sekretion hält über viele Monate an, auch wenn andere Teile des Blattes bereits abgestorben sind. Die Nektarsekretion der Zähne und der anderen Peristomnektarien ist synchron mit dem Zeitabschnitt, wenn die Kanne voll entwickelt und fähig ist, Beute zu fangen. Die Fangorgane bei *N. bicalcarata* können mit diesem Sekretionsmuster über ein Jahr als wirksame Fallen funktionieren und die Ameisenkolonie ernähren (siehe Abb. 26). Die meisten anderen Nektarientypen haben ihr Maximum der Nektarproduktion und Sekretion an den sehr jungen Blättern, wenn die Kannen noch nicht fertig entwickelt sind (siehe Abb. 26).

### 3.2.4 Ameisen ernten Nektar und wenige finden den Tod

Die meisten Ameisenarten haben eine bemerkenswerte Geschicklichkeit darin, auf dem Kannenperistom zu laufen, um Nektar zu sammeln. Untersuchungen an *N. mirabilis* var. *echinostoma* und *N. bicalcarata* zeigten, dass nur eine überraschend kleine Zahl der Ameisen, die eine Kanne besuchen, auch gefangen wird (MERBACH et al. 2001). Bei *N. bicalcarata* und *N. mirabilis* var. *echinostoma* wurden Studien zur prozentualen Beutefangrate gemacht. Hierzu wurden Zählungen an *Crematogaster* Arten durchgeführt, die zur Kanne rekrutierten, um die Kannennektarien abzuernten. Es ging darum, einen Eindruck zu bekommen, welche Mengen an Nektar die Pflanzen bereitstellen, wie viele nektarfressende Insekten sie anlocken, und welchen Prozentsatz der angelockten Tiere sie tatsächlich fangen.

Die Abbildungen 27 a, b und c zeigen *N. bicalcarata* und *N. mirabilis* var. *echinostoma* – Kannen, die von nektarsammelnden *Crematogaster* – Arbeiterinnen besucht werden. In der Regel rekrutierten diese Ameisen in größeren Gruppen direkt auf das mit einem Nektarfilm benetzte Peristom und den adaxialen Seiten des Kannendeckels. Bei *N. bicalcarata* rekrutierten sie zudem auch an die EFN der äußeren Kannenwand.

Die Zahl gefangener Ameisen wurde im Verlauf eines 30-minütigen Zeitintervalls gezählt. Die Zahl der kannenbesuchenden *Crematogaster* Individuen bewegte sich zwischen 22 und 526 Tieren pro Messung (*N. mirabilis*: Standort 1,  $\bar{x}$  =142, Standort 2,  $\bar{x}$  =226; *N. bicalcarata*: Standort 3,  $\bar{x}$  =83; Standort 4,  $\bar{x}$  =93). Die Zahl gefangener Einzeltiere war

bemerkenswert klein. Die Werte schwankten von 0,75 % bis 1,59 % (Standort 3:  $\bar{x}$  =1,59 % der besuchenden Tiere; Standort 4:  $\bar{x}$  =0,75 %) bei *N. bicalcarata* und von 0,4 bis 0,42 % (Standort 1:  $\bar{x}$  =0,34 %; Standort 2:  $\bar{x}$  =0,42 %) bei *N. mirabilis*.

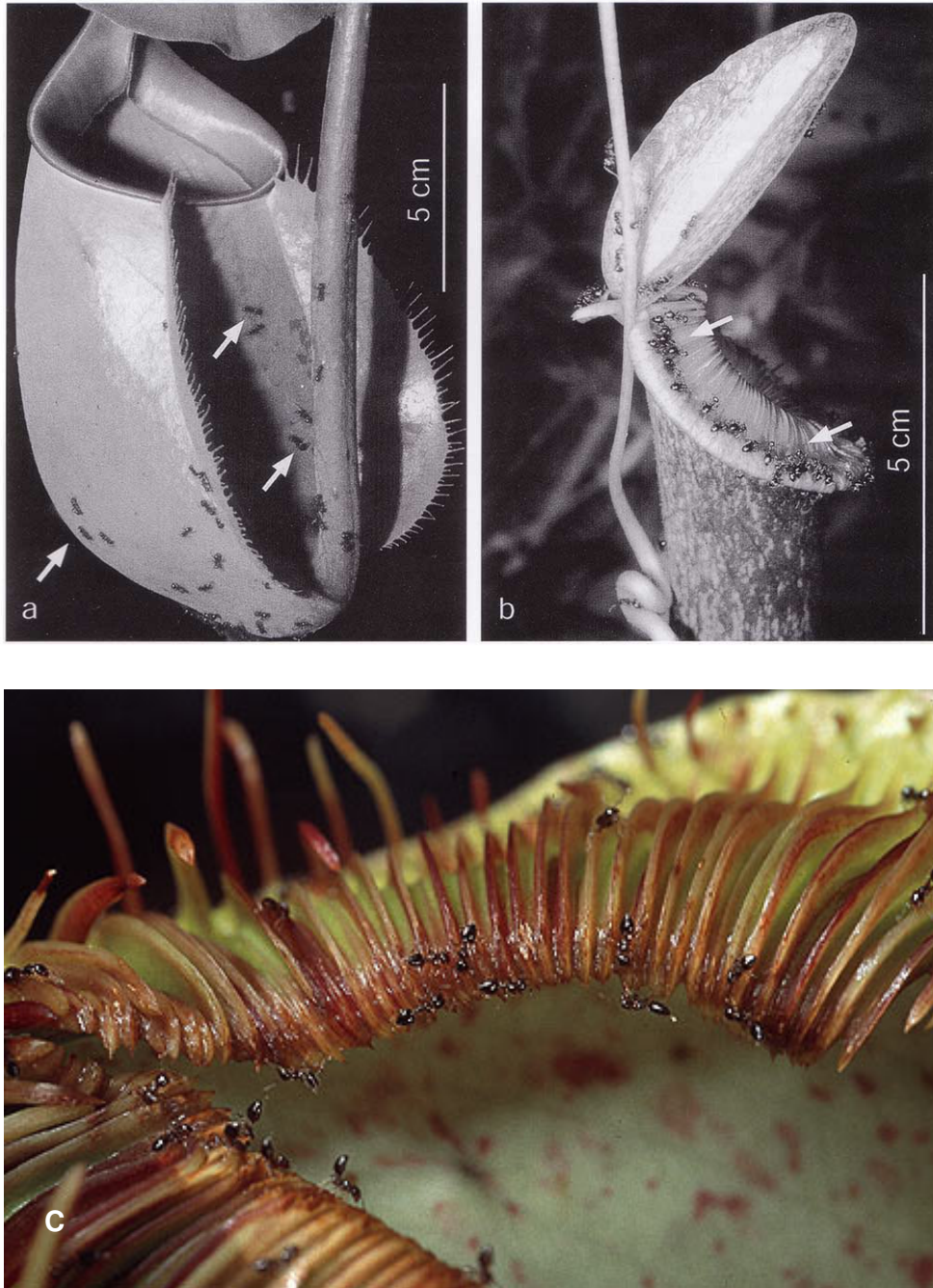


Abb. 27. Besucher auf den Kannennektarien von *N. bicalcarata* und *N. mirabilis* var. *echinostoma*. a: Bodenkanne von *N. bicalcarata* mit *Crematogaster* sp. 2. b: Luftkanne von *N. mirabilis* var. *echinostoma* mit *Crematogaster* sp. 4. c: Peristombereich einer Luftkanne von *N. mirabilis* var. *echinostoma* mit *Crematogaster* sp. Die Pfeile markieren besuchende Arbeiterinnen. Abbildung a+b aus: MERBACH et al. 2001.

Eine detaillierte Tabelle zum Belauf der *N. bicalcarata*- und *N. mirabilis*-Kannen mit *Crematogaster*-Arbeiterinnen, der Zahl des Zulaufes auf die Kannen sowie der Beutetiere pro Zählung und Messdaten zu den untersuchten Kannen ist im Anhang 12.3.1 zu finden. Zusammengefasst ist zu sagen, dass nur 0,75 bis 1,59% der besuchenden *Crematogaster* Arbeiterinnen bei *N. bicalcarata* und 0,4 bis 0,42% bei *N. mirabilis* ein Opfer der Kannen wurden.

An den Peristomnektarien von *N. bicalcarata* konnten verschiedene Ameisenarten beobachtet werden, aber nur *C. schmitzi* wurde regelmäßig an den Zahnsitzen beim Abernten des Nektars beobachtet und dann wurden Arbeiterinnen oft in kurzen Intervallen beim Abernten des Nektars gesehen (siehe Abb. 28): Im Abstand von jeweils wenigen Minuten erschien eine Arbeiterin dieser Art auf dem Peristom und lief an dessen Oberfläche den Peristomhals entlang bis zu den Peristomzähnen. Sie erntete an deren Spitzen den Nektar ab und lief auf direktem Weg zurück unter das Peristom. Während der 7 monatigen Geländearbeiten konnte permanent beobachtet werden, wie die symbiotischen Partnerameisen die Zahnnektarien in der oben beschriebenen Weise abernteten, wohingegen sie sehr selten beim Abernten an anderen EFN zu beobachten waren. Andere Ameisenbesucher, wie z.B. *Crematogaster* spp., *Polyrhachis (Myrma)* sp., *Polyrhachis hector* besuchten zwar auch die Zahnnektarien, jedoch nur gelegentlich und beernteten meist die anderen auf der Pflanze befindlichen Nektarien, wie die auf der Deckelunterseite oder an der äußeren Kannenwand und am Peristom.



Abb. 28. *Camponotus schmitzi* Arbeiterin beim Ernten des Nektars aus den Zahnnektarien von *N. bicalcarata*.

### 3.3 Diskussion

Pflanzen mit EFN sind außer bei einigen Farnen bei einer großen Zahl bedecktsamiger Blütenpflanzen zu finden (BENTLEY 1977a). Myrmekophytische Pflanzen sind fast ausschließlich auf die tropischen Regionen der Erde konzentriert, während myrmekophile domatienlose Pflanzen auch in den gemäßigten Zonen vorkommen (BEATTIE 1985).

Die Bedeutung der EFN für die Pflanzen wurde in den letzten 130 Jahren intensiv und kontrovers diskutiert. Zwei Theorien standen sich gegenüber: Zum einen die Theorie, dass alle Arten mit EFN als Ameisenpflanzen zu betrachten sind (DELPINO 1875), die einen Schutz vor Herbivoren erhalten. Zeitgleich zu DELPINO vermutete BELT eine gegenseitige Anpassung von Ameisen und Pflanzen durch seine Beobachtungen an dem Myrmekophyten *Acacia sphaerocephala* (WHITNEY & GLOVER, 2007). Zum anderen gab es physiologische Deutungsversuche. LIEBIG (1846) spekulierte, dass die Pflanzen nur so viele Kohlenhydrate verwenden könnten, wie ihnen Stickstoff zur Verfügung stünde. Überschüssige Kohlenhydrate würden ausgeschieden. Auch LÜTTGE (1961) und ZIMMERMANN (1932) bezweifelten den Nutzen der Ausscheidungen von Kohlenhydraten durch Nektarien. In zahlreichen Studien (z.B. BENTLEY 1976, BENTLEY 1977a, 1977b, FIALA & MASCHWITZ 1990, JANZEN 1972, KOPTUR 1992, OLIVEIRA 1997, STEPHENSON 1982) wurde aber mittlerweile ein Herbivorieschutz durch nektarienbesuchende Ameisen nachgewiesen.

Drei verschiedene Typen von Nektarien konnten bei den in diesem Projekt untersuchten Kannenpflanzen gefunden werden: „Scheibenförmige Nektarien“ (Typ 1), „Urnenförmige Nektarien“ (Typ 4) und „Schlauch“- bzw. „Eiförmige Peristomnektarien“ (Typ 5 und 6), zu denen auch die Peristomzähne von *N. bicalcarata* als riesige schlauchförmige Peristomnektarien gezählt werden können (siehe Tab. 3 und Abb. 20 a-h). Obwohl die gleichen Nektarientypen auf allen untersuchten Pflanzen gefunden werden konnten, gibt es enorme Unterschiede in der Größe der Nektarien und in den zeitlichen und räumlichen Mustern der Nektarsekretion. Bei *N. bicalcarata* konnte im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten eine außerordentlich reiche und an manchen Nektarien kontinuierliche Nektarsekretion beobachtet werden. Die Peristomnektarien (Abb. 20 f und h) sowie die der Deckelunterseite (Abb. 20 d) sezernierten nach der Öffnung der Kanne bis zu deren Lebensende, während die anderen EFN der Pflanze nur während der Blattentwicklung aktiv waren (siehe Abb. 26). Der Nektar dieser Art wird von der spezifischen Partnerameise *Camponotus schmitzi*, aber auch von anderen Ameisenarten wie z.B. den

Gattungen *Crematogaster* sowie *Polyrhachis* abgeerntet. Während *C. schmitzi* ohne Probleme auf allen Teilen der Kanne und des Peristoms laufen kann und keine Rolle als Beute für *N. bicalcarata* spielt, werden andere - regelmäßig die Kannennektarien besuchenden Ameisen - gefangen. Dennoch macht der geringe Prozentsatz von in den Kannen gefangenen Tieren deutlich (siehe Kapitel 3.2.4), dass z.B. für die "Beutegattung" *Crematogaster*, wenn man die gesamte Kolonie betrachtet, die Ameisen auch Vorteile in Form von erheblichen Nektarmengen von der karnivoren *N. bicalcarata* haben dürften.

Vergleicht man die einzelnen untersuchten Kannenpflanzenarten, enthüllt sich eine breite Spanne unterschiedlicher Strategien der Nektarsekretion innerhalb der untersuchten Arten. Bei *N. mirabilis* var. *echinostoma* konnte eine reichhaltige und kontinuierliche Nektarsekretion an den jüngsten Teilen der Sprossachse, im Peristombereich und an der Unterseite der Kannendeckel von frisch geöffneten Kannen beobachtet werden. In großer Zahl besuchten die Ameisen regelmäßig die Nektarien, aber nur ein kleiner Teil der Tiere wurde gefangen, was eine ähnliche symbiotische Interaktion von unspezifischen Ameisen mit dieser Kannenpflanzenart nahe legen könnte, wie es für *N. bicalcarata* im Text oben bezüglich der unspezifischen Ameisenbesucher beschrieben ist.

Im Falle von *N. bicalcarata* und *N. mirabilis* var. *echinostoma* könnte eine mögliche Erklärung der Funktion der EFN (zusätzlich zu der, potentielle Beute anzulocken) sein, als Anlockungsmittel für Ameisen zu dienen, die aufgrund ihrer kontinuierlichen Präsenz auf jungen Pflanzenteilen als Beschützer gegen pflanzenfressende Insekten agieren könnten (siehe auch HÖLLDOBLER & WILSON 1990, CLARKE 1997).

*N. rafflesiana* und *N. gracilis* besetzen sozusagen eine mittlere Stellung (*N. gracilis* auf der niedrigeren Seite) zwischen *N. bicalcarata* und *N. albomarginata*. Bei diesen Arten ist kein Nektar auf den jungen sich entwickelnden Blättern sichtbar (was nicht heißt, dass kein Nektar sezerniert wird, sondern möglicherweise nur kleine Mengen), aber später kann eine Sekretion auf den verschiedenen Teilen der Kannen beobachtet werden. Bei *N. albomarginata* ist keine Nektarsekretion an den Blättern und Sprossachsen zu erkennen. Nur im Bereich der Infloreszenzen (insbesondere der Innen- und Außenseiten der Tepalen) kann man Nektar in Form großer Flüssigkeitsfilme sehen. Das Vorhandensein von Drüsen lässt allerdings eine geringfügige Sekretion vermuten, worauf auch die geringen Ameisenfänge dieser Art hinweisen (siehe Kapitel 6 und Anhang 12.3.5).

Man kann aus diesen Daten schließen, dass verschiedene Typen von Interaktionen zwischen Kannenpflanzenarten und Ameisen existieren. Neben der symbiotischen und spezifischen Beziehung zwischen *C. schmitzi* und *N. bicalcarata* sind auf der gleichen Pflanze möglicherweise andere symbiotische, aber nicht spezifische Interaktionen mit



*Crematogaster* spp., *Polyrhachis* spp. und anderen Ameisenarten vorhanden. Wie oben diskutiert, könnte die Präsenz der Ameisen einen Schutzeffekt gegen Herbivoren auf den Pflanzen bewirken. Diese Schlussfolgerung wird durch die beobachteten Muster der Nektarsekretion in den jungen sich entwickelnden Blättern von *N. bicalcarata* unterstützt, denn dort wird über eine beachtliche Zeitspanne Nektar sezerniert, obwohl die Kanne noch nicht geöffnet ist und damit auch noch kein Beutefang stattfinden kann (Abb. 25 a+b, Abb. 26, Tab. 6). Da eine Vielzahl von Wechselwirkungen mit anderen Ameisenarten für *N. bicalcarata* beobachtet werden kann, ist auch zu erwarten, dass das für andere Kannenpflanzenarten so ist. In allen diesen Fällen könnten die zeitlichen und räumlichen Muster sowie die Menge der Nektarsekretion die Vielfalt der ökologischen Interaktionen auslösen und koordinieren (VOGEL 1997, 1998).

Eine besonders wichtige Rolle unter den untersuchten Nektarien haben die Peristomzähne bei *N. bicalcarata*, daher wird die Funktion dieser hier auch gesondert diskutiert. Diese Art hat gegenüber den anderen Arten zwei herausragende Merkmale: das Zusammenleben mit spezifischen Ameisen, für die die Pflanze hohle Kannenstiele ausgebildet hat und lange zahnartige Peristomauswüchse. Diese Zähne enthalten eine zylindrische, außerordentlich große Schicht von Nektarsekretionsgewebe, das eine Länge von bis zu 22mm und eine Breite von >1mm aufweisen kann (siehe Abb. 22 a-c, Kapitel 3.2.2). Somit sind diese Nektarien die größten nektarsezernierenden Organe, die auf der Pflanze zu finden sind. Bisher sind ähnlich große Nektarien in der Gattung nur in den tellerförmigen Peristombereichen von *N. mirabilis* var. *echinostoma* gefunden worden, dessen Nektarsekretionsgewebe bis zu 1cm lang wird (siehe Abb. 12, 13 und 28).

Anders als die meisten anderen EFN sezernieren die Zahnnektarien nicht während der ontogenetischen Entwicklung des umliegenden Gewebes, jedoch große Quantitäten von Nektar während der langen Lebenszeit der voll entwickelten Kannen, die oft mehr als ein Jahr beträgt (siehe auch CLARKE 1997) – eine hohe energetische Investition, die sich sicherlich nicht ohne einen Nutzen für die Wirtspflanze entwickelt hat. Regelmäßig und in kurzen Intervallen konnte nur *C. schmitzi* an den Peristomzähnen beobachtet werden. Andere Ameisenarten besuchten die Zahnnektarien nur gelegentlich und beernteten meistens die anderen EFN. Es scheint also, dass die Zahnnektarien von der Pflanze ausgebildet worden sind, um *C. schmitzi* eine reiche und exklusive Nektarquelle zu bieten. Damit schließt die Pflanze aus, dass die nicht gegen Ameisen aggressive *C. schmitzi* mit unspezifischen Ameisenbesuchern zusammentrifft, die ihre Nektarquelle verteidigen, was für den *Camponotus* Symbiosepartner mit seiner vergleichsweise relativ

geringen Koloniegröße sehr nachteilig sein würde. Die Ergebnisse und Beobachtungen weisen darauf hin, dass die Zahnnektarien eine zentrale Rolle in der Zuckerversorgung der die Domatien bewohnenden Partnerameisen spielen.

Diese Peristomzahnnektarien könnten so das hauptsächliche Dilemma, das eine karnivore Ameisenpflanze noch haben könnte, lösen: Ameisenpartner von myrmekophytischen Pflanzen verteidigen normalerweise ihre Wirtspflanze, indem sie andere Besucher vertreiben. Oft geschieht dies in solchen Interaktionen äußerst gründlich und keine Besucher werden auf der Pflanze geduldet. Das wäre natürlich höchst kontraproduktiv für eine karnivore Pflanze, die darauf angewiesen ist, in ihren extrem nährstoffarmen Habitaten Beute zu fangen. Jedoch ist eine karnivore Pflanze, die eine immer noch Nektar und Proteinen hungrige Ameisenkolonie beherbergt, in dem Dilemma, dass sie ständig für eine entsprechende Versorgung der Gäste sorgen muss. Die Bereitstellung einer besonders reichhaltigen zusätzlichen Nektarquelle, die hauptsächlich von der Partnerameise erreicht und regelmäßig abgeerntet werden kann, könnte diese davor zurückhalten, die Peristomnektarien und sämtliche anderen EFN der Pflanze gegen Besucher zu verteidigen. Dies geschieht auch nicht, wie auch CLARKE & KITCHING bereits 1995 dokumentierten. Die anderen EFN sind zweifelsohne bei *N. bicalcarata* auch dazu bestimmt, potentielle Beute anzulocken. Auf diese Weise kann Karnivorie mit Myrmekophytie koexistieren.

Bislang konnten keine Säugetiere oder Vögel beobachtet werden, die von den nadelspitzen Zähnen abgewehrt worden wären, wie BURBIDGE (1880) dies angenommen hatte. Aber die Position der Peristomzähne direkt oberhalb des Kanneneingangs, ihre Größe, ihre nadelspitze Struktur sowie ihre Form und Härte könnten darauf hinweisen, dass sie vielleicht zusätzlich auch als mechanische Verteidigung gegen Säugetiere oder andere Wirbeltiere, die die Kanneninhalte nach frischer Beute absuchen, funktionieren.

Dass es sich in der Tat lohnt, diese Kanneninhalte auszubeuten, konnte durch CLARKE (1993) sowie eigene Beobachtungen gezeigt werden: Gelegentlich findet man Kannen verschiedener *Nepenthes* Arten (*N. bicalcarata*, *N. rafflesiana*), die im unteren Bereich aufgerissen und deren Kanneninhalte untersucht und z.T. als Nahrung aufgenommen worden sind. Auch kam es vor, dass die Domatien bei *N. bicalcarata* von der Seite her aufgebissen und die *C. schmitzi*-Teilkolonie dieser Kanne erbeutet worden war. Oft sah dies nach den Spuren von kleinen Säugetieren aus, die Domatien wirkten aufgebissen und aufgenagt, manchmal sahen die Domatien aber auch aufgepickt aus, was darauf hindeuten könnte, dass auch Vögel (wie z.B. Spechte) die Verursacher dieser Schäden waren. Da sich die adulten *C. schmitzi* Arbeiterinnen in der Regel bis auf die Tiere, die

die Brut versorgen, völlig versteckt unter dem Peristom aufhalten, sind sie vor den Übergriffen von Vögeln kleinen Säugetieren und weiteren Prädatoren weitgehend geschützt. Bei einer Kanne mit aufgerissenen und geleerten Domatien fand sich eine Teilkolonie mit Brut und sogar der Königin unter dem Peristom. Es ist zu vermuten, dass sowohl die Königin als auch Arbeiterinnen mit Brut aus dem Domatium direkt unter dem Peristom Zuflucht gesucht hatten. Dass die Königin bei Störungen die Innenseite des Peristoms als Schutzraum aufsucht, konnte auch bei Koloniegründungen beobachtet werden (siehe auch Abb. 42 und 43).

In Studien an *Macaranga puncticulata* konnten FEDERLE et al. (1999) beobachten, dass im Torfsumpfwald lebende Eichhörnchen die Fähigkeit besitzen, das Öffnen und Ausbeuten von Domatien an diesen Bäumen zu lernen. Somit ist das gelegentliche Öffnen der Kannen kein Argument gegen, sondern für eine zusätzliche schützende Funktion der Peristomzähne bei *N. bicalcarata*, die sogar für die Ameisen unter dem Peristom vorteilhaft sein könnte. Käfig-Experimente mit Kannen, die Eichhörnchen dargeboten werden (ähnlich denen durchgeführt an *Macaranga* durch FEDERLE et al. 1999), könnten diese Frage klären. Das könnte möglicherweise außerdem den Beweis erbringen, ob das „giftige Schlangenmaul“ - Aussehen von *N. bicalcarata* Kannen, die auf menschliche Beobachter so gefährlich wirken, auch kleine Säugetiere „beeindruckt“ und möglicherweise zu ihrer Abwehr beiträgt, wie dies von DODD (1982) vermutet wurde. Die andere Vermutung von DODD lag darin, dass wenn der Kleinsäuger tatsächlich einen Blick in die Kanne wirft, er sich beim Herausziehen des Kopfes an den sehr stabilen und spitzen Dornen verletzen könnte. Auch das könnte möglicherweise in Käfig-Experimenten mit Eichhörnchen überprüft werden.

Abschließend sollte (erneut) herausgestellt werden, dass die Zahnnektarien nicht die einzigen EFN von *N. bicalcarata* sind. Wie bei anderen *Nepenthes* Arten, sind EFN auch an anderen oberirdischen Pflanzenteilen zu finden. Das Wissen um die Funktion von EFN, nicht nur in Hinsicht auf Muster der Nektarsekretion, sondern auch in Bezug auf die Textur der Pflanzenoberfläche, d.h. z.B. deren Schlüpfrigkeit sowie die Unterschiede in den Bewegungsfähigkeiten diverser Insektenbesucher, spielt eine wichtige Rolle im Verstehen der Funktion dieser Strukturen (siehe BOHN 2007, BOHN & FEDERLE 2004, BAUER et al. 2008).

### 3.4 Zusammenfassung zu Kapitel 3

Die Lage und Anatomie der Nektarien und die zeitlichen und räumlichen Muster der Nektarsekretion wurden für *N. albomarginata*, *N. bicalcarata*, *N. gracilis*, *N. mirabilis* var. *echinostoma* und *N. rafflesiana* verglichen. Die Ergebnisse dieser Studien wurden in Felduntersuchungen in Brunei Darussalam sowie an kultivierten *Nepenthes bicalcarata* Pflanzen aus dem Palmengarten, Frankfurt am Main, erzielt.

EFN kommen in der Gattung *Nepenthes* in allen über dem Boden gelegenen Teilen der Pflanze vor.

Sehr große nektarsezernierende Strukturen – EFN in den Peristomzähnen – können in *Nepenthes bicalcarata* in den deckelnahen Teilen des Peristoms gefunden werden. Es handelt sich um zwei zahnartige Strukturen. Histologische Untersuchungen dieser Dornen zeigten, dass sie riesige Nektardrüsen enthalten, die sich an der Spitze der Dornen öffnen. Diese Nektarien sind mit bis zu 22 mm Länge mit Abstand die größten der Pflanze. Obwohl die außerordentliche Größe dieses drüsenartigen Gewebes und die hohe Nektarsekretionsmenge stark die These unterstützen, dass die besonders stabilen und spitzen Peristomzähne eine Rolle in der Anlockung potentieller Beute spielen, schließt dies als zusätzliche Funktion die Verhinderung der Ausbeutung von Kannen durch plündernde Säuger keineswegs aus.

Die Kombination der regulär auftretenden Ameisen–Pflanzen–Assoziation mit der regelmäßig die Nektarien der Peristomzähne absammelnden *C. schmitzi* Arbeiterinnen und die außerordentlich großen Nektarien in den Peristomzähnen deuten außerdem darauf hin, dass die Zahnnektarien eine weitere wichtige Funktion in der Ernährung der Partnerameisen mit Kohlenhydraten haben, die mit dieser sicheren Nektarquelle andere Nektarienbesucher auf *N. bicalcarata* nicht territorial aggressiv vertreiben müssen, wie dies von anderen Ameisenpflanzenbeziehungen sonst die Regel ist. Dies lässt die Interpretation zu, dass die Peristomzahnnektarien sich parallel mit der Ameisen–Pflanzen-Interaktion entwickelt haben.

Die Funktion von extrafloralen Nektarien in der Gattung *Nepenthes* unter besonderer Berücksichtigung von *N. bicalcarata* wurde diskutiert.

## 4 Untersuchungen des Myrmekophytensystems bei *Nepenthes bicalcarata*

Neben der Erforschung der Karnivorie gehört zu den spannendsten Phänomenen in der Ökologie die eng ineinander verflochtenen Beziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen in tropischen Lebensräumen. Bei *Nepenthes bicalcarata* sind beide Phänomene ausgebildet und miteinander verzahnt.

Ameisen spielen in den meisten terrestrischen Lebensräumen eine dominierende Rolle. Sie sind weiter verbreitet als jede andere Insektengruppe. Ameisen stehen in einer Vielzahl von Wechselbeziehungen zu anderen Organismen. Ihr Artenreichtum, ihre enorme Populationsdichte und ihre Dominanz – insbesondere in den warmen tropischen Klimazonen – ist sicherlich hauptsächlich auf die Fähigkeit der Ameisen zur Kommunikation und Kooperation untereinander und mit anderen Organismen (Tieren wie Pflanzen) zurückzuführen (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, MASCHWITZ 1992).

Die paläotropisch verbreitete Lianengattung *Nepenthes* ist mit mehr als 100 Arten (siehe VON ARX et al., 2001) die größte karnivore Pflanzengattung mit ausgebildeten passiven Fallgruben.

Alle bisher untersuchten *Nepenthes* Arten bieten ihren Besuchern Nahrung in Form von Nektar aus extrafloralen sowie aus am Blütenstand befindlichen extranuptialen und nuptialen Nektarien an, wobei sie das in unterschiedlicher Intensität tun (siehe MACFARLANE 1908, DAUMANN 1931, ZIMMERMANN 1932, LLOYD 1942, Kapitel 3 dieser Arbeit). Nur eine Art – *Nepenthes bicalcarata* – ist bisher bekannt, die eine enge obligatorische Kooperation mit einer Ameisenart – *Camponotus schmitzi* – eingegangen ist.

Anders als bei vielen anderen Myrmekophyten (siehe z.B. FIALA & MASCHWITZ 1992, RICKSON 1980) bietet die Gattung *Nepenthes* ihren Besuchern keinerlei andere Nahrung außer Nektar an.

Dargebotene Fraßkörper sind bei *Nepenthes* nicht bekannt.

*C. schmitzi* Arbeiterinnen ziehen ihre Brut in den Myrmekodomatien dieser Pflanze auf. In einem dieser Domatien ist auch der Aufenthaltsort der Königin. Die meisten adulten Mitglieder der Kolonie halten sich unter dem Kannenperistom auf. Die Ameisen tauchen aktiv in der Kannenflüssigkeit und sind in der Lage, hierbei Insektenlarven aktiv zu jagen und frisch ertrunkene Insekten aus der Kannenflüssigkeit unter das Peristom zu transportieren, wo sie die Beute zerlegen und fressen. Die Reste der Beutetiere werden

zurück in die Kannenflüssigkeit fallen gelassen. Dieses Verhalten wurde zuerst von CLARKE (1992) beschrieben.

Die besonders hohe Nektarsekretion (ZIZKA 1991) gibt zusätzliche Anhaltspunkte für eine symbiotische Beziehung der beiden Partner – Pflanze und Ameise. Eine beträchtliche Nektarmenge wird an der Blattbasis des rankenden Kannenstiels und der Kanne sezerniert (auch bei nicht vollständig entwickelten Blättern).

Dieser Sachverhalt wurde bereits bezüglich einer potentiellen mutualistischen Beziehung von Ameisen als Beschützer gegen Herbivoren diskutiert (siehe Kapitel 3).

## **4.1 Fragestellungen und Ziele zum Themenbereich Untersuchungen des Myrmekophytiesystems bei *Nepenthes bicalcarata***

Es wurden diverse Daten zum Verständnis dieses einmaligen Myrmekophytiesystems zwischen *C. schmitzi* und *N. bicalcarata* gesammelt, so z.B. Anpassungen der Pflanze an die Partnerameise und die Biologie von *C. schmitzi*.

Ausgehend von den bereits vorhandenen Studien der Interaktion zwischen *N. bicalcarata* und *C. schmitzi* (CLARKE 1992, BOHN 2007) wurden im Rahmen dieses Projektes die folgenden Fragestellungen und Ziele bezüglich dieses Myrmekophytiesystems bearbeitet:

### **4.1.1 Fragestellungen zu *Nepenthes bicalcarata***

1. Welche Voraussetzungen bietet *N. bicalcarata* für die Besiedlung und das Zusammenleben mit Ameisen?
2. Welche spezifischen und unspezifischen Ameisen besiedeln *N. bicalcarata*?
3. Hat die Pflanze Vorteile aus der Besiedlung?
4. Gibt es Honigtau liefernde trophobiontische Cocciden in den Domatien, die die Ameisen einbringen, oder die von selbst einwandern?

### **4.1.2 Fragestellungen zu *Camponotus schmitzi***

1. Welche Voraussetzungen bietet *C. schmitzi* für die Besiedlung von *N. bicalcarata*?
2. Welche Ressourcen der Pflanze nutzt *C. schmitzi*?
  - a. Wie lange wird ein Domatium bewohnt?
  - b. Entnehmen die Ameisen Kanneninhalte? Wenn ja, wie? Welche? Wie agieren sie mit den entnommenen Beutestücken?
3. Was tut *C. schmitzi* für die Pflanze?
  - a. Wie tragen die Ameisen Nahrung ein? Wohin? Welche Nahrung? Werden EFN von *C. schmitzi* Arbeiterinnen abgelaufen, wird Nektar abgesammelt? Sind die Ameisen der oben genannten Art an allen EFN der Pflanze zu finden, z.B. den EFN der Infloreszenzen bzw. an den EFN anderen Blattregionen?
  - b. Ist ein Säuberungsverhalten der Ameisen an der Pflanze vorhanden?

- c. Trägt *C. schmitzi* Nährstoffe in die hohlen Pflanzenteile ein?
  - d. Schützt *C. schmitzi* *N. bicalcarata* vor Fraßfeinden? (Diese Fragestellung wird ausführlich in Kapitel 5 bearbeitet.)
  - e. Entfernt *C. schmitzi* eindringendes Wasser aus den Domatien?
4. Fragen zur Koloniestruktur:
- a. Wie viele Kolonien leben auf einer *N. bicalcarata* Pflanze?
  - b. Wie funktioniert die Koloniegründung bei *C. schmitzi*?
  - c. Wie viele Königinnen gibt es pro Kolonie?
  - d. Wo halten die Ameisen sich auf? Wie verteilen sich die Ameisen und deren Brut auf der Pflanze und auf den verschiedenen Kannen? Wie verhalten sich die Arbeiterinnen an bzw. in den Kannen? Wie ist der Aktionsradius der Ameisen?
  - e. Wie ist die Arbeitsverteilung innerhalb einer Kolonie?
  - f. Welche Arbeiterinnen erweitern die Kolonie?
  - g. Ist *C. schmitzi* an *N. bicalcarata* gebunden oder kann sie auch woanders siedeln?
5. Hat *C. schmitzi* besondere Aktivitätszeiten?
6. Wie verhält sich *C. schmitzi*, wenn ihre Wirtspflanze blüht?



## 4.2 Ergebnisse

Als erstes werden die Ergebnisse zu den Voraussetzungen der karnivoren Ameisenpflanze *N. bicalcarata* im Hinblick auf die Besiedlung durch Ameisen aufgeführt, danach ein Überblick über die Besiedlung der Pflanze durch spezifische und unspezifische Ameisenkolonien sowie Begehung durch Ameisenbesucher gegeben. Außerdem wird der Frage nachgegangen, ob in den Domatien, wie das bei diversen Ameisenpflanzen der Fall ist, Schildläuse leben oder ein Stoffeintrag erfolgt. Im Anschluss daran werden die erhobenen Daten zur spezifischen Partnerameise *Camponotus schmitzi*, deren Koloniestruktur, Verhalten und Wirtsspezifität betrachtet.

### 4.2.1 Wuchsvoraussetzungen von *Nepenthes bicalcarata* für die Besiedlung und das Zusammenleben mit Ameisen

Hier sind allgemeine Daten zum Wuchs sowie spezielle Voraussetzungen der Wirtspflanze aufgeführt, die sie erfüllen muss, um von Ameisen besiedelt oder besucht zu werden.

#### 4.2.1.1 Beobachtungen zum Wachstum und die natürliche Ablegerbildung von *Nepenthes bicalcarata*

*N. bicalcarata* aus einem Keimling zu kultivieren, ist eine sehr langwierige Aufgabe. Im Palmengarten Frankfurt wurden Samen im Jahre 1996 ausgesät, im 1. Jahr blieben es winzig kleine Rosetten, erst nach mehreren Jahren wuchsen daraus stattlichere Pflanzen. Insgesamt dauerte es ca. 5 Jahre, bis *N. bicalcarata* zu einer Größe heranwuchs, in der sie mit einem verstärkten Längenwachstum ihrer Sprossachse begann und dann auch kletterte.

Die zarten Keimlinge mit einer solch langen Entwicklungsdauer sind daher im Regenwald durch Konkurrenz und Fraßfeinde stark gefährdet. Zudem benötigen sie wie die über Jahre andauernde Studie gezeigt hat, unbewachsene Rohböden zur Ansiedelung, z.B. an den Gleisanlagen einer Kleinbahn zur Holzabfuhr.

In dichter bewachsenen *Shorea albida* Torfsumpfwaldgebieten waren auch auf mehreren Baumsturzlichtungen keine Keimlinge zu finden. Ein unerwarteter Befund zeigte allerdings, dass *N. bicalcarata* über eine zweite Vermehrungsstrategie verfügt, die im Primärwald außerordentlich wirksam ist, die Bildung von Ablegern. Durch diese wird *N. bicalcarata* stellenweise ausgesprochen häufig.

Die Entstehung der Ableger wird durch folgende Wuchsstrategie ermöglicht: Mitten im Wald an etwas aufgehellten Baumsturzlichtungen fanden sich oft Bereiche, in denen eine ganze Reihe von *N. bicalcarata* Pflanzen wuchsen. Die meisten befanden sich in einem kräftigen rosettenartigen Stadium. Diese Pflanzen hatten meist bis zu 10 Blätter mit Bodenkannen entwickelt, die zentrisch um die Pflanze angeordnet waren und auf dem Boden auflagen. Einige der Pflanzen hatten Sprossachsen bis zu 1 m Höhe, ein anderer Teil wuchs in bis zu 2,50 m Höhe und einige der jüngeren Blätter waren bei letztgenannten Exemplaren mit intermediären Kannen oder Luftkannen ausgebildet. Diese Pflanzen wurden auch z.T. blühend gefunden, es handelte sich also nicht um Jungpflanzen. Wenn man das Gelände näher untersuchte, entdeckte man oft, dass diese auf den ersten Blick als Einzelpflanzen angesprochenen Exemplare eigentlich Seitentriebe einer älteren *N. bicalcarata* Pflanze waren, die ursprünglich an einem der Bäume emporgeklettert war. Nach dem Fall des Trägerbaumes war die Pflanze an vielen Stellen wieder ausgetrieben und bildete nun diverse scheinbar einzeln stehende rosettenartige Austriebe, da die Sprossachse der ursprünglichen Pflanze mittlerweile mit einer Schicht aus Laub und Ästen bedeckt nicht mehr erkennbar war. *N. bicalcarata* wächst als Liane bis zu 20 m in die Baumkronen hinein. Fällt ein Baum, der mit dieser Karnivoren bewachsen ist, und wird im Laufe kurzer Zeit überwachsen, so kann es sein, dass *N. bicalcarata* nicht abstirbt, sondern sprossbürtig neue Sprossachsen entwickelt, die im Abstand von wenigen Metern geradezu ein neues *N. bicalcarata* „Feld“ ergeben. Dem oberflächlichen Betrachter vermittelt es den Anschein, als wenn dort eine ganze Reihe von *N. bicalcarata* Pflanzen dicht an dicht wachsen. Es handelt sich in Wirklichkeit nur um eine Pflanze, die mit diversen neuen Sprossachsen neu austreibt. Z.T. konnten die ursprünglichen Sprossachsen (die sich wegen fehlendem Dickenwachstum auch nicht stark im Querschnitt verändern) der ursprünglichen Pflanze im Boden noch gut erkannt werden, aus denen die neuen Rosetten wuchsen. Neue fallende Bäume und Laubabwurf begruben die alten Sprossachsen, so dass nur noch die neuen Austriebe auf dem Sumpfwaldboden sichtbar waren. Daher war nicht eindeutig zu klären, ob die wie Einzelpflanzen in diesen „*Nepenthes* Feldern“ wachsenden Exemplare unterirdisch weiterhin mit einer intakten Sprossachse verbunden waren, die nun wie ein Rhizom mit sproßbürtigen Wurzeln funktionierte.

Wir wissen aber auch aus der gärtnerischen Praxis der vegetativen Vermehrung durch Stecklinge, dass liegende Stängelabschnitte bei *Nepenthes* mit Substratkontakt rasch sprossbürtige Wurzeln bilden und sich so rasch selbst mit Wasser versorgen (mündliche Mitteilung PETER KILIAN, Palmengarten Frankfurt am Main).

Im Gelände war es fast immer unmöglich, zu erkennen, ob einzelne *N. bicalcarata* Exemplare durch niederliegende Sproßachsen der ursprünglichen Pflanze verbunden waren oder nicht. Daher wurde für dieses Projekt angenommen, dass jede einzeln stehende Pflanze als Einzelpflanze anzusehen war.

Mit diesen Einzelpflanzen wurden sämtliche Versuche durchgeführt.

Es konnte weiterhin beobachtet werden, dass die einzelnen Sprossachsen jeweils von unterschiedlichen Kolonien besiedelt worden waren. In selteneren Fällen, wenn zwei Einzeltriebe so nah aneinander wuchsen, dass die Blätter sich berührten, kam es dazu, dass eine Kolonie zwei Sprossachsen besiedelte. In den anderen Fällen war zu beobachten, dass, wenn die Sprossachsen eine z.T. auch nur geringe Entfernung von ca. 20 cm von Kanne zu Kanne auf dem Boden aufwiesen, beide Pflanzen in der Regel verschiedenen Kolonien beherbergten.

#### **4.2.1.2 Bau und Wuchs von *Nepenthes bicalcarata* im Hinblick auf die Besiedlung durch Ameisen**

Verschiedene Strukturen von *N. bicalcarata* werden als Wohnraum angeboten, so die Unterseite des Peristoms und das durch Markdegeneration ohne Ameiseneinwirkung hohl werdende aber nicht selbst öffnende Domatium am Kannenstiel der Luft- und Bodenkannen. Andere Strukturen werden von der Pflanze zur Verfügung gestellt, die der Nährstoffversorgung der spezifischen Pflanzenameisen, aber auch der unspezifischen Pflanzenbesucher dienen. EFN sind auf der gesamten Oberfläche der Pflanze bis auf die Sprossachsen zu finden, die größten Nektarien liegen im Bereich des Peristoms – innerhalb der Peristomzähne (siehe Kapitel 3). Zur Versorgung mit Proteinen dient der Kanneninnenraum und hier die frisch hineingefallene Beute sowie erbeutete kommensale aquatische Larven aus der Kannenflüssigkeit, jedoch kein von der Pflanze gebildetes Gewebe. Fraßkörperchen werden von *N. bicalcarata* nicht produziert.

Das Peristom (vergl. Abb. 29) ist in seiner Größe und seiner Neigung zur Peristomwand ähnlich geformt wie bei anderen im gleichen Habitat vorkommenden Arten (vgl. *N. ampullaria*, *N. rafflesiana*, siehe Kapitel 2.2.1.2 und 2.2.1.6), jedoch wird nur das von *N. bicalcarata* besiedelt. Eine Ausnahme bildete eine Pflanze, bei der es sich um einen Naturhybriden handelte, auf dem ebenfalls eine intakte große Kolonie von *C. schmitzi* gefunden wurde, die dort über Jahre erfolgreich lebte (siehe Kapitel 4.2.3.11).

Eine Rolle mag hier spielen, dass die Kanneninnenwand bei *N. bicalcarata* keine Zweiteilung in wachsbereifte Schicht und Drüsenzellschicht besitzt. Wie auch bei *N.*

*ampullaria* läuft die Drüsenzellschicht bis knapp unter das Peristom (siehe Abb. 29 C, D für *N. bicalcarata*).

Bei den Domatien von *N. bicalcarata* handelt es sich um Regionen der Blattstiele, die an diesen Stellen verbreitert und innen bis auf die Ausbildung eines sehr lückigen lockeren Markgewebes hohl sind. Die Domatien sind nicht selbst öffnend, sondern werden bei Koloniegründung von der Königin bzw. bei der Erschließung neuer Domatien fertig entwickelter Blätter von Arbeiterinnen der Kolonie durch Aufbeißen kreisrunder Löcher geöffnet (siehe Abb. 31, 33). Domatien bilden sowohl die Blätter mit Bodenkannen als auch die mit Luftkannen aus. Die Kannenstiele der Bodenkannen sind langgestreckt und erweitern sich in den unteren zwei Dritteln zu einem ca. 4-6 cm langen zylindrischen Gebilde, das zur Kanne hin bis zum Kannenlumen ausgebildet ist und dort durch die Kannenwand von der Kannenflüssigkeit abgetrennt ist. Zum oberen Kannenstiel hin verjüngt sich der Zylinder in eine Spitze, dort verschmälert sich der Kannenstiel auch immer mehr und ist dort solide. *C. schmitzi* Arbeiterinnen bohren in den meisten Fällen das Eingangsloch an der der Kanne zugewandten Seite auf der Hälfte des Domatiums (siehe Abb. 31).

Das Domatium der Luftkanne ist deutlich kleiner als das der Bodenkanne. Es handelt sich um den rankenden Teil des Kannenstieles, der geschwollen und hohl ist. Der als Domatium ausgebildete Stielbereich der Luftkanne weist eine Windung auf, der der Bodenkanne ist gerade geformt. Die Pflanze klettert mit den Stielbereichen der Luftkanne an Bäumen und Sträuchern empor. Prostomale Fensterstrukturen (als Bohrerleichterung) sind weder bei den Domatien der Boden- noch bei denen der Luftkannen ausgebildet, d.h. das Gewebe ist in allen Bereichen gleichmäßig dick.

#### **4.2.1.3 Diverse Ameisenbesucher und andere Nektarsammler an den Peristomzahnnektarien**

Die Versorgung mit Nahrung erfolgt von der Pflanze nur durch EFN, die auf dem gesamten Blatt und der Infloreszenz vorhanden sind. Diese ausführlichen Untersuchungen sind in Kapitel 3 nachzulesen. Besonders durch ihre Größe und die Sekretionsmengen herausragend sind die Nektarien in den Peristomzähnen (Abb. 21, 22).

Im Rahmen dieser Studie konnte beobachtet werden, dass die Zahnnektarien regelmäßig von *C. schmitzi* abgeerntet wurden (Abb. 28) während andere auch häufig auf der Pflanze zu findende Ameisenbesucher (z.B. *Polyrhachis hector*, *Polyrhachis (Myrma)* sp., *Crematogaster* spp.), auch die anderen Nektarien der Pflanze besuchten. Sie waren wesentlich seltener an den Zahnnektarien zu beobachten. *C. schmitzi* Arbeiterinnen

konnten nie dabei beobachtet werden, wie sie an Nektarien der jungen sich entwickelnden Blätter Nektar abernteten. Die Nektarproduktion der Zahnnektarien scheint daher die bei weitem größte Zuckerressource für die besiedelnde Ameisenkolonie zu sein, wobei aber nicht auszuschließen ist, dass sie die anderen Nektarien auch abernten. Sie rekrutieren z.B. auf angebotenes Honigwasser auf dem Peristom oder den Kannendeckel.

#### **4.2.1.4 Unspezifische Besiedler auf *Nepenthes bicalcarata***

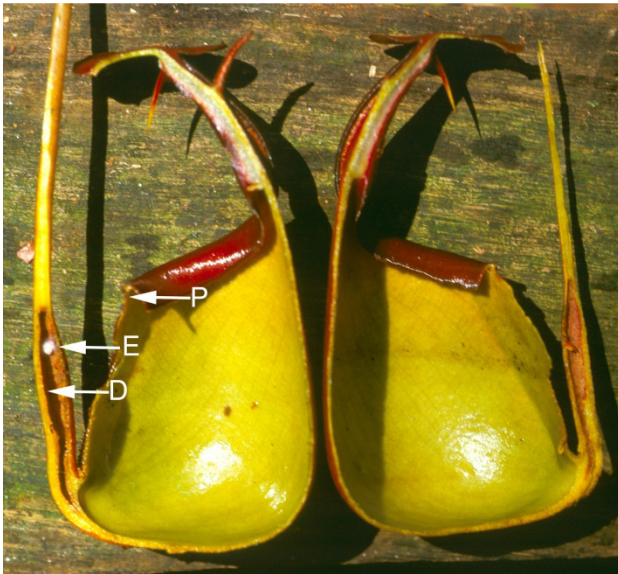
Neben einer Besiedlung von Domatien mit *Camponotus schmitzi* konnte auch häufiger – besonders an Sekundärstandorten – die Besiedlungen mit anderen Ameisenarten, insbesondere *Crematogaster* spp., beobachtet werden. Bei der Besiedlung mit verschiedenen *Crematogaster* Arten waren sehr unterschiedliche Besiedlungsstrukturen zu beobachten. Häufig konnte bei Pflanzen, deren Domatien von *Crematogaster* besiedelt waren, in einzelnen Domatien noch Reste einer vorherigen Besiedlung mit *C. schmitzi* gefunden werden. Da nur *C. schmitzi* die Domatien öffnet, hat also *Crematogaster* entweder eine bestehende Kolonie von *C. schmitzi* verdrängt und ausgerottet, oder die *C. schmitzi* Kolonie ist durch den Verlust der Königin nach und nach gestorben und die bereits aufgebohrten Domatien von *Crematogaster* als Wohnraum genutzt worden. Oft waren deren größere Nester in der direkten Umgebung der Pflanze zu finden und die Myrmekodomatien waren nur zusätzlich als verfügbare Hohlräume mit genutzt worden. In der Regel wurden die von *C. schmitzi* gebohrten Löcher weiter genutzt, in einigen Fällen waren diese aber durch Kartonbau verkleinert worden, in einem Fall hatten die *Crematogaster* Arbeiterinnen statt dem einen ursprünglich von *C. schmitzi* gebohrten Loch außerdem ein zweites kleineres benachbartes Loch erzeugt (siehe Abb. 30). Es wurde nie beobachtet, dass *Crematogaster* Kolonien die Unterseite des Peristoms als Wohnraum benutzt haben, sie schienen diesen auch nicht erreichen zu können, denn die Kannen waren dann regelmäßig mit sehr vielen Beutetieren aus der Kolonie gefüllt, es gab regelrechte Massenfänge von Hunderten von Tieren pro Kanne.



A



B



C



D

Abb. 29. Gegenüberstellung: Bodenkanne mit langgestrecktem Domatium (hier im Längsschnitt) mit Bohrloch (A), Luftkanne mit spiralisiertem kleineren Domatium (B); (C) und (D) zeigen die Boden- und Luftkanne von *N. bicalcarata* im Längsschnitt. Pfeile zeigen auf die Stellen, die von *C. schmitzi* bewohnt werden. (D = Domatium, E = Eingangsloch, P = Peristom). Ebenfalls gut erkennbar die Regionen, die von *C. schmitzi* zur Nahrungsversorgung genutzt werden: Der äußere Peristombereich, in dem die in einer Reihe angeordneten EFN zur Kohlenhydratversorgung genutzt werden sowie der im Längsschnitt sichtbare Kanneninnenraum mit Kannenflüssigkeit (hier entleert), in dem die Versorgung mit proteinhaltiger Nahrung erfolgt.



Abb. 30. Besiedlung von *N. bicalcarata* mit *Crematogaster* sp. A: Aufgeschnittenes Domatium mit 2 Kammern, Trennwand von den *Crematogaster* sp. Arbeiterinnen aufgebaut. B: Es existieren zwei Eingangslöcher ins Domatium.

## 4.2.2 Untersuchungen zur Biologie von *Camponotus schmitzi*, dem regulären Besiedler

### 4.2.2.1 Arbeitsteilung in der Kolonie

Bei *C. schmitzi* handelt es sich um *Camponotus* Ameisen aus der Untergattung *Colobopsis*. Sie weisen – typisch für diesen Subgenus – deutlich getrennte Unterkasten an Soldatinnen und Arbeiterinnen auf, die auch als Major- und Minorarbeiterinnen bezeichnet werden (siehe auch Abb. 34 und 36). Alle Kasten wurden sowohl unter dem Peristom als auch im Domatium vorgefunden. Eine deutliche Arbeitsteilung konnte nur in einigen Fällen beobachtet werden: So wurden die Erweiterungen der Kolonie nur von Minorarbeiterinnen erledigt, auch das regelmäßige Abernten der Peristomzahnnektarien erfolgte bei allen Beobachtungen während dieses Projektes ausschließlich von Minorarbeiterinnen. Kämpfe wurden von allen Kasten bis auf die Königin ausgefochten. Auch

das Putzverhalten des Peristoms verrichteten die Arbeiterinnen beider Unterkasten. Zur Aufzucht der Larven kann keine Angabe gemacht werden, da dies nicht von außen zu beobachten war.

#### **4.2.2.2 Schildläuse**

Es stellte sich die Frage, ob bei der Interaktion als dritte Art trophobiontische Cocciden oder Pseudococciden in den Domatien vorhanden waren, die entweder direkt von den Ameisen eingebracht wurden oder von selbst eingewandert sind. Insgesamt 125 Domatien von mit *C. schmitzi* besiedelten Pflanzen (davon 75 Bodenkannen, 50 Luftkannen) wurden aufgeschnitten und nach Pflanzenläusen gesucht. In keinem der Fälle wurden symbiontische Läuse an den Innenwandungen der Domatien gefunden.

#### **4.2.2.3 Genutzte Ressourcen der Pflanze**

Von der Pflanze bereitgestellte Ressourcen, die *C. schmitzi* nutzt, sind der Wohn- und Nistraum in Form der Domatien für die Brut, die Königin und einen Teil der adulten Tiere, sowie einen weiteren Wohnraumbereich für die adulten Arbeiterinnen und Soldatinnen, die Unterseite des Peristoms. Außerdem stellt die Pflanze Nahrung in Form von EFN zur Verfügung. Proteinhaltige Nahrung zur Aufnahme von Stickstoff- und Phosphorverbindungen wird indirekt von der Pflanze bereitgestellt, die Kolonietiere „ernten“ frisch ertrunkene Beutetiere aus den Kannen oder fangen Dipterenlarven aus der Kannenflüssigkeit. Die proteinhaltige Nahrung wird an die Brut verfüttert.

##### **4.2.2.3.1 Nist- und Wohnraum**

Der Nistraum ist polydom, da er durch die Ausbildung von Kannen in einzelne abgetrennte Bereiche untergliedert ist.

*C. schmitzi* nutzt als Wohnraum die nicht selbst öffnenden hohlen Kannenstiele der Boden- und Luftkannen sowie die Innenwandung des Peristomes als Schutz- und Aufenthaltsort der adulten Arbeiterinnen. Pro Domatium wird ein Eingangsloch gebohrt. Bei der Arbeit an den Eingangslöchern wurden immer nur Minorarbeiterinnen (siehe Abb. 32) beobachtet. Der Durchmesser der Eingangslöcher war sehr konstant, er hatte immer genau die Größe, dass ein Soldat den Eingang mit seinem Kopf versperren konnte (siehe Abb. 33A, Abb. 38B und Abb.31). Die Eingänge besaßen eine annähernd kreisrunde Öffnung (siehe Abb.33 A und 38B).



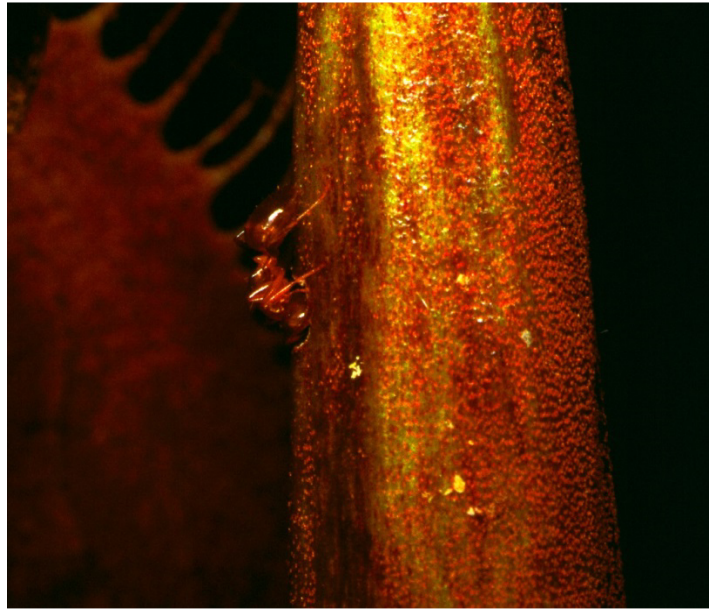


Abb. 31. *C. schmitzi* Arbeiterin beim Beißen eines neuen Eingangsloches. Wie auf dem Bild wurden immer nur Minorarbeiterinnen bei dieser Tätigkeit beobachtet.

Für die Erweiterung der Kolonie wurden die fertig entwickelten Blätter mit frisch geöffneten Kannen genutzt. Wenn die Kanne sich geöffnet hatte, war sie für ca. 1 Tag noch weich und ledrig, auch die Peristomzähne und das gesamte Peristom waren noch nicht ausgehärtet. Dieser Zustand dauerte ca. 1 bis 2 Tage an, bis die Kanne komplett ausgehärtet war. In diesem frühen Stadium fingen die Arbeiten am Domatium an. Es wurden immer nur die Minorarbeiterinnen der Kolonie beim Bohren der Eingangslöcher von frisch sich öffnenden neuen Kannen beobachtet, meist ein Tier, manchmal zwei Tiere bissen die Eingangslöcher mit den Mandibeln aus der Domatiumwand heraus (siehe Abb. 31).

Unter dem Peristom konnten immer erst Tiere angetroffen werden, wenn dieses voll ausgehärtet war. Wahrscheinlich beginnt dann auch erst die Nektarsekretion aus den Peristomnektarien und den Peristomzähnen (vorher wurde keine Nektarsekretion beobachtet, siehe auch Kapitel 3), so dass eine frühere Besiedlung des Peristoms der Kolonie keinen Nutzen bringt.

#### **4.2.2.3.2 Nahrungsspektrum**

Während die adulten Ameisen ausschließlich kohlenhydratreiche Nahrung benötigen, braucht die Kolonie für die Aufzucht der Larven proteinhaltige Nahrung.



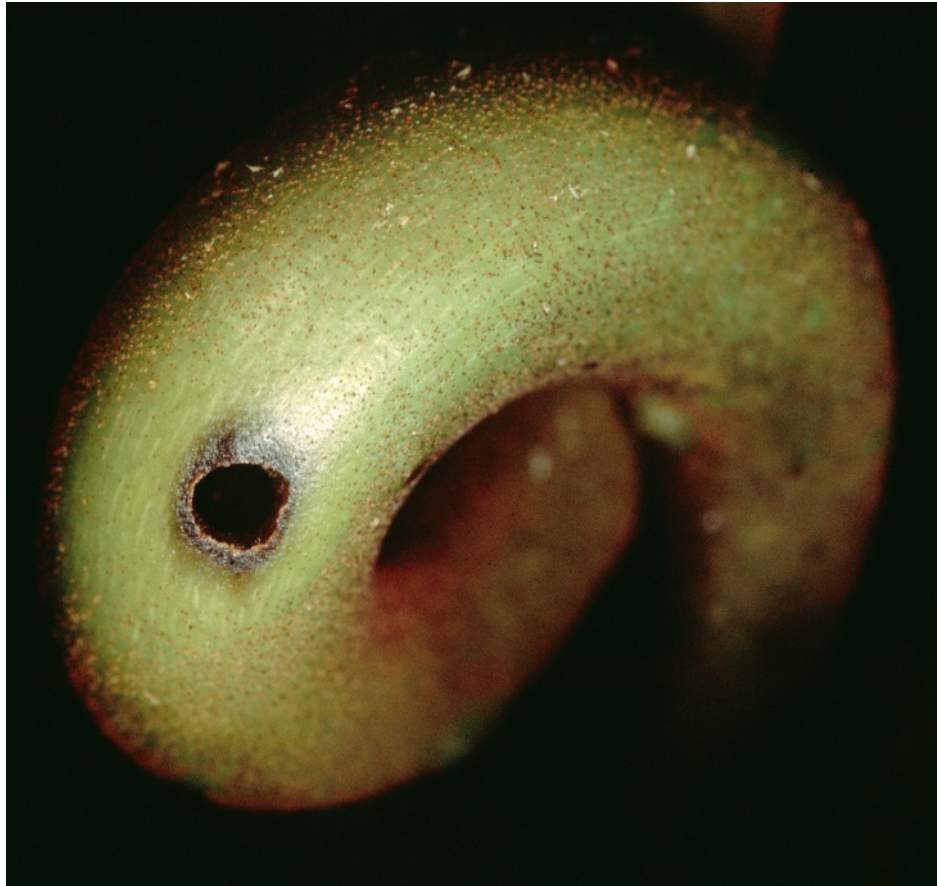
A



B

Abb. 32. *C. schmitzi* Arbeiterinnen unter dem Kannenperistom. A: Man kann gut die Zahl der Tiere unter dem Peristom zählen, wenn man vorsichtig einen Zahnarztspiegel hineinhält. B: Fotografiert wurde aus dem Kannenlumen nach oben unter das Peristom [vergl. auch Abb. 49, die *C. schmitzi* Arbeiterinnen und Soldatinnen (in der Mitte des Fotos) unter dem Kannenperistom eines besiedelten *Nepenthes* Naturhybriden zeigt].

A



B



Abb. 33. Domatium einer von *C. schmitzi* besiedelten Luftkammer von *N. bicalcarata*. A: Das runde Eingangslöcher ist gut erkennbar. B: Längsschnitt durch ein 1x gewundenes Domatium einer Luftkammer von *N. bicalcarata* mit Brut und Arbeiterinnen von *C. schmitzi*. Anders als bei den meisten *Camponotus* Arten besitzen die Puppen dieser Art keine Kokonhülle.

#### 4.2.2.3.3.1 Kohlenhydratreiche Nahrung

Kohlenhydratreiche Nahrung wird von der Pflanze bereitgestellt. EFN sind auf allen oberirdischen Pflanzenteilen bis auf die Sprossachsen verteilt und sezernieren zu unterschiedlichen Zeiten im Laufe der Blattentwicklung (siehe Kapitel 3). *C. schmitzi* wurde während der gesamten Studie bei allen Beobachtungen beinahe ausschließlich an den Peristomzahnnektarien sowie an den Nektarien des Peristoms beim Abernten des Nektars beobachtet (siehe auch Kapitel 4.2.1.2). Eine Ausnahme bildete eine *N. bicalcarata* Pflanze, die mit einer *N. gracilis* Pflanze das gleiche Gehölz emporkletterte. Die Kannen beider *Nepenthes* Arten befanden sich in direkter Nachbarschaft, so dass sich die Blätter berührten. *C. schmitzi* erntete in diesem Fall auch EFN von *N. gracilis* ab.

#### 4.2.2.3.3.2 Proteinhaltige Nahrung

*C. schmitzi* schwimmt und taucht aktiv als einzige schwimmende Ameisenart in der Kannenflüssigkeit. Die Arbeiterinnen (beide Unterkasten) erbeuten dabei frisch ertrunkene Beutetiere der Pflanze sowie aquatische Larven, die sie an der Kannenwand hinauf unter das Peristom transportieren und dort zerlegen (siehe Abb. 34 und 35). Diese Nahrung wird in die Domatien zur Brut transportiert und dort verfüttert. Dieses Verhalten wurde zuerst von CLARKE & KITCHING (1995) publiziert, zuerst beobachtet hat das Verhalten Dr. Webber Booth (persönliche Mitteilung).

Um die Frage zu klären, ob die Ameisen außer aus der Kannenflüssigkeit auch andere proteinhaltige Nahrung sammeln, die in ihrer direkten Reichweite angebracht wurde, wurden Experimente zum Eintrageverhalten von frischen Teilen der Riesenhonigbiene *Apis dorsata* durchgeführt, die auf Teilen der Kanne, der Deckeloberseite und auf das Peristom ausgelegt und 1 Stunde ungestört liegen gelassen wurden. In der gesamten Zeit wurden alle Kannen gleichzeitig beobachtet und alle Aktivitäten der Kolonie protokolliert. Das Ergebnis war eindeutig. Sowohl bei den Laborversuchen als auch im Feldversuch wurde nie ein Eintrageverhalten durch die Ameisen beobachtet! Insgesamt 11 Kannen im Laborversuch und 6 Kannen im Feldversuch wurden untersucht, die jeweils mit einer großen Teilkolonie besiedelt waren. Die Insektenteile wurden zwar entdeckt, aber ignoriert. Proteinhaltige Nahrung scheinen ausschließlich aus den Kannen entnommene frische Beutetiere sowie erjagte aquatische Insektenlarven (siehe Abb. 34 und 35) aus der Kannenflüssigkeit zu sein.

Im Rahmen dieses Projektes konnte beobachtet werden, dass *C. schmitzi* nicht wie von CLARKE & KITCHING (1995) beschrieben nur große Beutetiere, sondern auch kleine Beute fängt. Die Tiere ziehen nur vor kurzem ertrunkene Beute aus der Kannenflüssigkeit und

transportieren sie unter das Peristom. Sind diese Beutetiere bereits mehrere Tage tot, werden sie nicht mehr aus der Kannenflüssigkeit herausgeholt. Dies ist auch unabhängig von der Größe der Organismen. Auf den Untersuchungsflächen spielten große Beutetiere nur eine sehr geringe Rolle in der Zusammensetzung des Fanges der Kannenpflanzen.

#### **4.2.2.3.3 Fremdnahrung**

Im Gewächshaus wurden experimentelle Gaben von Säugerurin, einer schwach konzentrierten Salzlösung sowie von zuckerhaltiger Nahrung vorgelegt, um herauszufinden, ob und welche Fremdnahrung *C. schmitzi* einträgt. Als Säugerurin wurde frischer menschlicher Urin unverdünnt genutzt, die Salzlösung wurde mit in destilliertem Wasser gelöstem Kochsalz hergestellt und das Honigwasser im Verhältnis Honig zu Wasser 1:2 mit einem handelsüblichen Bienenhonig und destilliertem Wasser erzeugt. Die Lösungen wurden jeweils in gleicher Weise mit einer Pipette auf den Deckel sowie auf das Peristom aufgebracht. Jeweils ein Tropfen pro Peristom, pro Zahn und pro Deckel wurde abgegeben und verteilten sich sofort auf einen größeren Bereich des Peristoms sowie des Zahnes. Auf dem Deckel blieb der Tropfen in seiner Form jeweils erhalten und verteilte sich nicht.

Bei Säugerurin sowie bei der Salzlösung zeigten die Ameisen keinerlei Reaktion, bei der Gabe des verdünnten Honigwassers sammelten sowohl Minor- als auch Majorarbeiterinnen regelmäßig die so gereichte Kohlenhydratnahrung ab. Dies funktionierte sowohl im Feld als auch im Labor (siehe Abb. 36).



Abb. 34. *C. schmitzi* Arbeiterinnen, die am Kannenrand frisch ertrunkene Beute herausziehen, hier eine Lepidopteren Art. Beim untersten Tier handelt es sich um eine Soldatin.

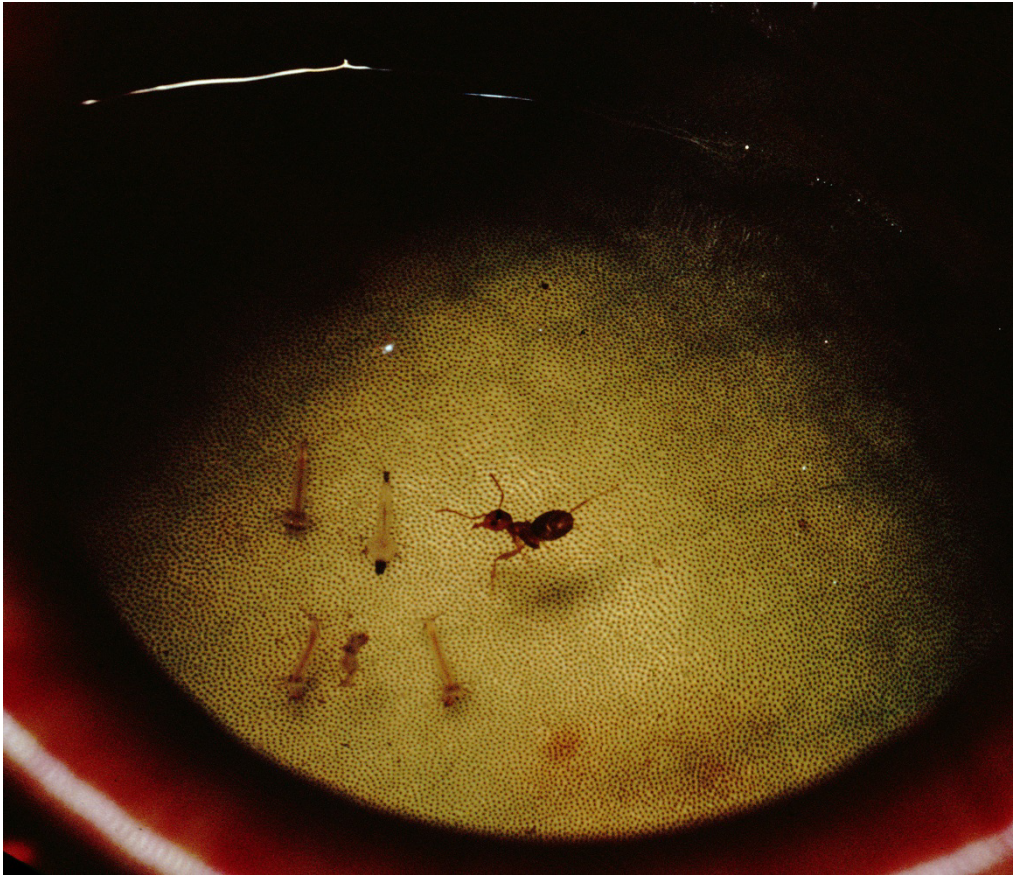


Abb. 35. Tauchende *C. schmitzi* Arbeiterin, die mit weit geöffneten Mandibeln Insektenlarven in der Kannenflüssigkeit jagt.

#### 4.2.2.4 Säuberungsverhalten

*C. schmitzi* Arbeiterinnen beider Unterkasten zeigen ein sehr selektives Reinigungsverhalten auf *N. bicalcarata*. Die Arbeiterinnen säubern bis ins hohe Blattalter das Peristom inkl. der Peristomzähne sowie die nähere Umgebung des Eingangsloches am Domatium (bis ca. 0,5cm Abstand zum Lochrand) von Pilzrasen und anderen Epiphyllenaufwuchs (Abb. 38 A sowie Abb. 39).

Dabei kommen sie in der Regel zu mehreren auf das Peristom und bearbeiten dieses Rille für Rille (Abb. 39). Auch der Innenraum des Domatiums wird von der Kolonie sauber gehalten. Blattstielmark wird direkt nach dem Einzug entfernt, fallen gelassen und die Wände geglättet. Alle Abfälle werden nach draußen transportiert. Auch die Eingangsbereiche der Domatien alter Blätter sind sauber und unversehrt. Die ganze restliche Pflanze wird nicht gesäubert. *C. schmitzi* Arbeiterinnen wurden nie beim Reinigen anderer Pflanzenteile beobachtet.



Abb. 36. *C. schmitzi* Arbeiterinnen der verschiedenen Unterkasten, die am Peristom und auf dem Deckel experimentell aufgebrachtes verdünntes Honigwasser absammeln. Deutlich erkennbar direkt benachbart eine Minorarbeiterin und eine Soldatin, letztgenannte hat die Größe der Königin und unterscheidet sich von ihr makroskopisch durch die kleinere Thoraxgröße und das fehlende Stirnauge.

Zudem wurde nie beobachtet, dass *C. schmitzi* Arbeiterinnen Ranken von Kletterpflanzen auf *N. bicalcarata* verbissen, wie dies von anderen Pflanzenameisen bekannt ist.

In Abb. 38 A sieht man einen Ausschnitt eines sehr alten Blattes, das bereits erste absterbende Bereiche am Deckel besitzt. Das Blatt wurde wegen der Anzahl der von der Pflanze erzeugten Folgeblätter auf ein Alter von über ein Jahr geschätzt (vergl. hierzu Abb. 26). Trotz des hohen Alters und der langen Zeit, in der die Kanne bereits von nektarsuchenden Insekten besucht wurde, war das Peristom sauber und fangaktiv wie bei einer sehr jungen Kanne, da es von *C. schmitzi* Minorarbeiterinnen gereinigt wurde. Genauso regelmäßig ernteten die Arbeiterinnen auch den Nektar des Zahnnektariums am Peristom ab, auch eine Routinetätigkeit der Kolonie.





A



B

Abb. 37. Peristom und Peristomzähne einer über ein Jahr alten Kanne einer unbesiedelten Pflanze von *N. bicalcarata*. Die Oberfläche ist von Pilzen überwachsen. A: Ansicht von vorne. B: Ansicht schräg von hinten.



**A**



**B**

Abb. 38. Durch *C. schmitzi* gereinigte Blattbereiche bei *N. bicalcarata*: A: Peristom mit Peristomzähnen, B: Domatium mit Eingangsloch.



Abb. 39. *C. schmitzi* Minorarbeiterinnen reinigen das Peristom von *N. bicalcarata*. Die Arbeiterinnen gehen dabei Rille für Rille das Peristom ab.

#### **4.2.2.5 Die Koloniestruktur von *Camponotus schmitzi***

##### **4.2.2.5.1 Wie viele Königinnen gibt es pro Kolonie?**

Bei *C. schmitzi* Kolonien handelt es sich um monogyne Kolonien von bis zu mehreren Hundert Tieren. Es wurde bei allen numerisch erfassten Kolonien jeweils nur eine Königin gefunden. Es kam auch vor, dass keine Königin gefunden wurde (detaillierte Aufstellung der Daten siehe Anhang 12.3.3).

##### **4.2.2.5.2 Koloniegründung und Verhalten der Königin im Kolonieleben**

Bei der Koloniegründung beißt die begattete Königin das Gründungsloch in ein Domatium eines Blattes von *N. bicalcarata*. Sie sucht sich dafür ein junges Blatt, bei dem die Kanne frisch geöffnet und vollständig entwickelt ist. Die Abbildung 41 zeigt die vollständig geöffnete Kanne und das Peristom mit den vollständig ausgehärteten Peristomzähnen. Koloniegründungen konnten während der Arbeiten an diesem Projekt drei Mal beobachtet werden. Davon wurde der gesamte Vorgang ein Mal protokolliert, bei den anderen beiden Beobachtungen wurde fotografisch dokumentiert und die Gesamtzeit der Gründung festgehalten. Das detaillierte Protokoll zur Koloniegründung ist im Anhang dieser Arbeit zu finden (siehe Anhang 12.3.2).

**A**



**B**



Abb. 40. Oben: Eine begattete *C. schmitzi* Königin während der Koloniegründung A: Schutz suchend unter dem Peristom von *N. bicalcarata*, B: auf dem Peristom, sie läuft wieder zum Domatium, um das Gründungsloch weiter zu beißen.

Wird die Königin während ihrer Bohrarbeit am Domatium gestört (z.B. durch einen anderen Besucher an der Kanne, durch eine Erschütterung oder einen starken Windstoß), so flieht sie auf direktem Wege unter das Peristom der Kanne und kommt nach ca. 1-2 Minuten wieder heraus, um weiter zu arbeiten (siehe Abb. 40). Dies ist eine bemerk-

kenswerte Verhaltensweise, bei der der Schutz, den das Peristom für diese Ameisenart darstellt, auf eine zweite, ganz andersartige Weise genutzt wird. Ist die Königin mit dem Beißen fertig und beim Entfernen des lockeren Markes, so bleibt sie bei Störungen im Domatium. Nach dem vollständigen Entfernen des Markes kommt sie die nächsten Stunden nicht mehr aus dem Domatium heraus. Die Domatiumöffnung wird nicht mit Beißmehl verschlossen.

Nach dem Beziehen des Domatiums verlässt die Königin nur noch in Notfällen das Domatium. Nur ein einziges Mal konnte eine Königin mit Brut außerhalb des Domatiums gefunden werden. In diesem Falle wurde eine Kanne aufgeschnitten, deren Domatium durch einen Kleinsäuger oder Vogel aufgebrochen worden und geleert worden war. Die Königin, Arbeiterinnen und Soldaten sowie Brut, die von den Ameisen in den Mandibeln getragen wurden, fanden sich unter dem Peristom. Ansonsten trifft man eine Königin immer nur in einem Domatium und nicht im Außenbereich der Pflanze an.

Ob sie zur Eiablage das Domatium verlässt und wechselt, oder ob Arbeiterinnen die Eier in die verschiedenen Domatien transportieren, konnte bisher noch nicht beobachtet werden und ist auch nicht zu erwarten, da die Königin außerhalb des Domatiums Angreifern schutzlos ausgeliefert wäre. Jedoch wurde von mir nie eine Arbeiterin oder Soldatin beim Transfer von Eiern oder Larven von einem Domatium in das andere gesehen.

Insgesamt wurden 3x Koloniegründungen sowie 6x sehr kleine Kolonien gefunden. Es konnte weiterhin beobachtet werden, dass Königinnen Koloniegründungen an Blättern mit solchen Kannen durchführten, die gerade am Tag zuvor frisch geöffnet waren.

Auch wurde bei zwei kleinen rosettenartigen *N. bicalcarata* Pflanzen an unterschiedlichen Sumpfwaldstandorten mit mehreren sehr kleinen Bodenkannen (Höhe der Kanne von der Spitze bis zum Kannenboden 4 bis 6 cm) beobachtet, dass in jeder Kanne jeweils eine Königin mit wenigen noch sehr kleinen Arbeiterinnen lebte, wie dies für Koloniegründungen typisch ist. Es ist zu vermuten, dass diese Jungkolonien, sobald sie beginnen, die Pflanze zu belaufen, sich bekriegen, so dass nur die stärkste Kolonie übrig bleibt.

#### **4.2.2.5.3 Wie viele Kolonien leben auf einer *Nepenthes bicalcarata* Pflanze?**

Größere Kolonien von *C. schmitzi* sind auf eine *N. bicalcarata*-Pflanze beschränkt, d.h. sie bewohnen alle verfügbaren fertig ausgebildeten und intakten Kannen einer Sprossachse der Pflanze. Es wurden jedoch auch Pflanzen mit mehreren Koloniegründungen mit einer Königin je einem Domatium und wenigen Arbeiterinnen gefunden (siehe

4.2.2.5.2). Allerdings sind nie mehrere große Kolonien auf einer Pflanze gefunden worden. Wurde experimentell eine Teilkolonie in Form einer Kanne mit den Tieren im Domatium und unter dem Peristom an eine andere besiedelte Pflanze getan, so entstand, nachdem die Tiere sich erstmals begegnet waren, ein heftiger Kampf. *C. schmitzi* Arbeiterinnen beider Unterkasten verbissen sich so heftig ineinander, dass die getöteten Tiere zerstückelt wurden (siehe auch Abb. 41). Es ist daher zu vermuten, dass bei mehreren Koloniegründungen auf einer Pflanze die stärkste Kolonie überlebt (siehe 4.2.2.5.2).

Kämpfe entbrannten auch, experimentell ausgelöst, wenn man bei benachbarten Pflanzen eine Arbeiterin der Nachkolonie mit einer weichen Insektenpinzette, ohne sie zu verletzen, auf ein Peristom einer mit zahlreichen Ameisen besiedelten Kanne setzte. Damit löste man direkt einen Angriff auf das ausgesetzte Tier aus.



Abb. 41. *C. schmitzi* Arbeiterinnen sind im Kampf ineinander verbissen. Die Tiere zerstückeln sich während des Kampfes regelrecht.

#### 4.2.2.5.4 Koloniegröße

Die Daten erfassen von der jüngsten voll entwickelten bis zur ältesten Kanne sämtliche Teilkolonien. Es wurde immer getrennt D = Domatium und P = Peristom der Kannen gesammelt und die Werte getrennt erfasst. Auf allen untersuchten *N. bicalcarata* Pflanzen waren die Kolonien nie homogen über alle Kannen und Domatien der Pflanze verteilt, sondern bei allen komplett ausgezählten Kolonien gab es mindestens eine Kanne, die besonders viele Ameisen unter dem Peristom sowie auch Larven und Arbeiterinnen im Domatium enthielt. In der Regel waren bei besiedelten Pflanzen alle lebenden Kannen mit Ameisen besiedelt, jedoch waren in den sehr alten absterbenden Kannen nur noch sehr wenige Tiere im Domatium oder unter dem Persitom vorhanden.

Die Domatien von jungen noch ungeöffneten Kannen wurden nicht von *C. schmitzi* besiedelt, diese bohrten das Eingangsloch erst, wenn die Kanne sich öffnete.

Insgesamt 4 Kolonien und 1 Teilkolonie von *C. schmitzi* (bei der nur die beiden am stärksten besiedelten Kannen abgeerntet worden waren) wurden gesammelt und die Zahl der verschiedenen Kasten der Kolonie tabellarisch erfasst (detaillierte Daten siehe Anhang 12.3.3). Die Anzahl der besiedelten Kannen pro Kolonie war sehr unterschiedlich, sie lag von 4 über 6, 8 bis 21 Kannen. Besiedelt wurden die auf der Pflanze verfügbaren lebenden voll entwickelten Kannen. Die Anzahl der Kannen und damit der verfügbare Siedlungsraum pro Pflanze war sehr unterschiedlich.

In den Kolonien war jeweils höchstens eine oder keine Königin zu finden. Bei einer Kolonie, in der die Königin nicht gefunden wurde, handelte es sich um eine sehr große gesund wirkende Kolonie, die auf insgesamt 21 Kannen einer Pflanze verteilt war. Die Jungtiere und sich entwickelnden Larven waren allerdings größtenteils männliche Geschlechtstiere. Es befanden sich auch mehrere fertig entwickelte Männchen in den Domatien. Es ist zu vermuten, dass die Königin dieser Kolonie gestorben war und die Arbeiterinnen zum Sammlungszeitpunkt unbefruchtete Eier legten, aus denen sich männliche Geschlechtstiere entwickelten. Die andere Kolonie ohne Königin wurde vor der Sammlung für drei Tage für Versuche zum Eintrageverhalten genutzt. Möglicherweise ist dabei die Königin verloren gegangen oder sie wurde beim Auszählen nicht identifiziert, da sie den Soldatinnen in der Größe sehr ähnelt. Dass es diverse Arbeiterinnenpuppen in dieser Kolonie gab, deutet darauf hin, dass eine Königin noch vor kurzem vorhanden gewesen sein sollte. In den Kolonien waren pro Kanne unterschiedliche Anzahlen von Arbeiterinnen verschiedener Kasten (Minor- und Majorarbeiterinnen) vorhanden, bei den sehr alten Kannen jedoch nur noch wenige Tiere, geflügelte Geschlechtstiere und verschiedene Larven in unterschiedlichen Entwicklungsstadien.

#### **4.2.2.6 Aktivitätszeiten von *Camponotus schmitzi***

Um der Frage nachzugehen, ob *C. schmitzi* bei Tag und Nacht unterschiedliche Aktivitätszeiten aufweist, wurden Aktivitätsmessungen der Arbeiterinnen einer Kolonie bei Tag und Nacht auf der Pflanze durchgeführt. Die *C. schmitzi* Arbeiterinnen blieben die meiste Zeit des Tages und der Nacht in der Kanne unter dem Peristom oder im Domatium.

Die Aktivität innerhalb der Kanne umfasste das Tauchen in der Kannenflüssigkeit, in der sie nach frisch ertrunkener Beute suchten und kommensalische Insektenlarven jagten.

Folgende Aktivitäten konnten außerhalb der Kannen beobachtet werden:

- Regelmäßiges Besuchen der Peristomnektarien, besonders der Peristomzähne und Abernten des Nektars.
- Beißen von neuen Eingangslöchern in die Domatien von den Blättern, bei denen die Kannen gerade frisch geöffnet waren. In der Regel biss eine Minorarbeiterin an einem neuen Eingangsloch, aber einmal konnte auch beobachtet werden, dass zwei Minorarbeiterinnen gleichzeitig an einem Loch arbeiteten.
- Beschädigen und Zerstören von weiblichen Blütenständen (ausführliche Beschreibung hierzu siehe Kapitel 4.2.2.10).
- Schnelles Herumlaufen auf der ganzen Pflanze.

Das schnelle Herumlaufen auf der ganzen Pflanze wurde mit Unterbrechungen von langen Zeitintervallen (mehreren Stunden) immer wieder beobachtet. Bei diesem Ereignis erreichen die Ameisen alle Teile der Pflanze, besonders auch die jüngsten Pflanzenteile. Die Aktivität erhöhte sich in den Nachtstunden an offenen und gestörten Standorten, z.B. Waldfragmenten am Straßenrand, deren relative Luftfeuchtigkeit tagsüber zeitweise von 80 – 90% in den Nachtstunden auf bis zu 30% sank. Im Inneren des Waldes blieb dagegen die relative Luftfeuchtigkeit mit ca. 80 – 90% über den gesamten Tag konstant. Die oben aufgelisteten Aktivitäten von *C. schmitzi* wurden dort auch tagsüber beobachtet.

*C. schmitzi* Arbeiterinnen wurden nie (bei  $n > 1000$  Beobachtungen) bei aggressivem Verhalten gegenüber anderen Nektarienbesuchern auf der Wirtspflanze (wie z.B. andere Ameisenarten, Dipteren oder Nachtfaltern) beobachtet. Die Arbeiterinnen verließen sehr selten ihre Wirtspflanze (entsprechend unserer Dauerbeobachtungen über viele Tage innerhalb mehrerer Jahre). Ausnahmen waren das Abernten von EFN einer *N. gracilis* Pflanze, die direkt benachbart zu einer besiedelten *N. bicalcarata* Pflanze wuchs. Zucker erhielten die Kolonien hauptsächlich von den Peristomzähnen (siehe Kapitel 3), ihre einzige erkennbare Proteinquelle waren frisch ertrunkene Beutetiere, die sie aus der Kannenflüssigkeit herausholten.

#### **4.2.2.7 Besiedlungsgrad der *Nepenthes bicalcarata* Bestände mit *Campnotus schmitzi***

Die Besiedlung von *N. bicalcarata* in Primärwaldgebieten erfolgte in allen während dieser Studie erhobenen Daten mit *C. schmitzi*. Nur an gestörten Sekundärwaldgebieten und an Straßenrändern konnte auch eine sekundäre Besiedlung mit *Crematogaster* sp. beo-



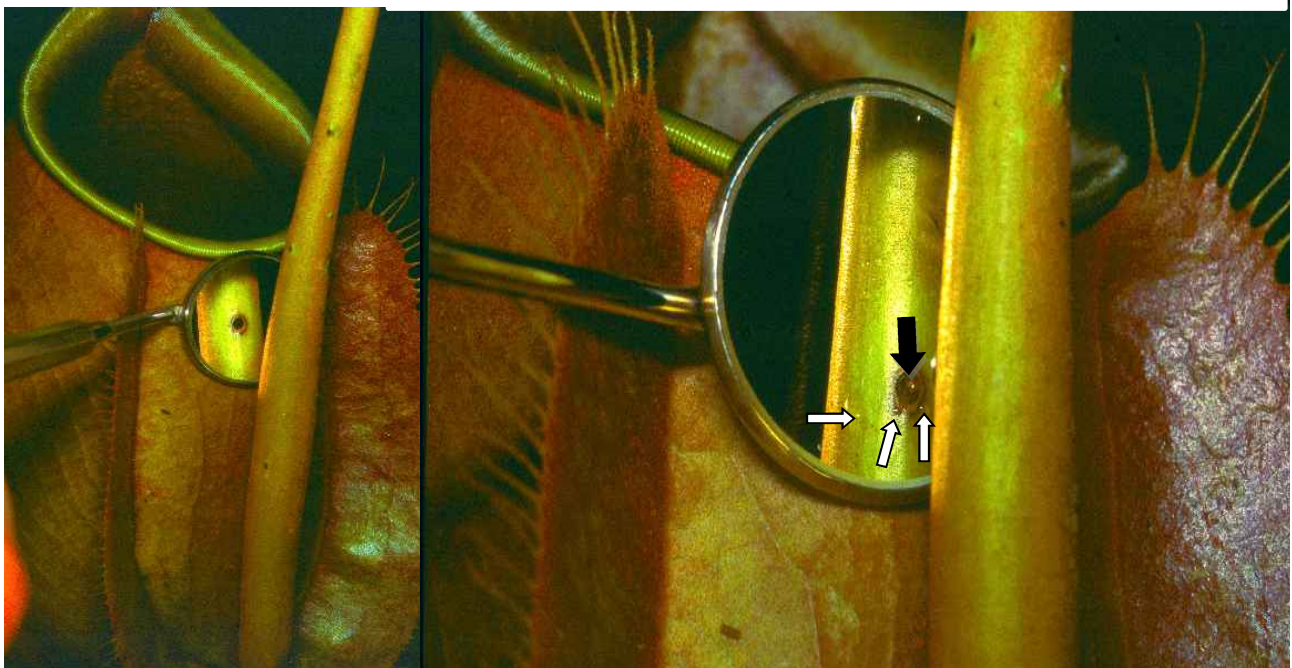
bachtet werden (siehe Kapitel 4.2.2.1). In *Shorea albida* Sumpfwaldgebieten waren deutlich mehr *N. bicalcarata* Pflanzen besiedelt als in offenen Sekundärwaldgebieten auf weißem Sand. Bei letzteren konnte man nur sehr selten Kolonien von *C. schmitzi* finden. Wenn man welche fand, so waren sie oft auch in schlechtem Zustand bzw. am Absterben. Innerhalb von Sumpfwaldstandorten waren teilweise große Felder mit noch rosettenartig erscheinenden *N. bicalcarata* Pflanzen besiedelt, dort konnte beobachtet werden, dass jede Rosette mit einer eigenständigen Kolonie besiedelt war. Dies war dann der Fall, wenn die Blätter der Rosetten sich nicht dicht an dicht stehend berührten.

#### **4.2.2.8 Eintrageverhalten von Nährstoffen**

Es stellte sich die Frage, ob *C. schmitzi* Nährstoffe in die hohlen Pflanzenteile von *N. bicalcarata* einträgt. Alle untersuchten Domatien waren gesäubert, keinerlei alte Puppenhüllen mit Larvenkot oder andere Abfallstoffe waren in den Hohlräumen vorhanden. Im Gegenteil hielten *C. schmitzi* Arbeiterinnen die Innenräume der Domatien sauber. Auch die Unterseite des Peristoms blieb bei einer Besiedlung bis ins hohe Alter des Blattes sauber. Es wurde auch nicht beobachtet, dass die Ameisen die Abfälle in die Kannenflüssigkeit warfen, d.h. man kann davon ausgehen, dass der Abfall einfach aus dem Domatium transportiert und fallen gelassen wird. Allerdings konnte dieses Verhalten nicht direkt beobachtet werden. Ein einziges Mal wurde jedoch beobachtet, dass Arbeiterinnen im Kampf gegen den Rüsselkäfer *Alcidodes* sp. diesen in Richtung des Kannenlumens über die ganze Kannenwand transportierten und das Tier in die Kannenflüssigkeit warfen. Bei der Auswertung von Beuteproben aus besiedelten und unbesiedelten Kannen (MERBACH & ZIZKA, unveröffentlichte Daten) konnten aber keine signifikant erhöhten Anteile von Käfern in den Beuteproben der besiedelten Pflanzen gefunden werden.

#### **4.2.2.9 Entfernt *Camponotus schmitzi* eindringendes Wasser aus den Domatien?**

*N. bicalcarata* bildet ihre Bodenkannen in der Regel so aus, dass diese direkt auf dem Boden des Torfsumpfwaldes aufliegen. Bei stärkeren Regenfällen kann es zu temporären höheren Wasserständen kommen, so dass eine Kanne auch zeitweise in Wasser eingetaucht sein kann. Auch kann bei heftigeren Regenfällen das Wasser vom Boden aus nach oben spritzen. Dies alles kann dazu führen, dass Wasser in die Domatien der Bodenkannen eindringt.



A

B

Abb. 42. *C. schmitzi* entfernt aktiv Wasser aus den Domatien durch „Spucken“. Kleine ins Domatium eingedrungene Wassermengen werden von Arbeiterinnen entfernt, sie entleeren aufgenommene Wassermengen aus ihrem Kropf an die Außenwand des Domatiums. A: direkt nach Gabe der Wassermenge ins Domatium mit einer Mikrokapillare, B: nach 5 Minuten. Die weißen Pfeile weisen auf Wassertropfen, der schwarze Pfeil weist auf den Kopf einer Majorarbeiterin.

Es stellte sich daher die Frage, ob und eventuell wie eine *C. schmitzi* Kolonie auf eine solche Gefahr reagieren kann und welches Verhalten zur Entfernung von Wasser aus dem Domatium dient, wie dies auch bereits bei anderen Myrmekophyten bekannt ist (MASCHWITZ & MOOG 2000). Tatsächlich reagieren Teilkolonien auf eindringendes Wasser. *C. schmitzi* Arbeiterinnen konnten in Bodenkannen beim Entfernen von Wasser beobachtet werden (siehe Abb. 42). Wenn kleine Wassermengen in das Domatium eindrangen (eingeführt durch eine Mikrokapillare), kam nach ca. einer halben bis einer Minute eine Arbeiterin aus dem Domatium heraus und entleerte an der äußeren Wand des Domatiums ihren Kropfinhalt und setzte einen Wassertropfen ab. Dies wiederholte sich mehrere Male.

Die Tropfen wurden jeweils an unterschiedlichen Stellen der Außenwand des Domatiums in der Nähe des Eingangsloches abgesetzt. Abbildung 42 A zeigt, dass vor dem Versuch die Wand des Peristoms komplett trocken ist. Abbildung 42 B dokumentiert die Situation 5 Minuten nach Injektion des Wasser ins Domatium: Zu dem Zeitpunkt waren bereits mehrere Wassertropfen an der Außenwand des Domatiums abgesetzt worden. Auf Abb.

42 B ist außerdem der Kopf einer Majorarbeiterin zu erkennen (Spitze des schwarzen Pfeils), der das Eingangsloch gegen das weitere Eindringen von Wasser versperrt.

#### **4.2.2.10 Wie verhält sich *Camponotus schmitzi*, wenn ihre Wirtspflanze blüht?**

Über die Zerstörung von Blütenständen der Ameisenpflanzen durch ihre Pflanzenameisen ist in der Vergangenheit bereits mehrfach berichtet worden (YU 1997, 1998, 2001, STANTON et al. 1999, MOOG, 2002, IZZO 2002, GAUME et al. 2005, FREDERICKSON 2009, MALÉ et al. 2012, MALÉ et al. 2014). Dieses Phänomen konnte auch an *N. bicalcarata* beobachtet werden. Hierbei wurden durch den regulären Besiedler *C. schmitzi* sowohl weibliche als auch männliche Blütenstände der zweihäusigen Pflanze zerstört.

##### **4.2.2.10.1 Schadmuster an den Blütenständen**

Kastrierte Blütenstände konnten (siehe Abb. 45, 46, 47) bei *N. bicalcarata* insgesamt 5x sowohl in ungestörten als auch in degradierten Torfsumpfwäldern gefunden werden (1 weiblicher, 1 männlicher und 3 Infloreszenzen, die so stark zerstört waren, dass man das Geschlecht nicht mehr feststellen konnte). Ähnliche Schadmuster wurden 2x an kultivierten Pflanzen im Palmengarten Frankfurt beobachtet (siehe Abb. 47), nachdem jeweils eine große Kolonie von *C. schmitzi* von Brunei Darussalam auf der Pflanze angesiedelt worden war. Immer nur die Blütenstände der besiedelten Pflanzen waren kastriert, unbesiedelte Pflanzen, die in direkter Nachbarschaft blühten, hatten intakte, voll entwickelte Blütenstände (siehe Abb. 43, 45). Auch im Palmengarten wurden die dicht anstehenden Fremdpflanzen verschont.

##### **4.2.2.10.2 Prozess der Zerstörung**

Das Handlungsmuster und der Verlauf des Zerstörens einer weiblichen Infloreszenz durch *C. schmitzi* konnte im Freiland einmal im Detail beobachtet werden (Abb. 44, 46 und 47): *C. schmitzi* Major- und Minorarbeiterinnen wurden in großer Zahl an dem Teil einer Infloreszenz gefunden, der aus dem Schutz einer Blattachsel herauswuchs, wo er vom Blattgrund des jüngsten sich entwickelnden Blattes verhüllt war (siehe Abb. 44). Die Blüten bildeten in dem Stadium kleine Knospen. Die Ameisen fraßen nicht den Nektar der Blütenstandsnektarien (siehe Abb. 45), zerstörten aber die Blütenknospen und Teile der Infloreszenzachsen durch Beißen. *Crematogaster* spp. konnte am Blütenstand einer unbesiedelten benachbarten Pflanze beobachtet werden, wie sie die stark sezernierenden Nektarien abernteten, die Infloreszenzen jedoch nicht beschädigten. Die durch *C. schmitzi* zerstörten Infloreszenzen wuchsen nicht zu ihrer vollen Größe heran. Sie

erreichten nur etwa ein Viertel ihrer Originalgröße (Vergleich Abb. 43 mit Abb. 47) und bildeten kaum oder keine Blüten aus (siehe Abb. 47).

Ungefähr 10 Ameisen (Major- und Minorarbeiterinnen) konnten bei der Zerstörung der Blütenknospen für die Dauer eines halben Tages beobachtet werden. Sie transportierten in dieser Zeit keinerlei Material in Richtung der Teilkolonien (Kannen) ab, sondern blieben die ganze Zeit auf der Infloreszenz. Auch um die Mittagszeit in der die relative Luftfeuchtigkeit auf  $RH = 40-50\%$  sank, blieben die *C. schmitzi* Arbeiterinnen auf dem Blütenstand, versteckten sich jedoch in dem Teil, der noch von dem jungen sich entwickelnden Blatt bedeckt war. Die Arbeiterinnen zerstörten ausschließlich das Gewebe der Infloreszenz, nicht jedoch das im direkten Kontakt befindliche Gewebe des jungen sich entwickelnden Blattes, d.h. sie müssen zwischen den beiden Pflanzenorganen differenzieren und auswählen können. Es konnten keine anderen Organismen beim Zerstören von *N. bicalcarata* Infloreszenzen beobachtet werden.

#### **4.2.2.11 Wirtsspezifität von *Camponotus schmitzi***

Es stellte sich die Frage, ob *C. schmitzi* an *N. bicalcarata* gebunden ist oder auch auf anderen Pflanzen, insbesondere anderen *Nepenthes* Arten siedeln kann. Kolonien von *C. schmitzi* wurden während der gesamten Datenerfassung nur auf *N. bicalcarata* Pflanzen gefunden mit einer einzigen Ausnahme unter ca. 300 untersuchten Kolonien und besiedelten Wirtspflanzen: In Brunei Darussalam konnte man verschiedene Naturhybriden mit allen anderen dort vorkommenden *Nepenthes* Arten außer mit *N. albomarginata* finden. Es handelte sich um *N. bicalcarata* x *ampullaria*, *N. bicalcarata* x *gracilis*, *N. bicalcarata* x *mirabilis* var *echninostoma* und *N. bicalcarata* x *rafflesiana*.

Alle Naturhybriden sind gut zu erkennen, weil sie regelmäßig systematisch relevante Eigenschaften beider Elternteile erkennen lassen.

Da die einfachen Hybriden z.T. nicht steril sind (mündliche Mitteilungen des Gärtners des Palmengartens Frankfurt PETER KILIAN sowie mündliche Mitteilung CHARLES CLARKE), gab es auch selten Komplexhybriden, die mindestens einen Hybrid als Elternteil besaßen. Im relevanten Fall ließ sich ein solcher Komplexhybrid eindeutig als solcher erkennen.



Abb. 43. Intakte männliche Infloreszenz von *N. bicalcarata* (Länge ca. 50cm).



Abb. 44. Die Zerstörung des Blütenstandes ist bereits in vollem Gange, wenn dieser noch von einem Blatt eingehüllt ist. Hier wächst er gerade aus seinem Schutz heraus, während *C. schmitzi* bereits große Zerstörungen angerichtet hat.



Abb. 45. Teil eines weiblichen Blütenstandes mit frisch aufgeblühten weiblichen Blüten von *N. bicalcarata*. Starke Nektarsekretion ist an den Blütenstielen sowie an den Außenbereichen der Tepalen zu erkennen, auf den Innenseiten befindet sich auch ein Nektarfilm, dieser ist aber auf dem Bild nicht direkt erkennbar.



Abb. 46. *C. schmitzi* Arbeiterin ruht während des Zerstörens einer Infloreszenz von *N. bicalcarata* kurz auf der Hauptachse aus. Vor dem Tier sieht man Beißspuren, die von dem Tier stammen.



Abb. 47. Kastrierte weibliche Infloreszenz von *N. bicalcarata*. Die Ameisen haben sämtliche Blüten, aber auch einen Großteil der Infloreszenzachsen zerstört. Unten ist bereits zu erkennen, dass die Pflanze neu austreibt und neue Blätter und Sprossachsendgewebe produziert.

Es waren Merkmale der beiden Arten *N. bicalcarata* und *N. mirabilis* var. *echinostoma* zu erkennen (z.B. Ausbildung der Peristomzähne (siehe Abb. 48 C), Domatien waren in Luft- und Bodenkannen wie bei *N. bicalcarata* ausgebildet (siehe Abb. 48 C und D), tellerförmig erweitertes Peristom (siehe Abb. 48 B), Kannenfärbung, Kannentextur und Lebensdauer der Fangorgane wie bei *N. mirabilis* var. *echinostoma*), aber in einer distinkt anderen Ausprägung wie bei den Einfachhybriden. Unterschiede zum Einfachhybriden bestanden in der guten Ausbildung der Domatien sowie der Peristomzähne.

Diese Pflanze mit ihrer Ameisenkolonie konnte in einem Zeitraum von vier Jahren immer wieder aufgefunden werden und schien stabil und groß. Abb. 49 zeigt *C. schmitzi* Arbeiterinnen unter dem Peristom einer Bodenkanne des Hybriden, Abb. 48 A bis D zeigt Luft- und Bodenkannen des Komplexhybriden sowie Ausschnitte besiedelter Kannen mit angebohrten Domatien.

Dieses Ergebnis wirft interessante Fragen für die Wirtsfindung der Partnerameise *C. schmitzi* auf. Dies konnte im Rahmen dieses Projektes allerdings nicht weiter bearbeitet werden, bis auf diese Beobachtungen: Alle aufgefundenen Hybriden, die als ein Elternteil *N. bicalcarata* besaßen, hatten hohle Domatien in den Kannenstielen, diese waren jedoch meist kleiner und schmaler als bei *N. bicalcarata* aber alle von selbst hohl. Das Domatium des besiedelten Komplexhybriden hatte ganz ähnliche Proportionen wie *N. bicalcarata*. Eine andere Eigenschaft, die für eine Besiedelung mit *C. schmitzi* essentiell ist, ist das große überhängende Peristom, das den Ameisen eine Versteckmöglichkeit in den Kannen bietet. Solch ein Peristom wiesen auch alle Einfachhybriden auf, bei denen beide Eltern ein solcherart gestaltetes Peristom aufwiesen, nicht jedoch *N. bicalcarata* x *gracilis*.

A



B



C



D



Abb. 48. Besiedlung eines Komplexhybriden (höchstwahrscheinlich *N. bicalcarata* / *mirabilis* var. *echinostoma* x *bicalcarata*) mit *C. schmitzi*. A: Bodenkanne. B: Luftkanne. C+D: Ausschnitt aus zwei besiedelten Luftkannen, das Domatium ist von der Kolonie wie bei *N. bicalcarata* angebohrt worden. Auf beiden Bildern ist deutlich erkennbar, dass die Domatien wie bei *N. bicalcarata* verbreiterte Bereiche des bei den Luftkannen rankenden Abschnittes des Kannenstiels sind, jedoch sind diese nicht so deutlich abgesetzt und verbreitert wie bei Luftkannen von *N. bicalcarata*. Auf Bild C sind gut die bei dem Hybrid auch vorhandenen aber wesentlich kleineren Peristomzähne zu erkennen.



Abb. 49. *C. schmitzi* Arbeiterinnen unter dem Kannenperistom des *Nepenthes* - Hybriden. Fotografiert wurde aus dem Kannenlumen nach oben unter das Peristom. Man sieht auch die Peristomzähne sowie die Nektarien zwischen den Peristomzähnen. Die Farbe der Wandung ist grün und das Pflanzengewebe ist weich und papierartig, anders als die hellbraun-rötlich gefärbte festere Wandung von *N. bicalcarata* (vergl. Abb. 32 B).



## 4.3 Diskussion

### 4.3.1 Spezifität der Beziehung

Die Partnerameise von *Nepenthes bicalcarata*, *Camponotus schmitzi* ist obligatorisch mit der Pflanze assoziiert. Sie ist nur in der Symbiosesituation lebensfähig. Sie kann Kolonien nur auf dieser Pflanze gründen und hängt bezüglich Nistraum und Ernährung durch Nektar und Proteinnahrung völlig von ihr ab. Die Pflanze ist erkennbar weniger stark auf ihre Ameisenpartnerin angewiesen. Allerdings hat sie ohne ihre Wirtsameise Schwierigkeiten, Kannen auszubilden. Es gibt einen deutlichen fitnesshemmenden Schaden, der durch den Rüsselkäfer *Alcidodes* sp. bei unbesiedelten Pflanzen verursacht wird (siehe Diskussion Kapitel 5). Auch verpilzen die Kannen im Peristombereich wesentlich schneller, da sie nicht von *C. schmitzi* gereinigt werden, was die Kannenfängigkeit mindert (siehe MERBACH et al. 2001b, Abb. 37 und 38).

### 4.3.2 Phänologie der Ameisen-Pflanzen Interaktion

#### 4.3.2.1 Koloniegründung

Von der Koloniegründung bei *C. schmitzi* konnte im Rahmen dieses Projektes ein großer Teil des Verhaltensrepertoires beobachtet werden: das Bohr- und Fluchtverhalten der Königin sowie das Aushöhlen des Markes aus dem hohlen mit degenerierten Mark gefüllten Domatium. Der Anflug der Königin und ihr Verhalten beim Suchen der passenden Pflanze sowie des Domatiums ist jedoch nicht beobachtet worden.

Es ist davon auszugehen, dass die Tiere auf der Pflanze ein spezifisches Suchverhalten zeigen, wie dies z.B. bei *Cladomyrma* Königinnen auf ihrer Wirtspflanze beobachtet wurde (in MOOG 1991). Diese zeigen ein „spezifisches“ Absuchen der Zweige von *Saraca* - Arten, d.h. sie laufen hastig und schnell junge Internodien in sinusartigen Schleifen ab, verharren sekundenlang an einzelnen Stellen und umrunden wiederholt die Zweige der Wirtspflanze.

Koloniegründungen von *C. schmitzi* Königinnen konnten im Rahmen dieses Projektes mehrfach beobachtet werden, einmal wurde der gesamte Vorgang protokolliert (siehe Anhang 12.3.2). Allerdings hatten in allen Beobachtungen die Tiere ihre Flügel bereits abgeworfen und mit dem Beißen des Eingangsloches in das Domatium begonnen. Der Flügelabwurf muss also bald nach dem Erreichen und Erkennen der Wirtspflanze erfolgen.

Wird das Tier beim Eröffnen des Domatiums gestört, so flüchtet es immer auf direktem Wege unter das Peristom der Kanne, an der es das Gründungsloch aufbeißt. Dort verharrt es mehrere Minuten, bis es wieder herauskommt und weiter arbeitet. Der komplette Öffnungsvorgang inklusive dem Herausholen des Markes aus dem Domatium dauerte mehrere Stunden, bei der komplett dokumentierten Koloniegründung etwas mehr als 4 Stunden (zwischen 10:26 Uhr und 14:32 Uhr Ortszeit). Die Aktivität endete, als die Königin vollständig im Domatium verschwunden war und sich nicht mehr zeigte. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass die Arbeiten am Mark im Domatium zu dem Zeitpunkt noch nicht abgeschlossen waren. Der Eingang wird nicht verschlossen, wie wir dies z.B. bei den *Macaranga*-Symbiosen kennen und wächst auch bis zum Erscheinen der ersten Arbeiterinnen nicht zu.

Es ist keine Aussage möglich, ob das Schwarmverhalten von *Camponotus schmitzi* am Tag oder in der Nacht erfolgt, da die Königin am späten Vormittag bis in den Nachmittag hinein bei der Koloniegründung beobachtet wurde. Bemerkenswert ist, dass die Königin während des ungeschützten Beißvorgangs mit dem Peristom der Kanne einen sehr guten Fluchtort hat und diesen auch nutzt. Viermal konnte während der Koloniegründung beobachtet werden, dass sie gestört wurde und sofort unter das Peristom flüchtete. Solch eine Schutzmöglichkeit ist bei anderen Ameisen-Pflanzen bislang nicht gefunden worden, wiewohl auch hier die jungen Königinnen bei Störung von ihrem Beißort flüchten können.

Bei *Cladomyrma* ist bekannt, dass die Königinnen tagsüber fliegen. Das Schwarmverhalten ist ausführlich dokumentiert bei MOOG (2009). *Crematogaster* Königinnen, die als obligate Kolonien auf *Macaranga* leben, schwärmen und suchen nachts (persönliche Mitteilung MASCHWITZ).

#### **4.3.2.2 Koloniestruktur**

*C. schmitzi* nistet ausschließlich in den Domatien der Boden- und Luftkannen. Ein Großteil der adulten Arbeiterinnen hält sich außerdem in dem geschützten Bereich unterhalb des Peristoms im Kanneninneren auf.

Alle untersuchten Kolonien der Art waren monogyn. Der Nistraum ist polydom. Die Kannen bestimmen die einzelnen Teilkolonien, jedoch beschränkt sich die Kolonie auf eine Pflanze.

Die Koloniestruktur auf *N. bicalcarata* Pflanzen wurde untersucht, indem mehrere Kolonien getrennt (Peristom und Domatium jeweils in getrennte Gefäße) gesammelt und

später ausgezählt wurden. Hierbei konnte klar gesehen werden, dass die Kolonie in der Regel alle lebenden Kannen der Pflanze besiedelt (eine Ausnahme bildet die größte eingesammelte Kolonie mit 21 Kannen. Dort sind nicht alle Kannen besiedelt worden, siehe Anhang 12.3.3). Die Königin befindet sich, sofern sie gefunden wurde, in einem der Domatien. Sie ist nicht physogastrisch.

Die Zahl der Arbeiterinnen, sowohl Major- als auch Minortiere im Domatium, ist unterschiedlich, es finden sich aber zumeist mehrere Kannen, bei denen eine größere Zahl an Tieren vorhanden ist. Die größte Zahl der Tiere im Domatium und unter dem Peristom ist bei den ausgezählten Kolonien im mittleren Bereich der Blätter zu finden bis auf eine Ausnahme (siehe Tab. 16, wo auch die Kanne des jüngsten Blattes mit insgesamt 60 Minor- und Majorarbeiterinnen unter dem Peristom stark besiedelt war.). Die jüngsten und ältesten Kannen wurden ansonsten regelmäßig von weniger Tieren bewohnt (siehe Tab. 15 und Tab. 17, mit unter 10 Arbeiterinnen unter dem Peristom und im Domatium).

Die eine Königin siedelt in einem Domatium. In den beiden Kolonien, in denen je eine Königin gefunden wurden, waren diese im ältesten (siehe Tabelle 17) sowie im zweit-ältesten Blatt zu finden (siehe Tabelle 18).

*C. schmitzi* Teilkolonien besiedeln die Kannen, bis diese absterben und führen das Putzverhalten bis dahin weiter.

#### **4.3.2.3 Besiedlungsdichte und Koloniegröße**

Sprossachsen, die bis zu 20 m hoch in die Baumkronen wuchsen, wurden im Rahmen des Projektes wegen ihrer schweren Zugänglichkeit nur wenige Male untersucht, daher kann für dieses Wuchsstadium von *N. bicalcarata* nichts über die Koloniegröße ausgesagt werden. Waren frisch umgestürzte Bäume mit einer großen *N. bicalcarata* Pflanze erreichbar, so wurde diese auf eine Besiedlung hin untersucht. An 2 Beispielen zeigten sich jeweils sehr kleine Luftkannen mit unbesiedelten Domatien. *N. bicalcarata* produziert beim Klettern in die Kronenregion Luftkannen, die z.T. sehr klein (Kannenhöhe nur noch 5-6 cm) ausgebildet sein können. Die gesamte restliche Sprossachse bis zum Boden ist in diesem Stadium blattlos, höchstens abgestorbene Blattreste hängen noch an der Pflanze. Die kletternde Pflanze bietet einer Kolonie durch die begrenzte Zahl an Kannen und durch die Kleinheit dieser daher nur sehr begrenzten Nist- und Wohnraum an. Der Domatienraum ist ja beschränkt, und die Peristomwände sind bei den relativ kleinen Luftkannen ebenfalls sehr klein. Die Kolonie hat daher keine große Siedlungsfläche. Daher ist sehr wahrscheinlich, dass eine Kolonie, wenn sie so lange lebt, bis ihre

Wirtspflanze klettert, oder wenn die Pflanze in dem Stadium neu besiedelt wird, nicht größer wird als die am Boden in den großen Boden- oder dort auch recht großen Luftkannen untersuchten Kolonien.

Vor allen Dingen ist aber festzuhalten, dass die aus kletternden Sprossachsen umgestürzter Bäume auswachsenden und eindeutig separierten neuen Sprossachsen getrennt besiedelt werden. Viele dieser Kolonien weisen auch Geschlechtstiere auf. Es handelt sich also um reife Kolonien. Eine getrennte Besiedlung spricht dafür, dass die Teile der umgestürzten ursprünglichen Pflanze in typischer Weise nicht mehr besiedelt und verteidigt waren oder nur noch einen sehr kleinen Kolonieanteil aufwiesen. Es erfolgte daraufhin eine Neubesiedelung der neu sprossbürtig austreibenden Achsen.

Von diesen Kolonien weisen die, die Geschlechtstiere entwickeln, untereinander ähnliche Koloniestärken von jeweils wenigen hundert Tieren auf. Auch daraus kann man folgern, dass es nicht eine Riesenkolonie in den Baumkronen gegeben hat, sondern dass die Kolonien nur in den Vitalteilen weiter mit wachsen.

Normalerweise sind die Kolonien mit myrmekophytischen *Camponotus*-Arten und anderen Pflanzenameisen größer, d.h. es handelt sich um viele tausend Tiere pro Kolonie und Pflanze (FEDERLE 1998), was sie in die Lage versetzt, nicht nur Herbivoren sondern auch pflanzliche Konkurrenten auszuschalten. Mit dieser großen Anzahl kann die Kolonie auf der gesamten Pflanze präsent sein. Dort patrouillieren und fouragieren sie und können alle Besucher der Pflanze sowie auch lichtnehmende Konkurrenz angreifen.

Bei *C. schmitzi* handelt es sich damit um einen hochinteressanten Sonderfall: Die Ameisenkonkurrenten werden anders als bei allen anderen bisher bekannten Myrmekophytiesystemen nicht bekämpft. Dies spiegelt sich auch in der kleinen Koloniegröße wider. Eine Kolonie aus wenigen Hunderten von Tieren könnte kaum alle besuchenden Fremdameisen bekämpfen. Dies wäre ja auch bei einer karnivoren Pflanze und Behinderung des Beutefangs für diese nachteilig und würde sie in dem nährstoffarmen Lebensraum stark behindern. *C. schmitzi* putzt auch nicht – auch hier im Gegensatz zu anderen Myrmekophytiesystemen –assimilierende Blätter und wachsende Sprosse sondern nur gezielt die karnivor funktional wichtigen Bereiche, d.h. das Peristom.

Eine quantifizierte Untersuchung mit Nutzen-Kostenabschätzungen könnte die angeschnittene Problematik weiter klären.

#### 4.3.2.4 Wirtserkennung

Über die Wirtserkennung bei *C. schmitzi* Königinnen ist bislang nichts bekannt. Die Art wurde im Gelände trotz intensiver Suche immer nur mit einer Ausnahme auf *N. bicalcarata* nistend gefunden. Bei der Ausnahme handelte es sich um einen Komplexhybrid, der deutlich erkennbare Merkmale von *N. mirabilis* var. *echinostoma* und *N. bicalcarata* zeigte. Die Einzelpflanze war mit einer *C. schmitzi* Kolonie erfolgreich besiedelt worden (siehe Kapitel 4.2.2.11).

Insgesamt wäre es sehr interessant, die Frage der Wirtserkennung näher zu untersuchen. Der Komplexhybrid liefert hierzu bereits die ersten optisch erkennbaren Anhaltspunkte. Zusätzlich müssten hier nur noch Duft- und andere Inhaltsstoffe untersucht werden. Eine umfangreiche Zusammenfassung der Mechanismen zur Wirtserkennung gibt DETHIER (1982).

#### 4.3.3 Anpassungen und Wechselbeziehungen der Symbiosepartner

*N. bicalcarata* versorgt sich als karnivore Pflanze zusätzlich zu den wenigen Mineralstoffen, die sie aus dem sehr nährstoffarmen Boden des Torfsumpfwaldes entnehmen kann, aus den erbeuteten Tierfängen mit Nährverbindungen und Spurenelementen. Dabei gilt, dass sie in ihren hier sehr langlebigen Kannen über ein Jahr lang Tiere anlocken und fangen kann, wenn die Blätter Kannen entwickeln können und nicht durch einen Herbivoren zerstört werden (siehe Kapitel 5). Indem das Peristom geputzt wird und sauber bleibt, verpilzt es nicht und bleibt über den gesamten Zeitraum funktionsfähig.

Die besiedelnden Ameisen sorgen dafür, dass sich mehr Kannen entwickeln als in unbesiedelten Pflanzen, indem sie die kannenknospenzerstörenden Rüsselkäfer (*Alcidodes* sp., siehe Kapitel 5) selektiv verjagen und mit selektiver Reinigung des Peristoms sowie des Bereiches um das Eingangsloch des Domatiums die Fangtüchtigkeit der Kanne bis ins hohe Blattalter gewährleisten.

Auf der anderen Seite entnehmen die Ameisen jedoch frisch gefangene Beute aus den Kannen, um diese proteinhaltige Nahrung an ihre Larven zu verfüttern. Bevorzugt nehmen sie das Gewebe der Kannenopfer in ihren Kropf auf, um es zu einem Domatium zu tragen, wo der Kropfinhalt an die Larven verfüttert wird. Damit entfernen sie diese Nährstoffe, die der Pflanze zur Verfügung stehen, denn der ausgeschiedene Larvenkot bleibt z.T. in den Exuvien bei der Entwicklung und dem Schlupf der fertigen Ameise zurück und wird zusammen mit dieser von den Arbeiterinnen nach draußen transportiert. Die Pflanze könnte höchstens davon profitieren, wenn sie durch ihre Wurzeln diese Nährstoffe aus

dem Boden entnehmen kann, aber die Konkurrenz um die Nährstoffe im Boden ist bei den nährstoffarmen Böden des Torfsumpfwaldes sehr groß.

Ein sehr kleiner Teil der Nährstoffe, die die Ameisen von der Pflanze erhalten, wird recycelt und kommt der Pflanze wieder zugute, denn die adulten Arbeiterinnen sind ja fast die gesamte Zeit unter dem Peristom und ihr Kot fällt natürlich in die Kanne hinein und kann von der Pflanze resorbiert werden. Allerdings ist dieser Kot nicht wie der stickstoff- und phosphorreiche Larvenkot, der der Pflanze verloren geht, stickstoffarm, denn die adulten Tiere ernähren sich ja von dem zwar kohlenhydratreichen, aber stickstoff- und phosphorarmen Nektar der Pflanze. Anders ist es bei kotfangenden Vertretern der Gattung *Nepenthes*, wie bei *N. lowii*, die nektarfressende Vögel und Kleinsäuger anlockt, die in die Kanne koten (siehe CLARKE et al. 2009), bei *N. rajah*, die neben dem regulären Beutefang die Kleinnager mit Nektar anlockt und Kot auffängt (siehe GREENWOOD et al. 2011) oder bei *N. rafflesiana* und *N. bicalcarata*, die auch schon einmal als Unterschlupf für Fledermäuse (siehe GRAFE et al. 2011, SCHÖNER et al. 2013) fungieren können und dann den willkommenen mineralstoffreichen Kot dieser Vertebraten mit aufammelt. Die Pflanze lässt es sich also etwas kosten, Ameisen zu beherbergen.

#### **4.3.3.1 Nährstoffversorgung der Ameisen**

##### **4.3.3.1.1 Kohlenhydratreiche Nahrung**

Dieser Aspekt wurde in Kapitel 3 eingehend diskutiert.

##### **4.3.3.1.2 Proteinhaltige Nahrung**

Viele Myrmekophyten besitzen sogenannte Fraßkörper, in denen als wichtigste Nährstoffe neben Kohlenhydraten Proteine und Lipide von der Pflanze bereitgestellt werden (z.B. FIALA & MASCHWITZ 1992, FEDERLE 1994, 1998, Moog, 2009). Oft werden diese auf den Blättern der Pflanze gebildet, seltener auf der Sprossachse. *N. bicalcarata* Pflanzen besitzen keine entsprechenden Bildungen, sie sind auch von keiner anderen Art dieser Gattung bekannt. Solche Fraßkörper werden oft bei obligaten Interaktionen von den Pflanzen produziert (vergl. z.B. *Macaranga bancana* und alle anderen *Macaranga* Arten, die von *Crematogaster* Arten besiedelt werden, FIALA & MASCHWITZ 1992). Da *C. schmitzi* Kolonien zur Deckung ihres Proteinbedarfes die Pflanze nicht verlassen, sind die Tiere auf eine sich nicht erschöpfende Proteinquelle auf der Pflanze angewiesen, ähnlich wie das die Fraßkörper anderer Myrmekophyten sind. Die Ameisen finden eine derartige Quelle in der Ausbeutung der gefangenen Insekten, aber sie können diese Proteinquelle nur durch eine weitere sehr spezifische Anpassung an ihre Wirtspflanze

erschließen, indem sie als bislang einzige Ameisenart das Schwimmen und Tauchen gelernt hat (siehe CLARKE & KITCHING 1995, BOHN & FEDERLE 2012). Dadurch stiehlt sie ihrer Wirtspflanze deren Phosphat- und Nitratquelle, während andere Ameisenpflanzen ihren Partnerameisen in Form von Fraßkörpern solche Nahrung selbst produzieren und sie ihnen liefern.

#### **4.3.3.1.3 Fremdnahrung**

*C. schmitzi* wurde in keinem der Experimente beim Einbringen von Salzlösung oder Säugerurin beobachtet, allerdings konnte sie problemlos mit kohlehydratreicher Lösung in Form von verdünntem Honigwasser angefüttert werden, wenn man dieses auf das Peristom, den Peristomzahn oder die Deckeloberseite pipettierte. Jedoch foragierte die Partnerameisen nicht zu anderen Pflanzenteilen oder außerhalb der Pflanze auf eine Zuckerquelle. Normalerweise foragieren viele Tropenwaldameisen auf Säugerurin oder andere Vertebratenfäkalien. So kann man die in Südostasien von Sumatra bis Thailand beheimatete Rossameise *Camponotus gigas* oft beim Sammeln von Vogelkot beobachten (mündliche Mitteilung MASCHWITZ). Dasselbe gilt auch für Salzlösungen.

#### **4.3.4 Bekämpfung von Epiphyllen und Säuberungsverhalten**

*C. schmitzi* zeigt ein sehr selektives Reinigungsverhalten auf *N. bicalcarata*. Das Peristom inkl. der Peristomzähne und die nähere Umgebung des Eingangsloches am Domatium sowie der Innenraum des Domatiums werden bis ins hohe Blattalter (solange die Kanne besiedelt ist) von Pilzbewuchs und anderen Epiphyllen freigehalten. Alle Abfälle werden nach draußen transportiert. Die Peristomregion verpilzt und verschmutzt an nicht besiedelten Pflanzen rasch und macht dann damit die Kannen weniger fangtüchtig. Das Putzverhalten ist also sehr wichtig für die Aufrechterhaltung der Fängigkeit der sehr langlebigen Kannen. In einer aktuellen Studie konnte die Wirksamkeit dieses Verhaltens auch quantitativ belegt werden (siehe THORNHAM et al. 2012).

*C. schmitzi* befreit allerdings nicht, wie das häufig bei anderen Myrmekophytiesystemen zu beobachten ist, die Oberfläche ihrer Wirtspflanze von Schlinggewächsen, Epiphyllen und Epiphyten. Auf der gesamten restlichen Pflanze (blattspreitenartig verbreiterte Blattbasis, Blattstiel, Kanne, Sprossachse) wachsen epiphytische Organismen wie Moose, Algen, Flechten und Pilze ungestört von den Ameisen, die diese nicht beschädigen. Außerdem beißt sie die Trägerpflanze nicht an und beschädigt natürlich auch nicht ihre eigene Wirtsliane. Diese Überlegung gilt natürlich ganz generell für kletternde

Ameisenpflanzen, etwa myrmekophytische Rotangpalmen (mündliche Mitteilung MASCHWITZ), da Kletterpflanzen davon abhängig sind, Kontakt zu anderen Pflanzen zu haben.

In zahlreichen Myrmekophytiesystemen werden Rankenpflanzen von den Partnerameisen auf ihren Wirtsbäumen zerbissen. Beispielsweise zeigten Studien bei *Macaranga puncticulata*, dass bei einer mit einer *Colobopsis* besiedelten Ameisenpflanze ein signifikant reduzierter Rankenbewuchs vorlag. Bei der gleichen Pflanzengattung trat diese Reduzierung auch bei Besiedlung mit *Crematogaster* auf (siehe FIALA, 1988, FEDERLE 1994, 1998). Rankenbeißen kommt auch bei weiteren myrmekophytischen *Camponotus* Arten vor (mündliche Mitteilung MASCHWITZ).

#### 4.3.5 Kastration der Wirtspflanze

Die Symbiose zwischen *N. bicalcarata* und *C. schmitzi* klingt nach der bisherigen Schilderung so, als sei das Verhältnis der Partner sehr harmonisch und alle Interaktionen zu beider Nutzen angelegt. Dem ist jedoch nicht so. *C. schmitzi* arbeitet auch „zu ihrem Eigennutz“ und zeigt hier einen parasitischen Charakter: Sowohl an Freilandpflanzen als auch an im Gewächshaus gehaltenen Partnersystemen konnte beobachtet werden, dass die Ameisen manchmal die Blütenknospen ihrer Wirtspflanzen zerbeißen und so verhindern, dass sie Samen ansetzen und zur Reife bringen. Anders gesagt, sie kastrieren sie.

Es hat bereits Spekulationen über den Zweck von Kastrierungen von Blütenständen in der Literatur gegeben [YU 1997, 1998, 2001, STANTON et al. 1999, MOOG, 2002, IZZO 2002, GAUME et al. 2005, FREDERICKSON 2009, MALÉ et al. 2012, MALÉ et al. 2014]. In der Ameisenpflanze *Cordia nodosa* führt die Kastration der Blütenstände zu einem signifikanten Anstieg der Produktion von Domatien und konsequenterweise zu einem größeren Wohnraum für die Ameisen. Bei *N. bicalcarata* konnten entsprechende Untersuchungen bislang nicht durchgeführt werden. Wie auch immer – die Größe der kastrierten Infloreszenzen erreicht nur circa  $\frac{1}{4}$  der Größe der völlig entwickelten weiblichen Blütenstände. Der Sinn eines solchen Tuns ist leicht zu erschließen: Damit wird verhindert, dass die Pflanzen Stoff und Energie in die Erzeugung von eigenen Nachkommen stecken und in der Zeit der Samenreife nicht oder nur verzögert wachsen und dann zum Nachteil der Ameisen keine neuen Domatien und frische, gut produktive Nektarien erzeugen. Selbst die Reduktion der Größe der weiblichen Infloreszenz könnte zur Folge haben, dass die Pflanze anstatt dessen ihre Blattproduktion steigert, was in diesem Falle auch die Domatienproduktion erhöhen würde. Da jedoch bislang nur eine sehr kleine Anzahl von blühender *N. bicalcarata* Pflanzen beobachtet werden konnte,



und die Pflanzen extrem langsam wachsen (1-2 Blätter pro 3 Monate), wäre eine quantitative Untersuchung dieses Phänomens nur über einen sehr langen Zeitraum möglich.

Die Beobachtungen an *N. bicalcarata* Pflanzen zeigen im Gegensatz zu denen an *Cordia nodosa*, dass auch ein echter Symbiont, den *C. schmitzi* für *N. bicalcarata* wohl darstellt, im Stande ist, die Wirtspflanze zu kastrieren. Yu (1998, 2001) diskutiert bei seinen Untersuchungen immer eine Gegenspielerameisenart, die parasitisch auf der Ameisenpflanze lebt und kastriert, während der echte Symbiont nicht kastriert. Eine Kastration ist auch von einer Reihe anderer Myrmekophytie - Symbiosen, etwa von dem gründlich untersuchten südostasiatischen *Macaranga* – *Crematogaster* Symbiosekomplex (MOOG, 2002) bekannt. Bei mehreren *Macaranga*-Arten zerstörten Partnerameisen zeitweise die Blüten ihrer Wirte, wobei sich dieses Verhalten bei mehreren *Crematogaster*-Arten, die verschiedene *Macaranga*-Arten besiedeln, zeigte. Im Rahmen ihrer Arbeit zeigte sich durch die Analyse verschiedener Kolonie- und Wirtspflanzen-Parameter, dass nicht Nahrungs- bzw. Nistraumlimitierung, sondern die Koloniegröße ein entscheidender Faktor für das Kastrieren des Wirtes war. Überschritten die Kolonien eine bestimmte Größe, so setzte zum einen das Kastrationsverhalten der Ameisen aus und zum anderen nahm die Außenaktivität der Ameisen deutlich ab bei gleichzeitiger Brutzunahme und Zunahme der Geschlechtstierproduktion. Dies deutete darauf hin, dass *Crematogaster*, die noch nicht ihre reife Koloniegröße erreicht haben, die Blüten ihres Wirtsbaumes zerstören, während reife Kolonien dies nicht mehr tun.

## 4.4 Zusammenfassung zu Kapitel 4

Innerhalb der karnivoren Pflanzengattung *Nepenthes* ist in einer Art - *N. bicalcarata* – eine obligate Wechselbeziehung zu einer Ameisenart – *Camponotus schmitzi* – verwirklicht. Bezüglich der Pflanze wurden Bau und Wuchs von *N. bicalcarata* im Hinblick auf die Besiedlung durch und das Zusammenleben mit Ameisen betrachtet.

Dies sind:

- EFN als Kohlenhydratquelle
- Von selbst hohle aber nicht selbst öffnende Domatien an den Blattstielen
- Schutzräume für die obligaten Ameisen unter dem Peristom oberhalb der Kannenflüssigkeit
- Frische Beute in der Kannenflüssigkeit als Proteinnahrungsquelle für die besiedelnden Ameisen.

Es wurden unspezifische Besiedler (*Crematogaster* sp.) auf *N. bicalcarata* entdeckt und die Interaktion dokumentiert.

Detaillierte Untersuchungen zur Biologie von *Camponotus schmitzi*, dem regulären Besiedler wurden mit folgenden Resultaten durchgeführt:

- 1 Die Koloniegründung wurde dokumentiert.
- 2 Bei *C. schmitzi* handelt sich um monogyne Kolonien, die jeweils eine Pflanze besiedeln, aber – bedingt durch die Besiedlung von auf der Pflanze lokal abgegrenzten Bereichen (den Kannen) – polydom ausgeprägt sind. Honigtau liefernde Pflanzenläuse sind in der Interaktion nicht vorhanden.
- 3 Die Koloniestruktur von *C. schmitzi* wurde bearbeitet: Es handelt sich um kleine Kolonien mit höchstens mehreren hundert Tieren, die einzelne Pflanzen, dort aber sämtliche intakte Kannen einer Pflanze besiedeln. Die einzige Königin hält sich in einem Domatium auf, der Großteil der Arbeiterinnen verbirgt sich unter dem Peristom. Es wurden jedoch nur exemplarisch kletternde Pflanzen aus den Baumkronen untersucht, so dass die Koloniegröße dahingehend spekulativ bleibt.

*C. schmitzi* nutzt folgende Ressourcen der Pflanze:

- Wohnraum:
  - Domatien der Luft- und Bodenkannen werden mit einem Eingangsloch geöffnet und für den Aufenthalt und die Aufzucht der Larven genutzt.
  - Die Unterseite des Kannenperistoms wird als zusätzlicher Schutzraum und Aufenthaltsort für die adulten Tiere genutzt.
- Nährstoffversorgung:
  - Zur Nährstoffversorgung mit Kohlenhydraten werden die EFN am Peristom, insbesondere der großen Peristomzahnnektarien genutzt, sämtliche anderen Nektarien nicht.
  - Proteinhaltige Nahrung erhält die Kolonie ausschließlich aus der Kannenflüssigkeit (frische Beutetiere und erbeutete aquatische kommensale Mückenlarven).
  - Fremdnahrung in Form von Säugerurin oder Salzlösungen wird nicht angenommen, jedoch auf die Kanne aufgebrachte verdünnte Honigwasserlösungen.

Folgende Aktivitäten der *C. schmitzi* Kolonien wurden beobachtet und bearbeitet:

- *C. schmitzi* zeigt ein selektives Säuberungsverhalten auf der Pflanze, indem sie nur das Peristom sowie den direkten Bereich um das Eingangsloch am Domatium sauber hält.
- *C. schmitzi* entfernt eindringendes Wasser aus den Domatien.
- *C. schmitzi* Kolonien kastrieren z.T. ihre Wirtspflanze.
- Die Aktivitätszeiten von *C. schmitzi* wurden beschrieben.

Der Besiedlungsgrad der *N. bicalcarata* Bestände mit *C. schmitzi* in einem *Shorea albida* Primärwaldgebiet wurde dokumentiert.

Die Wirtsspezifität von *C. schmitzi* wurde untersucht. Besiedlung wurde ausschließlich auf *N. bicalcarata* gefunden bis auf einen *Nepenthes* Naturhybrid, der ebenfalls besiedelt war.

Die Ergebnisse wurden vergleichend mit Studien zu den Ameisenpflanzen *Macaranga-Colobopsis* (FEDERLE 1994, 1998), *Macaranga-Crematogaster* (FIALA 1988) sowie der Pflanzenameisengattung *Cladomyrma* (MOOG 2009) diskutiert.

## 5 Warum eine karnivore Pflanze mit einer Ameise kooperiert. Selektive Verteidigung gegen pflanzenzerstörende Rüsselkäfer bei *N. bicalcarata*

Die Insekten-Pflanzen Beziehung der karnivoren paläotropischen Kannenpflanze *Nepenthes bicalcarata* ist bereits seit über 200 Jahren ein Gegenstand von intensivem Interesse (siehe z.B. LINNAEUS 1737). Diese Gattung repräsentiert ein klassisches Beispiel einer karnivoren Pflanzenart, von der man vermutet, dass sie Beuteinsekten hauptsächlich durch Nektar anlockt, der von den zahlreichen überall auf den oberirdischen Pflanzenteilen vorhandenen aber hauptsächlich auf den Kannen sezernierenden EFN produziert wird (MERBACH et al. 2001).

Im Allgemeinen funktionieren EFN bei Pflanzen als Anlockungsmittel für Ameisen, die für die Verteidigung der Pflanze gegen Herbivoren sorgen (DAVIDSON & MCKEY 1993, JOLIVET 1996). Bei *Nepenthes* als Paradebeispiel einer Karnivoren besteht generell die Auffassung, dass EFN der Beuteanlockung dienen. Keine Studie über *Nepenthes* hat sich bislang auf Schäden der Pflanze, ausgelöst durch Herbivoren, konzentriert. Das Hauptaugenmerk lag bisher auf den Themen Karnivorie, Anlockung und Zusammensetzung der Beute (JUNIPER et al. 1989, MORAN 1996, MORAN et al. 1999, TAN 1997, BOHN & FEDERLE 2004) oder war auf die Ökologie der Kannen - Phytotelmata ausgerichtet (u.a. THIENEMANN 1933, BEAVER 1979, 1983, CLARKE & KITCHING 1993, CLARKE 1992, 1998, 1995 sowie ein historischer Überblick bei JUNIPER et al. 1989). Erst in den letzten Jahren haben einige Autoren die Vermutung geäußert, dass der extraflorale Nektar von *Nepenthes* als zusätzliche Funktion der Anlockung von Ameisen zur Verteidigung gegen Herbivoren dienen könnte. Dies wurde insbesondere bei *N. bicalcarata*, der einzigen myrmekophytischen Art dieser großen Kannenpflanzengattung diskutiert, die in Symbiose mit einer Partnerameise lebt (JOEL 1988, HÖLLDOBLER & WILSON 1990, ZIZKA 1990, 1991). Allerdings wurden noch keine experimentellen Studien durchgeführt, um diese Hypothese zu unterstützen. Untersuchungen in dieser Arbeit (MERBACH et al. 2001, siehe Kapitel 3) wiesen bereits darauf hin, dass bei der Gattung *Nepenthes* die Funktion der EFN nicht nur in der Anlockung potentieller Beute liege sondern auch dem Schutz der Pflanze vor Herbivoren dienen könnte. Die Sekretion von Nektar kann insbesondere in jungen, sich entwickelnden Blättern beobachtet werden, die bislang noch nicht in den Beutefang mit einbezogen wurden, weil ihre Kannen zu dem Zeitpunkt noch nicht vollständig entwickelt sind. Bereits dieser Sachverhalt weist auf eine potentielle Schutzfunktion hin.

*N. bicalcarata* hat, außer dass sie eine fleischfressende Pflanze ist, ein einzigartiges und höchst ungewöhnliches Myrmekophytensystem entwickelt (siehe auch Kapitel 4). Die Ameisenart *C. schmitzi* kolonisiert obligat *N. bicalcarata*, während die Pflanze offensichtlich nicht obligat auf die Ameisenart angewiesen ist (SCHUITEMAKER & STÄRKE 1933, CLARKE 1992, CLARKE & KITCHING 1995). Die meisten Arbeiterinnen von *C. schmitzi* halten sich in der Regel unter dem Peristom der Kannen auf, während die Brut in den Kannenstielomatien aufgezogen wird. *C. schmitzi* Arbeiterinnen verlassen in der Regel nicht die Wirtspflanze. Die Ameisen erhalten Nektar hauptsächlich von den Peristomnektarien, insbesondere von den sehr großen EFN der Peristomzähne, die nur bei dieser Art zu finden sind. Ihre einzige Proteinquelle besteht aus der ertrunkenen Beute der Kannenflüssigkeit sowie den erbeuteten aquatischen Insektenlarven der Infauna, die durch gekonntes Tauchen in der Kannenflüssigkeit gejagt und unterm Kannenrand zerlegt und gefressen werden (siehe Abb. 35, eigene Beobachtungen, CLARKE & KITCHING 1995, BOHN & FEDERLE 2012).

CLARKE (1992, 1995) hat herausgefunden, dass, falls (experimentell) große Beute von der Kanne erbeutet wurde, die Ammoniakkonzentration und in diesem Zusammenhang die Verwesungsrate in den Kannen anstieg. Dieser Fall trat dann ein, wenn die Kanne unbesiedelt war und keine *C. schmitzi* Arbeiterinnen unter dem Peristom waren. Er schloss aus seinen Ergebnissen, dass die Ameisen die Verwesungsrate dadurch herabsetzten, dass sie große Beutetiere zerlegten, die die Ammoniak-Konzentration sonst erhöhten. Die erhöhte Ammoniak-Konzentration in den mit übermäßig viel Beute gefüllten Kannen tötete manchmal die Infauna, manchmal sogar die Kannen. Da er der Meinung war, dass die Infauna von Vorteil für die Kannenpflanzen ist, war seine Aussage, dass die Erhaltung der Infauna durch die Reduktion der Ammoniak-Konzentration durch die Ameisen ein positiver Effekt ist. Daher stufte der Forscher, der das Problem ausschließlich unter dem Phytohelm Aspekt betrachtete, gemäß seiner Extremexperimente diese Beziehung zwischen Kannenpflanze und Ameisenkolonie als mutualistisch ein.

Neben diesen partnerspezifischen Ameisen besuchen zahlreiche andere unspezifische Ameisenarten die Nektarien der Pflanze. In zahlreichen Ameisen-Pflanzen-Assoziationen verteidigen generell die Ameisenpartner ihre Ressourcen und damit die gesamte Partnerpflanze gegen Herbivoren (siehe Überblicke z.B. in HUXLEY 1986, BRONSTEIN 1998, DAVIDSON & MCKEY 1993). Der Schutzwert der Ameisen ist jedoch unterschiedlich, je nachdem, welche besuchende oder kolonisierende Ameisenart involviert ist, wie groß ihr Grad an Spezifität ist oder wie groß die Kolonie der jeweiligen Ameisenart ist. Hier gibt

es große Unterschiede. Ameisen sind aber nach eigenen Untersuchungen auch die eigentlichen Beuteobjekte von *N. bicalcarata* (MERBACH & ZIZKA, unveröffentlicht).

Die Vorteile, Ameisen als Bewohner oder Besucher auf der Pflanze zu haben, die nicht Beute für die fleischfressende Pflanze sind, insbesondere in Bezug auf eine Beschützerfunktion vor Herbivoren, ist bislang für *N. bicalcarata* wie auch für andere Kannenpflanzenarten noch nicht untersucht worden. Daher war eines der Ziele dieser Studie, den Fraßschaden für *N. bicalcarata* zu bestimmen und relevante Herbivore zu finden. Während der Arbeit an diesem Thema wurde eine Rüsselkäferart – *Alcidodes* sp. – entdeckt, die ein Schlüsselherbivor bei *N. bicalcarata* zu sein scheint. Auf Grundlage dessen wurden eine ganze Reihe von Experimenten mit diesem Rüsselkäfer durchgeführt. Die Hauptfragestellung war, ob und falls dies der Fall sein sollte wie die *C. schmitzi* Partnerameisen ihre Wirtspflanze gegen diesen spezifischen pflanzenfressenden Feind verteidigen. Als die Untersuchungen zu den Fraßschäden an *Nepenthes* div. sp. begannen, waren noch keine vergleichbaren Forschungen durchgeführt worden. Daher wurde zuerst im Freiland nach einem Überblick aller vorhandenen Schäden bei *Nepenthes* gesucht. In dieser Anfangsstudie waren weder Schäden in den Kannenknospen (kleine Bohrlöcher) noch der herbivore Rüsselkäfer *Alcidodes* sp. entdeckt worden. Die bei vielen Blättern vertrockneten oder fehlenden Kannenknospen waren irrtümlicherweise für Trockenschäden missinterpretiert worden, wie diese im Gewächshaus oft beobachtet werden können. Daher werden diese Untersuchungen vor der Entdeckung des Rüsselkäfers *Alcidodes* sp. für diese Arbeit als Voruntersuchungen eingestuft, die aber Aussagen zum Flächenfraß an verschiedenen *Nepenthes* Arten zulassen.

Die Studien begannen mit einem Überblick des Herbivorenschadens an verschiedenen Standorten in Brunei Darussalam, wobei die 5 mehr oder weniger im gleichen Lebensraum vorkommenden Arten *N. ampullaria*, *N. bicalcarata*, *N. gracilis*, *N. mirabilis* var. *echinostoma* und *N. rafflesiana* untersucht wurden. Überraschenderweise wurde entdeckt, dass Flächenfraßschaden an den Blattflächen durch Herbivore bei *N. bicalcarata* nicht wie generell für Ameisen-Pflanzen Assoziationen beobachtet, keine Rolle zu spielen schien. Die durch die Rüsselkäfer ausgelösten Schäden an den jungen Blättern waren dagegen sehr groß, insbesondere in der Region der Kannenknospen bei verschiedenen *Nepenthes*-Arten. Diese Schäden resultierten häufig in dem Verlieren der Fähigkeit dieses Blattes, eine funktionierende Falle zu entwickeln, was in diesen ohnehin nährstoffarmen Lebensräumen bedeutet, dass die betroffenen Pflanzen dadurch bedingt noch weniger Nährstoffe erhielten. Ein Großteil der Ergebnisse dieses Kapitels ist im Jahre 2007 bereits veröffentlicht worden (siehe MERBACH et al., 2007, Kapitel 14.1.2).

## 5.1 Fragestellungen und Ziele zum Themenbereich selektive Verteidigung gegen pflanzenzerstörende Rüsselkäfer bei *Nepenthes bicalcarata*

*N. bicalcarata* weist durch ihre Assoziation mit *C. schmitzi* ein enges, offensichtlich symbiontisches Verhältnis auf. Daneben ist diese fleischfressende Pflanze attraktiv für nektarsammelnde unspezifische Ameisen und andere Besucher. Im Zusammenhang mit dieser Kannenpflanzen-Ameisen-Assoziation wurde ein Fragenkomplex bearbeitet, der im Folgenden abgehandelt wird:

Erhalten die Pflanzen von den Ameisen einen Schutz gegen Phytophagen? Dabei lag der Fokus auf dem Schaden der Kannenknospen und ganzen Blättern bei *N. bicalcarata*. Vergleichend wurden auch die Fraßschäden von fünf anderen im gleichen Lebensraum wachsenden *Nepenthes* Arten untersucht.

Es wurde außerdem der Frage nachgegangen, ob *C. schmitzi* bzw. andere unspezifische nektarienbesuchende Ameisen (z.B. *Crematogaster* spp., *Polyrhachis* spp., *Camponotus* spp.) die Pflanze gegen den Rüsselkäfer *Alcidodes* sp. verteidigen.

## 5.2 Ergebnisse

### 5.2.1 Überblick der Schäden und Identifikation des Pflanzenschädlings

Nicht näher bestimmte unterschiedliche Raupenarten wurden beim Fressen auf *N. gracilis*, *N. mirabilis* var. *echinostoma*, *N. rafflesiana* und *N. ampullaria* sowie selten auch auf *N. bicalcarata* beobachtet. Sie zerstörten mit flächigen Fraßmustern oft große Blatteile der blattspreitenartig verbreiterten Blattbasis und manchmal auch Teile der Kannenwand, des Deckels oder des Peristoms (siehe Abb. 50). Keine weiteren Phytophagen konnten an *Nepenthes* gefunden werden, bis durch Zufall ein Rüsselkäfer (*Alcidodes* sp.) beim Bohren von Löchern in die Kannenknospen von *N. bicalcarata* entdeckt wurde. Hauptsächlich konnte er an *N. bicalcarata*, häufig an *N. ampullaria* und seltener auch an *N. mirabilis* var. *echinostoma* und *N. rafflesiana* beobachtet werden. Ähnliche Bohrschäden konnten auch an *N. albomarginata* gefunden werden. Die Rüsselkäfer wurden regelmäßig im Sumpfwald und weniger zahlreich in den umliegenden degenerierten Waldgebieten gefunden, aber nie auf anderen Pflanzen als auf *Nepenthes*. Seither konnten diese Rüsselkäfer regelmäßig an den jüngsten Blättern dabei beobachtet werden, dass sie Löcher in die jüngsten Blattbereiche bohrten. Dabei begannen sie mit dem beißen immer an den Kannenknospen und setzten dies Richtung Blattstiel und spreitenartige Blattbasis fort, wenn sie ungestört blieben.

Vor allem zwei verschiedene Arten von Schadmustern wurden bei den untersuchten *Nepenthes* Arten gefunden:

- a) flächige fehlende Teile der Blätter und
- b) sehr kleine gebohrte Löcher.

Alle Bohrlöcher in die Kannenknospen hatten einem Durchmesser von je ca. 0,5mm. Diese kleinen charakteristischen Löcher wurden bei den Kannenknospen aller untersuchten *Nepenthes* Arten bis auf *N. gracilis* entdeckt. Die Bohrlöcher in den Kannenknospen brachten die Knospen zum Austrocknen, sie entwickelten sich nicht weiter in eine funktionierende Falle und fielen oft von dem sich entwickelnden Blatt ab, was als Ergebnis ein Blatt hervorbrachte, das alle Teile ohne Schaden ausbildete, jedoch fehlte im Anschluss an den Kannenstiel die Kanne.

Bevor letztgenanntes Schadmuster (Muster b) erkannt wurde, wurde eine Kartierung der flächigen Schadmuster (Muster a) bei fünf *Nepenthes* Arten durchgeführt (siehe Abb. 52). Fast kein Schaden wurde bei allen Arten am Ansatzpunkt des Blattes, am Spross



und am Kannenstiel gefunden. Die verschiedenen Teile der Kannen (Kannenwand, Peristom und Deckel) waren nur bei *N. rafflesiana* beträchtlich beschädigt (aber nur bei 5% der untersuchten Blätter). Ein nicht so großer Schaden der gleichen Blattteile wurde auch bei *N. gracilis* (Deckel und Wand) und *N. mirabilis* var. *echinostoma* (nur Deckel), aber nur bei 1% der Blätter gefunden. Flächige Schäden der Blattbasis wurden bei allen fünf Arten gefunden, aber erhebliche Schäden von mehr als 50% der Blattbasis waren nur ein einziges mal d.h. extrem selten bei *N. gracilis* und *N. bicalcarata*, aber häufiger bei *N. rafflesiana* und *N. mirabilis* var. *echinostoma* vorhanden. Die stärkste Beschädigung der Blattbasis konnte bei *N. ampullaria* mit 46% aller untersuchten Blätter gefunden werden.

Was *N. bicalcarata* angeht, spielen diese Arten von Schäden an allen im Rahmen des Projektes aufgesuchten Standorten offensichtlich keine größere Rolle. In einem *Shorea albid*a Sumpfwald wurden 13 Pflanzen mit 117 Blättern untersucht. Substantieller Flächenfraß war nie an den Kannen festzustellen (siehe Abb. 52). Der gesamte Schaden war sehr gering. Nur 15 Blätter (12,8%) zeigten minimalen Schaden (< 5 %), ein Blatt wies einen Schaden um 25 %, ein weiteres einen Schaden um 50 % Flächenfraß auf. An einem zweiten Standort, einer fast vegetationslos degradierten Heidewaldfragmentfläche auf weißem Sand wurden 9 Pflanzen mit 92 Blättern untersucht und keinerlei Flächenfraßschaden gefunden. So spielt dieser Schadtyp offenbar keine große Rolle bei *N. bicalcarata*. Nur 7% aller untersuchten Blätter wiesen 5% flächige Fraßschäden an der Blattbasis auf. Nie konnte beobachtet werden, dass größere Teile des Kannengewebes von voll entwickelte Kannen gefressen worden waren, wie das häufig bei *N. rafflesiana* auftrat.

Im Gegensatz zu Flächenfraßschäden waren die Bohrschäden (Abb. 51 sowie Abb. 54 a+b), die durch den Rüsselkäfer *Alcidodes* sp. (Abb. 54 c+d) verursacht worden waren, erheblich. Der Rüsselkäfer wurde sehr häufig dabei beobachtet, wie er an den Kannenknospen oder jungen Blättern von *N. bicalcarata*, aber auch bei den anderen Arten (ausgenommen *N. gracilis*) fraß. *N. gracilis* besitzt sehr kleine Kannenknospen und wurde deshalb möglicherweise nicht von den Rüsselkäfern angebohrt.



Abb. 50. *N. ampullaria* Pflanze mit extremem Flächenfraß, insbesondere an den blattspreitenartig verbreiterten Blattbasisbereichen.



A

B

Abb. 51. Entwicklung der durch *Acidodes* sp. verursachten Schäden: Wird das gesamte junge Blatt durch das Bohren des Rüsselkäfers stark geschädigt, sieht es kurz nach der Schädigung aus wie A, nach der vollständigen Entwicklung des wie in A geschädigten Blattes wie B.

Im Folgenden konzentrierten sich die Untersuchungen der Bohrschäden auf *N. bicalcarata* und es wurde eine Erfassung der Verteilung der Bohrlöcher, die von *Alcidodes* sp. verursacht worden waren, erstellt, wobei durch die Partnerameise *C. schmitzi* besiedelte, unbesiedelte und ehemals besiedelte *N. bicalcarata* Pflanzen verglichen wurden (siehe Abb. 53). Dabei wurden zwei verschiedene Typen von Bohrschäden unterschieden: einzelne Bohrungen in die Kannenknospen (Abb. 54 a), die dann auftraten, wenn die Rüsselkäfer kürzere Zeitintervalle am Bohren waren. Sie schafften es dann zwar, die Kanne zu zerstören, aber die anderen Blattbereiche blieben intakt. Diese Schadensmuster wie in Abbildung 54 a wurde Kannenschaden ('destruction of pitcher, type DP') genannt. Der andere Bohrschadentyp konnte dann auftreten, wenn sich die Rüsselkäfer lange Zeit ungestört auf der Pflanze aufhalten konnten. In diesem Fall konnten sie den oberen Vegetationspunkt der Pflanze inklusive der jungen Blätter vollständig durch Beißen durchlöchern, was dazu führte, dass das jüngste Blatt, oft zusammen mit dem Vegetationspunkt, total zerstört wurde (Abb. 54 b). Dieser Schadenstyp wurde Totalschaden Junges Blatt (destruction of youngest leaf, type DL) genannt.

Ein Vergleich der mit *C. schmitzi* besiedelten und der unbesiedelten Pflanzen zeigte einen deutlichen Unterschied in der Intensität der Schäden, die durch *Alcidodes* sp. verursacht wurden (Abb. 53). Beide Bohrschadentypen DP und DL waren am niedrigsten in besiedelten und am höchsten in unbesiedelten Pflanzen. In unbesiedelten Pflanzen waren 73,5% (346 von 471) der Kannen durch Bohrschäden beschädigt und nicht entwickelt (DP), und ein Totalschaden des ganzen jungen Blattes (DL) wurde in 4,3% gefunden (20 of 471). Der Anteil der beiden Schadensarten war signifikant niedriger bei den besiedelten Pflanzen: nur 52,0% (590 von 1134) der Kannen wurden zerstört (DP) und nur 1,4% (16 von 1134) der gesamten Blätter (DL) wurden insgesamt beschädigt (siehe Abb. 53 und 54) (DP:  $N = 1605$ ,  $\chi^2$  df = 1 = 62.89,  $p < 0.0001$ ; DL:  $N = 1605$ ,  $\chi^2$  df = 1 = 12.2,  $p = 0.0005$ ).

Bei ehemals besiedelten Pflanzen waren die typischen Eingangslöcher in den Domatien vorhanden, die von *C. schmitzi* Arbeiterinnen gebohrt worden waren, aber keine Arbeiterinnen der Art konnten unter dem Peristom der Kannen gefunden werden. Diese Pflanzen waren intermediär im prozentualen Anteil der Schäden an den Kannen (DP: 59,2%) und am höchsten bei dem Schadmuster der Zerstörung der gesamten jüngsten Blätter (DL: 6,6%). Unbeschädigte Blätter wurden am häufigsten in besiedelten Pflanzen gefunden (42,1%), weniger in ehemals besiedelten (22,7%) und am wenigsten in unbesiedelten Pflanzen (17,5%), für Details siehe Abbildung 53.

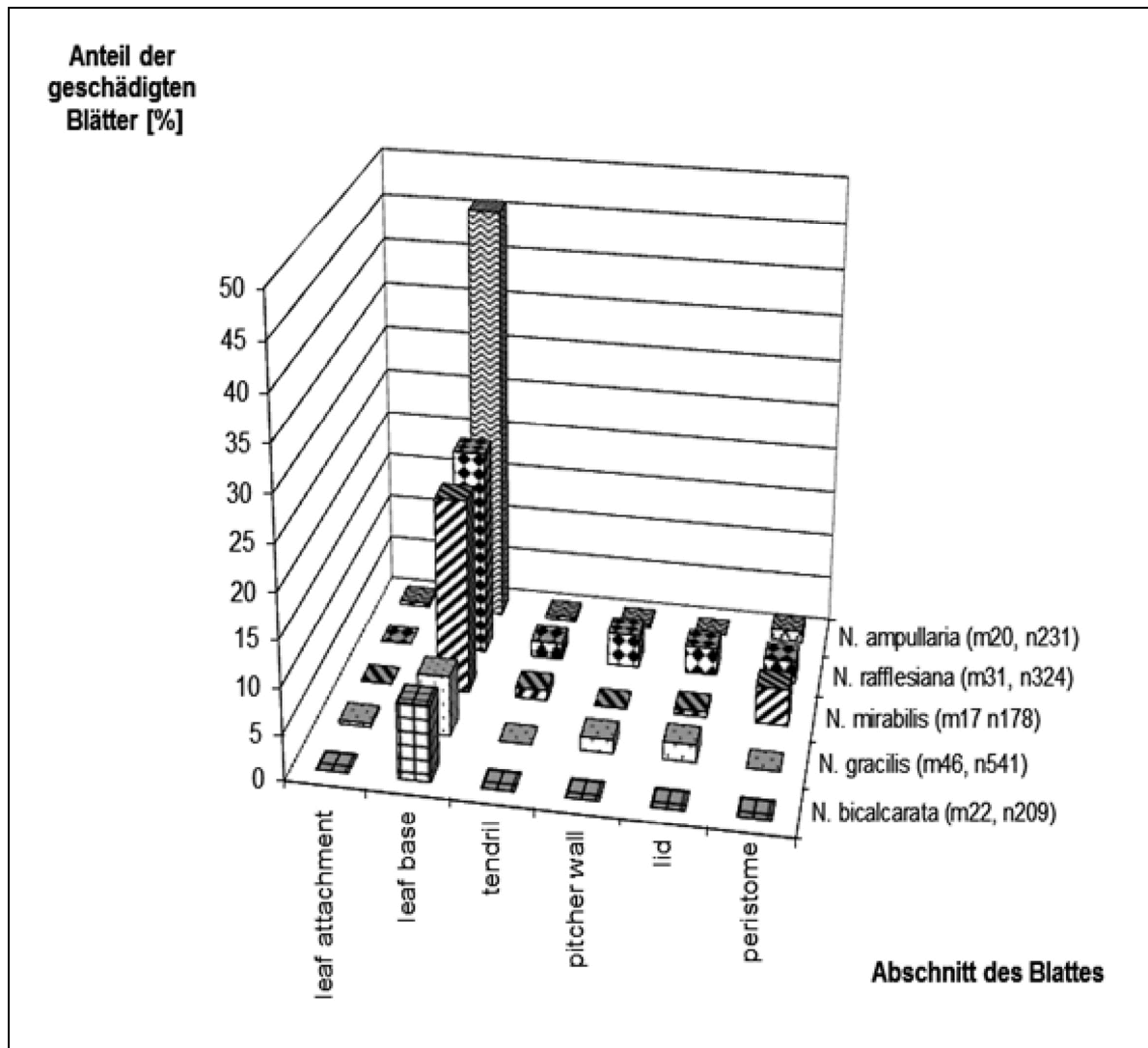


Abb. 52. Vergleichende Untersuchungen der flächigen Fraßschäden bei *N. ampullaria*, *N. rafflesiana*, *N. mirabilis* var. *echinostoma*, *N. gracilis* und *N. bicalcarata*. (m=Zahl der untersuchten Pflanzen, n=Zahl der Blätter, leaf attachment = Teil der Blattbasis, die direkt an die Sprossachse angrenzt, leaf base = Blattbasis, tendril = Blattstiel, bei *Nepenthes* ist dies der Abschnitt, an dem das Fangorgan, die Kanne hängt, pitcher wall = Kannenwand, lid = Deckel, peristome = Kannenrand).

### 5.2.2 Konfrontation der Partnerameise *C. schmitzi* mit verletztem Pflanzenmaterial ihrer Wirtspflanze

Die Aktivität von *C. schmitzi* nahm signifikant zu, als zerriebenes Pflanzenmaterial eines jungen sich entwickelnden Blattes von *N. bicalcarata* auf den Kannendeckel gegeben wurde ( $t = -4.696$ ,  $df = 105$ ,  $p = 0.000008$ ) (siehe Abb. 55, 56).

Dies wurde bei zerriebenem Gras nie beobachtet ( $t = -1.347$ ,  $df = 105$ ,  $p = 0.181$ ). Bei einer kleinen Zahl von Versuchen mit *N. gracilis* wurde eine Zunahme der Ameisenaktivität festgestellt, aber hier wurde kein signifikanter Unterschied gefunden ( $t = -1.513$ ,  $df = 105$ ;  $p = 0.133$ ).

### 5.2.3 Konfrontation der Partnerameise *C. schmitzi* mit *Alcidodes* sp.

In weiterführenden Experimenten wurden *C. schmitzi* Kolonien mit *Alcidodes* sp. konfrontiert, indem Rüsselkäfer auf besiedelte Kannen oder auf die jüngsten Teile der Wirtspflanze gesetzt wurden. In über der Hälfte der Experimente attackierten die Ameisen die Käfer. Dies passierte, wenn die Rüsselkäfer die Pflanze selbstständig anfliegen, aber nicht, wenn sie vorsichtig dort aufgebracht wurden. Das Landen der Käfer war mit einem deutlich für menschliche Ohren hörbaren Geräusch (etwa wie „pop“) verbunden und erzeugte Vibrationen, die die Ameisen alarmierten. Ein einfaches Tippen auf der Pflanze, das für das menschliche Ohr ähnlich klang, führte bei den Partnerameisen nicht zu der gleichen Reaktion.

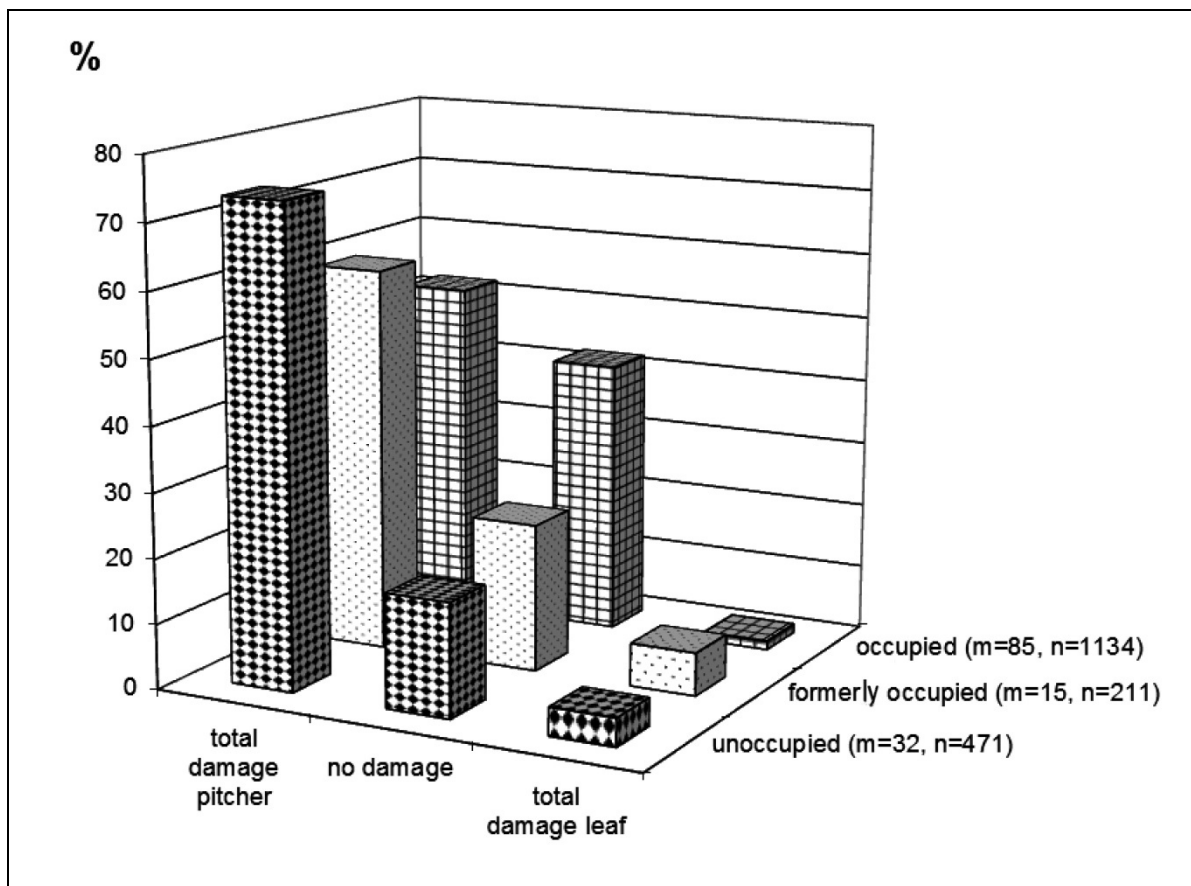


Abb. 53. Dokumentation der geschädigten Kannenknospen und des Totalschadens des gesamten Blattes inklusive der jungen Sprossachse in besiedelten (occupied), unbesiedelten (unoccupied) und ehemals besiedelten (formerly occupied) *N. bicalcarata* Pflanzen in einem *Shorea albida* Sumpfwald (m = Zahl der untersuchten Pflanzen, n = Zahl der Blätter).

Von insgesamt 104 Experimenten, bei denen Rüsselkäfer auf die jüngsten Blätter gebracht wurden, sind 72 Angriffe (69,2%) beobachtet worden. Wurden die Käfer auf die besiedelten Kannen gebracht, konnten 65 Angriffe von 109 Versuchen (59,6%) gezählt werden. Zwischen diesen Ergebnissen ergab sich kein signifikanter Unterschied ( $N = 213$ ,  $\chi^2$  df = 1 = 2,14,  $p = 0,144$ ).

Bei 32 von 104 Beobachtungen (30,8%) am jüngsten Blatt sowie bei 44 von 109 Beobachtungen (40,4 %) auf der besiedelten Kanne entdeckten die Ameisen den Käfer nicht und blieben inaktiv.

Der Angriff der Ameisen begann immer mit einem Rekrutierungsverhalten der Ameisen. Eine Arbeiterin entdeckte den Rüsselkäfer, lief unter das Peristom und kurze Zeit später griffen eine Reihe von Ameisen den Rüsselkäfer an (siehe Abb. 57). Falls sich der Käfer nicht von der Pflanze fallen ließ (was die normale Reaktion des Tieres auf Störungen ist), hielt der Angriff der Ameisen ohne ein Abflauen der Intensität so lange an, wie das Experiment fortgesetzt wurde. Zweimal wurde dies für mehr als eine Stunde beobachtet. Einmal wurde sogar beobachtet, dass die Ameisen den Rüsselkäfer in die Kanne transportieren, jedoch haben anschließende Beuteinhaltsuntersuchungen bei besiedelten und unbesiedelten Kannen keinen signifikanten Unterschied im Anteil von Käfern an der Beute ergeben (MERBACH & ZIZKA, unveröffentlicht).

#### 5.2.4 Langzeit-Ameisen-Ausschlussexperiment

In einem Ameisenausschlussexperiment wurden bei *N. bicalcarata* die Schäden, die von *Acidodes* sp. verursacht wurden, verglichen. Hierfür wurde ein Teil der Pflanzen durch das Aufbringen von Pflanzenleim für Ameisen unpassierbar gemacht. Die so präparierten Pflanzen wurden mit solchen, die ohne Pflanzenleimbehandlung für Ameisen frei zugänglich waren, verglichen (Abb. 59). Es wurden die Gruppen C+O+ (n [Blätter]: 119), C+o- (n: 103), c-O+ (n: 96) und c-o- (n: 93) bezüglich der Schäden an den Kannen (DP) oder am gesamten jungen Blatt (DL) verglichen. Der Buchstabe „C“ steht für die Besiedlung, „c“ ohne Besiedlung mit *C. schmitzi*. Der Buchstabe „O“ steht für Belauf mit anderen Ameisenarten, „o“ ohne Belauf anderer Ameisenarten. Die experimentellen Gruppen, die von *C. schmitzi* besiedelt waren (C+O+ and C+o-), hatten signifikant wesentlich weniger Schäden als die Gruppen, die unbesiedelt waren (c-O+ und c-o-) [C+O+/c-O+:  $N = 215$ ,  $\chi^2$  df = 1 = 23,59,  $p < 0,0001$ ; C+O+/c-o-:  $N = 212$ ,  $\chi^2$  df = 1 = 30,85,  $p < 0,0001$ ; C+o-/c-O+:  $N = 199$ ,  $\chi^2$  df = 1 = 26,59,  $p < 0,0001$ ; C+o-/c-o-:  $N = 196$ ,  $\chi^2$  df = 1 = 33,94,  $p < 0,0001$ ].

Kein signifikanter Unterschied wurde zwischen den Gruppen mit und ohne andere Ameisen gefunden: c-O+ und c-o- (N = 189,  $\chi^2$  df = 1 = 0,57, p = 0.45), C+O+ and C+o- (N= 222,  $\chi^2$  df = 1 = 0,28, p = 0.60). Alle *N. bicalcarata* Pflanzen wurden regelmäßig von einer Vielzahl von Ameisenarten besucht (z.B. *Polyrhachis* spp., *Crematogaster* spp., *Diacamma* spp.), um Nektar von den EFN zu sammeln. Das Ergebnis zeigt zwar keinen signifikanten Schutzeffekt dieser besuchenden Ameisenarten, aber dies schließt einen Schutz von einzelnen aggressiven Ameisenarten nicht aus, da die Ausführung des Experimentes diese Gruppen zusammenfasst und keine Differenzierung zwischen den Ameisenarten mit Ausnahme von *C. schmitzi* vorgenommen wurde.

### 5.2.5 Einflüsse von potentiellen chemischen Abwehrmitteln

In diesem Experiment wurde getestet, ob *Alcidodes* sp. eine Vorliebe für das Bohren an besiedelten oder unbesiedelten *N. bicalcarata* Pflanzen hat.

*C. schmitzi* Arbeiterinnen reiben ihre Gaster häufig über die Oberfläche der Pflanze, während sie darüber laufen. Man weiß noch nicht, ob sie dabei Spuren legen oder ob andere Pheromone, Abstoß- oder Alarmsubstanzen beteiligt sind. Die Rüsselkäfer zeigten keine Präferenz für die eine oder andere Pflanzengruppe und bohrten etwa die gleiche Anzahl von Löchern in das angebotene Pflanzenmaterial aus 8 besiedelten ( $\bar{x}$  = 15,8 Bohrlöcher pro junges angebotenes Blatt  $\pm$  12,7) und 8 unbesiedelten Pflanzen ( $\bar{x}$  = 14,5 Bohrlöcher pro junges angebotenes Blatt  $\pm$  10,2). So scheint es keine gegen den Rüsselkäfer funktionierenden chemischen Abstoßmittel bei *C. schmitzi* zu geben.

Tab. 7. Experiment zum Bohrverhalten von *Alcidodes* sp. Jeweils frisch aus dem Freiland entnommene jüngste Blätter von besiedelten und unbesiedelten *N. bicalcarata* Pflanzen wurden in ein Terrarium mit frisch gefangenen *Alcidodes* sp. getan. Nach 11 Stunden wurde die Anzahl von Löchern in dem angebotenen Pflanzenmaterial bestimmt.

Experiment Nr.	Uhrzeit	Zahl Bohrungen	
		besiedelt	unbesiedelt
1	0:00 - 11:00	34	10
2	0:00 - 11:00	11	1
3	22:30 - 9:30	0	18
4	22:30 - 9:30	20	17
5	23:15 - 10:15	31	0
6	23:15 - 10:15	18	19
7	22:30 - 9:30	12	30
8	22:30 - 9:30	0	21
<b>Mittelwert</b>		<b>15,8</b>	<b>14,5</b>
<b>Standardabw.</b>		<b>12,7</b>	<b>10,2</b>

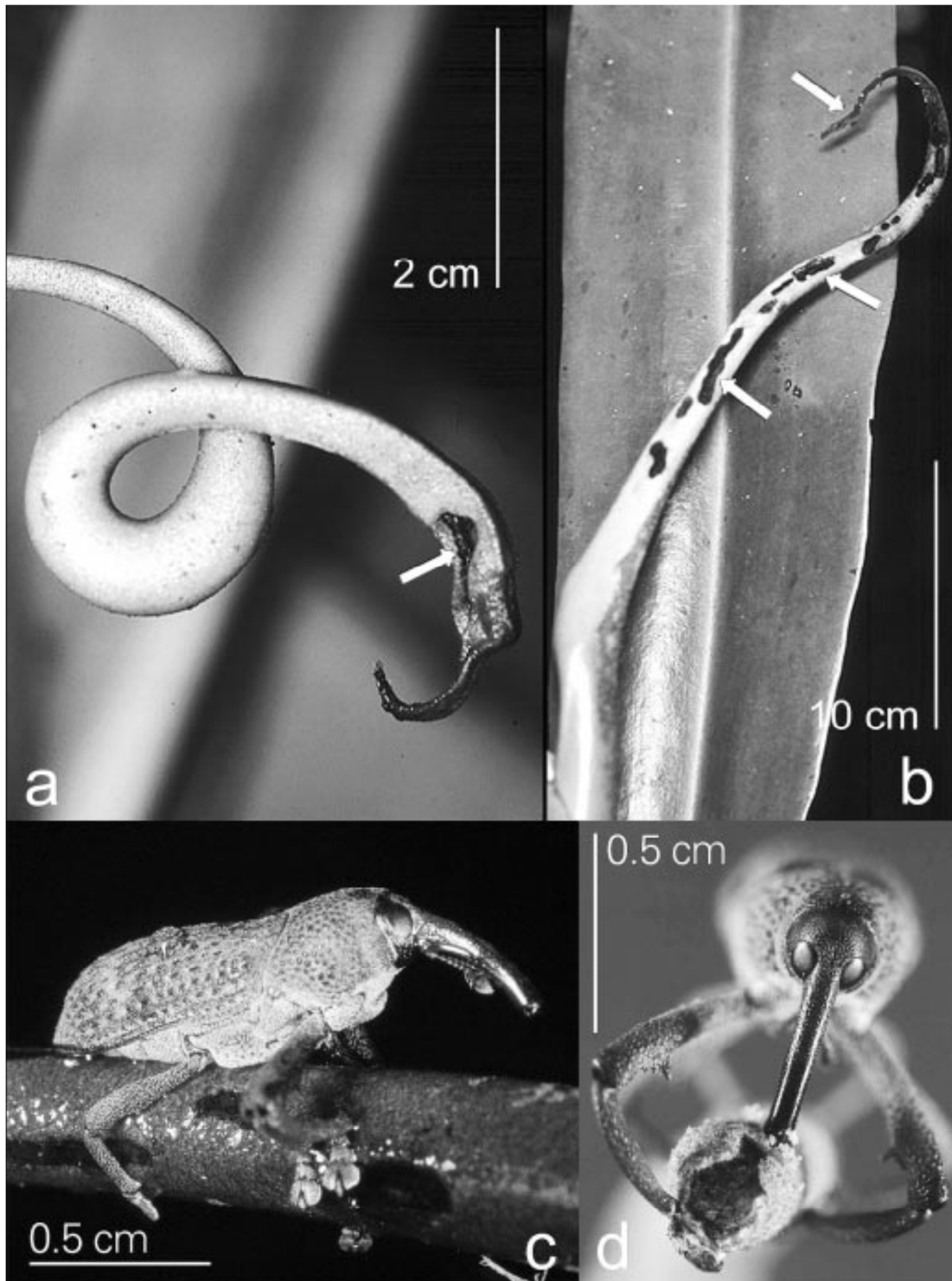


Abb. 54. a+b: Schäden an Kannenknospen von *N. bicalcarata*, die vom Rüsselkäfer *Alcidodes* sp. verursacht wurden (siehe Pfeile): a) Zerstörung der Kannenknospe (DP). b) Zerstörung des gesamten Blattes (DL). c+d: *Alcidodes* sp. sitzt auf einem Kannenstiel von *N. bicalcarata*. Der Rüsselkäfer wurde beobachtet, wie er insbesondere an den jungen Kannen von *Nepenthes* ssp. schwerwiegende Schäden verursacht. c) Ansicht von der Seite, d) Ansicht von vorne. Abbildung aus: MERBACH et al 2007.





Abb. 55. Reaktion von *C. schmitzi* Arbeiterinnen auf zerquetschtes Pflanzenmaterial, hier von der Wirtspflanze. Außerdem befindet sich in diesem Versuch noch eine nicht weiter bestimmte Dipterenlarve im Bild, die ebenfalls attackiert wird, wenn die Ameisen auf das zerquetschte Blattmaterial aggressiv reagieren.

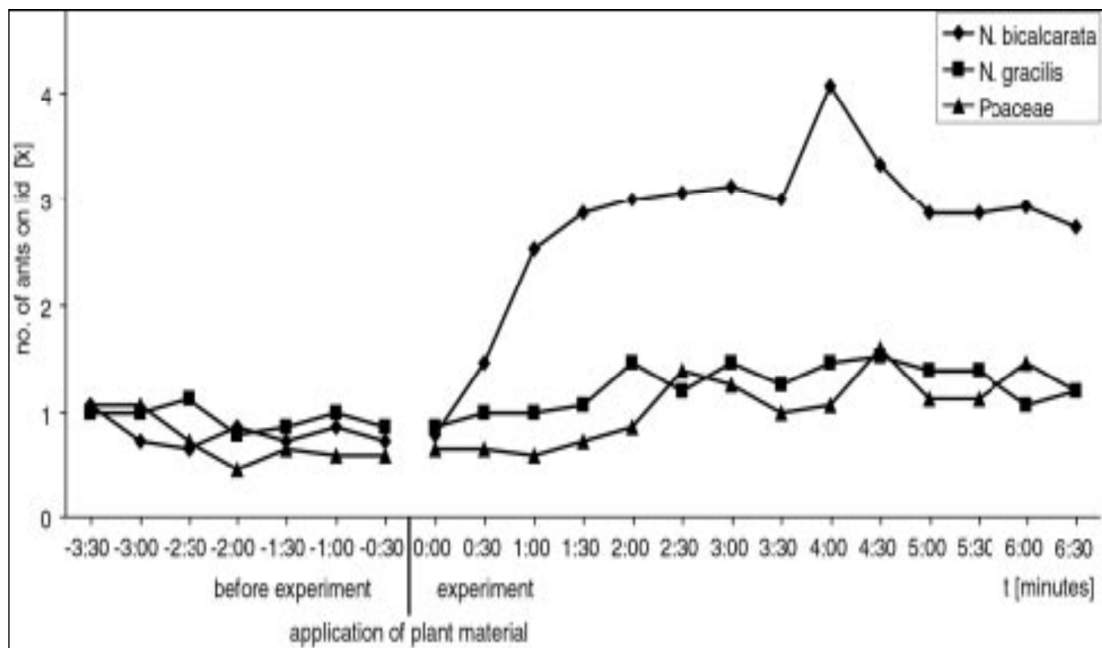


Abb. 56. Zahl der *C. schmitzi* Arbeiterinnen vor und nach der Konfrontation mit zerquetschtem Pflanzenmaterial (Mittelwert aus 15 ausgewerteten Kannen). no. of ants on lid = Zahl der Ameisen auf dem Deckel; before experiment = Zeit vor dem Experiment; experiment = Zeit des eigentlichen Experimentes; application of plant material = Ablegen des Pflanzenmaterialies. Abbildung aus: MERBACH et al 2007.

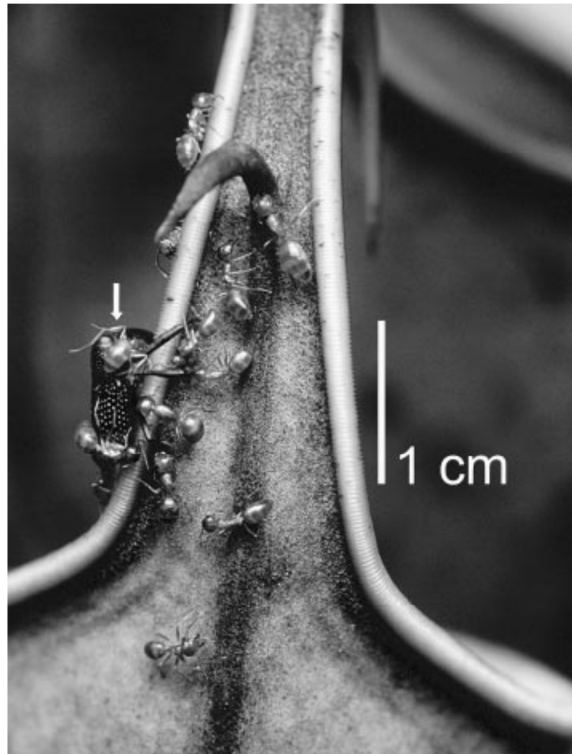


Abb. 57. *Alcidodes* sp. auf einer Luftkanne von *N. bicalcarata* wird von *C. schmitzi* Minor- und Majorarbeiterinnen angegriffen. Abbildung aus: MERBACH et al 2007.

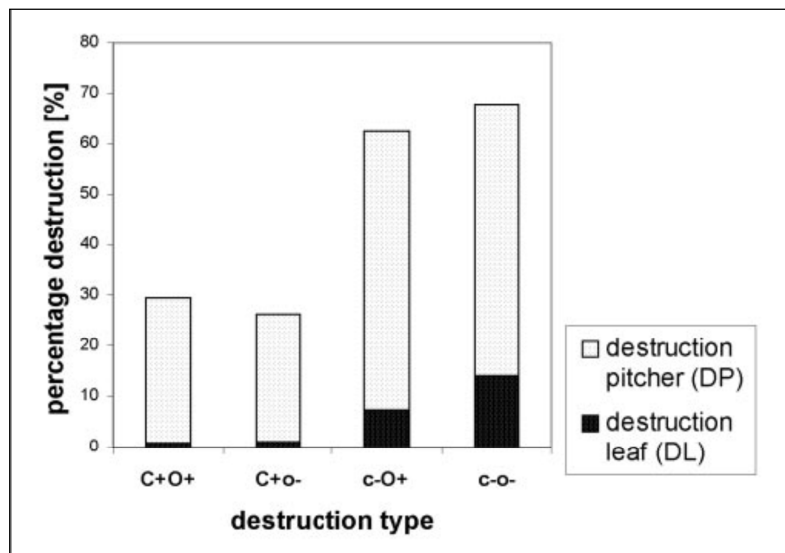


Abb. 58. Ameisenausschlussexperiment. Die Schutzrolle der Partnerameisen wurde mit 4 Pflanzengruppen getestet: besiedelte Pflanzen zusammen mit anderen besuchenden Ameisenarten (Gruppe C+O+), besiedelte Pflanzen ohne andere besuchende Ameisenarten (Gruppe C+o-), unbesiedelte Pflanzen aber mit anderen besuchenden Ameisenarten (Gruppe c-O+), und unbesiedelte Pflanzen ohne andere besuchende Ameisenarten (Gruppe c-o-). Die Abbildung vergleicht die Zerstörung der Kannenknospen (DP) und die Zerstörung der gesamten Blätter(DL), letztere beinhaltet manchmal sogar den Vegetationspunkt der Pflanze. Abbildung aus: MERBACH et al 2007.

### 5.3 Diskussion

Bis heute wurde die einzigartige Beziehung zwischen *N. bicalcarata* und ihrer Partnerameise *C. schmitzi* hauptsächlich unter dem Aspekt der Karnivorie der Wirtspflanze untersucht. Daher wurde in diesem Kapitel der Arbeit der Fokus auf die möglichen Nutzeffekte gelegt, die die Ameisen für die Pflanzenpartner haben.

Innerhalb der bislang mehr als 100 entdeckten Arten der Gattung *Nepenthes* (VON ARX et al., 2001) und ca. 500 karnivoren Pflanzenarten weltweit ist *N. bicalcarata* einzigartig in ihrer Eigenschaft, dass sie in einer engen Beziehung zu einer Partnerameise lebt. Da sie eine Karnivore ist, wurde lange darüber spekuliert, dass sie ihre eigene Beute züchtet (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990: "The ants risk being eaten by the plant but they get a home..."). CLARKE & KITCHING (CLARKE & KITCHING 1993,1995, CLARKE 1992) haben dagegen diskutiert, dass *C. schmitzi* nicht von *N. bicalcarata* Kannen gefangen wird, aber im Gegensatz dazu in den Kannen taucht und dort kommensalische aquatische Larven fängt und von der Kanne erbeutete Arthropoden herausholt. Falls (im Experiment) große Beutetiere in *N. bicalcarata* Kannen gelangen würden, erhöhte sich nach ihren Ergebnissen in diesem Kontext die Verwesungsrate und auch die Ammoniakkonzentration in der Kannenflüssigkeit für den Fall, dass *C. schmitzi* Arbeiterinnen abwesend waren und wurde niedriger bei der Anwesenheit der Arbeiterinnen. Sie schlossen daraus, dass die Ameisen die Verwesungsrate der Beute in dem Falle reduzieren, wenn große Beutetiere Opfer der Kannen werden. Die gemessene erhöhte Ammoniakkonzentration tötete laut der Autoren manchmal die Infauna, manchmal sogar die Kannen. Da sie der Überzeugung waren, dass die Infauna von Vorteil für die Kannenpflanze ist, war ihr Schluss, dass der Schutz der Infauna durch die Reduktion der Ammoniakkonzentration durch die Partnerameisen *C. schmitzi* einen positiven Effekt auf die Pflanze hat. Daher klassifizierten sie die Beziehung als Symbiose. Allerdings konnten wir niemals extrem viele oder extrem große Beute beobachten, sodass diese funktionelle Interpretation der Beziehung sehr zweifelhaft ist.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit lassen aber auch eine andere Interpretation des Ameiseneffektes zu: Wie bei vielen Myrmekophyten schützt *C. schmitzi* die Partnerpflanze gegen Herbivore, in diesem Fall vor einer Rüsselkäferart, die selektiv die Kannenknospen zerstört. Die Zerstörung der Fangeinrichtungen im Entwicklungsstadium ist für eine karnivore Pflanze in einem nährstoffarmen Lebensraum ein großes Problem. Daher ist das Bereitstellen von Nestraum und Nahrung in Form von Nektar und einem Teil der Beute für die Pflanze sicherlich lohnenswert, wenn sie dafür von den Partnerameisen

den besonderen Schutz bekommt, so dass sie überhaupt in die Lage versetzt wird, Fangorgane auszubilden und so an Nährstoffe zu gelangen. CLARKE (1997) hat die Kannenzerstörung übersehen und deshalb im Gegensatz zu dieser Hypothese einen Schutzeffekt der Partnerameise ausgeschlossen: "The ants do not protect the plant from herbivores: in fact they ignore other animals that are found on and around the plant." Er interpretierte seine Beobachtungen in folgender Weise: "This is not surprising as aggressive behaviour by the ants could deter potential prey insects from visiting the pitchers."

Eine ähnliche Verteidigungsstrategie mittels angelockter Ameisen gegen einen spezifischen Herbivor ist bislang nur in wenigen Fällen bei nektarproduzierenden Pflanzen dokumentiert worden. Rüsselkäfer der Gattung *Cyrtotrachelus* (STEIN, 1998) greifen junge Sprosse des Riesenbambusses *Gigantochloa scortechinii* in Südost Asien an und können sie dabei letal schädigen. Ein anderes Beispiel ist die Lepidoptere *Filodes fulvidorsalis*, die ein Herbivor an der Kletterpflanze *Thumbergia grandiflora* ist (FIALA et al. 1996).

CLARKES Beobachtungen der nicht aggressiven *C. schmitzi* Arbeiterinnen konnten durch diese Arbeit bestätigt werden, wenn sie ihr reguläres Verhaltensrepertoire zeigten, so z.B. beim Abernten der riesigen Nektarien der Peristomzähne (MERBACH 1999), beim Säubern des Peristoms, beim Tauchen in der Kannenflüssigkeit, bei der Suche nach frisch ertrunkener Beute oder konfrontiert mit nektarsuchenden Besuchern auf der Pflanze (potentielle Beute). Sie ignorierten in diesem Falle die Besucher. Jedoch reagierten sie zeitweise selektiv aggressiv gegen Besucher – im Falle des Rüsselkäfers *Alcidodes* sp. oder indirekt im Falle einer Verletzung der Wirtspflanze. Die Angriffe gegen *Alcidodes* sp. wurden durch den Geruch des verletzten Pflanzenmaterials offensichtlich unterstützt.

Die assimilierenden Blatteile wie die spreitenartig verbreiterte Blattbasis und der Kannenstiel werden nicht durch Herbivoren geschädigt, für ihren Schutz benötigt die Pflanze in diesem Falle keine Partnerameise, wie dies bei den meisten vergleichbaren Ameisen-Pflanzen-Interaktionen z.B. bei der gut untersuchten Gattung *Macaranga* zu beobachten ist. So wurden Reaktionen auf Schäden der Wirtspflanze bei anderen Ameisenarten auf myrmekophytischen Pflanzen häufig beobachtet, wie z.B. *Crematogaster (Decacrema)* spp. (FIALA & MASCHWITZ 1990) und *Camponotus* sp. (FEDERLE et al. 1998) auf *Macaranga*, als auch für mehrere andere neotropische Ameisenarten (Überblick in AGRAWAL & RUTTER 1998). Doch in diesen Fällen, wenn die Pflanzen die Ameisen für den Schutz gegen einen bestimmten Gegner brauchen, unterscheiden die

Ameisen nicht zwischen verschiedenen Feinden und attackieren somit auch die größten Schädlinge ihrer Wirtspflanzen. Die *N. bicalcarata* – *C. schmitzi* Assoziation geht über diese unspezifischere Verteidigung auf besonders raffinierte Weise hinaus: Die Ameisen erkennen den Hauptfeind der Pflanze und greifen andere Besucher nicht an. Dies ist einzigartig in Ameisen-Pflanzen-Beziehungen.

Das Langzeit-Ameisen-Ausschlussexperiment zeigt eine Unterdrückung der Rüsselkäfer-Attacken auf die jungen Pflanzenteile um nur etwa ein Drittel. In der Kartierung des Istzustandes der Bohrschäden, die höchstwahrscheinlich durch *Alcidodes* sp. verursacht sind, wurden etwa die Hälfte der Kannen bei den besiedelten Pflanzen, aber etwa 70% der unbesiedelten Pflanzen beschädigt. *C. schmitzi*'s Angriffe gegen *Alcidodes* sp. wurden bei ungefähr 60% der Rüsselkäferbesuche auf den Kannen ausgelöst, bei ca. 65% der Rüsselkäferbesuche auf den jüngsten Blättern. Die anderen Besuche der Rüsselkäfer blieben von den Ameisen unbeachtet. Also scheint es so, dass die Verteidigung der Ameisen im Fall von *N. bicalcarata* nicht allzu wirksam ist. Eine Erklärung für den niedrigen Effekt könnte in der hoch komplizierten Ökologie von *N. bicalcarata* zu finden sein, die nicht nur Herbivoren ausgesetzt, sondern gleichzeitig karnivor ist. Es ist daher verständlich, dass CLARKE (1992) die Ameisen nicht in aggressivem Verhalten beobachtet hat, denn diese Aggressivität scheint in höchstem Maße selektiv nur gegen die Rüsselkäferart gerichtet zu sein.

Die vergleichsweise geringe Koloniestärke von *C. schmitzi* spiegelt diese beschränkte Abwehrreaktion wider. Eine permanente Dauerbewachung durch eine große Gruppe von Ameisen aller grünen Pflanzenteile ist weder möglich noch nötig.

Diese Ergebnisse spiegeln die widerstreitenden Interessen in einer sehr speziellen und komplexen Symbiose wider. Im Gegensatz zu anderen spezialisierten Ameisen-Pflanzen-Systemen limitiert hier die Strategie der Karnivorie die Möglichkeiten der Ameisen zur Verteidigung ihres Heims und ihrer Futterplätze. Alle Besucher zu vertreiben, würde zu einer Reduzierung bis zu einer vollständigen Eliminierung der Nährstoffe führen und damit die Funktion der Kannen beeinträchtigen. Von einem ähnlichen Interessenkonflikt wurde zwischen Ameisenpflanzen und Bestäubern berichtet. Die Bestäuber durften nicht durch die aggressive Ameisenschutztruppe vertrieben werden (siehe z.B. JAFFÉ et al. 2003). Der letztgenannte Konflikt könnte auch in dem hier besprochenen Zusammenhang auftreten.

*C. schmitzi* kastriert manchmal allerdings die Infloreszenzen von *N. bicalcarata* (siehe Kapitel 4.2.2.10), ein Verhalten, das auch in anderen Ameisen-Pflanzen Beziehungen beobachtet wurde (z.B. GAUME et al. 2005, MOOG 2002, YU et al. 1998). Es ist daher

vorteilhaft für *N. bicalcarata*, wenn die Aggressivität und Größe der Kolonie seiner spezifischen Partnerameisen begrenzt ist und sie so weit wie möglich getrennt sind von ihrer potentiellen Beute. Tatsächlich beeinträchtigen die Partnerameisen *C. schmitzi* den Fangmechanismus der Pflanze nicht, da sie andere Besucher weder angreifen noch verjagen, bei denen es sich ja um potentielle Beute handeln könnte.

Offensichtlich leisten die Kolonien von *C. schmitzi* zu der erfolgreichen Kannenentwicklung und somit der Entwicklung der Pflanze und der Gewinnung von Nährstoffen durch Karnivorie einen wichtigen Beitrag. Die Ameisen erhalten im Gegenzug eine leicht zugängliche permanente Nahrungsquelle aus Protein (aus der Kannenbeute) und Kohlenhydraten (aus dem Nektar).

Dieser Interessenkonflikt zwischen Karnivorie und Myrmekophytie wird auch widergespiegelt von der Kannenmorphologie: Sowohl besiedelte Domatien als auch Peristomzähne mit ihren riesigen Nektarien können als spezifische Anpassungen der Pflanze auf die Partnerameisen erklärt werden (siehe Kapitel 3, MERBACH et al. 1999). Die Ameisen fressen hauptsächlich den Nektar der Peristomzahnnektarien, was für die Kanne von essentieller Bedeutung ist, da der Nektar des Peristoms nicht nur als Anlockungsmittel für potentielle Beute dient, sondern auch dazu, um die Schlüpfrigkeit des Peristomrandes zu erhalten (BOHN & FEDERLE 2004, BAUER & FEDERLE 2009).

Aufgrund der Hypothese, dass Rüsselkäfer eine große Bedrohung für *Nepenthes* im Torfsumpfwald darstellen, ist *N. bicalcarata* die einzige der Kannenpflanzenarten in diesem Habitat, die sich mit dieser Situation durch eine Ameisenschutztruppe schützt. Innerhalb der anderen sympatrisch vorkommenden *Nepenthes* Arten scheint *N. gracilis* zu kleine Knospen zu besitzen, um *Alcidodes* sp. anzulocken. Bei *N. rafflesiana* Pflanzen, die im Torfsumpfwald wuchsen, fanden sich überraschend wenige Luftkannen verglichen mit Pflanzen dieser Art in offeneren Habitaten, wo allerdings auch deutlich weniger Rüsselkäfer zu finden waren. *N. ampullaria* könnte einer anderen Strategie folgen: Diese Kannenpflanzenart bildet in der Regel keine Luftkannen aus. Die Kannenknospen der oberen Blätter bleiben klein und entwickeln sich nicht zu einer funktionierenden Kanne weiter. Man findet relativ häufig Bohrschäden in diesen Kannenknospen der Blätter, die die Luftkannen ausbilden würden. Die Kannenknospen sind hier vergleichbar stark durch den Fraß von *Alcidodes* sp. zerstört wie die Knospen nicht kolonisierter *N. bicalcarata* Pflanzen (eigene Beobachtungen), aber dieser Schaden sollte für diese Kannenpflanzenart nicht gravierend sein, da sich die Knospen sowieso nicht in funktionierende Kannen weiterentwickelt hätten.

Es wurde im Rahmen dieser Arbeit für *N. bicalcarata* im Vergleich zu den anderen untersuchten *Nepenthes*-Arten ein Vorteil bezüglich des Schutzes vor dem herbivoren Rüsselkäfer *Alcidodes* sp. gefunden. Diese Art beherbergt als echter Myrmekophyt eine Ameisenkolonie zu ihrem Schutz. Dies steht nicht im grundsätzlichen Konflikt mit der Fäulnisvermeidungshypothese von CLARKE (1997). Dennoch erscheint diese Hypothese eher unwahrscheinlich, da an einer anderen *Nepenthes*-Art sogar eine Strategie zu Massenfängen und Fäulnis in den Kannen ohne deren Schädigung entdeckt wurde: Die Beobachtungen im Rahmen dieser Studie an *N. albomarginata* (MERBACH et al. 2002, siehe Kapitel 6) zeigten, dass selbst extrem große Mengen zersetzter und faulender Termitenbeute keine schädigende Wirkung auf die Nährstoffaufnahme oder Kannenlanglebigkeit dieser Art haben. Diese *Nepenthes*-Art lockt und fängt mit einem bisher einmaligen der Anlockung dienenden eigenen lebenden pflanzlichen Gewebe, einem weißen Rand direkt unterhalb des Peristoms, in Massenfängen regelmäßig Hunderte bis Tausende von oberirdisch in Massenmärschen fouragierenden Termiten. Diese werden in sehr kurzer Zeit (zwischen 20 und 30 Minuten, siehe Tabelle 9) gefangen und dann über einen langen Zeitraum verdaut. Dabei verfaulte der Kanneninhalte regelmäßig, ohne dass dies für die Gesundheit der Kanne bzw. der gesamten Pflanze schädlich zu sein schien. Massenfänge sind gerade hier eine Strategie und kein Zufall. Weitere Experimente (unveröffentlicht) mit großen Grillen, die in Kannen von *N. bicalcarata* platziert worden waren, zeigten, dass auch Fäulnis nur eine vorübergehende Erscheinung war, die keinen Schaden an den Kannen verursachte. Das Fangen eines einzigen Beutetieres, das groß genug ist, um Fäulnis zu verursachen und klein genug, um von den Ameisen aus der Kannenflüssigkeit unter das Peristom gebracht und zerlegt zu werden, scheint nach allen hier gemachten Beobachtungen ein extrem seltenes und weitgehend hypothetisches Ereignis zu sein. Die meisten der wenigen Fälle von faulenden Kanneninhalten in lebenden Kannen, die im Rahmen dieser Studie bei *N. bicalcarata* gefunden wurden, wurden durch Massenfänge von kleinen Ameisen (z.B. *Crematogaster* sp.) verursacht und nicht durch *C. schmitzi* verhindert.

Bei *N. bicalcarata* ist es sicherlich im Interesse der Ameisen, die Kannenflüssigkeit, ihr "Jagdrevier", sauber zu halten, da sie auf frische Beute angewiesen sind, aber es ist nicht unbedingt im Interesse der Pflanze. Ein positiver Effekt der anderen Organismen der Infauna auf die Kannen, das Aufschließen der Kanneninhalte für die Pflanze, wurde von KITCHING & SCHOFIELD (1986) vorgeschlagen. Durch die Ergebnisse dieser Arbeit kann aber davon ausgegangen werden, dass jede Hilfe der Ameisen in Bezug auf die Verdauung der Beute eine zu vernachlässigende Rolle in dieser Interaktion, wenn überhaupt eine, spielt.

Ameisen-Pflanzen-Mutualismus bei *Nepenthes* braucht nicht auf *N. bicalcarata* beschränkt zu sein. Die meisten von den im Rahmen dieser Arbeit untersuchten Kannenpflanzen locken Ameisen mit ihren Nektarien an, eine allgemeine Funktion der EFN, die für die gesamte Gattung gilt (MERBACH et al. 2001, siehe auch Kapitel 3). Hierbei sind die Nektarsekretionsmuster ähnlich denen von *N. bicalcarata* (siehe Tabelle 6 und Abbildung 26). Die Pflanzen fangen jedoch nur einen winzigen Prozentsatz der Ameisenbesucher, die somit weiterhin die Nektarien besuchen und weitere Ameisen rekrutieren.

Es stellt sich die Frage, ob die Nektarien auch dazu dienen, dass eine – in diesem Falle unspezifische – Ameisenschutztruppe, die mehr oder weniger effektiv gegen Pflanzenfresser vorgeht, auf die Pflanze gelockt wird und dann auch mithilft, diese gegen Herbivoren zu verteidigen. Es wäre wünschenswert, wenn eine nähere Betrachtung dieses Aspektes der Ökologie von *Nepenthes* folgen würde. Für die Ameisen gälte dann eine Kosten-Nutzen-Abwägung, nämlich die Gegenüberstellung von kleinen Verlusten an Kolonienmitgliedern versus dem Gewinn reichlicher Mengen an Kohlenhydratnahrung.



## 5.4 Zusammenfassung zu Kapitel 5

*Nepenthes bicalcarata* ist unter den fleischfressenden Pflanzen die einzige bisher bekannte myrmekophytische und gleichzeitig fleischfressende Art. Ihre Ameisenpartner *Camponotus schmitzi* sind obligatorisch mit der Pflanze assoziiert, während die Pflanze nicht obligatorisch von dieser Ameisenart abhängig ist. Eine Schutzfunktion, wie sie häufig in anderen myrmekophytischen Systemen auftritt, war bisher unbekannt. An *N. bicalcarata* wurden Schäden durch phytophage Insekten untersucht und getestet, ob eine mögliche Schutzfunktion durch die die Pflanze bewohnenden Ameisen vorliegt.

Die fünf *Nepenthes* Arten *N. ampullaria*, *N. bicalcarata*, *N. gracilis*, *N. mirabilis* var. *echinostoma* und *N. rafflesiana* wurden vergleichend hinsichtlich Schäden durch Herbivoren untersucht, dabei lag der Schwerpunkt der Betrachtung auf *N. bicalcarata*. Obwohl bei den anderen Arten oft Flächenfraß auftrat, der häufig von verschiedenen Raupen verursacht wurde, konnte dies bei *N. bicalcarata* nicht gefunden werden. Die weiteren Untersuchungen ergaben eine zweite tiefgreifende Art von Schädigung, die zuerst übersehen wurde. Außer den flächigen Blattschäden, die bei *N. bicalcarata* keine große Rolle spielten, jedoch bei *N. gracilis*, *N. rafflesiana* und *N. mirabilis* var. *echinostoma* auftraten, fanden sich sehr kleine, aber tiefe Löcher in den Kannenknospen, die bei allen untersuchten Arten außer *N. gracilis* zu finden waren und die die in Entwicklung befindlichen Kannen zerstörten.

Ein Rüsselkäfer (*Alcidodes* sp., Curculionidae) wurde als der Verursacher der kleinen, tiefen Löcher und als Hauptgefahr für *N. bicalcarata* identifiziert. Eine Untersuchung des Verhaltens von *C. schmitzi* Arbeiterinnen, die mit *Alcidodes* sp. konfrontiert wurden, sowie ihre Reaktionen auf die Verletzung der Wirtspflanze wurden durchgeführt. In einem Ameisenausschlussexperiment wurden die Effekte des Ameisenverhaltens auf die Bohrschäden analysiert. Alle Ergebnisse zeigten, dass *C. schmitzi* sehr effektiv ihre Wirtspflanze gegen Schäden durch *Alcidodes* sp. verteidigen. Die Ameisen agierten selektiv, keine von der Pflanze angelockten anderen Besucher und potentielle Beute wurden von *C. schmitzi* angegriffen.

Die Rolle von spezifischen und unspezifischen Ameisen auf der karnivoren Myrmekophytenart *N. bicalcarata* wurde diskutiert.

## 6 Der Beutespezialist *N. albomarginata*

Bei der Gattung *Nepenthes* ist bislang keine Art mit extrem starker Selektivität im Beutefang gefunden worden, außer einem Hinweis auf Ameisenbeutespezialisierung bei den bislang untersuchten Tieflandarten (siehe z.B. MORAN 1996). Im montanen Bereich kommen allerdings Arten vor, die andere Strategien verfolgen. Dort ist der Ameisenanteil an der Fauna bedingt durch die Höhe deutlich geringer, beispielsweise scheint *N. lowii* Vögel und Spitzhörnchen mit Nektar an die Deckelunterseite zu locken. Diese koten während ihres Verweilens in die Kanne, wie CLARKE et al. (2009) berichtete. Offensichtlich scheinen auch andere Kannenpflanzenarten Ausscheidungen von Wirbeltieren nicht zu „verschmähen“. So nutzt beispielsweise die Fledermausart *Kerivoula hardwickii hardwickii* Kannen der in *Shorea albida* Sumpfwäldern vorkommenden *N. hemsleyana* als eine sichere Schlafhöhle und ihre Exkremente kommen der Kannenpflanze zugute (siehe SCHARMANN & GRAFE 2013). Allerdings müssen deren Ergebnisse sehr in Frage gestellt werden. Es handelt sich entgegen der von den Autoren postulierten Idee nicht um eine evolutiv ausgeformte Symbiose, da diese Fledermausart ein Opportunist in Bezug auf die Wahl ihrer Schlafplätze ist und ein sehr viel weiteres Gebiet besiedelt als die auf Borneo endemische *N. hemsleyana* (mündliche Mitteilung ISHAM AZAR, Kuching, Sarawak). Die Aussagekraft dieser Arbeit wird zudem dadurch gemindert, dass die beobachtete Nutzung der Kannen von *N. bicalcarata* als Schlafplatz kurioserweise als Parasitismus bezeichnet wurde. (GRAFE et al. 2011, SCHÖNER et al. 2013)

*N. rajah* lockt als weitere montane Art Säuger an und sammelt u.a. deren Kot (siehe GREENWOOD et al. 2011, CLARKE et al. 2009, siehe auch CHIN et al. 2010). Bei *N. ampullaria* mit ihren Bodenkannen soll sogar pflanzlicher Detritus die Hauptmenge der „auf“gefangenen Nährstoffe liefern (siehe MORAN et al. 2003).

Nach den bislang bekannten Mustern lockt die Gattung *Nepenthes* Beute mit ihren EFN, was auch mit dem Duft der Kannen assoziiert worden ist (MORAN 1996). Bei den meisten untersuchten Arten lockt der Nektar der EFN eine Vielzahl an Insekten an, von denen einige als Beute in die Kannen fallen. Ameisen sind bei diesen Untersuchungen als die Hauptbeute (MORAN 1996, MORAN et al. 1999, KATO et al. 1993) gefunden worden.

*N. albomarginata* zeigt keines der beschriebenen Muster, sondern erweist sich als extremer Beutespezialist. Falls Termiten nicht vorhanden sind, hat man eine ähnliche Diversität in der Beute wie bei anderen Arten, jedoch findet man entsprechend der gering entwickelten EFN verschwindend geringe Beutetiermengen im Vergleich zu benachbarten Kannen anderer Arten wie z.B. *N. rafflesiana*, *N. ampullaria* und *N. gracilis*. Diese

wachsen oft im gleichen Lebensraum auch in sehr enger Nachbarschaft den gleichen Baum oder Strauch erkletternd. Bereits CLARKE (1997) bemerkte, dass die Kannen von *N. albomarginata* z.T. sehr viele Termiten enthalten können, jedoch der restliche Beutefang sehr dürftig ausfällt. Termiten als Beute bei *N. albomarginata* sind schon mehrfach in der Literatur erwähnt worden, ebenso, dass Termiten bei anderen *Nepenthes* Arten kaum oder keine Rolle spielen (CLARKE 1997, ADAM-JUMAAT et al. 1997, KATO et al. 1993). Da Termiten blind sind, könnte man vermuten, dass *N. albomarginata* sie durch Duftkomponenten anlockt, die am weißen Rand lokalisiert sind.

In einer Studie von BENNETT & ELLISON (2009), die sich auf die amerikanische Kannenpflanzenart *Sarracenia purpurea* konzentriert hat, konnte gezeigt werden, dass die farblichen Muster der Kannen nicht die wichtigsten Signale zur Beuteanlockung darstellen, jedoch testeten sie die Kannenfarben gegen eine Zuckerlösung. Termiten lassen sich nicht von Nektar anlocken, da Zucker nicht zu ihrem Nahrungsspektrum gehört. Basierend auf BENNETT & ELLISON (2009) ist allerdings dort die Möglichkeit bereits angedeutet worden, dass Duftstoffe im weitesten Sinne Beute bei karnivoren Pflanzen anlocken könnten und so auch *N. albomarginata* in irgendeiner Weise auf Termitenbeute spezialisiert sein könnte. Diese Idee war aber bislang nicht untersucht worden. Es gab auch keine funktionellen Erklärungen für solch ein Phänomen, das bisher nur bei CLARKE (1997) erwähnt worden war.

Im Rahmen dieser Studie fiel bei der intensiven Beobachtung von Kannenbesuchern auf verschiedenen *Nepenthes*-Arten auf, dass es einen möglichen Zusammenhang zwischen dem Zustand des weißen haarigen Randes unterhalb des Peristoms von *N. albomarginata* und einem reichen Termitenfang der individuellen Kanne gibt. Dies war eine so bemerkenswerte Beobachtung, dass weiterführende Untersuchungen im Rahmen dieser Arbeit durchgeführt wurden. Sie führten zu sehr interessanten Ergebnissen (MERBACH et al. 2002), die die Diskussion der Beutefangmechanismen bei *Nepenthes* stark erweiterten. Ein Großteil der Ergebnisse dieses Kapitels ist im Jahre 2002 bereits veröffentlicht worden (siehe MERBACH et al. 2002, Kapitel 14.1.2).

## 6.1 Fragestellungen und Ziele zum Themenbereich Beutespezialist *N. albomarginata*

Die Beutezusammensetzung von *N. albomarginata* unterscheidet sich von allen bisher untersuchten *Nepenthes* Arten. Diese Art fängt als einzige Spezies Termiten in großer Zahl und weist eine geringe Menge an anderer Beute (sonst hauptsächlich Ameisen) auf. Das Ziel dieses Themenbereiches war die Beobachtung des Termitenmassenfangs und die Aufklärung des Anlockungsmechanismus.

Folgende Fragen wurden bearbeitet:

1. Warum findet man Termitenmassenfänge in den Kannen?
2. Wie funktioniert der Anlockungsmechanismus der Pflanze?
3. Warum lockt gerade diese Pflanzenart Termiten an?
4. Welche Termitenarten werden angelockt?
5. Warum werden gerade Termiten, die alle zu der Unterfamilie der Nasutitermitinae gehören, angelockt?
6. Haben die Nektarien mit dem Anlockungsmechanismus zutun?
7. Wie sind die Haare des weißen Randes aufgebaut? Handelt es sich um lebendes oder totes Gewebe? Sind die Haare ein- oder mehrzellig?
8. In welchem Stadium der Kannenentwicklung werden Termiten angelockt?
9. Wie sind die Ameisenbeifänge zu erklären?

## 6.2 Ergebnisse

Während der Untersuchungen an diesem Themenkomplex konnten mehrfach CLARKE's Beobachtungen bestätigt werden (CLARKE 1997), dass Termiten von *N. albomarginata* gefangen wurden. Allerdings waren die Muster, die man dabei finden konnte, sehr eindrucksvoll. In der Regel waren es Hunderte bis Tausende von Tieren, die alle im gleichen Zustand der Verwesung waren und immer alle zu einer einzigen Art gehörten, was zu der Hypothese führte, dass die Tiere alle über einen sehr kurzen Zeitraum gefangen worden sein mussten (siehe Tab. 8, Kapitel 13.3.5).

Als Beute wurden ausschließlich Termiten aus der Unterfamilie der Nasutitermitinae (Familie Termitidae) gefunden. Termiten leben von Holz oder anderen Zellulose enthaltenden Pflanzenteilen. Der größere Teil der Arten verdaut diese mit Hilfe von symbiontischen Bakterien oder Flagellaten in ihrem Darmtrakt. Andere werten die gesammelten Holzteile mit Hilfe von „Essspitzen“ aus, die in eigenen Pilzgärten gezüchtet werden. In aller Regel leben Termiten unter der Oberfläche und sind entsprechend als Arbeiterkaste blind. Entweder finden sich ihre Nester direkt im Holz, oder die holzige Nahrung wird, unsichtbar von außen, über unterirdische Tunnel oder eigens errichtete, unsichtbar machende oberirdische Galerien ins Nest getragen. Das Heer der Termiten ist also normalerweise nicht an der Erdoberfläche anzutreffen. Anders einige Gattungen der Unterfamilie Nasutitermitinae aus der Termitenfamilie Termitidae. Die häufigste in den Beuteproben gefundene Gattung ist *Hospitalitermes*, außerdem häufig eine *Longipeditermes* Art.

Diese nahrungsspezialisierten Arten weiden die Oberflächenschicht von Bäumen ab, ein Gemisch von verwitterter Borke, Flechten und Algen, die sie als Futterkugeln in den Mundwerkzeugen ins Nest tragen (siehe Abb. 59). Trotz ihrer Blindheit erreichen sie ihre Futterstellen in bis zu einem Dutzend Zentimeter breiten und mehrere Dutzend Meter langen Marschkolonnen offen über der Erdoberfläche ohne jede Deckung, vorzugsweise in Zeiten hoher Luftfeuchtigkeit (PEARCE 1997). Die Tiere laufen häufig des Nachts, manchmal bei bedecktem Wetter auch tagsüber. In Reihen nebeneinander fließt ein mehrere Zentimeter breites Band von dunklen Insekten wohlgeordnet ohne Unterbrechung über den Boden (siehe Abb. 59). Am Kopf des Bandes verzweigt dieses sich und „Späher“ kundschaften immer neue Futterplätze aus, zu denen die Termiten geführt werden. Mit den Arbeitern marschieren auch Soldaten, erkennbar an ihren zu langen Düsen ausgezogenen Wehrdrüsenmündungen an der Stirn. Diese Kriegerkaste beteiligt

sich nicht an der Sammeltätigkeit. Oft stellen die Verteidiger sich auch quer zur Lauf- richtung am Rand der Sammelkolonne auf und empfangen dort Störer und Feinde mit dem ausgespritzten Sekret ihrer "Nasuti"-drüsen, ein klebriges Gemisch aus harzig rie- chenden Terpenwehrstoffen. Diesem Merkmal verdanken sie ihren Namen Nasutiter- mitinae, so genannt nach der besagten Soldatenwehrdüse. Normalerweise leben auch diese Termiten völlig unterirdisch. Das Vorkommen der offen fouragierenden Formen konzentriert sich im indomalaiischen Raum und reicht in der am weitesten verbreiteten Gattung *Hospitalitermes* bis nach Vorderindien und Sri Lanka im Westen und Neuguinea im Osten. Ausschließlich Vertreter dieser Termiten fanden sich als Beute in den Kannen von *Nepenthes albomarginata*.

*Hospitalitermes* spp. suchen hauptsächlich Mikroepiphyllen, z.B. Algen, Flechten und Pilze, die auf der Oberfläche der Baumstämme wachsen (JONES & GATHORNE-HARDY 1995), *Longipeditermes longipes* sammelt sich zersetzendes Laubstreu und Holz (HOARE & JONES 1998, MIURA 1998, MIURA & MATSUMOTO 1998). Von den Futterplätzen werden Futterkugeln aus dem pflanzlichen Material geformt und auf der Straße von den Arbei- tern zurück zum Nest transportiert (siehe Abb. 59, COLLINS 1979, MIURA & MATSUMOTO 1998, JONES & GATHORNE-HARDY, 1995). Offensichtlich ist *N. albomarginata* in der Lage, diese oberirdisch fouragierenden Termiten zu ihren Kannen zu locken und ihnen mögli- cherweise als Futterattrappe den weißen haarigen Rand unterhalb des Peristoms anzu- bieten.

### **6.2.1 Beuteanlockungsmechanismus und Beutefang von *N. albomarginata***

*N. albomarginata* hat, wie auch ihr Name andeutet, ein für Kannenpflanzen einmaliges morphologisches Detail, einen Rand bestehend aus weißen mehrzelligen Haaren, der direkt unterhalb des Peristoms sitzt (Abb. 60). Diese Trichome sind mit Zytoplasma gefüllt und bestehen aus lebenden Zellen, wie in histologischen Schnitten gezeigt wer- den konnte (Abb. 61, 62). Das Band aus feinen Härchen sitzt außen unter dem Kannen- rand. Bei sich entwickelnder Kanne ist es vom noch geschlossenen Deckel umhüllt und kommt später, wenn sich der Deckel öffnet, zum Vorschein. Der weiße haarige Rand ist bei der jungen Kanne schneeweiß, um dann, wenn die Kanne einige Monate alt ist, gelblich grau zu werden. Wenn die Haare von Termiten abgeerntet worden sind, wirkt der Rand gelblich bis orangebraun (siehe Abb. 60 D und Abb. 65 F). Dadurch, dass der weiße Rand bei der geschlossenen Kanne vom Deckel verhüllt ist, kann er zu diesem

Zeitpunkt noch nicht von Termiten gefunden und abgeerntet werden. Dies geschieht erst bei der voll funktionsfähigen geöffneten Kanne (siehe Abb. 60 A und B).

Dieses Merkmal hatte bislang niemand mit dem Beutefang der Art in Verbindung gebracht, bis plötzlich auffiel, dass die weißen haarigen Ränder bei Kannen, die einen Massenfang an Termiten aufwiesen, abgeweidet waren. Abb. 61 B zeigt deutlich, dass der Rand bei einer Kanne, die keine Termitenbeute besaß, vollständige Trichome aufwies. Abb. 61 A zeigt im Gegensatz dazu den Längsschnitt durch den oberen Teil einer Kanne, die mit Tausenden von Termiten gefüllt war. Die Trichome des weißen Randes fehlen hier vollständig. Die Kannenwand ist allerdings auch hier intakt, die Abweidung der Termiten findet nur bis zur Epidermis der Kannenwand statt.

Die weißen Ränder der Kannen, die Termiten gefangen hatten, waren wie in Abb. 61 B entfernt, während die Kannen, die keine Termitenbeute und auch nur sehr vereinzelt andere Arthropoden gefangen hatten, vollständige intakte weiße Ränder wie in Abb. 60 bzw. 61 A erkennbar, aufwiesen. Der Vergleich einer großen Anzahl von Kannen konnte diese Beobachtung bestätigen. Nur Kannen ohne weißen Rand hatten Termiten gefangen, Kannen mit intaktem Rand dagegen nie (siehe auch die Anhänge 12.3.4, 12.3.5 und 12.3.6 mit den Beutefangdaten von *N. albomarginata* sowie den Langzeitmessungen des Randes und des Beutefangs).

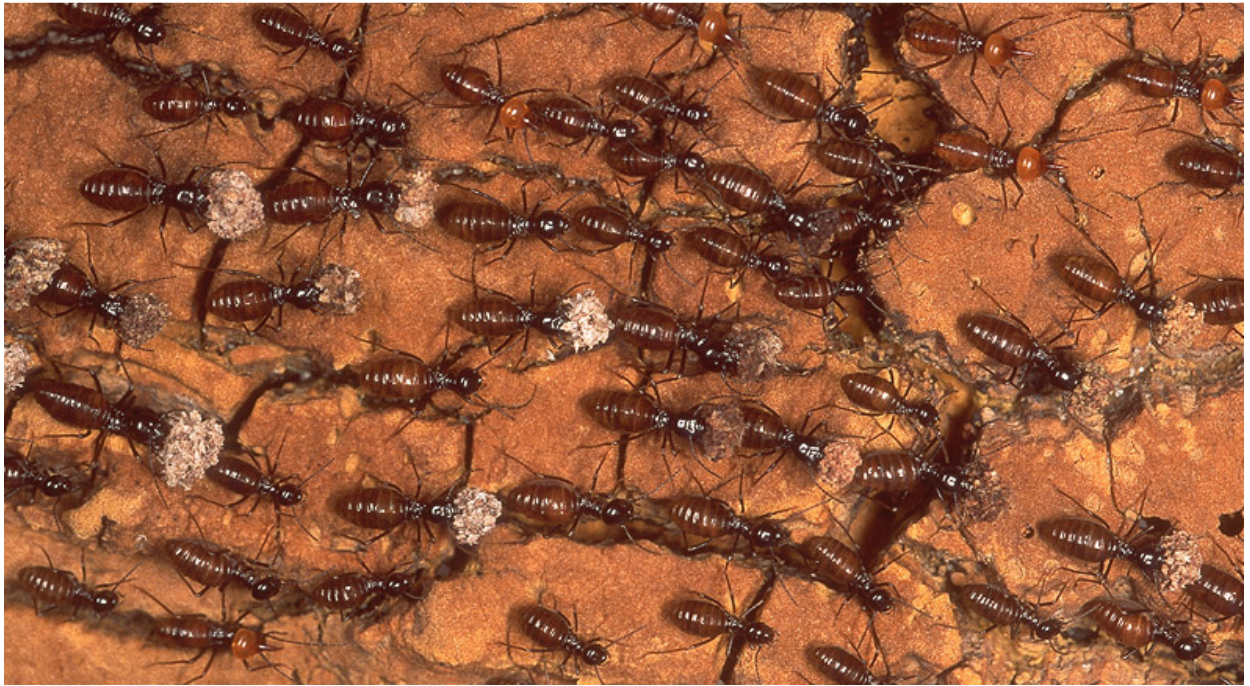


Abb. 59. Ausschnitt einer Termitenstraße von *Hospitalitermes* sp. Sowohl Arbeiter als auch Soldaten laufen zurück zum Nest, Arbeiter zum Teil beladen mit Futterkügelchen, die sie aus dem vorgefundenen Material an den Futterplätzen gebildet haben.

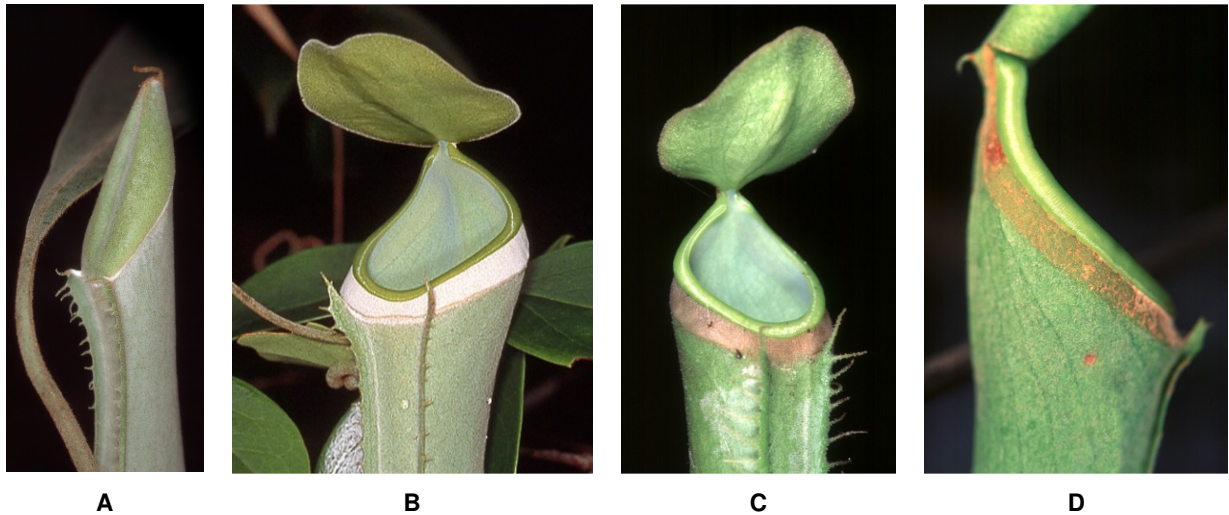


Abb. 60. Der obere Kannenabschnitt bei *N. albomarginata* mit dem typischen weißen haarigen Rand unterhalb des Peristoms. Von links nach rechts: A) Sehr junge Kanne, deren Deckel noch geschlossen ist: Der weiße Rand liegt unterhalb des Peristoms und ist erst zum Abernten erreichbar, wenn die Falle bereit ist. B) Der haarige Rand ist rein weiß bei sehr jungen Kannen und C) wird gelblich-bräunlich bei Kannen, die mehrere Monate alt sind. D) Die Trichomhaare fehlen, sie sind von Termiten abgefressen worden.



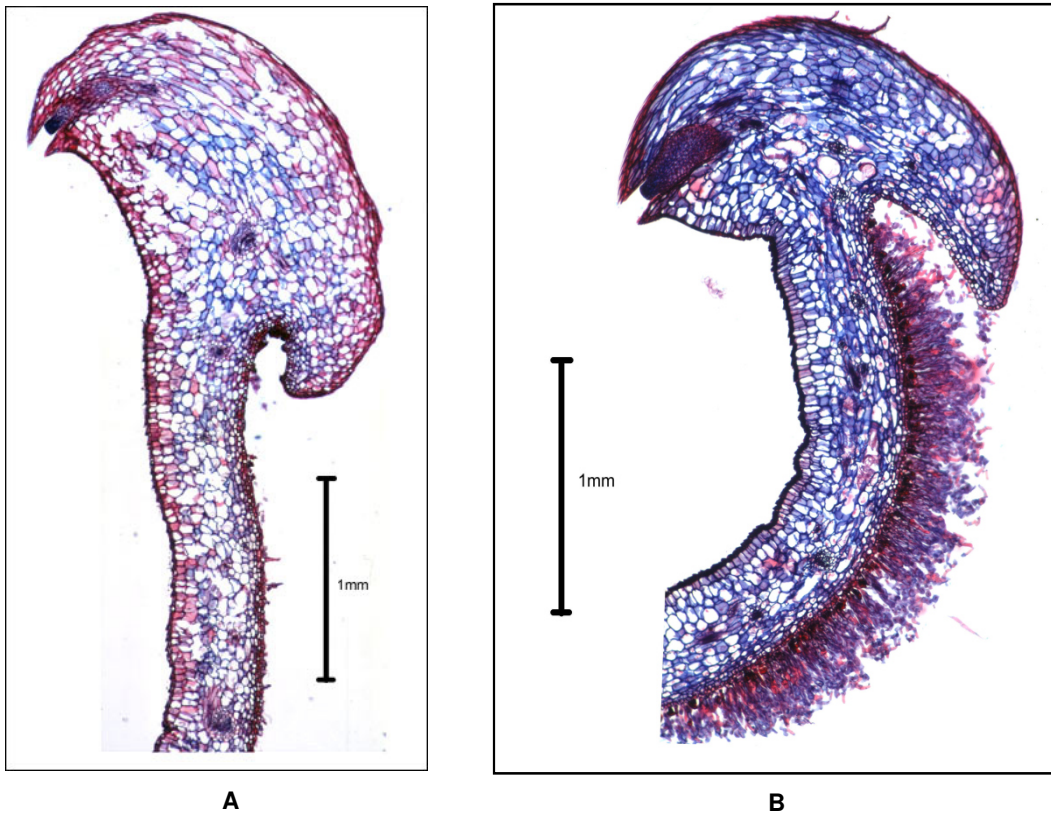


Abb. 61. Längsschnitt durch das Peristom und Teile der Kannenwand von *N. albomarginata*. A: bei einer Kanne, deren Trichome des weißen Randes von Termiten abgeweidet worden sind und B: bei einer Kanne, bei der die Trichome vollständig vorhanden sind. Färbung Astrablau – Safranin

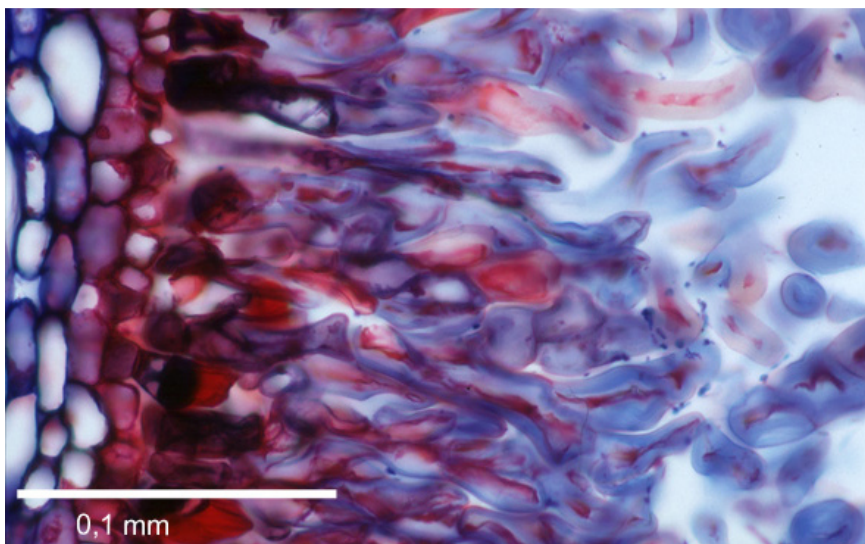


Abb. 62. Lebende Trichomhaare des weißen Randes von *N. albomarginata*. Längsschnitt durch die Kannenwand mit dem weißen Rand und dem Peristomgewebe. Die Kannenwand mit der Epidermis liegt links im Bild, die Haare weisen nach rechts. Färbung Astrablau – Safranin.

### 6.2.1.1 Langzeitbeobachtungen des Zustandes des weißen Randes sowie des Beutefanges bei *N. albomarginata*

Es konnte beobachtet werden, dass die Eigenschaften der Trichome des weißen Randes sich in Laufe des Lebens einer geöffneten Kanne veränderten. Die Farbe änderte sich von reinweiß bei frisch geöffneten Kannen nach grau bei einer mehreren Monate alten Kanne, es entstanden außerdem nach einigen Monaten leichte Risse im Gewebe des Randes. Daher wurden Langzeitbeobachtungen durchgeführt, um zu sehen, wann die Eigenschaftsveränderungen zu erkennen sind und ob sie einen Einfluss auf das Fangergebnis haben.

Die Veränderungen der Farbe sowie der Struktur des Randes passierte nach und nach. Zuerst veränderte sich allmählich die Farbe von rein weiß über grau-weiß nach grau, die Risse bildeten sich erst bei Kannen, die mehrere Monate lang geöffnet waren.

Bezüglich des Beutefangs war das Ergebnis eindeutig: über einen unterschiedlich langen Zeitraum passierte nichts. Der Rand blieb intakt, die Kannen enthielten keine Massenfänge. Dann, während einer einzigen Nacht füllte sich eine Kanne mit Termiten und gleichzeitig verschwand der weiße Rand dieser Kanne. Dies konnte bei 4 von 26 Kannen während eines Zeitraumes von 35 Tagen beobachtet werden. Es gab keinen erkennbaren Unterschied, ob es sich um Kannen mit weißem Rand oder um ältere Kannen mit grauem rissigem Rand handelte.

Die Tabellen 19 und 20 im Anhang 12.3.4 zeigen den zeitlichen Verlauf des Zustandes der Kannen an den beiden Standorten „Paradies“ und „White Sand“, die am Anfang der Langzeituntersuchungen alle einen intakten weißen Rand (in manchen Fällen allerdings älter und weiß-grau oder grau gefärbt) besaßen. Keine Kanne mit intaktem Rand war zu Beginn des Experimentes mit Termiten – Massenfängen gefüllt. Möglicherweise waren einzelne Beutetiere wie einzelne Ameisen bereits enthalten, die von oben nicht einsehbar waren. Es war sehr unterschiedlich, ob und wann die einzelnen Kannen Beute machten. Einige Kannen wiesen bis zum Ende der Langzeitbeobachtungen keine bzw. nur einzelne Exemplare verschiedener Insekten auf. Am Standort „White Sand“ fingen im Untersuchungszeitraum insgesamt 4 von 24 Kannen, am Standort „Paradies“ 6 von 24 Kannen zu unterschiedlichen Zeiten Termiten. Jedes Mal wurde ebenfalls der weiße Rand zum selben Zeitpunkt abgefressen. Es gab eine Ausnahme: Kanne Nr. 9 am Standort White Sand verlor den Rand, ohne dass Termiten hineinfielen. Diese Kanne stand jedoch im Gegensatz zu allen anderen nicht senkrecht nach oben, sondern wies einen ca. 45 Grad Winkel in ihrem Wuchs auf, was wahrscheinlich potentiellen Beutetieren die Flucht aus der Kanne ermöglichte.

## 6.2.2 Beuteaufsammlungen an *N. albomarginata* und Verhalten der Termiten

An den drei verschiedenen Standorten, die zur Arbeit an *N. albomarginata* genutzt wurden, konnten fünf verschiedene Termitenarten in den Beuteproben gefunden werden: *Hospitalitermes bicolor* (HAVILAND) 1898, *H. lividiceps* (HOLMGREN) 1913, *H. hospitalis* (HAVILAND) 1898, *Longipeditermes longipes* (HAVILAND) 1898 sowie *Bulbitermes* sp. (siehe Tab. 23 im Anhang 12.3.6). Massenfänge (siehe Abb. 63) wurden in 61 Beuteproben gezählt: *H. bicolor* in 43 Beuteproben,  $\bar{x} = 929$ , max. 3708 Individuen, *Hospitalitermes lividiceps* in 11 Beuteproben,  $\bar{x} = 1470$ , max. 4788 Individuen, *H. hospitalis* in 4 Beuteproben,  $\bar{x} = 3375$ , max. 3708 Individuen, *L. longipes* in 2 Proben,  $\bar{x} = 2650$ , max. 4023 Individuen, *Bulbitermes* sp. in 1 Probe, 954 Individuen. Nur in 9 Proben gehörte eine kleine Anzahl von Termiten zu einer anderen Gattung. Diese kleine Menge wurde zusammen mit einer kleinen Gruppe anderer Beuteorganismen gefunden. Die anderen 22 Beuteproben beinhalteten Beuteorganismen in sehr geringer Zahl und keine Termiten. Alle in den Kannen als Massenfänge gefunden Termiten gehörten zu einer Unterfamilie der Termiten, den Nasutitermitinae. Davon gehörten wiederum fast alle zu einem Ökotyp, der darauf spezialisiert ist, oberirdisch zu fouragieren und zu weiden. Nur eine der Gattungen, *Bulbitermes*, fouragiert normalerweise unterirdisch auf abgefallenem sich zersetzenden Laub, frisst aber auch wie *Hospitalitermes* und *Longipeditermes* kein Holz.

Weitere Experimente und Manipulationen mit intakten Kannen von *N. albomarginata* brachten dann eine Erklärung für das Phänomen der plötzlichen Massenfänge. Wenn man frische intakte Kannen ( $n=30$ ) und solche mit abgefressenen weißen Rändern ( $n=10$ ) nahe des Kopfes der Straße von massenfouragierenden Termiten der Art *Hospitalitermes bicolor* brachte und einzelne Termitenscouts in direkten Kontakt mit den intakten Haaren des weißen Randes kamen, so kehrten sie direkt zu ihrer Termitenstraße um und entließen ein Futter-Massen-Rekrutiersignal unter ihren Nestgenossen, die unmittelbar angelockt wurden, zum weißen Rand liefen und anfangen, diesen abzuweiden. Die Trichome wurden direkt am Futterplatz zu Futterkugeln geformt, die anschließend zum Nest abtransportiert wurden (siehe Abb. 65). Während dies geschah, fielen sowohl Arbeiter wie Soldaten in Massen in die Kanne (siehe auch Tab. 9). Einmal in die Kanne gefallen, waren sie nicht mehr in der Lage, an der inneren Kannenwand nach oben zu klettern und über das Peristom nach außen zu kommen, sondern ertranken in der Kannenflüssigkeit oder wurden von den vielen anderen in die Kanne fallenden Termiten des Massenfanges, die alle versuchten, aus der Kanne zu entkommen, erstickt und zerdrückt (siehe Abb. 65 E).



Abb. 63. Massenfang von *Hospitalitermes* sp. in einer Bodenkanne von *N. albomarginata*. Es handelt sich um tausende Tiere in einer Kanne, die sich im selben Zustand der Zersetzung befinden. Alle gehören zur selben Art (Foto: Dr. Webber Booth).

Zirka eine Stunde, nachdem die Scouts die Kanne entdeckt hatten, waren die Haare des weißen Randes komplett entfernt, wie auch in histologischen Studien gezeigt wurde (siehe Abb. 61, 60 D und 65 F), und die Kanne war dann nicht mehr länger attraktiv für die Termiten, so dass sich der Termitenstrom sofort zu einer anderen Futterquelle wandte. Das Endergebnis war eine Kanne, die mit Termiten gefüllt war, die vergeblich versuchten, dem Kanneninnenraum zu entfliehen (Abb. 65 E). Kein Unterschied war in der Attraktivität von weißen Rändern frisch geöffneter Kannen zu alten grau gefärbten Rändern von mehrere Monate alten Kannen feststellbar, allerdings wurde dies hier nicht weiter quantitativ untersucht.

In einem Termitenfallexperiment (Daten siehe Tab. 9) an *N. albomarginata* Kannen wurde die Zahl der in die Kanne fallenden *Hospitalitermes bicolor* Tiere bei zwei stark belauenen direkt benachbarten Kannen, bei denen der weiße Rand abgeweidet wurde, beobachtet und protokolliert. Die Kanne mit grauem Rand wurde zuerst entdeckt, eine Massenrekrutierung setzte ein und es wurde begonnen, den Rand der Kanne abzuweiden, wobei in den ersten 10 Minuten ein sehr starkes Gedränge entstand, bei dem pro Minute zwischen 0 und 12 Tieren in die Kanne fielen (gefangene Tiere pro Minute:  $\bar{x} = 5,5$ ). Die Kanne mit weißem Rand wurde nach 10 Minuten ebenfalls entdeckt,

parallel wurden beide Kannen 9 Minuten lang abgeweidet (Kanne grau:  $\bar{x} = 9,0$ ; Kanne weiß  $\bar{x} = 5,0$  Absturz Termiten pro Minute), dann war die graurandige Kanne abgeweidet und wurde nicht mehr belaufen, die weißrandige Kanne wurde jetzt stärker belaufen, bis auch dort nach weiteren 24 Minuten ( $\bar{x} = 9,7$  Absturz Termiten pro Minute) der Rand abgefressen war und damit sofort der Belauf auf die Kanne endete. Der höchste Wert betrug 22 Termiten, die in einer Minute in die Kanne fielen. Der Wert 0 kam bei beiden Messreihen pro Kanne nur ein einziges Mal vor. Wenn man Beutezahlen pro Kanne, die oft bis in die Tausende gehen, berücksichtigt, dürfte die Fangrate oft noch wesentlich höher liegen (siehe Tab. 8, Anhang Tab. 22 und Tab. 23).

Weitere Beobachtungen an *Hospitalitermes bicolor* an anderen Futterplätzen zeigten, dass außer dem Hereinfallen in die Kannen, die Tiere ihr typisches Futtersuch-, Futtersammel- und Rekrutierverhalten zeigten. Für *Hospitalitermes bicolor* heißt das, dass einzelne Termiten den „Kopf“ der Termitenstraße verließen und in etwa einer Distanz von bis zu 50 cm die Umgebung nach Futter erkundeten. Sie kehrten schnell zurück, falls sie keine geeigneten Futterstellen fanden, wie z.B. eine mit Mikroepiphyllen bewachsene Rindenoberfläche und entließen in diesem Fall keine Rekrutiersignale bei ihren Nestgenossen. Dieses Verhalten wurde  $n = 18$  x beobachtet. Wenn sie jedoch in direkten Kontakt mit als Futter geeignetem Material oder experimentell angebotenen Futterplätzen kamen ( $n = 5$ ), blieben die Scouts ein bis zwei Minuten an dem Platz, kehrten dann ohne längeres Weiden um und rekrutierten Nestgenossen von der Spitze der Termitenstraße. Eine Abzweigung wurde sofort gebildet und die Termiten liefen in großer Zahl zu diesem Standort, an dem sie unverzüglich damit begannen, Futterkugeln zu formen. Ähnlich wird das Verhalten der Termiten auch von anderen Fraßstellen beschrieben, die alle von rein chemischer Rekrutierung berichteten (MIURA & MATSUMOTO 1998, JONES & GATHORNE-HARDY 1995, PEARCE 1997).

Tab. 8. Termitenarten als Massenfänge in *N. albomarginata* Kannen, (Standort A: „White Sand“, Degradierter Kerangas Wald auf weißem Sand, Standort B: „Paradies“, Rand eines Kerangas Waldes). Beutearten bei *N. albomarginata* - Kannen ohne intakten Kannenrand.

Standort	Termitenart	Zahl der Beuteproben (1 pro Kanne)	Zahl Termiten pro Probe		
			$\bar{x}$	(±)	Maximale Zahl der Termiten pro Probe
A	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	13	607	(± 382.6)	1044
B	<i>Bulbitermes</i> sp. 5	1	954		954
	<i>Hospitalitermes hospitalis</i>	4	3375	(± 714.4)	3996
	<i>Hospitalitermes lividiceps</i>	11	1470	(± 1216.7)	4788
	<i>Longipeditermes longipes</i>	2	2650	(± 1942.4)	4023

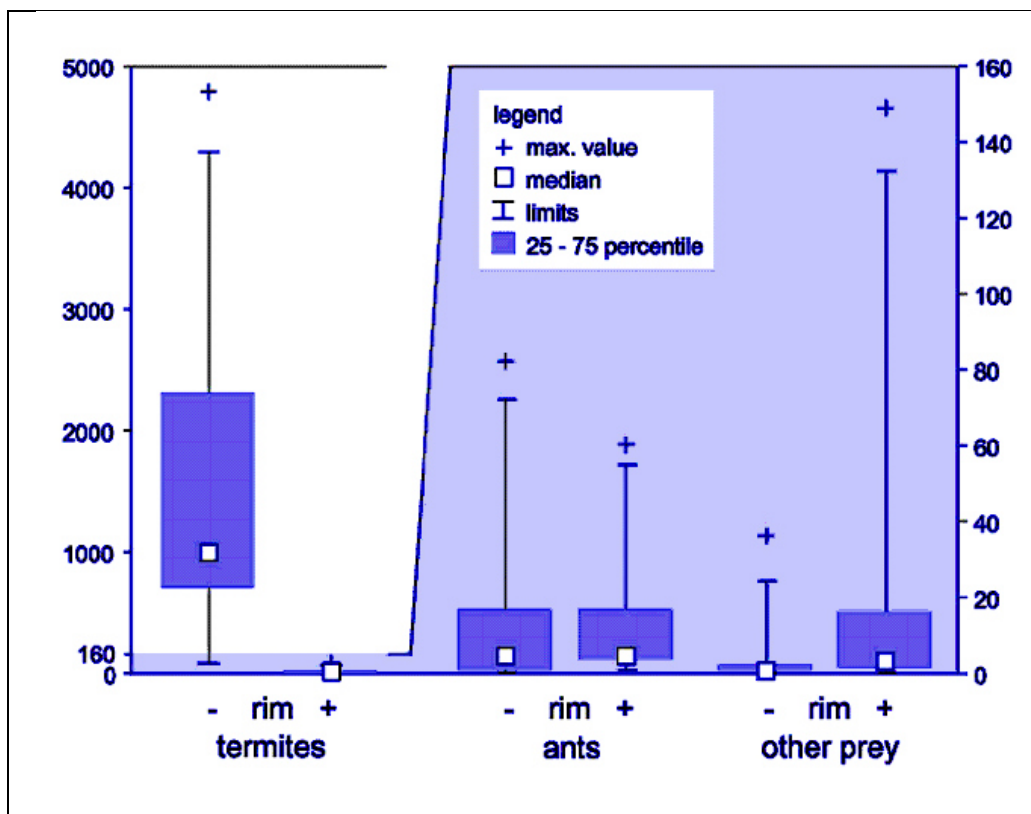


Abb. 64. Boxplot zu den Beutestudien von *N. albomarginata*. Deutscher Text zur Abbildung: rim = weißer Rand, termites = Termiten, ants = Ameisen, other prey = andere Beutetiere. Abbildung aus: MERBACH et al 2002.

Tab. 9. Termitenfallexperiment bei *N. albomarginata*: Zahl der in die Kanne fallenden *Hospitalitermes bicolor* Tiere bei zwei stark belauenen direkt benachbarten Kannen, bei denen der weiße Rand abgeweidet wird. Daten: Standort White Sand, Temperatur: 25 Grad Celsius, Luftfeuchtigkeit: 100% RH, Uhrzeit 19:20 – 20:42 Uhr (82 Minuten).

Zahl Termiten pro Minute / Uhrzeit	Kanne mit grauem Rand	Kanne mit weißem Rand
19:20 – 19:21	9	
19:22 – 19:23	3	
19:25 – 19:26	0	
19:27 – 19:28	2	
19:30 – 19:31	0	
19:32 – 19:33	8	
19:34 – 19:35	9	
19:37 – 19:38	5	
19:39 – 19:40	7	1
19:41 – 19:42	9	3
19:42 – 19:43		4
19:44 – 19:45		5
19:47 – 19:48		5
19:49 – 19:50		4
19:51 – 19:52		0
19:53 – 19:54		22
19:55 – 19:57		3
19:58 – 19:59		17
20:00 – 20:01		8
20:02 – 20:03		5
20:04 – 20:05		5
20:06 – 20:07		10
20:08 – 20:09		10
20:10 – 20:11		21

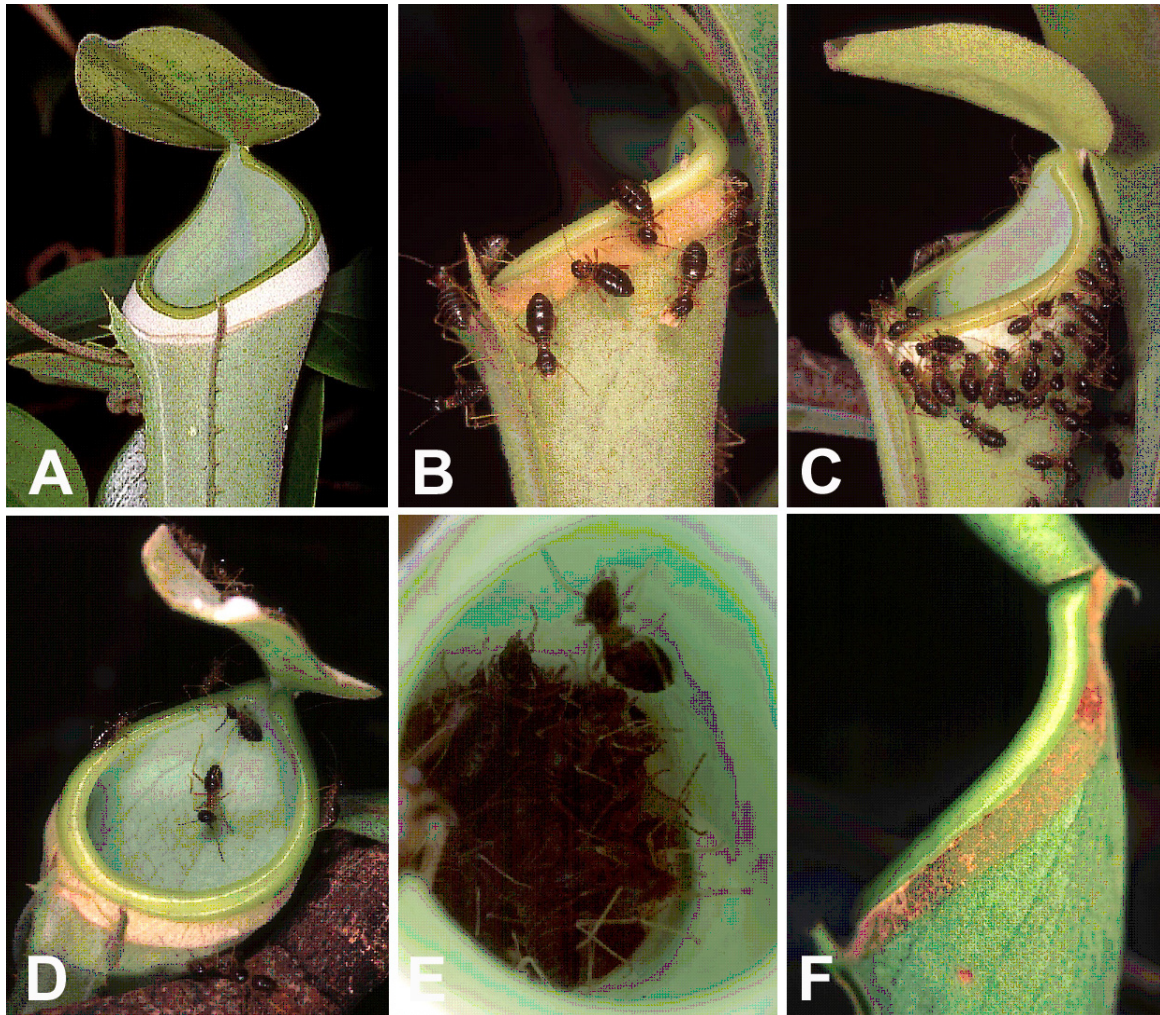


Abb. 65. Studien zum Verhalten von *Hospitalitermes* sp. auf Kannen von *N. albomarginata*.  
 A) Termitenscouts fanden die Fallen zufällig, hier schienen über lange Distanzen reichende Lockstoffe keine Rolle zu spielen, aber möglicherweise gustatorische Signale, da die Termiten blind sind. B) Späher rekrutierten zu den vermeintlich reichen Nahrungsgründen, schnell sammelten sich viele Arbeiter. C) Dicht gedrängt fraßen die Tiere am Haarkranz und formten kleine Nahrungsbällchen für den Rücktransport zum Nest. D) Tiere, die sich im Gedränge zu weit nach oben vorwagten, gerieten auf den schlüpfrigen Kannenrand, verloren den Halt und rutschten in die Kanne. E) Zurück blieb eine bis unter den Rand mit Termiten einer Kolonie gefüllten Kanne. F) Der weiße Rand wuchs nicht mehr nach. Die Pflanzen, deren langlebige Kannen derartige Beute machten, waren reich mit Nährstoffen versorgt.



### 6.3 Diskussion

*N. albomarginata* wächst – wie einige andere Vertreter ihrer Gattung – auf sehr nährstoffarmen Standorten, Heidewäldern, Sumpfwäldern sowie degenerierten Sumpf- und Heidewäldern. Oft wurzeln sie in reinem Sand. Die Nährstoffkonkurrenz an solchen Standorten ist extrem hoch. Die Strategien, dort an Nährstoffe zu gelangen, können bei der Gattung *Nepenthes* sehr unterschiedlich sein, sie reichen von Anlockungsmechanismen durch Duft, Farbe, EFN zur Insektenanlockung, bis zu Kotsammlern (siehe CLARKE et al. 2009, GRAFE et al. 2011) und Detritussammlern (MORAN et al. 2003). Die meisten bisher untersuchten Kannenpflanzenarten decken ihren Nährstoffhaushalt aber mit Arthropodenbeute, die sie in den Kannen sammeln (z.B. ADAM-JUMAAT 1997, MORAN 1991, 1996, MORAN et al. 1999). Hierbei sind viele Arten offensichtlich nicht sehr selektiv, sie fangen jedoch hauptsächlich Ameisen, die von EFN angelockt werden. Die in Südostasien beheimatete *Nepenthes albomarginata* ist hier eine bemerkenswerte Ausnahme, denn sie ist auf oberirdisch in Massenmärschen foragierende Termiten spezialisiert, die nur im feuchten tropischen Australasien vorkommen, dort aber weit verbreitet sind. *N. albomarginata* fängt diese Termiten in großen Mengen.

Im Rahmen dieser Arbeit konnte ein Mechanismus gezeigt werden, der einzigartig innerhalb der karnivoren Pflanzen ist und für diese Beuteselektivität verantwortlich ist: Während die Nektarien z.T. anatomisch, aber auch in Bezug auf ihre Nektarsekretion reduziert sind, ist ein Rand mit lebenden weißen Haaren, die offensichtlich die Nahrung von Nasutitermitinae Termiten imitieren, und der direkt unterhalb des Peristoms liegt, bei *N. albomarginata* entwickelt. Dieser Rand lockt Termiten an, die zu Tausenden in der für sie tödlichen Falle enden. Dabei ist die Region des Peristoms offensichtlich optimiert, oberirdisch foragierende Termiten zu fangen, denn wenn sie in die Kanne fallen, sind sie nicht mehr in der Lage, zu entkommen, da sie auf der Kanneninnenwand keinen Halt finden können (siehe Abb. 65 D, Tab. 9). Eine Untersuchung, ob sich die Kanneninnenwand von der anderer Kannenpflanzenarten unterscheidet, und wie die Beschaffenheit der Tarsen und des Prätarsus von *Hospitalitermes* und *Longipeditermes* Arten sind, wäre sicherlich eine sehr interessante Aufgabe. BOHN & FEDERLE haben in ihren Studien über die Schlüpfbarkeit bei *N. bicalcarata* Peristomflächen und bezüglich der Biomechanik der Ameisenfüße der Weberameise *Oecophylla smaragdina* und *C. schmitzi* zu dieser Fragestellung bereits interessante Ergebnisse erzielt (BOHN & FEDERLE, 2004, BOHN, 2007).

Das Fangen von großen Termitenmengen in relativ wenigen Kannen gleicht die Tatsache aus, dass viele Kannen leer bleiben. Die Kannen sind an Massenfänge angepasst, die sie ohne Schwierigkeiten verdauen können. Die relativ lange Lebensdauer einzelner Kannen von *N. albomarginata* (CLARKE 1997) wird nicht durch das Überladen der Kannen mit Beutetieren zerstört. Die Kannen bleiben am Leben und können, wenn einmal ein Massenfang stattgefunden hat, ihr gesamtes weiteres Leben Nährstoffe aus den sich zersetzenden Termiten absorbieren. Dieser Tatbestand steht im Gegensatz zu den Untersuchungen von CLARKE & KITCHING an den Kannen von *Nepenthes bicalcarata* (CLARKE & KITCHING 1995), bei denen von den Autoren beobachtet wurde, dass bei zu großen (experimentell hervorgerufenen) Beutefängen die gesamte Kannenflüssigkeit verdarb und Kannen abstarben, weshalb sie, wie schon berichtet, vermuteten, dass die symbiotische Ameisenart *Camponotus schmitzi* hier durch das Zerkleinern und Fressen der Beute Abhilfe schafft.

Es ist noch nicht bekannt, was die Trichomhaare des weißen Randes für die Termiten attraktiv macht. Keine besonderen olfaktorischen Distanzstrecken-Anlockungseffekte konnten bei den Experimenten an *Nepenthes albomarginata* beobachtet werden. Jedes Mal, wenn ein Termitenscout einen Kannenrand als potentielle Futterquelle gefunden hatte, schien dies durch Zufall passiert zu sein. Die Termiten „übersahen“ mehrfach Kannen mit intakten weißen Rändern, die weniger als 1cm von ihnen entfernt waren. Wachsen Kannen Seite an Seite, so passierte es, dass eine davon sich durch einen Massenfang mit Termiten füllte, während die andere leer blieb. So kann man daraus schließen, dass die Trichome des weißen Randes Stoffe enthalten, die erst durch einen direkten Kontakt der Termiten eine eher gustatorisch ausgelöste Anlockung bewirken und erst dann das Rekrutier- und Abweideverhalten der Termiten bewirken.

Die meisten Nasutitermitinae-Arten fressen wie die Mehrzahl aller Termitenarten keine lebenden Pflanzen (Überblick z.B. bei JONES 1998). Eine Ausnahme dazu bildet die Haupttermitenbeutegattung von *N. albomarginata*, *Hospitalitermes*, die sich von Algen, Pilzen und Flechten ernährt, die auf Baumrinde wachsen. Vielleicht beinhalten die lebenden Trichome des weißen Randes Substanzen, die identisch oder verwandt mit denen sind, die von diesen Mikroepiphyllen abgesondert werden. Ähnliche Substanzen könnten auch in Verbindung mit verrottendem Blattmaterial auftreten, von denen sich die Nasutitermitinae Gattungen *Longipeditermes* und *Bulbitermes* ernähren, die auch, wenn auch nicht so häufig, von *N. albomarginata* gefangen werden.

Mit ihrer Spezialisierung auf massenfouragierende Termiten hat sich die im feuchttropischen Südostasien endemische *N. albomarginata* Zugang zu einer reichen, aber sehr

speziellen Nahrungsressource verschafft. Diese Termiten sind ein charakterisches Faunenelement des feuchten Südostasiens und Südasiens und sind dort sehr häufig in den Lebensräumen dieser Kannenpflanzenart.

*N. albomarginata* hat ein anderes Locksystem entwickelt und lockt einen völlig anderen Beutetyp als die anderen untersuchten *Nepenthes* Arten im gleichen Lebensraum. Der Mechanismus der Beuteanlockung dieser Art scheint einmalig nicht nur innerhalb der Gattung, sondern auch innerhalb aller karnivoren Pflanzen zu sein. Keine anderen karnivoren Pflanzen sind bislang gefunden worden, die so stark auf eine Insektengruppe als Beute spezialisiert sind und keine anderen bieten eigenes Pflanzengewebe als Köder an. Bekannt als Anlockungsmittel bei karnivoren Pflanzen sind Farben, UV-Muster der Fallen, Duft und Nektarsekretion (JUNIPER et al. 1989, MORAN et al. 1999).

Aber auch sonst ist die Gattung *Nepenthes* nicht auf den Fang von Ameisen festgelegt, wie neuere Studien zeigen (siehe GREENWOOD et al. 2011, CLARKE et al. 2009, MORAN et al. 2003). So lockt die montan lebende *N. rajah* sogar Säugetiere zu ihren übergroßen Kannen, um ihren Kot abzusammeln, wie dies in anderer Weise auch *N. lowii* tut. Damit haben sich diese Arten wie *N. ampullaria* zum Teil von der Karnivorie entfernt. Letztere sammelt in ihren teppichgleich am Boden angelegten „Kannennestern“ im großen Umfang auch Detritus.

## 6.4 Zusammenfassung zu Kapitel 6

Karnivore Kannenpflanzen der Gattung *Nepenthes* sind wegen ihrer zuckerhaltigen Locksekrete normalerweise nicht sehr selektiv mit ihrer Beute, wenngleich die häufig vorkommenden Ameisen, die von EFN auf der gesamten Pflanze angelockt werden, generell die Hauptbeute bei den bislang untersuchten Arten sind. Allerdings gibt es auch Arten, die neben dem Fang von Beutetieren ihre Nährstoffversorgung mit dem Eintrag von Kot durch Wirbeltiere oder durch Detritussammeln ergänzen, wie neuere Studien gezeigt haben. Die in Südostasien beheimatete *Nepenthes albomarginata* ist eine bemerkenswerte Ausnahme: Sie ist darauf spezialisiert, oberirdisch foragierende Termiten zu fangen (verschiedene Arten aus mehreren Nasutitermitinae Gattungen, die auf das feuchte tropische Australasien begrenzt sind). Die Art fängt diese Termiten regelmäßig in enormen Mengen.

Studien im Rahmen dieser Arbeit haben einen Mechanismus gezeigt, der einzigartig innerhalb der karnivoren Pflanzen und verantwortlich für diese Beuteselektivität ist. Während bei *N. albomarginata* die Nektarien reduziert sind, ist ein Rand mit lebenden weißen Haaren entwickelt, der die Nahrung von massenforagierenden Termiten aus der Unterfamilie der Nasutitermitinae imitiert, und der direkt unterhalb des Peristoms liegt. Dieser Rand lockt Termiten an, die zu Tausenden gefangen werden. Die Anlockung von potentieller Beute durch das Anbieten von fressbarem Gewebe höherer Pflanzen und die Spezialisierung auf die Repräsentanten eines Beutetaxons (Termitensubfamilie der Nasutitermitinae) sind innerhalb der fleischfressenden Pflanzen beispiellos. Neben dieser Strategie ist der vorherige Mechanismus zur Anlockung potentieller Beute durch Nektarien in reduzierter Form erhalten geblieben.

Das Vorliegen von Nektarien, die nicht völlig reduziert worden sind, deutet möglicherweise auch auf die im Rahmen dieser Arbeit formulierte Hypothese der Vorläuferfunktion der Nektarien hin, ehe es zur Entwicklung der Karnivorie kam: Eine Ameisen – *Nepenthes* – Ernährungs – Herbivorie – Symbiose als Ausgangssyndrom für die Kannenentwicklung.

## 7 Abschließende Diskussion zur Evolution der Partnerschaft: Sind fleischfressende Pflanzen und Ameisenpflanzen ein Gegensatz?

Prinzipiell „verfolgen“ fleischfressende Pflanzen und die mit Ameisen symbiontisch assoziierten Pflanzen zunächst zwei völlig unterschiedliche Lebensstrategien. Erstere locken Beutetiere an, um sie zu töten, zu verdauen und zu resorbieren. Letztere dagegen locken ihre Tierpartner an, damit sie die Pflanze entweder als „Schutztruppe“ gegen Herbivore verteidigen, sie von epiphytischen Algen, Moosen, Pilzen oder auch von höheren konkurrierenden Pflanzen befreien oder sie mit Nährstoffen und Wasser versorgen, bzw. für deren Verbreitung zu sorgen. Derartige Schutz- und Nutzeffekte konnten in der Vergangenheit bei zahlreichen Ameisen-Pflanzenpartnerschaften gut nachgewiesen werden (siehe z.B. HÖLLDOBLER & WILSON 1990, DAVIDSON & MCKEY 1993, MASCHWITZ et al. 2010).

Eine wesentliche Aufgabe dieser Arbeit war zunächst, zu untersuchen, welche Funktionen Ameisen als Besucher von *Nepenthes* haben und welche biologischen Aufgaben der obligaten *N. bicalcarata* Besiedlerin *Camponotus schmitzi* zukommen. Sollten diese tauchbegabten Ameisen womöglich gar Schmarotzer der Kannenpflanze *N. bicalcarata* sein? Wer allerdings die spezifischen Strukturen und die damit verbundenen evolutionären Vorgänge bei deren Entstehung und Aufrechterhaltung bedenkt, weiß, dass dies sicherlich nicht der Fall sein kann. Konkreter gesagt müssen spezielle Strukturen und energetisch-stoffliche Leistungen, nämlich die distinkten und spezifischen Domatien, permanente Nektarsekretion in speziellen Riesennektarien und die außergewöhnlich hohe Lebensspanne der robusten Kannen, sowohl von der genetischen Ausstattung als auch vom Stoff- und Energieaufwand aufrecht erhalten werden. Sie können deshalb nur im coadaptiven Zusammenwirken mit den dauerbesiedelnden Ameisen entstanden sein. Zur Prüfung dieser Hypothese muss man also danach suchen, welchen Nutzen die Pflanze von ihren Partnerameisen hat. Zunächst gab es einen scheinbaren Fehlschlag. In umfangreichen Erhebungen am Standort an *N. bicalcarata* - Pflanzen mit *C. schmitzi* - Besiedlung und Pflanzen, die keine Partner besaßen, ließ sich kein Unterschied im Ausmaß des Blattflächenfraßes durch pflanzenfressende Insekten feststellen. Dies ist ein Verfahren, das bei anderen Ameisenpflanzenarten in der Regel sehr deutliche Effekte ergibt. Auch zusätzlich durchgeführte lang andauernde Experimente, in denen Pflanzen künstlich ameisenlos gemacht wurden und mit Insektenleim jeglicher Zugang zur Pflanze verhindert wurde, ergaben keine erhöhten Fraßschäden. *C. schmitzi* schützt also offensichtlich ihre Partnerin nicht feststellbar gegen blattfressende Herbivoren. Andererseits

reagierten die Ameisenpartner mit Herbeilaufen und Aggression heftig und spezifisch auf zerquetschte Pflanzenteile, also auf das Verwunden der Pflanze! Wie sollte dies zusammenpassen? Die Lösung des Widerspruchs ergab sich, als schließlich ein Rüsselkäfer entdeckt wurde, der gezielt junge Kannenknospen durchbohrte und zerstörte. Daraufhin erst wurde bemerkt, dass bei ameisenlosen Pflanzen oft keine oder höchstens rudimentäre Kannen an den jüngeren Laubblättern zu finden waren, wobei die assimilierende flächig ausgebildete Blattbasis immer unzerfressen und intakt war, was der entscheidende Unterschied zu anderen Ameisenpflanzen ist, die durch den Blattverlust in ihrer Photosyntheseleistung zwar eingeschränkt werden, aber nicht wie *N. bicalcarata* ihre Nährstoffsammelorgane verlieren. Die intensiven Beobachtungen im Freiland ergaben dann hierfür einen Grund. Es ist ein spezifischer Rüsselkäfer, *Alcidodes* sp., der die jüngsten, auszusprossen beginnenden Kannen an den schon ausgewachsenen Blattspreiten ansticht und zerstört. Das tut er übrigens auch bei anderen Kannenpflanzenarten in demselben Lebensraum, deren Kannenknospen ähnlich groß entwickelt sind (*N. ampullaria*, *N. mirabilis* var. *echinostoma*, *N. rafflesiana*), aber nicht bei einer Art mit kleineren Knospen, *N. gracilis*. Der Rüsselkäfer wird von den Ameisen beim Zusammentreffen heftig attackiert und lässt sich daraufhin nach Möglichkeit fallen. Ein sehr verblüffendes Ergebnis insgesamt: Die Pflanze „hält sich“ also in „Kost und Logis“ eine spezifische Abwehrmannschaft gegen einen ganz speziellen Feind, der ihre Fähigkeit zum „Fleischfressen“ vermindert.

Hinzu kommt weiterhin, dass die Symbiosepartnerin durch ihr Putzverhalten den Fangabschnitt der Kanne langfristig sauber und fängig hält. Der anlockende Nektar erhöht die Fängigkeit zusätzlich (siehe BOHN & FEDERLE 2004). Da die *C. schmitzi* Ameisen die Anlockung und den Fang der übrigen potentiellen Beuteameisen tolerieren, behindern sie die alte räuberische Lebensweise von *N. bicalcarata* nicht. Im Gegenteil, sie profitieren dann sogar, indem sie ihren Proteinbedarf aus der Kannenbeute und dem Fang der Kannenkommensalen decken.

Diese Partnerschaft hat die „Biologie“ der Ameise extrem verändert und ließ sie zu einer Spezialistin und sogar zum „partiellen“ Wasserinsekt werden.

Die enge Interaktion von *N. bicalcarata* mit *C. schmitzi* ist also gut nachweisbar eindeutig eine mutualistische Symbiose, eingeschränkt nur durch das „eigennützige“ temporäre Blütenkastrationsverhalten der Ameisen. So stellt sich zur Evolution dieser Partnerschaft die entscheidende Frage: Wie kann eine hauptsächlich ameisenfressende räuberische Pflanze eine Symbiose mit einem potentiellen Opfertier eingehen? Ist das Ameisenfressen von Kannenpflanzen vielleicht mehr als eine reine Räuber-Beute Beziehung?

Wie konnte es überhaupt entstehen? Es stellte sich also die Frage, wie sich die evolutive Entstehung dieser so seltsamen Symbiose erklären lässt. Eine Partnerschaft, in der eine Insekten, ja sogar bevorzugt Ameisen erbeutende Liane paradoxerweise eine Beziehung gerade eben mit einer solchen Insektenart eingeht, um so einen anderen speziellen und besonders gefährlichen Insektenfraßfeind abzuwehren?

Ameisen sind als die wohl erfolgreichste Gruppe der Insekten der Regenwälder in diesen Lebensräumen außergewöhnlich häufig und damit die idealen Beuteobjekte für die Gattung *Nepenthes*. Die Entwicklung von Nektarien kann man damit als einen für die Pflanzen evolutionär sinnvollen Schritt ansehen, der dazu dient, diese sozialen Hautflügler, die überall auf der Suche nach Nektarquellen fouragieren, gezielt anzulocken. Dies wurde nicht nur von der Gattung *Nepenthes* getan, sondern auch von sehr vielen anderen Regenwaldpflanzen, die nicht karnivor sind. In manchen Südostasiatischen Regenwaldregionen kommen EFN bei über 12% aller der Pflanzenarten vor (siehe FIALA & LINSENMAYR, 1995, FIALA & SAW, 2003). Diese Pflanzen nützen die Aggressivität der Ameisen, die mit ihrer mechanischen Beißkraft und ihren vielfältigen chemischen Waffen effektiv ihre Dauerfütterstellen, etwa EFN gegen tierische Konkurrenten oder Herbivoren verteidigen und somit die Pflanze je nach Art mehr oder weniger effektiv gegen Herbivorie zu verteidigen. Jedoch sind diese Pflanzen sämtlich nicht karnivor und somit auch nicht auf die Stickstoff- und Phosphorquellen aus, die die besuchenden Ameisen ja auch darstellen. Die meisten Ameisenarten sind zudem räuberisch, sie benötigen bevorzugt Proteinnahrung für das Wachstum ihrer Larven. Als Eiweißlieferanten kommen hierfür ebenfalls die Herbivoren in Frage, die von den Ameisen auf den Nektarlieferantpflanzen gejagt werden können. Durch ihre Fähigkeit zur Verständigung und Zusammenarbeit sind Ameisen in der Lage, Arbeiterinnen in größerer Zahl herbeizuholen, die dann mittels ihrer Beißmandibeln und der gleichzeitig vorhandenen chemischen Waffen gemeinschaftlich wirkungsvoll Nahrungsquellen ausbeuten oder Gegner abwehren.

Es „lohnt“ sich also, Bündnisse mit Ameisen einzugehen. Überträgt man diese Verhältnisse allgemein auf die karnivoren Kannenpflanzen mit ihren Nektardrüsen, so bietet das massenhafte Anlocken von Ameisen nicht nur potentielle Beutetiere, die als Stickstoff- und Phosphorquellen eine maßgebliche Rolle spielen, sondern potentiell auch Schutz gegen Herbivoren. Um beides zu nutzen, sollten die Pflanzen 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 von weiteren Tieren nicht unterbrochen würde. Eine solche „Nutzen-Kostenabwägung“ sollte evolutionär dadurch möglich sein, dass die

Pflanzen ihre Absturzfallen auf einem nur wenig effektiven Entwicklungsniveau „hielten“. Dann könnten die Ameisen Nektar sammeln, rekrutieren und sogar Herbivorenfeinde der Pflanzen erbeuten, ohne dabei zu viele „Opfer bringen“ zu müssen, für sie ebenfalls eine Nutzen-Kosten-„Kalkulation“.

Der Prozess der Fallenjagd der *Nepenthes*-Pflanzen wäre dann kein reiner Räuber-Beute-Jagdprozess zwischen den „klug-gerissenen“ Pflanzen und den „ausgetricksten“ Ameisen, sondern ein komplexeres Geschehen zwischen Symbiose und Täuschung. Die vorliegenden Untersuchungen liefern erste Belege für diese Hypothese, eine Sichtweise, die ZIZKA bereits 1991 in einer Studie an *Nepenthes bicalcarata* äußerte, die aber bis heute noch nicht etabliert ist. In anderen Arbeitsgruppen mit Schwerpunkt auf die Erforschung der Biologie der Gattung *Nepenthes* liegt der Fokus der Untersuchungen auf der Effizienz der Kannen als Fang- und Sammelorgane zur Stickstoffversorgung (Überblick bei MORAN & CLARKE 2010).

BAUER, BOHN und FEDERLE (in ihren Studien an *Nepenthes*) sowie BENNETT & ELLISON (in ihren Studien an *Sarracenia*) konzentrierten sich alleine auf die Kanne und untersuchten deren biophysikalische Eigenschaften sowie die Nektarsekretion auf der Kanne. Sie interpretierten die Sekrete aus EFN nur als Anlockungsmittel potentieller Beuteameisen sowie als Aktivator der Fangtätigkeit der Kannen, indem sie die Schlüpfigkeit des Peristoms verursachen (siehe BAUER & FEDERLE, 2009, BAUER et al., 2008, 2009, 2011, 2012, BOHN, 2007, BOHN & FEDERLE, 2004, BOHN et al., 2012, BENNETT & ELLISON, 2009). Zudem untersuchten Kollegen eingehend folgende weitere Kanneneigenschaften zum effizienten Arthropodenfang: UV-Muster (MORAN, 1996), Duftstoffe (MORAN, 1991 sowie DI GIUSTO et al., 2010), schlüpfrige wachsige Peristomränder (BAUER et al., 2009, BOHN & FEDERLE, 2004, GAUME & DI GIUSTO, 2009, GAUME et al., 2002 und JUNIPER et al., 1989) sowie die Viskoelastizität der Kannenflüssigkeiten (siehe z.B. GAUME & FORTERRE 2007, DI GIUSTO et al. 2010).

Der Fokus auf der Aufnahme der Nährstoffe und ihre Verfügbarkeit wurde in einer Reihe von Studien bearbeitet (*Nepenthes*: OSUNKOYA et al., 2007, OSUNKOYA et al. 2008, CLARKE & LEEN, 2004. *Sarracenia*: ELLISON & GOTELLI, 2002 und ELLISON, 2006). Der Blick richtete sich jeweils auf Schlüssel Nährstoffe wie z.B. Stickstoff und wie die karnivoren Pflanzen diese effizient in einem nährstoffarmen Habitat anlocken, fangen und verdauen können (JUNIPER et al. 1989, ELLISON & GOTELLI (2001).

Falls Interaktionen mit Ameisen außer als Beuteobjekte gesehen wurden, so betrachtete man dies jedoch immer wieder aus der Fragestellung der Karnivorie heraus. So wurde der wichtige Aspekt des Schutzes vor Herbivoren zumeist ausgeklammert. BONHOMME



konzentrierte sich auf die Fangstrategien der Kannen (BONHOMME et al. 2011a, BONHOMME et al. 2011b) und untersuchte den Einfluss der Partnerameise *C. schmitzi* auf die Effizienz dieser Fangorgane. Dabei untersuchte er das Verhalten der Ameisen ausschließlich innerhalb der Kannen (siehe BONHOMME et al. 2011b). Er prüfte die Fragestellung, ob *C. schmitzi* durch das Attackieren von potentiellen Beutetieren in der Kanne zur erhöhten Effizienz des Beutefanges beiträgt. Obgleich er Ameisen-Pflanzen Symbiosen und die Myrmekophytie der von ihm untersuchten Karnivoren *N. bicalcarata* in seine Untersuchungen einbezog, tauchte der Themenkomplex der Schutzfunktion gegen Herbivore in seinen Hypothesen nicht auf.

Die vorliegende Arbeit betrachtet diesen von den oben genannten Autoren nicht berücksichtigten Aspekt des Herbivorieschutzes als einen Hauptschwerpunkt und greift damit den von ZIZKA erstmals 1991 angesprochen Zusammenhang auf.

Sie führt schlussendlich zu einer andersartigen Sicht der *Nepenthes*-Biologie und erlaubt eine bisher fehlende Interpretation der evolutiven Entstehung dieses Taxons: Eine evolutiv dem Kannenfang-Prinzip vorausgehende Schutzsymbiose mit Ameisen mittels Nektarproduktion ähnlich der, die bei tropischen Pflanzen sehr häufig zu finden ist, könnte der Ausgangspunkt für die so schwer zu verstehende stammesgeschichtliche Entstehung der Kannenfallen sein.

Folgendes Szenario erscheint dabei einleuchtend und könnte folgendermaßen abgelaufen sein: Der Nährflüssigkeiten aufnehmende Kropf der Ameisen liegt im Hinterleib. Deshalb müssen sich die Arbeiterinnen bei fortschreitender Füllung dieses Speichers der prall gefüllt den Gaster überdeht, an der Nektarfraßstelle entleeren. Dabei gelangen die verdauten Nahrungsreste vieler Nektarienbesucherinnen und die darin enthaltenen Nährstoffe immer an der selben Stelle auf das nektarientragende Blatt und könnten hier in kleinen regenauffangenden Blattvertiefungen gesammelt und von der Pflanze resorbiert werden. Solche nährstoffresorbierenden Blattvertiefungen sind dann die Vorstrukturen für die evolutive Umformung zu permanent flüssigkeitsgefüllten resorbierenden und sezernierenden Taschen- und Krugstrukturen, den späteren Kannen.

Dafür, wie tatsächlich nektarfressende und dabei kotende Tiere *Nepenthes*-Fangstrukturen tiefgreifend evolutiv umformen können, ist die Karnivore *N. lowii* ein besonders schönes Beispiel: Die ursprünglich insektenfangenden Luftkannen der Pflanze haben sich höchst auffällig geradezu in „moderne Toiletten mit Esstecke“ für ihre Vogelgäste umgewandelt (siehe auch Kapitel 6).

Für die Richtigkeit der skizzierten „Symbiose“ – Hypothese spricht z.B. die Tatsache, dass Nektarien an jungen noch nicht fangbereiten Blättern und nicht nur an den funktio-

nierenden Kannen vorhanden sind und besonders viel Nektar in dieser Zeit produzieren (siehe Tab. 4, Tab. 6, Abb. 27). Auch der Schutz der Blütenknospen, der Blüten und der gesamten Infloreszenz von *Nepenthes*-Pflanzen wird durch extranuptiale Nektarien gewährleistet. Dies gilt nicht nur für den karnivoren Myrmekophyt *N. bicalcarata*, sondern für mehrere bislang untersuchte Tieflandarten wie *N. mirabilis* var. *echinostoma*, *N. rafflesiana*, *N. ampullaria*, *N. gracilis* und *N. albomarginata*. Eine eingehende Überprüfung dieser Idee steht aber noch aus. Eine ähnliche Ausgangslage könnte auf jeden Fall die Basis für die evolutionäre Entstehung der speziellen Symbiose zwischen *N. bicalcarata* und ihrer hoch spezifischen Partnerameise sein. Um nicht zu vergessen: Neben der hoch entwickelten Symbiose läuft in diesem Partnersystem ja nebenher weiterhin der evolutionär „alte“ Prozess der Täuschung und des Fallenfangs von diversen anderen Ameisen und sonstigen Beutearthropoden!

Im Rahmen dieses Projektes bin ich damit am Ende der Untersuchung dieses hoch spezialisierten und einzigartigen Symbiosesystems auf eine sehr generelle Frage zu den karnivoren Kannenpflanzen gestoßen. Sind Kannenpflanzen also wirklich, wie dies selbst in neusten Werken über Karnivore angenommen wird, nur reine Räuber, die es bevorzugt auf Ameisen abgesehen haben? Oder haben sie nicht gleichzeitig auch Nähr-Schutz-Bündnisse mit Ameisen, diese vielseitigen „Alleskönnern“ im Regenwald geschlossen? Mehr noch – eine solche Symbiose könnte der evolutive Ausgangspunkt für die rätselhafte stammesgeschichtliche Entstehung dieser erfolgreichen Karnivorengattung sein!

## 8 Abschließende Zusammenfassung

Die Interaktion zwischen der Kannenpflanze *Nepenthes bicalcarata* und der mit ihr assoziierten *Camponotus schmitzi* stand im Zentrum der Arbeit. Dabei wurden vier Themenbereiche zur genaueren Bearbeitung ausgewählt. Drei davon (Kapitel 3, 5 und 6) sind in vier Artikeln bereits in Fachzeitschriften publiziert worden (siehe Kapitel 14.1.2). Die Untersuchungen aus Kapitel 4 sind noch unveröffentlicht. Entsprechend den sich entwickelnden Ergebnissen wurden zudem auch vergleichende Untersuchungen zu anderen mehr oder minder im gleichen Habitat vorkommenden *Nepenthes* Arten, *N. gracilis*, *N. ampullaria*, *N. mirabilis* var. *echinostoma*, *N. rafflesiana* und *N. albomarginata* durchgeführt.

In einer am Anfang stehenden Studie wurden die Nektarien der Gattung *Nepenthes* in ihrer Anatomie, der Oberflächenstruktur sowie der Nektarsekretionsmuster histologisch und anhand von Langzeitstudien zur Nektarsekretion bearbeitet. Die Ergebnisse wurden in ihrer Bedeutung für Ameisen–Pflanzen-Beziehungen in der Gattung diskutiert. Daraus ergab sich eine Neubewertung der Funktionen der Nektarien sowie der Peristomzähne im Vergleich zu älteren und neuen Untersuchungen anderer Autoren.

Die bearbeiteten Fragestellungen in diesem Teilbereich bezogen sich auf die zeitlichen und räumlichen Muster und zu der Nektarienordnung und Nektarsekretion bei *Nepenthes* sowie ihre Zuordnungen zu den unterschiedlichen Nektarientypen. Der Schwerpunkt lag auf der Untersuchung von *N. bicalcarata*, zusätzlich erfolgten vergleichende Studien der Nektarsekretionsmuster bei *N. albomarginata*, *N. gracilis*, *N. mirabilis* var. *echinostoma* und *N. rafflesiana*. Zudem wurden die Funktionen der EFN bezüglich dem Beuteanlockungssystem und der Myrmekophylie innerhalb der Gattung sowie der Myrmekophytie von *N. bicalcarata* bearbeitet.

EFN kommen bei allen untersuchten *Nepenthes*-Arten in allen über dem Boden gelegenen Teilen der Pflanze vor. Die Nektarsekretionsmuster zeigen einen räumlichen und zeitlichen Verlauf. Das junge in Entwicklung befindliche Blatt sezerniert zuerst an der Blattbasis, im weiteren Verlauf während der Ausdifferenzierungsphase des Kannenstiels zusätzlich dort. Im Anschluss verlagert sich die Nektarsekretion zur Kanne hin. Ist die Kanne geöffnet und funktionsfähig, sezernieren die Nektarien an der Kanne, später beschränkt sich dies auf die Peristom- und Deckelregion. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Nektariensekrete nicht nur zur Beuteanlockung sondern auch dem Schutz jüngerer Pflanzenteile dienen.

Die Peristomzähne von *N. bicalcarata* enthalten mit bis zu 12,5mm Länge vergleichsweise riesige Nektarien, die größten der Pflanze, während die anderen EFN Längen von 0,1mm, 0,55mm und 1mm aufweisen (siehe Tab. 5). Entsprechend unterschiedlich groß ist die sezernierte Nektarmenge. Es gibt starke Hinweise dafür, dass sich die Peristomzahnnektarien bei *N. bicalcarata* in Coevolution mit der Besiedlung durch *C. schmitzi* entwickelt haben. Ein Großteil der Ergebnisse dieses Kapitels sind im Jahre 1999 und 2001 bereits publiziert worden (MERBACH et al. 1999, MERBACH et al. 2001, Kapitel 14.1.2).

Das zweite Arbeitsgebiet lag in der Untersuchung des Myrmekophytiesystems der Kannenpflanze *Nepenthes bicalcarata* mit ihrem Ameisenpartner *Camponotus schmitzi*. Es erfolgten Studien zu Anpassungen der Pflanze an die Partnerameise sowie zur Biologie von *C. schmitzi*.

Die folgenden Fragestellungen und Ziele wurden bearbeitet: Welche Voraussetzungen erfüllt die Partnerpflanze für die Besiedlung und das Zusammenleben mit Ameisen, welche Ressourcen der Pflanze und wie lange werden sie genutzt? Welche Ameisen besiedeln *N. bicalcarata*? Welche Vorteile haben die Partner? Sind weitere Partnerorganismen vorhanden (z.B. trophobiontische Cocciden)? Welche besonderen Fähigkeiten besitzt *C. schmitzi* für die Besiedlung von *N. bicalcarata*? Welches Verhalten zeigt die Partnerameise zu welchen Zeiten? Ist das Myrmekophytiesystem obligat oder fakultativ?

Weiterhin wurden Fragen zur Koloniestruktur bearbeitet (Zahl der Kolonien pro Pflanze, Koloniegründung bei *C. schmitzi*, Zahl der Königinnen pro Kolonie, Verteilung der Kolonie auf der Pflanze).

Ergebnisse zum Bau und Wuchs von *N. bicalcarata* im Hinblick auf die Besiedlung: EFN sind die einzige Kohlenhydratquelle von *C. schmitzi*, insbesondere die großen Peristomzahnnektarien, Domatien liegen in den Blattstielen, sind hohl aber nicht selbst öffnend. Die Innenseiten der Kannenperistombereiche dienen als Schutzräume für die Ameisen (auch für die Königin bei der Koloniegründung), frisch ertrunkene Beute und kommensalische Moskitolarven in der Kannenflüssigkeit dienen als einzige Proteinquelle für *C. schmitzi*.

Die Untersuchungen zur Biologie von *C. schmitzi* ergaben folgende Ergebnisse: *C. schmitzi* Kolonien sind monogyn und polydom, alle Domatien und Kannen lebender voll entwickelter Blätter werden als Teilkolonien besiedelt. Die Kolonien sind mit höchstens mehreren hundert Tieren klein. Aufenthaltsort der Königin ist ein Domatium, der Aufent-

haltsort eines Großteils der Arbeiterinnen liegt unter dem Peristom. Die Koloniegründung wurde dokumentiert.

Aktivitäten der *C. schmitzi* Kolonien sind: selektives Säuberungsverhalten der Pflanze (nur das Peristom sowie der direkte Bereich um das Eingangsloch am Domatium werden sauber gehalten), in das Domatium eindringende Wasser wird durch Trinken und durch Entleeren des Kropfinhaltes entfernt („spucken“), *C. schmitzi* kastriert die Blütenstände durch Zerbeißen der Blütenknospen. In einer Untersuchung der Wirtsspezifität von *C. schmitzi* zeigte sich, dass bis auf eine Ausnahme, einen *N. bicalcarata*-Komplexhybriden die Besiedelung ausschließlich auf *N. bicalcarata* erfolgt.

Zudem wurden selten auch unspezifische Besiedler (*Crematogaster* ssp.) auf *N. bicalcarata* aufgefunden, die Besiedelung erfolgte immer sekundär nach einer *C. schmitzi* Besiedlung.

Die Publikation der Ergebnisse dieses Themenkomplexes ist geplant.

Der dritte Teil dieser Arbeit umfasst die Fragestellungen und Ziele zum Themenbereich der selektiven Verteidigung gegen kannenzerstörende Rüsselkäfer bei *N. bicalcarata*. Es wurde der Frage nachgegangen, ob *C. schmitzi* ihre Wirtspflanze gegen Herbivore verteidigt. Die Entdeckung eines kannenknospenzerstörenden Rüsselkäfers (*Alcidodes* sp.) und einer selektiven Verteidigung der Partnerameisen, die sonst ein nicht aggressives und nicht territoriales Verhalten gegen Besucher auf der Pflanze zeigen, führte zu einer eingehenderen Untersuchung dieses Phänomens.

Fragestellungen dieses Teilbereichs lauteten, warum eine fleischfressende Pflanze mit einer Ameisenart kooperiert und welche selektiven Verhaltensweisen einer spezifischen Verteidigung der Partnerameisen gegen kannenzerstörende Rüsselkäfer bei *N. bicalcarata* vorliegen. Im Gegensatz zu *N. gracilis*, *N. rafflesiana* und *N. mirabilis* var. *echinostoma* trat flächiger Fraßschaden durch Herbivoren bei *N. bicalcarata* nicht auf. Stattdessen führten durch *Alcidodes* sp. erzeugte kleine, aber tiefe Löcher in den Kannenknospen bei allen untersuchten Pflanzenarten außer *N. gracilis* zum Verlust der Fangorgane. *C. schmitzi* verteidigte sehr effektiv ihre Wirtspflanze gegen *Alcidodes* sp., dabei agierten die Ameisen selektiv und griffen potentielle Beute der Pflanze nicht an. Ein Großteil der Ergebnisse dieses Kapitels ist im Jahre 2007 veröffentlicht worden (siehe MERBACH et al. 2007, Kapitel 14.1.2).

Der letzte Teilbereich der vorliegenden Arbeit widmet sich einer selektiven Beutefangstrategie der Kannenpflanzenart *N. albomarginata*, die im Rahmen dieser Studie entdeckt und aufgeklärt wurde. Ziele aus diesem Themenbereich waren die Beobachtung des Termitenmassenfangs und die Aufklärung der Anlockungsmechanismen mit den zentralen Fragen: Warum findet man Termitenmassenfänge in den Kannen? Welche Taxa werden angelockt? Wie funktioniert der Anlockungsmechanismus? Wie ist der Aufbau der Haare des weißen Kannenrandes? In welchem Stadium der Kannenentwicklung werden Termiten angelockt? Was wird außerdem von der Pflanze gefangen?

Oberirdisch in Massenmärschen fouragierende Termiten aus der Unterfamilie der Nasutitermitinae werden selektiv mit einer Futterattrappe (die lebenden Haare des direkt unter dem Peristom liegenden weißen Randes) angelockt und in Massen gefangen. Die Haare des weißen Randes werden von den Termiten wie ihr reguläres Futter gesammelt und abtransportiert, im Gedränge gelangen viele rekrutierte Tiere über den Peristomrand und so fängt die Kanne oft Tausende von Tieren in dem sehr kurzen Zeitraum, der benötigt wird, den gesamten weißen Rand abzuernten. Außerdem werden in kleinen Mengen auch anderer Arthropoden, hauptsächlich Ameisen, erbeutet.

Die beschriebene Fangstrategie, bei der der Anlockungsmechanismus nicht durch die EFN begründet ist, ist der einzig bisher bei *Nepenthes* bekanntgewordene Fall, indem spezifische Futterorganismen nicht mit Nektar sondern mit lebendem Gewebe angelockt werden. Eine verkürzte Darstellung der Ergebnisse dieses Kapitels ist im Jahre 2002 publiziert worden (siehe MERBACH et al. 2002, Kapitel 14.1.2).

Den Abschluss diese Arbeit stellt eine Diskussion zur Evolution der Partnerschaft mit der generellen Fragestellung dar, ob es sich bei der Interaktion zwischen Ameisen und Kannenpflanzen um mehr als nur um eine Räuber-Beute- Beziehung handelt. Zudem wird erstmalig ein Modell zur evolutiven Entstehung der Kannenpflanzen und ihrer Biologie als Karnivore UND Ameisenpflanze vorgestellt.

## 9 Literatur

- Adam-Jumaat H. (1997): Prey spectra of Bornean *Nepenthes* species (Nepenthaceae) in relation to their habitat. *Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science*. Aug.-Dec., 1997; 20 (2-3) 121-134 (1997).
- Agrawal, A. A., & Rutter, M. T. (1998): Dynamic anti-herbivore defense in ant-plants: The role of induced responses. *Oikos* 83: 227–236.
- Arzt, V. (2009): Kluge Pflanzen. Wie sie locken und lügen, sich warnen und wehren und Hilfe holen bei Gefahr. C. Bertelsmann, München. 287 S.
- Barthlott, W., Porembski, S., Seine, R. & Theisen, I. (2004): Karnivoren. Biologie und Kultur Fleischfressender Pflanzen. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart. 224 S.
- Bauer, U., Bohn, H. F. & Federle, W. (2008): Harmless nectar source or deadly trap: *Nepenthes* pitchers are activated by rain, condensation and nectar. *Proceedings of the Royal Society B* 275(1632): 259-265.
- Bauer, U. & Federle, W. (2009): The insect-trapping rim of *Nepenthes* pitchers surface structure and function. *Plant Signaling & Behavior* 4:11, 1-5.
- Bauer, U., Willmes, C. & Federle, W. (2009): Effect of pitcher age on trapping efficiency and natural prey capture in carnivorous *Nepenthes rafflesiana* plants. *Annals of Botany*, 103 (1): 1219–1226.
- Bauer, U., Grafe, U. & Federle, W. (2011): Evidence for alternative trapping strategies in two forms of the pitcher plant, *Nepenthes rafflesiana*. *Journal of Experimental Botany*, 62(10): 3683–3692. DOI:10.1093/jxb/err082.
- Bauer, U., Clemente, C.J., Renner, T. & Federle, W. (2012a): Form follows function: morphological diversification and alternative trapping strategies in carnivorous *Nepenthes* pitcher plants. *Journal of Evolutionary Biology*, 25(1): 90–102.
- Bauer, U., Di Giusto, B., Skepper, J., Grafe, U. & Federle, W. (2012b): With a Flick of the Lid: A Novel Trapping Mechanism in *Nepenthes gracilis* Pitcher Plants. *PLoS ONE* 6: 1-7. e38951. DOI:10.1371/journal.pone.0036179.
- Bazile, V., Moran, J. A., Le Moguédec, G., Marshall, D. J. & Gaume, L. (2012): A carnivorous plant fed by its ant symbiont: a unique multi-faceted nutritional mutualism. *PLoS ONE* 7(5): e36179. DOI:10.1371/journal.pone.0036179.
- Beattie, A. J. (1985): *The Evolutionary Ecology of Ant-Plant Mutualism*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK, 175 S.
- Beaver, R. A. (1979): Fauna and foodwebs of pitcher plants in West Malaysia. *Malayan Nature Journal*. 33 (1): 1-10.
- Beaver, R. A. (1983): The communities living in *Nepenthes* pitcher plants: fauna and foodwebs. In: Frank, J. H., Lounibos, L. P. (ed.): *Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*. Plexus Publishing, Marlton, New Jersey. 129-159.
- Beccari, O. (1886): *Nepenthes*. Plante Ospitatrici. (The *Nepenthes* pitcher as a habitat). Malesia. Tipografia del Reale Istituto Sordo Muti, Genova. 11: 231-233.
- Bennett, K. T., & Ellison, A. M. (2009): Nectar, not colour, may lure insects to their death. *Biology Letters* 5 (4): 469-472 (doi:10.1098/rsbl.2009.0161).
- Bentley, B. (1976): Plants bearing extrafloral nectaries and associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology*, 57: 815-820.

- Bentley, B. (1977a): Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 407-427.
- Bentley, B. (1977b): The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* L. (Bixaceae). *Journal of Ecology* 65: 27-38.
- Bernhard, H. U. (1991): *Insight Guide: South East Asia Wildlife*. Apa Publications Pte Ltd, Singapore. 430 S.
- Böck, P. (ed.) (1989): *Romeis: Mikroskopische Technik*. 17. Aufl., Urban und Schwarzenberg, München, Wien, Baltimore. 697 S.
- Bohn, H. F. (2007): *Biomechanik von Insekten-Pflanzen-Interaktionen bei Nepenthes-Kannepflanzen*. Dissertation im Fachbereich Biologie der Julius-Maximilians-Universität Würzburg. 206 S.
- 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): 14138-14143.
- Bohn, H. F., Thornham, D. G., Federle, W. (2012): Ants swimming in pitcher plants. Kinematics of aquatic and terrestrial locomotion in *Camponotus schmitzi*. *Journal of Comparative Physiology A* (2012) 198:465–476. DOI 10.1007/s00359-012-0723-4.
- Bolton, B. (1994): *Identification Guide to the Ant Genera of the World*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England. 232 S.
- Bonhomme, V., Pelloux-Prayer, H., Jousset E., Forterre, Y., Labat, J-J. & Gaume, L. (2011a): Slippery or sticky? Functional diversity in the trapping strategy of *Nepenthes* carnivorous plants. *New Phytologist* 191: 545-554.
- Bonhomme, V., Gounand, I., Jousset E., Barthélémy, D. & Gaume, L. (2011b): The plant-ant *Camponotus schmitzi* helps its carnivorous host-plant *Nepenthes bicalcarata* to catch its prey. *Journal of Tropical Ecology* (2011) 27:15–24. DOI:10.1017/S0266467410000532.
- Bronstein, J. L. (1998): The Contribution of Ant-Plant Protection Studies to Our Understanding of Mutualism. *Biotropica*. 30 (2): 150-161.
- Buckley, R. C. (1982): Ant-plant interactions: a world review. In: Buckley, R. (ed.): *Ant-plant interactions in Australia*. Dr W. Junk Publishers, The Hague, Boston, London, 111-141.
- Burbidge, F. W. (1880): *Nepenthes bicalcarata*. *Gardeners' Chronicle New series* 13: 264-265.
- Carow, T. & Fürst, R. (1990): *Fleisch fressende Pflanzen. Artenübersicht – Kultur – Vermehrung*. Verlag Thomas Carow, Nüdlingen. 71 S.
- Chin, L.J., Moran, J.A., Clarke, C. (2010): Trap geometry in three giant montane pitcher plant species from Borneo is a function of tree shrew body size. *New Phytologist*, 186: 461–470.
- Clarke, C. M. (1992): *The ecology of metazoan communities in Nepenthes pitcher plants in Borneo, with special reference to the community of Nepenthes bicalcarata (Hook. f.)*. PhD thesis University of New England (Monash University). 269 S.
- Clarke, C. M. (1993): The possible functions of the thorns of *Nepenthes bicalcarata* (Hook. f.) pitchers. *Carnivorous Plant Newsletter* 22: 27-28.
- Clarke, C. M. (1997): *Nepenthes of Borneo*. Natural History Publications (Borneo), Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia. 207 S.
- Clarke, C. M. (1998a): Initial colonisation and prey capture in *Nepenthes bicalcarata* (Nepenthaceae) pitchers in Brunei. *Sandakania* 12: 27-36.



- Clarke, C. M. (1998b): The aquatic arthropod community of the pitcher plant, *Nepenthes bicalcarata* (Nepenthaceae) in Brunei. *Sandakania* 12: 27-36.
- Clarke, C. M. & Kitching, R. L. (1993): The metazoan food webs from six Bornean *Nepenthes* species. *Ecological Entomology*. 18: 7-16.
- Clarke, C. M. & Kitching, R. L. (1995): Swimming ants and pitcher plants: a unique ant-plant interaction from Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 11: 589-602.
- Clarke, C. M. & Lee, C. (2004): Pitcher Plants of Sarawak, a Pocket Guide. Natural History Publications (Borneo), Sabah, Malaysia. 80 S.
- Clarke, C. M., Bauer, U., Lee, C. C., Tuen, A. A., Rembold, K. & Moran, J. A. (2009): Tree shrew lavatories: a novel nitrogen sequestration strategy in a tropical pitcher plant. *Biological Letters* 5: 632-635. (doi:10.1098/rsbl.2009.0311).
- Collins, N. M. (1979): Observations on the foraging activity of *Hospitalitermes umbrinus* (Haviland), (Isoptera: Termitidae) in the Gunong Mulu National Park, Sarawak. *Ecological Entomology* 4: 231 – 238.
- Cronquist, A. (1981): An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia University Press, New York. 1262 S.
- Danser, B. H. (1928): The Nepenthaceae of the Netherlands Indies. *Bulletin du Jardin Botanique de Buitenzorg in 1928, Série III*, 9(3–4): 249–438.
- Darwin, C. (1875): Insectivorous plants. New York: D. Appleton. [http://darwin-online.org.uk/converted/pdf/1875\\_Insectivorous\\_F1220.pdf](http://darwin-online.org.uk/converted/pdf/1875_Insectivorous_F1220.pdf). Download 11. Juli 2012. 462 S.
- Daumann, E. (1931): Das Blütennektarium von *Nepenthes*. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien I. Beihefte zum Botanischen Centralblatt 47: 1-14.
- Davidson, D. W. & McKey, D. (1993): The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research* 2:13–83.
- Delpino, F. (1886): Funzione mirmecofila nel regno vegetale. Prodrómo d'una monografia delle piante formicarie. *From Memorie della Reale Accademia delle scienze dell'Istituto di Bologna ser. 4*: 215-323.
- Dethier, V. G. (1982): Mechanism of host-plant recognition. *Entomologica, experimentalis et applicata*, 31:49-56. Amsterdam (Ned. Entomol. Ver. Amsterdam). DOI: 10.1111/j.1570-7458.1982.tb03118.x.
- Di Giusto, Bessie, J-M, Guérout, M., Lim, L B. L, Marschall, D. J., Hossaert-McKey, M. Gaume, L. (2010): Flower-scent mimicry masks a deadly trap in the carnivorous plant *Nepenthes rafflesiana*. *Journal of Ecology* 98: 845-856.
- Dodd, C. (1982): The most dangerous (looking) *Nepenthes*. *Carnivorous Plant Newsletter* 11: 64-65, 73, 76.
- Ellison, A. M. (2002): Nitrogen availability alters the expression of carnivory in the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. *PNAS* 99 (7): 4409–4412
- Ellison, A. M. & Gotelli, N. (2001): Evolutionary ecology of carnivorous plants. *TRENDS in Ecology & Evolution* 16 (11): 623-629.
- Ellison, A. M. & Gotelli, N. (2006): Nutrient limitation and stoichiometry of carnivorous Plants. *Plant Biology* 8: 1-8.
- Federle, W. (1994): Die Ameisenbesiedlung der beiden Myrmecophyten *Macaranga pruinosa* und *Macaranga puncticulata*. Diplomarbeit in der Fakultät für Biologie der Justus-Maximilians-Universität Würzburg, 131 S.
- Federle, W. (1998): Strukturmechanismen der Lebensgemeinschaft auf einer Ameisenpflanze. Dissertation zur Erlangung des naturwissenschaftlichen Doktorgrades der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg, 169 S.

- Federle, W., Maschwitz, U., & Fiala, B. (1998): The two-partner ant-plant system of *Camponotus (Colobopsis)* sp. 1 and *Macaranga puncticulata* (Euphorbiaceae): Natural history of the exceptional ant partner. *Insectes Sociaux* 45:1–16.
- Federle, W., Leo, A., Moog, J., Azarae, H. I., & Maschwitz, U. (1999): Myrmekophagy countermines ant-plant mutualisms: ant-eating *Callosciurus* spp. squirrels (Rodentia: Sciuridae) damage ant-plants in SE Asia. *Ecotropica* 5: 35-43.
- Fiala, B. (1988): Biologie, Funktion und Evolution eines malaysischen Myrmekophytensystems: Die Assoziation von *Crematogaster borneensis* (Form.: Myrmicinae) mit Bäumen der Gattung *Macaranga*. Inaugural-Dissertation im Fachbereich Biologie der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main. 231 S.
- Fiala, B. & Maschwitz, U. (1990): Studies on the south east asian ant-plant association *Crematogaster borneensis* / *Macaranga*: adaptations of the ant partner. *Insectes Sociaux* Vol. 37, 3:212-231, Paris.
- Fiala, B. & Maschwitz, U. (1992): Domatia as most important adaptations in the evolution of Myrmekophytes in the paleotropical tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 180: 53-64.
- Fiala, B., Krebs, S. A., Barlow, H. S., & Maschwitz, U. (1996): Interactions between the climber *Thunbergia grandiflora*, its pollinator *Xylocopa latipes* and the ant *Dolichoderus thoracicus*: the “nectar-thief hypothesis” refuted? *Malayan Nature Journal* 50: 1–14.
- Fiala, B. & Maschwitz, U. (1992): Food bodies and their significance for obligate ant-associations in the tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 110: 61-75.
- Fiala, B., Linsenmair, K. E. & Maschwitz, U. (1994): Diversität von Interaktionen zwischen Ameisen und Pflanzen im südostasiatischen Regenwald. *Andrias*. 13: 169-178.
- Fiala B & KE Linsenmair (1995): Distribution and abundance of plants with extrafloral nectaries in the woody flora of a lowland primary forest in Malaysia. *Biodiversity and Conservation* 4, 165-182.
- Fiala B & Saw, LG (2003): Ant fauna of the lower vegetation stratum in Pasoh Forest Reserve with special reference to the diversity of plants with extrafloral nectaries and associated ants. In " Pasoh:Ecology and Natural History of a Southeast Asian Tropical Rainforest' Editors: T. Okuda, K. Niiyama and S. Thomas, Springer Verlag, Tokyo, Berlin, Heidelberg etc. S. 437-458.
- Frederickson, M. (2009): Conflict over Reproduction in an Ant-Plant Symbiosis: Why *Allomerus octoarticulatus* Ants Sterilize *Cordia nodosa* Trees. *The American Naturalist*. 173: 675-681.
- Gaume, L., Gorb, S. & Rowe, N. (2005): Function of epidermal surfaces in the trapping efficiency of *Nepenthes alata* pitchers. *New Phytologist* 156: 479–489.
- Gaume, L., Zacharias, M. & Borges, R.-M. (2005): Ant-plant conflicts and a novel case of castration parasitism in a myrmecophyte. *Evolutionary Ecology Research* 7(3): 435–452.
- Gaume, L. & Forterre, Y. (2007): A Viscoelastic Deadly Fluid in Carnivorous Pitcher Plants. *PLoS ONE* 11: 1-7. e1185. DOI: 10.1371/journal.pone.0001185.
- Gaume, L. & Di Giusto, B. (2009): Adaptive significance and ontogenetic variability of the waxy zone in *Nepenthes rafflesiana*. *Annals of Botany* 104: 1281–1291. DOI:10.1093/aob/mcp238.

- Gerlach, D. (1984): Botanische Mikrotechnik. Eine Einführung. 3. Aufl., Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York. 311 S.
- Grafe, T. U., Schöner, C. R., Kerth, G., Junaidi, A. & Schöner, M. G. (2011): A novel resource–service mutualism between bats and pitcher plants. *Biology Letters* 7(3), 436–439. DOI: 10.1098/rsbl.2010.1141.
- Greenwood, M., Clarke, C., Lee, C. C.; Gunsalam, A., Clarke, R. H. & Gursky-Doyen, S. (2011): A Unique Resource Mutualism between the Giant Bornean Pitcher Plant, *Nepenthes rajah*, and Members of a Small Mammal Community. *PLoS ONE* 6(6): 1-5. e21114. DOI:10.1371/journal.pone.0021114.
- Gorb, E. V., Haas, K., Henrich, A., Enders, S., Barbakadze, N., & Gorb, S. N. (2005): Composite structure of the crystalline epicuticular wax layer of the slippery zone in the pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes alata* and its effect on insect attachment. *The Journal of Experimental Biology* 208: 4651-4662.
- Heckroth, H.-P. (2000): Schildläuse in einer myrmekophytischen Drei-Partner-Symbiose: Untersuchungen zur Sozioökologie von Cocciden (Hemiptera: Coccidae) in der südostasiatischen *Macaranga* (Euphorbiaceae)-*Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae) Ameisen-Pflanzen-Assoziation. *Forschen und Wissen - Biologie* (PhD, Dissertation); GCA-Verlag, Herdecke. 205 S.
- Heil, M. (1998): Quantitative Kosten-Nutzen-Analyse verschiedener Ameisen-Pflanzen-Assoziationen innerhalb der Gattung *Macaranga*. Universität Würzburg, Wissenschaft und Technik Verlag, Berlin (Dissertation). 187 S.
- Heywood, V. H. (ed.) (1978): *Flowering Plants of the World*. Oxford University Press, Oxford. 335 S.
- Hoare, A., Jones, D. T. (1998): Notes on the foraging behavior and taxonomy of the southeast Asian termite *Longipeditermes longipes* (Termitidae: Nasutitermitinae). *Journal of Natural History*. 32 (9): 1357-1366.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990): *The ants*. Springer Verlag, Berlin. 732 S.
- Homer (8. Jahrhundert v. Chr.): *Odyssee*. DigBib.Org: Die freie digitale Bibliothek. ([http://www.digbib.org/Homer\\_8JHvChr/De\\_Odyssee\\_.pdf](http://www.digbib.org/Homer_8JHvChr/De_Odyssee_.pdf)). 293 S.
- Huxley, C. R. (1986): Evolution of benevolent ant-plant relationships. In: Juniper, B. E. & Southwood, T. R. E. (eds.): *Insects and the Plant Surface*. Edward Arnold, London, 257-282.
- Izzo, T.J. & Vasconcelos, H. L. (2002): Cheating the cheater: domatia loss minimizes the effects of ant castration in an Amazonian ant-plant. *Oecologia* 133, 200–205.
- Jaffé, K., Hernández, J. V., Goitía, W., Osio, A., Osborn, F. R., Cerda, H., Arab, A., Rincones, J., Gajardo, R., Caraballo, L., Andara, C. & López, H. (2003): Flower ecology in the neotropics: a flower-ant love-hate relationship. In: Basset, Y., Novotny, V., Miller, S. E. & Kitching, R. L. (eds.). *Arthropods of Tropical Forests: Spatio-Temporal Dynamics and Resource Use in the Canopy*, Cambridge University Press. 213–219.
- Janzen, D. H. (1967): Synchronisation of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21: 620-637.
- Janzen, D. H. (1972): Protection of *Pateria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmicinae) in a Nigerian rain forest, *Ecology* 53, 5: 885-892.
- Janzen, D. H. (1974): Epiphytic Myrmecophytes in Sarawak: Mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6: 237-259.
- Jebb, M. & Cheek, M. (1997): A skeletal revision of *Nepenthes* (Nepenthaceae). *Blumea* 42: 1-106.

- Jebb, M. (1989): Some observations on *Nepenthes* in Papua New Guinea (1987). in: Juniper, B. E., Robins, R. J. & Joel, D. M. (ed.): The Carnivorous Plants. Academic Press, Oxford, Appendix 2. S. 314-316.
- Joel, D. M. (1988): Mimicry and mutualism in carnivorous pitcher plants (Sarraceniaceae, Nepenthaceae, Cephalotaceae, Bromeliaceae). J. Linn. Soc., Biol. 35: 185-197.
- Jolivet, P. (1996): Ants and plants. An example of coevolution. Backhuys Publ., Leiden. 303 S.
- Jones, D. T. & Brendell, M. J. D. (1998): The termite (Insecta: Isoptera) fauna of Pasoh forest reserve, Malaysia. *The Raffles Bulletin of Zoology* 46: 79-91.
- Jones, D. T. & Gathorne-Hardy, F. (1995): Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis* (Termitidae: Nasutitermitinae) in the rain forest of Brunei, north-west Borneo. *Ins. Soc.* 42: 359-369.
- Juniper, B. E., Robins, R. J. & Joel, D. M. (1989): The Carnivorous Plants. Academic Press, Oxford. 353 S.
- Kato, M., Hotta, M., Tamin, R. & Itino, T. (1993): Inter- and intra-specific variation in prey assemblages and inhabitant communities in *Nepenthes* pitchers in Sumatra. *Trop. Zool.* 6: 11-25.
- Kaufmann, E. (2002): Southeast Asian ant-gardens. Diversity, ecology, ecosystematic significance, and evolution of mutualistic ant-epiphyte associations. PhD, dissertation; Dept. of Zoology, Johann Wolfgang Goethe Universität, Frankfurt am Main; URL: <http://publikationen.stub.uni-frankfurt.de>. 203 S.
- Kaufmann, E., Weissflog, A., Hashim, R. & Maschwitz, U. (2001): Antgardens of the giant bamboo *Gigantochloa scortechinii* (Poaceae) in West-Malaysia. *Insectes Sociaux* 48: 125-133.
- Kaufmann, E. & Maschwitz, U. (2006): Antgardens of tropical Asian rain forests. *Naturwissenschaften* 93: 216-227.
- Kitching, R. L., & Schofield, C. (1986): Every pitcher tells a story. *New Scientist* 109: 48–50.
- Koptur, S. (1992): Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In Bernays, E.: *Insect-Plant Interactions*. CRC Press. Boca. Vol IV: 81-129.
- Kurata, S. (1976): *Nepenthes* of Mount Kinabalu. Sabah National Parks Trustees. Sabah National. Parks Publications. 2: 1-80.
- Liebig, J. (1858): *Agriculturchemie für Vorträge auf Universitäten und in landwirtschaftlichen Lehranstalten so wie auch zum Gebrauche für gebildete Landwirthe*. 6. Aufl. S. 137. Enke. 356 S.
- Linnaeus, C. (1737): *Nepenthes*. Hortus Cliffortianus. Amsterdam.
- Lloyd, F. E. (1942): The carnivorous plants. *Chronica Botanica Company*. Vol. 9. Waltham, Mass., U.S.A. 352 S.
- Lüttge, U. (1961): Über die Zusammensetzung des Nektars und den Mechanismus seiner Sekretion I. *Planta* 56: 189-212.
- Macfarlane, J. M. (1908): Nepenthaceae. In Engler, A. (Hrsg.). *Sarraceniales, Das Pflanzenreich IV*, 111; 36. Verlag Wilhelm Engelmann, Leipzig, 1-92.
- Malé, P.-J. G., Leroy, C., Dejean, A., Quilichini, A. & Orivel, J. (2012): An ant symbiont directly and indirectly limits its host plant's reproductive success. *Evolutionary Ecology* (2012) 26:55–63. DOI 10.1007/s10682-011-9485-7.

- Malé, P.-J. G., Ferdy, J.-B., Leroy, C., Roux, O., Lauth, J., Avilez, A., Dejean, A., Quilichini, A. & Orivel, J. (2014): Retaliation in Response to Castration Promotes a Low Level of Virulence in an Ant-Plant Mutualism. *Evolutionary Biology* (2014) 41:22-28. DOI:10.1007/s11692-013-9242-7.
- Malsch, A. K. F., Rosciszewski, K. & Maschwitz, U. (2003): The ant species richness and diversity of a primary lowland rain forest, the Pasoh Forest Reserve, West-Malaysia. In T. Okuda, N. Manokaran, Y. Matsumoto, K. Niiyama, S. C. Thomas and P. S. Ashton (Hrsg.) *Pasoh: Ecology of a Lowland Rain Forest in Southeast Asia*. Springer-Verlag, Tokyo. S. 347-374.
- Marazzi, B., Bronstein, J. & Koptur, S. (2013): The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Annals of Botany* 111: 1243–1250. DOI:10.1093/aob/mct109.
- Maschwitz, U. (1992): Symbiose als Erfolgsstrategie tropischer Ameisen. *Natur und Museum* 122 (7): 223-234.
- Maschwitz, U., Weissflog, A. & Kaufmann, E. (2010): Hängende Gärten in luftiger Höhe. Ameisen, Pflanzen und mehr – neue entdeckte Vielpartner-Symbiosen im Kronendach südostasiatischer Regenwälder. *Natur und Museum* 140 (11/12): 306-319.
- Maschwitz, U. & Moog, J. (2000): Communal peeing: a new mode of flood control in ants. *Naturwissenschaften* 87(12):563-565. DOI:10.1007/s001140050780.
- McKey, D. (1984): Interactions of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpiniaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica* 16: 81-99.
- McKey, D. (1989): Interactions between ants and leguminous plants. In Stirton, C. H. & Zaruchi, J. L. (Eds.): *Advances in legume biology*. Monogr. Syst. Bot. 29. St. Louis: Missouri Botanical Garden. S. 673-718.
- 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., Zizka, G., Fiala, B., Maschwitz, U. & Booth, W. E. (2001): Patterns of nectar secretion in five *Nepenthes* species from Brunei Darussalam, Northwest Borneo, and implications for ant-plant relationships. *Flora* 196: 153-160.
- Merbach, M. A., Merbach, D., Booth, W. E., Maschwitz, U., Zizka, G., Fiala, B. (2002): Mass march of termites into the deadly trap. *Nature*, 415: 36 – 37.
- Merbach, M. A., Zizka, G., Fiala, B., Merbach, D. J., Booth, W. E. & Maschwitz, U. (2007): Why a carnivorous plant cooperates with an ant - selective defence against pitcher-destroying weevils in the Myrmecophytic pitcher plant *Nepenthes bicalcarata* Hook. f. *Ecotropica* 13: 45–56.
- Miura, T. (1998): Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). *Journal of Insect Behavior* 11 (2): 179-189.
- Miura, T. & Matsumoto, T. (1998): Diet and nest material of the processional termite *Hospitalitermes*, and cohabitation of *Termes* (Isoptera, Termitidae) on Borneo Island. *Insectes Sociaux* 3: 267-275.
- Moog, J. (1991): Untersuchungen zur Soziobiologie der mit Pflanzen assoziierten Ameisengattung *Cladomyrma* in Südost-Asien. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main, 99 S.
- Moog, J. (2009): The associations of the plant –ant *Cladomyrma* with plants in Southeast Asia. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften vorgelegt beim Fachbereich Biowissenschaften, Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main. 403 S.

- Moog, U. (2002): Die Reproduktion von *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Südostasien: Bestäubung durch Thripse und Kastration durch Pflanzenameisen. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Naturwissenschaften vorgelegt beim Fachbereich Biowissenschaften, Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main. 156 S.
- Moran, J. A. (1991): The role and mechanism of *Nepenthes rafflesiana* pitchers as insect traps in Brunei. A Thesis presented for the Degree of Doctor of Philosophy at the University of Aberdeen. Department of Zoology. University of Aberdeen. 293 S.
- Moran, J. A. (1996): Pitcher dimorphism, prey composition and the mechanisms of prey attraction in the pitcher plant *Nepenthes rafflesiana* in Borneo. *J. Ecol.* 84: 515-525.
- Moran, J. A., Booth, W. E. & Charles, J. K. (1999): Aspects of pitcher morphology and spectral characteristics of six Bornean *Nepenthes* pitcher plant species: Implications for prey capture. *Annals of Botany* 83 (5): 521-528.
- Moran, J. A., Clarke, C. M., Hawkins, B.J. (2003): From Carnivore to Detritivore? Isotopic Evidence of Leaf Litter Utilization by the Tropical Pitcher Plant *Nepenthes ampullaria*. *International Journal of Plant Sciences*, 164: 635–639.
- Moran, J. A. & Clarke, C. M. (2010): The carnivorous syndrome in *Nepenthes* pitcher plants. Current state of knowledge and potential future directions. *Plant Signaling & Behavior*. 5: 644–648.
- Mühr, B. (2000): Klima in Brunei. eingesehen: 30. Juli 2003.  
<http://www.klimadiagramme.de/Australien/bruneis.html>.
- Oliveira, P. S. (1997): The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore detreence by visiting ants and reproductive output in *Carycar brasiliense* (Caryocaraceae). *Functional Ecology* 11: 323-330.
- Osunkoya, O. O., Daud, S. D., Di-Giusto, B. & Wimmer, F. L. (2007): Construction Costs and Physico-chemical Properties of the Assimilatory Organs of *Nepenthes* Species in Northern Borneo. *Annals of Botany* 99: 895–906.  
DOI:10.1093/aob/mcn023.
- Osunkoya, O. O., Daud, S. D. & Wimmer, F. L. (2008): Longevity, Lignin Content and Construction Cost of the Assimilatory Organs of *Nepenthes* Species. *Annals of Botany* 102: 845–853, DOI:10.1093/aob/mcn162.
- Payne, J., Francis, C. M. & Phillipps, K. (1985): A field guide to the mammals of Borneo. The Sabah Society, Kuala Lumpur, 332 S.
- Peakall, R. & Beattie, A. J. (1989): Pollination of the Orchid *Microtis parviflora* R. Br. by Flightless Worker Ants. *Functional Ecology* 3: 515-522.
- Pearce, M. J. (1997): Termites. Biology and Pest Management. University Press, Cambridge.
- Pereira, C. G., Almenara, D. P., Winter, C. E., Fritsch, P. W., Lambers & Oliveira, R. S. (2012): Underground leaves of *Philcoxia* trap and digest nematodes. *PNAS* doi: 10.1073/pnas.1114199109.
- Phillipps, A. & Lamb, A. (1996): Pitcher Plants of Borneo. Natural History Publications (Borneo), Kota Kinabalu. 171 S.
- Phillipps, A., Lamb & Lee, A. (2008): Pitcher Plants of Borneo. 2. Aufl., Natural History Publications (Borneo) Kota Kinabalu. 298 S.
- Piertopaulo, J. & Piertopaulo, P. (1986): Carnivorous Plants of the World. Timber Press, Portland, Oregon. 206 S.

- Rickson F. R. (1980): Developmental anatomy and ultrastructure of the ant-food bodies of *Macaranga triloba* and *M. hypoleuca*. *American Journal of Botany*. 67: 285-292.
- Risch, S., McClure, M. Vandermeer, J. & Waltz, S. (1977): Mutualism between three species of tropical *Piper* and their ant inhabitants. *American Midland Naturalist* 98: 433-444.
- Roth, I. (1954): Entwicklung und histologischer Vergleich der Nektar- und Verdauungsdrüsen von *Nepenthes*. *Planta* 43, 361-378.
- Scharmman, M. & Grafe, T. U. (2013): Reinstatement of *Nepenthes hemsleyana* (Nepenthaceae), an endemic pitcher plant from Borneo, with a discussion of associated *Nepenthes* taxa. *Blumea* 58: 8-12.
- Schmid-Hollinger, R. (1979): *Nepenthes*-Studien V, Die Kannenformen der westlichen *Nepenthes*-Arten. *Bot. Jahrb. Syst.* 100(3): 379-405.
- Schöner, C. R., Schöner, M. G., Kerth, G. & Grafe, T. U. (2013): Supply determines demand: influence of partner quality and quantity on the interactions between bats and pitcher plants. *Oecologia* 173: 191-202. DOI:10.1007/s00442-013-2615-x.
- Schuiemaker, J. P. & Stärke, A. (1933): Contribution a l'étude de la faune Nepenthicole. Art. III. Un nouveau *Camponotus* de Borneo, habitant les tiges creuses de *Nepenthes*, recolté par J. P. Schuiemaker et décrit par A. Stärke, den Dolder. *Natuurhistorisch Maandblad* 22/3: 29-31.
- Sernander, R. (1906): Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. *Almqvist & Wiksells*. 410 S.
- Sitte, P., Weiler, E.W., Kadereit, J.W., Bresinsky, A. & Körner, C. (2002): Strasburger-CD-Rom. Studienhilfe und Wörterbuch zur 35. Auflage des Strasburger, Lehrbuch der Botanik. Spektrum Akademischer Verlag GmbH, Heidelberg.
- Stein, S. (1998): Die extrafloralen Nektarien des südostasiatischen Riesenbambus *Gigantochloa scortechinii*: Strukturelle und funktionelle Aspekte einer Ameisen-Pflanzen-Beziehung. Diplomarbeit im Fachbereich Biologie der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main. 128 S.
- Stephenson, A. G. (1982): The role of extrafloral nectaries of *Catalpa speiosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. *Ecology*, 63 (3): 663-669.
- Stevens, P. F. (2001 aufwärts). Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, Juni 2008 [www.mobot.org/mobot/research/apweb/](http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/).
- Takhtajan, A. L. (1966): Medicinal Plants Of The Asia-Pacific Subclass MAGNOLIIDAE. S. 1-74. DOI: 10.1142/9789812707260\_0001.
- Tan, H. T. W. (1997): A guide to the carnivorous plants of Singapore. Singapore Science Center, Singapore. 176 S.
- Tjia, H. D. (1980): The Sunda Shelf, Southeast Asia. *Zeitschrift für Geomorphologie N. F.* 24 (4): 405-427.
- 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.
- Vogel, S. (1960): Über die Uvula von *Ceropegia sandersonii* Hook. f. – zugleich über einen merkwürdigen Fall postgenitaler Verwachsung. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 35: 395-412.

- Vogel, S. (1961). Die Bestäubung der Kesselfallen-Blüten von *Ceropegia*. Beiträge zur Biologie der Pflanzen 36: 159-237.
- Vogel, S. (1997): Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives. I. Substitutive nectaries. Flora. 192: 1-29.
- Vogel, S. (1998): Remarkable nectaries: Structure, Ecology, Organophyletic Perspectives. II. Nectarioles. Flora. 193: 1-29.
- Voglmayr, H., V. Mayer, U. Maschwitz, J. Moog, C. Djieto-Lordon & R. Blatrix (2011): The diversity of ant-associated black yeasts: Insights into a newly discovered world of symbiotic interactions. Fungal Biology 115 (10): 1077-1091.
- von Arx, B., Schlauer, J. & Groves, M. (2001): CITES carnivorous plant checklist. Cromwell Press, UK.
- Walter, H. (1964): Die Vegetationszonen der Erde in ökophysiologischer Betrachtung. Bd. 1 Die tropischen und subtropischen Zonen. 2. Aufl. G. Fischer, Stuttgart. 592 S.
- Warburg, O. (1892): Über Ameisenpflanzen (Myrmekophyten). Biologisches Centralblatt XII. Band, Nr. 5: 9-141.
- Whitmore T. C. (1988): Tropical rain forests of the Far East. 2. Aufl. Oxford University Press, Oxford. 376 S.
- Whitney. H. M. & Glover, B.J. (2007): Coevolution: Plant-Insect. Encyclopedia of Life Sciences, 1-7.
- Yu, D. W. (1998): A castration parasite of an ant-plant mutualism. Proceedings of the Royal Society of London, Series B (Biological Sciences). 265: (1394) 375-382.
- Yu, D. W. (2001): Parasites of mutualism. Biological Journal of the Linnean Society. 72: 529-546.
- Yu, D. W. & Pierce, N. W. (1998): A castration parasite of an ant-plant mutualism. Proceeding of the Royal Society London B 265: 375–382.
- Zimmermann, J. (1932): Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. Beihefte Botanisches Centralblatt 49: 99-196.
- Zizka, G. (1990): Pflanzen und Ameisen. Partnerschaft fürs Überleben, Palmengarten Frankfurt am Main. Sonderheft 15: 112-116.
- Zizka, G. (1991): Über die Kannenpflanze *Nepenthes bicalcarata* J.D. Hooker. Palmengarten Frankfurt am Main. 91/ 3: 39-44.



## 10 Abkürzungsverzeichnis

Abkürzung	Bedeutung
AFE	Alkohol-Formol-Eisessig (auf 100ml: 90ml 70% Ethanol, 5ml Formol konz., 5ml Eisessig)
<i>C.</i>	Gattungsname <i>Camponotus</i>
cm	Physikalische Längeneinheit Zentimeter (100 cm = 1 m)
EFN	Extraflorales Nektarium
ENN	Extranuptiales Nektarium
FN	Florales Nektarium
<i>H.</i>	Gattungsname <i>Hospitalitermes</i>
m	Physikalische Längeneinheit Meter
mm	Physikalische Längeneinheit Millimeter (10 mm = 1 cm)
<i>N.</i>	Gattungsname <i>Nepenthes</i>
NN	Nuptiales Nektarium
REM	Rasterelektronenmikroskop
PEG 1500	Polyethylenglykol
µm	Physikalische Längeneinheit Mikrometer, eine Längeneinheit von $10^{-6}$ m

## 11 Abbildungsverzeichnis

Nr.	Bildunterschrift	Seite
Abb. 1	Blattabschnitte bei einem Blatt mit Luftkanne von <i>N. bicalcarata</i> (pitcher bud = Kannenknospe des jüngsten Blattes, leaf attachment = Teil der Blattbasis, die direkt an die Sprossachse angrenzt, leaf base = Blattbasis, tendril = Blattstiel, bei <i>Nepenthes</i> ist dies der Abschnitt, an dem das Fangorgan, die Kanne hängt, pitcher wall = Kannenwand, lid = Deckel, tip = Spitze, peristome = Kannenrand). Abbildung aus: MERBACH et al 2007.	24
Abb. 2	Links: Ausschnitt aus einer Rosettenpflanze mit mehreren Bodenkannen von <i>N. albomarginata</i> .	31
Abb. 3	Rechts: Luftkanne von <i>N. albomarginata</i> .	31
Abb. 4	Gestauchter Spross mit Blattrosette von <i>N. ampullaria</i> in ca. 1 m Abstand vom Boden (oben).	32
Abb. 5	Ausschnitt aus einer Rosettenpflanze mit mehreren Bodenkannen von <i>N. ampullaria</i> (unten links).	32
Abb. 6	<i>N. ampullaria</i> , junge rot gefärbte Bodenkanne (unten rechts). Diese Ausfärbung trifft man seltener an.	32
Abb. 7	Ausschnitt aus kletternder <i>N. bicalcarata</i> mit diversen gut ausgebildeten Luftkannen (oben).	33
Abb. 8	Luftkannen von <i>N. bicalcarata</i> mit den prominenten Peristomzähnen, in denen sich außergewöhnlich große Nektarien befinden (unten links).	33
Abb. 9	<i>N. bicalcarata</i> , junge Bodenkanne (unten rechts).	33
Abb. 10	Links: Bodenkanne mit Kannenstiel und Teil der Lamina von <i>N. gracilis</i> . Auf der Deckelunterseite sind Nektartropfen zu erkennen. Es treten sowohl rote als auch grüne Kannen auf.	34
Abb. 11	Rechts: Nest aus Bodenkannen von <i>N. gracilis</i> auf dem Regenwaldboden	34
Abb. 12	Links: Luftkanne von <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> . Das Peristom ist zwar tellerförmig verbreitert, aber das Kannenlumen ist groß und deutlich entwickelt.	35
Abb. 13	Rechts: Luftkanne von <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> . Das Peristom ist so stark ausgebildet, dass kaum noch ein Zugang zum Kanneninneren vorhanden ist.	35
Abb. 14	Links: Eine Luftkanne von <i>N. rafflesiana</i> in der typischen Ausprägung mit spiralisiertem Kannenstiel. Oberhalb des Deckels sieht man das jüngere Blatt der gleichen Pflanze mit schon voll entwickeltem Kannenstiel, jedoch ist die Kanne erst im Knospenstadium.	37

Nr.	Bildunterschrift	Seite
Abb. 15	Rechts: Eine Bodenkanne von <i>N. rafflesiana</i> var. <i>gigantea</i> , von der Form wie <i>N. rafflesiana</i> in der typischen Ausprägung, jedoch wesentlich größer und mit der typischen dunkelroten Kannenwandfärbung. Eine <i>N. rafflesiana</i> Bodenkanne in der typischen Ausprägung ist im Hintergrund links neben dem Deckel zu erkennen. Die Kannenwand dieser Kannen ist meist von hellerem Rot, oder rot-grün gefleckt.	37
Abb. 16	Arbeiterinnen von <i>C. schmitzi</i> auf einer Luftkanne mit spiralisiertem Domatium von <i>N. bicalcarata</i> . Auf dem Bildausschnitt ist auch ein Teil des Peristoms sowie die Kannenwand und der Kannenstiel zu sehen.	38
Abb. 17	Untersuchungsgebiete auf Borneo (West Malaysia, Sabah: 1: Poring Hot Springs, 2: Crocker Range National Park, 3: Mount Kinabalu, 4: Telupid, 5: Sipitang. Brunei Darussalam: 6: Labi, 7: University Brunei Darussalam, 8: Bandar Seri Begawan.)	40
Abb. 18	Die Kannen – hier bei <i>N. rafflesiana</i> in der typischen Ausprägung - wurden durch Barrieren aus Insektenleim vor laufenden Nektarbesuchern geschützt. Hüllen aus Moskitonetzschläuchen schützten zusätzlich gegen Fluginsekten.	48
Abb. 19	Kannenknospe einer Luftkanne bei <i>N. bicalcarata</i> , BK = Basis der Kannenknospe, BS = Basis der Kannenspitze, S = Spitze, D = der noch geschlossene Deckel der Kanne in der Entwicklung. Gut erkennbar rechts im Bild das hier schon fast vollständig entwickelte bei der Luftkanne gewundene Myrmekodomatium mit Nektarium im oberen Bereich. Auch die Spitze der Kanne ist voll entwickelt (oben links). Der noch fest geschlossene noch sehr kleine Deckel sitzt unterhalb der Spitze und umschließt das sich entwickelnde Peristom fest.	57
Abb. 20	Nektarientypen und ihre Lage auf dem Blatt am Beispiel von <i>N. bicalcarata</i> . a: "Urnenförmiges Nektarium", Typ 4, an allen oberen Pflanzenteilen außer den Tepalen Oberseiten, den Deckelunterseiten sowie dem Peristom. Längsschnitt. b: "Urnenförmiges Nektarium" (SEM). c: "Scheibenförmiges Nektarium", Deckel Unterseite. Längsschnitt. d: "Scheibenförmiges Nektarium", Tepale einer männlichen Blüte (SEM). e: Ringförmige Linie von Nektardrüsen am Peristom und der Kannenöffnung Innenseite. Längsschnitt. f: Peristom mit Öffnung des Nektarkanal (REM). g: Peristomzahn Rekonstruktion eines Längsschnittes aus einer Reihe von Querschnitten. h: Zahnspitze mit Öffnung des Nektarkanal (REM). Abbildung aus: MERBACH et al. 2007, verändert.	68
Abb. 21	<i>N. bicalcarata</i> , Blick in eine Zahnspitze mit der Öffnung des Nektarkanal (REM). Abbildung aus: MERBACH et al. 1999.	69
Abb. 22	a-c: <i>N. bicalcarata</i> , Peristomzahn. a: Längsschnitt, Rekonstruktion aus den Querschnitten. b-c: Querschnitte. b: Mittlere Region, Sekretionsgewebe schattiert. Detail von b: Sekretionsgewebe. c: Apikale Region mit Nektarkanal. Detail von c: Innenliegende Zellschicht des Nektarkanal. Abbildung aus: MERBACH et al. 1999.	70

Nr.	Bildunterschrift	Seite
Abb. 23	<i>N. bicalcarata</i> , oberer Teil einer ca. einjährigen Bodenkanne, Nektar sammelt sich an den Spitzen der Peristomzähne und überzieht filmartig die gesamten Peristomzähne bis zu deren Basis. Dies ist als glänzende Schicht zu erkennen. Auch das restliche Peristom ist bei sezernierenden Peristomnektarien mit diesem Nektarfilm überzogen. Aus dem gleichen Grund glänzen auch andere Bereiche des Peristomhalses. Abbildung aus: MERBACH et al. 1999.	71
Abb. 24	links: <i>N. bicalcarata</i> : Voll entwickelte Luftkanne mit Nektartropfen an der Kannenwand. Die Pfeile weisen auf Tropfen oder glänzende Flächen mit starker Nektarsekretion hin. Abbildung aus: MERBACH et al. 2001.	74
Abb. 25	rechts oben und rechts unten (a + b): <i>N. bicalcarata</i> : Vorderer Blattabschnitt mit Kannenknospen in Entwicklung. Die Pfeile weisen auf Tropfen oder glänzende Flächen mit starker Nektarsekretion hin. a: Blattstadium mit sehr kleiner Kannenknospe, Nektartropfen am flachen laminaartigen Blattgrund. b: Kannenstiel zur vollen Größe entwickelt mit Nektartropfen, Kannenknospe weiterhin klein und flach. Abbildung aus: MERBACH et al. 2001.	74
Abb. 26	<i>N. bicalcarata</i> : zeitliche und räumliche Muster der Nektarsekretion während der Blattentwicklung. Abbildung aus: MERBACH et al. 2001, übersetzt.	75
Abb. 27	Besucher auf den Kannennektarien von <i>N. bicalcarata</i> und <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> . a: Bodenkanne von <i>N. bicalcarata</i> mit <i>Crematogaster</i> sp. 2. b: Luftkanne von <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> mit <i>Crematogaster</i> sp. 4, c: Peristombereich einer Luftkanne von <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> mit <i>Crematogaster</i> sp. Die Pfeile markieren besuchende Arbeiterinnen. Abbildung a+b aus: MERBACH et al. 2001.	77
Abb. 28	<i>Camponotus schmitzi</i> Arbeiterin beim Ernten des Nektars aus den Zahnnektarien von <i>N. bicalcarata</i> .	78
Abb. 29	Gegenüberstellung: Bodenkanne mit langgestrecktem Domatium (hier im Längsschnitt) mit Bohrloch (A), Luftkanne mit spiralisiertem kleineren Domatium (B); (C) und (D) zeigen die Boden- und Luftkanne von <i>N. bicalcarata</i> im Längsschnitt. Pfeile zeigen auf die Stellen, die von <i>C. schmitzi</i> bewohnt werden. (D = Domatium, E = Eingangsloch, P = Peristom). Ebenfalls gut erkennbar die Regionen, die von <i>C. schmitzi</i> zur Nahrungsversorgung genutzt werden: Der äußere Peristombereich, in dem die in einer Reihe angeordneten EFN zur Kohlenhydratversorgung genutzt werden sowie der im Längsschnitt sichtbare Kanneninnenraum mit Kannenflüssigkeit (hier entleert), in dem die Versorgung mit proteinhaltiger Nahrung erfolgt.	94
Abb. 30	Besiedlung von <i>N. bicalcarata</i> mit <i>Crematogaster</i> sp. A: Aufgeschnittenes Domatium mit 2 Kammern, Trennwand von den <i>Crematogaster</i> sp. Arbeiterinnen aufgebaut. B: Es existieren zwei Eingangslöcher ins Domatium.	95

Nr.	Bildunterschrift	Seite
Abb. 31	<i>C. schmitzi</i> Arbeiterin beim Beißen eines neuen Eingangsloches. Wie auf dem Bild wurden immer nur Minorarbeiterinnen bei dieser Tätigkeit beobachtet	97
Abb. 32	<i>C. schmitzi</i> Arbeiterinnen unter dem Kannenperistom. A: Man kann gut die Zahl der Tiere unter dem Peristom zählen, wenn man vorsichtig einen Zahnarztspiegel hineinhält. B: Fotografiert wurde aus dem Kannenlumen nach oben unter das Peristom [vergl. auch Abb. 49, die <i>C. schmitzi</i> Arbeiterinnen und Soldatinnen (in der Mitte des Fotos) unter dem Kannenperistom eines besiedelten <i>Nepenthes</i> Naturhybriden zeigt].	98
Abb. 33	Domatium einer von <i>C. schmitzi</i> besiedelten Luftkanne von <i>N. bicalcarata</i> . A: Das runde Eingangsloch ist gut erkennbar. B: Längsschnitt durch ein 1x gewundenes Domatium einer Luftkanne von <i>N. bicalcarata</i> mit Brut und Arbeiterinnen von <i>C. schmitzi</i> . Anders als bei den meisten <i>Camponotus</i> Arten besitzen die Puppen dieser Art keine Kokonhülle.	99
Abb. 34	<i>C. schmitzi</i> Arbeiterinnen, die am Kannenrand frisch ertrunkene Beute herausziehen, hier eine Lepidopteren Art. Beim untersten Tier handelt es sich um eine Soldatin.	102
Abb. 35	Tauchende <i>C. schmitzi</i> Arbeiterin, die mit weit geöffneten Mandibeln Insektenlarven in der Kannenflüssigkeit jagt.	103
Abb. 36	<i>C. schmitzi</i> Arbeiterinnen der verschiedenen Unterkasten, die am Peristom und auf dem Deckel experimentell aufgebrachtes verdünntes Honigwasser absammeln. Deutlich erkennbar direkt benachbart eine Minorarbeiterin und eine Soldatin, letztgenannte hat die Größe der Königin und unterscheidet sich von ihr makroskopisch durch die kleinere Thoraxgröße und das fehlende Stirnauge.	104
Abb. 37	Peristom und Peristomzähne einer über ein Jahr alten Kanne einer unbesiedelten Pflanze von <i>N. bicalcarata</i> . Die Oberfläche ist von Pilzen überwachsen. A: Ansicht von vorne. B: Ansicht schräg von hinten.	105
Abb. 38	Durch <i>C. schmitzi</i> gereinigte Blattbereiche bei <i>N. bicalcarata</i> : A: Peristom mit Peristomzähnen, B: Domatium mit Eingangsloch.	106
Abb. 39	<i>C. schmitzi</i> Minorarbeiterinnen reinigen das Peristom von <i>N. bicalcarata</i> . Die Arbeiterinnen gehen dabei Rille für Rille das Peristom ab.	107
Abb. 40	Oben: Eine begattete <i>C. schmitzi</i> Königin während der Koloniegründung A: Schutz suchend unter dem Peristom von <i>N. bicalcarata</i> , B: auf dem Peristom, sie läuft wieder zum Domatium, um das Gründungsloch weiter zu beißen.	108
Abb. 41	<i>C. schmitzi</i> Arbeiterinnen sind im Kampf ineinander verbissen. Die Tiere zerstückeln sich während des Kampfes regelrecht.	110

Nr.	Bildunterschrift	Seite
Abb. 42	<i>C. schmitzi</i> entfernt aktiv Wasser aus den Domatien durch „Spucken“. Kleine ins Domatium eingedrungene Wassermengen werden von Arbeiterinnen entfernt, sie entleeren aufgenommene Wassermengen aus ihrem Kropf an die Außenwandung des Domatiums. A: direkt nach Gabe der Wassermenge ins Domatium mit einer Mikrokapillare, B: nach 5 Minuten. Die weißen Pfeile weisen auf Wassertropfen, der schwarze Pfeil weist auf den Kopf einer Majorarbeiterin.	114
Abb. 43	Intakte männliche Infloreszenz von <i>N. bicalcarata</i> (Länge ca. 50cm).	117
Abb. 44	Die Zerstörung des Blütenstandes ist bereits in vollem Gange, wenn dieser noch von einem Blatt eingehüllt ist. Hier wächst er gerade aus seinem Schutz heraus, während <i>C. schmitzi</i> bereits große Zerstörungen angerichtet hat.	117
Abb. 45	Teil eines weiblichen Blütenstandes mit frisch aufgeblühten weiblichen Blüten von <i>N. bicalcarata</i> . Starke Nektarsekretion ist an den Blütenstielen sowie an den Außenbereichen der Tepalen zu erkennen, auf den Innenseiten befindet sich auch ein Nektarfilm, dieser ist aber auf dem Bild nicht direkt erkennbar.	117
Abb. 46	<i>C. schmitzi</i> Arbeiterin ruht während des Zerstörens einer Infloreszenz von <i>N. bicalcarata</i> kurz auf der Hauptachse aus. Vor dem Tier sieht man Beißspuren, die von dem Tier stammen	117
Abb. 47	Kastrierte weibliche Infloreszenz von <i>N. bicalcarata</i> . Die Ameisen haben sämtliche Blüten, aber auch einen Großteil der Infloreszenzachsen zerstört. Unten ist bereits zu erkennen, dass die Pflanze neu austreibt und neue Blätter und Sprossachsengewebe produziert.	117
Abb. 48	Besiedlung eines Komplexhybriden (höchstwahrscheinlich <i>N. bicalcarata</i> / <i>mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> x <i>bicalcarata</i> ) mit <i>C. schmitzi</i> . A: Bodenkanne. B: Luftkanne. C+D: Ausschnitt aus zwei besiedelten Luftkannen, das Domatium ist von der Kolonie wie bei <i>N. bicalcarata</i> angebohrt worden. Auf beiden Bildern ist deutlich erkennbar, dass die Domatien wie bei <i>N. bicalcarata</i> verbreiterte Bereiche des bei den Luftkannen rankenden Abschnittes des Kannenstiels sind, jedoch sind diese nicht so deutlich abgesetzt und verbreitert wie bei Luftkannen von <i>N. bicalcarata</i> . Auf Bild C sind gut die bei dem Hybrid auch vorhandenen aber wesentlich kleineren Peristomzähne zu erkennen.	119
Abb. 49	<i>C. schmitzi</i> Arbeiterinnen unter dem Kannenperistom des <i>Nepenthes</i> - Hybriden. Fotografiert wurde aus dem Kannenlumen nach oben unter das Peristom. Man sieht auch die Peristomzähne sowie die Nektarien zwischen den Peristomzähnen. Die Farbe der Wandung ist grün und das Pflanzengewebe ist weich und papierartig, anders als die hellbraun-rötlich gefärbte festere Wandung von <i>N. bicalcarata</i> (vergl. Abb. 32 B).	120

Nr.	Bildunterschrift	Seite
Abb. 50	<i>N. ampullaria</i> Pflanze mit extremem Flächenfraß, insbesondere an den blattspreitenartig verbreiterten Blattbasisbereichen.	138
Abb. 51	Entwicklung der durch <i>Alcidodes</i> sp. verursachten Schäden: Wird das gesamte junge Blatt durch das Bohren des Rüsselkäfers stark geschädigt, sieht es kurz nach der Schädigung aus wie A, nach der vollständigen Entwicklung des wie in A geschädigten Blattes wie B.	138
Abb. 52	Vergleichende Untersuchungen der flächigen Fraßschäden bei <i>N. ampullaria</i> , <i>N. rafflesiana</i> , <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> , <i>N. gracilis</i> und <i>N. bicalcarata</i> . (m=Zahl der untersuchten Pflanzen, n=Zahl der Blätter, leaf attachment = Teil der Blattbasis, die direkt an die Sprossachse angrenzt, leaf base = Blattbasis, tendril = Blattstiel, bei <i>Nepenthes</i> ist dies der Abschnitt, an dem das Fangorgan, die Kanne hängt, pitcher wall = Kannenwand, lid = Deckel, peristome = Kannenrand).	140
Abb. 53	Dokumentation der geschädigten Kannenknospen und des Totalschadens des gesamten Blattes inklusive der jungen Sprossachse in besiedelten (occupied), unbesiedelten (unoccupied) und ehemals besiedelten (formerly occupied) <i>N. bicalcarata</i> Pflanzen in einem <i>Shorea albida</i> Sumpfwald (m = Zahl der untersuchten Pflanzen, n = Zahl der Blätter).	141
Abb. 54	a+b: Schäden an Kannenknospen von <i>N. bicalcarata</i> , die vom Rüsselkäfer <i>Alcidodes</i> sp. verursacht wurden (siehe Pfeile): a) Zerstörung der Kannenknospe (DP). b) Zerstörung des gesamten Blattes (DL). c+d: <i>Alcidodes</i> sp. sitzt auf einem Kannenstiel von <i>N. bicalcarata</i> . Der Rüsselkäfer wurde beobachtet, wie er insbesondere an den jungen Kannen von <i>Nepenthes</i> ssp. schwerwiegende Schäden verursacht. c) Ansicht von der Seite, d) Ansicht von vorne. Abbildung aus: MERBACH et al 2007	144
Abb. 55	Reaktion von <i>C. schmitzi</i> Arbeiterinnen auf zerquetschtes Pflanzenmaterial, hier von der Wirtspflanze. Außerdem befindet sich in diesem Versuch noch eine nicht weiter bestimmte Dipterenlarve im Bild, die ebenfalls attackiert wird, wenn die Ameisen auf das zerquetschte Blattmaterial aggressiv reagieren	145
Abb. 56	Zahl der <i>C. schmitzi</i> Arbeiterinnen vor und nach der Konfrontation mit zerquetschtem Pflanzenmaterial (Mittelwert aus 15 ausgewerteten Kannen). no of ants on lid = Zahl der Ameisen auf dem Deckel; before experiment = Zeit vor dem Experiment; experiment = Zeit des eigentlichen Experimentes; application of plant material = Ablegen des Pflanzenmaterials. Abbildung aus: MERBACH et al 2007.	145
Abb. 57	<i>Alcidodes</i> sp. auf einer Luftkanne von <i>N. bicalcarata</i> wird von <i>C. schmitzi</i> Minor- und Majorarbeiterinnen angegriffen. Abbildung aus: MERBACH et al 2007.	146

Nr.	Bildunterschrift	Seite
Abb. 58	Ameisenausschlussexperiment. Die Schutzrolle der Partnerameisen wurde mit 4 Pflanzengruppen getestet: besiedelte Pflanzen zusammen mit anderen besuchenden Ameisenarten (Gruppe C+O+), besiedelte Pflanzen ohne andere besuchende Ameisenarten (Gruppe C+o-), unbesiedelte Pflanzen aber mit anderen besuchenden Ameisenarten (Gruppe c-O+), und unbesiedelte Pflanzen ohne andere besuchende Ameisenarten (Gruppe c-o-). Die Abbildung vergleicht die Zerstörung der Kannenknospen (DP) und die Zerstörung der gesamten Blätter(DL), letztere beinhaltet manchmal sogar den Vegetationspunkt der Pflanze. Abbildung aus: MERBACH et al 2007.	146
Abb. 59	Ausschnitt einer Termitenstraße von <i>Hospitalitermes</i> sp. Sowohl Arbeiter als auch Soldaten laufen zurück zum Nest, Arbeiter zum Teil beladen mit Futterkügelchen, die sie aus dem vorgefundenen Material an den Futterplätzen gebildet haben.	160
Abb. 60	Der obere Kannenabschnitt bei <i>N. albomarginata</i> mit dem typischen weißen haarigen Rand unterhalb des Peristoms. Von links nach rechts: A) Sehr junge Kanne, deren Deckel noch geschlossen ist: Der weiße Rand liegt unterhalb des Peristoms und ist erst erreichbar zum Abernten, wenn die Falle bereit ist. B) Der haarige Rand ist rein weiß bei sehr jungen Kannen und C) wird gelblich-bräunlich bei Kannen, die mehrere Monate alt sind. D) Die Trichomhaare fehlen, sie sind von Termiten abgefressen worden.	160
Abb. 61	Längsschnitt durch das Peristom und Teile der Kannenwand von <i>N. albomarginata</i> . A: bei einer Kanne, deren Trichome des weißen Randes von Termiten abgeweidet worden sind und B: bei einer Kanne, bei der die Trichome vollständig vorhanden sind. Färbung Astrablau – Safranin.	161
Abb. 62	Lebende Trichomhaare des weißen Randes von <i>N. albomarginata</i> . Längsschnitt durch die Kannenwand mit dem weißem Rand und dem Peristomgewebe. Die Kannenwand mit der Epidermis liegt links im Bild, die Haare weisen nach rechts. Färbung Astrablau – Safranin	161
Abb. 63	Massenfang von <i>Hospitalitermes</i> sp. in einer Bodenkanne von <i>N. albomarginata</i> . Es handelt sich um tausende Tiere in einer Kanne, die sich im selben Zustand der Zersetzung befinden. Alle gehören zur selben Art (Foto: Dr. Webber Booth).	164
Abb. 64	Boxplot zu den Beutestudien von <i>N. albomarginata</i> . Deutscher Text zur Abbildung: rim = weißer Rand, termites = Termiten, ants = Ameisen, other prey = andere Beutetiere. Abbildung aus: MERBACH et al 2002.	166



Nr.	Bildunterschrift	Seite
Abb. 65	<p>Studien zum Verhalten von <i>Hospitalitermes</i> sp. auf Kannen von <i>N. albomarginata</i>. A) Termitenscouts fanden die Fallen zufällig, hier schienen über lange Distanzen reichende Lockstoffe keine Rolle zu spielen, aber möglicherweise gustatorische Signale, da die Termiten blind sind. B) Späher rekrutierten zu den vermeintlich reichen Nahrungsgründen, schnell sammelten sich viele Arbeiter. C) Dicht gedrängt fraßen die Tiere am Haarkranz und formten kleine Nahrungsbällchen für den Rücktransport zum Nest. D) Tiere, die sich im Gedränge zu weit nach oben vorwagten, gerieten auf den schlüpfrigen Kannenrand, verloren den Halt und rutschten in die Kanne. E) Zurück blieb eine bis unter den Rand mit Termiten einer Kolonie gefüllten Kanne. F) Der weiße Rand wuchs nicht mehr nach. Die Pflanzen, deren langlebige Kannen derartige Beute machten, waren reich mit Nährstoffen versorgt</p>	168

## 12 Tabellenverzeichnis

Nr.	Tabellenüberschrift	Seite
Tab. 1	Zahl der <i>Nepenthes</i> Arten in den Hauptverbreitungsgebieten, Daten aus JEBB & CHEEK 1997. Die Zahl der Arten hat sich bis heute durch zahlreiche Neubeschreibungen erhöht.	22
Tab. 2	Fundorte der untersuchten Proben	30
Tab. 3	Einteilung der Nektarien in unterschiedliche Typen für die Typen 1-4 nach DAUMANN (1931), verändert, Einteilung für die Typen 5-6 nach eigener Einteilung. Eine detaillierte Aufstellung der untersuchten <i>Nepenthes</i> Arten siehe Tab. 4.	66
Tab. 4	Makroskopisch erkennbare Nektarien bei verschiedenen Vertretern der Gattung <i>Nepenthes</i> . [nicht untersucht = n.u., vorhanden = + , nicht vorhanden = - , vorhanden aber nicht erkennbar, da vom Blattgrund verhüllt oder beim Peristom mit Ausrichtung in die Kanne = (+)].	67
Tab. 5	Vergleich der Nektariengröße bei <i>N. bicalcarata</i> . Das geschätzte Volumen wurde anhand des angenäherten geometrischen Körpers berechnet und basiert auf den Messdaten der anatomischen Schnitte.	71
Tab. 6	Feldstudien der zeitlichen und räumlichen Muster der Nektarsekretion verglichen für fünf <i>Nepenthes</i> Tieflandarten ( <i>N. albomarginata</i> , <i>N. bicalcarata</i> , <i>N. gracilis</i> , <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> , <i>N. rafflesiana</i> ). N=Zahl der untersuchten Pflanzen, S=Zahl der Sprossachsen, M=Zahl der Blätter, Nektarsekretion: 0=keine, +=niedrig, ++=hoch, -=nicht sichtbar. Aus MERBACH et al. 2001, übersetzt und verändert.	73
Tab. 7	Experiment zum Bohrverhalten von <i>Alcidodes</i> sp. Jeweils frisch aus dem Freiland entnommene jüngste Blätter von besiedelten und unbesiedelten <i>N. bicalcarata</i> Pflanzen wurden in ein Terrarium mit frisch gefangenen <i>Alcidodes</i> sp. getan. Nach 11 Stunden wurde die Anzahl von Löchern in dem angebotenen Pflanzenmaterial bestimmt.	143
Tab. 8	Termitenarten als Massenfänge in <i>N. albomarginata</i> Kannen, (Standort A: „White Sand“, Degradierter Kerangas Wald auf weißem Sand, Standort B: „Paradies“, Rand eines Kerangas Waldes). Beutearten bei <i>N. albomarginata</i> - Kannen ohne intakten Kannenrand	166
Tab. 9	Termitenfallexperiment bei <i>N. albomarginata</i> : Zahl der in die Kanne fallenden <i>Hospitalitermes bicolor</i> Tiere bei zwei stark belauenen direkt benachbarten Kannen, bei denen der weiße Rand abgeweidet wird. Daten: Standort White Sand, Temperatur: 25 Grad Celsius, Luftfeuchtigkeit: 100% RH, Uhrzeit 19:20 – 20:42 Uhr (82 Minuten).	167

Nr.	Tabellenüberschrift	Seite
Tab. 10	Standortsnamen und deren Beschreibung. Kategorien: Störungsfaktoren (StF): A: Ungestört [z.B. innere Bereiche Primärwald (min. 5m Distanz zum Waldrand/Weg), B: Original Vegetation (Primärwald) vorhanden, durch Schienenanlage od. stärker frequentiertem Weg verändert, C: Nach Zerstörung wieder natürliche Sukzession mit dichtem Bewuchs, D: Nach Zerstörung lockerer Bewuchs durch natürliche Sukzession, E: Zerstört (vor kürzerer Zeit), beginnende Neubesiedlung durch Pioniere sowie einzelnen kleineren Sträuchern. Weite offene Bodenflächen, F: Kürzlich zerstört (verbrannt, abgeholzt, abgeräumt, abgerutscht), keine beginnende Neubesiedlung. Besonnung: vollsonnig: keine oder praktisch keine Beschattung im Tagesverlauf (>> 10%), halbsonnig: Schatten durch lockeren buschigen Bewuchs (>>50%), halbschattig: Schatten durch lockeren Wald- oder dichte Strauchvegetation (mehr als halbsonnig). Auch Randbereiche von dichter vollschattiger Vegetation (dann im Tagesverlauf je nach Exposition unterschiedlich beschattet), vollschattig: Dichter Wald, Bodenbereich ganztags stark schattig.	206-208
Tab. 11	Durchführung der Teilprojekte in den verschiedenen Untersuchungsgebieten. Verzeichnet ist jeweils der Zeitraum, in der die Arbeiten durchgeführt wurden.	209-211
Tab. 12	Detaillierte Tabelle zum Belauf der <i>N. bicalcarta</i> und <i>N. mirabilis</i> Kannen mit <i>Crematogaster</i> Arbeiterinnen und der Zahl der Beutetiere pro Zählung.	212-216
Tab. 13	Koloniegründung von <i>C. schmitzi</i> . Standort: <i>Shorea albida</i> Sumpfwald Standortname: Sägewerk, <i>N. bicalcarata</i> (Pflanze des Tangelexperimentes Nr. 21). Das 3. Blatt besitzt eine sich gerade öffnende Luftkanne (Deckel ist noch nicht in der endgültigen Position, Zähne sind sehr weich), wo gerade eine Königin bohrt. Im gesamten Beobachtungszeitraum sammelt die Königin keinen Nektar von den stark sezernierenden Nektarien, um ihn aufzunehmen. Beobachtungszeitraum: 28.9.1998, 10:26 – 14:32 Uhr. Wetterdaten: trocken, bewölkt, Temperatur als angenehm beschrieben (leider keine präzise Temperaturangabe vorhanden).	217-227
Tab. 14	Besiedlungsstruktur von <i>C. schmitzi</i> Kolonien auf <i>N. bicalcarata</i> . Teilkolonie, gesammelt April 1997, 2 Kannen aus einer Kolonie, die am stärksten besiedelt waren, wurden untersucht.	228
Tab. 15	Besiedlungsstruktur von <i>C. schmitzi</i> Kolonien auf <i>N. bicalcarata</i> . Kolonie ohne Königin mit großer Zahl männlicher Geschlechtstiere, Sammlung vom April 2000.	229-230
Tab. 16	Besiedlungsstruktur von <i>C. schmitzi</i> Kolonien auf <i>N. bicalcarata</i> . Kolonie, die im Labor für Versuche zum Eintrageverhalten genutzt wurde, (gesammelt im Dezember 1997).	231

Nr.	Tabellenüberschrift	Seite
Tab. 17	Besiedlungsstruktur von <i>C. schmitzi</i> Kolonien auf <i>N. biclucarata</i> . Kolonie Nr. 1 1997 (gesammelt am 9.12.1997)	232
Tab. 18	Besiedlungsstruktur von <i>C. schmitzi</i> Kolonien auf <i>N. biclucarata</i> . Kolonie Nr. 2 1997 (gesammelt am 9.12.1997).	233
Tab. 19	Langzeitbeobachtungen Zustand weißer Rand sowie Beutefang <i>N. albomarginata</i> . A: Standort „White Sand“. Kannentyp: lk = Luftkanne; bk = Bodenkane; 00 = Kanne geöffnet, Rand intakt, keine Beute; 01 = Kanne mit intaktem Rand, wenige (1-15) Beutetiere (Ameisen und diverse Arthropoden), blau eingerahmt; +1 = Kanne mit abgefressenen Rand, wenige (1-15) Beutetiere (Ameisen und diverse Arthropoden), gelb eingerahmt; ++ = Kanne mit abgefressenen Rand (rot eingerahmt), Termitenmassenfang; Beobachtungen aggressivem Verhaltens von <i>C. schmitzi</i> Arbeiterinnen gegenüber den auf den kolonisierten Kannen oder jüngsten Blättern platzierten <i>Alcidodes</i> sp. (Standort 1+2: degraded heath forest on white sand, 3+4: peat swamp forest). Tage an denen keine Begehung erfolgte wurden zur besseren Übersichtlichkeit frei gelassen.	234
Tab. 20	Langzeitbeobachtungen Zustand weißer Rand sowie Beutefang <i>N. albomarginata</i> . A: Standort „Paradies“. Kannentyp: lk = Luftkanne; bk = Bodenkane; 00 = Kanne geöffnet, Rand intakt, keine Beute; 01 = Kanne mit intaktem Rand, wenige (1-15) Beutetiere (Ameisen und diverse Arthropoden), blau eingerahmt; ++ = Kanne mit abgefressenen Rand (rot eingerahmt), Termitenmassenfang; Beobachtungen aggressivem Verhaltens von <i>C. schmitzi</i> Arbeiterinnen gegenüber den auf den kolonisierten Kannen oder jüngsten Blättern platzierten <i>Alcidodes</i> sp. (Standort 1+2: degraded heath forest on white sand, 3+4: peat swamp forest). Tage an denen keine Begehung erfolgte wurden zur besseren Übersichtlichkeit frei gelassen.	235
Tab. 21	Beuteproben aus <i>N. albomarginata</i> . Standort Paradies. Kannentyp: Bodenkane: B, Luftkane: L. Zustand des weißen Randes: 0=intakter weißer Rand, Farbe reinweiß; 1= intakter weißer Rand, Farbe gelblich; 2= weißer Rand abgefressen, fehlt. Termitenart: B= <i>Bulbitermes</i> sp., Hh= <i>Hospitalitermes hospitalis</i> , Hl= <i>Hospitalitermes liviceps</i> , Ll= <i>Longipeditermes longipes</i> U=unbestimmt, Beute ist zu stark zersetzt.	236- 237
Tab. 22	Beuteproben aus <i>N. albomarginata</i> , Standort White Sand. Kannentyp: Bodenkane: B, Luftkane: L. Zustand des weißen Randes: 0=intakter weißer Rand, Farbe reinweiß; 1= intakter weißer Rand, Farbe gelblich; 2= weißer Rand abgefressen, fehlt. Termitenart: B= <i>Bulbitermes</i> sp., Hb= <i>Hospitalitermes bicolor</i> .	238- 239

Nr.	Tabellenüberschrift	Seite
Tab. 23	<p>Termitenarten aus den Beuteproben von <i>N. albomarginata</i>. (Determinierung durch DR. D. T. JONES, London) Antennenglieder: a = mehr als doppelt so lang wie breit; b = ca. so lang wie breit. Die Termiten wurden aus z.T. sehr stark zersetzten Beuteproben determiniert. Dies konnte allerdings trotz des Zersetzungsgrades aus folgenden Gründen auf Artniveau erfolgen: Die Merkmale, die man in dem verdauten Beutebrei gefunden hat, sind an den Chitin Skeletten, die nicht aufgelöst worden waren, noch gut erkennbar gewesen. Da pro Beuteprobe nur eine Termitenart von einer Kolonie die Opfer der Kannen ausmachten, konnte auch aus den Fragmenten die Identifizierung erfolgen.</p>	240

## 13 Anhang

### 13.1 Standortsnamen und deren Beschreibung

Tab. 10. Standortsnamen und deren Beschreibung. Kategorien: Störungsfaktoren (StF): A: Ungestört [z.B. innere Bereiche Primärwald (min. 5m Distanz zum Waldrand/Weg), B: Original Vegetation (Primärwald) vorhanden, durch Schienenanlage od. stärker frequentiertem Weg verändert, C: Nach Zerstörung wieder natürliche Sukzession mit dichtem Bewuchs, D: Nach Zerstörung lockerer Bewuchs durch natürliche Sukzession, E: Zerstört (vor kürzerer Zeit), beginnende Neubesiedlung durch Pioniere sowie einzelnen kleineren Sträuchern. Weite offene Bodenflächen, F: Kürzlich zerstört (verbrannt, abgeholzt, abgeräumt, abgerutscht), keine beginnende Neubesiedlung. Besonnung: vollsonnig: keine oder praktisch keine Beschattung im Tagesverlauf (>> 10%), halbsonnig: Schatten durch lockeren buschigen Bewuchs (>>50%), halbschattig: Schatten durch lockeren Wald- oder dichte Strauchvegetation (mehr als halbsonnig). Auch Randbereiche von dichter vollschattiger Vegetation (dann im Tagesverlauf je nach Exposition unterschiedlich beschattet), vollschattig: Dichter Wald, Bodenbereich ganztags stark schattig.

Name des Standortes	Standortbeschreibung, vorhandene <i>Nepenthes</i> Arten und Hybriden	St F	Besonnung
31 alt / W2	Straßenrand entlang der Straße nach Labi. Mehrere <i>N. bicalcarata</i> Pflanzen am Waldrand, Besiedlung durch schwarze <i>Crematogaster</i> sp., div. Exemplare von <i>N. ampullaria</i> und <i>N. gracilis</i> , die Hybriden <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> , x <i>hookeriana</i> , <i>N. bicalcarata</i> x <i>gracilis</i> , <i>N. rafflesiana</i> (giant form) auf offener Stelle	D	vollsonnig, halbsonnig, halbschattig
Baumstumpf	Riesiger Wurzelteller eines gefällten Baumes am Rand eines Dipterocarpaceenwaldes. Hier wachsen mehrere <i>N. bicalcarata</i> Pflanzen am Waldrand, diverse Exemplare von <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> , <i>N. ampullaria</i> und <i>N. gracilis</i> . An und in einem temporär trockenfallenden Teich diverse <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> Pflanzen.	D	vollsonnig, halbsonnig, halbschattig
Erosionsrinne	Erodierter Bereich am Straßenrand an der Straße nach Labi. Offene Stelle mit diversen <i>N. gracilis</i> Exemplaren sowie <i>Nepenthes</i> x <i>hookeriana</i> .	E	vollsonnig
E-Werk / Powerstation	Küstenstraße westlich Jalan Tutong, direkt nach dem Umspannwerk südlich der Straße Baumgruppen auf weißem Sand. Verstreut <i>N. rafflesiana</i> (typical form), <i>N. albomarginata</i> und <i>N. gracilis</i> .	F	vollsonnig
Out Post	Angrenzend an den Standort Sawmill: Stellenweise gerodete Bereiche eines <i>Shorea albida</i> Waldes. Die Gehölze wachsen dicht bis ca. 4m Höhe nach. <i>N. bicalcarata</i> in sehr großen stattlichen Exemplaren.	C	halbschattig
Palm Trail	Am Straßenrand der Straße nach Labi ein erodiertes Feld mit <i>N. rafflesiana</i> und <i>N. gracilis</i> sowie <i>N. rafflesiana</i> x <i>mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> . Ein Pfad führt von hier aus durch einen Dipterocarpaceenwald ins Tal an einen Bach, dort findet man größere Bestände von <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> , <i>N. gracilis</i> und <i>N. rafflesiana</i> x <i>mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> .	E	vollsonnig

Fortsetzung Tabelle 10:

Name des Standortes	Standortbeschreibung, vorhandene <i>Nepenthes</i> Arten und Hybriden	St F	Besonnung
Roadside	Standort mit sehr vielen besiedelten Exemplaren von <i>N. bicalcarata</i> direkt am Straßenrand an der Straße nach Labi. Es handelt sich um den Waldrand eines Sumpfwaldes, der aber nur im Fragment erhalten und direkt an viel befahrener Straße gelegen ist. Direkt dort liegt eine sehr große Kolonie von <i>C. schmitzi</i> auf einer sehr gut entwickelten <i>N. bicalcarata</i> Pflanze. Außerdem wachsen hier: <i>N. bicalcarata</i> , <i>N. rafflesiana</i> , <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> , <i>N. gracilis</i> , <i>N. ampullaria</i> und verschiedene Hybriden.	B	halbschattig
Sägewerk / Sawmill	<i>Shorea albida</i> Sumpfwald an einem Sägewerk. Entlang einer Bahntrasse, die in den Wald führt, findet man <i>N. bicalcarata</i> , <i>N. gracilis</i> , <i>N. ampullaria</i> und <i>N. rafflesiana</i> var. <i>elongata</i> . Direkt im <i>Shorea albida</i> Sumpfwald rechts und links von der Bahntrasse wachsen diverse Pflanzen <i>N. bicalcarata</i> , <i>N. gracilis</i> , <i>N. ampullaria</i> , <i>N. rafflesiana</i> und <i>N. rafflesiana</i> var. <i>elongata</i> in der Strauchschicht oder als Lianen in die Bäume kletternd. <i>N. bicalcarata</i> wächst in Feldern von ca. 10-20 m <sup>2</sup> Fläche.	A-B	vollschattig
Seria	<i>Shorea albida</i> Sumpfwald, der 1998 großteils durch Brände zerstört wurde. Im Jahr 2000 wurden hier in einem kleineren Waldareal eine Beutestudie an <i>N. bicalcarata</i> durchgeführt.	A-B	vollschattig
Strand am Waldpark	Strandbereich am Südchinesischen Meer. <i>N. rafflesiana</i> wächst in ca. 30 m Abstand vom Meer direkt am Strand.	A	vollsonnig
Swamp 1998	Offenes sumpfiges größeres Gelände mit den Arten <i>N. gracilis</i> , <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> , <i>N. rafflesiana</i> var. <i>elongata</i> , <i>N. ampullaria</i> , <i>N. bicalcarata</i> . Das Gelände ist sehr reich an Hybriden. Dies ist der einzige Platz eines <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> x <i>bicalcarata</i> Hybriden, der von <i>C. schmitzi</i> besiedelt war (siehe Abb. 49). Weitere Hybriden: <i>N. gracilis</i> x <i>bicalcarata</i> , <i>N. gracilis</i> x <i>ampullaria</i> .	D	halbschattig
Uni	Degradierter Kerangas Relikt direkt am Dept. of Biology der Universiti Brunei Darussalam <i>N. gracilis</i> und <i>N. rafflesiana</i> wachsen hier.	C	halbsonnig
Upper site	Kleiner offener Standort beiderseits der Straße nach Labi. <i>N. ampullaria</i> (teilweise mit Luftkannen), <i>N. gracilis</i> , <i>N. bicalcarata</i> , diverse Hybriden. Im Frühjahr 1998 abgebrannt. Vorher halbsonnig mit lockerem Strauchbewuchs, jetzt (Oktober 1998) erneutes Austreiben der <i>Nepenthes</i> Arten und Hybriden	F	vollsonnig, teilweise halbsonnig
W3	Zugang zu offenem Gelände durch Abholzung an der Straße nach Labi mit durchfließendem Bachlauf. Sehr viele Exemplare von <i>N. rafflesiana</i> (giant form), <i>N. rafflesiana</i> , <i>N. ampullaria</i> , <i>N. gracilis</i> , <i>N. bicalcarata</i> , große Bestände von <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> . Außerdem sehr reich an Hybriden.	C-D	vollsonnig, teilweise halbsonnig, teilweise halbschattig

Fortsetzung Tabelle 10:

Name des Standortes	Standortbeschreibung, vorhandene <i>Nepenthes</i> Arten und Hybriden	St F	Besonnung
W4 1998	Zugang zu offenem Gelände durch Abholzung an der Straße nach Labi mit durchfließendem Bachlauf. große Bestände von <i>N. mirabilis</i> var. <i>echinostoma</i> sowie <i>N. ampullaria</i> . Felder mit <i>N. bicalcarata</i> in angrenzenden Waldbereichen. Sehr viele Exemplare von <i>N. rafflesiana</i> (giant form), <i>N. rafflesiana</i> var. <i>alata</i> und <i>N. rafflesiana</i> . Sehr viele Hybriden.	C-D	vollsonnig, teilweise halbsonnig, teilweise halbschattig
White Sand	Degradierter Kerengas auf weißem Sand ca. 10 Km nach Tutong an der Straße nach Seria. Das Gelände ist in der Vergangenheit mehrfach abgebrannt. Teilweise offener Sand, teilweise dichter Bewuchs (Gehölze bis 4m Höhe) inselartig verbreitet. Teilweise trockene Bereiche, teilweise ± dauerhaft überschwemmt. Große Vorkommen von <i>N. rafflesiana</i> , und <i>N. gracilis</i> . Vereinzelt Felder mit <i>N. albomarginata</i> .	E	vollsonnig bis halbschattig



## 13.2 Untersuchungsgebiete

Tab. 11. Durchführung der Teilprojekte in den verschiedenen Untersuchungsgebieten. Verzeichnet ist jeweils der Zeitraum, in der die Arbeiten durchgeführt wurden.

Teilprojekt	Untersuchungsgebiete			Laborarbeiten
	Ost Malaysia, Sabah	Brunei Darussalam	Deutschland, Palmengarten	Deutschland, Universität Frankfurt
<b>Vergleichende Untersuchungen an verschiedenen <i>Nepenthes</i> Arten von Brunei Darussalam, Nordwest Borneo</b>				
Vergleichende anatomische Untersuchungen an den Nektarien von <i>Nepenthes</i> div. sp.	1995		1995-1997	1995-1997 Histologische Untersuchungen
Nektarsekretionsmuster und ihre Bedeutungen für Ameisen - Pflanzen Beziehungen in der Gattung		1997-1998	1996-1997	1996-1997
Beutestudien bei sechs ± sympatrischen <i>Nepenthes</i> Arten	Vorarbeiten 1995	Aufsammlungen 1997, 1998, 2000		Auszählung der Beuteproben, Trockengewichtsmessungen 1999, 2000
<b>Der Beutefangspezialist <i>Nepenthes albomarginata</i></b>				
Studien zum Beutefang von <i>N. albomarginata</i> sowie zum Fraßverhalten von <i>Hospitalitermes</i> , <i>Longipeditermes</i> sowie <i>Bulbitermes</i> Arten an den weißen Rändern von <i>N. albomarginata</i>		1997-2000		
Auswertung der Beuteproben aus <i>N. albomarginata</i>				1999-2000
Beobachtungen und Filmaufnahmen zum Beutefang von <i>N. albomarginata</i> sowie zum Fraßverhalten von <i>Hospitalitermes</i> sp. an den weißen Rändern von <i>N. albomarginata</i>		2008		
<b>Untersuchungen des Myrmekophytiesystems bei <i>Nepenthes bicalcarata</i></b>				
Anpassungen im Hinblick auf die Besiedlung durch Ameisen		1997-2000	1997-2000	
Funktionaler Aspekt der Riesennektarien in den Peristomzähnen			1997	1997
In den Domatien gefundene Ameisenarten		1997		1997
<b>Die Biologie von <i>Camponotus schmitzi</i></b>				
Verhalten der Arbeiterinnen auf der Pflanze		1997		Auswertungen
Koloniegründung		1998, 2000		Auswertungen
Koloniestruktur und -größe		1997, 1998, 2000, 2003/04		Auswertungen 1997, 1998, 2000, 2003/04

Fortsetzung Tabelle 11:

Teilprojekt	Untersuchungsgebiete			Laborarbeiten
	Ost Malaysia, Sabah	Brunei Darussalam	Deutschland, Palmengarten	Deutschland, Universität Frankfurt
Besiedlungsgrad der <i>N. bicalcarata</i> Bestände mit <i>C. schmitzi</i>		1998		Auswertungen 1998, 1999
Nahrungsspektrum		1997		Auswertungen 2004
Aufenthaltort auf der Pflanze		1997, 1998, 2000		Auswertungen
Säuberungsverhalten		1997, 1998, 2000		Auswertungen
Erschütterungs- und Verletzungsreaktionen		1998, 2000		Auswertungen
Abwehr von Herbivoren speziell bei <i>N. bicalcarata</i>		1997, 1998, 2000		Auswertungen
<i>C. schmitzi</i> als Bestandteil der Infauna in <i>N. bicalcarata</i>	1995	1997, 1998, 2000		Auswertungen
<b>Vergleichende Untersuchungen an verschiedenen <i>Nepenthes</i> Arten von Brunei Darussalam, Nordwest Borneo</b>				
Vergleichende anatomische Untersuchungen an den Nektarien von <i>Nepenthes</i> div. sp.	1995		1995-1997	1995-1997 Histologische Untersuchungen
Nektarsekretionsmuster und ihre Bedeutungen für Ameisen - Pflanzen Beziehungen in der Gattung		1997-1998	1996-1997	1996-1997
Beutestudien bei sechs ± sympatrischen <i>Nepenthes</i> Arten	Vorarbeiten 1995	Aufsammlungen 1997, 1998, 2000		Auszählung der Beuteproben, Trockengewichtsmessungen 1999, 2000
<b>Der Beutefangspezialist <i>Nepenthes albomarginata</i></b>				
Studien zum Beutefang von <i>N. albomarginata</i> sowie zum Fraßverhalten von <i>Hospitalitermes</i> , <i>Longipedithermes</i> sowie <i>Bulbithermis</i> Arten an den weißen Rändern von <i>N. albomarginata</i>		1997-2000		
Auswertung der Beuteproben aus <i>N. albomarginata</i>				1999-2000
Beobachtungen und Filmaufnahmen zum Beutefang von <i>N. albomarginata</i> sowie zum Fraßverhalten von <i>Hospitalitermes</i> sp. an den weißen Rändern von <i>N. albomarginata</i>		2008		
<b>Untersuchungen des Myrmekophytiesystems bei <i>Nepenthes bicalcarata</i></b>				
Anpassungen im Hinblick auf die Besiedlung durch Ameisen		1997-2000	1997-2000	
Funktionaler Aspekt der Riesennektarien in den Peristomzähnen			1997	1997
In den Domatien gefundene Ameisenarten		1997		1997

Fortsetzung Tabelle 11:

Teilprojekt	Untersuchungsgebiete		Laborarbeiten
<b>Die Biologie von <i>Camponotus schmitzi</i></b>			
Verhalten der Arbeiterinnen auf der Pflanze		1997	Auswertungen
Koloniegründung		1998, 2000	Auswertungen
Koloniestruktur und -größe		1997, 1998, 2000, 2003/04	Auswertungen 1997, 1998, 2000, 2003/04
Besiedlungsgrad der <i>N. bicalcarata</i> Bestände mit <i>C. schmitzi</i>		1998	Auswertungen 1998, 1999
Nahrungsspektrum		1997	Auswertungen 2004
Aufenthaltort auf der Pflanze		1997, 1998, 2000	Auswertungen
Säuberungsverhalten		1997, 1998, 2000	Auswertungen
Erschütterungs- und Verletzungsreaktionen		1998, 2000	Auswertungen
Abwehr von Herbivoren speziell bei <i>N. bicalcarata</i>		1997, 1998, 2000	Auswertungen
<i>C. schmitzi</i> als Bestandteil der Infauna in <i>N. bicalcarata</i>	1995	1997, 1998, 2000	Auswertungen

### 13.3 Weiterführende Ergebnisse aus diesem Projekt

Im Folgenden finden sich diverse Tabellen mit weiterführenden Ergebnissen aus den Untersuchungen zum Myrmekophytiesystem an *N. bicalcarata* und *C. schmitzi*, Langzeitbeobachtungen des Zustandes des weißen Randes sowie Detailliert Tabellen zu den Beutefanguntersuchungen bei *N. albomarginata*.

#### 13.3.1 Belauf von *N. bicalcarata* und *N. mirabilis* Kannen mit nektarsuchenden Ameisen

Tab. 12. Detaillierte Tabelle zum Belauf der *N. bicalcarata* und *N. mirabilis* Kannen mit *Crematogaster* Arbeiterinnen und der Zahl der Beutetiere pro Zählung.

Exp. Nr.	Nepenthes Art	Ameisenart	Zulauf [30 min]	Beute [30 min]	Beginn	Wetter	Grad Celsius	RH [%]	Kanne Nr.	Standort
1	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 4	210	0	15:45	Sonnig, war sehr heiß tagsüber, jetzt etwas kühler u. trocken	30	60	1	W4
2	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 4	237	0	16:15	Sonnig, war sehr heiß tagsüber, jetzt etwas kühler u. trocken	29	60	2	W4
3	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 4	215	1	15:30	sehr heiß, blauer Himmel mit mehreren Wolken, trocken	30	10	1	W4
4	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 4	140	1	16:05	sehr heiß, wechselnd wolzig, trocken	28,5	52,5	2	W4
5	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 4	121	0	16:40	sehr heiß, wechselnd wolzig, trocken	28,5	70	1	W4
6	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 4	115	0	17:15	bewölkt, trocken	28	77,5	2	W4
7	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 4	63	1	13:30	wechselnd wolzig, trocken	29,5		1	W4
8	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 4	31	0	14:05	wechselnd wolzig, trocken	30		2	W4
<b>Summe</b>			<b>1132</b>	<b>3</b>						
<b>%</b>			<b>100</b>	<b>0,27</b>						
<b>Mittelwert</b>			<b>141,5</b>	<b>0,38</b>						
<b>Standardabweichung</b>			<b>74,366</b>	<b>0,52</b>						

Fortsetzung Tabelle 12:

Exp. Nr.	Nepenthes Art	Ameisenart	Zulauf [30 min]	Beute [30 min]	Beginn	Wetter	Grad Celsius	RH [%]	Kanne Nr.	Standort
1	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	121	0	14:30	nach sehr starken Regen	28,5	100	1	Baumstumpf
2	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	526	2	12:45	wechselnd bewölkt	32	74	1	Baumstumpf
3	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	125	0	09:15	dicht bewölkt	26	92	1	Baumstumpf
4	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	312	1	10:15	dicht bewölkt, trocken	32	80	1	Baumstumpf
5	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	525	3	12:30	bewölkt, trocken	31	82	1	Baumstumpf
6	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	213	1	13:45	nach Regen, fast abgetrocknet	30,5	100	1	Baumstumpf
7	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	194	0	16:00	nach Regen, fast abgetrocknet	31,5	82	1	Baumstumpf
8	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	142	1	16:00	nach Regen, fast abgetrocknet	31,5	82	2	Baumstumpf
9	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	153	1	09:00	dicht bewölkt, trocken	31,5	76	1	Baumstumpf
10	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	204	2	17:00	dicht bewölkt, trocken	32	90	2	Baumstumpf
11	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	308	1	13:40	wechselnd bewölkt, heiß, trocken	33	27,5	3	Baumstumpf
12	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	278	1	16:25	wechselnd bewölkt, heiß, trocken	30	17,5	3	Baumstumpf
13	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	51	0	14:45	sehr heiß, blauer Himmel mit mehreren Wolken, trocken	32,5	27,5	3	Baumstumpf
14	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	191	3	16:45	wechselnd wolkig, trocken	30,5	93	3	Baumstumpf
15	<i>mirabilis</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 1	51	0	14:00	sehr heiß, blauer Himmel mit mehreren Wolken, trocken	36	35	4	Baumstumpf
<b>Summe</b>			<b>3394</b>	<b>16</b>						
<b>%</b>			<b>100</b>	<b>0,47</b>						
<b>Mittelwert</b>			<b>226,27</b>	<b>1,07</b>						
<b>Standardabweichung</b>			<b>144,91</b>	<b>1,03</b>						

Fortsetzung Tabelle 12:

Exp. Nr.	<i>Nepenthes</i> Art	Ameisenart	Zulauf [30 min]	Beute [30 min]	Beginn	Wetter	Grad Celsius	RH [%]	Kanne Nr.	Standort
1	<i>bicalcarata</i>	<i>Polyrhachis (Myrma) sp.</i>	25	0	12:50	bewölkt, trocken	29,5	100	3	Sumpfwald
2	<i>bicalcarata</i>	<i>Polyrhachis (Myrma) sp.</i>	22	0	15:00	nach Regen, fast abgetrocknet	29,5	100	1	Sumpfwald
3	<i>bicalcarata</i>	<i>Polyrhachis (Myrma) sp.</i>	0	0	12:50	bewölkt, trocken	28,5	100	3	Sumpfwald
<b>Summe</b>			<b>47</b>	<b>0</b>						
<b>%</b>			<b>100</b>	<b>0</b>						
<b>Mittelwert</b>			<b><math>\frac{15,66}{7}</math></b>	<b>0</b>						
<b>Standardabweichung</b>			<b>13,65</b>	<b>0</b>						

Fortsetzung Tabelle 12:

Exp. Nr.	Nepenthes Art	Ameisenart	Zulauf [30 min]	Beute [30 min]	Beginn	Wetter	Grad Celsius	RH [%]	Kanne Nr.	Standort
1	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	25	0	14:30	Nach heftigem Regen	28,5	100	1	Sumpfwald
2	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	33	0	15:00	ca. 1 Stunde nach heftigem Regen	28,5	100	2	Sumpfwald
3	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	28	1	11:40	bewölkt, trocken	29,5	100	1	Sumpfwald
4	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	102	2	12:00	bewölkt, trocken	29,5	100	2	Sumpfwald
5	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	16	0	12:50	bewölkt, trocken	29,5	100	3	Sumpfwald
6	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	249	2	13:20	bewölkt, trocken	28	100	2	Sumpfwald
7	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	66	1	12:50	bewölkt, trocken	28,5	100	3	Sumpfwald
8	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	211	2	15:00	nach Regen, fast abgetrocknet	29,5	100	1	Sumpfwald
9	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	215	2	15:30	nach Regen, fast abgetrocknet	28,5	100	2	Sumpfwald
10	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	84	1	13:30	Sehr sonnig, einz. Wolken, den ganzen Tag trocken, Nacht zuvor heftige Regenfälle	29	80	5	Sumpfwald
11	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	25	0	14:15	Sehr sonnig, einz. Wolken, den ganzen Tag trocken, Nacht zuvor heftige Regenfälle	31	80	6	Sumpfwald
12	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	22	1	15:00	Sehr sonnig, einz. Wolken, den ganzen Tag trocken, Nacht zuvor heftige Regenfälle	31	80	7	Sumpfwald
13	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	42	1	11:00	Sehr sonnig, einz. Wolken, den ganzen Tag trocken, Nacht zuvor heftige Regenfälle	29	100	5	Sumpfwald
14	<i>bicalcarata</i>	<i>Crematogaster</i> sp. 2	45	2	13:50	Sonnig, einzelne Wolken, trocken	29		5	Sumpfwald
<b>Summe</b>			<u>1163</u>	<u>15</u>						
<b>%</b>			<u>100</u>	<u>1,29</u>						
<b>Mittelwert</b>			<u>83,071</u>	<u>1,07</u>						
<b>Standardabweichung</b>			<u>81,147</u>	<u>0,83</u>						

Fortsetzung Tabelle 12:

Exp. Nr.	Nepenthes Art	Ameisenart	Zulauf [30 min]	Beute [30 min]	Beginn	Wetter	Grad Celsius	RH [%]	Kanne Nr.	Standort
1	<i>bicalcarat</i> a	<i>Crematogaster</i> sp. 3	48	1	16:35	wechselnd wolzig	30, 5	72	1	Roadside
2	<i>bicalcarat</i> a	<i>Crematogaster</i> sp. 3	120	2	09:30	dicht bewölkt, trocken	31, 5	76	2	Roadside
3	<i>bicalcarat</i> a	<i>Crematogaster</i> sp. 3	153	1	10:00	dicht bewölkt, trocken	31, 5	76	1	Roadside
4	<i>bicalcarat</i> a	<i>Crematogaster</i> sp. 3	160	2	10:30	dicht bewölkt, trocken	31, 5	76	2	Roadside
5	<i>bicalcarat</i> a	<i>Crematogaster</i> sp. 3	43	0	11:15	wechselnd wolzig, trocken	29, 5		3	Roadside
6	<i>bicalcarat</i> a	<i>Crematogaster</i> sp. 3	55	0	12:03	wechselnd wolzig, trocken	30		4	Roadside
7	<i>bicalcarat</i> a	<i>Crematogaster</i> sp. 3	72	0	14:40	bewölkt, trocken, teilweise sonnig, mittags sehr heiß	31, 5	47	3	Roadside
8	<i>bicalcarat</i> a	<i>Crematogaster</i> sp. 3	94	0	11:05	stark bewölkt, nicht so heiß, Boden noch feucht, Vegetation komplett trocken	30, 5	80	4	Roadside
9	<i>bicalcarat</i> a	<i>Crematogaster</i> sp. 3	89	1	11:35	stark bewölkt, nicht so heiß, Boden noch feucht, Vegetation komplett trocken	31	80	3	Roadside
<b>Summe</b>			<b>834</b>	<b>7</b>						
<b>%</b>			<b>100</b>	<b>0,84</b>						
<b>Mittelwert</b>			<b>92,667</b>	<b>0,78</b>						
<b>Standard- abweichung</b>			<b>43,652</b>	<b>0,83</b>						



### 13.3.2 Koloniegründung von *C. schmitzi*

Tab. 13. Koloniegründung von *C. schmitzi*, detaillierte Beobachtungen zu Kapitel 4.2.2.5.2. Standort: *Shorea albid*a Sumpfwald Standortname: Sägewerk, *N. bicalcarata* (Pflanze des Tangelexperimentes Nr. 21). Das 3. Blatt besitzt eine sich gerade öffnende Luftkanne (Deckel ist noch nicht in der endgültigen Position, Zähne sind sehr weich), wo gerade eine Königin bohrt. Im gesamten Beobachtungszeitraum sammelt die Königin keinen Nektar von den stark sezernierenden Nektarien, um ihn aufzunehmen. Beobachtungszeitraum: 28.9.1998, 10:26 – 14:32 Uhr. Wetterdaten: trocken, bewölkt, Temperatur als angenehm beschrieben (leider keine präzise Temperaturangabe vorhanden).

#### Beobachtete Verhaltensweisen der Königin:

Zeit	Beobachtungen	Zustand des Domatiums
10:26:00	Die Königin sitzt unterhalb des begonnenen Loches bewegungslos und trillert mit den Fühlern. Alle Flügel sind bereits abgeworfen. An einem Nektarium des Domatiums hängt noch ein Flügel, da er am Nektar festgeklebt ist. Die kugeligen hohlen Nektarien an der Kannenwand und am Kannenstiel sezernieren sehr große Mengen an Nektar. Auf dem Kannenstiel oberhalb des Domatiums befinden sich ca. 10 Schildläuse.	Luftkanne jung, war gestern noch geschlossen, sie ist gerade am Öffnen. Das Loch ist am Außenrand unregelmäßig, noch flach, im Zentrum ist es bereits ca. 0,5 mm tief. Beißmehl ist auf dem ganzen Domatium verteilt.
10:30:00-10:33:00	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
10:34:00	Die Pflanze wurde versehentlich leicht erschüttert, Königin flieht sofort unters Peristom. Nach 10 Sekunden erscheint der Kopf der Königin kurz am Peristomrand, dann schaut Königin immer wieder mit dem Kopf heraus.	
10:35:00	Die Königin läuft über das Peristom und die Kannenwand direkt zum Domatium. Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel.	
10:35:30	Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel.	
10:36:00-10:45:00	Beobachtungspause (9 min)	
10:45:00	Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel. Die Königin läuft am Domatium entlang, dreht sich mehrfach um die eigene Achse, sitzt jetzt an der Unterseite des Domatiums.	
10:46:00	Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel. Das Loch ist im Zentrum ca. 1 Millimeter tief.	
10:46:30	Die Königin hat aufgehört zu bohren und läuft auf dem Domatium herum.	
10:47:00 – 10:49:00	Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel.	
10:49:00-11:00:00	Königin hat aufgehört zu bohren nach ca. 1 min intensivem Bohren, läuft auf dem Domatium herum	
10:50:00	Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel.	
10:50:00-11:00:00	Beobachtungspause (10 min)	
11:00:00 – 11:03:00	Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel.	Loch ist in der Mitte bereits sehr tief, jedoch nicht bis zum Hohlraum vorgedrungen.

Fortsetzung Tabelle 13

Zeit	Beobachtungen	Zustand des Domatiums
11:04:00 – 11:04:47	Ich gehe etwas näher zum Beobachten und störe die Königin. Sie tritt etwas vom Bohrloch zurück und trillert mit den Fühlern. Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	Rand unregelmäßig.
11:04:47	Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel.	
11:05:00– 11:14:00	Beobachtungspause (9 min)	
11:14:00	Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel. Sie steht oberhalb des Loches mit dem Kopf nach unten. Bislang wurde sie nur unterhalb des Loches mit dem Kopf nach oben gesehen. Sehr großes Stück Pflanzengewebe wurde gerade herausgeholt. Königin läuft damit ca. 1 cm vom Loch weg, dreht sich einmal im Kreis und wirft das Stück weg. Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel.	Das Loch geht mittlerweile bis zum Hohlraum durch, hat einen Durchmesser von ca. 2 Millimeter. Mittlerweile verschwindet der halbe Kopf im Bohrloch.
11:15:50	Ohne ersichtliche Störung ist die Königin die Kanne hochgelaufen und unter dem Peristom verschwunden.	
11:16:00	Antennen der Königin erscheinen kurz am Peristomrand, Königin schaut immer wieder mit dem Kopf heraus.	
11:16:29	Die Königin läuft übers Peristom, Kannenwand direkt zum Domatium. Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel. Königin steht dabei wieder mit dem Kopf nach unten oberhalb des Bohrloches.	
11:17:05	Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel. Die Königin steht in waagerechter Position.	
11:18:00 – 11:25:00	Beobachtungspause (7 min)	
11:25:34	Die Königin bohrt, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel. Die Königin sitzt schräg oberhalb des Loches, erweitert das Loch seitlich, Loch hat bereits sehr großen Radius. Die Königin sitzt horizontal, mit dem Abdomen von der Kanne weggewandt. Sie hört auf, holt großen Stücke Pflanzengewebe zwischen den Mandibeln heraus, dreht sich um, wirft ihn nach unten. Die Königin bohrt. Der Kopf ist beim Bohren fast vollständig im Loch verschwunden.	
11:28:20	Die Königin bohrt seitlich, d.h. sie beißt mit ihren Mandibeln Gewebestücke aus dem Kannenstiel. Sie hat einen großen Brocken zwischen den Mandibeln, legt ihn neben das Loch und dreht sich um. Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine und Kopf.	
11:29:45	Die Königin bohrt waagerecht mit dem Abdomen von der Kanne weggewandt.	
11:31:20	Die Königin bohrt (der gesamte Kopf der Queen ist im Loch).	
11:32:16	Die Königin bohrt seitlich unterer Rand. Sie beißt ein Stück heraus, geht einen Zentimeter zurück und wirft es herunter.	

Fortsetzung Tabelle 13

Zeit	Beobachtungen	Zustand des Domatiums
11:33:36	Die Königin bohrt. Die Königin geht einen halben Zentimeter nach unten, gleich wieder hoch. Die Königin bohrt. Die Königin läuft nach unten Richtung Boden der Kanne und kommt sofort wieder nach oben.	
11:34:16	Die Königin bohrt seitlich	
11:35:40	Beobachtungspause 11 Min.	
11:46:27 – 11:50:06	Die Königin bohrt kontinuierlich, der Kopf ist vollständig im Domatium.	
11:50:06	Die Königin beißt ein Gewebestück heraus, geht einen Zentimeter zurück und wirft es herunter. Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
11:50:20	Die Königin bohrt.	
11:52:17	Loch hat fast die geeignete Größe, um die Königin aufzunehmen. Die Königin bohrt seitlich. Königin dreht sich jetzt beim Bohren im Kreis herum.	
11:54:52	Die Königin bohrt (seitlich wird der Eingang vergrößert). Jetzt steht sie mit dem Kopf nach unten und lehnt sich mit dem Körper gegen die Kanne. So stemmt sie sich mit mehr Kraft in das Loch. Ein sehr großes Stück Pflanzengewebe wird mit den Mandibeln herausgeholt. Die Königin läuft damit ca. ein Zentimeter vom Loch weg, dreht sich einmal im Kreis und wirft das Stück weg.	Der ganze Kopf ist im Domatium verschwunden.
11:56:52	Ein sehr großes Stück Pflanzengewebe wird mit den Mandibeln herausgeholt. Die Königin läuft damit ca. ein Zentimeter vom Loch weg, dreht sich einmal im Kreis und wirft das Stück weg. Die Königin bohrt waagrecht mit dem Abdomen weg von der Kanne, dreht sich langsam beim Bohren nach oben.	
11:57:24	Ein sehr großes Stück Pflanzengewebe wird mit den Mandibeln herausgeholt. Die Königin läuft damit ca. ein Zentimeter vom Loch weg, dreht sich einmal im Kreis und wirft das Stück weg. Die Königin bohrt.	
11:57:58	Erschütterung der Pflanze durch die Beobachterin: Königin flüchtet sofort unters Peristom.	Loch ist fast ausreichend groß für die Königin, ist leicht unsymmetrisch (ist nach oben etwas größer)
11:58:37	Königin trillert mit den Fühlern am Peristom.	
11:59:03	Königin geht auf das Peristom.	
11:59:15	Königin läuft auf dem Peristom herum.	
11:59:25	Königin läuft auf die Kannenwand, auf das Domatium. Die Königin bohrt.	
12:00:23	Königin dreht sich einmal herum. Die Königin bohrt.	
12:00:30	Die Königin beißt seitlich das Eingangsloch weiter auf.	
12:01:30	Die Königin beißt im vorderen Bereich seitlich weiter auf.	
12:01:55	Die Königin beißt seitlich das Eingangsloch weiter auf.	
12:02:01	Die Königin ist mit dem ganzen Kopf im Domatium verschwunden.	
12:02:20	Die Königin beißt im vorderen Bereich unten etwas auf.	
12:04:15	Die Königin bohrt.	
12:04:27	Ein Gewebebrocken wird herausgeworfen.	

Fortsetzung Tabelle 13

Zeit	Beobachtungen	Zustand des Domatiums
12:04:33	Die Königin bohrt.	
12:07:00	Die Königin bohrt.	
12:07:28	Ein Gewebebrocken wird heruntergeworfen (das ist immer nur eine ganz kurz Unterbrechung des Bohrvorgangs). Die Königin bohrt.	
12:10:00-12:10:04	Ein Gewebebrocken wird heruntergeworfen.	
12:12:33	Kopf ist angewinkelt, die Königin beißt an der unteren Kante am Eingangsloch.	
12:13:00	Die Königin läuft kurz nach oben. Die Königin bohrt von oben weiter. Die Königin ist mit dem ganzen Kopf, Hals und Beginn des Thorax im Domatium verschwunden.	
12:13:40	Die Königin kommt aus dem Loch heraus. Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen. Die Königin oberhalb des Eingangsloches.	
12:14:02	Die Königin bohrt.	
12:14:40-12:14:44-	Pflanzenmaterial wird herausgetragen.	
12:15:37	Die Königin bohrt.	
12:16:50	Ein sehr großes Stück Pflanzengewebe wird mit den Mandibeln herausgehobelt. Die Königin läuft damit ca. einen Zentimeter vom Loch weg, dreht sich einmal im Kreis und wirft das Stück weg.	
12:17:05	Die Königin läuft ohne sichtbare Störung unters Peristom, trillert dort mit den Fühlern.	
12:17:26	Die Königin dreht sich um. Die Königin bohrt.	
12:18:20	Ein sehr großes Stück Pflanzengewebe wird mit den Mandibeln herausgehobelt. Die Königin läuft damit ca. ein Zentimeter vom Loch weg, dreht sich einmal im Kreis und wirft das Stück weg.	
	Die Königin hat in der ganzen Zeit keinen Nektar von den stark sezernierenden Nektarien aufgenommen.	
12:19:48	Unterbrechen des Bohrens. Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
12:20:02	Die Königin bohrt.	
12:21:10	Die Königin hat sich umgedreht und sitzt jetzt bewegungslos und ruhig unterm Domatium (mit dem Gaster direkt am Loch des Domatiums). Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
12:21:58-12:22:30	Die Königin bohrt.	
12:24:06	Die Königin bohrt.	
12:24:27-12:24:47	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
12:24:28	Die Königin bohrt.	
12:25:50	Ein sehr großes Stück Pflanzengewebe wird mit den Mandibeln herausgehobelt. Die Königin läuft damit ca. ein Zentimeter vom Loch weg, dreht sich einmal im Kreis und wirft das Stück weg.	
12:25:52	Die Königin bohrt.	
12:26:42	Unterbrechung des Bohrens: 1x herumgedreht, 2 Sekunden später: Die Königin bohrt. Derzeit verschwindet der Kopf sowie der halbe Gaster im Loch.	
12:28:20	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen. Die Königin bohrt.	

Fortsetzung Tabelle 13

Zeit	Beobachtungen	Zustand des Domatiums
12:28:50	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen. Die Königin bohrt.	Das vordere Extremitätenpaar ist nun schon beim Bohrvorgang im Loch, die hinteren 4 sind noch draußen.
12:30:30	Die Königin scheint Mühe zu haben, sich beim Bohren festzuhalten. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt. Die Königin hält sich fest, lässt immer wieder einzelne Extremitäten los, setzt wieder neu an. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
12:32:25		Thorax der Königin ist bereits zur Hälfte mit im Loch beim Bohren
12:32:54	Ein großes Stock Markgewebe aus dem Domatium wird herausgetragen. Die Königin klettert aus dem Loch heraus, dreht sich um, legt das Gewebe ab und läuft sofort wieder in das Loch hinein (gesamter Vorgang dauerte 2 Sekunden).	
12:33	Die Königin bohrt.	
12:35:18	Die Königin bohrt.	
12:35:25-12:35:38	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
12:??	Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
12:36:53	Die Königin verlässt das Loch.	
12:36:55	Die Königin geht zurück in das Loch Der Gaster bewegt sich hin und her.	Der Gaster ist nun fast vollständig im Loch verschwunden, man sieht noch die beiden Beinpaare.
12:38:03	Ein großes Stock Markgewebe aus dem Domatium wird herausgetragen. Die Königin klettert aus dem Loch heraus, dreht sich um, legt das Gewebe ab und läuft sofort wieder in das Loch hinein (gesamter Vorgang dauerte 3 Sekunden).	
12:38:06	Die Königin bohrt.	
12:38:06	Die Königin sitzt am Eingangsloch außen und beißt Gewebeteile vom Eingangsbereich weg.	
12:	Die Königin bohrt. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt. Die Königin steht rückwärts mit dem Kopf nach unten.	
12:40:30	Ein großes Stock Markgewebe aus dem Domatium wird herausgetragen.	
12:40:43	Die Königin bohrt. Der Gaster der Königin macht sehr starke Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	Beim Bohren sind nun nur noch die beiden hinteren Extremitäten außerhalb zu sehen.
12:41:45	Die Königin kommt aus dem Loch heraus und geht mit dem Gaster voran in das Loch. Die vorderen Extremitäten sind außerhalb des Loches.	
12:42:04-12:42:30	Die Königin sitzt ruhig mit dieser Haltung im Eingangsloch und putzt sich.	

Fortsetzung Tabelle 13

Zeit	Beobachtungen	Zustand des Domatiums
12:42:30	Die Königin geht aus dem Loch heraus, dreht sich um und geht mit dem Kopf voraus wieder in die Öffnung hinein.	
12:43:17	Die Königin bohrt. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt. Die Königin kommt kurz nach draußen.	
12:43:24	Die Königin bohrt. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	Der Thorax ist komplett in der Öffnung. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der pumpende Gaster sind zu sehen.
12:43:48	Die Königin geht aus dem Loch heraus, dreht sich um und geht mit dem Kopf voraus wieder in die Öffnung hinein.	
12:44:40	Die Königin geht aus dem Loch heraus, legt Markgewebe aus dem Domatium außerhalb ab und geht wieder vorwärts in das Loch hinein.	
12:45:03	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
12:45:13	Die Königin geht mit dem Kopf voraus wieder in die Öffnung hinein.	
12:45:50	Die Königin geht aus dem Loch heraus, legt das Markgewebe aus dem Domatium außerhalb ab und geht wieder vorwärts in das Loch hinein, Gaster macht Pumpbewegungen.	
12:46:03	Die Königin bohrt. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen.	
12:46:55-12:46:58	Die Königin geht aus dem Loch heraus, legt Markgewebe aus dem Domatium außerhalb ab und geht wieder vorwärts in das Loch hinein Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen.	
12: 46:59-12:47:19	Die Königin bohrt. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen. Die Königin dreht sich halb um die eigene Achse.	
12:47:20	Die Königin geht aus dem Loch heraus und geht wieder vorwärts in das Loch hinein	
12:47:38	Die Königin geht aus dem Loch heraus. Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
12: 48:07	Die Königin stützt sich von der Kantenwand mit den Hinterbeinen ab und hebelt so Richtung Eingang Domatium. Sie scheint zu versuchen, in das Domatium hereinzukommen, anscheinend passt es aber noch nicht.	
12: 48:26	Die Königin kommt aus dem Domatium wieder heraus, dreht sich einmal im Kreis an der Kantenwand und läuft wieder in das Domatium hinein.	
12: 48:45	Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
12: 48:50	Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
12: 49:04-12:49:06	Die Königin kommt aus dem Domatium wieder heraus, sie stößt sich wieder mit den Hinterbeinen von der Kantenwand ab, geht wieder ins Domatium hinein. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der pumpende Gaster sind zu sehen.	
12:50	Die Königin geht aus dem Loch heraus, dreht sich um, legt Markgewebe aus dem Domatium außerhalb ab	

Fortsetzung Tabelle 13

<b>Zeit</b>	<b>Beobachtungen</b>	<b>Zustand des Domatiums</b>
12:50:30	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
12:50:44	Die Königin dreht sich auf dem Domatium einmal um, geht wieder ins Domatium hinein.	
12:50:55	Die Königin geht wieder ins Domatium hinein. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der pumpende Gaster sind zu sehen.	
12:52:08	Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
12:52:52	Die Königin geht aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, geht wieder ins Domatium hinein.	
12:52:52	Die Königin bohrt. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
12:52:55	Die Königin geht aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, geht wieder ins Domatium hinein. Die letzten zwei Extremitätenpaare sind zu sehen.	
12:54:00	Die Königin stemmt sich gegen die Kanne wand, kommt nun z.T. mit dem Thorax wieder heraus.	
12:54:08-12:54:30	Die Königin sitzt auf der Kanne wand direkt beim Eingangsloch. Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
12:54:31-12:55:18	Die Königin geht wieder ins Domatium hinein. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der Gaster sind zu sehen. Der Gaster pumpt nicht.	
12:55:19	Die Königin ist wieder draußen, sitzt auf der Kanne wand direkt beim Eingangsloch. Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen. Sie hat sich nicht im Kreis gedreht.	
12:55:46	Die Königin geht wieder ins Domatium hinein.	
12:57:04	Sie hält sich wieder mit den hinteren Extremitäten an der Kanne fest und hebt ein Stück Pflanzengewebe heraus.	
12:57:15	Die Königin sitzt auf der Kanne.	
12:57:20-12:57:30	Die Königin geht wieder ins Domatium hinein. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der Gaster sind zu sehen. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
12:58:30	Die Königin bohrt. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der Gaster sind zu sehen.	
12:58:47-12:58:49	Die Königin geht aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:01	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, wirft Markgewebe aus dem Domatium herunter, geht wieder ins Domatium hinein. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der Gaster sind zu sehen.	
13:01:56-13:02:40	Die Königin sitzt nun unterhalb des Eingangsloches. Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
13:02:41	Die Königin bohrt.	
13:02:52	Die Königin kommt aus dem Loch heraus.	
13:03:06	Die Königin bohrt.	

Fortsetzung Tabelle 13

Zeit	Beobachtungen	Zustand des Domatiums
13:04:46-13:04:48	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der Gaster sind zu sehen.	
13:05:47	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, wirft Markgewebe aus dem Domatium herunter, geht wieder ins Domatium hinein. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der Gaster sind zu sehen.	
13:05:58-13:06:49	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, wirft Markgewebe aus dem Domatium herunter und geht wieder ins Domatium hinein.	
13:007:02	Die Königin kommt aus dem Loch heraus und sitzt auf der Kannenwand.	
13:07:14	Die Königin geht auf das Eingangsloch des Domatiums Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
13:07:46	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
13:08:07	Die Königin läuft auf die Kanne, trommelt mit dem Abdomen, verschwindet unter dem Peristom.	
13:08:12	Die Königin kommt unter dem Peristom hervor, läuft zum Domatium	
13:08:26	Die Königin läuft auf dem Tendril auf und ab und läuft dann wieder in das Eingangsloch hinein.	
13:08:35	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, sitzt direkt am Eingangsloch und putzt sich.	
13:08:59	Die Königin verschwindet wieder im Eingangsloch, stützt sich mit den Hinterbeinen an der Kannenwand ab.	
13:09:27	Gaster ist zum Großteil außerhalb des Eingangsloches. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
13:09:45	Unbeabsichtigte Erschütterung durch die Beobachterin (M. Merbach), Die Königin lässt sich dadurch nicht stören.	
13:09:58	Der Gaster der Königin macht sehr starke Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
13:10:19	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:11:46	Die Königin kommt aus dem Eingangsloch heraus, sitzt jetzt direkt am Eingangsloch, dreht sich herum. Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
13:12:34	Die Königin geht wieder ins Domatium. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
13:13:26-13:13:31	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:14:28-13:14:30	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, wirft Markgewebe aus dem Domatium herunter und geht wieder ins Domatium hinein. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der Gaster sind zu sehen.	
13:15:13-13:15:19	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:16:13-13:16:22	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:16:40-13:16:42	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	



Fortsetzung Tabelle 13

Zeit	Beobachtungen	Zustand des Domatiums
13:17:12-13:17:22	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium zweimal um die eigene Achse, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:18:56	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich um und geht wieder ins Domatium hinein.	
13:19:55-13:20:06	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, wirft Markgewebe aus dem Domatium herunter und geht wieder ins Domatium hinein.	
13:20:28-13:20:35	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, wirft Markgewebe aus dem Domatium herunter und geht wieder ins Domatium hinein.	
13:21:18-13:21:25	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, wirft Markgewebe aus dem Domatium herunter und geht wieder ins Domatium hinein.	
13:22:55	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich um und geht wieder ins Domatium hinein.	
13:23:54	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, wirft Markgewebe aus dem Domatium herunter, geht nicht wieder hinein. Sie sitzt nun über dem Eingangsloch. Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen. Die Königin geht dann wieder ins Domatium hinein.	
13:24	Unbeabsichtigte Erschütterung durch die Beobachterin (M. Merbach).	
13:25:53	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der Gaster sind zu sehen.	
13:27:14-13:27:50	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, putzt sich und geht dann mit dem Kopf wieder ins Domatium. Sie ist nur mit dem Kopf im Domatium und zieht etwas heraus.	
13:28:20	Die Königin geht wieder bis zum Gaster in das Domatium herein.	
13:31:10	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, sitzt direkt am Eingang.	
13:31:57-13:32:05	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
13:32:06-13:32:11	Die Königin dreht sich einmal um die eigene Achse und geht zurück ins Domatium. Nur noch die beiden hinteren Extremitäten sowie der Gaster sind zu sehen.	
13:33:06	Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
13:33:33-13:33:33	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:33:40	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:33:41	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:35:28	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:35:34	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:35:38	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:35:51-13:36:18	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, sitzt am Eingang außen und putzt sich.	

Fortsetzung Tabelle 13

Zeit	Beobachtungen	Zustand des Domatiums
13:36:19-13:37:10	Die Königin geht zurück ins Domatium.	
13:37:11-13:37:21	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich um und geht wieder ins Domatium hinein.	
13:37:22-13:38:10	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, wirft Markgewebe aus dem Domatium herunter und geht wieder ins Domatium hinein.	
13:38:36-13:38:44	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um und sitzt dann am Eingang.	
13:38:50-13:39:09	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
13:39:10	Die Königin geht wieder ins Domatium.	
13:40:08-13:40:10	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich um und geht wieder ins Domatium hinein.	
13:40:57	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:41:03	Nur noch der Gaster ist zu sehen.	
13:41:07	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
13:41:11	Nur noch der Gaster ist zu sehen. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
13:42:46	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, sitzt dann direkt auf dem Eingangsloch.	
13:42:59-13:43:31	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen. Die Königin läuft dann zur Kantenwand.	
13:43:38	Die Königin geht wieder ins Domatium hinein. Der Gaster ist nur noch zur Hälfte zu sehen. Auch die beiden Extremitätenpaare sind nur noch teilweise zu sehen. Sie stützt sich jedoch mit beiden noch draußen ab.	
13:44:19-13:44:20	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, wirft Markgewebe aus dem Domatium herunter und geht wieder ins Domatium hinein.	
13:45:30-13:45:45	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich um und geht wieder ins Domatium hinein.	
13:46:12	Die Königin ist im Domatium.	
13:46:13-13:46:34	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein. Der Gaster der Königin macht Pumpbewegungen, während das Tier sonst regungslos verharrt.	
13:46:55	Die Königin kommt mit dem Gaster und Thorax wieder heraus, ihr Kopf bleibt im Domatium.	
13:47:01	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein. Der Gaster ist nur noch zur Hälfte zu sehen.	
13:48:26-13:48:31	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich um und geht wieder ins Domatium hinein. Die Drehung war diesmal nicht ganz 360 Grad.	
13:49:09	Der Gaster ist nur noch zur Hälfte zu sehen.	
13:52:22-13:52:50	Die Königin kommt heraus, dreht sich einmal, läuft zur Kantenwand, hat Pflanzenmaterial herausgeworfen, sitzt jetzt an der Kantenwand knapp am Eingangsloch.	
13:53:17	Die Königin läuft wieder zum Domatium und ins Eingangsloch. Der Gaster ist nur noch zu einem kleinen Teil zu sehen.	
13:55:23	Die Königin kommt aus dem Loch heraus, dreht sich auf dem Domatium einmal um, wirft Markgewebe aus dem Domatium herunter und geht wieder ins Domatium hinein.	

Fortsetzung Tabelle 13

Zeit	Beobachtungen	Zustand des Domatiums
13:55:36	Die Königin kommt heraus, sitzt vor dem Eingang, läuft über den Eingang herüber und dann wieder hinein. Der Gaster ist noch zur Hälfte zu sehen. Außerdem sieht man nur den hintersten Abschnitt des hinteren Extremitätenpaares.	
13:56:27	Die Königin kommt langsam wieder aus dem Eingangsloch.	
13:56:40	Der halbe Thorax ist zu sehen. Die Königin stützt sich an der Kannenwand ab mit den beiden hinteren Extremitätenpaaren	
13:57:03	Die Königin ist nun außerhalb des Eingangsloches an der Kannenwand, hat ein großes Gewebestück zwischen den Mandibeln, welches sie an der Kannenwand abgelegt.	
13:57:13- 13:57:13	Die Königin putzt sich Mandibeln, Vorderbeine, Kopf und Antennen.	
13:57:13	Es fängt an zu regnen (bisher nur einzelne Tropfen), ein stärkerer Wind kommt auf. Die Königin putzt sich.	
13:58:12	Das Putzen ist zu Ende. Die Königin läuft auf das Domatium und ins Eingangsloch. Wieder ist nur der halbe Gaster und die beiden hinteren Extremitäten zu sehen.	
13:58:55	Nur noch die hintere Spitze des Gasters ist zu sehen.	
13:59:23	Der Gaster ist jetzt in Ruhe, er pumpt nicht mehr.	
13:59:33	Der Gaster ist nun ganz im Domatium verschwunden.	
13:59:40	Die Königin geht aus dem Loch heraus, geht wieder ins Domatium hinein.	
	Die Königin hat sich wohl im Domatium gedreht, da sie mit ihrem Kopf voraus ein Stück Pflanzenmaterial herausgeworfen hat.	
13:59:57	Man kann nun den Gaster der Königin am Eingang sehen. Das hintere Extremitätenpaar sieht man direkt am Eingang.	
14:00:24	Das Tier ist vollständig im Domatium.	
14:00:35	Der Gaster schaut ein kleines Stück heraus.	
14:01:03	Die Königin geht immer wieder ein Stück vor und ein Stück zurück, so dass der Gaster immer wieder ein Stück aus dem Domatium herauschaut und wieder im Eingang verschwindet.	
14:01:16	Die Königin hat sich gedreht und der Gaster ist verschwunden. Ein Stück Pflanzenmaterial wurde herausgeworfen.	
14:01:35	Eine Extremität ist am Eingang zu sehen.	
14:02:16	Die Königin ist vollständig im Domatium verschwunden und kommt innerhalb der nächsten 30 Minuten nicht mehr heraus.	
14:32:16	Ende der Beobachtung.	

### 13.3.3 Besiedlungsstruktur von *C. schmitzi* Kolonien auf *N. bicalcarata*: Anzahl der Tiere pro Peristom und Domatium in den Kannen (als Teilkolonien)

Tab. 14. Besiedlungsstruktur von *C. schmitzi* Kolonien auf *N. bicalcarata*. Teilkolonie, gesammelt April 1997, 2 Kannen aus einer Kolonie, die am stärksten besiedelt waren, wurden untersucht.

Peristom (P) / Domatium (D)	Probe Nr.	Geflügelte Männchen	Geflügelte Weibchen	Königin	Arbeiterinnen	Arbeiterinnen (nicht ausgefärbt)	Soldatinnen	Soldatinnen (nicht ausgefärbt)	Eier & Larve < 1 mm	Larve > 1 mm	Puppe Arbeiterin	Puppe Soldatin	Puppe Jungkönigin	Puppe Männchen
D+P	81	-	-	-	33	1	4	-	-	4	1	-	-	-
D+P	82	-	-	-	2	-	25	-	-	15	4	-	-	-
<b>Summe gesamte Kolonie:</b>		<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>35</b>	<b>1</b>	<b>29</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>19</b>	<b>5</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>

Der Anteil adulter Tiere dieser Teilkolonie besteht aus 35 Arbeiterinnen und 29 Soldatinnen. Die Brut enthält keine Eier und Larven kleiner 1 mm, 19 Larven größer 1 mm sowie 5 Puppen von Arbeiterinnen. Die Königin befand sich wahrscheinlich in einer anderen nicht abgesammelten Kanne.

Tab. 15. Besiedlungsstruktur von *C. schmitzi* Kolonien auf *N. bicalcarata*. Kolonie ohne Königin mit großer Zahl männlicher Geschlechtsiere, Sammlung vom April 2000.

Peristom (P) / Domatium (D)	Probe Nr.	Geflügelte Männchen	Geflügelte Weibchen	Königin	Arbeiterinnen	Arbeiterinnen (nicht ausgefärbt)	Soldatinnen	Soldatinnen (nicht ausgefärbt)	Eier & Larve < 1mm	Larve > 1mm	Puppe Arbeiterin	Puppe Soldatin	Puppe Jungkönigin	Puppe Männchen
D LK	6 (2000)	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P LK	6 (2000)	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D LK <sup>i</sup>	7 (2000)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P LK	7 (2000)	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D LK <sup>ii</sup>	8 (2000)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P LK	8 (2000)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D LK	9 (2000)	-	-	-	3	-	2	-	1	1	1	1	1	1
P LK	9 (2000)	-	-	-	26	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D LK	9B (2000)	1	-	-	6	-	1	-	2	5	1	1	1	1
P LK	9B(2000)	-	-	-	7	-	1	-	-	-	-	-	-	-
D LK <sup>iii</sup>	10 (2000)	-	-	-	4	-	2	-	-	1	-	-	-	2
P LK	10 (2000)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D LK <sup>iv</sup>	11 (2000)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P LK	11 (2000)	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D LK	12 (2000)	1	-	-	1	-	2	-	-	2	1	-	-	-
P LK	12 (2000)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D LK	13 (2000)	-	-	-	2	-	1	-	2	9	1	-	-	-
P LK	13 (2000)	-	-	-	4	-	2	-	-	-	-	-	-	-
D LK	14 (2000)	-	-	-	5	-	-	-	-	4	-	-	-	1
P LK	14 (2000)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D LK <sup>v</sup>	15 (2000)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P LK	15 (2000)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D LK	16 (2000)	-	-	-	3	-	-	-	8	5	2	-	-	2

i Loch fertiggestellt, Mark ausgehöhlt aber Domatium ohne Ameisen und Brut.

ii Kanne war von ca. 14 Tagen mit 40 Tausendfüßlern bestückt worden, um Verfäulung hervorzurufen. Schmitzi umgezogen?

iii Kanne war von ca. 14 Tagen mit 40 Tausendfüßlern bestückt worden, um Verfäulung hervorzurufen.

iv Das Domatium war an 3 Stellen angebohrt, die Bohrlöcher gingen aber nicht bis zum Inneren. Kanne ist nicht besiedelt worden

v Das Domatium war an 2 Stellen angebohrt, die Bohrlöcher gingen aber nicht bis zum Inneren. Kanne ist nicht besiedelt worden.

<b>P LK</b>	<b>16 (2000)</b>	-	-	-	5	-	16	-	-	-	-	-	-	-
<b>D LK<sup>vi</sup></b>	<b>17 (2000)</b>	-	-	-	2	-	-	-	-	5	-	-	-	1
<b>P LK</b>	<b>17 (2000)</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>D LK</b>	<b>18 (2000)</b>	-	-	-	3	-	1	-	4	5	1	-	-	2
<b>P LK</b>	<b>18 (2000)</b>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>D LK</b>	<b>19 (2000)</b>	-	-	-	3	-	1	-	-	-	-	-	-	1
<b>P LK</b>	<b>19 (2000)</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>D LK</b>	<b>20 (2000)</b>	-	-	-	2	-	-	-	4	8	4	1	-	-
<b>P LK</b>	<b>20 (2000)</b>	-	-	-	3	-	1	-	-	-	-	-	-	-
<b>D LK</b>	<b>21 (2000)</b>	-	-	-	2	-	1	-	-	7	3	-	-	1
<b>P LK</b>	<b>21 (2000)</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>D LK</b>	<b>22 (2000)</b>	-	-	-	4	-	1	-	1	5	1	-	-	1
<b>P LK</b>	<b>22 (2000)</b>	-	-	-	14	-	17	-	-	-	-	-	-	-
<b>D LK</b>	<b>23 (2000)</b>	-	-	-	4	-	2	-	6	2	6	-	-	-
<b>P LK</b>	<b>23 (2000)</b>	-	-	-	4	-	4	-	-	-	-	-	-	-
<b>D LK</b>	<b>24 (2000)</b>	-	-	-	2	-	-	-	5	1	2	2	2	2
<b>P LK</b>	<b>24 (2000)</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>D LK</b>	<b>24B (2000)</b>	-	-	-	3	-	-	-	2	8	5	-	-	1
<b>P LK</b>	<b>24B (2000)</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Summe gesamte Kolonie:</b>		<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>129</b>	<b>0</b>	<b>55</b>	<b>0</b>	<b>35</b>	<b>68</b>	<b>28</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>16</b>

Der Anteil adulter Tiere dieser Kolonie besteht aus 129 Arbeiterinnen und 55 Soldatinnen sowie 2 männlichen fertig ausgebildeten geflügelten Geschlechtstieren. Die Brut besteht aus 35 Eiern und Larven kleiner 1mm, 68 Larven größer 1 mm und 53 Puppen, wobei 28 Puppen von Arbeiterinnen, 5 von Soldatinnen, 4 von geflügelten weiblichen Geschlechtstieren und 16 von geflügelten männlichen Geschlechtstieren stammen. Die Königin wurde nicht gefunden. Die hohe Anzahl männlicher Nachkommen weist darauf hin, dass die Königin gestorben ist und bereits seit einiger Zeit die unbefruchteten Eier von Arbeiterinnen sich entwickeln können, die mit haploidem Chromosomensatz sich zu männlichen Geschlechtstieren entwickeln.

<sup>vi</sup> Probe war ausgetrocknet, wurde wieder in 70% Ethanol eingelegt.

Tab. 16. Besiedlungsstruktur von *C. schmitzi* Kolonien auf *N. bicalcarata*. Kolonie, die im Labor für Versuche zum Eintrageverhalten genutzt wurde, (gesammelt im Dezember 1997).

Peristom (P) / Domatium (D)	Probe Nr.	Geflügelte Männchen	Geflügelte Weibchen	Königin	Arbeiterinnen	Arbeiterinnen (nicht ausgefärbt)	Soldatinnen	Soldatinnen (nicht ausgefärbt)	Eier & Larve < 1mm	Larve > 1mm	Puppe Arbeiterin	Puppe Soldatin	Puppe Jungkönigin	Puppe Männchen
P Bodenkanne Nr. 4,	87	-	-	-	54		6	-	-	-	-	-	-	-
D Bodenkanne Nr. 4,	88	-	-	-	27	3	6	-	3	22	13	-	-	-
P Bodenkanne Nr. 7	89A	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D Bodenkanne Nr. 7	89B	-	-	-	9	3	5	-	3	6	3	-	-	-
P Bodenkanne Nr. 8,	90 A	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D Bodenkanne Nr. 8,	90 B	-	-	-	1	-	3	-	-	-	-	-	-	-
P Bodenkanne Nr. 9,	91	-	-	-	33	-	2	-	-	-	-	-	-	-
D Bodenkanne Nr. 9,	92	-	-	-	9	2	8	-	7	3	6			
<b>Summe gesamte Kolonie:</b>		<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>145</b>	<b>8</b>	<b>30</b>	<b>0</b>	<b>13</b>	<b>31</b>	<b>22</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>

Der Anteil adulter Tiere dieser Kolonie besteht aus 145 Arbeiterinnen, 30 Soldatinnen und keinerlei Geschlechtstieren. Die Brut besteht aus 13 Eiern und Larven kleiner 1mm, 31 Larven größer 1 mm, 22 Puppen von Arbeiterinnen sowie 8 zwar fertig entwickelter aber noch nicht ausgefärbter Arbeiterinnen. Eine Königin wurde nicht gefunden.

Tab. 17. Besiedlungsstruktur von *C. schmitzi* Kolonien auf *N. bicalcarata*. Kolonie Nr. 1 1997 (gesammelt am 9.12.1997).

Peristom (P) / Domatium (D)	Probe Nr.	Geflügelte Männchen	Geflügelte Weibchen	Königin	Arbeiterinnen	Arbeiterinnen (nicht ausgefärbt)	Soldatinnen	Soldatinnen (nicht ausgefärbt)	Eier & Larve < 1mm	Larve > 1mm	Puppe Arbeiterin	Puppe Soldatin	Puppe Jungkönigin	Puppe Männchen
P zu Probe 94	94 A	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D zu Probe 94	94 B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P zu Probe 95	95 A	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D zu Probe 95	95 B	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
P zu Probe 96	96 A	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D zu Probe 96	96 B	-	-	-	2	-	1	-	15	6	1	-	-	-
P zu Probe 97	97 A	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D zu Probe 97	97 B	-	-	-	-	1	1	-	-	6	5	-	-	-
P zu Probe 98	98 A	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D zu Probe 98	98 B	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P zu Probe 99	99 A	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D zu Probe 99	99 B	-	-	1	3	-	1	-	34	4	2	-	-	-
<b>Summe gesamte Kolonie:</b>		<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>41</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>0</b>	<b>49</b>	<b>16</b>	<b>8</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>

Der Anteil adulter Tiere diese Kolonie besteht aus einer Königin, 41 Arbeiterinnen und 4 Soldatinnen sowie keinerlei Geschlechtstieren. Die Brut besteht aus 49 Eiern und Larven kleiner 1mm, 16 Larven größer 1 mm und 8 Puppen von Arbeiterinnen sowie einer zwar fertig entwickelten aber noch nicht ausgefärbten Arbeiterin.



Tab. 18. Besiedlungsstruktur von *C. schmitzi* Kolonien auf *N. bicalcarata*. Kolonie Nr. 2 1997 (gesammelt am 9.12.1997).

Peristom (P) / Domatium (D)	Probe Nr.	Geflügelte Männchen	Geflügelte Weibchen	Königin	Arbeiterinnen	Arbeiterinnen (nicht ausgefärbt)	Soldatinnen	Soldatinnen (nicht ausgefärbt)	Eier & Larve < 1mm	Larve > 1mm	Puppe Arbeiterin	Puppe Soldatin	Puppe Jungkönigin	Puppe Männchen
P	100	-	-	-	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D	101	-	-	-	4	1	7	-	22	7	9	-	-	-
P	102	-	-	-	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D	103	-	-	-	12	2	3	-	2	9	12	-	-	-
P	104	-	-	-	12	-	1	-	-	-	-	-	-	-
D	105	-	-	-	13	-	2	-	14	16	11	-	-	-
P	106	-	-	-	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D	107	-	-	-	6	2	2	-	1	15	4	-	-	-
P	108	-	-	-	26	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D	109	-	-	-	16	1	1	-	4	11	19	-	-	-
P	110	-	-	-	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D	111	-	-	-	8	-	1	-	7	9	16	-	-	-
P	112	-	-	-	30	-	2	-	-	-	-	-	-	-
D	113	1	1	1	11	-	2	-	47		1	-	-	-
P	114	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
D	115	-	-	-	6	-	1	-	4	9	9	-	-	-
<b>Summe gesamte Kolonie:</b>		<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>207</b>	<b>6</b>	<b>22</b>	<b>0</b>	<b>101</b>	<b>76</b>	<b>81</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>

Der Anteil adulter Tiere dieser Kolonie besteht aus einer Königin, 207 Arbeiterinnen, 22 Soldatinnen sowie einem weiblichen und einem männlichen fertig ausgebildetem geflügeltem Geschlechtstier. Die Brut besteht aus 101 Eiern und Larven kleiner 1mm, 76 Larven größer 1 mm, 81 Puppen von Arbeiterinnen sowie je einer zwar fertig entwickelten, aber noch nicht ausgefärbten Arbeiterin und Soldatin.

### 13.3.4 Langzeitbeobachtungen Zustand weißer Rand sowie Beutefang *Nepenthes albomarginata*

Tab. 19. Langzeitbeobachtungen Zustand weißer Rand sowie Beutefang *N. albomarginata*. A: Standort „White Sand“. Kannentyp: lk = Luftkanne; bk = Bodenkanne; **00** = Kanne geöffnet, Rand intakt, keine Beute; **01** = Kanne mit intaktem Rand, wenige (1-15) Beutetiere (Ameisen und diverse Arthropoden), blau eingerahmt; **+1** = Kanne mit abgefressenen Rand, wenige (1-15) Beutetiere (Ameisen und diverse Arthropoden), gelb eingerahmt; **++** = Kanne mit abgefressenen Rand (rot eingerahmt), Termitenmassenfang; Beobachtungen aggressivem Verhaltens von *C. schmitzi* Arbeiterinnen gegenüber den auf den kolonisierten Kannen oder jüngsten Blättern platzierten *Alcidodes* sp. (Standort 1+2: degraded heath forest on white sand, 3+4: peat swamp forest). Tage, an denen keine Begehung erfolgte, wurden zur besseren Übersichtlichkeit frei gelassen.

#### Standort „White Sand“

Begehung des Standortes täglich (2 x 1 Tag Abstand) früher Abend

Kanne Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Kannen typ	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk
1. Tag	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
2. Tag	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
1. Tag	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
2. Tag	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
3. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	01	00	00	00
4. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	01	00	00	00
5. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	01	00	00	00
6. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	01	00	00	00
7. Tag																								
8. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
9. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
10. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
11. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
12. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
13. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
14. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
15. Tag	00	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
16. Tag	01	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
17. Tag	01	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
18. Tag	01	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
19. Tag	01	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
20. Tag	01	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
21. Tag	01	00	00	00	00	++	00	00	+1	00	00	++	00	00	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
22. Tag																								
23. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	00	01	01	00	00	00	00	00	01	01	00	00
24. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	01	01	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
25. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	01	01	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
26. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	01	01	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
27. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	01	01	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
28. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	01	01	00	00	00	00	00	00	01	01	00	00
29. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	01	01	00	00	00	00	00	00	++	++	01	00
30. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	01	01	00	00	00	00	00	00	++	++	01	00
31. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	01	01	00	00	00	00	00	00	++	++	01	00
32. Tag																								
33. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	01	01	00	00	00	00	00	00	++	++	01	00
34. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	01	01	00	00	00	00	00	00	++	++	01	00
35. Tag	01	00	00	00	01	++	00	00	+1	00	00	++	01	01	00	00	00	00	00	00	++	++	01	00

Tab. 20. Langzeitbeobachtungen Zustand weißer Rand sowie Beutefang *N. albomarginata*. A: Standort „Paradies“. Kannentyp: lk = Luftkanne; bk = Bodenkanne; **00** = Kanne geöffnet, Rand intakt, keine Beute; **01** = Kanne mit intaktem Rand, wenige (1-15) Beutetiere (Ameisen und diverse Arthropoden), blau eingerahmt; **++** = Kanne mit abgefressenen Rand (rot eingerahmt), Termitenmassenfang; Beobachtungen aggressivem Verhaltens von *C. schmitzi* Arbeiterinnen gegenüber den auf den kolonisierten Kannen oder jüngsten Blättern platzierten *Alcidodes* sp. (Standort 1+2: degraded heath forest on white sand, 3+4: peat swamp forest). Tage, an denen keine Begehung erfolgte, wurden zur besseren Übersichtlichkeit frei gelassen.

**Standort „Paradies“**

Begehung des Standortes jeden 2. bis 4. Tag, früher Abend

Kanne Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Kannentyp	bk	bk	bk	lk	lk	lk	lk	bk	bk	lk	bk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	lk	bk	bk	lk	lk	lk
1. Tag	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
2. Tag																								
3. Tag	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
4. Tag																								
5. Tag	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
6. Tag																								
7. Tag	++	++	++	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
8. Tag	++	++	++	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
9. Tag																								
10. Tag	++	++	++	00	00	00	00	00	01	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
11. Tag																								
12. Tag	++	++	++	00	00	00	00	00	01	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00
13. Tag																								
14. Tag	++	++	++	00	00	01	00	00	01	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	++	00	00	00
15. Tag																								
16. Tag	++	++	++	00	00	01	00	00	01	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	00	++	00	00	00
17. Tag																								
18. Tag	++	++	++	00	00	01	00	00	01	00	00	00	00	00	00	++	00	00	00	00	++	00	00	00
19. Tag																								
20. Tag	++	++	++	00	00	01	00	00	01	00	00	00	00	00	00	++	00	00	00	00	++	00	00	00
21. Tag																								
22. Tag																								
23. Tag																								
24. Tag	++	++	++	00	00	01	00	00	01	00	00	00	00	01	00	++	00	00	01	00	++	01	01	01
25. Tag																								
26. Tag	++	++	++	00	00	01	00	00	01	00	00	00	00	01	00	++	00	01	01	00	++	01	01	01
27. Tag																								
28. Tag	++	++	++	00	00	01	00	00	01	00	00	00	00	01	00	++	00	01	01	00	++	01	01	01
29. Tag																								
30. Tag	++	++	++	00	00	01	00	00	++	00	00	00	00	01	00	++	00	01	01	00	++	01	01	01
31. Tag																								
32. Tag																								
33. Tag																								
34. Tag	++	++	++	01	00	01	00	00	++	00	00	00	00	01	00	++	00	01	01	00	++	01	01	01
35. Tag	++	++	++	01	00	01	00	00	++	00	00	00	00	01	00	++	00	01	01	00	++	01	01	01

### 13.3.5 Beuteproben aus *Nepenthes albomarginata*

Tab. 21. Beuteproben aus *N. albomarginata*. Standort Paradies. Kannentyp: Bodenkanne: B, Luftkanne: L.  
Zustand des weißen Randes: 0=intakter weißer Rand, Farbe reinweiß; 1= intakter weißer Rand, Farbe gelblich; 2= weißer Rand abgefressen, fehlt.

<i>Nepenthes albomarginata</i> , Standort „Paradies“																				
Probe Nummer:	3	3(98)	1(98)	10	40	17	42	34	35	36	36a	39	37	9	41a	1	2	7(98)	5(98)	
Bodenkanne / Luftkanne	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
Zustand Rand	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	2	2	2	2
Chilopoda	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9	-	-	-
Araneae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Coleoptera	1	-	4	-	1	-	2	-	1	-	-	1	1	-	-	-	9	-	-	-
Collembola	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-
Diptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Heteroptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hymenoptera (ohne Formicidae)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Formicidea	60	12	28	4	1	12	17	7	21	24	4	5	46	38	4	51	-	-	-	-
Isoptera (Soldaten)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8	3	822	1620	279	1287	-
Isoptera (Arbeiter)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	454	2403	2187	2349	-
Planipenia	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Thysanoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<b>Gesamt Termiten</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	8	3	1276	4023	2466	3636	-
<b>Termitenart</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	unbestimmt, Probe zu stark zersetzt	<i>Bulbitermes</i> sp.	<i>Hospitalitermes liviceps</i>	<i>Longipeditermes longipes</i>	<i>Longipeditermes longipes</i>	unbestimmt, Probe zu stark zersetzt	unbestimmt, Probe zu stark zersetzt

Fortsetzung Tabelle 21:

<b><i>Nepenthes albomarginata</i>, Standort „Paradies“</b>																
<b>Probe Nummer:</b>	19	4	5	7	8	11	6(98)	12	13	14	4(98)	2(98)	6(98)	41	43	43a
<b>Bodenkanne / Luftkanne</b>	B	L	L	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B	B
<b>Zustand Rand</b>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<b>Chilopoda</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Araneae</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Coleoptera</b>	-	-	-	-	9	9	9	-	-	-	-	-	9	-	-	-
<b>Collembola</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Diptera</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Heteroptera</b>	-	-	-	-	-	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Hymenoptera (ohne Formicidae)</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Formicidea</b>	3	18	-	36	54	67	9	82	30	2	6	0	9	1	18	9
<b>Isoptera (Soldaten)</b>	495	1584	1044	2331	855	486	216	369	207	1989	75	333	216	297	486	711
<b>Isoptera (Arbeiter)</b>	459	2412	2736	1008	1530	351	1116	423	342	2799	182	1800	1116	1161	630	864
<b>Planipenia</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Thysanoptera</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Gesamt Termiten</b>	954	3996	3780	3339	2385	837	1332	792	549	4788	257	2133	1332	1458	1116	1575
<b>Termitenart</b>	<i>Bulbitermes</i> sp.	<i>Hospitalitermes hospitalis</i>	<i>Hospitalitermes hospitalis</i>	<i>Hospitalitermes hospitalis</i>	<i>Hospitalitermes hospitalis</i>	<i>Hospitalitermes liviceps</i>	<i>Hospitalitermes liviceps</i>	<i>Hospitalitermes liviceps</i>	<i>Hospitalitermes liviceps</i>	<i>Hospitalitermes liviceps</i>	<i>Hospitalitermes liviceps</i>	<i>Hospitalitermes liviceps</i>	<i>Hospitalitermes liviceps</i>	<i>Hospitalitermes liviceps</i>	<i>Hospitalitermes liviceps</i>	<i>Hospitalitermes liviceps</i>

Tab. 22. Beuteproben aus *N. albomarginata*, Standort White Sand. Kannentyp: Bodenkanne: B, Luftkanne: L. Zustand des weißen Randes: 0=intakter weißer Rand, Farbe reinweiß; 1= intakter weißer Rand, Farbe gelblich; 2= weißer Rand abgefressen, fehlt.

<b><i>Nepenthes albomarginata</i>, Standort „White Sand“</b>													
<b>Probe Nummer:</b>	<b>VII</b>	<b>7b</b>	<b>8ü</b>	<b>8bü</b>	<b>9c</b>	<b>11ü</b>	<b>13ü</b>	<b>14ü</b>	<b>20</b>	<b>2cü</b>	<b>VI</b>	<b>III</b>	<b>1ü</b>
<b>Bodenkanne / Luftkanne</b>	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L
<b>Zustand Rand</b>	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	2
<b>Araneae</b>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Coleoptera</b>	6	3	-	2	4	-	1	3	-	-	1	1	-
<b>Collembola</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Diptera</b>	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<b>Heteroptera</b>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
<b>Hymenoptera (ohne Formicidae)</b>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Formicidae</b>	3	-	9	4	9	2	1	2	1	4	3	3	-
<b>Isoptera (Soldaten)</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	27	153
<b>Isoptera (Arbeiter)</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	59	837
<b>Lepidoptera</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<b>Gesamt Termiten</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<b>Termitenart</b>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>

Fortsetzung Tabelle 22:

<b><i>Nepenthes albomarginata</i>, Standort „White Sand“</b>												
<b>Probe Nummer:</b>	<b>1</b>	<b>2ü</b>	<b>2bü</b>	<b>3</b>	<b>3ü</b>	<b>3a</b>	<b>4ü</b>	<b>5ü</b>	<b>I</b>	<b>II</b>	<b>IV</b>	<b>12ü</b>
<b>Bodenkanne / Luftkanne</b>	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L
<b>Zustand Rand</b>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
<b>Araneae</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Coleoptera</b>	1			2		1		1			1	3
<b>Collembola</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Diptera</b>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<b>Heteroptera</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Hymenoptera (ohne Formicidae)</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Formicidea</b>	1		4	4	4	7	4	14			1	3
<b>Isoptera (Soldaten)</b>	180	270	19	72	48	5	144	99	180	90	97	351
<b>Isoptera (Arbeiter)</b>	585	738	79	128	289	58	531	882	702	954	51	351
<b>Lepidoptera</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>Gesamt Termiten</b>	8	3	1276	4023	2466	3636	954	3996	3780	3339	2385	837
<b>Termitenart</b>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>	<i>Hospitalitermes bicolor</i>

### 13.3.6 Termitenarten aus den Beuteproben von *Nepenthes albomarginata*

Tab. 23. Termitenarten aus den Beuteproben von *N. albomarginata*. (Determinierung durch DR. D. T. JONES, London) Antennenglieder: a = mehr als doppelt so lang wie breit; b = ca. so lang wie breit. Die Termiten wurden aus z.T. sehr stark zersetzten Beuteproben determiniert. Dies konnte allerdings trotz des Zeretzungsgrades aus folgenden Gründen auf Artniveau erfolgen: Die Merkmale der Tiere, die man in dem verdauten Beutebrei gefunden hat, sind an den Chitin Skeletten, die nicht aufgelöst worden waren, noch gut erkennbar gewesen. Da pro Beuteprobe nur eine Termitenart von einer Kolonie die Opfer der Kannen ausmachten, konnte auch aus den Fragmenten die Identifizierung erfolgen.

Standort	Art	Zahl der Soldatenkassen	Zahl der Arbeiterkassen	Pigmentierung	Merkmal Arbeiter Mandibel mit „cockroach knot“	Merkmale Soldat				
						Einschnürung an der Kopfkapsel	Länge des Oberschenkels hinteres Beinpaar	Länge des gesamten Hinterbeines Soldat	3. Antennenglied länger als 4.	Antennenglieder
<b>E-Werk</b>	<i>Hospitalitermes bicolor</i> (HAVILAND)	1	mind. 2	alle Kasten stark schwarz	?	ja	gerade so lang wie Abdome n oder kürzer	geht weit hinter das Abdome n	ja	a
<b>White Sand</b>	<i>Hospitalitermes bicolor</i> (HAVILAND)	1	mind. 2	alle Kasten stark schwarz	?	ja	gerade so lang wie Abdome n oder kürzer	geht weit hinter das Abdome n	ja	a
<b>Paradies 1</b>	<i>Longipeditermes longipes</i> (HAVILAND)	2	1	alle Kasten stark schwarz	?	ja	gerade so lang wie Abdome n oder kürzer	geht weit hinter das Abdome n	ja	a
<b>Paradies 2</b>	<i>Hospitalitermes hospitalis</i> (HAVILAND)	1	mind. 2	alle Kasten stark schwarz	?	ja	gerade so lang wie Abdome n oder kürzer	geht weit hinter das Abdome n	ja	a
<b>Paradies 3</b>	<i>Hospitalitermes liviceps</i> (HOLMGR EN)	1	mind. 2	Arbeiter stark schwarz, Soldaten dunkel, Kopf rot	?	ja	gerade so lang wie Abdome n oder kürzer	geht weit hinter das Abdome n	ja	a
<b>Paradies 4</b>	<i>Bulbitermes</i> sp. 5 EMERSON	1	mind. 2	alle Kasten unpigmentiert bzw. rot	?	ja	sehr viel kürzer als Abdome n	erreicht nicht das Abdomenende	nein	b



## 14 Eigene Publikationen

### 14.1.1 Abstracts

- Merbach, M. A., Zizka, G., Fiala, B., Maschwitz, U. & Booth, W. (1998): *Nepenthes* - from Carnivory to Myrmekophytism.- Proc. Second Conf. ICPS, Bonn, Germany: 27, Botanikertagung Bremen.
- Merbach, M. A., Zizka, G., Maschwitz, U. & Fiala, B. (1998): The Model Case *Nepenthes bicalcarata* Hook. f.- Proc. Second Conf. ICPS, Bonn, Germany: 27, Botanikertagung Bremen.
- Merbach, M. A., Merbach, D., Booth, W. E., Maschwitz, U., Zizka, G., Fiala, B. (2000): A unique niche in plant carnivory: *Nepenthes albomarginata* feeds on epigaeically mass foraging termites. Proc. 13. Conf. GTÖ, Würzburg: 105.
- Merbach, M. A., Zizka, G., Fiala, B., Maschwitz, U. & Booth, W.E. (1999): Carnivory and Myrmekophytism – a contradiction? Studies on *Nepenthes bicalcarata* Hook f. and its ants. Proc. 13. Conf. GTÖ, Würzburg: 106.
- Merbach, M. A., Booth, W. E., Maschwitz, U., Fiala, B. & Zizka, G. (2001a): Castration of the carnivorous plant *Nepenthes bicalcarata* by its plant ants. GTÖ 2001, 14. Jahrestagung in Bremen: 83.
- Merbach, M. A., Booth, W. E., Maschwitz, U., Fiala, B. & Zizka, G. (2001b): Ant-plant-interactions in *Nepenthes bicalcarata*: from carnivory to Myrmekophily. GTÖ 2001, 14. Jahrestagung in Bremen: 84.
- Merbach, M. A., Booth, W. E., Maschwitz, U., Fiala, B. & Zizka, G. (2001c): Ant-plant-interactions in *Nepenthes bicalcarata*: from carnivory to Myrmekophily. Workshop „Carnivorous Plants“ im Rahmen des 15. Internationalen Symposiums „Biodiversität und Evolutionsbiologie, Universität Bochum
- Merbach, M. A., Merbach, D. J., Maschwitz, U., Booth, W. E., Fiala, B. & Zizka, G. (2002): Mass march into the deadly trap: How the pitcher plant *Nepenthes albomarginata* lures its termite prey. GTÖ 2002, 15. Jahrestagung in Göttingen: 56.

### 14.1.2 Artikel

- Maschwitz, U., Zizka, G., Fiala, B. & Merbach, M. (2013): Warum eine Baumameise das Tauchen lernte. Senckenberg – Natur, Forschung, Museum 01/2013; 143(11/12):354-365.
- Maschwitz, U., Zizka, G., Merbach, M. & Fiala, B. (2013): Termitenfänger, Rattenjäger, Kotsammler und Kompostierer. Naturwissenschaftliche Rundschau 01/2013; 66(9):445-454.
- 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., Zizka, G., Fiala, B., Maschwitz, U. & Booth, W. E. (2001): Patterns of nectar secretion in five *Nepenthes* species from Brunei Darussalam, Northwest Borneo, and implications for ant-plant relationships. Flora 196: 153-160

- Merbach, M. A., Merbach, D., Booth, W. E., Maschwitz, U., Zizka, G., Fiala, B. (2002): Mass march of termites into the deadly trap. *Nature*, 415, 36 – 37.
- Merbach D. & Merbach, M. (2002): Auf der Suche nach Nahrung in die Todesfalle. Über die merkwürdigen Ernährungsgewohnheiten der fleischfressenden Kannenpflanze *Nepenthes albomarginata*. *Forschung Frankfurt* 3/2002, 74-78.
- Merbach, M. A., Zizka, G., Fiala, B., Merbach, D. J., Booth, W. E. & Maschwitz, U. (2007): Why a carnivorous plant cooperates with an ant - selective defense against pitcher-destroying weevils in the myrmekophytic pitcher plant *Nepenthes bicalcarata* Hook.f. *Ecotropica* 13: 45–56.

## 14.2 Verzeichnis der Vorträge aus dem Projekt

- Merbach, M. A. (1998): Vortrag über Beziehungen der Carnivorengattung *Nepenthes* und Ameisen im Rahmen der Insektenausstellung. Palmengarten Frankfurt am Main.
- Merbach, M. A. (1998): Pitcher plants – green predators or more? Universiti Brunei Darussalam, Brunei Darussalam, Royal Brunei Nature Society.
- Merbach, M. A.: Palmengarten Frankfurt am Main (2000): „Von Parasitismus zur Symbiose – Fleisch fressende Kannenpflanzen SO – Asiens“.
- Merbach, M. A. (22.3.2001): Insektenfangende Kannenpflanzen und Ameisen in Borneo. Botanischer Garten der Technischen Universität Darmstadt.
- Merbach, M. A.: Palmengarten Frankfurt am Main, Palmengartengesellschaft: „*Nepenthes* von Borneo. 23.4.2001
- Merbach, M. A., Booth, W. E., Maschwitz, U., Fiala, B. & Zizka, G. (2001b): Ant-plant-interactions in *Nepenthes bicalcarata*: from carnivory to myrmekophily. *GTÖ* 2001, 14. Jahrestagung in Bremen: 84.
- Merbach, M. A., Merbach, D. J., Maschwitz, U., Booth, W. E., Fiala, B. & Zizka, G.: Mass march into the deadly trap: How the pitcher plant *Nepenthes albomarginata* lures its termite prey. *GTÖ* 2002, 15. Jahrestagung in Göttingen. 22.02.2002

## 14.3 Auswahl der populärwissenschaftlichen Publikationen zu dem Projekt (Zeitungsartikel, Radiobeiträge, Filme)

- Deutschlandfunk: 22.5.2002: Fleischfressende Pflanzen. Forschungen von Marlis und Dennis Merbach an *Nepenthes bicalcarata* und *Nepenthes albomarginata*. Von Volker Mrasek.
- HR1, Faszination Wissenschaft. 04.02.2002: Auf den Spuren hessischer Forscher. Livebeitrag zum Thema *Nepenthes albomarginata*.
- 2009 Mitwirkung bei dem Film „Kluge Pflanzen: Wie sie locken und lügen, sich warnen und wehren und Hilfe holen bei Gefahr“. Von Volker Arzt, Hamburg.
- 2011 Mitwirkung bei dem Film „Arte Themenabend: Die geheime Welt der Termiten“. Von Wolfgang Thaler, Wien.

## **15 Erklärung**

Hiermit erkläre ich ehrenwörtlich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt und keine anderen als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Dies gilt auch für die Veröffentlichungen. Das Projekt wurde von der DFG finanziert. An seiner Konzeption waren die Coautoren direkt oder indirekt beteiligt. Dr. Webber E. Booth lieferte logistische Hilfen für die Freilandarbeit in Brunei.

Ich habe diese Dissertation weder in gleicher noch in ähnlicher Form in einem anderen Prüfungsverfahren vorgelegt.

Ich erkläre ferner, dass ich bisher noch keine weiteren akademischen Grade erworben oder zu erwerben versucht habe.

Frankfurt am Main, 16. Juni 2014