

FID Biodiversitätsforschung

Der Palmengarten

Callicarpa saccata, eine Ameisenpflanze aus Borneo mit Blattdomatien
und extrafloralen Nektarien - und das Verbreitungsrätsel von
Blatttaschen-Ameisenpflanzen

Janka, Heidrun
Zizka, Georg
Moog, Joachim
Maschwitz, Ulrich

2000

Digitalisiert durch die *Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main* im
Rahmen des DFG-geförderten Projekts *FID Biodiversitätsforschung (BIOfid)*

Weitere Informationen

Nähere Informationen zu diesem Werk finden Sie im:

Suchportal der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg, Frankfurt am Main.

Bitte benutzen Sie beim Zitieren des vorliegenden Digitalisats den folgenden persistenten
Identifikator:

[urn:nbn:de:hebis:30:4-259750](https://nbn-resolving.org/urn:nbn:de:hebis:30:4-259750)

Callicarpa saccata, eine Ameisenpflanze aus Borneo mit Blattdomatien und extrafloralen Nektarien – und das Verbreitungsrätsel von Blatttaschen-Ameisenpflanzen

HEIDRUN I. JANKA, GEORG ZIZKA, JOACHIM MOOG & ULRICH MASCHWITZ

Abstract

The genus *Callicarpa* (Verbenaceae) comprises ca. 140 species of deciduous and evergreen shrubs and small trees, which are widespread in tropical and subtropical regions of the world as well as in the temperate regions of Asia and North America. The generic name *Callicarpa* is derived from the greek language and refers to the attractive-looking fruits meaning beauty fruit. This is one of the reasons why many *Callicarpa* species, such as the well-known Chinese *Callicarpa bodinieri* var. *giraldii* with its spectacular violet fruits, were introduced in parks and botanical gardens. This species is cultivated in the Palmengarten. *Callicarpa saccata* is a small tree of Central Sarawak with very conspicuous sac-like auricles at the base of the leaves. The hollow structures produced by the plant are regularly inhabited by ants. Therefore they can be called „myrmeco - leaf pouch domatia“. The surface of the plant is entirely covered by spectacular red hairs, which play an important role with respect to the choice of the partner-ants. In Asia, *Callicarpa saccata* is the only species of this sort of antplant association. In contrast, this type is rather common in the neotropics.

Zusammenfassung

Die Verbenaceen-Gattung *Callicarpa* umfasst rund 140 Arten sommer- und immergrüner Sträucher und kleiner Bäume, die weltweit in den Tropen und Subtropen sowie in den gemäßigten Regionen Asiens und Nordamerikas verbreitet sind. Den Namen *Callicarpa* erhielt die Gattung aufgrund ihrer attraktiv aussehenden Früchte (*Callicarpa* bedeutet übersetzt Schönfrucht), weswegen einige Vertreter als Ziersträucher in unseren Gärten Eingang fanden, wie z. B. der auch im Palmengarten vertretene Chinesische Liebesperlenstrauch (*Callicarpa bodinieri* var. *giraldii*) mit leuchtend violett gefärbten Früchten. *Callicarpa saccata* ist ein kleiner, in Zentral-Sarawak beheimateter Baum mit sackartig aufgetriebenen Blatttaschen an der Basis der Blätter. Die von der Pflanze gebildeten Hohlstrukturen werden regelmäßig von Ameisen besiedelt und können daher als „Myrmeko-Blattdomatien“ bezeichnet werden. Die auffällige, rostrote Behaarung der Pflanze spielt eine wichtige Rolle bei der Auswahl des Ameisenpartners. Im Gegensatz zu den Tropen der Neuen Welt, wo viele sehr ähnliche Ameisenpflanzen entstanden sind, ist *Callicarpa saccata* der einzige asiatische Vertreter dieses Typs.

1. Ameisen-Pflanzen-Symbiosen und ihre rätselhaften biogeographischen Verbreitungsmuster

Daß sich eine Art in der Evolution erfolgreich durchsetzen kann, ist oftmals das Ergebnis von Kooperation, von Symbiose. Besonders dann, wenn sehr unterschiedliche Organismen mit höchst verschiedenen Eigenschaften ihre besonderen Fähigkeiten gemeinsam nutzen, kommt es zu großen evolutionären Neubildungen. Erdgeschichtlich moderne Beispiele findet man unter den sogenannten Ameisenpflanzen, Symbiosen von Gefäßpflanzen und Ameisen, die in den feuchten Tropen allgegenwärtig sind und sich formenreich entwickelt haben. In unseren Breiten allerdings fehlen sie völlig und erscheinen uns daher fremd. Beide Gruppen von Partnerorganismen bringen höchst unterschiedliche Fähigkeiten in ihre erfolgreichen Gemeinschaften ein. Die Pflanzen

stellen Wohnraum und oft auch Nahrung zur Verfügung, die Ameisen bieten Beweglichkeit, Transportvermögen, die Fähigkeit zur Kooperation, Kommunikation, Lernvermögen und vieles mehr.

Seit vielen Jahren arbeiten die Verfasser des Beitrages an Ameisen-Pflanzen-Symbiosen (ZIZKA 1990, MASCHWITZ et al. 1991, FIALA et al. 1989, MOOG et al. 1998), aber immer wieder zeigt sich, wie begrenzt und lückenhaft unsere Kenntnisse auf diesem spannenden Gebiet der Ökologie noch sind. Ständig findet man neue Formen, immer wieder kommt es zu überraschenden Einsichten oder es tun sich neue Rätsel auf. So fiel uns beim genaueren Vergleich der Ameisen-Pflanzen-Symbiosen in Südostasien, unserem Hauptarbeitsgebiet, mit aus den Neuwelttropen bekannten Symbiosen auf, daß manchmal

große und uns bislang unverständliche Unterschiede zu erkennen sind. So hat sich im tropischen Amerika ein Typ von nicht-epiphytischen Ameisenpflanzen sehr arten- und formenreich entwickelt, der in den südostasiatischen Regenwäldern fast völlig fehlt; es handelt sich um Ameisenpflanzen mit sogenannten Blattdomatien. Allgemein versteht man unter Domatien (von lat. *dómus* = Haus, Wohnung) von Pflanzen gebildete Hohlstrukturen aus Spross, Wurzeln und Blättern, die anderen Organismen als Wohnraum dienen. Im speziellen Fall der in diesem Beitrag beschriebenen Ameisenpflanzen handelt es sich um Ameisen-Wohnstrukturen, die sich aus Teilen des Blattes entwickelt haben und Taschen, Einfaltungen oder ähnliche Formen bilden. Im tropischen Amerika findet man solche Symbiosen häufig, allein in der Familie der Melastomataceen (Schwarzmondgewächse) gibt es zahlreiche Arten aus 10 verschiedenen Gattungen (TENNANT 1994). Es ist sehr häufig ein spezieller Typ von Domatien entwickelt, die sogenannten Blatttaschendomatien („leaf pouches“), die wie blasenartige Ausstülpungen der Blattoberseite aussehen. Aus Südostasien kennen wir hingegen nur wenige nicht-epiphytische Pflanzen-Arten mit Blattdomatien, die mit Ameisen assoziiert sind. Beispiele hierfür sind eine Reihe von Kletterpalmen mit ihren aggressiven *Campotonotus*-Ameisen, die ebenfalls kletternde *Smilax borneensis* (Smilacaceae, HECKROTH et al., im Druck) und die heterophylle Ebenaceen-Baumart *Diospyros andamanica* (WONG & PUFF 1995). Unter den Melastomataceen gibt es auf den Philippinen lediglich einen einzigen asiatischen Vertreter mit Blattdomatien (*Medinilla disparifolia*), dessen Domatien jedoch nicht zum Blatttaschentyp gehören (SOLEREDER 1920). Bei unseren Literaturstudien stießen wir eines Tages auf eine mögliche Ameisenpflanze, die ähnlich den amerikanischen Melastomataceen Blatttaschen an der Blattbasis hat, nämlich *Callicarpa saccata* (Verbenaceae).

2. Auf der Suche nach einem Endemiten aus dem Regenwald Nordborneos

Die Suche nach dieser in Nordborneo endemischen Pflanze gestaltete sich anfangs recht schwierig. Nach unseren Kenntnissen ist das Vorkommen von *Callicarpa saccata* (Abb. 1, 2) nur von den Distrikten Kapit und Balingian in Zentral-Sarawak bekannt. Das Bäumchen soll feuchte, lehmig-sandige Böden im Tiefland bevorzugen und oftmals an Uferhängen von Bächen wachsen, Standorte, die in Sarawak häufig zu finden sind. Wir wählten daher zunächst für unsere Suche die gut erreichbare Gegend von Kapit aus, ein kleines Städtchen am großen Rajang-Fluss, für Reisende ohne Geld für ein Flugticket nur mit dem Schnellboot zu erreichen. Mit etwas Glück fanden wir bald in einem Frühstückscafé einen ortskundigen Iban, der meinte, die Pflanze als „mata ikan“, zu deutsch „Fischauge“, zu kennen, wohl wegen der auffälligen, beerenartigen Früchte (Abb. 2). Von seinem Langhaus in einiger Entfernung zur Stadt bahnten wir uns einen Weg durch bewaldete Bachtäler in der Nachbarschaft. Diese Wälder waren erkennbar als Dipterocarpaceen-Mischwald aufgrund der oft am Boden liegenden geflügelten Früchte von Arten der Dipterocarpaceae, der hier dominierenden Pflanzenfamilie. Die schweißtreibende Suche brachte viele Begegnungen mit schönen und oft fremd-bizarren Pflanzen und Tieren dieser so extrem artenreichen Region Südostasiens, *Callicarpa saccata* aber fanden wir nicht! Am zweiten Tag ging es in die andere Richtung, in den „Stadtwald“ von Kapit, einer Waldinsel im Brandrodungsmeer. Wir fanden viele andere Ameisenpflanzen, im Bachbett und am Ufer gab es Massenvorkommen der auffälligen *Myrmeconaullea strigosa* (Rubiaceae), *Macaranga*-Ameisenbäume in vielen Arten, aber wieder keine *Callicarpa saccata* Bäumchen; drei Tage lang suchten wir diese Art vergeblich. Sollte die Pflanze verschwunden sein oder erkannten wir sie einfach nicht? Dann ging es weiter zu dem nächsten beschriebenen Standort, der



„Pelagus Forest Reserve“, den Rajang-Fluß aufwärts, wieder stundenlange Fahrt mit dem Expressboot und dann am linken Flussufer zu einer versteckten Feriensiedlung. Diese war neu errichtet, wunderschön im Stil der Iban-Langhäuser gebaut, sündhaft teuer, jedoch leider kaum von Touristen aufgesucht. Ein üppiger Wald stieg vor uns an, umgeben von abgeholzten und verwüsteten Gebieten entlang des mächtigen, braunen Flusses. Kein Führer stand diesmal zur Verfügung, dennoch standen wir bald vor den gesuchten Bäumen, die in Vielzahl am Dschungelpfad gediehen.

3. Das „Schönfrüchtige Sackblatt“

Callicarpa saccata STEENIS ist ein kleiner Baum von 3–6 m Höhe und 3–7,5 cm Stammdurchmesser (Abb. 1). Er wächst in Dipterocarpaceen-Mischwäldern auf feuchtem lehmigem bzw. lehmig-sandigem Untergrund, oftmals an Uferhängen von Bächen. Der größere Bestand der Art im Primärwald der „Pelagus Forest Nature Reserve“ in Zentral-Sarawak blieb bis jetzt das einzige Vorkommen, dort fanden auch die im Rahmen einer Diplomarbeit erfolgten Untersuchungen statt.

Die Blütenstände von *Callicarpa saccata* setzen sich aus achselständigen, doldenförmigen Teilblütenständen zusammen. Die Blüten sind weiß, zwittrig, 4-zählig, mit röhrenförmigem, behaartem Blütenkelch und verwachsener Blütenkrone. Die roten, etwa 4 cm großen Steinfrüchte (Abb. 2) sind kugelrund und werden wahrscheinlich von Vögeln verbreitet. Sie zerbrechen zur Reife in acht Teilfrüchte, die je einen Samen ohne Nährgewebe (Endosperm) enthalten. Jede Teilfrucht weist einen luftgefüllten Hohlraum auf und ist schwimmfähig, was zusätzlich zur Vogelver-

Abb. 1 (oben): *Callicarpa saccata*; junger Baum in der „Pelagus Forest Reserve“ in Zentral-Sarawak.

Abb. 2 (unten): Junges, 2 m hohes und bereits fruchtendes Exemplar von *Callicarpa saccata*; die leuchtend roten Steinfrüchte lassen auf Vogelverbreitung schließen.

breitung auch noch auf Wasserverbreitung hindeutet.

Callicarpa saccata ist durch die rostbraune Behaarung der Blätter und aller nicht verholzter Triebe eine sehr auffällige Pflanze. Die jungen Blätter sind büschelig behaart. Die wechselständigen, oval-elliptischen 10–17 mal 5–11 cm großen Blätter sind an der Blattbasis verschmälert. An dieser Stelle befinden sich links und rechts der Mittelrippe zwei sackförmige Ausstülpungen (Abb. 3), die zur Blattoberseite hin aufgewölbt sind und zur Blattunterseite hin eine verengte Öffnung zeigen. Diese Blattsaschen sind rundlich-oval geformt und 0,8–1,7 mal 0,4–1 cm groß. Die Hohlstruktur stellt ein sogenanntes Myrmeko-Domatium dar, das speziell von Ameisen besiedelt wird. Die Blattsaschen von *Callicarpa saccata* sind auf der Innenseite mit zahlreichen extrafloralen Nektarien ausgestattet, so dass sie Ameisen sowohl als Wohnraum als auch als Nahrungsquelle dienen können. Die anatomische Untersuchung der extrafloralen Nektarien ergab, dass es sich um sogenannte „Schuppenektarien“ (Abb. 4) handelt, deren Vorkommen bisher nur bei Dikotyledonen mit verwachsenen Kronblättern beobachtet wurde (ZIMMERMANN 1932).

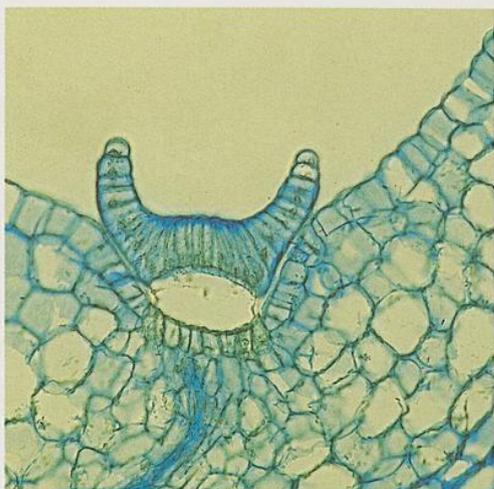
Die Domatien sind, ebenso wie die Blätter, stark behaart, nämlich auf der Außenseite mit kleineren Sternhaaren und vielzelligen unverzweigten Haaren, die den Zugang zu der Öffnung auf der Unterseite erschweren. Auf der Innenseite (Nektarienseite) überwiegen die Sternhaare. Die Blattbasis ist durch die meist unterschiedlich großen Blattsaschen auffällig asymmetrisch. VAN STEENIS (1967), der *Callicarpa saccata* erstmalig beschrieb, fühlte sich beim Anblick der Blattsaschen sofort an eini-

Abb. 3: Blattsaschen-Domatium von *Callicarpa saccata* von der Unterseite betrachtet; Ameisenarbeiterinnen der „braunen“ *Technomyrmex*-Art haben abgebissene Pflanzenhaare zu einem Karton verflochten und damit die Öffnung des Domatiums verengt.



ge sehr ähnlich aussehende Vertreter neotropischer, myrmekophytischer Melastomataceen erinnert: „It's most remarkable feature is the sac-like auricles at the base of the blade, reminding exactly of those of some tropical American Melastomataceae belonging to the group of genera *Tococa*, *Myrmidone*, *Maieta*, *Microphysca* and *Calophysca* which all have a similar formicarium.“

Tatsächlich scheint es hier in der Evolution zu parallelen Bildungen gekommen zu sein – sackförmige Aufwölbungen der Blattoberfläche an den Blattbasen und behaarte Oberflächen. Während dieser Blattsaschentyp in der Neotropis sehr häufig vertreten ist (TENANT 1994), gibt es für die Alte Welt nur wenige Beispiele. Aus den afrikanischen Tropen sind drei myrmekophytische Arten der Gattung *Cola* und zwei der Gattung *Scaphopetalum* bekannt, beides Vertreter der Malvaceae (BEQUAERT 1922). Ebenso zeigt *Gardenia*



imperialis (Rubiaceae) diesen Blattdomatien-typ. Der einzige, bisher entdeckte, asiatische Vertreter mit „leaf-pouch“-Blattdomatien ist *Callicarpa saccata*. Im Unterschied zu fast allen anderen Blattdomatien-Vertretern hat *Callicarpa saccata* extraflorale Nektarien auf der Domatien-Innenseite. VAN STEENIS (1967) weist in seiner Beschreibung auf das Vorhandensein von Nektarien lediglich auf der Außenseite hin („large nectarial glands on the auricled lobes“). Wir konnten extraflorale Nektarien auch im Innern der Blattdomatien sowie vereinzelte auch auf der Blattspreite nachweisen. Aus dem Bericht von VAN STEENIS (1967) geht jedoch nicht hervor, ob die beschriebenen Pflanzen mit Ameisen assoziiert sind.

4. Der Baum und seine Ameisenpartner

Wie unsere Felduntersuchungen 1995 in der „Pelagus Forest Nature Reserve“ ergaben, waren von insgesamt 55 untersuchten *Callicarpa saccata*-Pflanzen 53 (96,4%) von Ameisen besiedelt. Bei den Ameisenbesiedlern handelte es sich durchgängig um zwei Vertreter der Gattung *Technomyrmex*, die beide die Blattdomatien der Pflanze zum Nestbau nutzten. Die beiden Ameisenarten konnten sowohl optisch wie auch vom Verhalten her relativ leicht unterschieden werden. Die eine *Technomyrmex*-Art, die 24 Bäume (43,6 %)

besiedelte, hatte eine bräunliche Farbe, war mit einer Körpergröße von ca. 3 mm etwas kleiner als die andere Art, wirkte eher „scheu“ und war selten auf den Blättern zu beobachten. Die zweite *Technomyrmex*-Art, die insgesamt 19 Bäume (34,6 %) besiedelte, war schwarz, ca. 4 mm groß und auf der Pflanzenoberfläche deutlich aktiver. Beide Ameisenarten, im folgenden „braune“ bzw. „schwarze“ *Technomyrmex* genannt, sind, wie viele Arten dieser Gattung, Kartonbauer, d. h. sie bauen mit Hilfe eines organischen Baustoffes, dem Karton, der in diesem Fall hauptsächlich aus abgeissenen Haaren von *Callicarpa saccata* besteht, den Eingang zu den Domatien aus. Dadurch eröffnen und vergrößern die Ameisen ihren Wohn- und Nistraum. Bei den meisten Blättern beschränkten sich die Ausmaße des Kartons auf den Eingangsbereich der Domatien, oftmals wurde der Kartonbau jedoch beiderseits der Mittelrippe des Blattes fortgesetzt (Abb. 5).

Abb. 4 (links): Ausschnitt aus dem Querschnitt durch ein Blattdomatium mit napfförmigem, extrafloralem „Schuppennektarium“; die Färbung des mikroskopischen Schnittes erfolgte mit Toluidinblau.

Abb. 5 (rechts): Die „schwarze“ *Technomyrmex*-Art hat den Domatien-Nistraum durch Kartonbau entlang der Blattmittelrippe erweitert.



Dort finden sich meist auch einige extraflorale Nektarien. In Einzelfällen wurden von der „schwarzen“ *Technomyrmex* auch ganze Blattunterseiten zukartontiert, wobei ein gekammertes Kartonnest entstand. An den Blattdomatien war deutlich sichtbar, dass die Ameisen dort Pflanzenhaare abgebissen hatten, um sie dann in den Karton zu integrieren. Während sich die „braune“ *Technomyrmex* überwiegend in den Blattdomatien aufhielt und die Pflanze nicht verließ, lief die „schwarze“ *Technomyrmex* häufig auf der Blattoberfläche umher, sie suchte Nahrung sowohl auf der Pflanze wie auch auf dem Boden. Außerdem kultiviert letztere Schildläuse (Tribe *Parasaissetiini*, HECKROTH, pers. Mitteilung) in den Blattdomatien und macht sich so noch eine zusätzliche Kohlenhydratquelle

Abb 6: Trotz eines Ameisenschutzes konnte ein pflanzenfressendes Insekt das Domatium von *Callicarpa saccata* aufbeißen, so dass die Ameisenbrut im Innern erkennbar ist.

zunutze. Schildläuse dienen vielen tropischen Ameisenarten als „fakultative Nektarien“, sie saugen Siebröhrensaft von manchen Pflanzenarten und scheiden zuckerhaltigen Honigtau aus, den die Ameisen dann als Nahrung nutzen. Die „schwarze“ *Technomyrmex* scheint bezüglich ihrer Nahrungsansprüche weniger spezialisiert zu sein als die „braune Art“, da sie sich auch von toten Insekten auf der Blattoberfläche ernährte und auch in späteren Gewächshausversuchen proteinhaltige Nahrung annahm. Die „braune“ *Technomyrmex*-Art hingegen ernährte sich erkennbar im wesentlichen nur von dem extrafloralen Nektar, nahm keine angebotene Proteinnahrung an und scheint somit stärker spezialisiert zu sein.

Auf zehn *Callicarpa*-Bäumen in der „Pelagus Forest Reserve“ kamen beide *Technomyrmex*-Arten zusammen vor. In allen Fällen siedelten sie auf getrennten Ästen der

Bäume, so dass die beiden Arten praktisch nicht miteinander in Berührung kamen. Die „schwarze“ Art nahm in allen Fällen den größeren Teil des Baumes für sich in Anspruch. Nach Beobachtungen erfolgte bei allen *Callicarpa*-Bäumen die Ameisenbesiedlung stets derart, dass mit zunehmendem Alter und Wachstum der Pflanzen die Ameisenkolonie sich in die höheren Etagen des Baums ausbreitete, während die älteren, bodennahen Blätter verlassen wurden. Die Ameisen kommen durch den Umzug leichter in den Genuß extrafloralen Nektars, da die Nektarien bei jungen Blättern mehr Nektar ausscheiden als bei älteren. Zudem sind die älteren Blätter der Pflanze stärker beschattet und oftmals von Moosen und Flechten bewachsen.

Die beiden unbesiedelten *Callicarpa*-Bäume am Untersuchungsstandort wiesen im Vergleich zu den besiedelten erheblich höhere Fraßschädigungen auf. Der prozentual abgeschätzte Schaden an der Blattfläche lag bei beinahe allen Blättern der beiden unbesiedelten Bäume zwischen 50 und 60 %, bei den Ameisen-besiedelten Bäumen war die Schädigung deutlich niedriger. Aufgrund der hohen Besiedlungsrate am Standort kann daher angenommen werden, daß die Ameisenbesiedlung für die Pflanze insofern von Vorteil ist, als die Schädigungen geringer sind. In vielen tropischen Ameisen-Pflanzen-Vergesellschaftungen leistet der Ameisenpartner „Hausmeisterarbeiten“ auf der besiedelten Pflanze, wie z. B. Entfernen von Insekteneiern von der Blattoberfläche, Abbeißen von Trieben anderer Pflanzen, die die Ameisenpflanze überwachsen sowie Verteidigung gegen konkurrierende Ameisenarten (z. B. VASCONCELOS 1991, FIALA et al. 1989, OLIVEIRA et al. 1987). Genaue Messungen zur Schädigung durch Fraßfeinde bei besiedelten und unbesiedelten *Callicarpa*-Bäumen liegen nicht vor, da hierfür eine Langzeituntersuchung notwendig wäre. Beim Vergleich der Blattdoma-

tien, die von der „braunen“ *Technomyrmex*-Art besiedelt waren, mit denjenigen der „schwarzen“ *Technomyrmex*-Art, konnten Unterschiede festgestellt werden. In 7,5 % aller untersuchten Domatien, die von der „braunen“ Ameisenart bewohnt waren, befanden sich kleine Raupen und auch Eier, während nur in 1 % aller von der „schwarzen“ Art bewohnten Domatien Schädlinge und Eier vorgefunden wurden (Abb. 6). Demnach scheint die „schwarze“ *Technomyrmex* effektiver als die „braune“ Art zu sein.

Da außerhalb der „Pelagus Forest Reserve“ keine größeren *Callicarpa saccata*-Bestände bekannt sind, lassen sich keine generellen Aussagen zur Besiedlungsrate und zur Spezifität der Ameisenbesiedlung von *Callicarpa saccata* treffen. Bei der vergleichsweise hohen Besiedlungsrate in der „Pelagus Forest Reserve“ könnte man zunächst vermuten, daß es sich um ein lokales Phänomen handelt. Ein Großteil der Herbarbelege von *Callicarpa saccata* aus anderen Regionen Sarawaks zeigt jedoch deutliche Spuren kartonbauender Ameisenbesiedler, beinahe alle Blätter der Pflanzenproben wiesen Karton im Domatien-Eingangsbereich sowie entlang der Mittelrippe auf. Bei einem Herbarbeleg wurden an den Blattdomatien einzelne Ameisen gefunden, die ebenfalls der Gattung *Technomyrmex* angehören, jedoch handelte es sich dabei um eine andere als die in der „Pelagus Forest Reserve“ vorgefundenen Arten. *Callicarpa saccata* ist demnach eine häufig von Ameisen besiedelte Pflanze, wobei Vertreter der Gattung *Technomyrmex* eine herausragende Rolle zu spielen scheinen, da der an den Herbarbelegen vorgefundene Karton typisch für die Gattung ist.

5. Funktion der Pflanzenhaare – ein Spezifitätsfilter für potentielle Ameisenpartner

In Bezug auf potentielle Ameisenbesiedler sind von der Pflanze her Einschränkungen gegeben, die vor allem die Größe der Ameisen



betreffen. Die Ausbildung der Domatienvolumen mit ca. $0,5 \text{ cm}^3$ im Durchschnitt und die Dichte der Haare auf der Pflanzenoberfläche sind begrenzende Faktoren, die nur baumbewohnende Ameisen einer bestimmten Körpergröße zulassen. Laufversuche von Ameisenarten verschiedener Körpergrößen auf der behaarten Oberfläche von *Callicarpa saccata* ergaben, dass Ameisen mit kleiner Körpergröße keine Probleme hatten, zwischen den dicht stehenden Haaren zu laufen (z. B. *Plagiolepis*), während Ameisen mittlerer Körpergrößen große Probleme hatten, sich fortzubewegen (z. B. *Crematogaster*); sie konnten weder zwischen den Haaren noch über die Haare laufen. Größere Ameisen (z. B. *Polyrhachis*) konnten über die Haare laufen, jedoch war es für sie unmöglich, in das Innere der Blattdomatien und damit an die Nektarien zu gelangen. Die Haare bilden demnach eine effektive Barriere für viele Ameisenarten und begrenzen somit stark das Spektrum po-

tentieller Ameisenbesiedler. NICKOL (1993) fand in seiner Untersuchung von *Tococa guianensis* (Melastomataceae) Blattdomatien-besiedelnde Ameisenarten aus acht verschiedenen Gattungen, die alle eine bestimmte Körpergröße aufwiesen, so dass sie sich zwischen den Pflanzenhaaren bewegen konnten. DAVIDSON et al. (1989) wiesen bei fünf verschiedenen, behaarten myrmekophytischen Pflanzenarten nach, dass die Größen der häufigsten Ameisenbesiedler positiv mit der Behaarungsdichte der Pflanzen korreliert sind. Dies zeigt, daß das Spektrum der Ameisenbesiedler auf behaarten Ameisenpflanzen nicht beliebig, sondern größenabhängig ist. Durch den Ausschluß größerer und aggressiverer Ameisenarten können Spezialisierungen zwischen der Pflanze und den Ameisen auftreten, vorausgesetzt, die Beziehung stellt sich für beide Partner als vorteilhaft heraus. Durch die Anwesenheit von Pflanzenhaaren als Barriere können koevolutive Prozesse zwischen



Ameisen und Pflanzen ungehinderter ablaufen als in Assoziationen, in denen es keine (von der Pflanze) vorgegebenen Einschränkungen gibt.

Einige der behaarten, mit Blattdomatien ausgestatteten Ameisenpflanzen sind ausgesprochen eng mit „ihren“ Ameisen vergesellschaftet. Sowohl die Ameisenpflanzen als auch die Pflanzenameisen scheinen teilweise stark aufeinander spezialisiert zu sein. DAVIDSON & MCKEY (1993) sehen den zwischen Ameisenarten herrschenden Konkurrenzdruck um Nistplätze und Futter als Ursache der engen Symbiose zwischen kleinen, z. T. wenig aggressiven Ameisenarten (z. B. *Allomerus* oder *Myrmelachista*) mit den behaarten Blattdomatienpflanzen. Es wird angenommen, dass kleine, wenig aggressive Ameisen vor der Konkurrenz aggressiverer und größerer Spezies, wie z. B. *Azteca*- oder *Crematogaster*-Arten, auf die behaarten Pflanzen ausgewichen sind, welche ursprünglich noch keine Ameisenpflanzen waren, sondern erst im Zusammenspiel mit den Ameisen die eigentlichen myrmekophytischen Eigenschaften annahmen.

In unserem Fall sind die beobachteten, blattsiedelnden *Technomyrmex*-Arten wegen

ihres stark insektiziden Wehrsekrets ideale Partner für die Pflanze zur Abwehr von pflanzenfressenden Insekten. Zudem haben sie im Unterschied zu manchen anderen kleinen, baumlebenden Ameisen als Kartonnestbauer die Fähigkeit, die noch offenen, aber mit Haaren ausgefüllten Blatttaschen auszuräumen und durch Kartonerzeugung zu Nestern umzugestalten.

Für die Bedeutung der Haare als Vorbedingung zur Entstehung von Blattdomatien gibt es noch ein anderes Argument. Neben der Untersuchung von *Callicarpa saccata* haben wir auch die Blattnektarien von *Radermachera glandulosa* (Bignoniaceae) auf der malayischen Halbinsel studiert. Sie ähneln in Größe und Gestalt stark den Taschenbildungen von *Callicarpa saccata*, sind jedoch unbehaart (Abb. 7). Obwohl sie aufgrund des Vorhandenseins von Nektarien außerhalb von Blütenstrukturen hervorragende Nektarlieferanten sind und von vielen Ameisenarten u. a. der Gattungen *Dolichoderus*, *Camponotus* und *Crematogaster* besucht werden (Abb. 8), wurden sie in keinem Fall dauerhaft zu Neststrukturen umgebaut. Offensichtlich hat sich hier keine selektive Beziehung spezieller Partnerameisen entwickeln können.

Kommen wir noch einmal auf den eingangs erwähnten, auffälligen biogeographischen Unterschied in der Verbreitung von Pflanzen mit Blatttaschendomatien in der Alten und Neuen Welt zurück. Warum ist Amerika Zentrum für diesen Typ von Ameisenpflanzen? Vielleicht waren es die dichten Haare einer Urform der

Abb. 7 (S. 45): Ausschnitt aus einem Blattpaar von *Radermachera glandulosa* (Bignoniaceae) mit asymmetrischer, blasenartig aufgetriebener Basis der Blattpaare; auf der Unterseite sind an dieser Stelle zahlreiche extraflorale Nektarien in einer Grube vereinigt.

Abb. 8 (oben): Unterseite eines Blattpaars von *Radermachera glandulosa* (Bignoniaceae); an der Basis sind einzelne Nektarien in einer Grube zu erkennen; eine Ameise aus der Gattung *Camponotus* nascht am Blattnektar.

Blatttaschen, die verhinderten, dass alle möglichen Ameisen sich an den Nektarien einfanden und so die Auswahl und Spezialisierung der einzigen besonders „hilfreichen“ Ameisenart ermöglichten. Solche, zufällig zusammengekommene, besonders erfolgreiche Ameisenpflanzen-Pflanzenameisen-Paare könnten die Ausgangsbasis der umfangreichen Artenradiationen und Partnerwechselforgänge sein, wie sie bei den neuweltlichen Blatttaschen-Ameisenpflanzen offensichtlich stattgefunden haben. Könnte dann *Callicarpa saccata* mit ihrer Ameisenvergesellschaftung der Prototyp für eine in Zukunft mögliche, derartige Entwicklung in Südostasien sein? Wichtig und von großem Interesse sind aber Hypothesen über die Entwicklungsgeschichte der heutigen Ameisenpflanzen-Symbiosen. Sie liefern Ansatzpunkte für die weitere Untersuchung dieser einmaligen Phänomene der Evolution und für die rätselhaften Unterschiede in der Ausprägung zwischen Alter und Neuer Welt.

Literatur:

- BEQUAERT, J. 1922: Ants in their diverse relations to the plant world. - Bull. Amer. Mus. Hist. **45**: 333-621.
- DAVIDSON, D. W., SNELLING, R. R. & LONGINO, J. T. 1989: Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. - Biotropica **21**: 64-73.
- DAVIDSON, D. W. & MCKEY, D. 1993: The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. - Journal of Hymenoptera Research **2**: 13-83.
- FIALA, B., MASCHWITZ, U., THO, Y. P. & HELBIG, A. 1989: Studies of a south east Asian ant-plant-association: protection of *Macaranga*-trees by *Crematogaster borneensis*. - Oecologia **79**: 463-470.
- HECKROTH, H. P., MOOG, J., JANKA, H. I., FIALA, B., CHUNG, A. & MASCHWITZ, U.: A monocotyledon climber with ant-domatia - an unspecific ant-plant from Borneo and myrmecophytic traits in other Asian similar species - Sandakania (im Druck).
- JANKA, H. I. 1997: Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie, Struktur und Funktion der Blattdomatien und extranuptialen Nektarien von drei südostasiatischen Regenwaldpflanzen. Diplomarbeit - Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main.
- MASCHWITZ, U., FIALA, B., MOOG, J. & SAW, L. G. 1991: Two myrmecophytic associations from the Malay peninsula: ants of the genus *Cladomyrma* as partners of *Saraca thalpingensis* and *Crypteronia griffithii*: 1. Colony foundation and acquisition of trophobionts. Insects sociaux **38**: 27-35.
- MOOG, J., DRUDE, T. & MASCHWITZ, U. 1998: Protective function of the plant-ant *Cladomyrma maschwitzi* to its host, *Crypteronia griffithii*, and the dissolution. Sociobiology **31** (2): 105-129.
- NICKOL, M. 1993: Zur Biologie einer neotropischen Ameisenpflanze. - Palmengarten **1993**: 18-23.
- OLIVEIRA, P. S., DA SILVA, A. F. & MARTINS, A. F. 1987: Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential anti-herbivore agents. Oecologia **74**: 228-230.
- SOLEREDER, H. 1920: Über eine heterophylle philippinische Ameisenpflanze aus der Familie der Melastomataceae, nebst Bemerkungen über das Auftreten von Amyloextrin-Körnern in den sogenannten Perldrüsen. - Naturwissenschaftl. Wochenschrift **44**: 689-691.
- STEENIS, C. G. G. J. VAN 1967: Miscellaneous botanical notes XVIII. - Blumea **15**: 145-155.
- TENNANT, L. E. 1994: Ecology of a facultative ant-plant „mutualism“. - Dissertation. Harvard University, Cambridge, Massachusetts.
- VASCONCELOS, H. L. 1991: Mutualism between *Maieta guianensis* AUBL., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. - Oecologia **87**: 295-298.
- WONG, K. M. & PUFF, C. 1995: Notes on a myrmecophytic heterophyllous *Diospyros* (Ebenaceae). - Sandakania **6**: 55-62.
- ZIMMERMANN, J. 1932: Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen. - Beih. Bot. Zentralblatt **49**: 99-196.
- ZIZKA, G. 1990: Pflanzen und Ameisen. - Palmengarten-Sonderheft **15**. - Frankfurt am Main.