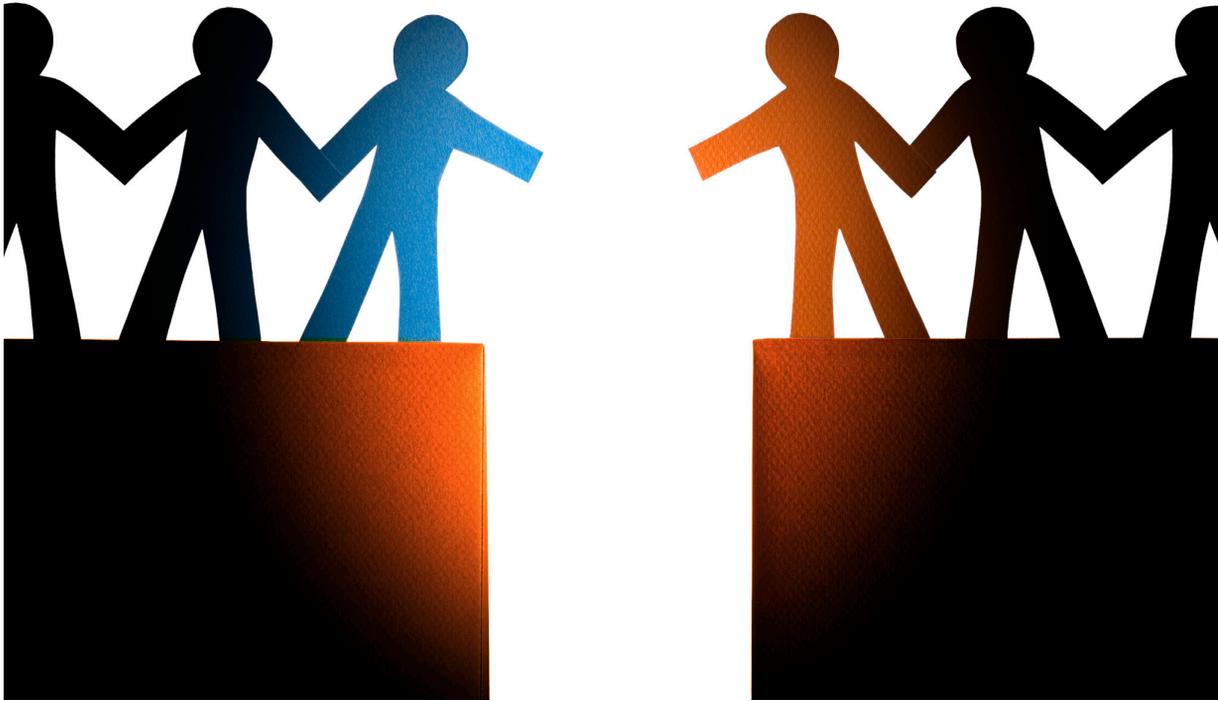


HEIDELBERGER
JAHRBÜCHER
ONLINE
Band 8 (2023)

Gesellschaft der Freunde
Universität Heidelberg e.V.



Krieg, Konflikt, Solidarität

Joachim Funke & Michael Wink (Hrsg.)

HEIDELBERG
UNIVERSITY PUBLISHING

Schöpferischer Kampf und Kooperation im Licht der Organismischen Evolution

CLAUDIA ERBAR & PETER LEINS

Centre for Organismal Studies (COS) Heidelberg – Biodiversität und Pflanzensystematik, Universität Heidelberg

Zusammenfassung

Die Evolution der Lebewesen (biologische Evolution) ist geprägt von einem ewigen Kampf mit zerstörerischen Folgen, ohne die es keinen Fortschritt gäbe. Es ist der kanalisierende Evolutionsfaktor der Selektion, der, geprägt vom Ökonomischen Prinzip (bzw. Optimierungsprinzip), vor dessen Hintergrund durch den Konkurrenzkampf vielfach ein Massensterben der weniger fiten (d. h. der weniger passenden) Nachkommen resultiert. Kriegsschauplätze im Kampf ums Dasein sind beispielsweise bei Blütenpflanzen die Narben und Griffel eines oder mehrerer Fruchtknoten in einer Blüte (Pollenschlauchkonkurrenz) sowie später die Keimplätze der Samen (Keimlingskonkurrenz), bei Tieren sind es die Balz- und Paarungsplätze und manchmal auch die Brutplätze. An Hand einiger Beispiele werden auf die Kampf-„Strategien“ bei Pflanzen und Tieren eingegangen. Dabei stellen die Autoren ihre neuesten Ergebnisse über das Paarungs- und Brutverhalten zweier Hautflügler- (Hymenopteren-) Arten auf Sizilien vor, nämlich einer Schneckenhausbiene sowie einer besonders großen Dolchwespe. Ähnlich unserem menschlichen Dasein haben sich, natürlich lange zuvor, während der Evolution zwischen Organismen „friedliche Koexistenzen“, Gildenbildung (beispielsweise zur Steigerung einer Bestäubungseffizienz), Mutualismen (gegenseitiges Geben und Nehmen) und enge Symbiosen eingestellt. Aber

auch bei Mutualismen kann es zu kriegerischen Auseinandersetzungen kommen: gewisse Pflanzen-Arten der Tropen können sich ein „Söldnerheer“ von Ameisen „leisten“, die beispielsweise die Aufgabe übernehmen, umgebende beschattende Bäume zu entblättern. Im Gegenzug erhalten die Ameisen von den sehr lichtbedürftigen Pflanzen Wohnraum und Futter. Ein abschließendes Kapitel stellt Fragen zu einem dauerhaften Frieden, dem Traum einer friedliebenden menschlichen Gesellschaft.

1 Einführende Bemerkungen

Unter den Lebewesen auf unserem Planeten herrscht ein ständiger „Kampf ums Dasein“, der sich auf Nahrungsressourcen, also „Fressen-und-Gefressenwerden“ in den ineinander geschachtelten Ökosystemen bezieht. Ökosysteme befinden sich in einem Quasi-Gleichgewicht zwischen Primärproduzenten, Konsumenten und Destruenten. Unter diesen erhalten zwar die Primärproduzenten „kostenlos“ die Energie zur Synthese von Kohlenhydraten vom Sonnenlicht, stehen aber gegenseitig in stetem Kampf um diese Energiequelle und müssen zudem um anorganische Ressourcen ringen. Damit nicht genug: Vor und nach der Aufzucht des Nachwuchses – egal, ob es sich um Produzenten oder Konsumenten handelt – herrschen vielfach erbitterte Kämpfe. „Kriegsschauplätze“ sind vielfach bei den Höheren Pflanzen (Samenpflanzen) die Keimareale der Samen, und bei den (bedecktsamigen) Blütenpflanzen (Angiospermen) kommen noch die Narben auf dem oder den Fruchtknoten in einer Blüte hinzu, auf denen haploide männliche Organismen in Form der Pollenkörner „um die Gunst“ der in den Samenanlagen schlummernenden (ebenfalls haploiden) „Bräute“ kämpfen. Bei vielen Tieren spielen sich oft erbitterte Rivalen-Kämpfe zwischen den Männchen auf den Paarungsplätzen oder Territorien ab.

Bekanntermaßen können sich Organismen unterschiedlicher Herkunft im „Kampf ums Dasein“ einander unterstützen, also eine Beziehung zu beiderseitigem Nutzen (Mutualismen) eingehen. Im Extrem kann es diesbezüglich zu einer engen Symbiose kommen, bei der mindestens einer der beiden Partner ohne den anderen nicht mehr lebensfähig ist. In diesem Zusammenhang sei daran erinnert, dass nach der Endosymbiontentheorie den Eukaryonten (Lebewesen aus Zellen mit echtem Zellkern) durch in die Zelle eingeschleuste Prokaryonten (Bakterien) als lebensnotwendige „Mitbewohner“ ihre unüberschaubare Vielfalt ermöglicht wurde. Bei den Pflanzen sind neben farblosen Bakterien, die als Mitochondrien

in *allen* eukaryontischen Lebewesen als Energielieferanten fungieren, zusätzlich Chlorophyll-haltige Bakterien als Symbionten aufgenommen worden. Damit können diese engen, unabänderlichen Symbiosen als sehr viel älter als die Mutualismen eingeschätzt werden, welche letztere sich zuhauf unter unterschiedlichsten Organismen bzw. Organismengruppen eingestellt haben.

Kriegsführungen und Kooperationen in der Welt der Organismen lassen sich als kreativ nur über die vernetzten Prozesse bzw. Faktoren der Organismischen Evolution verstehen. Es sei auch an dieser Stelle festgehalten, dass Evolution zweifellos Fakt ist, aus der die unüberschaubare Fülle an Organismen hervorgegangen ist. Engen wir die Evolutionslehre auf die stets beobachtbaren sie bestimmenden Faktoren ein, so können wir ungehindert von einer Tatsache oder auch schon von einer Erkenntnis sprechen. Wenn wir erweiternd die stammesgeschichtliche Entwicklung (Phylogenie) hinzuziehen, bleibt es bei einer Evolutionstheorie, und manche Vermutungen, die die Verwandtschaftsbeziehungen vieler Organismengruppen betreffen, sind sogar rein hypothetischer Natur. Die nachvollziehbaren Faktoren der Evolution, nämlich Mutation, Rekombination, Migration, Isolation und Selektion, lassen (ungehindert!) den Schluss zu: Evolution findet statt! Die Autoren dieses Artikels sehen sich immer wieder veranlasst, auf diese Tatsache hinzuweisen (z. B. Erbar & Leins 2020), weil sie den Eindruck nicht loswerden, dass viele in maßgeblichen Positionen befindliche Mitmenschen sich eher einem Mythos oder einer Legende und nicht der Wahrheit verbunden fühlen.

In den folgenden Kapiteln soll nun versucht werden, Kämpfe und Kooperationen im Licht der Organismischen Evolution (und zunächst nicht der „Kulturellen Evolution“) zu betrachten und in den kämpferischen Auseinandersetzungen den „Urgrund“ einer Höherentwicklung der Lebewesen zu sehen („schöpferischer Kampf“). Während bis auf die Selektion alle anderen Evolutionsfaktoren dem Zufall unterworfen sind, wird die Selektion von einem (nicht fassbaren) Prinzip beherrscht, nämlich dem Optimierungs- bzw. Ökonomischen Prinzip. Vor dem Hintergrund dieses Prinzips finden harte Konkurrenzkämpfe statt. Als Sieger gehen letztlich jeweils die Best-Angepassten hervor.¹

¹ Der Begriff „survival of the fittest“ als Lebensprinzip geht ursprünglich – nach der Auseinandersetzung mit Charles Darwins Werk der „Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl“, erschienen 1859 – auf Herbert Spencer (1864) zurück und ist danach von Darwin selbst übernommen worden.

2 Kreative Konkurrenzkämpfe

Kreative „Kriegsführungen“ unter den Organismen können von zwei Seiten Betrachtung finden: Die eine Seite bezieht sich auf die vielfach vernetzten Anpassungen an unterschiedliche (ebenfalls vernetzte) abiotische und biotische Umweltfaktoren (siehe z. B. „multifaktorielles, die Blüten- und Fruchtfunktionen betreffendes Korrelationsnetz“ in Leins & Erbar 2008, 2010), die sich zwischenartlich über lange Zeiträume hinweg abspielen. Die zweite Seite nimmt den innerartlichen Konkurrenzkampf ins Visier und zwar von Generation zu Generation. Beide Seiten gehen natürlich Hand in Hand.

2.1 Kriegsschauplätze bei den Blütenpflanzen

Es sind zwei Areale, auf denen bei den Blütenpflanzen manchmal rigorose und mit großen Verlusten verbundene innerartliche Konkurrenzkämpfe stattfinden. Dazu muss man wissen, dass die Blütenpflanzen – wie bei allen sich das Land erobert habende Pflanzen (Moose, Farne, Samenpflanzen) – einen sog. heterophasischen Generationswechsel durchlaufen (siehe z. B. Leins & Erbar 2008, 2010, Erbar & Leins 2020). Daraus resultiert, dass die Pollenkörner selbst keine Geschlechtszellen, sondern Geschlechtszellen bildende haploide männliche Organismen sind, die über ein Vehikel (Wind, Wasser, Insekten und andere Tiere) in die Nähe einer oder mehrerer weiblicher haploider Individuen transportiert werden. Diese bleiben in den Samenanlagen eingeschlossen, welche letztere wiederum von einem oder mehreren Fruchtknoten (zumindest zur Zeit der Bestäubung) umgeben sind. Der Landeplatz ist eine Narbe, die über ein sog. Pollenschlauchleitgewebe im Stempel bzw. Fruchtknoten eine Verbindung zu den weiblichen haploiden Individuen, den sog. Gametophyten, herstellt.

Eine zweite Kampfarena ist der Keimplatz der Samen oder Samen beherbergenden größeren Einheiten einer (diploiden) „Mutterpflanze“. Unabhängig von der Art der Vehikel ist fast stets dafür „gesorgt“ durch ein bestimmtes Ausbreitungsmuster der Samen bzw. Ausbreitungseinheiten, allgemein als Diasporen bezeichnet, den Konkurrenzkampf zu stärken.

Samenkeimlingskonkurrenz

Man nennt sie auch die postzygotische Konkurrenz bzw. Auslese. Die Konkurrenz zu verschärfen bedeutet, die Samen bzw. die daraus sich entwickelnden Keimlinge auf engstem Raum in der Nähe der „Mutterpflanze“ zu versammeln, welche letztere einen geeigneten Keimplatz bereits getestet hat. Mehrere Experimente haben dies bestätigt. Solche Experimente können beispielsweise, um das Ausbreitungsagens Wind zu imitieren, im Windkanal durchgeführt werden. Sie zeigen immer wieder im Samenausbreitungsmuster rechtsschiefe Samenverteilungskurven in Bezug zur „Mutterpflanze“, d. h. eine (mehr oder weniger) starke Anhäufung der Samen bzw. Keimlinge um die „Mutterpflanze“ herum; eine abnehmende Anzahl von Samen verteilt sich mit zunehmender Entfernung von der „Mutterpflanze“ (siehe hierzu die Ausführungen in einem früheren Band dieser Reihe: Erbar & Leins 2018).

Konkurrenz bzw. Auslese funktioniert erst auf der Grundlage von Verschiedenheit der Konkurrenten. Die Verschiedenheit beruht bei allen Organismen einer Art (Species) auf den Gen-Durchmischungen bei den Vorgängen der Sexualität (Meiose = Reifeteilungen und Geschlechtszellenverschmelzung). Sexualität – sie nimmt ihren Anfang bei den Eukaryonten (Lebewesen aus Zellen mit echten Zellkernen) – wird damit zum Biodiversitätsbeschleuniger. Alle Individuen einer Art, die aus einer geschlechtlichen Fortpflanzung hervorgegangen sind, unterscheiden sich voneinander, ob es sich um eine Buche oder einen Menschen handelt. Dieses Wissen gehört heutzutage zu einem „Allgemeingut“, das – wie uns scheint – außer in der Kriminalistik viel zu wenig Beachtung findet.²

Es sind nicht immer die Samenverteilungsmuster, die sich unmittelbar bei einer Samenausbreitung ergeben, nämlich die Häufung der Samen in der Nähe der „Mutterpflanzen“, die sich in rechtsschiefen (oft leptokurten) Kurven äußern, sondern jegliche oft durch zufällige Einflüsse von außen hervorgerufene Samenanhäufungen können an unterschiedlichen Stellen zur Verstärkung eines Konkurrenzkampfes beitragen. Eine weitere Möglichkeit kann auch darin bestehen, dass Ausbreitungseinheiten (Diasporen) jeweils eine Mehrzahl an Samen enthalten (siehe Leins & Erbar 2008, 2010). Zuweilen sind beide, meist in offenen,

² Bei uns Menschen ergibt sich daraus der Konflikt zwischen Individuum und Gesellschaft, und dieser Konflikt ist die Grundlage für das Labyrinth der Dilemmata, also der Ethik, mit all den Berührungspunkten zu Politik bzw. zu den Krisen in einer Demokratie.

sandigen Habitaten zu beobachtenden Phänomene miteinander gekoppelt. Diese Art von Keimkopplung mag auf eine stark vom „Grundmuster“ abweichende Diasporenverteilung kompensierend wirken.

Wie bereits erwähnt, können Einzelexperimente mit verschiedenen Samen ausbreitenden Agenzien, jedoch auch bloße Beobachtungen sich ausbreitender Pflanzen, wesentliche Beiträge zum Verständnis der Keimlingskonkurrenz leisten (z. B. Kadereit & Leins 1988, Blattner & Kadereit 1991, Emig & Leins 1994,



Abbildung 1: Versuchsgelände im Gewann „Hühnerstein“ (Heidelberg). – a, Modellierung des mit dem Aushub der entstehenden Medizinischen Klinik der Universität Heidelberg anfallenden und in die Gemarkung „Hühnerstein“ überführten samenfreien schluffigen Bodenmaterials. – b, Fertig gestelltes Untersuchungsfeld (2001). – c, Ausschnitt aus dem aktuellen Zustand (2022). – d–e, Durch Niederschläge auf engem Raum fest gehaltene Diasporen vom Löwenzahn (*Taraxacum*, d) bzw. junge Keimlinge vom Weidenröschen (*Epilobium hirsutum*, e). Eigene Aufnahmen.

1996, Emig et al. 1999, 2000, Leins & Emig 1999, Sack 2003). Zur Erweiterung diesbezüglicher Erkenntnisse wurde dem Zweitautor dieses Artikels von der Landesregierung Baden-Württemberg über das Universitätsbauamt Heidelberg kurz vor dessen offiziellem Ruhestand eine groß angelegte Fläche von etwa einem Hektar überlassen, um quasi in natura Einblicke in die Trickkiste „schöpferischer“ Kriegsführung zu erhalten.³ Die baumlose Untersuchungsfläche musste natürlich entsprechend gestaltet werden:⁴ Abtragen des Mutterbodens, Modellierung des mit dem Aushub der damals entstehenden Medizinischen Klinik des Universitätsklinikums (Neue Krehl-Klinik) im Neuenheimer Feld aus mehreren Metern Tiefe, Gestaltung zweier Hügel am Ost- und Südrand des Geländes, Anlage eines Sees etwa in der Mitte des Feldes, Umzäunung, zwei Beobachtungstürme im Osten und Norden sowie von nummerierten Pflöcken im Abstand von jeweils fünf Metern zur exakten Orientierung (Abb. 1a–b). Unsere Felduntersuchungen begannen 2001. Die Sukzession in der Pflanzenbesiedlung ist auch heute noch nicht abgeschlossen (Abb. 1c). Während dieser Sukzession stellt sich unter der Wirksamkeit unterschiedlicher Agenzien, z. B. Wind, Wasser, Tiere (vor allem Vögel) immer wieder das erwähnte Grundmuster der Samen- bzw. Diasporenverteilung ein (rechtsschiefe, zuweilen leptokurte Verteilungskurve!). Oft sind es mehrere Agenzien, die zusammenwirken (Polychorie). Regen kann beispielsweise in gegensätzlicher Weise wirken. Regentropfen können durch ballistische Einrichtungen Diasporen katapultartig befördern (z. B. Braunelle *Prunella*; Sack 2003, Erbar & Leins 2018) oder Regen kann eine Ausbreitung gegebenenfalls stoppen, wie wir es auf dem Untersuchungsfeld mehrfach beobachten konnten (z. B. bei den Fruchtständen der Pappeln oder bei Weidenröschen- (*Epilobium*-) Arten oder beim Löwenzahn *Taraxacum* (Abb. 1d–e). Es handelt sich um Pflanzen, deren Diasporen auffällige Einrichtungen zur Weitstreckenausbreitung durch den Wind (lange Haare oder Fallschirme) entwickelt haben. Werden diese Einrichtungen nass, bleiben sie am Boden haften. Es kommt oft zu einer erheblichen Verschär-

³ Der damaligen Landesregierung Baden-Württembergs fühle ich mich für die völlig unbürokratische Modellierung des Geländes im Handschuhsheimer Feld (Gemarkung „Hühnerstein“) heute noch dankbar verbunden. Sie hat mit diesem Projekt einem „Herzenswunsch“ eines philosophisch orientierten Evolutionsbiologen entsprochen.

⁴ Bei der Planung haben sich wesentlich die Herren Dr. Wolfram Emig, Dr. Peter Sack und Dr. Markus Sonnberger eingebracht. Ihnen sei herzlich gedankt.

fung des Konkurrenzdrucks, der nur von wenigen Individuen (im Extrem von nur einer Keimpflanze) gewonnen werden kann. Wie es der Zufall will: Abb. 1e zeigt eine Situation, in der noch vor der zum Abtransport der Samen sich präsentierenden jungen, noch ungeöffneten Fruchtsände durch unwetterartige Niederschläge zu Boden geschlagen wurden. Die bereits keimfähigen Samen geraten mit ihren Keimlingen schon sehr früh in einen „gnadenlosen“ Konkurrenzkampf.

Eine wichtige Erkenntnis, die sich letztlich auf all unsere Feldbeobachtungen stützt, besteht in der Neuformulierung des „fitness“-Begriffs bei Pflanzen, wenn es sich um innerartliche (beobachtbare) Konkurrenz dreht: Über die größte „fitness“ verfügt ein Individuum durch ein schnelleres Wachstum im Vergleich zu seinen Konkurrenten bzw. eines schnelleren Stoffwechsels.

Pollenschlauchkonkurrenz

Über einen schnellen Stoffumsatz müssen auch die Gewinner der oft in hartem Konkurrenzkampf befindlichen (haploiden) Pollenkörner verfügen, wenn sie zur Übertragung ihrer Geschlechtszellen in einen Schlauch auswachsen (vgl. Leins & Erbar 2008, 2010; Abb. 2a–b). Die Nährstoffe, die sie bei diesem Wachstum benötigen, werden von einem Pollenschlauchleitgewebe geliefert. Letzteres erstreckt sich im sog. Stempel, vom Landeplatz der Pollenkörner, der Narbe, bis hin zu den Samenanlagen (siehe z. B. Erbar 2003). Eine Pollenschlauchkonkurrenz lässt sich auf elegante Weise veranschaulichen, wenn man Gynoeceen (Stempel, Fruchtknoten) mit entfärbtem Anilin (bindet an Kallose, welche in der Pollenschlauchwand vorhanden ist) behandelt und als Quetschpräparate unter dem Fluoreszenzmikroskop betrachtet (Abb. 2c). Anfänglich, das heißt im Bereich der Narben und im oberen Griffelteil, drängen sich oft sehr viele Pollenschläuche und bilden einen mehr oder weniger dichten Strang, der nach unten zu, also in Richtung Fruchtknoten mit den Samenanlagen, immer dünner wird (z. B. Erbar 2003). Es gibt einige durch Experimente gewonnene Hinweise, dass diese präzygotische Selektion durch Pollenschlauchkonkurrenz einen vorteilhaften Effekt auf die Nachkommenschaft hat. Der Wettlauf zu den Samenanlagen mag von der Länge des Griffels und von der Zahl der Konkurrenten beeinflusst werden. Die letztere kann nicht höher sein als es die Pollenkapazität der Narbe erlaubt. Eine relativ hohe Pollenkapazität hat beispielsweise wegen seiner auffallend kleinen Pollenkörner der Steinsame (*Lithospermum officinale*, Boraginaceae, Raublattgewächse; siehe Sonnberger 2002). Verglichen mit der niedrigen Anzahl von Samenanlagen im

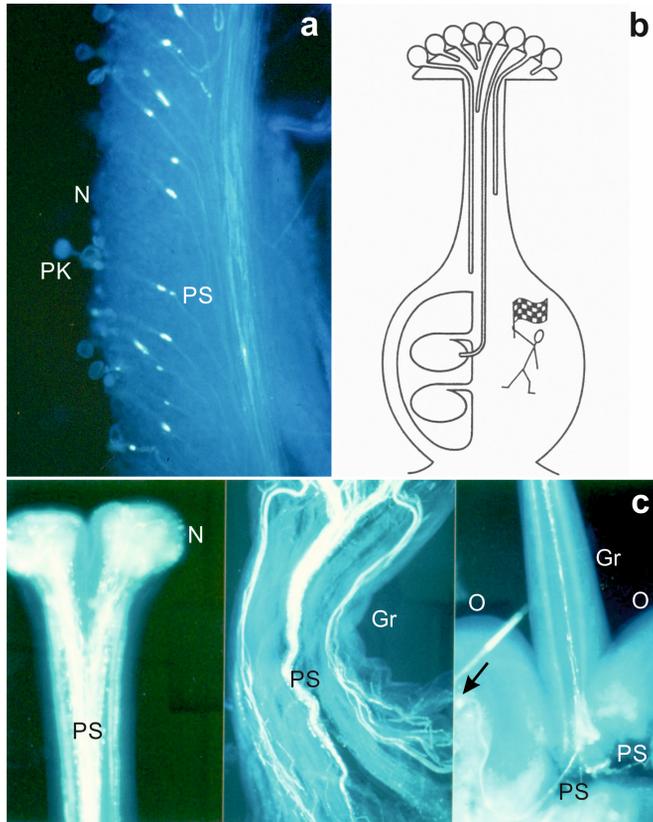


Abbildung 2: Pollenschlauchwachstum und -konkurrenz. – a, c, Fluoreszenzmikroskopische Bilder; Kallose führende Gewebe leuchten auf. – a, Einzelner Griffelast von *Nigella damascena* (Jungfer im Grünen, Ranunculaceae). Nach der Landung der Pollenkörner (PK) auf der Narbe (N) sind die Pollenschläuche (PS) ausgewachsen und suchen Anschluss an das Pollenschlauchleitgewebe. Eigenes Bild. – b, Pollenschlauchkonkurrenz im Stempel: Nur die schnellsten Pollenschläuche „siegen“! Aus Leins & Erbar 2008. – c, Drei verschiedene Präparate vom Steinsamen (*Lithospermum officinale*, Boraginaceae). Die aufleuchtenden Pollenschläuche (PS) befinden sich jeweils im Zentrum des Griffels (Gr). Die übrigen (peripheren) aufleuchtenden Stränge sind dem Kallose-haltigen Assimilat-Leitgewebe zuzuordnen. Gleich nach dem Start, also im oberen Griffelbereich (links; N = Narbe), kommen die Pollenschläuche in arge Bedrängnis, in tieferen Griffelbereichen dünnt sich der „Pollenschlauchstrang“ immer mehr aus (Mitte), und nur ganz wenige erreichen schließlich ihr Ziel, indem sie in die Samenanlagen (Sa) im Ovar (O) eindringen (rechts, Pfeil). Original M. Sonnberger, verändert (siehe auch Sonnberger 2002).

Fruchtknoten – es sind nur vier – löst eine hohe Zahl von Pollenkörnern einen harten Konkurrenzkampf unter den Pollenschläuchen aus (Abb. 2c).

Eine (zufällig zustande gekommene!) Einrichtung zur Verschärfung einer präzygotischen Konkurrenz (= Pollenschlauchkonkurrenz) kann bei einer eventuell auftretenden Verarmung der genetischen Variabilität, die bei Inzucht, also fortwährenden Selbstbefruchtungen (Autogamien), erfolgt, als kompensierend aufgefasst werden. In diesem Zusammenhang konnten wir an einem tropischen Unkraut, nämlich bei *Spigelia anthelmia* (Indianisches Wurmkraut) aus der Familie der Loganiaceae (Brechnussgewächse) eine erstaunliche Beobachtung machen (Erbar & Leins 1999, Leins & Erbar 2008, 2010): Hier deponieren kurz vor Blühbeginn die Staubbeutel (Antheren) den Pollen auf die Narbe derselben Blüte (Abb. 3a), wie es bisweilen in Blüten unterschiedlicher Verwandtschaftskreise beobachtet werden kann, die mit Hilfe eines solchen Ablademechanismus eine portionierte Pollenpräsentation ermöglichen (Leins & Erbar 2008, 2010). Im Gegensatz zu einer solchen sekundären Pollenpräsentation, bei der im Allgemeinen Selbstbefruchtung verhindert wird, entweder dadurch, dass die Narben noch nicht „reif“ sind oder durch die

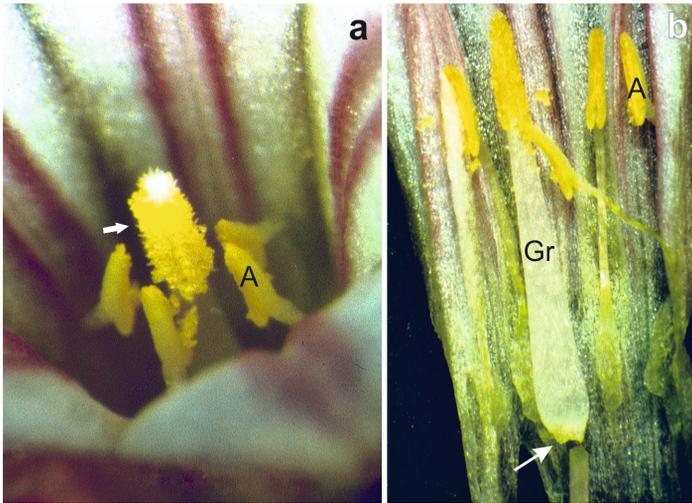


Abbildung 3: Indianisches Wurmkraut (*Spigelia anthelmia*, Loganiaceae). – a, Gerade in Anthese getretene Blüte mit der selbstbestäubten Narbe (Pfeil). – b, Dieselbe Blüte ungefähr 16 Stunden später mit abgetrenntem oberem Griffelteil (aufpräpariert; Pfeil weist auf die Abbruchstelle). A = Anthere (Staubbeutel), Gr = Griffel. Aus Erbar & Leins 1999, verändert.

chemischen Schranken der sog. Selbstinkompatibilität (= Selbstunverträglichkeit; Leins & Erbar 2008, 2009), können bei *Spigelia anthelmia* die Pollenkörner der eigenen Blüte auskeimen. Nach weniger als einem Tag trennt sich jedoch der obere Griffelteil, welcher umgekehrt keulenförmig gestaltet ist, von einem dünnen unteren Teil (Abb. 3b). Der breite Keulenabschnitt wird dabei von vorspringenden Leisten der Staubfäden-(Filament-) ansätze (Abb. 4a, Pfeile) durch Verlängerung der Staubgefäß-Kronröhre (Stamen-Corollentubus) von unten erfasst und vom unteren Griffelteil entfernt. Wir interpretieren diesen Vorgang als ein rigoroses

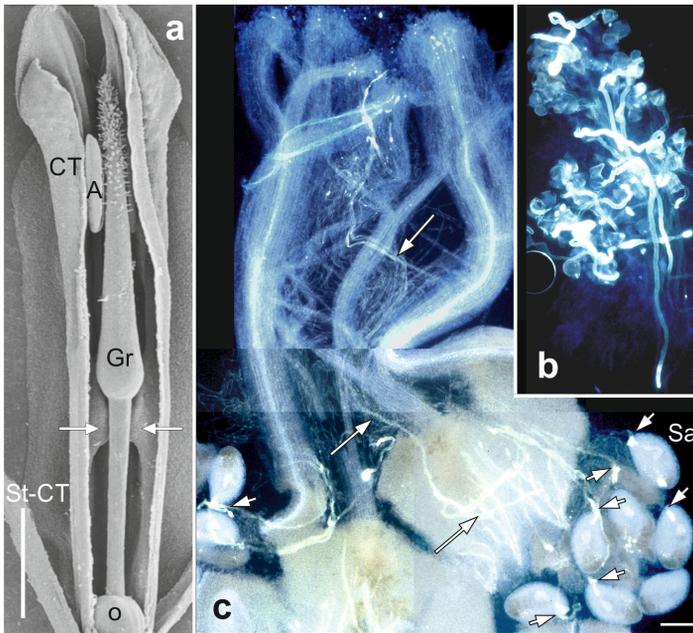


Abbildung 4: *Spigelia anthelmia* (Loganiaceae). – a, Aufgeschnittene junge Blüte (kurz vor Anthese) mit vorspringenden Filament- (Staubfaden-) Leisten (Pfeile). – b-c, Fluoreszenzmikroskopische Aufnahmen ein und desselben Gynoeceums nach Abwurf des oberen Griffelteils (Quetschpräparat!). – b, Narbenregion des oberen Griffelteils mit gekeimten Pollenkörnern. Die hier sichtbaren Pollenschläuche sind die Verlierer; sie können wegen des Griffelabbruchs keine Samenanlagen mehr erreichen. – c, Unterer Stempelbereich mit Pollenschläuchen (lange Pfeile), die bereits in Samenanlagen eingedrungen sind (kurze Pfeile). A = Anthere (Staubbeutel), CT = Kronröhre (Corollentubus), Gr = Griffel, O = Ovar (Fruchtknoten), Sa = Samenanlage, St-CT = Stamen-Corollentubus (Staubgefäß-Kronröhre). Der Messbalken entspricht 1 mm in a, 100 μm in b-c. Aus Erbar & Leins 1999, verändert.

Verhalten, die schnellsten männlichen Gametophyten zu selektieren: Die Pollenschläuche, die den unteren Griffelteil erreicht haben, bevor sich der obere Teil abtrennt, sind die „Gewinner“, wenn sie in die Samenanlagen eindringen (Abb. 4c). Viele „Verlierer“ bleiben im oberen Griffelteil stecken (Abb. 4b). Offensichtlich verzichtet *Spigelia anthelmia* unter Umständen auf einen maximalen Samenansatz zugunsten einer höheren Fitness ihrer Nachkommen.

2.2 Kampfschauplätze bei Insekten

Während unserer vieljährigen Beschäftigung mit den Interaktionen zwischen Insekten und Blumen, die vielfach in einem mutualistischen Verhältnis bei der Bestäubung zueinander stehen, und über das wir weiter unten im Kapitel „Kooperationen“ einiges bemerken möchten, gilt in letzter Zeit mehr und mehr unser Interesse dem kämpferischen Sexual- und Brutverhalten von Insekten, insbesondere von Hautflüglern (Hymenopteren = Wespen und Bienen). Bislang Unbekanntes konnten wir auf Sizilien diesbezüglich aufdecken.⁵ Zwei beeindruckende Beispiele möchten wir hier vorstellen.

Bei der Sizilianischen Schneckenhausbiene *Rhodanthidium siculum*, deren parallel sich abspielendes Sexual- und Brutverhalten im Frühjahr 2014 und 2016 in den Dünen von Vendicari, einem Naturreservat südlich von Syrakus, über Tage hinweg Beobachtung fand, bleiben zwar noch Fragen offen, das gesamte Geschehen aber lässt sich überschreiben mit „Sexuelle Belästigung am Arbeitsplatz“ (Erbar & Leins 2017). Anfangs suchen die Weibchen nach einem der vielen leeren Schneckenhäuser (meist von der Mittelmeer-Sandschnecke *Theba pisana*) und prüfen deren Größe. In einem geeigneten Schneckenhaus wird ein Gemisch aus Sand und Speichel im Nabel des Schneckenhauses deponiert (Abb. 5a). Zwischen mehreren Männchen kommt es nun zu heftigen Kämpfen (Abb. 5b). Bei jeder Gelegenheit versuchen die Männchen, sich mit dem Weibchen zu paaren (Abb. 5d). Große Männchen besetzen das vom Weibchen ausgesuchte Schneckenhaus (Abb. 5c), in das es Pollen und Nektar einbringt (vorzugsweise von der Milchfleckdistel *Galactites tomentosus*, der Kugelkopf-Flockenblume *Centaurea sphaerocephala*, der

⁵ Einen Kampf unter verschieden großen Männchen der Sizilianischen Mörtelbiene *Chalicotoma sicula* auf einem Paarungsplatz haben wir bereits 2021 in HBJBO 6 vorgestellt (Erbar & Leins 2021).



Abbildung 5: Sizilianische Schneckenhausbiene (*Rhodanthidium siculum*). – a, Ein Weibchen markiert ein leeres Schneckenhaus im Bereich des Nabels mit einem Sand-Speichel-Gemisch (Pfeil). – b, Frontaler Luftkampf zweier rivalisierender Männchen. Sie greifen sich gegenseitig mit offenen, scharfen, zangenartigen Mandibeln an. In der Regel gewinnt das kräftigere der beiden und übernimmt dann das vom Weibchen ausgesuchte Schneckenhaus. – c, Das Männchen erwartet das Weibchen am Schneckenhaus. – d, Sekunden später kommt es zur Kopulation. Eigene Aufnahmen, Sizilien März/April 2014, 2016.

Kronen-Wucherblume *Glebionis coronaria*, Asteraceae, und dem Kreta-Hornklee *Lotus creticus*, Fabaceae; siehe Abbildungen in Erbar & Leins 2017). Das Einbringen der Verpflegung für die Brut dauert etwa 2–3 Stunden, manchmal auch mehrere Stunden. Während dieser Zeit wird das Weibchen alle 2 Minuten (anfangs sogar noch häufiger) zur Kopulation aufgesucht, vorzugsweise von einem großen Männchen, aber gelegentlich kommt es auch zur Paarung mit kleinen Männchen. Nach der Ablage von ein oder zwei Eiern verschließt das Weibchen das Schneckenhaus mit Muschel- oder Schneckenschalenstücken, die mit Sand und Speichel vermischt sind (Abb. 6a–b). Das Weibchen transportiert das verschlossene Schneckenhaus dann an einen sicheren Ort (Abb. 6c). Je nach Wetterbedingungen kann dies mehrere Tage dauern. Die maximal beobachtete Bewegungsdistanz betrug etwa 10 m. Schließlich wird das fertige Schneckenhaus vergraben, meist unter



Abbildung 6: Sizilianische Schneckenhausbiene (*Rhodanthidium siculum*). – a, Nach der Eiablage auf einem Pollen-Nektargemisch beginnt das Weibchen mit dem Verschluss des Schneckenhauses. – b, Mit passenden (oder passend „geschnittenen“) Muschel- und Schneckenschalenstückchen, vermischt mit Sand und Speichel „kunstvoll“ (Terrazzo-artig) verschlossenes Schneckenhaus. – c, Transport des verschlossenen Schneckenhauses an einen geschützten Ort. – d, Verbuddeln des Schneckenhauses, meist im Boden unter einer Pflanze. Eigene Aufnahmen, Sizilien März/April 2014, 2016.

einer Pflanze. Das Vergraben folgt einem bestimmten Bewegungsmuster, indem das Bienenweibchen hinter dem Schneckenhaus gräbt und rückwärts gehend vor dem Schneckenhaus den aus der Höhle entfernten Sand ablädt (Abb. 6d).

Die äußerst zahlreichen Begattungen durch verschieden große Männchen könnten vielleicht auf die Größenunterschiede der zwar im Vergleich zu den Männchen kleineren Weibchen einen genetischen Einfluss nehmen. Dazu muss man wissen, dass die Männchen aus unbefruchteten Eiern hervorgehen, also haploid sind. Jedenfalls ist der Größenunterschied bei den Weibchen von fast existentiellern Vorteil, wenn man bedenkt, dass die mit Nektar und Pollenkörnern zu befüllenden

leeren Schneckengehäuse (von der Mittelmeer-Sandschnecke *Theba pisana* und auch der Schokoladenbandschnecke *Eobania vermiculata*) ebenfalls unterschiedlich groß sind. Eine Befüllung folgt natürlich wieder einmal dem Ökonomischen Prinzip!

Geradezu einen Massenüberfall auf ein Weibchen von miteinander kämpfenden Männchen erleben wir – ebenfalls wieder auf Sizilien – unter einem Johannisbrotbaum (*Ceratonia siliqua*, aus der Familie der Hülsenfrüchtler, Fabaceae, Unterfamilie Caesalpinioideae). Unter dem Johannisbrotbaum (Abb. 7a, landeinwärts unweit von Vendicari Nord) lassen sich in der Erde lebende riesige Käferlarven beobachten (Abb. 7b); es sind die Engerlinge des Nashornkäfers (*Oryctes nasicornis*), der zur Familie der Blatthornkäfer (Scarabaeidae) gehört. Diese Käferlarven bilden das Nahrungssubstrat für Wespenlarven der Großen Dolchwespe (*Megascolia bidens*), aus deren Puppen – zeitlich versetzt – männliche oder weibliche Tiere hervorgehen; es schlüpfen die männlichen wohl deutlich vor den weibli-

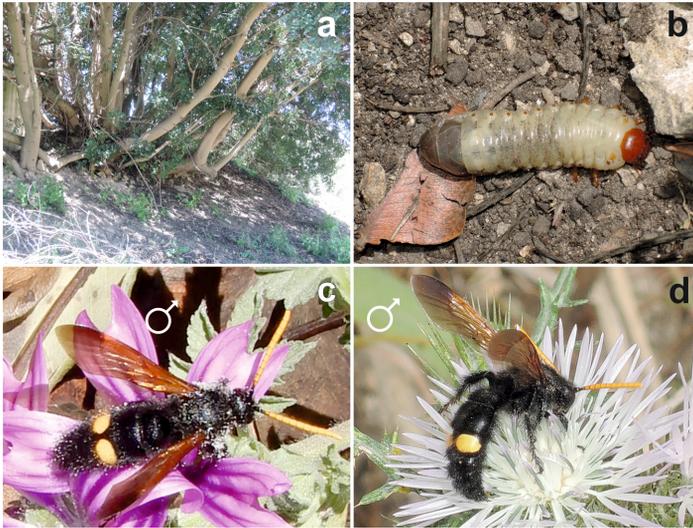


Abbildung 7: Große Dolchwespe (*Megascolia bidens*). – a, Balz- und Brutplatz unter einem Johannisbrotbaum (*Ceratonia siliqua*, Fabaceae-Caesalpinioideae). – b, Unvermutet aus dem Boden auftauchender (und dann auch wieder verschwindender) Engerling des Nashornkäfers (*Oryctes nasicornis*). – c–d, Männchen suchen nach Nektar an Blüten der unmittelbaren Umgebung. – c, *Malva sylvestris* (Malvaceae). – d, Milchfleckdistel *Galactites tomentosus* (Asteraceae). Eigene Aufnahmen: nahe Vendicari Nord/Eloro, Sizilien, April 2018 und 2019.



Abbildung 8: Große Dolchwespe (*Megascolia bidens*). – a–c, Momentaufnahmen aus einem Video. – a, Ein Weibchen – kenntlich an dem roten Kopf – schlüpft gerade aus dem Boden. – b, Unmittelbar danach wird es (Pfeil) von einem Männchen entdeckt. – c, Ein weiteres Männchen nähert sich. – d–e, Kugelförmige, sich bewegende Haufen von mehreren Männchen (mit Sternchen markiert), in dem immer wieder der rote Kopf des Weibchens (Pfeile) sichtbar wird. – f, Letztlich (so etwa nach 10 Minuten) kommt ein Männchen zur Kopulation. Eigene Aufnahmen: nahe Venticari Nord/Eloro, Sizilien, April 2018 und 2019.

chen Tieren. Zahlreiche (etwa 30–40) männliche Tiere (kenntlich am schwarzen Kopf, den schwefelgelben Fühlern und den zwei gelben Flecken am Hinterleib, Abb. 7c–d) schwärmen auf einem Balzplatz von wenigen Metern Umfang dicht über der Erdoberfläche im Flug hin und her. Dies geschieht vom späten Vormittag an bis um die Mittagszeit. Zwischendurch suchen sie in der unmittelbaren Nähe des Paarungsplatzes befindliche Blumen auf, um ihren Energiebedarf durch die Aufnahme von Nektar zu decken (Abb. 7c–d).

Erscheint ungefähr um die Mittagszeit, wie wir immer wieder beobachten konnten, an der Erdoberfläche ein gerade geschlüpftes Weibchen (Abb. 8a), stürzen

sich in Sekundenschnelle die zahlreichen Männchen auf dieses eine Weibchen (Abb. 8b–c), wohl olfaktorisch angezogen von einem Sexuallockstoff, den das Weibchen emittiert. Es entsteht eine ungerichtet sich bewegende Kugel aus um die „Gunst“ des Weibchens kämpfenden Männchen, und in dieser Kugel befindet sich das Weibchen (Abb. 8d–e). Manchmal wird diese (ungerichtet) wandernde Kugel an einem Hindernis in zwei oder drei Kugeln geteilt, aber nur eine beinhaltet natürlich das Weibchen, deren flüchtiger Lockstoff sich wahrscheinlich zuvor auf die Männchen verteilt hat. Nach einigen Minuten nimmt die Zahl der umschwirrenden Männchen ab und das Weibchen mit ihrem orangeroten Kopf und den ebenso gefärbten, etwas kürzeren Fühlern wird unter dem „Männerhaufen“ sichtbar (Abb. 8d–e). Schließlich hat es ein Männchen geschafft, die Begattung durchzuführen (Abb. 8f). Das „erschöpfte“ Weibchen kann jetzt auf der Hand näher betrachtet werden (Abb. 9a). Auffallend sind die zu einer Schaufel zusammenneigenden Mandibeln (Pfeil in Abb. 9a), die zum Graben in der Erde bei der Suche nach einem Engerling Benutzung finden. Bei der Stärkung vor der Eiablage kann man gut erkennen, dass die Weibchen sich von den Männchen zusätzlich durch den Besitz von vier gelben Punkten auf dem Hinterleib unterscheiden (Abb. 9b–c).

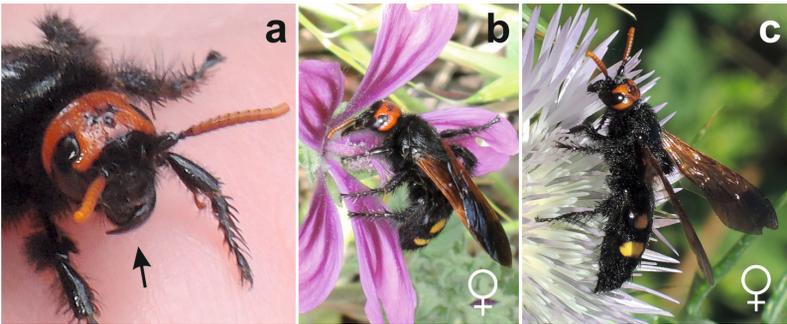


Abbildung 9: Weibchen der großen Dolchwespe (*Megascolia bidens*). – a, Kopf mit den zum Graben geeigneten Mandibeln (paarige Oberkiefer, Pfeil). – b–c, Nektarsuche an den gleichen Blüten der unmittelbaren Umgebung, die auch die Männchen aufsuchen. – b, *Malva sylvestris* (Malvaceae). – c, Milchfleckdistel *Galactites tomentosus* (Asteraceae). Befinden sich zufällig Weibchen und Männchen nach erfolgter Kopulation an ein und demselben Blumenkopf, so interessieren sich beide Geschlechter nicht mehr füreinander. Eigene Aufnahmen: nahe Vendicari Nord/Eloro, Sizilien, April 2018 und 2019.

3 Kooperationen unter Lebewesen

Kooperationen sind von unterschiedlicher Intensität. Sie reichen von einer „lockeren“ Gildenbildung über einen Mutualismus bis hin zu einer strengen (obligaten) Symbiose.

3.1 Gilden

Eine „lockere“ Kooperation kann man in der Biologie, angelehnt an den nicht eindeutig zu definierenden (mittelalterlichen) Begriff der Gildenbildung, im Zusammenschluss von Organismen unterschiedlicher Herkunft (bzw. unterschiedlicher verwandtschaftlicher Stellung) zur Förderung eines gemeinsamen Vorteils sehen. Nennen wir sie eine unidirektionale Kooperation. Wenn beispielsweise zu einer bestimmten Jahreszeit in einem bestimmten Lebensraum von kleinerem oder größerem Ausmaß eine Mehrzahl der Pflanzenarten die gleiche Blütenfarbe hat, kann dies verstärkend auf die Anlockung bestimmter (farbensteter) Insekten (z. B. Bienen) wirken. Im Zusammenhang mit einer Gildenbildung können wir vielleicht auch folgende Erscheinung am Ätna auf Sizilien interpretieren. Auf alten Lavaströmen im Bereich Piano Provenzana an der Nordost-Flanke des Vulkans und in alten Kraterschlunden der Crateri silvestris (die vor etwa 100 Jahren noch aktiv waren) finden wir breit kegelförmige, reich und dicht verzweigte Zwergsträucher, die an ihren Außenflächen von Weitem gesehen vielfach weiße oder gelbe oder blaue mehr oder weniger große „Flecken“ aufweisen (Abb. 10a–b). Nähert man sich diesen Sträuchern, wird man gewahr, dass es sich bei den „Flecken“ tatsächlich um dicht zusammen stehende Blüten handelt. Es sind jedoch nicht die Blüten des Strauches; die Blüten gehören zu krautigen Pflanzen, die im Boden unter dem Strauch offensichtlich noch genügend Platz finden. Bei den weißblühenden Pflanzen handelt es sich um einen Vertreter der Nelkengewächse (Caryophyllaceae), nämlich das Filzige Hornkraut (*Cerastium tomentosum*, Abb. 10c). Bei dieser Art entstehen die aufrechten Blütenprosse aus horizontal wachsenden ausläuferartigen Kriechsprossen, die überall dort, wo sie den Boden berühren, sprossbürtige Wurzeln ausbilden können. Die gelbblühenden Gewächse vertreten mit einer Art des Schöterichs (Abb. 10d), nämlich *Erysimum bonannianum*, die Kreuzblütlerfamilie (Brassicaceae), und schließlich haben wir mit dem blau bis weiß blühenden Ätna-Veilchen (*Viola aethnensis* ssp. *aethnensis*, Abb. 10e) noch einen Vertreter der Veilchengewächse (Violaceae) vor uns.

Und wohin gehört der Strauch, der mehr oder weniger gleichzeitig mit den genannten krautigen Gewächsen blüht? Man kann bei Näherung sofort erkennen, dass dieser ein Schmetterlingsblütler (Fabaceae-Faboideae) ist, der „spino santo“,

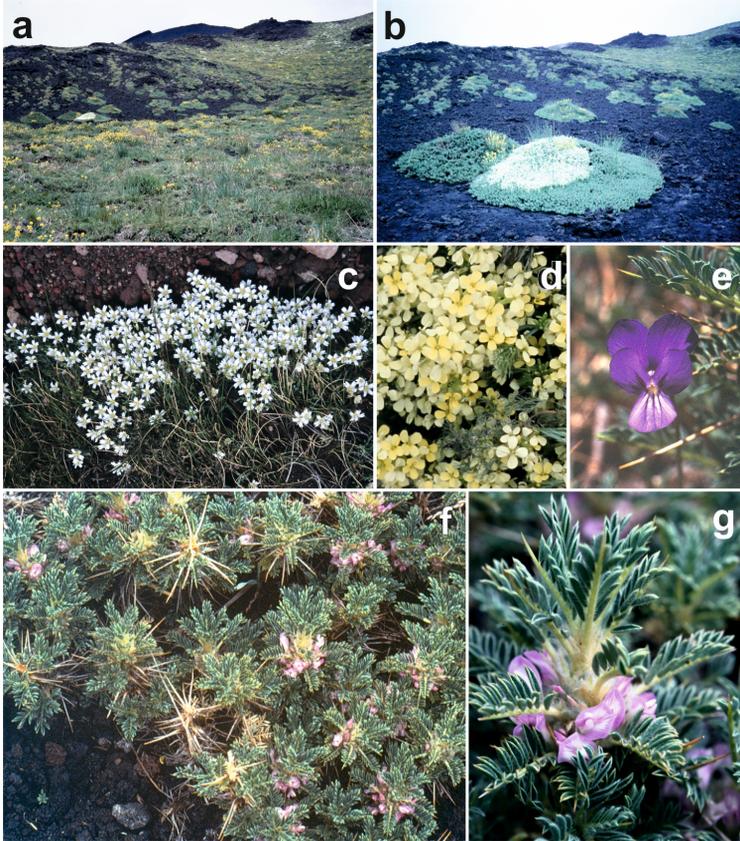


Abbildung 10: Dornpolsterstufe am Ätna (Sizilien; oberhalb 1900mNN). – a, Vegetation auf Lava. – b, Dornpolster mit darin Schutz suchenden (unbewehrten) Pflanzen. – c, Filziges Hornkraut (*Cerastium tomentosum*, Caryophyllaceae) in einer am Ätna endemischen Varietät (var. *aethnaeum*). – d, Schöterich (*Erysimum bonannianum*, Brassicaceae), ein Endemit Siziliens (Ätna, Madonie, Nebroden). – e, Ätna-Veilchen (*Viola aethnensis* ssp. *aethnensis*; Violaceae), in der Unterart ebenfalls ein Endemit am Ätna. – f–g, Ätna-Tragant (*Astragalus siculus*, Fabaceae), eine weiterer Endemit des Vulkans. Der sich in den kompakten Kissen dieser Pionierpflanze ansammelnde feine Lavasand bietet anderen Pflanzen Lebensraum. Die Dornen werden von der stehenbleibenden Rachis der Fiederblätter gebildet. Eigene Aufnahmen: Ätna, Sizilien, 2001.

der Ätna-Tragant (*Astragalus siculus*, Abb. 10f–g). Seine in kompakten Ständen sich befindenden violetten Blüten verstecken sich etwas zwischen den Blättern und sind von der Ferne kaum zu erkennen. Die Fernanlockung von Insekten für die Bestäubung wird durch das farbliche „Herausstechen“ der den Begleitpflanzen angehörenden Blüten stark erhöht.

Es mag vielleicht eine „Geschmacksache“ sein, hier von einer Gildenbildung zu sprechen; Voraussetzung für eine in diese Richtung zielende Interpretation müsste natürlich der Besuch von nicht blumensteten Insekten sein, damit Strauch und krautige Begleitpflanzen gleichermaßen profitieren. Wir haben aber oft (an den unterschiedlichsten Habitaten) beobachtet, dass eine konsequente Blumenstetigkeit nicht immer vorzufinden ist. Eine weitere Interpretation kann auch in die Richtung eines Mutualismus gehen: Insektenanlockung versus Schutz der krautigen Begleitpflanzen durch den Strauch mit seinen äußerst scharfen Dornenspitzen, in die jeweils die Rhachis der gefiederten Blätter ausläuft (Abb. 10f–g). Des Weiteren kann ein Vorteil auch nur auf der Seite der zarten Begleitpflanzen zugesprochen werden, die bei zu starker Windeinwirkung durch den Strauch ihren Halt finden. Als Evolutionsbiologen, die sich insbesondere für Selektionsprozesse interessieren, wissen wir natürlich, dass, wenn die Frage nach dem Sinn und Zweck einer ungewöhnlichen Erscheinung auftaucht, wir schnell einer Überinterpretation anheimfallen können. Der die Evolution begleitende Zufall lässt, sofern dieser nicht zu einem negativen Ergebnis führt, alles zu. In den folgenden Abschnitten wollen wir uns mit eindeutig erwiesenen Mutualismen auseinandersetzen.

3.2 Mutualismen

Unter einem Mutualismus verstehen wir in der Biologie eine Interaktion zwischen verschiedenen Organismen oder -gruppen zu beiderseitigem Vorteil, wobei die Vorteile sich (im Gegensatz zu einer Gilde) qualitativ unterscheiden. Mutualismen wirken also bi- oder sogar multidirektional.

Wechselseitige Beziehungen zwischen Blüten und Tieren

Im Mittelpunkt des Interesses stehen (gerade heutzutage!) die Beziehungen zwischen Blumen und insbesondere Insekten, welche letztere für die Übertragung der Pollenkörner auf die Narbe, den Startplatz des Pollenschlauchrennens (siehe weiter vorne), in sehr vielen Fällen (wohl bei ungefähr 80% der Blütenpflanzenarten)

verantwortlich sind. Die Blüten- oder Bestäubungsbiologie wurde von Christian Konrad Sprengel mit seinem berühmten und bahnbrechenden Werk „Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“ begründet (erschienen 1793). Es war die Zeit Goethes, der als Essentialist von Sprengels Werk nichts hielt.⁶ Erst 50 Jahre nach seinem Tod erntete dieser große Wissenschaftler von Charles Darwin höchste Anerkennung⁷ (vgl. Wagenitz 1993). Nach Sprengel hat vor allem Stefan Vogel den aktuellen Stand dieses Wissenschaftszweigs über Jahrzehnte mit seinen äußerst zahlreichen Schriften geprägt (das vollständige Literaturverzeichnis ist aufrufbar unter https://sfb.univie.ac.at/fileadmin/user_upload/p_sfb/Vogel_Stefan/vogel_stefan_publications.pdf). Innerhalb der modernen Biodiversitätsforschung ist die Blütenbiologie nicht mehr weg zu denken. Sie dürfte eine wichtige Grundlage bilden für die Lösung des vom Menschen verursachten Katastrophen trächtigen Problems des Insektensterbens.

Zu einem besseren Verständnis der immensen Vielfalt innerhalb der mutualistischen Beziehungen wollen wir uns ein paar Gedanken darüber machen, wie es überhaupt im Verlauf der Erdgeschichte dazu kam, dass Blüten Insekten (und welche?) als Pollen übertragende Vehikel benutzen. Kurz zusammengefasst lässt sich vermuten, dass dem Bestäubungsmutualismus ein parasitäres Verhältnis vorausging. Pollen fressende (oder aufschlüpfende) Insekten (Käfer, Fliegen, Urmotten) mögen einen entsprechenden Selektionsdruck ausgeübt haben, der durch einen zufälligen (!) „genialen Trick“ beantwortet wurde, indem die die Pollen produ-

⁶ Goethe sagt zu der „Sprengelischen Vorstellungsart“: „Nach meiner Meynung erklärt sie eigentlich nichts; sie legt nur der Natur einen menschlichen Verstand unter . . .“ (Brief vom 26.2.1794 an den Botaniker August Batsch <http://www.zeno.org/Literatur/M/Goethe,+Johann+Wolfgang/Briefe/1794>, dem ersten Direktor des wissenschaftlichen Botanischen Garten in Jena). In seinem Gedicht „Gleich und Gleich“ aus dem Jahre 1814 spricht Goethe allerdings von einem „Blumenglöckchen“, das „früh gesproset“ war und weiter schreibt er: „Da kam ein Bienchen und naschte fein – Die müssen wohl beide für einander sein. Ob für Goethe „Dichtung oder Wahrheit“ – kürzer lässt sich die Arbeit Sprengels nicht zusammenfassen.

⁷ Darwin wurde 1841 von Robert Brown auf das Werk Sprengels aufmerksam gemacht. Der Gedanke der Förderung der Fremdbefruchtung war wohl das, was Darwin an dem Buch besonders beeindruckte und seinen eigenen Ideen entgegen kam; dass dauernde Selbstbestäubung für die Variabilität und damit für die Evolution von Nachteil ist, war naheliegend, wenn auch die Kenntnis der genetischen Grundlagen dafür noch völlig fehlte. Das blütenökologische Hauptwerk Darwins beschäftigt sich mit der Bestäubung von Orchideen. Die Blütenökologie lieferte Darwin wichtige Argumente für die Fähigkeit der Natur, Anpassungen durch Selektion hervorzurufen.

zierenden und Samenanlagen tragenden Organe, die bei den Nacktsamern (Gymnospermen) voneinander getrennt sind, zusammengefasst werden zu dem, was man als Zwitterblüte bezeichnet; es mussten lediglich die Samenanlagen in ihre tragenden Strukturen eingepackt werden und schon sind wir bei den Bedecktsamern (Angiospermen = Blütenpflanzen). Die Pollen fressenden Insekten kommen jetzt mit den Narben der Samenanlagen-Verpackungen, d. h. den Fruchtblättern (Karpellen), in Berührung und können die an ihrer Körperoberfläche von anderen Blüten mitgebrachten Pollenkörner dort deponieren. Das sich zwangsläufig ergebende Zwitterblumen-Problem, nämlich die Gefahr einer Inzucht, wird, wie oben schon angedeutet, durch unterschiedliche Mechanismen zumindest eingeschränkt (Leins & Erbar 2008, 2010).

Zeitlich gesehen kann aufgrund fossiler Indizien im Moment davon ausgegangen werden, dass sich die Zwitterblütenbildung zusammen mit dem Einschluss der Samenanlagen in der Unteren Kreidezeit, also vor 140–150 Millionen Jahren (oder vielleicht noch früher?) abgespielt haben mag.⁸ Die ersten Blüten bestäubenden Insekten sind bei den damals schon existierenden Käfern, Fliegen und den Urmotten zu suchen. Entsprechend dem ersten Nahrungsangebot, nämlich Pollen, sind diese in der Lage mit ihren Mundwerkzeugen letzteren aufzunehmen und bis auf die aus unverdaulichem Sporopollenin bestehenden Wandbestandteile aufzuschließen, wobei nur Käfer und Urmotten mit ihren kauend-beißenden Mundwerkzeugen Pollenkörner knacken können. Wahrscheinlich schon früh in der Evolution der Blütenpflanzen kam ein viel billigeres Nahrungsmittel „auf den Markt“, das sowohl Pollen zu sich nehmenden Fliegen als auch Käfern als Lockspeise angeboten wurde, nämlich Nektar. Dies gab Anlass für eine gekoppelte Evolution (Coevolution) zwischen den Mundwerkzeugen und der Lage des von Nektardrüsen sezernierten Nektars mit dem Ergebnis einer gekoppelten Anpassung (Coadaptation). In sehr vielen Fällen konnte der Nektar die wertvolle Pollenproduktion „herunterfahren“, indem weniger der Pollen produzierenden Staubgefäße ausgebildet wurden. Und

⁸ Pollen- und teilweise Blattfossilien der Angiospermen werden auf ein Alter von ca. 140–130 Millionen Jahre datiert (Friis et al. 2011). Das berühmte Fossil *Archaeofructus* (Alter: 125 Millionen Jahre) ist der erste direkte Beleg für den Einschluss der Samenanlagen in Fruchtblättern (Sun et al. 1998, 2002). Plausible Versuche der Altersbestimmung mit einer molekularen Uhr schätzen das Alter der Angiospermen auf etwa 145–208 Millionen Jahre (Sanderson et al. 2004, Kim et al. 2004, Anderson et al. 2005).

dies mag dann auch der Startpunkt für die „rasante“ Entwicklung Ressourcen ärmerer krautiger Pflanzen gewesen zu sein. Welch' ein Erfolg! Ökonomie ist eben alles! Wespen und Bienen, die sog. Hautflügler (Hymenopteren), entwickelten schließlich schlürfende und saugende Mundwerkzeuge im Zusammenhang mit der Verlagerung der Nektarquelle in eine Tiefe von bis zu 1,5 cm. Nektar bergende Röhren unterschiedlicher morphologischer Natur (u. a. Kronröhren, Achsenröhren, Sporne) entstehen wahrscheinlich erst vor ca. 100 Millionen Jahren. Es vergingen weitere 30 Millionen Jahre bis (etwa vor 70 Millionen Jahren) die Schmetterlinge ihre langen Rüssel bekamen und bei den Blüten coadaptativ entsprechend lange Röhren ausgebildet wurden (u. a. Labandeira & Sepkoski 1993, Grimaldi 1999, Grimaldi & Engels 2005, Friis et al. 2011).

Weitere Anpassungen der Blüten an bestimmte Bestäuber bzw. Bestäubergruppen kamen hinzu. Diese orientieren sich einseitig an bestimmte Auslösemuster von Verhaltensweisen, die etwa den Fress-, Sexual- und Bruttrieb betreffen. Dabei spielen optische und olfaktorische Komponenten eine wichtige Rolle (zu Farben und Mustern siehe Erbar & Leins 2019). Alle auf bestimmte Bestäubergruppen zugeschnittene (funktionsgekoppelte) Eigenschaften lassen sich als sog. Tierblumen-Syndrome zusammenstellen. Die wichtigsten Tierblumen-Syndrome sind in Abb. 11 wiedergegeben. Neben den Insektenblumen ist die Tabelle um zwei weitere Syndrome erweitert. Den Insekten haben sich als Bestäuber einige Wirbeltiere hinzu gesellt, vor allem Vögel und Fledermäuse (heute in der Zoologie als Flattertiere bezeichnet). Die Blumen haben dabei mit eigenen Syndromen ihre entsprechende Anpasstheit entwickelt. Es ist jedes Mal ein Erfolgserlebnis, bei der Betrachtung einer Blüte aufgrund ihres Syndroms den Bestäuber vorherzusagen und dieser sich dann auch tatsächlich zeigt (Abb. 12). Es ist jedoch nicht immer so, dass Blumen auf nur eine Tiergruppe angewiesen sind. Bei den sog. Generalisten, Blumen bei denen der Nektar leicht zugänglich ist, können sich natürlich Insekten sowohl mit kürzeren als auch mit längeren Rüsseln einfinden. So zählen beispielsweise die Doldenblütler (Apiaceae) zu den Generalisten mit einem hohen Bestäuberspektrum. Generalisten und Spezialisten unter den Blumen sind durch viele Übergänge miteinander verbunden. Streng abgegrenzt sind solche Blütenpflanzen, deren Blüten mit einem hochkomplexen Syndrom nur auf eine Tier-Art zugeschnitten sind. Bei Ragwurz- (*Ophrys*-) Arten (Orchidaceae) liegen solche engen Bindungen sogar nur mit männlichen Tieren einer Hautflügler-Art vor (z. B. Paulus 2007, Erbar 2017). Neben solchen Extremfällen herrscht

<p style="text-align: center;">Käferblumen-Syndrom</p> <ul style="list-style-type: none"> • relativ große, derbe, offene Blüten, Schalen- und Scheibenblumen • Androeceum aus vielen Stamina mit hoher Pollenproduktion • Blütenfarben weiß, gelblich, bräunlich, rot • Düfte fruchtig, faulig-fruchtig • Nektar bei ursprünglichen (primären) Käferblumen fehlend, wenn vorhanden (bei sekundären Käferblumen), dann oft frei zugänglich 	<p style="text-align: center;">Fliegenblumen-Syndrom</p> <ul style="list-style-type: none"> • Scheiben-, Schalen-, Kesselfallen- und Klemmfallenblumen • Nektar frei zugänglich, fehlt in Täuschblumen (z.B. Aasfliegen- und Plitzmückenblumen) • Blütenfarben schmutzig-weiß, schmutzig-gelb, grüngelb, rotbraun (fleischfarben / Bruttrieb!) • Düfte aminoid, aasähnlich (ekelerregend, meist in Kombination mit rotbrauner Blütenfarbe) oder fruchtig, zitronig
<p style="text-align: center;">Bienenblumen-Syndrom</p> <ul style="list-style-type: none"> • Glocken-, Rachen-, Masken-, Lippen-, Fahnen-, kürzere Stielteller-, Pinselblumen • Nektar bis zu 15 mm tief in Röhren (deutlich enger als der Insektenkörper) verborgen • Blütenfarben gelb, blau, weiß; kein reines Rot; Blütenmale! • Düfte fast ausschließlich angenehm (Parfumdüfte, Honigdüfte) 	<p style="text-align: center;">Wespenblumen-Syndrom</p> <ul style="list-style-type: none"> • Scheiben- und Schalenblumen, kurze Glocken- und Rachenblumen • Nektar frei (bzw. leicht) zugänglich • Blütenfarben braun, weißlich, grünlich, gelblich, hell-violett, bläulich
<p style="text-align: center;">Tagfalterblumen-Syndrom</p> <ul style="list-style-type: none"> • langröhrlige Blumen, Stieltellerblumen • Nektar bis zu 40 mm tief in schmalen Röhren verborgen • Blütenfarben rot, blau, gelb, seltener weiß; oft Blütenmale • Düfte angenehm, nicht sehr intensiv • oft "Schaukelantheren" 	<p style="text-align: center;">Nachtfalterblumen-Syndrom</p> <ul style="list-style-type: none"> • meist extrem langröhrlige Blumen, oft ohne Landemöglichkeit (Nachtschwärmerblumen), zuweilen Bürstenblumen • Nektar bis zu 200 mm tief (zuweilen noch tiefer) verborgen • Blütenfarbe meist weiß • Düfte intensiv parfümartig • "Schaukelantheren" • Anthese und Duftemission nachts
<p style="text-align: center;">Vogelblumen-Syndrom</p> <ul style="list-style-type: none"> • oft große und robuste Blüten (bzw. Blütenstände), Röhren-, Rachen-, Glocken-, Pinsel- und Fahnenblumen; oft ohne Landemöglichkeit (dann Bestäubung im Schwirr- oder Rüttelflug) • Blütenfarben meist rot, oft Rot-Schwarz-Kontrast • Düfte schwach oder fehlend • Nektar verschieden tief verborgen, hohe Nektarproduktion, Zuckergehalt oft gering 	<p style="text-align: center;">Fledermausblumen-Syndrom</p> <ul style="list-style-type: none"> • oft weit geöffnete ± derbe Blumen (Blüten bzw. Blütenstände), frei zugänglich (oft Cauliflorie oder Penduliflorie), Glocken-, Trichter-, Rachen- und Pinselblumen • Blütenfarben schmutzig-gelblich, weißlich, grünlich-violett • Düfte oft intensiv, säuerlich, kohligartig • Anthese und Duftemission nachts • viel Nektar, oft schleimig

Abbildung 11: Die verschiedenen Tierblumen-Syndrome mit ihren funktionsgekoppelten Merkmalen. Aus Leins & Erbar 2008, verändert.

unter den interagierenden Beziehungen eine unermessliche Vielfalt, was den unterschiedlichen Grad der Bindung zwischen den Partnern betrifft. Auch die Art der „Belohnung“ des Bestäubers muss nicht immer die Verköstigung sein (neben Pollen und Nektar werden zuweilen, wie beim Gilbweiderich *Lysimachia punctata*, auch fette Öle geboten). Weitere Angebote für Bienen sind Harze (für den Nestbau), Parfüm in Form ätherischer Öle (spielen eine Rolle beim Balzverhalten), Brutplätze und Schutz- oder Schlafplätze. Schlafplätze bieten etwa die Blüten der zu den Orchideen gehörenden Zungenstendel- (*Serapias*-) Arten aus dem Mittelmeergebiet, in denen ab dem Nachmittag häufig solitäre männliche Bienen im „Schlaf“ zu beobachten sind (Abb. 13a). Hinter einem Landeplatz befindet sich eine von der Blütenhülle geformte kleine Höhlung, das zum Übernachten geeignete „Schlafgemach“. Beim Suchen nach einer geeigneten Blüte kann die Bestäubung dieser Blüte erfolgen.

Außer einer „teuren“ Lockspeise aus Nektar und Pollenkörnern wird von den Blüten der in Bergwiesen wachsenden Trollblume (*Trollius europaeus*) aus der Familie der Hahnenfußgewächse (Ranunculaceae) einer bestimmten Fliegengattung sogar noch ein Brutplatz angeboten (Abb. 13b–d). Die häufigste Art unter den Bestäubern ist nach der Trollblume benannt. Die Trollblumen-Fliege (*Chiastochaeta trollii*) legt jeweils ein Ei auf einige wenige viele Samenanlagen beherbergende Fruchtblätter (Karpelle). Die Fliegenlarven bohren sich hinein und ernähren sich von den sich entwickelnden Samenanlagen. Den Verlust von Samen können die Pflanzen offensichtlich in Kauf nehmen; es bleiben noch viele reife Samen übrig, da für gewöhnlich die Zahl der intakten Karpelle diejenige der geschädigten bei weitem übersteigt (Pellmyr 1989, 1992). Die Blütenhüllblätter der Trollblume neigen über den ausschlaggebenden inneren Organen (Nektarorgane, zahlreiche Staubgefäße, zahlreiche Karpelle) zusammen und lassen zwischen sich nur eine kleine Öffnung. Dies mag die Attraktivität der Blüte für andere Besucher mindern. Zuweilen finden sich Kleininsekten im Innern der „Blütenkugel“. Es ist jedoch fraglich, ob diese vielleicht Schutz suchenden Insekten effizient zu einer Bestäubung beitragen. Die Grenze zwischen einem Mutualismus und einem parasitären Verhältnis scheint vielleicht ein wenig verwischt.

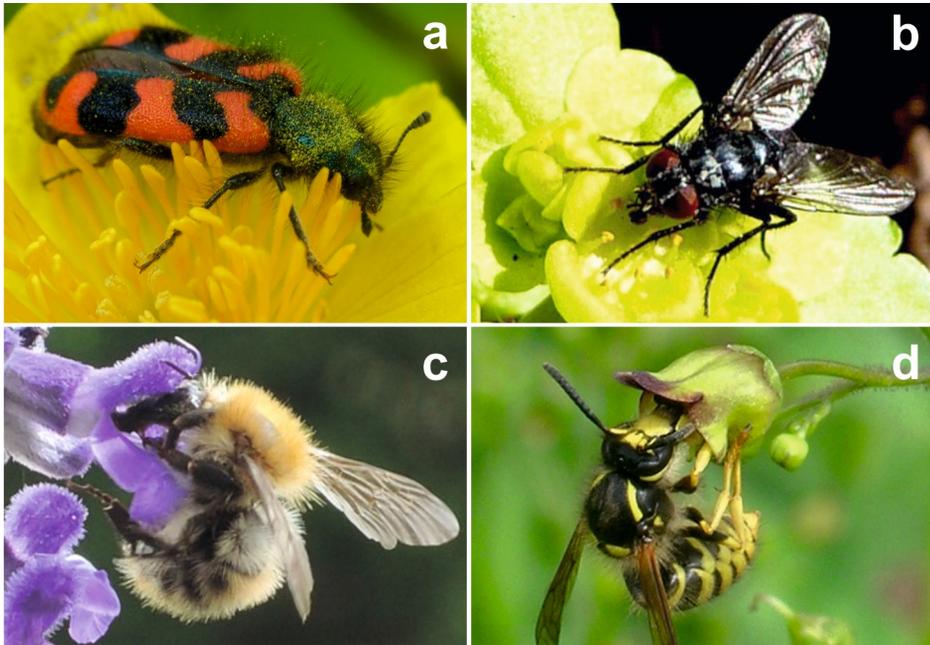


Abbildung 12.1: Bestäuber-Beispiele für typische Blumen aus dem jeweiligen Syndrom (siehe Abb. 11). – a, Zottiger Bienenkäfer *Trichodes alvearius*, der in den offenen, schalenförmigen Blüten der Sumpfdotterblume (*Caltha palustris*, Ranunculaceae) Pollen und Nektar erreichen kann. – b, Die Fliege leckt mit ihrem Tupfrüssel den leicht zugänglichen Nektar (ausgeschieden im Bereich Ovardach und Achsenbecher) in einer Blüte des Wechselblättrigen Milzkrauts (*Chrysosplenium alternifolium*, Saxifragaceae). – c, Mit ihren 12–13 mm langen leckend-saugenden Mundwerkzeugen kann die Acker-Hummel (*Bombus pascuorum*) leicht den am Ovar abgeschiedenen Nektar in den Lippenblumen (mit moderat enger Röhre) des Mehl-Salbeis (*Salvia farinacea*, Lamiaceae) erreichen. – d, Die Gelbe Schornsteinwespe (*Odynerus reniformis*) schleckt Nektar aus der kurzen Rachenblume der Knotigen Braunwurz (*Scrophularia nodosa*, Scrophulariaceae). Mit der einige Millimeter langen Zunge kann Nektar (aufgrund von Querrillen auf der Zunge steigt dieser kapillar hoch) ausgebeutet werden, vorausgesetzt der dreieckige Kopf passt in die Blüte. a – d, eigene Aufnahmen.

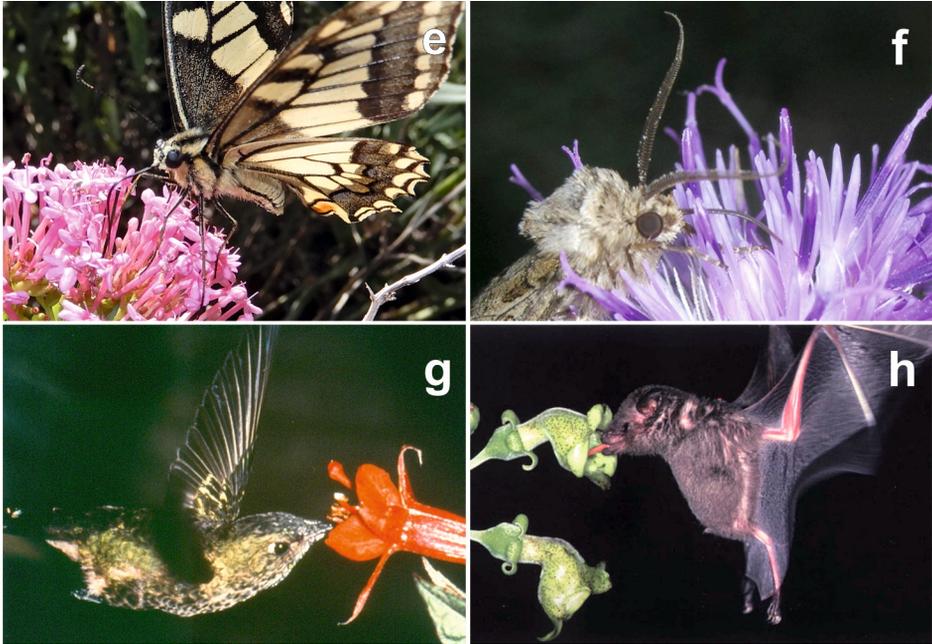


Abbildung 12.2: Bestäuber-Beispiele für typische Blumen aus dem jeweiligen Syndrom (siehe Abb. 11). – e, Nur Tagschmetterlinge wie der Schwalbenschwanz (*Papilio machaon*) gelangen mit ihrem langem, einrollbaren Rüssel, der zudem abknickbar ist, an den Nektar im langen Kron-Sporn der Roten Spornblume (*Centranthus ruber*, Caprifoliaceae-Valerianoidae). – f, Die nacht- oder dämmerungsaktiven Eulenfalter (Pyramiden-Eule *Amphipyra pyramidea*) benötigen im Gegensatz zu den Nacht-Schwärmern einen Landeplatz auf den Blüten oder Blütenständen (Sand- Silberschärpe *Jurinea cyanoides*, Asteraceae). – g, Kolibri (Schwarzschwanzsylphe, *Lesbia victoriae*) im Schwirrfly an einer Fuchsienblüte, einer glocken- bis röhrenförmigen Blume ohne Landefläche und einer mit Nektar erfüllten Achsenröhre – h, Die Blumenfledermaus *Glossophaga soricina* im Schwirrfly an der Rachenblume einer Gesneriaceae (*Paliavana prasinata*) mit der typischen schmutzig-gelben Farbe (und viel Nektar und unangenehmem Geruch). e – f, eigene Aufnahmen, g: Foto E. Patzelt, h: Foto O. v. Helversen. Wir danken für die Überlassung der Aufnahmen.

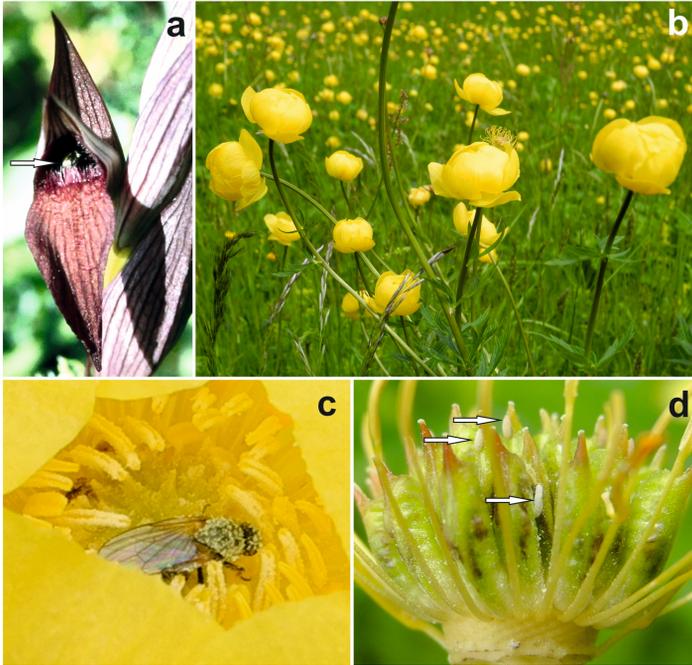


Abbildung 13: Blüten als Schlaf- bzw. Brutplatz. – a, Zungenstendel (*Serapias orientalis*, Orchidaceae) mit übernachtendem Bienenmännchen (Pfeil) in der „Schlafhöhle“. Drapanon Halbinsel, Kreta, 2000. – b, Trollblume *Trollius europaeus* (Ranunculaceae; oberhalb Nusplingen, westliche Schwäbische Alb, 2016. – c, Mit Pollenkörnern beladene Trollblumen-Fliege (*Chiastochaeta trollii*) in der „Blütenkugel“. – d, Inneres einer älteren Blüte mit abgelegten Eiern (Pfeile). Eigene Aufnahmen.

Besondere Beziehungen von Ameisen zu Blütenpflanzen – Feinde oder Freunde?

Pflanzen und Ameisen – Blütenpflanzen stehen mit keiner anderen Insektengruppe in so vielfältigen Beziehungen. Ameisen scheinen allgegenwärtig zu sein. Sie besetzen sehr unterschiedliche ökologische Nischen und können nicht nur in ungestörter Umgebung existieren, sondern auch in vom Menschen stark beeinflussten Lebensräumen Nester bauen, Futter finden und sich fortpflanzen.

Die schnelle Entwicklung der Blütenpflanzen stand sicher im Zusammenhang mit ihrer erstaunlichen Plastizität und Anpassungsfähigkeit auch hinsichtlich Bestäubung und Samenausbreitung durch Tiere. Während dieser Phase der Coevo-

lution von Blütenpflanzen und Tieren erschienen die Ameisen in breiter Front erst gegen Ende der Kreidezeit (erste primitive Formen sind aus der mittleren Kreide bekannt und werden mit einem Alter von 100 Millionen Jahren datiert). Vor etwa 65 Millionen Jahren liefen vertraut aussehende Ameisen auf vertraut aussehenden Pflanzen herum. Echte Mutualismen zwischen Ameisen und Pflanzen sollen seit etwa 10 Millionen Jahren bestehen (zur Ameisenentwicklung siehe Hölldobler & Wilson 2013).

Den Mutualismen zwischen Pflanzen und Ameisen gehen – ähnlich denen der weiter oben erwähnten „Bestäubungsmutualismen“ – wahrscheinlich parasitäre Beziehungen voraus. In diesem Zusammenhang wären beispielsweise einerseits die fleischfressenden Pflanzen wie der Sonnentau *Drosera* und die Kannenpflanze *Nepenthes* zu nennen, bei denen die Ameisen als Stickstoff-Quelle mit etwa 30% einen Anteil der Beutetiere stellen, und andererseits die Ernteameisen etwa der Gattung *Messor*, die vor allem die Getreideernte stark beeinträchtigen können, zu nennen. Samen und Früchte werden von den Ernteameisen in ihr Nest eingetragen (Abb. 14) und gefressen. Da aber ein Teil der Diasporen unterwegs verloren geht, im Nest vergessen bzw. intakt aus dem Nest geworfen wird⁹, tragen die Ernteameisen in geringem Umfang auch zur Ausbreitung der Diasporen bei. In Abb. 14b ist zu erkennen, dass sich die Ameisen in ihrer Größe unterscheiden. Dies hängt mit einer Arbeitsteilung zusammen: die kleineren Ameisen sind zum Aufsuchen der Diasporen, die größeren zum Abtransport abgerichtet.

Die wesentlich häufiger auftretenden Mutualismen zwischen Ameisen und Pflanzen lassen sich, was den Nutzen für die letzteren betrifft, in verschiedene Kategorien einteilen. Ameisen können – zwar selten – Blüten bestäuben, Diasporen ausbreiten, wichtige Nährstoffe liefern, Schutz vor Fraßschädlingen und indirekt Licht für die Photosynthese bieten. Trotz der weltweiten Verbreitung gibt es nur wenige, meist anekdotenhafte Angaben über Ameisenbestäubung (Myrmecophilie). An in Blüten offen präsentierten Nektarien werden zwar regelmäßig Ameisen beobachtet, aber letztere sind meist nur Nektardiebe. Dass Ameisen als Bestäuber nur in Ausnahmefällen fungieren, liegt in der Chemie begründet. In ihrer Metapleuraldrüse produzieren die Ameisen antiseptische Substanzen, wie z. B. Phenyllessigsäure, die das Wachstum von Bakterien und Pilzen hemmen, was für

⁹ In der Regel inaktivieren die Ernteameisen die eingetragenen Samen-Vorräte, indem sie die Keimwurzel abbeißen (Hölldobler & Wilson 2013).



Abbildung 14: Ernteameisen der Gattung *Messor*. – a, Die Diasporen-Ernte wird in langen Kolonnen auf den Ameisenstraßen zum Nest transportiert. – b–c, Am Standort (Strand bei Georgioupoli, Kreta, April 2000) wurden hauptsächlich die eingerollten Hülsen des Küsten-Schneckenklee (*Medicago littoralis*, Fabaceae) eingetragen, seltener eine andere Diaspore (Pfeil in c). Eigene Aufnahmen.

die sozial lebenden Ameisen natürlich von großer Bedeutung ist. Diese Substanzen haben zufällig auch eine hemmende Wirkung auf die Pollenkeimung und das Wachstum des Pollenschlauchs. Es erhebt sich die Frage, wie in den wenigen Fällen das Problem „gelöst“ wurde. Eine sogar obligate Ameisenbestäubung ist bisher nur für eine australische Erdorchidee (*Leporella fimbriata*), eindeutig belegt (Peakall 1989, Abb. 198 in Leins & Erbar 2008). *Leporella* wird ausschließlich von den geflügelten Männchen der Ameise *Myrmecia urens* durch Pseudokopulation bestäubt. Die Bestäubung dieser Sexualtäuschblume ist erfolgreich, führt also zum Samenansatz, da die Blüten von *Leporella* ihre Pollenpakete vor den schädlichen Chemikalien vor allem dadurch schützen, dass die Pollenmasse (wie bei vielen Orchideen) über ein Stielchen an die Ameise geklebt wird, ein direkter Kontakt also ausbleibt. Außerdem wird die Körperoberfläche der Ameise während der Pseudokopulation mit Narbensekret überzogen. Eine alternative „Lösung“ bietet beispielsweise eine weitere Ameisenbestäubung, nämlich bei einem unscheinbaren Nelkengewächs, dem Quendelblättrigen Sandkraut (*Arenaria serpyllifolia*, Cary-

ophyllaceae; Mayer & Gottsberger 2002), die auch für andere Pflanzen denkbar wäre. Es ist die Schwarze Wegameise (*Lasius niger*), die als effektiver Bestäuber von *Arenaria serpyllifolia* fungiert und 90% aller Blütenbesucher stellt. Zum einen werden die Pollenkörner am Kopf- und Thoraxbereich einigermaßen weit weg von der Metapleuraldrüse abgeladen und zum anderen geschieht dies in Klumpen, so dass nicht alle Pollenkörner direkten Kontakt zur Körperoberfläche haben. Die unscheinbaren, weißen Blüten mit geringer UV-Reflektion sind für fliegende Bestäuber von geringer visueller Attraktivität. Zudem ist die offen präsentierte Nektarmenge gering, so dass fliegende Bestäuber nicht ausreichend mit Nektar versorgt werden können.

Auf jeden Fall viel häufiger, auf den ersten Blick einfacheres System scheint die Diasporen-Ausbreitung durch Ameisen zu sein, die sog. Myrmecochorie, die sich allerdings auf den zweiten Blick als komplex herausstellt. Als Anpassung verfügen die Diasporen über sog. Elaiosomen, Futterkörper in Form saftiger Anhängsel, die vornehmlich Fette und Zucker, aber auch Eiweiße und Vitamine enthalten. Wichtige Bausteine in dem komplexen Geschehen sind eine flüchtige Fettsäure, die Ricinolsäure, und ein neutrales Fett, ein Diglycerid (1,2-Diolein), die nacheinander als Schlüsselreize den Brutpflegetrieb und den Fresstrieb ansprechen (Ausführlicheres siehe Erbar & Leins 2018). Nach dem Verzehr des Elaiosoms werden die Diasporen in unmittelbarer Nähe des Nestes auf einem „Müllplatz“ deponiert. Es ist dieser „Müllplatz“, der sich letztlich als vorteilhaft für die Pflanzen herausstellt. Denn Ausbreitung alleine könnte energetisch günstiger erreicht werden. Die Investition der Pflanzen in einen nährstoffreichen, für sie teuren Futterkörper bringt den Vorteil einer gerichteten Ausbreitung auf ein nährstoffreiches Substrat, das zum anderen vor vielen Fressfeinden, die Ameisennester meiden (Ameisen verteidigen ihr Nest), geschützt ist. Auch kann die Samenkeimung durch Verletzung der eigentlichen Diasporen bei der Entfernung der Elaiosomen erleichtert werden. Zusätzlich intensiviert die Anhäufung von Samen (der gleichen Art) auf den „Mülldeponien“ die Keimlingskonkurrenz. Insgesamt sind die Vorteile der Myrmecochorie auf der Pflanzenseite komplex, aber die Ameisendienste beeinflussen stets die Fitness der Pflanzen im positiven Sinn (Culver & Beattie 1980, Beattie 1983, 1985, Hanzawa et al. 1988, Bond & Slingsby 1984): So sind Pflanzen, die in Ameisennestern keimten, insgesamt kräftiger und haben ein besser ausgebildetes Wurzelwerk. Kein Wunder also, dass die Myrmecochorie

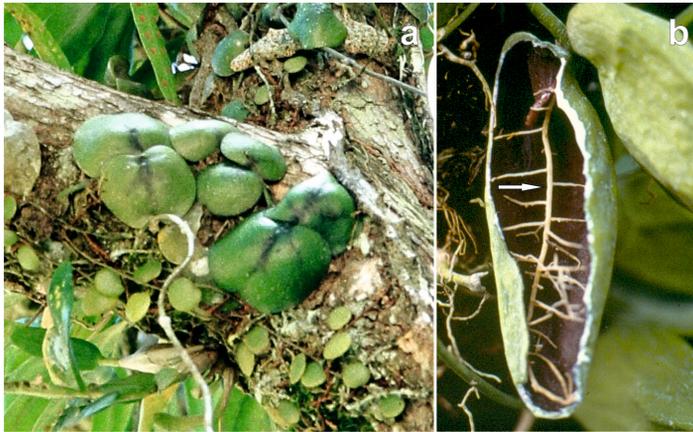


Abbildung 15: Epiphytische Myrmecophyten der Gattung *Dischidia* (Apocynaceae-Asclepiadoideae). Es gibt Vertreter, deren Blätter fleischig und aufgewölbt der Unterlage nur mit dem Blattrand aufliegen (a) oder groß und urnenförmig gestaltet sind (b). In beiden Fällen werden die Hohlräume von Ameisen besiedelt, deren abgebauter organischer Abfall von einer verzweigten sprossbürtigen Wurzel (Pfeil in b) aufgenommen wird, die in den Hohlraum hineinwächst. Eigene Aufnahmen; a: Khao Yai National Park, Thailand 1993, b: Botanischer Garten Heidelberg.

eine so weite Verbreitung findet (im Unterwuchs der Wälder gemäßigter Breiten der Nordhemisphäre nimmt sie 30–40% ein).

Myrmecotrophie wird die teilweise Ernährung von Pflanzen durch Ameisen genannt. Diese Art der Partnerschaft tritt vor allem bei Epiphyten auf, für die die Nährstoff- und Wasserversorgung immer problematisch ist (siehe Erbar & Leins 2022). Die Ameisen-Epiphyten sind auf die Tropen beschränkt; als Pflanzen feuchter Standorte bieten sie den Ameisen in einer Umgebung, wo trockene Schutzräume rar sind, in verschiedenen Hohlräumen einen Nistplatz. Hohlräume finden sich in Sprossen, Rhizomen (unterirdisch, mehr oder weniger waagrecht wachsende Sprossorgane), Blattspreiten, Blattstielen und Nebenblättern. In solchen sog. Ameisen-Domatien fallen organische Abfälle an, die hochwertige Nährstoffe enthalten, die die Pflanzen über ihre sprossbürtigen Wurzeln (bzw. bei den Bromelien über Schildhaare; Erbar & Leins 2022) aufnehmen, was durch radioaktive Markierung bestätigt werden konnte (u. a. Treseder et al. 1995).

Bekannte Beispiele für epiphytische Ameisenpflanzen (= Myrmecophyten) aus den Tropen der Alten Welt (Südostasien) sind Vertreter der Gattungen *Dischidia*

und *Myrmecophila*, die hauptsächlich von den Ameisengattungen *Iridomyrmex* und *Philidris* besiedelt werden. Bei der Urnenpflanze *Dischidia* aus der Unterfamilie der Seidenpflanzengewächse (Apocynaceae-Asclepiadoideae; Abb. 15) leben die Ameisen im Hohlraum hochgewölbter oder urnenförmiger Blätter. Bei der Ameisenknolle *Myrmecodia* aus der Familie der Rubiaceae (Röte- oder Kaffeegewächse) ist es das knollenförmige Hypocotyl (der Sprossabschnitt zwischen Keimblättern und Wurzelansatz), das von einem Gang- und Kammernsystem durchzogen ist, in dem die Ameisen leben. Neuweltliche epiphytische Myrmecophyten finden sich unter den artenreichen Familien der Orchideen und Bromelien; die besiedelnden Ameisen gehören beispielsweise den Gattungen *Camponotus* und *Crematogaster* an. Sind es bei den Orchideen z. B. der Gattung *Myrmecophila* die Sprossachsen, die den Wohnraum stellen, so sind es bei den Ameisen-Tillandsien, z. B. bei *Tillandsia bulbosa*, die löffelartig gewölbten Blattscheiden, die so aneinander liegen, dass im unteren Teil der Pflanze zahlreiche Hohlräume vorhanden sind. Die Tillandsien können die Nährstoffe über ihre Saugschuppen aufnehmen, da über diese „Ventile“ nicht nur Wasser sondern auch darin gelöste Stoffe aufgenommen werden können (siehe Erbar & Leins 2022).

Diese „Wohnraum-Ernährungs-Partnerschaften“ sind nicht obligat (beide Partner können auch alleine existieren). Allerdings kann die Erschließung der zusätzlichen Nährstoffquellen den besiedelten Pflanzen entscheidende Vorteile gegenüber Konkurrenten am gleichen Standort sichern; letztere zeigen bisweilen einen geringeren Wuchs und eine geringere Samenproduktion. Ameisen verteidigen in dieser Partnerschaft ihren Wohnraum, was wiederum für die Pflanze als Schutz vor Fressfeinden vorteilhaft sein kann.

Wohnung und Nahrung für die Ameisen versus Verteidigung gegen Schadinsekten auf der Pflanzenseite, die Myrmecophylaxis, ist aus den Tropen schon länger bekannt. Eiweiß- und fettreiche Nahrung in Form von Futterkörpern (oft durch zuckerreichen extrafloralen Nektar ergänzt) und zusätzlich trockener Wohnraum in hohlen Pflanzenteilen werden Ameisen angeboten. Dies bindet die Ameisen eng an die Pflanze, und sie verlassen diese nicht mehr. Das Verhältnis ist zu einer Symbiose geworden.

Mit Nahrung und Wohnraum vollständig von der Pflanze versorgt, patrouillieren die in diesen Beziehungen besonders aggressiven und wehrhaften Ameisen Tag und Nacht auf der Pflanze. Eier von schädigenden Insekten werden von ihnen entfernt und andere Pflanzenfresser wie Schmetterlingsraupen je nach Größe

getötet oder solange attackiert, bis sie die Pflanze verlassen. In manchen Fällen geht der Schutz durch Ameisen noch weiter: Konkurrierende Schlingpflanzen, die durch Beschattung und Überwucherung zur Gefahr werden könnten, werden solange mit den Mundwerkzeugen bearbeitet, bis sie absterben. Dieses Verhalten ist wohl auch für die Ameisen von Vorteil, da Lianen Einwanderungswege für andere konkurrierende Ameisenvölker sein können. Klassische Beispiele für eine solche Symbiose sind die Ameisenbäume der Gattung *Cecropia* (Urticaceae¹⁰) in der Neotropis (u. a. Janzen 1969) sowie Akazien-Arten (heute in die Gattung *Vachellia* gestellt; Fabaceae-Mimosoideae) in Afrika und im subtropischen Mittel- und Südamerika (u. a. Janzen 1966, 1967, 1974).

Bei den Ameisenbäumen, die wir in Nordost-Brasilien beobachten konnten (*Cecropia*, (Abb. 16a) besiedeln Ameisen der Gattung *Azteca* den hohlen, durch Querwände gekammerten Spross. Die Unterseite der Blattansätze scheidet als eiweiß- und fettreiche Futterkörper kleine, perlenartige Gebilde (nach seinem Entdecker Müller'sche Körperchen genannt) aus (Abb. 16b–c). Einen weiteren wichtigen Nahrungsbestandteil liefern aber die Honigtau-Ausscheidungen von Schildläusen, die von den Ameisen selbst innen am Stamm angesetzt werden.

Im Regenwald Perus wurde von unserem leider früh verstorbenen lieben Freund Wilfried Morawetz eine Symbiose entdeckt, in der beide Partner alleine nicht überlebensfähig wären, und in der es heißt: „Wohnung und Nahrung für Angriff“ und in der der Kampf ums Licht im Regenwald eine große Rolle spielt (Morawetz et al. 1992). Das Schwarzmundgewächs (Melastomataceae) *Tococa occidentalis* wird von der Ameise *Myrmelachista* (Abb. 17a) nicht nur gegen Lianen verteidigt, die eventuell die Wirtspflanze zu überwuchern drohen, sondern alle in der Nachbarschaft befindlichen Pflanzen werden systematisch abgetötet. Als angesiedeltes „Söldnerheer“ vergiften die zahlreichen Ameisen die „Kraftwerke“, also die Blätter der im Wege stehenden und beschattenden Pflanzen. Dabei werden bis zu 10 m hohe Bäume zum Absterben gebracht. Unter natürlichen Bedingungen beginnt die *Tococa*-Population mit wenigen Individuen an lichtereren Stellen des Regenwaldes (Abb. 17b, oberes Bild). Schon bald wird die Pflanze in hohlen

¹⁰ Traditionell wurde die Gattung *Cecropia* den Maulbeergewächsen (Moraceae) zugerechnet oder in eine eigene Familie Cecropiaceae gestellt. Genaue morphologische (Judd et al. 1994) und molekulargenetische Untersuchungen (Sytsma et al. 2002) führten aber zu einer Zuordnung zu den Brennnesselgewächsen (Urticaceae).

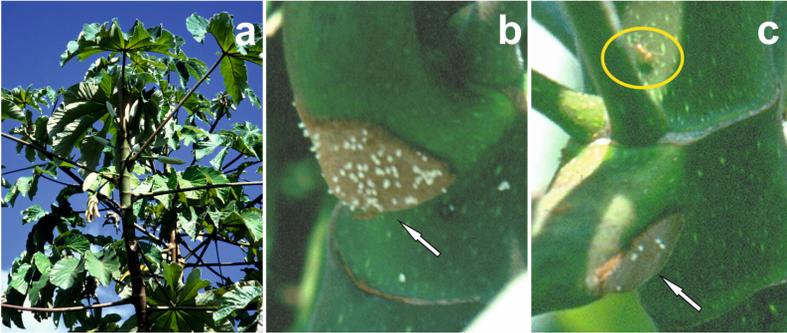


Abbildung 16: Ameisenbaum *Cecropia* (Urticaceae). – a, Blick in die Krone eines noch kleinen Baums. – b, Weiße Futterkörperchen auf einem bräunlichen Haarpolster auf der Unterseite der Blattansätze (Pfeile). – c, Bei Störung werden die Körperchen schnell abgesammelt und von den kleinen Ameisen (eine Ameise, wahrscheinlich *Azteca*, mit gelbem Farbring markiert) verteidigt (wie wir schmerzvoll am eigenen Leib erfahren durften). Eigene Aufnahmen. In der Umgebung von Bonito (Pernambuco, NO-Brasilien, 2000).

Stängeln und Blattdomatien von *Myrmelachista*-Ameisen besiedelt; Nahrung wird von vielzelligen Drüsen auf den Blättern ausgeschieden. Sobald die Ameisenpopulation groß genug ist (ca. 1500 Individuen), beginnen sie die umgebenden Bäume systematisch zu zerstören, so dass sich die *Tococa*-Population ausdehnen kann (Abb. 17b, Mitte). Der Angriff der „Baum-killenden“ Ameisen erfolgt sehr gezielt und äußerst ökonomisch. Die Ameisen beißen ein Loch in ein größeres Leitbündel, drehen sich um und spritzen ein hoch wirksames Gift aus dem Abdomen in die Verletzung (über die chemische Natur dieses hochwirksamen Herbizids ist noch nichts bekannt). Bei Blättern mit Netznervatur werden entlang des Hauptnervs die größeren Seitennerven angebissen, bei Parallelnervatur wird an der Blattbasis Nerv für Nerv behandelt und Blätter mit fingerförmiger Nervatur werden nur an einer Stelle mit Gift versehen, nämlich dort, wo die Leitbündel zusammenlaufen (Abb. 17c). Das Gift verteilt sich dann über die ganze Blattfläche und das Blatt stirbt ab.

Die Zerstörung anderer Pflanzen durch *Myrmelachista* geht hier weit über eine Verteidigung gegen tierische oder pflanzliche Schädlinge hinaus. Erst durch die systematische Abtötung der Nachbarschaft wird es den Gründerpflanzen ermöglicht, eine Population von 15–30 m im Durchmesser aufzubauen. Stets wird für die lichtbedürftigen Pflanzen ein „Schutzkorridor“ von 2–3 m um die Populati-

on herum freigehalten, der für die lichtbedürftigen Pflanzen letztlich auch ein „Lichtkorridor“ ist.

Eine solche „aggressive Partnerschaft“ ist sicherlich nicht die einzige in den Tropen (mögliche weitere „Kandidaten“ siehe Morawetz et al. 1992), aber derartige Ameisen-Pflanzen-Beziehungen sind noch nicht über das Phänomen hinaus quantitativ bearbeitet worden. Spannend ist, dass die Ameise *Myrmelachista* die „treibende Kraft“ zu sein scheint. Renner & Ricklefs (1998) berichten, dass *To-*

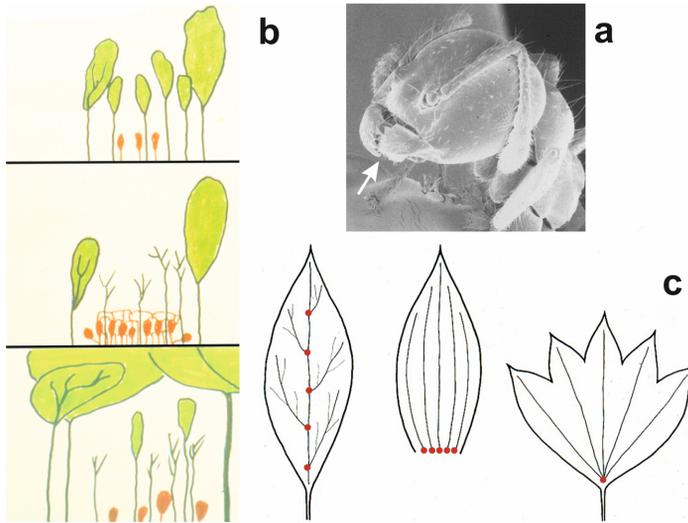


Abbildung 17: „Baum-killende“ Ameise. – a, Der „Übeltäter“ *Myrmelachista* (rasterelektronenmikroskopische Aufnahme, Orig. W. Morawetz); der Pfeil weist auf die Mandibeln (paarige Oberkiefer). – b, Schematisierte Sukzessionsfolge einer *Tococa*-Population (Hand-Zeichnungen freundlicherweise von Prof. Dr. W. Morawetz nach einem Vortrag uns zur Verfügung gestellt). Oben: Besiedlung von lichten Waldstellen durch einzelne *Tococa*-Individuen; Einwandern der Ameisen. Mitte: Kreisförmige Ausbreitung der Population durch Ausläufer und Jungpflanzen; Vernichtung von störenden Fremdpflanzen durch die Ameisen: Schaffung eines „Sicherheitskorridors“. Unten: Beschattung der Population durch entfernter stehende große Bäume; langsames Absterben der *Tococa*-Population (ob zuerst die *Tococa*-Population oder die *Myrmelachista*-Population abstirbt, ist noch nicht geklärt). – c, Blätter mit unterschiedlicher Blattnervatur schematisch dargestellt. Rote Punkte: sensible Stellen von Blättern mit Netznervatur (links), mit Parallelnervatur (Mitte) und mit fingerförmiger Nervatur (rechts); eigene Zeichnungen.

coca guianensis auch von anderen Ameisen wie *Azteca* und *Pseudomyrmex*¹¹ besiedelt wird, die dann die „normale“ Verteidigung übernehmen. Nur wenn die „Baum-killende“ *Myrmelachista* anwesend ist, kommt es zum Angriff.

Nach den spannenden tropischen Beispielen von Mutualismen bis hin zu Symbiosen wollen wir abschließend noch auf die weniger spektakulären Mutualismen zwischen Ameisen und heimischen Pflanzen eingehen, die auf die Abwehr von Fressfeinden zielen. Vielfach finden sich an Sprossachsen und Blättern sog. extraflorale Nektarien. Solche können wir etwa beobachten bei der Zaun-Wicke *Vicia sepium* (Abb. 18a–c) und anderen *Vicia*-Arten aus der Schmetterlingsblüten-Unterfamilie (Fabaceae-Faboideae), bei der gesamten Gattung *Prunus* (Abb. 18d–f), also den Kirschen aus der (ehemaligen) Steinobst-Unterfamilie Prunoideae innerhalb der Rosengewächse¹², beim Gewöhnlichen Schneeball *Viburnum opulus* (Viburnaceae; Abb. 18g–i) und beim Schwarzen Holunder (*Sambucus nigra*, Viburnaceae). Für *Prunus avium* und *Vicia sepium* ist experimentell ein Fraßschutz durch das – wenn auch kleine – Ameisenheer nachgewiesen (Pulice & Packer 2008, Rasmann et al. 2014). Ähnlich dürfte der Ameisenbesuch auch bei *Viburnum opulus* und *Sambucus nigra* eine die Pflanze vor Fressfeinden schützende Wirkung ausüben. Zu einer engen Bindung, gleich Symbiose, haben es allerdings einheimische Vertreter beider Partner nicht geschafft.

4 Abschließende Gedanken

Zweifelsfrei ist das Säugetier Mensch, wie alle anderen Lebewesen, ein Produkt der Evolution, ein Produkt, das allerdings mit einem Gehirn ausgestattet ist, dessen Leistungsfähigkeit verglichen mit anderen Tieren, selbst seinen nächsten Verwandten, unübertroffen ist. Mit seinem Gehirn kann der Mensch nicht nur Werkzeuge (bis hin zur Robotik) konstruieren und sich durch eine Sprache mitteilen, er vermag ebenso Werkzeuge und Sprache zur Schaffung von Kunstwerken einzusetzen, was letztlich aus einer Selbstreflexion resultiert. Er erkennt sich als Individuum, das gleichzeitig von einer Gemeinschaft abhängig ist („zoon politicon“, Aristoteles, Pol. I 2, 1253a3). Unabhängig von diesen in der Biologie herausragenden

¹¹ Die neotropischen Vertreter der Gattung *Pseudomyrmex* werden heute in die Gattung *Linepithema* gestellt (Wild 2007).

¹² Heute Tribus Amygdaleae in weiter gefasster Unterfamilie Amygdaloideae.

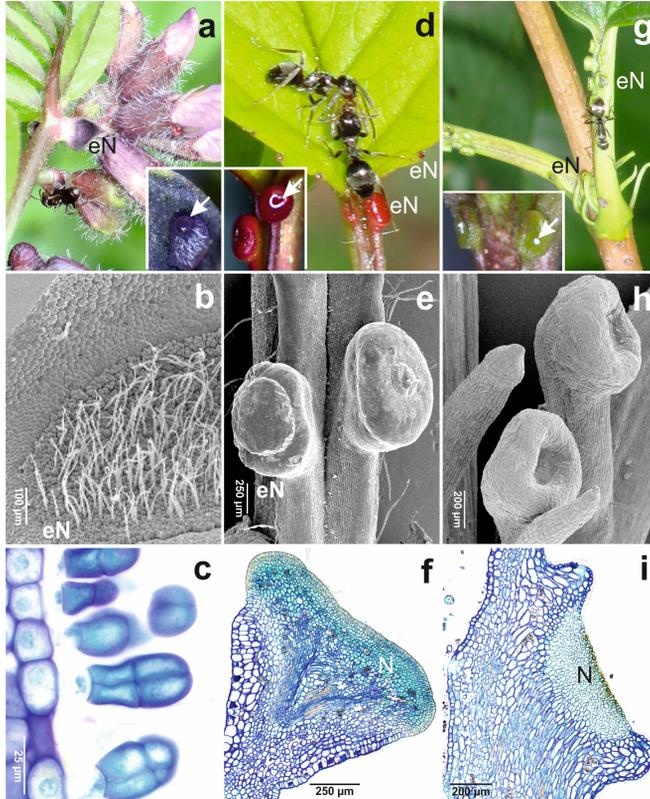


Abbildung 18: Blätter heimischer Gewächse mit extrafloralen Nektarien (eN) und patrouillierenden Ameisen. – a–c, Zaubrwicke *Vicia sepium*. Die Nebenblätter tragen auf ihrer Unterseite schwärzliche eN (a). Die Nektartropfen werden von mehrzelligen Haaren sezerniert (b–c) und von einzelligen Haaren (b und Inlay a) festgehalten. – d–f, Vogel-Kirsche *Prunus avium*. Zwei rötliche eN am Blattstiel (direkt unterhalb der Blattspreite); kleine eN auch an den Zähnen des Blattrandes. – g–i, Gewöhnlicher Schneeball *Viburnum opulus*. Zwei bis vier oder viele napfförmige eN am oberen Blattstiel (weiße Beschriftung); weitere pfriemliche eN (teilweise mit apikalem Napf), die wohl Nebenblattanhängseln homolog sind. Anatomisch sind die eN von Kirsche und Schneeball ein „mesophylläres“ Nektarium (N). – Obere Reihe: eigene Bilder von natürlichen Standorten. Inlays: eigene Stereo-Lupenbilder. Mittlere Reihe: Eigene rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen. Untere Reihe: Histologische Aufnahmen aus der Bachelorarbeit von Lydia Pelzer (c, f) bzw. der Staatsexamensarbeit von Robin Gantner (i) unter der Betreuung der Erstautorin. Pfeile weisen auf ausgeschiedenen Zuckersaft-Tropfen.

Eigenschaften ist er all den Faktoren der Organismischen Evolution unterworfen, die zu erkennen er durchaus in der Lage ist. Konkurrenzkämpfe, Territorialkämpfe gehören zur Tagesordnung. Sie werden begleitet von Gruppenbildungen. Es entstehen dadurch Kulturen, in deren Zentrum Mythologien, sprich Religionen, stehen. Größere Gruppierungen können gegenüber kleineren (und fremden) einen selektiven Vorteil haben. Das Ökonomische Prinzip schlägt voll durch.

Gruppierungen führen vielfach Kriege. Kriege sind begleitet von Massensterben bzw. Massentötungen. Darunter leiden viele Menschen. Haben Kriege Sinn für ein betroffenes Individuum? „Süß und ehrenvoll ist es, fürs Vaterland zu sterben.“ Gilt dieser „abgedroschene Slogan“ noch, der auf den römischen Dichter Horaz (65–8 v. C.; Dulce et decorum est pro patria mori, Gedichte – Carmina 3, 2, 13) zurückgeht? Was ist überhaupt das Vaterland? Ist ein Vaterland noch liebenswert, wenn es bei einer Zwangsmobilmachung einen Menschen zwingt andere Menschen, die er gar nicht kennt, mit einer Waffe zu töten? Wäre dies aktuell mit dem Grundgesetz vereinbar: „Die Würde des Menschen ist unantastbar“? Was tun, falls der „Frömmste nicht in Frieden leben kann, wenn es dem bösen Nachbarn nicht gefällt“? Einer der herausragendsten Meilensteine in der Menschheitsgeschichte ist die Propagierung der *Nächstenliebe* (eine Voraussetzung dafür ist die Liebe zu sich selbst). Wie lässt sich unter diesem Gesichtspunkt der Traum einer friedliebenden menschlichen Gesellschaft erfüllen? Ist Nächstenliebe, natürlich unter der Voraussetzung einer Empathie, erlernbar (nach dem Motto „Übung macht den Meister“)? Gibt es vielleicht eine genetische Komponente? Wäre es vielleicht opportun bei kriegerischen Konflikten den, den viele Menschen „Gott“ nennen, außen vor zu lassen?¹³ Bietet die weltweite digitale Kommunikation, die heutzutage in schnöder Weise von Machthabern eher für die Ausbreitung von „fake news“¹⁴ missbraucht wird, letztlich doch noch eine Chance? Ist Ethik – ebenfalls eine nur auf das Säugetier *Homo sapiens* beschränkte „Erfindung“ – für eine friedvollere Zukunft dann nützlich, wenn Moral einer ebenfalls fragwürdigen Doktrin folgt?

¹³ Wir denken dabei nicht nur an die längst vergangenen Zeiten terroristischer Kreuzritter im Mittelalter.

¹⁴ „Fake news“ gehören zu unserem Alltag; ständig werden wir durch Werbungen von ethisch entkernten Großunternehmen hinters Licht geführt (Leins 2017). Warum fallen so viele Verbraucher darauf herein?

„Mehrheit ist der Unsinn, Verstand ist stets bei wenigen nur gewesen“.¹⁵ Wie lässt sich eine gute Demokratie, falls diese Sentenz von Friedrich Schiller zutrifft, aufrecht halten?

Fragen über Fragen! Wer sich mit diesen Fragen auseinandersetzt, läuft vielleicht Gefahr in einen Pessimismus abzugleiten – oder auch nicht! Schon die Tatsache, dass sich in puncto „Friedensbewegungen“ einiges getan hat, ist ein Zeichen der Solidarität unter Pazifisten. Es wird mit der Zeit nicht mehr so sein, wie es momentan ist. Das (wahre?) Sein ist einem ständigen Wandel unterworfen. Alles¹⁶ ist Evolution! Ihr Ziel ist unbekannt. Aus menschlicher Sicht kann vieles schlechter oder aber auch besser werden. Lassen wir die Hoffnung erst zuletzt sterben!

Literatur

- Anderson, C.L., Bremer, K. & Friis, E.M. 2005: Dating phylogenetically basal eudicots using *rbcL* sequences and multiple fossil reference points. – *Amer. J. Bot.* 92: 1737–1748
- Beattie, A.J. 1983: Distribution of ant-dispersed plants. – *Sonderb. Naturwiss. Ver. Hamburg* 7: 249–270.
- Beattie, A.J. 1985: *The Evolutionary Ecology of Ant Plant Mutualisms*. – New York: Cambridge Univ. Press.
- Blattner, F. & Kadereit, J.W. 1991: Patterns of seed dispersal in two species of *Papaver* L. under near-natural conditions. – *Flora* 185: 55–64.
- Bond, W. & Slingsby, P. 1984: Collapse of an ant-plant mutualism: the argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous Proteaceae. – *Ecology* 65: 1031–1037.
- Culver, D.A. & Beattie, A.J. 1978: Myrmecochory in *Viola*: dynamics of seed-ant interactions in some West Virginia species. – *J. Ecol.* 66: 53–72.
- Darwin, C. 1859: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. – London: J. Murray.

¹⁵ Schiller, F. 1805: Demetrius. Fragment.

¹⁶ Unbedenklich können wir die auf den Menschen bezogene Kulturelle Evolution auch in das gesamte evolutionäre Konzept einbeziehen, wie es ja in der Verhaltenslehre bei den Tieren getan wird.

- Emig, W. & Leins, P. 1994: Ausbreitungsbiologische Untersuchungen in der Gattung *Campanula* L. I. Vergleichende Windkanalexperimente zur Samenportionierung bei *C. trachelium* L., *C. sibirica* L. und *C. glomerata* L. – Bot. Jahrb. Syst. 116: 243–257.
- Emig, W. & Leins, P. 1996: Ausbreitungsbiologische Untersuchungen in der Gattung *Campanula* L. II. Die Bedeutung der Kapselmorphologie und der Samenausgestaltung für das Ausbreitungsverhalten. – Bot. Jahrb. Syst. 118: 505–528.
- Emig, W., Hauck, I. & Leins, P. 1999: Experimentelle Untersuchungen zur Samenausbreitung von *Eranthis hyemalis* (L.) Salisb. (Ranunculaceae). – Bull. Geobot. Inst. ETH 65: 29–41.
- Emig, W., Scheuring, S. & Leins, P. 2000: Ausbreitungsbiologische Untersuchungen in der Gattung *Silene* (Caryophyllaceae). – Bot. Jahrb. Syst. 122: 481–502.
- Erbar, C. 2003: Pollen tube transmitting tissue: place of competition of male gametophytes. – Int. J. Plant Sci 164 (5 Suppl.) S265–S277.
- Erbar, C. 2017: Falsche Versprechen: Lug und Trug in der Blütenwelt. – Ruperto Carola 11: 120–127. <https://heiup.uni-heidelberg.de/journals/index.php/rupertocarola/article/view/23761/17493>
- Erbar, C. & Leins, P. 1999: Secondary pollen presentation and a curious rupture of the style in *Spigelia* (Spigeliaceae, Gentianales). – Plant Biol. 1: 389–402.
- Erbar, C. & Leins, P. 2017: Sex and breeding behaviour of the Sicilian snail-shell bee (*Rhodanthidium siculum* Spinola, 1838; Apoidea–Megachilidae): preliminary results. – Arthropod-Plant Interact. 11: 317–328.
- Erbar, C. & Leins, P. 2018: Wie mobil sind Pflanzen? – HDJBO 3: 21–50. <https://doi.org/10.17885/heiup.hdjbo.2018.0.23818>
- Erbar, C. & Leins, P. 2019: Ästhetische Ökonomie in der Gestalt der Pflanzen. – HDJBO 4: 39–90. <https://doi.org/10.17885/heiup.hdjbo.2019.0.24006>
- Erbar, C. & Leins, P. 2020: Entwicklungen in der Entwicklung – Fortwährende Veränderungen im Fluss der Organismenwelt. – HDJBO 5: 1–45. <https://doi.org/10.17885/heiup.hdjbo.2020.0.24182>
- Erbar, C. & Leins, P. 2021: Das intelligente Spiel mit Zufällen und Auslese. – HBJBO 6: 67–116. <https://doi.org/10.17885/heiup.hdjbo.2021.1.24381>
- Erbar, C. & Leins, P. 2022: Erde, Luft, Wasser und Feuer – Wie Pflanzen diese Elemente nutzen. – HDJBO 7: 57–110. <https://doi.org/10.17885/heiup.hdjbo.2022.1.24622>
- Friis, E.M., Crane, P. & Pedersen, K.R. 2011: Early Flowers and Angiosperm Evolution. – Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005: Evolution of the Insects. – Cambridge: Cambridge Univ. Press

- Grimaldi, D. 1999: The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 373–406.
- Hanzawa, F.M., Beattie, A.J. & Culver, D.C. 1988: Directed dispersal: demographic analysis of an ant-seed mutualism. – *Amer. Nat.* 131: 1–13.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 2013: Auf den Spuren der Ameisen: die Entdeckung einer faszinierenden Welt. 2. Aufl. – Berlin & Heidelberg: Springer Spektrum.
- Janzen D.H. 1966: Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. – *Evolution* 20: 249–275.
- Janzen, D.H. 1967: Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. – *Univ. Kansas Sci. Bull.* 47: 315–558.
- Janzen, D.H. 1969: Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. – *Ecology* 50: 147–153.
- Janzen, D.H. 1974: Swollen-thorn acacias of Central America. – *Smithson. contrib. bot.* 13: 1–131.
- Judd, W.S., Sanders, R.W. & Donoghue, M.J. 1994: Angiosperm family pairs: preliminary phylogenetic analyses. – *Harv. Pap. Bot.* 5: 1–51.
- Kadereit, J.W. & Leins, P. 1988: A wind tunnel experiment on seed dispersal in *Papaver* L. sects. *Argemonidium* Spach and *Rhoeadium* Spach (Papaveraceae). – *Flora* 181: 189–203.
- Kim, S., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Zanis, M.J. & Suh, Y. 2004: Phylogenetic relationships among early-diverging eudicots based on four genes: were the eudicots ancestrally woody? – *Mol. Phylogenet. Evol.* 31: 16–30.
- Labandeira, C.C. & Sepkoski, J.J., Jr. 1993: Insect diversity in the fossil record. – *Science* 261: 310–315.
- Leins, P. 2017: Lug und Trug in der Organismischen Evolution vorprogrammiert, in der Kulturellen Evolution bewusst geworden. – In: Beckenbach, C., *Die Heidelberger Quadriga teert durch die Feder: Lügen, Dummheit und Verblödung in Deutschland.* 176–184. – Mannheim: Verlag Waldkirch.
- Leins, P. & Emig, W. 1999: Über den Umgang der Blütenpflanzen mit ihren Samen. – *Biol. Uns. Zeit* 29: 330–335.
- Leins, P. & Erbar, C. 2008: Blüte und Frucht. Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion und Ökologie. 2. Aufl. – Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Leins, P. & Erbar, C. 2010: Flower and Fruit. Morphology, Ontogeny, Phylogeny, Function and Ecology. – Stuttgart: Schweizerbart Science Publishers.

- Mayer, E. & Gottsberger, G. 2002: Effects of ants on the reproductive success of the thyme-leaved sandwort (*Arenaria serpyllifolia*, Caryophyllaceae). – Bot. Jahrb. Syst. 124: 31–47.
- Morawetz, W., Henzl, M. & Wallnöfer, B. 1992: Tree killing by herbicide producing ants for the establishment of pure *Tococa occidentalis* populations in the Peruvian Amazon. – Biodivers. Conserv. 1: 19–33.
- Paulus, H.F. 2007: Wie Insekten-Männchen von Orchideenblüten getäuscht werden - Bestäubungstricks und Evolution in der mediterranen Ragwurzgattung *Ophrys*. – Denisia 20: 255–294.
- Peakall, R. 1989: The unique pollination of *Leporella fimbriata* (Orchidaceae): pollination by pseudocopulating male ants (*Myrmecia urens*, Formicidae). – Pl. Syst. Evol. 167: 137–148.
- Pellmyr, O. 1989: The cost of mutualism: interactions between *Trollius europaeus* and its pollinating parasites. – Oecologia 78: 53–59.
- Pellmyr, O. 1992: The phylogeny of a mutualism: evolution and coadaptation between *Trollius* and its seed-parasitic pollinators. – Biol. J. Linn. Soc. 47: 337–365.
- Pulice, C.E. & Packer, A.A. 2008: Simulated herbivory induces extrafloral nectary production in *Prunus avium*. – Funct. Ecol. 22: 801–807.
- Rasmann, S., Buri, A., Gallot-Lavallée, M., Joaquim, J., Purcell, J. & Pellissier, L. 2014: Differential allocation and deployment of direct and indirect defences by *Vicia sepium* along elevation gradients. – J. Ecol. 102: 930–938.
- Renner, S.S. & Ricklefs, R.E. 1998: Herbicidal activity of domatia-inhabiting ants in patches of *Tococa guianensis* and *Clidemia heterophylla*. – Biotropica 30: 324–327.
- Sack, P. 2003: Ausbreitungsbiologische Experimente an Arten der Subtribus Prunellineae (*Prunella* L. und *Cleonia* L.; Lamiaceae). – Bibl. Bot. 156: 1–121.
- Sanderson, M.J., Thorne, J. L., Wikström, N. & Bremer, K. 2004: Molecular evidence on plant divergence times. – Amer. J. Bot. 91: 1656–1665.
- Sonnberger, M. 2002: Aspekte der Reproduktionsbiologie des Echten Steinsamen (*Lithospermum officinale*, Boraginaceae). – Bibl. Bot. 154: 1–150.
- Spencer, H. 1864: The Principles of Biology I. – Edinburgh: Williams & Norgate.
- Sprengel, C.K. 1793: Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. – Berlin: Vieweg.
- Sun, G., Dilcher, D.L., Zheng, S. & Zhou, Z. 1998: In search of the first flower: a jurassic angiosperm, *Archaeofructus*, from Northeast China. – Science 282: 1692–1694.
- Sun, G., Ji, Q., Dilcher, D.L., Zheng, S., Nixon, K.C. & Wang, X. 2002: Archaeofructaceae, a new basal angiosperm family. – Science 296: 899–904.

- Sytsma, K.J., Morawetz, J., Pires, J.C., Nepokroeff, M., Conti, E., Zjhra, M., Hall, J.C. & Chase, M.W. 2002: Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcL*, *trnL-F*, and *ndhF* sequences – Amer. J. Bot. 89: 1531–1546.
- Treseder, K.K., Davidson, D.W. & Ehleringer, J.R. 1995: Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. – Nature 375: 137–139.
- Wagenitz, G. 1993: Sprengels „Entdecktes Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“ aus dem Jahre 1793 und seine Wirkung. – Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl. 1: 1–11.
- Wild, A.L. 2007: Taxonomic revision of the ant genus *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae). – Univ. Calif. publ. entomol. 126: 1–151. <https://escholarship.org/uc/item/54d6g72b>

Über die Autoren

Prof. Dr. **Claudia Erbar** wurde nach ihrem Biologie- und Chemiestudium, das sie mit dem 1. Staatsexamen in beiden Fächern abschloss, an der Universität Bonn zum Dr. rer.nat. promoviert. Für ihre Staatsexamensarbeit erhielt sie den Preis der Konrad-Adenauer-Stiftung für Studierende der Botanik. Seit 1983 war sie Wissenschaftliche Mitarbeiterin an der Universität Heidelberg. Nach der Habilitation im Fach Botanik 1993 hatte sie seit 2000 eine apl. Professur und war Forschungsgruppenleiterin für das Gebiet „Blütenbiologie und Evolution“ am Centre for Organismal Studies (COS) Heidelberg. Seit 2022 ist sie im forschenden und lehrenden „Ruhestand“. Ihre Forschungsschwerpunkte liegen in den Bereichen der Blütenentwicklungsgeschichte vor dem Hintergrund morphologisch-funktioneller Fragestellungen, Blütenökologie (Blütenfunktionen bei Bestäubung und Befruchtung und der Interaktion mit Insekten) und Verwandtschaft und Evolution der Blütenpflanzen. In der Lehre vertritt sie auch die Pflanzengeographie.

Prof. Dr. **Peter Leins** studierte Biologie, Chemie und Philosophie an den Universitäten Tübingen, Freiburg und München. In München wurde er zum Dr. rer.nat. promoviert. Anschließend war er Assistent, später Oberassistent, am Institut für Systematische Botanik bei Prof. Dr. Hermann Merxmüller. Zwischendurch erlernte er die Methodik der Pollenkunde bei Prof. Dr. Gunnar Erdtman in Stockholm. Er habilitierte sich im Fach Botanik mit einer pollensystematischen Forschungsarbeit an einer Compositengruppe. Danach erhielt er einen Ruf auf eine Professur

am Botanischen Institut der Universität Bonn. Drei weitere Rufe folgten: FU Berlin, Uni Heidelberg, Uni Kiel (FU Berlin und Uni Kiel nicht angenommen). An der Universität Heidelberg war er zunächst Direktor des Instituts für Systematische Botanik und Pflanzengeographie und des Botanischen Gartens (später Abteilung Biodiversität und Pflanzensystematik des neu gegründeten Heidelberger Instituts für Pflanzenwissenschaften). Seit 2002 ist er im forschenden und lehrenden „Ruhestand“. Seine Forschungsschwerpunkte liegen in den Bereichen der Blütenmorphologie und -entwicklungsgeschichte, Blütenökologie, Blütenpflanzensystematik, Pollenkunde, Ausbreitungsbiologie, Evolutionsbiologie und Biophilosophie. Gemeinsam mit Claudia Erbar neben jährlichen mehrwöchigen studentischen Exkursionen (u. a. Alpen-Querschnitte, Neusiedlersee-Gebiet, Türkei, Kreta, Sizilien, Teneriffa) zahlreiche wissenschaftliche Forschungsreisen und Expeditionen: Japan (1993, Miura-Halbinsel, Fuji), Regen- und Nebelwälder in Thailand (1993), USA (1996: Westküste, 1999: Missouri, kalifornischer Teil der Sonora, 2001: Florida), Schottland (1997), NO-Brasilien (2000), Südafrika (2003, Savannen in den Provinzen Limpopo und Mpumalanga, Kapregion, Cederberge), Sizilien (seit 2007), Russland (2008, Steppe südl. Moskau, Kolchis und Kaukasus), Gran Canaria (2008), Madeira (2009).

Korrespondenzadresse:

Prof. Dr. Claudia Erbar, Prof. Dr. Peter Leins
Universität Heidelberg
COS-Biodiversität und Pflanzensystematik
Im Neuenheimer Feld 345
69120 Heidelberg, Germany

E-Mail: erle@urz.uni-heidelberg.de

Homepages:

[https://www.cos.uni-](https://www.cos.uni-heidelberg.de/de/forschungsgruppen/forschungsgruppen/apl-prof-claudia-erbar)

[heidelberg.de/de/forschungsgruppen/forschungsgruppen/apl-prof-claudia-erbar](https://www.cos.uni-heidelberg.de/de/forschungsgruppen/forschungsgruppen/apl-prof-claudia-erbar)

<https://www.cos.uni-heidelberg.de/de/forschungsgruppen/professoren-im-ruhestand/prof-dr-peter-leins>