

FALSCH

VER

SPRECHEN

FALSCHES VERSPRECHEN

LUG UND TRUG IN DER BLÜTENWELT

CLAUDIA ERBAR

Pflanzen locken mit ihren Blüten Insekten an und bieten den Tieren Nahrung in Form von Nektar und Pollen. Im Gegenzug übernehmen die Insekten den Pollentransport, also die Bestäubung. Um den Fortpflanzungserfolg zu sichern, scheint jedes Mittel recht zu sein. So haben sich im Laufe der Evolution bei den Blütenpflanzen auch betrügerische Anwerbemethoden entwickelt.

B

Blüten und Insekten blicken auf eine rund 140 Millionen Jahre währende Partnerschaft zurück. Diese erfolgreiche Beziehung ist geprägt von wechselseitigen Anpassungen oder fachsprachlich „Coadaptationen“ und wechselseitigem Nutzen, dem „Mutualismus“. Besonders eindrücklich zeigt sich das am Beispiel der Bestäubung: Insekten verhelfen den ortsfesten Blütenpflanzen zur Bestäubung, indem sie die Pollenkörner vom Ort der Produktion – den Staubgefäßen einer Blüte – auf das empfangende Gewebe – die Narbe – einer (möglichst) anderen Blüte derselben Art transportieren. Ohne Bestäubung keine Befruchtung: In dem erfolgreich platzierten Pollenkorn wächst eine Zelle des darin enthaltenen männlichen Organismus zu einem Pollenschlauch aus; dieser transportiert die beiden männlichen Geschlechtszellen zur

Samenanlage der bestäubten Pflanze. In der Samenanlage – genauer: in dem dort befindlichen weiblichen Organismus – findet die eigentliche Befruchtung statt: Eine der beiden männlichen Geschlechtszellen befruchtet die Eizelle; sie wird dadurch zur sogenannten Zygote, aus der durch zahllose Teilungen der komplette Pflanzenorganismus hervorgeht. Die zweite männliche Geschlechtszelle verschmilzt mit einer anderen Zelle des weiblichen Organismus, woraus das Nährgewebe entsteht. Mit der Bildung der Früchte ist die Samenreife abgeschlossen.

Sowohl die Bestäubung als auch die Befruchtung sind komplexe Vorgänge, deren Details längst nicht vollständig bekannt sind. Zu den offenen Fragen zählen beispielsweise, welche Faktoren eine effiziente Bestäubung und Befruchtung bestimmen, wie Narben optimal beladen werden oder welcher Pollenschlauch aus welchen Gründen schnell genug wächst, um „das Rennen“ zu gewinnen. Andere interessante Fragen sind, wie Pflanzen die Insekten zum Blütenbesuch animieren und wie erfolgreich ihre Locksignale sind. Lassen sich solche Signale auch fälschen und sind dann mehr Schein als Sein? Und wie unterscheidet sich das Original vom Plagiat? Antworten auf diese Fragen wollen wir mit unseren Arbeiten in der Forschergruppe „Blütenbiologie und Evolution“ im „Centre for Organismal Studies“ (COS) der Universität Heidelberg geben.

„Erfindungen“ der Evolution

Die stammesgeschichtlichen Vorläufer der Blütenpflanzen (Angiospermae = Bedecktsamer) sind die Nacktsamer (Gymnospermae), zu denen unsere heute noch existierenden Nadelgehölze zählen. Bei den Nacktsamern sind die Pollen produzierenden und die Samenanlagen tragenden Organe weit voneinander entfernt angeordnet; der Wind übernimmt die Bestäubung, wobei die Pollenkörner direkt auf den offen präsentierten Samenanlagen landen. Bei den Bedecktsamern sind die Samenanlagen in ein geschlossenes Fruchtblatt eingeschlossen – daher ihr Name – und die Pollenkörner müssen auf den Narben der Fruchtblätter landen.

In den Verdauungsorganen von fossilen Käfern wurden Pollen gefunden, was zeigt, dass Käfer und andere Insekten schon vor Jahrmillionen Pollenkörner fraßen – die Tiere standen aber zunächst in einem rein parasitären Verhältnis zu den Pflanzen und erbrachten keine „Bestäubungs-Dienstleistungen“ für sie. Das parasitäre Verhältnis der Insekten wandelte sich vermutlich erst dann zu einem mit gegenseitigem Nutzen für Tier und Pflanze um, als die „Zwitterblüte“ entstand, also die Zusammenfassung von Staubgefäßen und Fruchtblättern in unmittelbarer Nachbarschaft. Besuchen die Insekten eine zwittrige Blüte, um Pollen zu fressen, können sie zugleich die Übertragung der an ihrer Oberfläche haftenden Pollenkörner besorgen. Wahrscheinlich war es der Selektionsdruck der Pollen fressenden Insekten, der der zufällig entstandenen Zwitterblüte zu ihrem Erfolg verhalf. Genetisch ist es relativ simpel, die männlichen mit den weiblichen Organen zu einer Zwitterblüte zusammenzulegen: Dazu muss nur ein „Ein/Aus-Schalter“ für die männliche Funktion betätigt werden. Nicht so einfach ist der genetische Hintergrund für den Einschluss der Samenanlagen. Erst nach einer Verdopplung des gesamten Erbguts konnten neue Genfunktionen entstehen.

Die Entstehung der Zwitterblüte hängt also mit der „Nutzung“ von Insekten als neues Transportmittel bei der Übertragung der Pollenkörner zusammen. Wenn auch die Insekten die Pollenkörner auf ihrer Oberfläche völlig unbeabsichtigt transportieren, so ist doch durch das gezielte Aufsuchen der Blüten zur Nahrungsaufnahme die Wahrscheinlichkeit, dass Pollenkörner auf der Narbe landen, höher als bei Windbestäubung. Als die Blütenpflanzen mit Zwitterblüten entstanden, existierten in der Gruppe der Insekten neben Käfern auch bereits Fliegen, Grabwespen, Motten ohne Saugrüssel (sogenannte Urmotten) und Fransenfliäger. Alle diese Insekten waren fähig, Pollenkörner sowie zuckerige Sekrete der Narbe aufzunehmen. Sie kommen deshalb als frühe Bestäuber infrage. Bienen (und Hummeln) sowie Schmetterlinge mit Saugrüsseln sind erst später aufgetreten: Wie Fossilfunde zeigen, gibt es sie erst seit 100 beziehungsweise 70 Millionen Jahren.

„Die zufällig während der Evolution entstandenen Strategien gehen für Pflanzen und Tiere stets einher mit Vorteilen im Sinne eines ökonomischen Erfolgs.“



Abbildung 1a



Abbildung 1b



Abbildung 1c

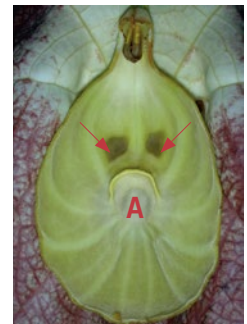


Abbildung 1d

Abbildung 1a–d

Riesens-Pfeifenwinde *Aristolochia gigantea*

COS: Von Molekülen zu lebenden Systemen

Das Centre for Organismal Studies (COS) ist das größte lebenswissenschaftliche Forschungszentrum an der Universität Heidelberg. Ziel der Wissenschaftler am COS ist es, die komplexen biologischen Mechanismen lebender Systeme über alle Größenskalen und Organisationsstufen hinweg zu erforschen: von der molekularen Analyse über die Ebene der Zelle bis hin zur Gesamtheit eines Organismus im Kontext mit seiner Umwelt. 2010 wurde das Zentrum aus einem Zusammenschluss der beiden Heidelberger Institute für Zoologie und Pflanzenwissenschaften gegründet; es gehört zu den zentralen wissenschaftlichen Einrichtungen der Universität.

Das COS besteht derzeit aus 16 Abteilungen und neun unabhängigen Nachwuchsgruppen. Insgesamt arbeiten hier aktuell 46 Forschungsgruppen mit rund 350 Mitarbeitern, sie alle leisten wichtige Beiträge in der Grundlagenforschung und in der Lehre. Der Botanische Garten Heidelberg ist mit einer eigenen Organisationsstruktur ebenfalls am COS eingebunden.

www.cos.uni-heidelberg.de

Die Werbestrategien der Pflanzen

Die auffälligen Farben der Blütenhüllblätter und die Duftstoffe wurden im Laufe der Evolution zu unverwechselbaren Werbemitteln der Blütenpflanzen. Die verschiedenen Blüten besuchenden Insektengruppen wiederum haben Vorlieben für bestimmte Farben und Düfte. In ihrer Fähigkeit zu sehen, unterscheiden sich die Insekten: Nach heutigem Forschungsstand können wohl alle Insekten ultraviolette Licht wahrnehmen; die Wahrnehmung von Rot hingegen ist nicht einheitlich. Käfer und Tagschmetterlinge sehen die Farbe Rot, manche Fliegen nehmen den roten Farbbereich zumindest als eigene Qualität wahr, die bislang untersuchten Bienen aber sind alle rotblind.

Das ursprüngliche optische Signal, mit dem Blütenpflanzen Insekten anlocken, war wahrscheinlich der gelbe Pollen beziehungsweise die gelbe Farbe der Staubgefäße im Kontrast zur Blütenhülle. Die gelbe Farbe beruht auf Farbstoffen (Flavonoide und/oder Carotinoide), die als schützende Pigmente schädliche UV-Strahlen abschirmen – schließlich finden in den Staubbeutel vor und während der Pollenkornentwicklung wichtige Zellteilungen bis hin zum befruchtungsfähigen Pollenkorn statt. Während der Evolution reduzierte sich die Zahl der Staubgefäße und damit auch die Menge an Pollenkörnern. Darüber hinaus wurde die „Belohnung“ mit wertvollen proteinreichen Pollenkörnern wohl schon früh durch den vergleichsweise „billigen“ zuckerreichen Nektar ersetzt oder ergänzt. Das ursprüngliche optische Signal der realen Lockspeise ging ganz verloren, als während der Evolution die Staubgefäße und der Nektar in Röhren verborgen wurden: Dies hatte den Schutz vor Pollenfraß durch nicht bestäubende Besucher zum Vorteil; zudem wurde der Nektar vor dem Austrocknen oder Verwässern bewahrt. Je tiefer Pollen und Nektar verborgen wurden, desto länger wurden – in gegenseitiger Anpassung – die Mundwerkzeuge der Insekten, um Nahrung in den Röhren zu erreichen.

Damit Bestäuber trotz dieser evolutiven, vom Zufall geprägten Veränderungen auch weiterhin angelockt werden können, musste der Verlust der ursprünglichen optischen Signale kompensiert werden. Dies erfolgte beispielsweise mit „Blütenmalen“, optisch auffallenden Regionen einer Blüte, die als Punkt-, Flächen- oder Strichmale, aber auch als dreidimensionale Strukturen auftreten können.

Schon der Vater der Blütenökologie, Christian Konrad Sprengel (1750 bis 1816), deutete die Blütenmale als Hinweise für Nektar, der Zoologe und Evolutionsbiologe Günther Osche (1926 bis 2009) interpretierte sie als Staubbeutel- oder Pollenattrappen. Man betrachte unter diesem Aspekt einmal die Farbzeichnung vieler Blüten, beispielsweise die hell umrandeten Flecken auf der Blüte des Fingerhutes, die auffälligen Aufwölbungen auf der „Unterlippe“ der Blüten von Löwenmäulchen oder die

„Die Meister des Sexualbetrugs sind manche Orchideen – und diejenigen, die auf den Betrug hereinfliegen, sind die Männchen solitärer Bienen und Wespen.“

„Haarbüschel“ auf den Blüten von Bart-Iris-Arten. Letztere sind nichts anderes als dreidimensionale Kopien von Staubgefäßen. Blütenmale sind vergleichbar mit vielversprechenden Wirtshausschildern, die Besucher nach innen in den Gastraum locken sollen. In gewisser Weise handelt es sich bei den Blütenmalen um ein Vortäuschen der ursprünglichen Signale. „Mehr Schein als Sein“ sind Blütenmale aber dennoch nicht: Die Insekten, die der Einladung der Blütenmale folgen, erhalten als Gegenleistung im Innern der Blüten das, was sie brauchen: Pollen und Nektar als Nahrung für ihre Brut und/oder für sich selbst.

Die Frage ist, kommt in der Natur auch ein echter Betrug vor? Verweigern Pflanzen den Insekten beispielsweise Nahrung trotz erbrachter Bestäubung? Oder rauben Insekten den Pflanzen Nektar und bleiben ihnen den Transport von Pollen schuldig? Die Antwort auf die zugegebenermaßen anthropozentrischen Fragen ist ein eindeutiges Ja. Von den vielen Beispielen, die sich in der Natur finden und die wir in unserer Forschergruppe näher untersuchen, seien die nachfolgenden ausführlicher beschrieben.

Nektarräuber und Täuschblumen

Die „Belohnung“, die Insekten von Pflanzen für die Dienstleistung des Pollentransports gewährt wird, besteht meist in Nahrung in Form von Pollen und Nektar. Insekten gehen immer wieder ein Pollen- oder Nektarraub, da sie sich ja aktiv an und in den Blüten bewegen können. Pflanzen, die jedwede Belohnung trotz Pollentransports „verwehren“, sind äußerst selten. Im Sinne von „mehr Schein als Sein“ täuschen einige Pflanzen jedoch mit allerlei Tricks mehr Pollen und Nektar vor, als sie in Wahrheit zu bieten haben.

Zu diesen „Täuschblumen“ zählen die Königskerzen-(Verbascum-)Arten: Sie tragen auf ihren Staubfäden Haare, die den Blüten besuchenden Bienen (und Hummeln) mehr Staubgefäße „vorgaukeln“ als tatsächlich vorhanden sind. Das Studentenröschen (*Parnassia palustris*) lockt seine Bestäuber (Fliegen) mit einem „Froschkönig-Krönchen“ an, dessen kugelige Spitzen wie dicke Nektartropfen glänzen (siehe Abbildung 2a). Der verführerische Glanz wird aber nicht vom Nektar hervorgerufen, sondern von Licht, das sich an parallel angeordneten Längsstreifen der Kügelchen seidensatinartig bricht: Das Rasterelektronenmikroskop macht die bogig verlaufenden Strukturen auf der Oberfläche der Kügelchen deutlich sichtbar (siehe Abbildung 2c). Wie unsere Untersuchungen weiterhin zeigen, erwartet die Fliegen statt der vorgetäuschten dicken Nektartropfen eine lediglich geringe Nektarmenge auf den breiteren Flächen des Krönchens (siehe Abbildung 2b – Pfeil).

Bienen (und Hummeln) lassen sich nur schwer um ihre Nahrung betrügen, weil sie sehr lernfähig sind. Beim Lernen spielt bei ihnen „Frustration“ eine große Rolle: Wenn die Pflanze Signale aussendet, die den Futtertrieb von Bienen und Hummeln zwar ansprechen, das gewünschte Futter dann aber doch nicht gewährt wird, modifizieren die Tiere angeborene Nahrungspräferenzen. Durch Lernen weniger zu beeinflussen ist der „angeborene Auslösemechanismus“, ein Instinktverhalten der Tiere, das von bestimmten Schlüsselreizen ausgelöst wird und immer gleich abläuft. Wenn eine Pflanze solche Schlüsselreize setzt – es handelt sich vor allem um Sexualreize oder Reize, die den Bruttrieb der Insekten ansprechen –, wird das Verhalten vom Empfänger gleichsam zwanghaft immer und immer wieder ausgeführt: Instinkt-Täuschblumen haben sich an bestimmte Verhaltensmuster des Sexual- oder Bruttriebs der Insekten einseitig angepasst. Sie parasitieren sozusagen auf echten Schlüsselreizen.

Die Meister des Sexualbetrugs sind Orchideen – und diejenigen, die auf den Betrug hereinfallen, sind die Männchen solitärer Bienen und Wespen. Die Blüten der Ragwurz-(*Ophrys*-)Arten etwa ahmen den Duft, den Glanz und den Haarstrich von Bienen- und Wespenweibchen so gekonnt nach, dass die Blüten häufig von Männchen besucht werden: Während ihrer fruchtlos bleibenden Kopulationsversuche



Abbildung 2a

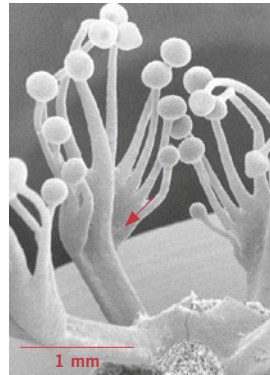


Abbildung 2b

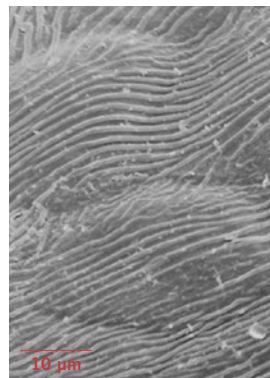


Abbildung 2c

Abbildung 2 a-c
Studentenröschen *Parnassia palustris*

„Die erfolgreiche Beziehung zwischen Blüten und Insekten ist geprägt von wechselseitiger Anpassung und wechselseitigem Nutzen.“

bewerkstelligen die Männchen die Pollenübertragung. Fälle von „Brutplatz-Betrug“ treten bei einer ganzen Reihe von Pflanzengattungen auf. Vor allem die Weibchen von Käfer- oder Fliegenarten, die ihre Eier natürlicherweise in Aas, Kot, Dung oder Pilze legen, sprechen auf die fälschlicherweise einen Brutplatz versprechenden Signale der Pflanzen an.

EMPTY PROMISES

LIES AND DECEPTION IN THE WORLD OF FLOWERING PLANTS

CLAUDIA ERBAR

Flowers and insects maintain a successful partnership that has lasted at least 140 million years and is characterised by coadaptation and mutualism: The flower receives the service of pollination (unintended by the animals, but due simply to their behaviour in the flowers), while the animal pollinator is rewarded with pollen and/or nectar. Optical and olfactory signals in the form of striking colours and scents have become distinctive advertising media of the flowers. The signal of the original lure in the flowers, the pollen, has been lost as, in the course of evolution, the number of stamens were reduced and the few remaining stamens and the nectar were hidden in tubes. To compensate for this signal loss, the plants developed pollen and anther dummies (e.g. in *Digitalis* and *Antirrhinum*).

Sometimes, however, insects are cheated out of their reward. Although total food deception is rare, plants sometimes simulate the presence of more pollen and nectar than they really have to offer (e.g. in *Parnassia*, Fig. 2a). In reproductive mimicry (sexual deception in *Orchidaceae*, e.g. in *Ophrys*, brood-site deception, e.g. in *Aristolochia gigantea*, Fig. 1a), the triggers act directly on the pollinator's instinct to provoke a pattern of innate behaviour.

How does “appearance over substance” or even deception fit into the otherwise mutualistic pollination system? First, we must consider that, whether they display traits of mutualism or deception, plants and animals do not act consciously. Their behaviour developed by chance during the organismic evolution. Since pollinators compete for food and sexual partners and flowers compete for pollinators, there is selection pressure on the formation of efficient signals. The effective attraction of pollinators is directly related to a plant's reproductive success. The energetic costs of deceptive signals may often be higher than the savings in pollen and nectar as an energy source. However, the instinct-based, reliable attraction of pollinators remains the key to success. ●

PROF. DR CLAUDIA ERBAR heads the research group "Flower biology and evolution" at Heidelberg University's Centre for Organismal Studies (COS).

Following her studies of biology and chemistry, she obtained her doctorate from the University of Bonn and her teaching credentials in Heidelberg. She was awarded the Konrad Adenauer Foundation Prize for Students of Botany for her state examination thesis. In her current position as an adjunct professor, Claudia Erbar investigates the development of flowers against the background of morphological-functional questions and the ways in which flowering plants are related. Her second focus is flower ecology, i.e. the functions of flowers during pollination and fertilisation, and their interaction with insects.

Contact: claudia.erbar@cos.uni-heidelberg.de

“In an effort to ‘keep up appearances’, plants use a number of tricks to simulate the presence of more pollen and nectar than they really have to offer.”

„Im Sinne von ‚mehr Schein als Sein‘ täuschen die Pflanzen mit allerlei Tricks mehr Pollen und Nektar vor, als sie in Wahrheit zu bieten haben.“

Ein besonders ausgeklügeltes Täuschungsmanöver findet sich bei der häufig in Gewächshäusern der Botanischen Gärten kultivierten *Aristolochia gigantea*, der Riesen-Pfeifenblume. Deren Blüte imitiert in verblüffender Weise verwesendes Fleisch (siehe Abbildung 1a auf Seite 122). Setzt sich eine davon angelockte Fliege auf das gelbe Mal inmitten der *Aristolochia*-Blüte, rutscht das Insekt auf der glatten Oberfläche ab und fällt in einen siphonartigen Kessel (siehe Abbildung 1b auf Seite 122). In der engen Kesselfalle befinden sich nach unten gerichtete Reusenhaare. Sie verschließen den Eingang und lassen dem Tier nur den Weg nach innen (siehe Abbildung 1c auf Seite 122).

Es wird an das Ende des Kessels gelockt, da sich dort ein sogenanntes Ringfenster befindet: In einer ringförmigen Zone ist das Gewebe fast frei von Luft und daher durchscheinend. Im Zentrum des Ringfensters befindet sich der Narbenkopf der Pflanze, der mit den jetzt noch verschlossenen Staubbeuteln verbunden ist. Hat das gefangene Insekt von einer anderen Blüte, die es besucht hat, Pollen mitgebracht, kann die Narbe bestäubt werden. Am Tag nach der Bestäubung öffnen sich die Staubbeutel, und das Insekt wird mit blüteneigenen Pollen gepudert. Wie aber kann die Fliege der Kesselfalle entkommen, um eine andere Blüte zu besuchen und zu bestäuben? Mittlerweile sind die Reusenhaare, die den Eingang verschlossen haben, verwelkt – das Insekt könnte nun unbehindert von innen nach außen gelangen. Das Licht des Ringfensters übt auf das Insekt aber immer noch seine stark anziehende Wirkung aus. In unseren Untersuchungen konnten wir folgendes Phänomen aufzeigen: Bei den *Aristolochia*-Arten sind die Drüsengewebe, die den Nektar ausscheiden, in der Nähe des Ausgangs („A“ in Abbildung 1d auf S. 122) angeordnet. Und zwar genau dort, wo der zunächst weite in den schmalen Abschnitt des Kessels übergeht (siehe Pfeile in Abbildung 1d auf Seite 122). Die kleine Menge Nektar, die abgesondert wird, verhindert zunächst, dass die Fliege in der Gefangenschaft verhungert, und wird dann zum Signal, das die Fliege vom Licht des Ringfensters ablenkt und ihr den Weg in die Freiheit zeigt, wo sie eine weitere *Aristolochia*-Blüte anfliegen wird. Denn von den Signaltrappen der nächsten Blüten ebenso unwiderstehlich angezogen, gerät die mit Pollen beladene Fliege alsbald erneut in eine Kesselfalle und wird zum Bestäuber – und dies ohne nennenswerte Gegengabe vonseiten der Pflanze in Form von Nahrung beziehungsweise dem geeigneten Brutplatz.

„Mehr Schein als Sein“ oder gar „Lug und Trug“ bei der Bestäubung – wie lässt sich das biologisch bewerten? Dem Versuch einer Wertung ist vorzuschicken, dass Pflanzen und Tiere selbstverständlich nicht bewusst über ihr Verhalten entscheiden. Phänomene wie Parasitismus, Mutualismus, „Täuschung“ oder „Betrug“ sind nach den Gesetzen der Evolution entstandene Phänomene: Eine „Blumen-Moral“ oder eine „Insekten-Ethik“ gibt es nicht. Die zufällig entstandenen „Strategien“ gehen für Pflanzen und Tiere stets einher mit Vorteilen im Sinne eines ökonomischen Erfolgs. Da Bestäuber um Nahrung und Sexualpartner konkurrieren und Blüten wiederum um ihre Bestäuber, ist der Selektionsdruck groß, dass zufällig entstandene Locksignale erfolgreich funktionieren. Vermutlich ist der Energieaufwand, komplexe Täuschungssignale zu generieren, größer, als die Einsparung von Pollen und Nektar mit sich bringt. Der Mehrwert der von der Pflanze benutzten Täuschungsmanöver besteht darin, Bestäuber zuverlässig anzulocken – und dient damit unmittelbar ihrem Fortpflanzungserfolg und dem Erhalt der Art. ●



PROF. DR. CLAUDIA ERBAR ist Forschungsgruppenleiterin („Blütenbiologie und Evolution“) im Centre for Organismal Studies (COS) der Universität Heidelberg. Nach ihrem Biologie- und Chemiestudium wurde sie an der Universität Bonn promoviert, anschließend habilitierte sie sich in Heidelberg. Für ihre Staatsexamensarbeit erhielt sie den Preis der Konrad-Adenauer-Stiftung für Studierende der Botanik. Die aktuellen Forschungsarbeiten der außerplanmäßigen Professorin gelten der Entwicklung der Blüten vor dem Hintergrund morphologisch-funktionaler Fragestellungen und der Verwandtschaft der Blütenpflanzen. Ein zweiter Fokus liegt auf der Blütenökologie, also den Blütenfunktionen bei Bestäubung und Befruchtung und der Interaktion mit Insekten.

Kontakt: claudia.erbar@cos.uni-heidelberg.de