

**Die Reproduktion von *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Südostasien:  
Bestäubung durch Thripse und Kastration durch Pflanzenameisen**

Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Naturwissenschaften

vorgelegt im Fachbereich Biologie und Informatik  
der Johann Wolfgang Goethe-Universität  
in Frankfurt am Main

von  
Ute Moog  
aus Überlingen am Bodensee

Frankfurt am Main 2002

## Inhaltsverzeichnis

<b>1 Allgemeine Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>2 Bestäubung</b>	<b>5</b>
<b>2.1 Einleitung</b>	<b>5</b>
2.1.1 Fragestellung	8
<b>2.2 Material und Methoden</b>	<b>9</b>
2.2.1 <i>Macaranga</i>	9
2.2.2 Untersuchungsgebiete und Zeitraum der Untersuchungen	10
2.2.3 Die <i>Macaranga</i> -Flora im Untersuchungsgebiet	11
2.2.4 Blütenmerkmale von <i>Macaranga</i>	13
2.2.5 Aufsammlung von Blütenbesuchern	14
2.2.6 Exemplarische Untersuchung von Thripsbestäubung an <i>M. hullettii</i>	15
2.2.6.1 Reproduktive Phänologie von <i>M. hullettii</i>	15
2.2.6.2 Blütenmerkmale und Anthese	15
2.2.6.3 Beobachtung und Aufsammlung von Blütenbesuchern	16
2.2.6.4 Aufzucht von Thripsen	17
2.2.6.5 Pollentransport	17
2.2.6.6 Samenansatz unter natürlichen und experimentellen Bedingungen	18
2.2.7 Untersuchungen der Bestäubung von <i>M. heynei</i> und <i>M. tanarius</i>	19
2.2.8 Vergleichende Blütezeiten von sympatrischen <i>Macaranga</i> -Arten	19
<b>2.3 Ergebnisse</b>	<b>20</b>
2.3.1 Blütenbesucher und Blütenmerkmale von <i>Macaranga</i>	20
2.3.1.1 Sektion <i>Pachystemon</i> (Gruppe 1)	20
2.3.1.2 Sektion <i>Pachystemon</i> (Gruppe 2)	24
2.3.1.3 Sektion <i>Pachystemon</i> (Gruppe 3)	24
2.3.1.4 Sektion <i>Pachystemon</i> (Gruppe 4)	26
2.3.1.5 Sektion <i>Stachyella</i>	27
2.3.1.6 Sektion <i>Winklerianae</i>	28
2.3.1.7 Sektion <i>Pruinosae</i>	29
2.3.1.8 Sektion <i>Javanicae</i>	32
2.3.1.9 <i>denticulata</i> -Gruppe	34
2.3.1.10 <i>tanarius</i> -Gruppe	34
2.3.1.11 <i>M. trichocarpa</i>	36
2.3.1.12 Sektion <i>Pseudo-Rottlera</i>	36

2.3.2 Exemplarische Untersuchung von Thripsbestäubung an <i>M. hullettii</i>	39
2.3.2.1 Blütezeiten von <i>M. hullettii</i>	39
2.3.2.2 Blütenmerkmale und Anthese	40
2.3.2.3 Lokale und temporale Zusammensetzung der Blütenbesucher	42
2.3.2.4 Verhalten von Blütenbesuchern	44
2.3.2.5 Aufzucht von Thripsen	45
2.3.2.6 Pollentransport	45
2.3.2.7 Samenansatz unter natürlichen und experimentellen Bedingungen	47
2.3.4 <i>Macaranga</i> -Pollen	49
2.3.5 Die Trichomnektarien	51
2.3.6 Blütezeiten in einer <i>Macaranga</i> -Gemeinschaft	52
2.3.7 Ergebnisübersicht blütenbiologischer Untersuchungen	55
<b>2.4 Diskussion</b>	<b>58</b>
2.4.1 Blütenbesucher	58
2.4.1.1 Taxonomie blütenbesuchender Thripse	59
2.4.1.2 Biologie blütenbesuchender haplothripiner Thripse	60
2.4.1.3 Phylogenetische Interpretationsansätze zur Blüenthrips-Evolution	62
2.4.1.4 Terebrante Thripse in <i>Macaranga</i> -Infloreszenzen	63
2.4.1.5 Wanzen	63
2.4.2 Thripse als effektive Pollenvektoren	65
2.4.3 <i>Macaranga</i> als Brutstätte für ihre Bestäuber	66
2.4.4 Wirtsspezifität	68
2.4.4.1 Wo sind die Thripse, wenn ihr Wirt nicht blüht?	69
2.4.5 Belohnung und Lockmittel für Bestäuber	71
2.4.6 Spezifische Merkmale für die Bestäubungstypen	72
2.4.6.1 Adaptive Merkmale	73
2.4.6.2 Variabilität der Trichomnektarien	75
2.4.7 Faktoren für die Diversifizierung in <i>Macaranga</i>	76
2.4.7.1 Blütezeiten	79
2.4.7.2 Der Einfluss des Blühverhaltens auf die Diversifizierung in <i>Macaranga</i>	81
<b>3 Interaktionen der Reproduktion von <i>Macaranga</i> mit der Myrmekophytie</b>	<b>83</b>
<b>3.1 Einleitung</b>	<b>83</b>
3.1.1 Fragestellung	85
<b>3.2 Material und Methoden</b>	<b>87</b>
3.2.1 Infloreszenzschäden	87
3.2.2 Außenaktivität der Ameisen	89

3.2.3 Futterkörperchen auf den Infloreszenzen _____	89
3.2.4 Untersuchungen zu potentiellen Barrieremechanismen _____	90
3.2.4.1 Funktion der Wachsbereifung auf Infloreszenzen _____	90
3.2.4.2 Experimente zu ameisenabwehrenden Substanzen _____	90
3.2.5 Frucht- und Samenansatz unter natürlichen und experimentellen Bedingungen ____	91
3.2.6 Vergleichende Untersuchungen zur Ursache der Blütenzerstörung _____	91
3.2.6.1 Blühfrequenz _____	91
3.2.6.2 Beschattungsgrad _____	91
3.2.6.3 Vermessung der Bäume _____	91
3.2.6.4 Die Stipeln _____	92
3.2.6.5 Koloniedichte und -größe _____	92
3.2.6.6 Abundanz der Trophobionten _____	93
<b>3.3 Ergebnisse _____</b>	<b>94</b>
3.3.1 Blütenbeschädigung durch Ameisen _____	94
3.3.2 Die Außenaktivität der Ameisen in Bezug auf die Infloreszenzen _____	97
3.3.2.1 Verhalten der Ameisen in Bezug auf die Bestäuber _____	99
3.3.3 Fruchtansatz unter Ausschluss von Ameisen _____	100
3.3.4 Futterkörperchen auf den Infloreszenzen _____	101
3.3.5 Untersuchungen zu potentiellen Barrieremechanismen _____	102
3.3.5.1 Wachs auf den Infloreszenzen als ameisenabwehrende Barriere? _____	102
3.3.5.2 Experimente zu ameisenabwehrenden Substanzen auf den Infloreszenzen ____	104
3.3.6 Vergleichende Untersuchungen zur Ursache der Blütenzerstörung _____	106
3.3.6.1 Die Ameisenarten _____	108
3.3.6.2 Untersuchungen zu potentieller Nistraumlimitierung _____	110
3.3.6.3 Untersuchungen zu potentieller Nahrungslimitierung _____	111
3.3.6.4 Die Baumgröße _____	115
3.3.6.5 Kolonie-Parameter von <i>C. msp.</i> 4 _____	117
<b>3.4 Diskussion _____</b>	<b>124</b>
3.4.1 Pflanzenameisen als Blütenzerstörer _____	124
3.4.1.1 Die Ameisenarten _____	124
3.4.1.2 Die Koloniegröße: Ein entscheidender Faktor für das Kastrationsverhalten _	125
3.4.1.3 Tradeoff in der Energiebilanz zu Zeiten der Reproduktion _____	126
3.4.1.4 Bietet die Kastration den Ameisen einen Vorteil? _____	126
3.4.1.5 Blütenzerstören und Rankenbeißen: Das gleiche Verhaltensmuster? _____	127
3.4.1.6 Warum verhalten sich große Kolonien anders als kleine Kolonien? _____	129

---

3.4.1.7 Wie wird ein biotischer Pflanzenschutz mit "faulen" Kooperationspartnern erreicht? _____	132
3.4.1.8 Die Kolonie- und Wirtsgröße als Selektionsfaktoren _____	133
3.4.1.9 Warum beginnt <i>M. hullettii</i> vor <i>C. msp. 4</i> zu reproduzieren? _____	134
3.4.1.10 Warum zerstören auch "echte" Mutualisten Blüten? _____	136
3.4.2 Barrieremechanismen _____	137
<b>4 Zusammenfassung _____</b>	<b>140</b>
<b>5 Literatur _____</b>	<b>142</b>
<b>6 Anhang _____</b>	<b>152</b>

## 1 Allgemeine Einleitung

Wenn bewiesen werden könnte, dass irgendein Teil einer Struktur einer beliebigen Art zum ausschließlichen Nutzen einer anderen Art ausgebildet wurde, so würde dies meine Theorie zunichte machen, denn das könnte nicht durch natürliche Selektion erzeugt worden sein.

*Charles Darwin—1859*

Eine der spannendsten Herausforderungen der modernen Ökologie besteht darin, die Mechanismen zu verstehen, mittels derer sich Pflanzen und Tiere in Mutualismen gegenseitig zu ihrem eigenen Vorteil ausbeuten. Im Rahmen dieser Fragestellung blieb ein besonders komplexes Interaktionssystem bislang weitgehend unbearbeitet: die Bestäubung von Ameisenpflanzen und die Interaktionen der Myrmekophytie mit der Fortpflanzung der Ameisenpflanzen und Pflanzenameisen. Zur Bearbeitung dieser Themen bot sich die artenreiche Gattung *Macaranga* (Euphorbiaceae) an, da viele der Arten Myrmekophyten sind. Zudem war nicht bekannt, wie *Macaranga* bestäubt wird.

*Macaranga* ist eine paläotropische Gattung von diözischen Bäumen und Sträuchern mit dem Verbreitungsschwerpunkt in Südostasien. Ökologen haben dieser Gattung in der Vergangenheit viel Aufmerksamkeit geschenkt, da es sich um das artenreichste Myrmekophytiesystem der Alten Welt handelt. Mindestens neun spezifische Ameisenarten der Gattung *Crematogaster* und weitere Arten der Gattung *Camponotus* sind mit wenigstens 29 westmalesischen *Macaranga*-Arten obligatorisch assoziiert (z.B. FIALA et al. 1999). Diverse Aspekte des Myrmekophytiesystems wurden bearbeitet, aber die Bestäubung von *Macaranga* blieb unbeachtet.

Die Infloreszenzmorphologien der meisten *Macaranga*-Arten deuten darauf hin, dass sie entomophil sind, und erste Beobachtungen zeigten, dass Thripse (Thysanoptera) als Bestäuber eine Rolle spielen könnten. Thripse sind als Hauptbestäuber erst in jüngster Zeit überzeugend nachgewiesen worden (MOOG et al. 2002; MOUND & TERRY 2001; SAKAI 2001). Thripsbestäubungssysteme sind aber noch immer ein Stiefkind der Forschung. Schon sehr früh in der Evolution der Angiospermen könnten Thripse als Bestäuber eine Rolle gespielt haben (GOTTSBERGER 1988). Freilich ist Thripsbestäubung in einem abgeleiteten Taxon wie *Macaranga*, innerhalb der "modernen" Euphorbiaceae (CHASE et al. 1993), kaum als ein Relikt aus der Entstehung der Angiospermen anzusehen. Thripse aber gehören zu den ursprünglichsten Insektenordnungen (LABANDEIRA & SEPKOSKI 1993), und die Evolution der Bestäubung durch pflanzensaftsaugende Thripse könnte mehrfach ähnlich verlaufen sein.

Es gilt als wahrscheinlich, dass sich Bestäubungssysteme aus antagonistischen Beziehungen zwischen Pflanzen und Fressfeinden wie Thripsen, Wanzen oder Käfern entwickelten (GOTTSBERGER 1988). Anpassungen gewährleisteten nach und nach das Anlocken potentieller

Bestäuber, wobei der Verlust an Pollen und der Schaden an den Reproduktionsorganen der Pflanze minimiert, sowie der Pollentransfer maximiert wurde. In "diffuser Coevolution" entstanden Merkmale, die kennzeichnend für die gegenseitige Passung sind (FUTUYMA & SLATKIN 1983). Häufig sind es nur wenig apomorphe Merkmale, die eindeutig auf coevolutionäre Selektion interagierender Arten zurückzuführen sind. Dabei handelt es sich meist um homologe Merkmale, die sie mit ihren Vorfahren teilen (ARMBRUSTER 1997). Bei den sogenannten Blütenstilsyndromen, die eine Anpassung an bestimmte Bestäubergilden reflektieren, stellen die Bestäuber üblicherweise monophyletische Taxa dar, die Blütenpflanzen in der Regel jedoch nicht. Sogar auf Gattungsniveau der Pflanzen kann man eine große Vielfalt von Bestäubertypen finden (GRANT & GRANT 1965; VOGEL 1954). Viele Arten der Gattung *Macaranga* zeichnen sich durch Uniformität der Infloreszenzmerkmale aus, woraus auf eine geringe Diversität der Bestäubungssysteme geschlossen wurde (DAVIES & ASHTON 1998). In der hier vorliegenden Arbeit wird sowohl die Diversität der Bestäubungssysteme in *Macaranga* untersucht, als auch ob es einen Entwicklungstrend innerhalb der Gattung zur Thripsbestäubung gibt. Auch wird sich zeigen, dass in *Macaranga* eine gewisse "Geschmeidigkeit" der Merkmale in Bezug auf die Anpassung an unterschiedliche Bestäubergilden vorliegt.

Thripse sind winzige, "wehrlose" Insekten mit einem relativ geringen Flugvermögen. Aus diesem Grund, und allgemeinen Überlegungen, stellt sich bezüglich der Bestäubung von Ameisenpflanzen zunächst die Frage, ob es zwischen dem biotischen Schutzsystem durch die aggressiven Ameisenpartner und dem Bestäubungssystem von *Macaranga* zu Konflikten kommen könnte. Bestehen potentielle Konflikte zwischen dem Myrmekophytiesystem und dem Bestäubungssystem, dann sollten Barrieremechanismen diesen entgegenwirken. Jüngere Forschung an anderen Myrmekophytiesystemen zeigen, dass Ameisenpflanzen mittels ameisenabwehrender Substanzen auf Infloreszenzen die Ameisenschutztruppen zur Zeit der Anthese von den Blüten fernhalten können, um ihre Fortpflanzung zu sichern (GHAZOUL 2001; WILLMER & STONE 1997).

Zu Beginn meiner Arbeit stieß ich jedoch auf einen völlig anderen schwerwiegenden Konflikt zwischen dem Myrmekophytiesystem und der Fortpflanzung von *Macaranga*. Überraschenderweise kamen die Ameisen nicht nur in Kontakt mit Blüten und Bestäubern, sondern die Partnerameisen zerstörten sogar an einigen Bäumen die Blüten. In jüngster Zeit wurde bei verschiedenen Myrmekophytiesystemen die Kastration von Ameisenpflanzen durch Pflanzenameisen beobachtet, jedoch sind die Ursachen und Mechanismen dieses Phänomens noch weitestgehend unverstanden (MERBACH et al. 2001; YOUNG, STUBBLEFIELD & ISBELL 1997; YU & PIERCE 1998).

Mutualistische Interaktionen von Pflanzen und Bestäubern sowie von Ameisenpflanzen und Pflanzenameisen gelten als die klassische Beispiele für Coevolution (z.B. JANZEN 1966;

WIEBES 1979). Obligate Ameisenpflanzen und obligate Bestäuber-Pflanzen-Systeme gehören zu den höchstspezialisierten mutualistischen Beziehungen, da die Ameisen bzw. Bestäuber oft in gleichem Maße von ihren Wirten abhängen wie die Pflanzen von ihren Beschützern bzw. Pollenvermittlern. Solche mutualistischen Beziehungen basieren zweifellos auf vitalem und unmittelbarem Eigeninteresse beider Partner. Allerdings sollten Kosten und Nutzen für die obligaten Mutualisten soweit ausbalanciert sein, dass der mutualistische Charakter nicht in Richtung Parasitismus verschoben wird.

Diese Arbeit beschäftigt sich gleich mehrfach mit potentiellen Konflikten in mutualistischen Systemen, und zwar sowohl solchen, die innerhalb eines Mutualismus, als auch solchen, die zwischen zwei Mutualismen auftreten. (1) Thripse sind häufig Pflanzenschädlinge, und durch Verletzung des pflanzlichen Gewebes mit ihren stechend/saugenden Mundwerkzeugen könnten sie die Fitness ihrer Wirte erheblich beeinträchtigen. Wie kann dennoch ein Fitnesszuwachs durch Thripsbestäubung erreicht werden? (2) Welche Mechanismen und Ursachen liegen der Kastration durch die Partnerameisen zugrunde, und wie wird der Fortbestand des *Macaranga*-Systems in Anwesenheit von blütenzerstörenden Ameisen gesichert? (3) Wie können beide Mutualismen, also Thripsbestäubung und Myrmekophytie, nebeneinander bestehen?

Die Bearbeitung dieser Fragen führt auch zwanglos zur Bearbeitung evolutionsökologischer Themen. Die Evolutionsökologie beschäftigt sich mit der Analyse von Faktoren und Mechanismen, die Artenvielfalt hervorbringen und erhalten. *Macaranga* ist mit etwa 300 Arten die weltweit größte Gattung von Pionierbäumen, die sich im südostasiatischen Raum erfolgreich an diversen Standorten, z.T. bestandsbestimmend, ausgebreitet hat (WHITMORE 1990). Erste phylogenetische Analysen von *Macaranga* deuten darauf hin, dass in den Evolutionslinien, in denen Myrmekophytie evolvierte, eine schnelle Radiation stattfand (BLATTNER et al. 2001). Die Autoren postulieren, dass die Myrmekophytie eine Antriebsfeder der Radiation gewesen sein könnte. Eine Radiation in *Macaranga* kann durch die Anpassung an verschiedene Tiergilden angetrieben worden sein. Dabei könnten Interaktionen mit Ameisen bzw. Bestäubern als Schlüsselinnovationen eine besonders wichtige Rollen spielen. Alternativ dazu kann eine Einschränkung des Genflusses zwischen den Pflanzenpopulationen durch die obligate Assoziation zwischen Pflanzen und Ameisen bzw. Bestäubern als Ursache einer Radiation angesehen werden.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die vorliegende Arbeit dazu beiträgt, eine bedeutende Lücke in der *Macaranga*-Forschung zu schließen. Die bisherigen Arbeiten zur Ökologie von *Macaranga* haben sich mit verschiedenen Aspekten beschäftigt haben. Es gibt Studien zur ornithochoren Samenausbreitung (MITCHELL 1994; TAYLOR 1982) und zu Standortansprüchen, Keimfähigkeit, Reproduktivität und Mortalität (DAVIES 1998, 2001b; DAVIES & ASHTON 1999; DAVIES et al. 1998; PRIMACK & LEE 1991; SLIK 2001; SLIK, KEBLER & VAN WELZEN 2002).

Insbesondere die diversen Aspekte des Myrmekophytensystems wurden bearbeitet: dazu zählen Ameisenbesiedlung, Taxonomie, Spezifität und Systemfunktion der Partnerorganismen, Gegenspieler und Parasiten, Kosten-Nutzen-Analysen der Futterkörperproduktion, Evolution und Biogeografie (z. B. BLATTNER et al. 2001; ECK et al. 2001; FEDERLE, FIALA & MASCHWITZ 1998; FEDERLE, MASCHWITZ & HÖLLDOBLER 2002; FEDERLE, MASCHWITZ & FIALA 1998; FEDERLE et al. 1997, 1999, 2001; FELDHAAR et al. 2000; FIALA 1988, 1996; FIALA et al. 1989, 1999; FIALA & MASCHWITZ 1991, 1992a, b; HECKROTH et al. 1998; HEIL, FIALA & LINSENMAIR 1999; HEIL et al. 1997, 1998, 2001a, b; ITINO & ITIOKA 2001; ITINO et al. 2001a, b; MASCHWITZ et al. 1984, 1996; NOMURA, ITIOKA & ITINO 2000). Ausgerechnet die Bestäubung jedoch blieb weitgehend unbekannt. Anekdotische Beobachtungen von MOMOSE et al. (1998) führten sogar zu falschen Hypothesen über beteiligte Bestäuber in *Macaranga*.

Die Blütenbiologie von *Macaranga* bildet den ersten Schwerpunkt meiner Arbeit. Auch die grundsätzliche Frage nach einem potentiellen Interessenskonflikt zwischen den verschiedenen Partnern einer mutualistischen Beziehung war bisher nicht Gegenstand der *Macaranga*-Forschung. Dieser Fragestellung widmet sich der zweite Schwerpunkt meiner Arbeit.

## 2 Bestäubung

Beware of the Thrips!  
 It constantly sips  
 The milk, or the juice, of the wheat-ear;  
 It flies in your face,  
 And stings at the place,  
 And never appears as a treat here.

Yes! get rid of the Thrips!  
 It crawls to the pips  
 (Or stones) of good olives and peaches;  
 Though tiny as specks,  
 That tiny things vex  
 As deeply as big things, it teaches

*Jennet Humphreys—ca. 1910 (aus LEWIS 1973)*

I have seen more than once a minute Thrips, with pollen adhering to its body, fly from one flower to another of the same kind; and one was observed by me crawling about within a convolvulus with four grains of pollen adhering to its head, which were deposited on the stigma.

*Charles Darwin—1878*

### 2.1 Einleitung

In ihrem Gedicht formulierte Jennet Humphreys eindrucksvoll, wie ablehnend viele Menschen Thripsen gegenüberstehen, wenn sie überhaupt jemals bewusst diese winzigen Insekten wahrgenommen haben. Verhältnismäßig wenige Wissenschaftler haben sich der Insektenordnung Thysanoptera gewidmet (LEWIS 1973, 1997a). Von geschätzten 10000 existierenden Thripsarten sind um die 5000 beschrieben (GASTON & MOUND 1993). Von diesen sind nur wenige Arten Pflanzenschädlinge, über die aber am meisten geforscht wird (Lewis 1997a).

Viel seltener sind Beobachtungen, die Thripse als nützliche Tiere erkennen, wie die von DARWIN (1878) über die Funktion von Thripsen als Bestäuber. Aber auch DARWIN wird vielleicht Thripse manchmal als lästig angesehen haben, da sie seine umfangreichen Bestäubungsexperimente zu unterwandern drohten, indem sie selbst durch die feinsten Netze schlüpfen, die er zum Schutz vor Insektenbesuchen um die Blüten hüllte (DARWIN 1878, 1884). Seitdem hat sich die Meinung verbreitet, dass Thripse höchsten durch Zufall diverse Angiospermen bestäuben (ALLARD 1954; HAGERUP 1950; ODLAND & PORTER 1941; SHAW 1914; SYED 1979; weitere Literatur siehe in KIRK 1997a). Diese kleinen Insekten können sehr häufig in nahezu allen Blüten vorkommen, wo sie sich von Nektar, Pollen, und/oder pflanz-

lichem Gewebe ernähren. Für die meisten dieser Pflanzen wurde beschrieben, dass sie an andere Insekten als Hauptbestäuber adaptiert sind, deshalb wurde Thripsen in der Bestäubung generell eine Nebenrolle zugeschrieben (KIRK 1997a).

Eine Arbeit von APPANAH & CHAN (1981) über die Bestäubung von malaiischen Diptero-carpaceen hat für Aufsehen gesorgt. Die Autoren berichten, dass sechs Arten dieser gesellschaftsbestimmenden Regenwaldbäume hauptsächlich von Thripsen bestäubt werden. Diese vielzitierte Arbeit wurde später angezweifelt, und Thripse galten wieder als inkompetente Bestäuber (SAKAI et al. 1999). Ebenfalls in Malaysia hat TAYLOR (1982) hauptsächlich Thripse als Blütenbesucher in *Macaranga* gefunden, ihre Funktion als Bestäuber wurde jedoch nicht aufgeklärt, und bis vor kurzem blieb unklar, ob Thripse überhaupt als Hauptbestäuber fungieren können.

Hinweise auf Thripse als Hauptbestäuber gab es bisher in diversen Pflanzenfamilien, z.B. in Annonaceae (GOTTSBERGER 1999; MOMOSE, NAGAMITSU & INOUE 1998; WEBBER & GOTTSBERGER 1995), Chloranthaceae (LUO & LI 1999), Diptero-carpaceae (APPANAH & CHAN 1981 [aber siehe SAKAI et al. 1999]), Monimiaceae (WILLIAMS, ADAM & MOUND 2001), Moraceae (SAKAI 2001), Winteraceae (THIEN 1980) und in der Cycadeen-Familie Zamiaceae (MOUND & TERRY 2001). Diese Vielzahl von Hinweisen auf Thripsbestäubung spricht dafür, dass Thripse eine entscheidende Rolle in der Bestäubung einiger Pflanzen-Taxa spielen können, auch wenn es kaum Beweise für eine spezialisierte Thripsbestäubung gab.

Nur in einem Teil der Untersuchungen zur Thripsbestäubung wurden Blütenbesucher quantitativ erfasst (APPANAH & CHAN 1981; LUO & LI 1999; MOMOSE, NAGAMITSU & INOUE 1998; MOUND & TERRY 2001; SAKAI 2001; THIEN 1980; WILLIAMS, ADAM & MOUND 2001), wobei schon eine geringe Anzahl von beobachteten Thripsen ( $N = 27$  bzw.  $N = 26$ ) dazu führen konnte, dass diese als Hauptbestäuber angesehen wurden (LUO & LI 1999; MOMOSE, NAGAMITSU & INOUE 1998). Aber auch eine hohe Anzahl von Thripsen in Blüten muss nicht dafür sprechen, dass es sich hierbei um die Hauptbestäuber handelt. Es kann vorkommen, dass Thripspopulationen zeitweise lokal explosionsartig ansteigen (LEWIS 1973), weshalb Erhebungen von Blütenbesuchern an einem bestimmten Ort und in einem eng begrenzten Zeitraum (APPANAH & CHAN 1981; LUO & LI 1999; MOMOSE, NAGAMITSU & INOUE 1998; SAKAI 2001; SAKAI et al. 1999) nicht zwingend auf die Zusammensetzung der Blütenbesucher des entsprechenden Taxons im Allgemeinen hindeuten. So zeigte sich zum Beispiel bei *Shorea parviflora*, dass die Blüten dieser Diptero-carpaceae in Malaya während einer Mastblüte im Jahr 1976 hauptsächlich von Thripsen besucht worden waren (APPANAH & CHAN 1981), jedoch im Jahr 1992 in Sarawak dominierten neben Thripsen auch Käfer als Blütenbesucher (SAKAI et al. 1999).

Auch qualitativ ist die Effektivität von Thripsen als Bestäuber wenig untersucht. In zwei Untersuchungen wurde getestet, wie hoch der Samenansatz ist, nachdem pollenbeladene Thripse zusammen mit rezeptiven Blüten in Netzbeuteln eingeschlossen wurden (MOMOSE, NAGAMITSU & INOUE 1998, SAKAI et al. 1999). Dieser Eingriff unterscheidet sich jedoch wenig von experimenteller Handbestäubung, da die Wahrscheinlichkeit sehr hoch ist, dass mit der Zeit eingeschlossene, pollenbeladene Thripse mit einer rezeptiven Narbe in Kontakt kommen, und deshalb simuliert dieser Versuch kaum die natürlichen Bedingungen. Erst vor kurzem wurde Pollentransfer experimentell nachgewiesen, indem der Bestäubungserfolg nach Einnetzungen mit einer Maschenweite, welche nur Thripsen Zugang zu Blüten gewährt, bestimmt wurde (MOOG et al. 2002; SAKAI 2001).

Es zeigt sich also, dass die Rolle von Thripsen als Bestäuber bisher unzureichend untersucht war. Solange nicht eindeutig geklärt ist, ob und bei welchen Pflanzen-Taxa spezialisierte Thripsbestäubung vorkommt, ist es nicht sinnvoll darüber zu diskutieren, ob Blütenmerkmale unter dem Selektionsdruck von Thripsbestäubung evolviert sein könnten. Als ein Beleg für Blütenanpassungen an ihre Bestäuber gelten Blütenmerkmale in nicht näher verwandten Taxa, die durch den Selektionsdruck gleicher Bestäuber konvergent entstanden sind (JOHNSON 1996; VOGEL 1989). Jedoch weisen die Blüten der Pflanzen-Taxa (Euphorbiaceae, Moraceae, Zamiaceae) mit den stärksten Hinweisen auf spezialisierte Thripsbestäubung (MOOG et al. 2002; MOUND & TERRY 2001; SAKAI 2001) keine offensichtlichen Analogien auf. Dennoch wurde der Versuch unternommen, ein Thripsbestäubungs-Syndrom (Thripophilie) zu definieren. Es wurde vorgeschlagen, dass kompakte, geschlossene Blüten, welche einen geschützten Brutplatz bieten und nur enge Zugänge haben, zusammen mit kleinem bis mittelgroßem Pollen, Merkmale für Thripophilie sein könnten (KIRK 1988; WILLIAMS & ADAM 1994). Außerdem könnte Duft in Verbindung mit weißen oder gelben Blüten ein primäres Lockmittel sein (KIRK 1985). Belohnung in Form von Pollen, Nektar und/oder pflanzlichem Gewebe kann vorhanden sein, oder auch nicht. Eine Definition von Thripophilie aufgrund dieser Merkmale ist aber nicht zufriedenstellend, da diese nicht distinkt sind und sich zudem mit Merkmalen anderer Blütenstilsyndromen überschneiden, einschließlich der Bestäubung durch kleine Käfer (ENDRESS 1994).

### 2.1.1 Fragestellung

Seit der Arbeit von TAYLOR (1982) über verschiedene Aspekte der Reproduktionsbiologie von *Macaranga* sind Thripse als Blüteninsassen staminater Infloreszenzen von *M. velutiniflora* in Sarawak erwähnt worden (DAVIES 1999). Andere Einzelbeobachtungen von Blütenbesuchern bei *M. brevipetiolata* und *M. winkleri* in Sarawak (MOMOSE et al. 1998) führten die Autoren zu der Schlussfolgerung, dass diese beiden Arten von *Trigona* spp. (Apidae; Meliponinae) bestäubt werden.

*Macaranga* unterscheidet sich von nahe verwandten Taxa aufgrund von Blütenmerkmalen, für deren Evolution die Anpassung an die Bestäuber als mögliche Schrittmacher in Frage kommen. Innerhalb der Gattung jedoch zeichnet sich die Morphologie der Infloreszenzen durch geringe Vielfalt aus. Vor allem die Infloreszenzen westmalesischer Arten (61 spp.) sind weitgehend uniform (DAVIES & ASHTON 1999). Deshalb haben DAVIES & ASHTON (1999) postuliert, dass sich viele dieser Arten die Bestäuber teilen.

Die Schwerpunkte meiner Arbeit lagen darin, zu klären, wie *Macaranga* bestäubt wird. Nachdem Thripse als Bestäuber nachgewiesen waren, kam die Analyse der Mechanismen von Thripsbestäubung hinzu. Im einzelnen habe ich folgende Aspekte bearbeitet:

#### 1) Welche Bestäubungstypen kommen bei westmalesischen *Macaranga*-Arten vor?

Dieser Aspekt wurde im Freiland durch Beobachtungen, Sammeln und Bestimmen der Blütenbesucher bei möglichst vielen *Macaranga*-Arten bearbeitet. Ergänzend untersuchte ich die Infloreszenz- und Blütenmorphologie aller westmalesischen *Macaranga*-Arten anhand von Herbarmaterial.

Zur Klärung der Frage auf mögliche Isolationsmechanismen in *Macaranga* wurden Daten zur Blühphänologie von 7 *Macaranga*-Arten erhoben und deren Bestäuber bestimmt.

#### 2) Was sind die Mechanismen von Thripsbestäubung?

Diese Frage wurde durch detaillierte Analysen der Bestäubungsbiologie bei der thripsbestäubten *Macaranga hullettii* exemplarisch untersucht. Dazu habe ich (1) die Blühphänologie und Fruchtbarkeit bestimmt, (2) die Blütenbesucher beobachtet und bestimmt, (3) die Blütenmorphologie und die Belohnung für die Bestäuber untersucht, (4) den Pollentransfer und die Pollenladung gemessen, und (5) den Samenansatz unter Ausschluss und Zugang von Bestäubern bestimmt.

## 2.2 Material und Methoden

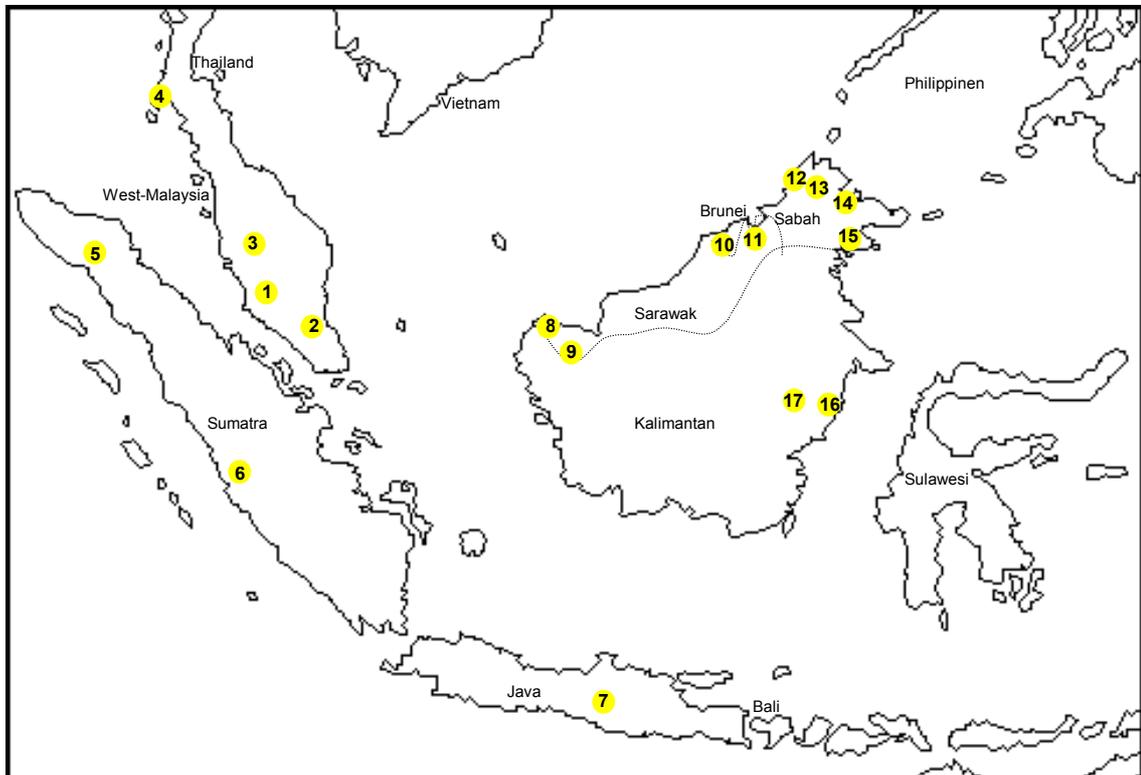
### 2.2.1 *Macaranga*

Die Gattung *Macaranga* THOU. (Euphorbiaceae) umfasst annähernd 300 Baum- und Straucharten, und ist weltweit die größte Gattung von Pionierbäumen (WHITMORE 1990). Ihre Verbreitung reicht von Afrika bis Australien und zu einigen südpazifischen Inseln mit der höchsten Artenvielfalt in Borneo und Neu Guinea (WHITMORE 1969). Traditionell wird *Macaranga* ein Schwesterngruppenverhältnis zur Gattung *Mallotus* LOUR. zugeschrieben (Tribus Acalyphaeae, WEBSTER 1994). Neuere phylogenetische Analysen mit Hilfe morphologischer (SLIK & VAN WELZEN 2001) und molekularer Merkmale (BLATTNER et al. 2001) deuten jedoch auf einen paraphyletischen Status der Gattung *Mallotus* hin, innerhalb der die Gattung *Macaranga* eine monophyletische Gruppe bildet. Dies könnte möglicherweise taxonomische Konsequenzen haben, indem eine neue Festlegung der Gattung *Mallotus* das Aufgehen des Taxons *Macaranga* in *Mallotus* mit sich bringen würde. Aufgrund des monophyletischen Status lässt sich *Macaranga* als Taxon jedoch weiterhin abgrenzen.

Nach WEBSTER (1994) ist *Macaranga* diözisch mit wechselständigen ungelappten oder handförmig gelappten Blättern, die häufig peltat sind (die Blätter von *Mallotus* sind meist nicht peltat), und kleinen bis stark vergrößerten Stipeln (*Mallotus* meist stipellos). Vor allem reproduktive Merkmale weisen Apomorphien in *Macaranga* auf (SLIK, PRIYONO & VAN WELZEN 2000): die Infloreszenzen sind achselständige Trauben oder Rispen (endständig und unverzweigt bei *Mallotus*) mit mehr oder weniger drüsenbesetzten Deckblättern, welche die Blüten häufig vollständig umschließen (offene Infloreszenzen ohne Deckblätter bei *Mallotus*). Die Blüten sind apetal, die Staubblätter öffnen porizid an ihrer Spitze (Längsschlitz bei *Mallotus*), das Pistill ist teilweise einheitlich und die Stigmen frei (bei *Mallotus* ist das Pistill vollständig verschmolzen). Die Früchte sind Kapseln, meistens mit fleischiger, glatter Testa (nicht fleischig bei *Mallotus* und meist stachelig).

## 2.2.2 Untersuchungsgebiete und Zeitraum der Untersuchungen

Untersuchungen zur Blütenbiologie von *Macaranga* wurden von 1998 bis 2001 in verschiedenen Gebieten der großen Sundainseln und der malaysischen Halbinsel durchgeführt: Westmalaysia von Januar bis Mai und September bis Oktober 1998, von März bis Juli 1999, von Dezember 2000 bis Februar 2001 und März bis April 2001, Borneo von Mai bis Juli 2000, und Sumatra im März 1998. Zusätzliche Proben von Blütenbesucher einzelner *Macaranga*-Arten stammen von B. Fiala (Sabah) und U. Maschwitz (Thailand, Java). Die Karte (Abbildung 1) zeigt die Untersuchungsgebiete.



**Abb. 1: Untersuchungsgebiete in Südostasien**

**West-Malaysia:** (1) Gombak-Tal, Bentong, Genting Highlands; Frasers Hill; Rawang (2) Endau Rompin; Labis, Bekok; (3) Cameron Highlands; **Thailand:** (4) Khao Sok National Park; **Sumatra:** (5) Leuser Nationalpark, Gunung Sibayak; (6) Sungaipenuh-Tapah; (7) **Java:** Ambrawa, Salatiga (Semarang); **Borneo, Sarawak:** (8) Kubah Nationalpark; Kuching-Matang; (9) Gunung Penrissen; **Brunei:** (10) Labi; (11) Temburong; **Sabah:** (12) Penampang; (13) Poring Hot Springs, Crocker Range National Park; (14) Sepilok; (15) Tawau; **Ost-Kalimantan:** (16) Samarinda, Bukit Soeharto, Bukit Bankirai; (17) Lemponah. (Ortsangaben im Umkreis von ca. 50 km der Markierungen).

### 2.2.3 Die *Macaranga*-Flora im Untersuchungsgebiet

Von den 61 *Macaranga*-Arten, die in Westmalesia vorkommen, wurden 26 Arten blühend gefunden (siehe Tabelle 1). Jeweils ein Beleg dieser Taxa wurde im Nationaal Herbarium Nederland in Leiden hinterlegt, Duplikate und sterile Belege von weiteren *Macaranga*-Arten gingen an die Sammlung von B. Fiala, Biozentrum Würzburg, und das Herbarium der Arbeitsgruppe von K. Weising, Universität Kassel. Die Bestimmung der *Macaranga*-Arten wurde zunächst mit Hilfe von Bestimmungsschlüsseln (DAVIES 2001a; SLIK, PRIYONO & VAN WELZEN 2000; WHITMORE 1973, 1975, 1982) vorgenommen. Diese Schlüssel waren für die Bestimmung nicht ausreichend, da seit ihrer Veröffentlichung neue Arten beschrieben worden sind (WHITMORE 1984; WHITMORE & DAVIES 2001). Da keine aktuelle Revision aller *Macaranga*-Sektionen vorlag war eine sichere Bestimmung der Arten nur möglich, indem eigene Belege mit Artbeschreibungen (AIRY SHAW 1969, 1971; PAX & HOFFMANN 1914, 1931a, b, WHITMORE 1974; WHITMORE & AIRY SHAW 1971; WHITMORE & DAVIES 2001) und Typenmaterial im Herbarium des Forest Research Institut Malaysia (FRIM) und des Nationaal Herbarium Nederland in Leiden verglichen wurden.

Zusätzlich zu den im Feld gefundenen *Macaranga*-Arten wurde im Herbarium des Forest Research Institut Malaysia (FRIM) und des Nationaal Herbarium Nederland in Leiden von allen westmalesischen *Macaranga*-Arten blühendes Herbariummaterial untersucht, bis auf drei kürzlich neu beschriebenen Arten (*M. ashtonii*, *M. pentaloba*, *M. rufescens*; DAVIES 2001a). Die aktuellste Klassifikation von *Macaranga* ist die von PAX & HOFFMANN (1914, 1931). Neuere phylogenetische Untersuchungen von *Macaranga* anhand von morphologischen (DAVIES et al. 2001; T. C. WHITMORE, persönliche Mitteilung) und molekularen Merkmalen (BLATTNER et al 2001; DAVIES et al. 2001) weisen jedoch darauf hin, dass einige der Sektionen nicht monophyletisch sind. Die Klassifikation von *Macaranga* in Tabelle 1 ist eine Zusammenfassung dieser Arbeiten, hat aber nicht den Anspruch, die phylogenetische Systematik in *Macaranga* widerzugeben.

Aus allen Gruppen, außer aus der Sektion *Pseudo-Rottlera*, wurden Vertreter blühend gefunden und ihre Blütenbesucher gesammelt. Am umfangreichsten wurde die Sektion *Pachystemon* Gruppe 1 besammelt, mit 10 von 19 Arten, in der die meisten Arten (15 spp.) myrmekophytisch sind. Unterarten werden in Tabelle 1 gesondert aufgeführt, da sie sich bezüglich ihrer Morphologie und Blütenbesucher erheblich voneinander unterscheiden können.

**Tabelle 1: Liste aller *Macaranga*-Arten von Borneo, Sumatra und der Halbinsel Malaysia**

Abkürzungen: Borneo (B), Sumatra (S), Halbinsel Malaysia (M), Java, (J), Thailand (T), Indochina (IC), Indien (I), Philippinen (P). Nationaal Herbarium Nederland in Leiden (L), Herbarium des Forest Research Institute Malaysia (FRIM), Myrmekophyt (A), Nicht-Myrmekophyt (N). Klassifikation zusammengefasst nach BLATTNER et al. (2001); DAVIES (2001a); DAVIES et al. (2001); WHITMORE (1975). \*Die von UMO (U. Moog) und BF (B. Fiala) gesammelten Arten wurden im Feld blühend vorgefunden. °Proben von Thripsen von *M. conifera* wurden aus Infloreszenzen eines Herbarbelegs entnommen.

Art	Referenz Nr. (Herbarium)	Verbreitung	Myr.
Sektion <i>Javanicae</i> Pax & Hoffm.			
* <i>costulata</i> Pax & Hoffm.	UMO 00-089 (L)	B	N
<i>endertii</i> Whitmore	Endert 5267 (L)	B	N
* <i>heynei</i> I. M. Johnston	UMO 01-032 (L)	M	N
<i>kinabaluensis</i> Airy Shaw	RSNB 4957 (L)	B	N
<i>laciniata</i> Whitmore & Airy Shaw	FRI 37255 (L)	M, T	N
<i>spathicalyx</i> Whitmore & S. J. Davies	Beaman 8853 (L)	B	N
Sektion <i>Pachystemon</i> (Blume) Müll. Arg. (Gruppe 1)			
<i>aëtheadenia</i> Airy Shaw	PK 1329 (L)	B	A
* <i>angulata</i> S. J. Davies	BF 2002 (W)	B	A
<i>ashtonii</i> S. J. Davies	UMO 00-088 (L)	B	N
* <i>bancana</i> (Miq.) Müll. Arg.	UMO 00-091 (L)	B, M, S	A
<i>calicicola</i> Airy Shaw	Jakobs 5480 (L)	B	A
<i>constricta</i> Whitmore	FRI 3156 (FRIM, L)	M	A
* <i>depressa</i> (Müll. Arg.) Müll. Arg.	UMO 00-116 (L)	B	N
<i>glandibracteolata</i> S. J. Davies	Davies 93027 (L)	B	A
* <i>griffithiana</i> Müll. Arg.	UMO 00-024 (L)	M, S	A
<i>havilandii</i> Airy Shaw	Davies 93008 (L)	B	A
* <i>hullettii</i> King ex Hook f.	UMO 01-043 (L)	B, M, S	A
* <i>indistincta</i> Whitmore	UMO 00-101 (L)	B	A
* <i>motleyana</i> (Müll. Arg.) Müll. Arg.	UMO 00-032 (W)	B	A
* <i>petanostyla</i> Airy Shaw	UMO 00-139 (L)	B	A
<i>rostrata</i> Heine	Nooteboom 1032 (FRIM, L)	B	N
* <i>trachyphylla</i> Airy Shaw	UMO 00-087 (L)	B	A
* <i>triloba</i> (Blume) Müll. Arg.	UMO 98-158 (L)	M, T, S, J	N
<i>velutina</i> (Rb. f. & Zoll.)	Zollinger 4204 (L)	B, S	A
<i>velutiniflora</i> S. J. Davies	Davies 99018 (FRIM, L)	B	A
Sektion <i>Pachystemon</i> (Blume) Müll. Arg. (Gruppe 2)			
<i>caladiifolia</i> Becc.	Davies 3014 (L)	B	A
<i>kingii</i> Hook f.	FRI 0894 (FRIM, L)	B, M, S	A
* <i>lamellata</i> Whitmore	BF 2002 (W)	B	A
<i>umbrosa</i> S. J. Davies	SAN 81895 (FRIM, L)	B	A
<i>winkleriella</i> Whitmore	S. 39521 (FRIM, L)	B	A
Sektion <i>Pachystemon</i> (Blume) Müll. Arg. (Gruppe 3)			
* <i>beccariana</i> Merr.	UMO 00-038 (L)	B	A
* <i>hypoleuca</i> (Reichb. f. Zoll.) Müll. Arg.	UMO 00-104 (L)	B, M, S	A
Sektion <i>Pachystemon</i> (Blume) Müll. Arg. (Gruppe 4)			
* <i>curtisii</i> subsp. <i>curtisii</i> Hook f.	UMO 01-017 (L)	M, S, T, J	N
* subsp. <i>glabra</i> Whitmore	UMO 01-026 (L)	M, S?	N
<i>puncticulata</i> Gage	M87 (L)	B, M, S	A
<i>sarcocarpa</i> Airy Shaw	Davies 225 (L)	B	N
Sektion <i>Pseudo-Rottlera</i> (Rb. f. & Zoll.) Pax & Hoffm.			
<i>anceps</i> Airy Shaw	S 24517 (L)	B, S	N
<i>andamanica</i>	Nair 3183 (L)	M, T, IC, P	N
<i>baccaureifolia</i> Airy Shaw	SAN 30447 (FRIM, L)	B, M?	N
<i>brevipetiolata</i> Airy Shaw	SAN 128435 (FRIM, L)	B	N
<i>lowii</i> King ex Hook. f.	Kostermans 6703 (L)	B, M, S, T	N
<i>praestans</i> Airy Shaw	JD 7305 (L)	B	N
<i>rarisipina</i> Whitmore	SAN 10356 (FRIM, L)	B	N
<i>strigosissima</i> Airy Shaw	Anderson 14705 (L)	B	N

Sektion <i>Stachyella</i> (Miq. Pax & Hoffm.			
<i>amissa</i> Airy Shaw	SAN 34559 (FRIM, L)	B, M, S	N
<i>conifera</i> (Zoll.) Müll. Arg.	Symington 49815 (FRIM)	B, M, S, T	N
* <i>diepenhorstii</i> (Miq.) Müll. Arg.	UMO 98-006 (L)	M, S	N
<i>didymocarpa</i> Whitmore	Davies 99020 (FRIM, L)	B	N
<i>recurvata</i> Gage	FRI 2791 (L)	B, M, S	N
Sektion <i>Winklerianae</i> Pax & Hoffm.			
* <i>winkleri</i> Pax & Hoffm.	UMO 00-094 (L)	B	A
<i>denticulata</i> -Gruppe			
* <i>denticulata</i> (Blume) Müll. Arg.	UMO 01-030 (L)	M, S, T, J	N
* <i>indica</i> Wight	UMO 01-028 (L)	M, T, I, IC	N
Sektion <i>Pruinosae</i> Pax & Hoffm.			
* <i>gigantea</i> (Reichb. f. Zoll.) Müll. Arg.	UMO 00-055 (L)	B, M, S, T	N
* <i>hosei</i> King et Hook. f.	UMO 00-048 (L)	B, M, S	A
* <i>pearsonii</i> Airy Shaw	BF 22/01 (L)	B	A
<i>pentaloba</i> S. J. Davies	-	B	N
* <i>pruinosa</i> (Miq.) Müll. Arg. (B)	UMO 00-075 (L)	B	N
<i>pruinosa</i> (Miq.) Müll. Arg. (M, S)	HB 2174 (L)	M, S	A
<i>puberula</i> Heine	C & C 26526 (L)	B	A
<i>rufescens</i> S. J. Davies	-	B	A
<i>siamensis</i> S. J. Davies	Gardner & Sidisunthorn 2154 (L)	T	N
<i>tanarius</i> -Gruppe			
* <i>tanarius</i> (L.) Müll. Arg.	UMO 98-002 (L)	I - Au	N
<i>Macaranga</i> incertae sedis			
* <i>trichocarpa</i> (Reichb. f. Zoll.) Müll. Arg.	UMO 00-015 (L)	M, T, S, B	N

## 2.2.4 Blütenmerkmale von *Macaranga*

Zusätzlich zu herbarisiertem Material wurden Infloreszenzen in Alkohol konserviert. Die Morphologie der Infloreszenzen aller im Freiland gesammelten *Macaranga*-Arten wurde im Labor mit Hilfe eines Binokulars untersucht. Darüber hinaus wurde die Infloreszenzmorphologie von Frischmaterial von *M. caladiifolia* und *M. puncticulata* aus dem Gewächshaus in Frankfurt und von Herbarbelegen untersucht. Bis auf vier Arten, von denen kein blühendes oder nur unzureichendes Material zur Verfügung stand (*M. ashtonii*, *M. pentaloba*, *M. rufescens*, *M. sarcocarpa*), konnten so alle Arten erfasst werden. Zudem wurden Präparate von Blütenteilen einzelner Arten zur mikroskopischen Inspektion angefertigt. Hierzu wurden sowohl rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen erstellt als auch Handschnitte von Frisch- und Alkoholmaterial lichtmikroskopisch untersucht. Für einzelne Arten konnten von Frischmaterial chemische Handversuche zur Analyse von nährstoffhaltigem Gewebe in männlichen und weiblichen Infloreszenzen vorgenommen werden (*M. bancana*, *M. hullettii* [siehe auch Abschnitt 2.2.6.2], *M. tanarius*). Schnittpräparate wurden gefärbt und anschließend mikroskopisch inspiziert. Tests erfolgten auf Aminosäuren (Ninhydrintest), Fette, freie Fettsäuren, Öle und Wachse (Sudan Schwarz, Sudan IV) und Zucker (Phenol und konzentrierte Schwefelsäure) (Methoden siehe KEARNS & INOUE 1993).

Der Nachweis von Nektarsekretion erfolgte im Feld mit Hilfe von Glukosetestpapier. Hierbei wurde direkt am Baum ein Tropfen Wasser auf ein Blütendeckblättchen gegeben und die wässrige Lösung anschließend mit dem Indikatorpapier absorbiert. Diese Methode verhinderte mögliche Verletzungen des pflanzlichen Gewebes, die entstehen könnten, wenn mit Indikatorpapier direkt auf dem Gewebe getupft wird. Die Duftemission ließ sich vor Ort mit einem einfachen subjektiven Test vornehmen: Infloreszenzen wurden zur Duftanreicherung für einige Minuten in ein sauberes Schnappdeckelglas eingeschlossen, so dass eine Geruchsprobe genommen werden konnte (siehe auch Abschnitt 2.2.6.2).

### **2.2.5 Aufsammlung von Blütenbesuchern**

Von 143 weiblichen und 233 männlichen Bäumen der blühend vorgefundenen 26 *Macaranga*-Arten wurden Blütenbesucher gesammelt. Es zeigte sich, dass die Infloreszenzen der meisten *Macaranga*-Arten ( $N = 21$ ) von Deckblättern eng umschlossen sind und die Blütenbesucher dieser Arten selbst bei starken Erschütterungen in den Infloreszenzen verborgen bleiben. Deshalb konnten Blütenbesucher dieser Arten gesammelt werden, indem Infloreszenzen gesammelt wurden. Hierzu wurde zunächst eine Plastiktüte über eine Infloreszenz gestülpt und anschließend die Infloreszenz komplett gepflückt, um einen möglichen Verlust von Insekten während des Sammelns zu verringern. Falls die blühenden Äste außer Reichweite waren, wurden diese mit einer Teleskopschere abgeschnitten, und anschließend die Infloreszenzen rasch in Plastiktüten überführt. Nach Hinzufügen von Chloroform, wurden unter einem Binokular alle Insekten aus den Infloreszenzen herausgelesen, indem vorsichtig die Deckblättchen einzeln entfernt wurden. Die Insekten wurden gezählt, nach Ordnungen klassifiziert, und in AGA-Lösung (60% Ethanol, Glycerin und Eisessig) fixiert. Die Präparation eines Teils der gesammelten Thripse erfolgte nach Methoden von LEWIS (1973) auf Objektträgern in Kanadabalsam. Belegmaterial befindet sich sowohl in der eigenen Sammlung als auch im Senckenberg Museum Frankfurt, Natural History Museum London, und in der Sammlung von L. A. Mound, CSIRO, Australien.

## 2.2.6 Exemplarische Untersuchung von Thripsbestäubung an *M. hullettii*

An einer *Macaranga*-Art, deren Blüten hauptsächlich von Thripsen besucht worden waren, wurden detaillierte bestäubungsbiologische Untersuchungen vorgenommen, um den Bestäubungsmodus aufzuklären. Für eine exemplarische Untersuchung wurde *M. hullettii*, ein typischer Vertreter der Sektion *Pachystemon*, ausgewählt, da die meisten Arten der Sektion *Pachystemon* Myrmekophyten sind und ähnliche Blütenmerkmale haben. Aus zwei Gründen erwies sich *M. hullettii* für blütenbiologische Untersuchungen als besonders gut geeignet: (1) *M. hullettii* ist relativ weit verbreitet und in Borneo, Westmalaysia und Sumatra stellenweise sehr häufig, und (2) die Bäume dieser Art werden nicht sehr groß (maximal 20 m) und beginnen schon bei einer Höhe von 3 m Blüten auszubilden, was die Blüten relativ leicht erreichbar macht.

### 2.2.6.1 Reproduktive Phänologie von *M. hullettii*

Entlang einer Straße, welche durch das Gombak-Tal führt, wurden auf 8 km Länge (Höhe ca. 200-400 m ü. N.N.) 48 Bäume von *M. hullettii* zufällig ausgewählt. Die reproduktiven Stadien dieser 22 pistillaten und 26 staminate Bäume wurden von Anfang März bis Mitte Juli 1999 aufgenommen. Für alle Bäume wurde wöchentlich notiert, ob sie reproduktive Infloreszenzen haben oder nicht. Staminate Infloreszenzen zählten als aufgeblüht, wenn sie die äußeren Deckblätter abgeworfen hatten und die Blütenstände gestreckt waren. In diesem Stadium wurde Pollenpräsentation festgestellt. Die Rezeptivität in pistillaten Infloreszenzen wurde als die Zeit zwischen dem Öffnen der äußeren Deckblätter und dem Abwerfen der Blütendeckblättchen eingeschätzt. In dieser Zeit sind die Narbenlappen gestreckt und grün, während die Narbenlappen anfangen zu welken, nachdem die Blütendeckblättchen abgefallen sind.

### 2.2.6.2 Blütenmerkmale und Anthese

Zur Bestimmung der Anzahl von Blütenständen pro Baum wurden insgesamt 13 blühende Bäume von *M. hullettii* (acht weibliche und fünf männliche) im März 1999 ausgewählt. Die Auswahl beschränkte sich auf Bäume der Höhe von 3 m bis 6 m, damit alle Infloreszenzen erreicht werden konnten. Bei jedem Baum wurden Zählungen der Gesamtzahl von Blütenständen und von Blüten je Blütenstand durchgeführt (letzteres bei jeweils zwei staminate bzw. fünf pistillaten Infloreszenzen pro Baum). Anschließend wurde dann die Gesamtzahl der Blüten pro Baum als das Produkt der mittleren Blütenanzahl je Infloreszenz und der Gesamtzahl der Infloreszenzen hochgerechnet.

Die Aufnahme der Blühstadien erfolgte bei zwei männlichen und zwei weiblichen Bäumen über einen Zeitraum von 30 Tagen. Bei jedem Baum wurden zwei blühende Äste mit jeweils zehn Infloreszenzen markiert und der Verlauf der Blütenentwicklung dieser Infloreszenzen täglich notiert. Zusätzlich erfolgte eine Abschätzung der Blühstadien der übrigen Infloreszenzen je Baum. Die Blütenentwicklung staminate und pistillate Infloreszenzen wurde in folgende Stadien unterteilt: (1) geschlossene Knospen = Knospen, welche noch von den äußeren Deckblättern ohne jede Öffnung fest umschlossen sind; (2) offene Knospen = sich entwickelnde staminate Infloreszenzen vor der Anthese mit kleinen Öffnungen entlang der sich öffnenden Deckblätter; (3) Anthese = Pollenpräsentation bei staminaten Infloreszenzen und Rezeptivität bei pistillaten Infloreszenzen (Definition siehe Abschnitt 2.2.6.1); (4) Post-Anthese = Abwerfen der Blütendeckblättchen und Beginn der Fruchtreife bei pistillaten Infloreszenzen, und Abszission der staminaten Infloreszenzen.

Zum Nachweis von möglichen Blütenduft wurden Geruchstests (Methode siehe 2.2.4) von sowohl staminaten als auch pistillaten Bäumen gemacht. Von einem pistillaten Baum erfolgten Geruchstests zu verschiedenen Tageszeiten (19.00, 01.00, 07.00, 14.00 und 17.00 Uhr). Zur Bestimmung der Belohnung für Bestäuber wurde von pistillaten und staminaten Infloreszenzen die histologische Anatomie und die Struktur der Blütendeckblättchen (dem Ort, an dem Blütenbesucher bevorzugt fressen) lichtmikroskopisch und elektronenmikroskopisch untersucht und auf Nährstoffe getestet (Methoden siehe Abschnitt 2.2.4).

### 2.2.6.3 Beobachtung und Aufsammlung von Blütenbesuchern

Von 31 männlichen und 14 weiblichen Bäumen von *M. hullettii* wurden Blütenbesucher aus 112 staminaten bzw. 330 pistillaten Infloreszenzen gesammelt und bestimmt (Methoden siehe Abschnitt 2.2.5). Der überwiegende Teil der Aufsammlungen erfolgte während der Feldaufenthalte 1998, 1999 und 2001 im Gombak Tal. In Westmalaysia wurden zusätzlich Blütenbesucher in Fraser's Hill (zwei staminate Bäume 1998 und drei 1999), Bentong (ein staminates und ein pistillates Individuum 1999), Genting Highlands (zwei pistillate und ein staminates Individuum 1998 und zwei staminate Individuen 1999), und Borneo (Brunei, Temburong, ein staminates Individuum) gesammelt. Für genaue Zeit- und Ortsangaben siehe Abschnitt 2.2.2.

Die durchschnittliche Anzahl von Blütenbesuchern je "Bestäubungseinheit" (d.h. ein Blütendeckblättchen, welches je eine Blüte bei pistillaten Infloreszenzen und eine Ansammlung von mehreren Blüten bei staminaten Infloreszenzen umschließt) errechnete sich für das jeweilige Geschlecht von *Macaranga* aus dem Quotienten der mittlere Anzahl der Blütenbesucher pro Infloreszenz (basierend auf der Auszählung von 112 staminaten bzw. 330 pistillaten Infloreszenzen) und der mittleren Anzahl der Deckblättchen je Infloreszenz (bei 12 staminaten bzw. 65 pistillaten Infloreszenzen gezählt; siehe Abschnitt 2.2.6.2).

Um eine Auflösung des zeitlichen Musters der Blütenbesucheraktivität zu erhalten, wurden insgesamt 115 Infloreszenzen über 24 Stunden von einem pistillaten Baum vom 13. zum 14. Februar 1998 gesammelt. Stündlich wurden fünf Infloreszenzen von verschiedenen Ästen entnommen und die Blütenbesucher anschließend ausgezählt. Am gleichen Tag wurden stündlich zwei staminate Infloreszenzen ( $N = 18$ ) von einem männlichen Baum gesammelt, der im Abstand von 15 m zu dem eben genannten weiblichen Baum stand, bis keine Infloreszenzen mehr erreichbar waren (von 19.00 bis 3.00 Uhr).

Beobachtungen von Blütenbesuchern erfolgten bei männlichen und weiblichen Bäumen während einstündiger Intervalle ( $N = 20$ ) zu verschiedenen Tageszeiten. Zusätzliche Beobachtungen fanden während des Sammelns statt. Darüber hinaus wurde das Verhalten von Thripsen im Inneren von weiblichen und männlichen Infloreszenzen beobachtet, indem die Blütendeckblättchen vorsichtig abgespreizt wurden, um einen Einblick zu gewähren. Im Labor wurden Thripse und Thripslarven, die lebend aus Infloreszenzen entnommen wurden, zusammen mit frischen Infloreszenzteilen in einen von zwei Glasscheiben gebildeten Spaltraum entlassen, was das Beobachten ihres Fressverhaltens mit einem Binokular erlaubte.

#### 2.2.6.4 Aufzucht von Thripsen

Es wurden 30 Thripseier aus staminaten und pistillaten Infloreszenzen von *M. hullettii* einzeln in Glasröhrchen mit 4 mm Durchmesser und 20 mm Länge überführt. Nach dem Schlüpfen der ersten Larvenstadien wurde täglich ein frisches Blütendeckblättchen einer weiblichen *M. hullettii* beigefügt und Entwicklungsfortschritte notiert, bis die Thripse ihren Lebenszyklus abgeschlossen hatten. Die Thripse wurden im Schatten bei einer natürlichen Temperatur um die 26°C nahe der Wirtspflanzen gehalten. Um Austrocknung zu verhindern, wurden die Glasröhrchen mit angefeuchteten Wattestäbchen verschlossen.

#### 2.2.6.5 Pollentransport

Zum Nachweis von Pollentransport durch Thripse wurden alle adulten Thripse aus 100 pistillaten Infloreszenzen zweier weiblicher Bäume von *M. hullettii* abgefangen, gezählt und unter dem Mikroskop auf Pollenladung hin untersucht (die nächsten blühenden männlichen Bäume waren ungefähr 10 und 25 m entfernt). Zudem wurden alle pollentragenden Thripse für das Rasterelektronenmikroskop präpariert, um zu prüfen, ob Thripse tatsächlich Träger intraspezifischen Pollens sind. Zuvor wurde zur Bestimmung des Pollens ein Pollenkatalog von REM-Bildern aller im Gebiet vorkommenden *Macaranga*-Arten erstellt.

Die Ermittlung der Pollenmenge mit der ein Thrips männliche Blüten verlässt, erfolgte mikroskopisch bei 25 Thripsen, welche von staminaten Infloreszenzen während der Anthese abge-

fangen worden waren. Hierbei wurden die Pollenkörner je Körperteil getrennt ausgezählt (Aufteilung in 10 Körperkategorien von vergleichbarer Größe: Kopf, Thorax dorsal, 1. Abdominaltergit (AT), 2.-5. AT, 6.-9. AT, Thorax ventral, 1. Abdominalsternit (AS), 2.-5. AS, 6.-9. AS, Beine). Außerdem wurde noch die Anzahl der Pollenkörner von 5 Blüten zweier staminate Individuen unter dem Mikroskop mit Hilfe einer Zählkammer gezählt.

#### 2.2.6.6 Samenansatz unter natürlichen und experimentellen Bedingungen

Der Samenansatz wurde von 13 weiblichen Bäumen zwei Monate nach der Anthese ermittelt, ungefähr vier Wochen vor der Fruchtreife. Alle Fruchtstände je Baum wurden abgeerntet und die Früchte gezählt. Die Ovarienanzahl wurde bei 50 Früchten je Baum ermittelt aus der Summe der Samen und den unentwickelten Samenanlagen. Die Gesamtzahl der Ovarien errechnete sich somit aus dem Produkt der mittleren Ovarienzahl pro Gynoeceum, der mittleren Blütenanzahl pro Infloreszenz, und der Anzahl der Infloreszenzen pro Baum. Die Anzahl der Samen pro Baum wurde entsprechend ermittelt aus dem Produkt der mittleren Samenmenge pro Frucht und der Anzahl der Früchte pro Baum.

Zum Nachweis, ob Thripse tatsächlich *M. hullettii* bestäuben und damit für den Fruchtansatz verantwortlich sind, wurden durch Einnetzungen mit verschiedenen Maschenweiten bestimmte Bestäubergruppen herausgefiltert. Vor dem Experiment wurde die Durchlässigkeit verschiedener Maschenweiten für verschiedene Imagines getestet, die aus staminate Infloreszenzen abgefangen worden waren. Hierzu wurden Insekten aus Infloreszenzen (Thripse, Wanzen und Rüsselkäfer) gemeinsam in Behälter gesperrt, die nach oben mit Netzstoff abgedeckt waren. Diese Behälter wurden wiederum in verschlossenen Weithalsflaschen gestellt, so dass sich Insekten, welche durch die Netze entweichen konnten, in den Weithalsflaschen sammelten. Eine Maschenweite von 0,2 mm ("feine Gaze") erwies sich als eine effektive Barriere gegen alle Insekten, und eine Maschenweite von 1 mm ("grobmaschiges Netz") verhinderte den Durchgang für alle adulten Insekten, außer Thripsen. Bei drei weiblichen Bäumen wurden blühende Äste ungefähr 4 Wochen vor der Anthese mit den entsprechenden Netzen eingenetzt (leider wurden die Netze zweier Versuchsbäume zerstört und deshalb blieb nur ein Baum für die Datenauswertung übrig). Drei Äste mit insgesamt neun Infloreszenzen wurden mit grobmaschigem Netz umhüllt, und weitere drei Äste (sieben Infloreszenzen) wurden mit feiner Gaze umhüllt. Zur Kontrolle dienten zehn Infloreszenzen, bei denen kein experimenteller Eingriff vorgenommen wurde. Vier Wochen nach der Einnetzung, zur Zeit der Anthese, wurden die Blüten der Infloreszenzen gezählt. Die Ovarienanzahl wurde dann ermittelt aus dem Produkt der Blütenanzahl und der mittleren Ovarienanzahl pro Blüten (wie im vorherigen Absatz beschrieben). Die Fruchtstände wurden 76 Tage nach dem Einnetzen geerntet, und die Früchte und Samenansätze gezählt.

### 2.2.7 Untersuchungen der Bestäubung von *M. heynei* und *M. tanarius*

An zwei *Macaranga*-Arten, deren Blüten hauptsächlich von Wanzen besucht waren, wurden Untersuchungen zur potentiellen Wanzenbestäubung durchgeführt. Es wurden von männlichen und weiblichen Infloreszenzen von *M. heynei* und *M. tanarius* Blütenbesucher gesammelt (Methode siehe Abschnitt 2.2.5) und anschließend auf Pollenladung untersucht (Methode siehe Abschnitt 2.2.6.5). Zudem wurde das Verhalten von Wanzen in den Infloreszenzen direkt am Baum beobachtet.

Wanzen, die aus pistillaten Infloreszenzen stammten, wurden sowohl auf Pollenladung als auch auf Intraspezifität des Pollens untersucht (53 Wanzen von weiblichen *M. tanarius* und 78 Wanzen von weiblichen *M. heynei*). Der nächste blühende staminate Baum war bei beiden Taxa ~5 m entfernt. Außerdem wurden Blütenbesucher aus staminate Infloreszenzen abgefangen, um die Pollenladung/Blütenbesucher auszuzählen (19 Wanzen von männlichen *M. tanarius*, vier Wanzen und 20 Thripse von männlichen *M. heynei*). Hierbei wurde die Anzahl der Pollenkörner/Körperteil getrennt notiert (Einteilung in 8 [Wanzen: Kopf, Pronotum, Scutellum + Clavium, Corium, Membran, Thorax ventral, Abdomen ventral, Beine] bzw. 10 [Thripse; siehe Abschnitt 2.2.6.5] Körperkategorien von vergleichbarer Größe).

### 2.2.8 Vergleichende Blütezeiten von sympatrischen *Macaranga*-Arten

Zusätzlich zu den Erhebungen der Blütezeiten bei *M. hullettii* (siehe Abschnitt 2.2.6.1) wurden zur gleichen Zeit, von März bis Juli 1999, Daten zur Phänologie dreier sympatrisch vorkommender *Macaranga*-Arten (*M. bancana*, *M. heynei*, *M. tanarius*) erhoben. Außerdem kamen im Untersuchungsgebiet im Gombak-Tal noch weitere *Macaranga*-Arten vor, von denen aber zwei Arten im Untersuchungszeitraum nicht blühend gefunden wurden (*M. conifera*, *M. diepenhorstii*). Von anderen Arten wurden nur vereinzelt reproduktive Bäume gefunden (*M. gigantea*, *M. hosei*, *M. hypoleuca*), welche nicht für eine vergleichende Phänologie ausreichen, und nur Hinweise auf die Blütezeiten geben können. Von *M. bancana*, *M. heynei* und *M. tanarius* wurden jeweils 10 weibliche und 10 männliche Bäume markiert und über einen Zeitraum von 5 Monaten die Blühstadien wöchentlich erfasst. Für eine detaillierte Methodenbeschreibung siehe Abschnitt 2.2.6.1.

## 2.3 Ergebnisse

### 2.3.1 Blütenbesucher und Blütenmerkmale von *Macaranga*

Insgesamt wurden von 27 *Macaranga*-Arten und Unterarten, von 143 staminierten und 233 pistillaten Bäumen, 28544 Insekten aus den Ordnungen Thysanoptera, Coleoptera, Heteroptera, Lepidoptera, Hymenoptera, und Diptera gesammelt. Zudem befanden sich noch häufig Spinnen in Infloreszenzen, die jedoch hier nicht weiter behandelt werden, da sie mangels Mobilität von Baum zu Baum als Bestäuber nicht in Frage kommen. Aus dem gleichen Grund werden die Ameisenbesiedler der myrmekophytischen *Macaranga*-Arten in diesem Kapitel nicht erwähnt, obwohl sie häufige Blütenbesucher waren. Ihr Einfluss auf die Fortpflanzung von *Macaranga* wird in Kapitel 3 ausführlich behandelt.

Zur Darstellung der Ergebnisse der Blütenbesucherkomposition und Blütenmerkmale sollen hier die Arten nach Sektion und Verwandtschaftsgruppen zusammengefasst werden, da es sich gezeigt hat, dass innerhalb dieser Gruppen die meisten Ähnlichkeiten auftraten. Am Ende dieses Kapitels werden die Ergebnisse zusammenfassend in tabellarischer Form dargestellt.

#### 2.3.1.1 Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1)

**Florale Merkmale**—Zu dieser Gruppe zählen 19 Arten (siehe Tabellen 1 und 4). Staminate Infloreszenzen sind achselständige, vielfach verzweigte Rispen, welche zusammen mit den Blättern an den Astenden entspringen. Die bis zu mehreren tausend, apeltaten Blüten sind bei den meisten Arten unistaminat, 6 Arten haben bis zu 3 Staubblätter/Blüte (*M. aetheadenia*, *M. ashtonii*, *M. constricta*, *M. glandibracteolata*, *M. griffithiana*, *M. motleyana*; Angaben zur Staubblattanzahl für *M. ashtonii* und *M. constricta* aus DAVIES 2001a). Die Blüten sind ~1 mm lang, und sie stehen bei Arten mit unistaminaten Blüten in Partialfloreszenzen zu Gruppen von 20-80 dichtgedrängt beisammen. Arten mit mehr als einem Staubblatt/Blüte haben weniger Blüten je Partialfloreszenz (~10). Pistillate Infloreszenzen sind weniger verzweigt und haben weniger Blüten. Bei 15 von 19 Arten wird jede Partialinfloreszenz bei staminierten Infloreszenzen jeweils von einem grünen, sukkulenten Blütendeckblättchen (~4 × 6 mm bei staminierten bzw. 6 × 10 mm bei pistillaten Infloreszenzen) auch während der Anthese eng umschlossen. Ausnahmen sind *M. angulata*, *M. calcicola*, *M. petanostyla* und *M. rostrata*, bei diesen Arten sind die Blüten unbedeckt. Bei *M. calcicola* und *M. petanostyla* sind die Deckblättchen zu schmalen Spitzchen reduziert, bei *M. angulata* und *M. rostrata* sind die Deckblättchen zur Zeit der Anthese abgespreizt, und die Blüten werden somit offen präsentiert. Die Ränder der Deckblättchen sind bei einigen Arten fein gezähnt (*M. aetheadenia*, *M. constricta*, *M. glandi-*

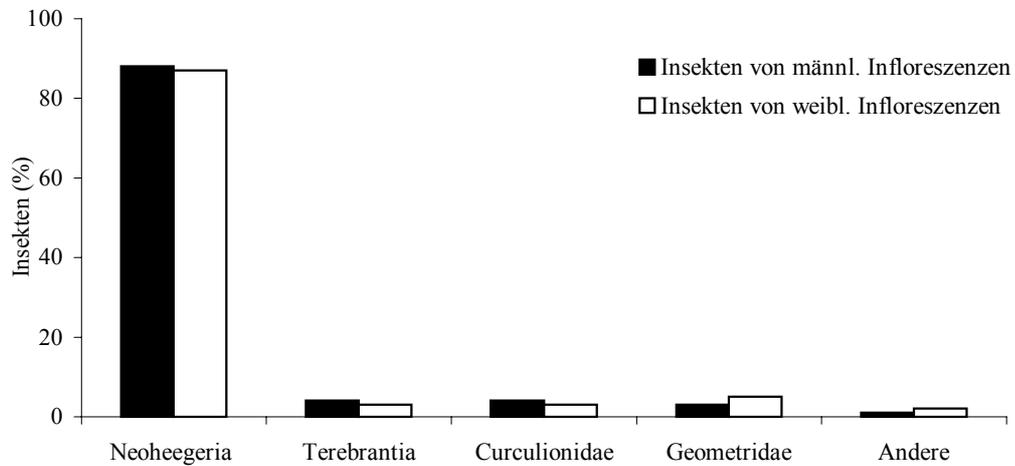
*bracteolata*, *M. havilandii*, *M. hullettii*, *M. indistincta*, *M. motleyana*, *M. triloba*, *M. trachyphylla*). Bei diesen Arten bedecken die Deckblättchen die Blüten meist vollständig, und Zugang zu den Blüten geben nur kleinste Lücken (~ 0,2 - 0,8 mm im Durchmesser) zwischen den Zähnen entlang des Brakteenrandes. Bei Arten mit sehr kleinen Zähnen entlang des Brakteenrandes können kleine Aufwölbungen an der Basis der Deckblättchen Öffnungen in der Form eines "Tunneleingangs" bilden (*M. aetheadenia*, *M. constricta*, *M. glandibracteolata*, *M. griffithiana*, *M. motleyana*). Arten mit ganzrandigen Deckblättchen (*M. bancana*, *M. depressa*, *M. velutiniflora*) haben nach innen eingerollte Brakteenränder, und der Rand der Deckblättchen berührt die Blüten. Die Blüten liegen zum Teil offen, und vor allem die Innenseite der Brakteen ist bis auf kleine laterale Öffnungen von der Außenwelt abgeschlossen. Dieser Bereich der Innenseite der Brakteen ist bei den 15 Arten mit blütenbedeckenden Deckblättchen vor allem an der Basis mit Drüsenhaaren dicht besetzt. Diese Drüsenhaare enthalten hauptsächlich Zucker (Nachweis mit Phenol + konz. Schwefelsäure bei *M. hullettii* und *M. bancana*; siehe auch Abschnitt 2.3.2.2). Nektarsekretion wurde mit Glukoseteststreifen bei *M. bancana* und *M. hullettii* nachgewiesen. Bei den Drüsenhaaren handelt es sich also um Trichomnektarien. Ein angenehm süßlicher Duft nach Vanille konnte bei einigen Arten wahrgenommen werden (*M. bancana*, *M. depressa*, *M. hullettii*, *M. indistincta*, *M. motleyana*).

**Blütenbesucher**—Bei 10 Arten der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1) wurden von 99 männlichen und 51 weiblichen Bäumen insgesamt 11404 Insekten gesammelt (*M. angulata*, *M. bancana*, *M. depressa*, *M. griffithiana*, *M. hullettii*, *M. indistincta*, *M. motleyana*, *M. petanostyla*, *M. trachyphylla*, *M. triloba*). Da bei annähernd allen *Macaranga*-Arten dieser Gruppe die gleichen Taxa von Blütenbesuchern in ähnlichen Mengenverhältnissen gesammelt wurden, wird hier die Zusammensetzung der Blütenbesucher gemittelt für alle Arten angegeben (siehe Abbildung 2), mit Ausnahme von *M. angulata* und *M. griffithiana*, bei denen eine andere Zusammensetzung der Blütenbesucher gefunden wurde (siehe unten). Die überwiegende Mehrheit der gesammelten Insekten waren Imagines und Larven einer Thripsart der Gattung *Neoheegeria* Schmutz (Phlaeothripinae) mit 88% in staminateen und 87% in pistillaten Infloreszenzen. Ein geringerer Anteil der Insekten waren Imagines und Larven von Thripsen aus der Tribus Terebrantia, hauptsächlich Gattung *Thrips* (4% in staminateen Infloreszenzen [SI] und 3% in pistillaten Infloreszenzen [PI]), Spannerraupe (Geometridae), *Gymnoscelis* spec. 1 (SI = 3%, PI 5%), Imagines und Larven von Rüsselkäfern (SI = 4%, PI = 3%), sowie wenige Wanzen (Heteroptera) und winzige Larven von Dipteren (SI = 1%, PI = 2%).

Eine andere Zusammensetzung von Blütenbesuchern als bei den übrigen Arten dieser Gruppe wurde bei *M. angulata* und *M. griffithiana* gefunden. Die meisten Aufsammlungen von

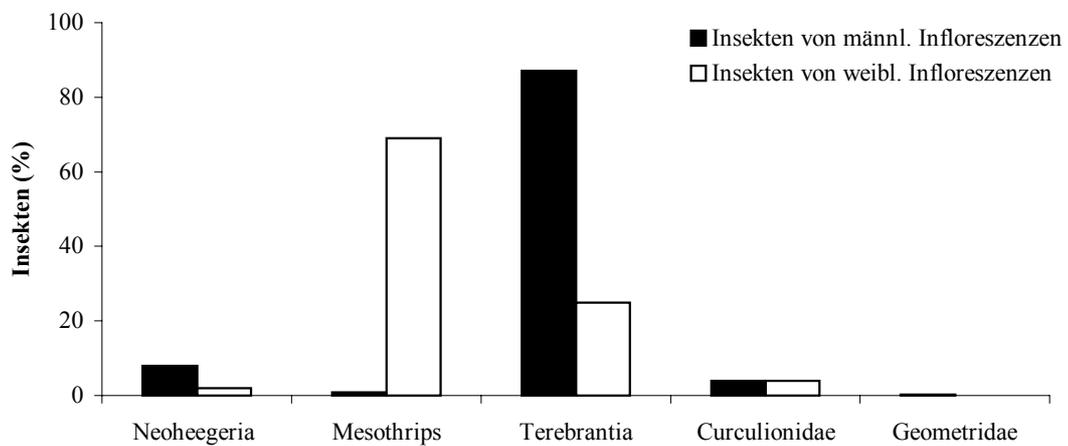
*M. griffithiana* stammten von 1999 aus Serendah, nahe Rawang (Malaya), mit einem Straßenrandvorkommen von überwiegend *M. griffithiana* und vereinzelt Bäumen von *M. gigantea*. Ein einzelnes staminates Individuum wurde zusätzlich im Jahr 2000 in Rawang besammelt. Die Mehrheit der Blütenbesucher ( $N = 3581$  Insekten von neun staminaten und neun pistillaten Bäume) von *M. griffithiana* sind Thripse aus der Gattung *Thrips* (83 %;  $N = 2963$  von 3581 Insekten) mit 87% in staminaten Infloreszenzen und 25% in pistillaten Infloreszenzen (siehe Abbildung 3). Thripse aus der Tribus Tubulifera bilden bei diesen staminaten Individuen nur einen geringen Anteil der gesamten Insektenzahl (*Neoheegeria* 1%, *Mesothrips* Priesner 8%), jedoch bei pistillaten Individuen mit 71% die Mehrheit (*Neoheegeria* spec. 2%, *Mesothrips* spec. 69%). Es kommen also bei pistillaten Individuen verhältnismäßig weniger *Thrips* spp. vor, hingegen mehr tubulifere Thripse. Mögliche Erklärungen für Unterschiede in der Blütenbesucherkomposition zwischen staminaten und pistillaten Infloreszenzen könnten sein, dass (1) staminate Infloreszenzen von *M. griffithiana* auch im fortgeschrittenen Blühstadium extrem kleine Öffnungen (0,2-0,3 mm) zu den Brakteentaschen haben. *Thrips* spp. sind mit ca. 1 mm Körperlänge nur etwa halb so groß wie die tubulifere Thripse, so dass möglicherweise hauptsächlich die kleineren *Thrips* spp. Zugang zu den staminaten Blüten bekommen, *Neoheegeria* und *Mesothrips* jedoch weniger. Bei pistillaten Infloreszenzen hingegen sind die Öffnungen etwas größer (0,4-1 mm), und hier können auch tubulifere Thripse zu den Blüten gelangen.

An Infloreszenzen von *M. angulata* wurden keine Thripse sondern ausschließlich Rüsselkäfer beobachtet. Auf den staminaten Infloreszenzen eines Baumes in Poring Hot Springs (Sabah, ca. 900 m ü. N.N.) hielten sich mehrere Rüsselkäfer auf (B. Fiala, persönliche Mitteilung), und fünf Individuen einer Morphospezies, die sich von blütenbesuchenden Rüsselkäfern anderer *Macaranga*-Arten unterschied, konnten gesammelt werden. Im Gegensatz zu anderen *Macaranga* spp. wurden daher auch keine Rüsselkäferlarven in den Infloreszenzen gefunden, und diese Rüsselkäfer legen vermutlich keine Eier in die staminaten Blüten.



**Abb. 2: Blütenbesucher von Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1)**

Prozentuale Zusammensetzung der Blütenbesucher ( $N = 7327$ ) von 84 staminate und 38 pistillate Bäumen von 8 *Macaranga*-Arten der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1): *M. bancana*, *M. depressa*, *M. hullettii*, *M. indistincta*, *M. motleyana*, *M. petanostyla*, *M. trachyphylla*, *M. triloba*.



**Abb. 3: Blütenbesucher von *M. griffithiana***

Prozentuale Zusammensetzung der Blütenbesucher ( $N = 3581$ ) von 9 staminate ( $N = 3325$  Insekten) und 9 pistillate Bäumen ( $N = 256$  Insekten) von *M. griffithiana*.

### 2.3.1.2 Sektion *Pachystemon* (Gruppe 2)

**Florale Merkmale**—Daten zu den fünf Arten dieser Gruppe stammen von staminierten Infloreszenzen von Herbarmaterial (*M. caladiifolia*, *M. lamellata*, *M. kingii*, *M. umbrosa*, *M. winkleriella*), von Alkoholmaterial weiblicher und männlicher *M. lamellata*, und von Frischmaterial aus dem Gewächshaus (*M. caladiifolia*). Staminate Infloreszenzen sind achselständige unverzweigte Rispen, oder mit wenigen Verzweigungen, und sehen Ähren ähnlich. Die Blüten sind 1-2 mm lang, haben jeweils ~5 Staubblätter und stehen in Gruppen von ~10 beisammen. Jede Gruppe von Blüten wird von einem Deckblättchen bedeckt, das zart und nicht sukkulent ist. Die Deckblättchen sind rot bis braun (Angaben zur Farbe nur für *M. caladiifolia* und *M. lamellata* möglich), und sie haben keine Drüsenhärchen auf ihrer adaxialen Oberfläche. Der Brakteenrand ist schwach gezähnt und der Apex lang und spitz ausgezogen. Die Deckblättchen bedecken die Blüten nur zu einem Teil, und während der Anthese werden die Blüten, welche z.T. auch rot sind, mehr oder weniger offen präsentiert.

**Blütenbesucher**—Beobachtungen zu Blütenbesuchern wurden wenige gemacht. Es wurden zehn Infloreszenzen von *M. lamellata* untersucht, und ein einziger Thrips, *Neoheegeria* spec. wurde gefunden. Dies stellt im Vergleich zu anderen *Macaranga*-Arten eine äußerst geringe Anzahl dar, und deshalb ist es eher unwahrscheinlich, dass Thripse hier eine Rolle als Bestäuber spielen. Zudem wurden noch zwei Fliegenlarven gesammelt, welche bei keiner anderen *Macaranga*-Art vorkamen. Fliegen als Bestäuber erscheinen mir bei dieser Art wahrscheinlich, da die braun-rote Färbung der Infloreszenzen auf Fliegenblumen hindeutet. Es wäre untersuchenswert, ob Fliegen bei dieser Art als Bestäuber eine Rolle spielen.

### 2.3.1.3 Sektion *Pachystemon* (Gruppe 3)

Zu dieser Gruppe zählen die beiden Arten *M. hypoleuca* und *M. beccariana*, die sich in vielen Merkmalen sehr ähneln. *Macaranga hypoleuca* ist in Borneo, Halbinsel Malaysia und Sumatra verbreitet, und *M. beccariana* endemisch für Borneo. Ähnlich wie bei der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1) sind die Infloreszenzen dieser beiden Arten reich verzweigte grüne Rispen (hier mehr Verzweigungen als bei Arten der Gruppe 1), und die Blüten werden von sukkulenten Deckblättchen (Maße ~4 × 4 mm), welche an der Basis ihrer Innenseite mit Trichomnektarien besetzt sind, vollständig bedeckt. In staminierten Infloreszenzen stehen die unistaminierten Blüten zu Gruppen von nicht mehr als 15 beisammen, und in pistillaten Infloreszenzen werden 1-3 Blüten von einer Braktee umgeben. Anders als bei der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1), bei der die Anordnung der Deckblättchen wechselständig ist, sind die Deckblättchen dieser beiden Arten aufgrund gestauchter Blütenstandsachsen tendenziell kreuzgegenständig. Dies führt dazu,

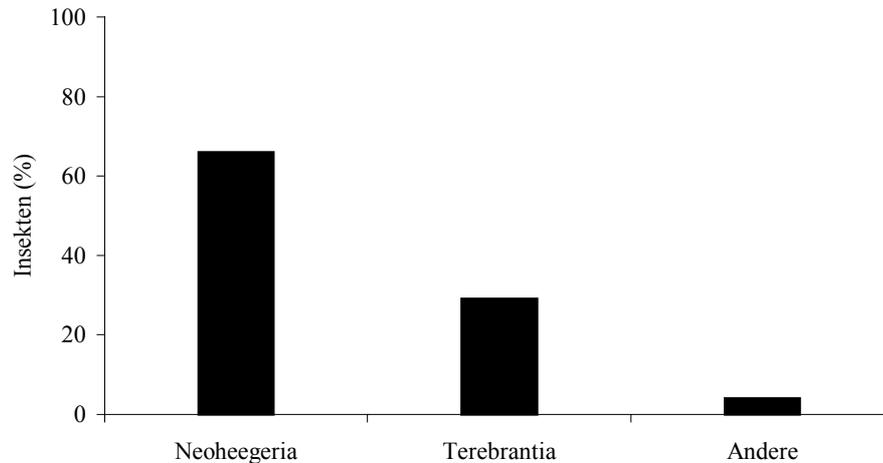
dass 6-8 Deckblättchen einen "Glomerulus" umschließen, der jeweils eine abgegrenzte Bestäubungseinheit bildet (siehe Abbildung 4). Die Brakteenränder sind fein ausgebuchtet, und Öffnungen zu den "Glomeruli" bilden Aufwölbungen an der Basis der Deckblättchen (0,2-0,5 mm im Durchmesser). Es konnte kein auffällender Blütenduft wahrgenommen werden.



**Abb. 4: Teile von Infloreszenzen von *M. hypoleuca* und *M. beccariana***

Im linken Bild sind vier "Glomeruli" (von Brakteen umschlossene Bestäubungseinheiten) der Infloreszenz von *M. hypoleuca* zu sehen. Im rechten Bild ein Längsschnitt durch einen "Glomerulus" von *M. beccariana*, oben präsentieren vier Staubblätter Pollen. An der Basis der beiden linken Brakteen sind die Drüsenhaarfelder angeschnitten. Ein adulter *Neoheegeria* spec. ist links im Bild und ein Thripse an der Innenwand des rechten Deckblättchens (Pfeil).

**Blütenbesucher**—Es wurden insgesamt 2470 Insekten von 8 staminierten Bäumen von *M. hypoleuca* ( $N = 2259$  Insekten) und 2 staminierten Bäumen von *M. beccariana* ( $N = 211$  Insekten) gesammelt. Pistillate Bäume wurden nicht besammelt. Bei beiden Arten kamen Thripse aus den Tribus Tubulifera und Terebrantia im Verhältnis von  $\sim 2 : 1$  vor (siehe Abbildung 5). Die tubuliferen Thripse gehören alle zu der gleichen Art, wie die bestäubenden Thripse in den *Pachystemon*-Gruppen 1 + 4, *Neoheegeria* spec. (66% der Insekten), und Terebrantia sind überwiegend *Scircothrips* spp. und *Thrips* spp. (29%). Wenige Rüsselkäfer und Geometriden-Larven von *Gymnoscelis* spec. 1 und Wanzen bilden den Rest (4%). Die kleineren Thripse der Gattung *Scircothrips* und *Thrips* wurden nicht auf die Art bestimmt, und deshalb ist nicht bekannt, ob möglicherweise *M. hypoleuca* ein anderes Artenspektrum dieser Thripidae als *M. beccariana* aufweist.



**Abb. 5: Blütenbesucher von *M. hypoleuca* und *M. beccariana***

Prozentuale Zusammensetzung der Blütenbesucher ( $N = 2470$  Insekten) von 8 staminierten Bäumen von *M. hypoleuca* ( $N = 2259$  Insekten) und 2 staminierten Bäumen von *M. beccariana* ( $N = 211$  Insekten).

#### 2.3.1.4 Sektion *Pachystemon* (Gruppe 4)

**Florale Merkmale**—Zu dieser Gruppe zählen 3 westmalesische Arten (*M. curtisii*, *M. puncticulata*, *M. sarcocarpa*). Nur *M. curtisii* subsp. *curtisii* und *M. curtisii* subsp. *glabra* wurden im Feld blühend vorgefunden. Darüber hinaus wurde die Morphologie von *M. puncticulata*-Infloreszenzen aus dem Gewächshaus untersucht.

Staminate Infloreszenzen von *M. curtisii* und *M. puncticulata* sind achselständige, grüne Rispen, letztere sind in *M. curtisii* reicher verzweigt als in *M. puncticulata*. Die Blüten haben 2-3 Stamina, stehen in Gruppen beisammen, und sind bei *M. curtisii* subsp. *curtisii* und *M. puncticulata* von grünen, sukkulenten Deckblättchen (Maße  $\sim 4 \times 4$  mm bzw.  $\sim 5 \times 6$  mm) vollständig umschlossen. Bei der Unterart *M. curtisii* subsp. *glabra* sind die Deckblättchen etwas reduziert (Maße  $\sim 3 \times 2$  mm) und abgespreizt, so dass die Blüten während der Anthese offen liegen. Wie bei den beiden anderen Taxa befinden sich auf den reduzierten Deckblättchen von *M. curtisii* subsp. *glabra* Drüsenhaare, diese sind jedoch klein und unauffällig. Die Drüsenhaare von *M. curtisii* subsp. *curtisii* und *M. puncticulata* sind wie bei den meisten anderen *Pachystemon*-Arten zu Trichomnektarien an der Basis der Deckblättchen angeordnet. Nektarsekretion wurde mit Glukosetestpapier nachgewiesen. Die Brakteen sind ganzrandig und leicht nach innen eingerollt, 6-8 von ihnen bilden jeweils einen "Glomerulus" ähnlich wie in *Pachystemon* (Gruppe 3), jedoch tendiert die Anordnung der Deckblättchen mehr zur wechselständigen Stellung. In *M. curtisii* subsp. *curtisii* und *M. puncticulata* erlauben nur

kleinste Öffnungen (0,2-0,5 mm) entlang des eingerollten Brakteenrandes Zugang zu den Blüten, die Blüten von *M. curtisii* subsp. *glabra* sind für Blütenbesucher offen zugänglich. Die Blütenstände von *M. curtisii* subsp. *glabra* duften süßlich "blumig", bei *M. curtisii* subsp. *curtisii* konnte ich keinen auffallenden Blütenduft wahrnehmen.

**Blütenbesucher**—Von Infloreszenzen von *M. curtisii* subsp. *curtisii* wurden 546 Insekten von vier staminate Bäumen und einem pistillaten Baum gesammelt. Angaben zur Zusammensetzung von Blütenbesuchern werden im Folgenden nur für staminate Individuen gemacht, da aus pistillaten Infloreszenzen nur sechs Insekten gesammelt wurden (zwei adulte *Neoheegeria* spec. und vier *Neoheegeria*-Larven). Überwiegend fanden sich in staminate Infloreszenzen Adulte und wenig Larven von *Neoheegeria* spec. (72%), Spanneraupen von *Gymnoscelis* spec. 1 kamen zu 15% vor, der Rest verteilte sich auf Thripse der Tribus Terebrantia (5%), Rüsselkäfer (5%) und Wanzen (3%). Bei der anderen Unterart *M. curtisii* subsp. *glabra* (15 staminate und 10 pistillate Infloreszenzen) wurden keine Thripse beobachtet. Nur wenig Blütenbesucher konnten an staminate Infloreszenzen beobachtet werden: zwei stachellose Bienen (Trigona) und eine Schwebfliege (Syrphidae).

#### 2.3.1.5 Sektion *Stachyella*

**Florale Merkmale**—Zur Sektion *Stachyella* zählen 5 westmalesische Arten (*M. amissa*, *M. conifera*, *M. diepenhorstii*, *M. didymocarpa*, *M. recurvata*). Zu diesen Arten können nur wenige Angaben gemacht werden, da nur eine staminate *M. diepenhorstii* im Knospenstadium gefunden wurde, und von den übrigen Arten nur wenig Herbarmaterial zur Verfügung stand.

Staminate Infloreszenzen sind wenig verzweigte Rispen, und die Blüten werden von grünen, sukkulenten Blütendeckblättchen umschlossen. Die Brakteen sind spitz-oval und der Brakteenrand fein ausgebuchtet. Wenigstens *M. diepenhorstii* und *M. recurvata* haben Drüsenhaare auf der Innenseite der Blütendeckblättchen.

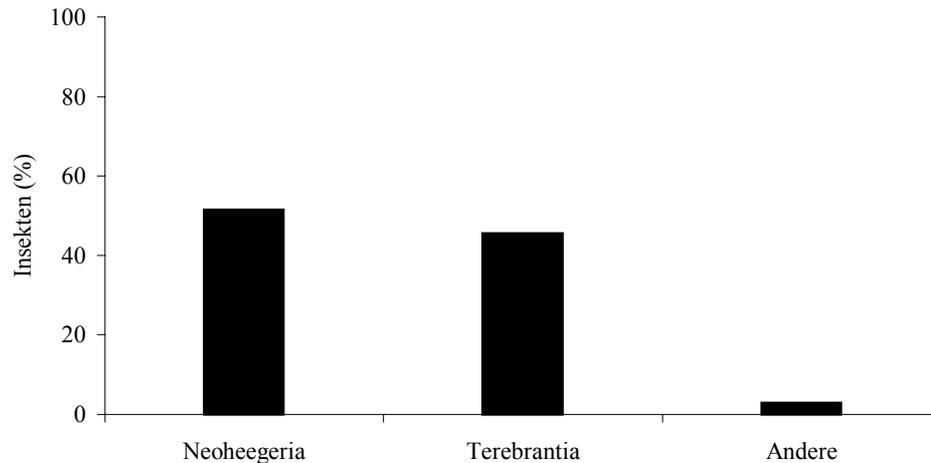
**Blütenbesucher**—Von einer staminate *M. diepenhorstii* wurden 22 Blütenbesucher gesammelt, alles Adulte und Larven von *Neoheegeria* spec. Außerdem habe ich in einer staminate Infloreszenz eines Herbarbeleg einer *M. conifera* einen *Neoheegeria* spec. gefunden.

### 2.3.1.6 Sektion *Winklerianae*

**Florale Merkmale**—Hier wird nur die Art *M. winkleri* in der Sektion *Winklerianae* behandelt, trotzdem eine weitere Art, *M. winkleriella*, als zu dieser Sektion zugehörig angesehen wird (WHITMORE 1974). Ich habe *M. winkleriella* jedoch aufgrund von reproduktiven Merkmalen und molekular-systematischen Ergebnissen (BLATTNER et al. 2001) nicht hier, sondern in Abschnitt 2.3.1.2, Sektion *Pachystemon* (Gruppe 2), behandelt.

Staminate Infloreszenzen von *M. winkleri* sind wenig verzweigte Rispen mit 1 mm langen Blüten, die jeweils 2-3 Staubblätter haben. Pistillate Infloreszenzen ähneln den staminate, haben aber weniger Blüten. Die Deckblättchen bedecken Gruppen von ~15 staminate Blüten vollständig, und die Brakteen sind wechselständig so angeordnet, dass die einzelnen Verzweigungen der Blütenstände ährig aussehen. Die Deckblättchen (Maße ~3 × 3 mm) sind sackförmig aufgewölbt, und an ihrem oberen Rand sind 4 verlängerte Brakteenzipfel, die jeweils in einem gestielten, napfförmigen Nektarium enden (siehe Farbtafel 1). Öffnungen zu den Brakteenentaschen sind schmale Spalten am oberen Rand von ~0,3 mm Breite. Basal sind die Brakteen an ihrer adaxialen Oberfläche dicht mit Trichomnektarien besetzt. Blüten in Anthese duften angenehm süßlich nach Vanille.

**Blütenbesucher**—Von *M. winkleri* wurden insgesamt 521 Insekten von 12 staminate Bäumen und einem pistillaten Baum gesammelt. Angaben zur Zusammensetzung von Blütenbesuchern werden im Folgenden nur für staminate Individuen gemacht, da aus pistillaten Infloreszenzen nur 12 Insekten gesammelt werden konnten (2 adulte *Neoheegeria* spec. und 10 *Neoheegeria*-Larven). Bei staminate Individuen kamen Thripse aus den Tribus Tubulifera und Terebrantia im Verhältnis von etwa 1 : 1 vor (siehe Abbildung 6). Die tubuliferen Thripse gehören alle zu *Neoheegeria* spec. (51% der Insekten), und die Terebrantia gehören überwiegend zur Gattung *Thrips* (44%). Wenige Rüsselkäfer und Geometriden-Larven von *Gymnoscelis* spec.1 und Fliegenlarven bilden den Rest (3%).



**Abb. 6: Blütenbesucher von *M. winkleri***

Prozentuale Zusammensetzung der Blütenbesucher ( $N = 509$ ) von 12 staminate Individuen von *M. winkleri*.

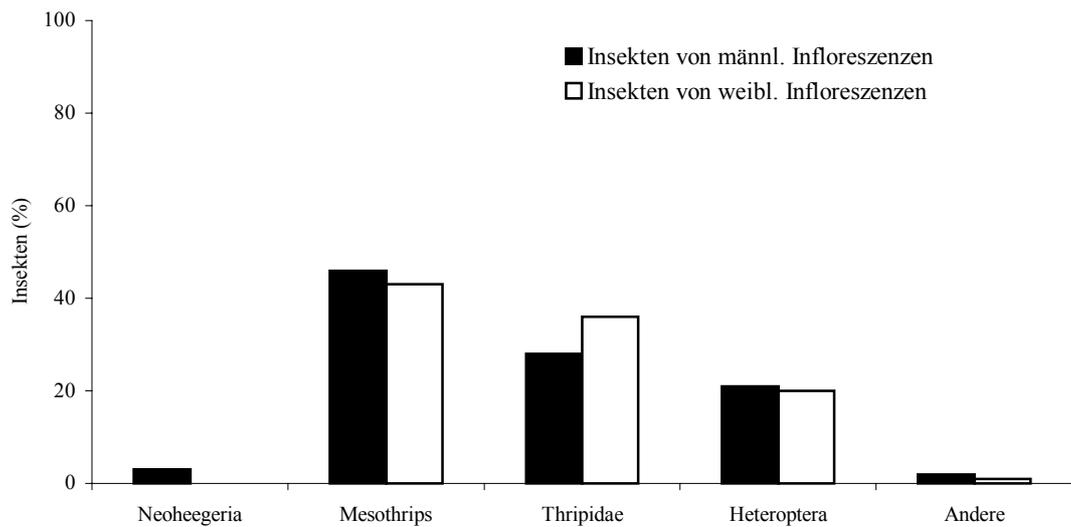
#### 2.3.1.7 Sektion *Pruinosae*

**Florale Merkmale**—Zu dieser Sektion zählen 8 westmalesische Arten (*M. gigantea*, *M. hosei*, *M. pearsonii*, *M. pentaloba*, *M. pruinosa*, *M. puberula*, *M. rufescens*, *M. siamensis*). Für die Arten *M. gigantea*, *M. hosei*, *M. pearsonii* und *M. pruinosa* konnten Probensammlungen vorgenommen werden, wobei von *M. pruinosa* nur auf Borneo blühende Bäume besammelt wurden. Diese borneensische Form unterscheidet sich aber in wichtigen vegetativen Merkmalen von *M. pruinosa* der Halbinsel Malaysia und Sumatra, d.h. *M. pruinosa* in Malaya und Sumatra ist bereift und myrmekophytisch, in Borneo jedoch unbereift und nicht myrmekophytisch.

Staminate Infloreszenzen der Arten dieser Gruppe sind reich verzweigte Rispen, und die Blüten stehen in Gruppen von nicht mehr als 15 Blüten beisammen. Die einzelnen Blüten haben jeweils ~3 Staubblätter und sind ~1 mm lang. *Macaranga gigantea* hat die größten (~40 cm lang) und blütenreichsten Infloreszenzen in der Gattung (~80 000 Blüten/Infloreszenz). Pistillate Blütenstände sind weniger verzweigt und haben weniger Blüten. Sowohl staminate als auch pistillate Blüten werden von wenig sukkulenten Brakteen bedeckt (~5 × 6 mm), und Drüsenhaare an der adaxialen Oberfläche der Deckblättchen stehen weniger dicht als bei *Macaranga*-Arten der *Pachystemon*-Gruppen 1, 3 und 4. Mit Glukosetestpapier wurde bei *M. gigantea* Nektarsekretion nachgewiesen. Die Ränder der Deckblättchen sind fein ausgebuchtet und Spalträume von ~0,6-1 mm entlang des Brakteenrandes gewähren Zugang zu den Brakteentaschen. Bei keiner der blühend vorgefundenen Arten konnte ein auffälliger Blütenduft wahrgenommen werden. Die Blütenstände haben einen "grünen" Geruch, ähnlich frisch gemähem Gras.

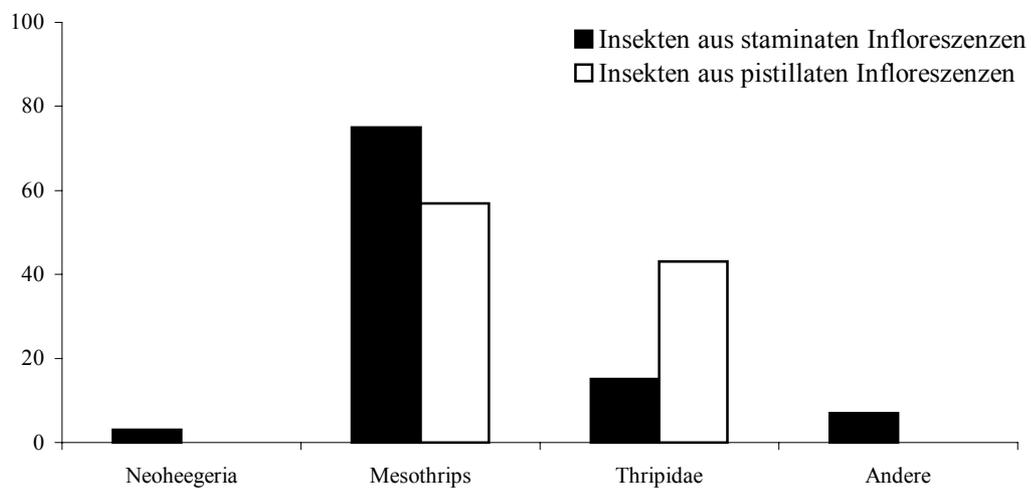
**Blütenbesucher**—Insgesamt wurden von *M. gigantea*, *M. hosei*, *M. pearsonii* und *M. pruinosa* 3705 Blütenbesucher von 21 staminierten und 4 pistillaten Bäumen gesammelt. *M. gigantea* und *M. pruinosa* bzw. *M. hosei* und *M. pearsonii* haben jeweils eine ähnliche Zusammensetzung der blütenbesuchenden Insekten (siehe Abbildung 7 und 8). In 92% der Aufsammlungen aller 4 Arten (23 von 25) wurden Adulte und Larven von *Mesothrips* spec. gefunden (47% der Gesamtzahl der Insekten; in den zwei Aufsammlungen ohne *Mesothrips* von *M. gigantea* dominierte dafür *Neoheegeria* spec., siehe unten). Einen weiteren großen Anteil stellten Thripidae dar (27% der Insekten, überwiegend *Rhamphothrips* spp.). Es gab Unterschiede zwischen den zwei Artenpaaren der Gruppe, d.h. in Infloreszenzen von *M. gigantea* und *M. pruinosa* waren jeweils ~20% der Blütenbesucher phytophage, schwarze Wanzen der Familien Miridae und Anthocoridae (Heteroptera), bei *M. hosei* und *M. pearsonii* dagegen wurden nur wenig Wanzen gefunden (je ~6% der Insekten). Da die Unterschiede innerhalb jedes Artpaars aber sehr gering ausfielen, werden die Artenpaare zusammengefasst dargestellt (siehe Abbildung 7 und 8).

Die in den vorherigen Abschnitten behandelten *Macaranga*-Arten wurden zum Großteil von der tubuliferen Thripsart *Neoheegeria* spec. dominiert. In der *pruinosa*-Gruppe ist jedoch eine andere tubulifere Thripsart, *Mesothrips* spec., der häufigste Blütenbesucher. *Mesothrips* spec. wurde sonst nur bei einer anderen *Macaranga*-Art, *M. heynei*, häufig gefunden (siehe Abschnitt 2.3.1.8). Die Art *Neoheegeria* spec. befand sich in der *pruinosa*-Gruppe nur in wenigen Aufsammlungen bei den Arten *M. gigantea*, *M. hosei* und *M. pruinosa*. So wurde z.B. *Neoheegeria* spec. in Sarawak bei 2 von 14 besammelten *M. gigantea* gefunden (53% der Insekten), allerdings fehlte dafür bei diesen beiden Bäumen die Gattung *Mesothrips*. Beide staminate Bäume standen in West-Sarawak isoliert in gestörten Habitaten, und die nächste ausgedehnte Wald-Vegetation war mehrere Kilometer entfernt. In den anderen Aufsammlungen von *M. gigantea* (alle nahe Dipterocarpaceen-Wäldern) wurde an tubuliferen Thripsen nur *Mesothrips* gefunden (in West-Sarawak, Brunei und der Halbinsel Malaysia). Bei *M. pruinosa* kam in allen drei Aufsammlungen außer *Mesothrips* spec. (45% der Insekten) auch *Neoheegeria* spec. vor (23% der Insekten). Alle drei Aufsammlungen stammen aus West-Sarawak von einer Straßenrandpopulation, die fast vollständig aus *M. pruinosa* bestand, inmitten von Wohngebieten und intensiv genutzte Plantagen. Auch bei *M. hosei* wurden vereinzelt *Neoheegeria* spec. gefunden, insgesamt 5 Individuen in einer von 6 Proben (3% der Insekten).



**Abb. 7: Blütenbesucher von *M. gigantea* und *M. pruinosa***

Prozentuale Zusammensetzung der Blütenbesucher ( $N = 3547$ ) von 12 staminateen ( $N = 3132$  Insekten) und 2 pistillaten Bäumen ( $N = 136$  Insekten) von *M. gigantea*, und 3 staminateen Bäumen von *M. pruinosa* ( $N = 279$  Insekten). Bei den Thripidae handelt es sich vorwiegend um *Rhamphothrips* spp.



**Abb. 8: Blütenbesucher von *M. hosei* und *M. pearsonii***

Prozentuale Zusammensetzung der Blütenbesucher ( $N = 158$ ) von 4 staminateen ( $N = 53$  Insekten) und 2 pistillaten Bäumen ( $N = 7$  Insekten) von *M. hosei*, und 2 staminateen Bäumen von *M. pearsonii* ( $N = 98$  Insekten). Bei den Thripidae handelt es sich vorwiegend um *Rhamphothrips* spp.

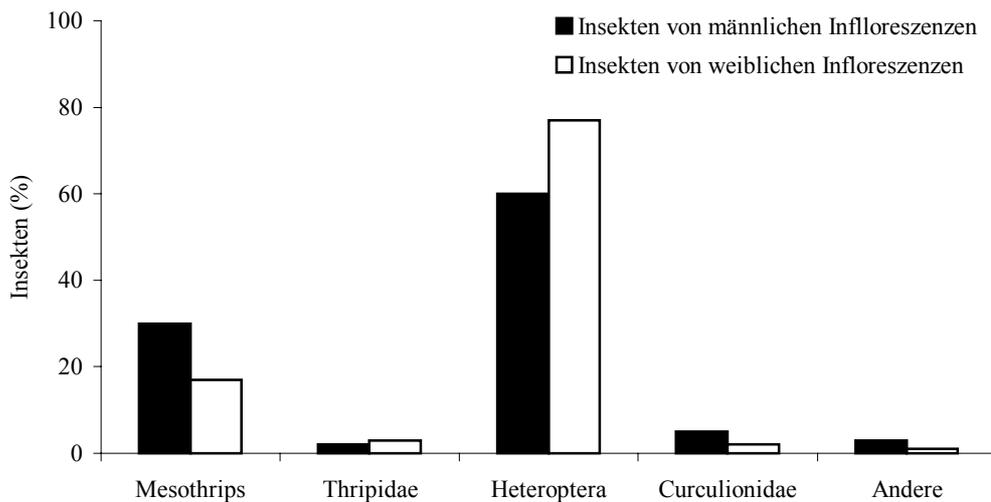
2.3.1.8 Sektion *Javanicae*

**Florale Merkmale**—Zur Sektion *Javanicae* zählen sechs westmalesische Arten der großen Sundainseln Borneo, Sumatra und der Halbinsel Malaysia (*M. costulata*, *M. endertii*, *M. heynei*, *M. kinabaluensis*, *M. laciniata*, *M. spathicalyx*).

Aufgrund ihrer Infloreszenzmorphologie kann man diese Sektion in zwei Gruppen unterteilen: (1) eine Gruppe mit bedeckten Blüten zu der *M. heynei* und *M. laciniata* zählen, die sich sehr ähnlich sind, (2) eine Gruppe mit unbedeckten Blüten zu der die übrigen Arten zählen, die sich untereinander ebenfalls sehr ähnlich sind, mit Ausnahme von *M. spathicalyx* (siehe unten). Staminate Infloreszenzen der beiden Arten der ersten Gruppe, *M. heynei* und *M. laciniata*, sind wenig verzweigte rötlich-braune Rispen (~5-10 cm lang), welche hauptsächlich an den blattlosen Nodien der mittleren Astabschnitte entspringen. Pistillate Infloreszenzen ähneln den staminaten, haben aber weniger Blüten. Die Blüten stehen in Gruppen von 5-25 Blüten beisammen, welche von rötlich-braunen, kaum sukkulenten Deckblättchen umgeben werden (~6 × 8 mm). Die einzelnen staminaten Blüten sind ~1-2 mm lang und haben jeweils ~3 Staubblätter. Der Rand der Deckblättchen ist mit mehr (*M. laciniata*) oder weniger (*M. heynei*) tief ausgebuchteten Zähnen versehen. An den apikalen Spitzen der Zähne befinden sich jeweils ein bis drei kleine epitheliale Nektarien. Öffnungen von 0,8-2 mm entlang des Brakteenrandes erlauben den Zugang zu den Blüten. Die adaxiale Oberfläche der Brakteen ist mit einem Filz von langen, dünnen Drüsenhaaren bedeckt. Bei staminaten Infloreszenzen von *M. heynei* wurde Nektarsekretion mit Glukosetestpapier nachgewiesen. Infloreszenzen der Arten der zweiten Gruppe, *M. costulata*, *M. endertii* und *M. kinabaluensis*, ähneln den Infloreszenzen der anderen beiden Arten in den meisten Merkmalen, außer, dass die Deckblättchen dieser drei Arten seitlich, senkrecht zur Sprossachse, abstehen, so dass die Blüten unbedeckt sind. Die Brakteen dieser Arten sind sehr tief geschlitzt, und ein napfförmiges Nektarium nimmt adaxial die gesamte Oberfläche jeweils eines der 3-4 Brakteenzipfel ein, Drüsenhaare fehlen. *Macaranga spathicalyx* unterscheidet sich von den anderen Arten, da sie weder blütenbedeckende Brakteen noch vergrößerte Nektarien auf den Brakteen aufweist. Außerdem sind die Narbenlappen bei dieser Art auffällig verlängert. Es konnte kein Duft bei *M. heynei* oder *M. costulata* festgestellt werden.

**Blütenbesucher**—Von *M. heynei* wurden insgesamt 2197 Insekten von 19 staminaten ( $N = 1624$  Insekten) und 10 pistillaten Bäumen ( $N = 573$  Insekten) gesammelt. In allen Aufsammlungen wurden Adulte und Larven von phytophagen Wanzen (Miridae und Anthocoridae, Heteroptera) gefunden. Auffällig ist, dass die meisten dieser Wanzen (86%) die gleiche rötlich-braune Färbung wie die Infloreszenzen von *M. heynei* aufweisen, wenige sind grün oder schwarz. Wanzen machen den Hauptteil der blütenbesuchenden Insekten aus (SI = 60%, PI = 77%). In

83% der Aufsammlungen (24 von 29) wurden Adulte und Larven tubuliferer Thripse, *Mesothrips* spec., gefunden (SI = 30%, PI = 17%). Wahrscheinlich handelt es sich bei dieser *Mesothrips*-Art um die gleiche Art, die in der *pruinosa*-Gruppe als Blütenbesucher dominierte, jedoch ist die intraspezifische Variabilität in diesem Taxon sehr hoch und artabgrenzende Merkmale sind daher schwer festzulegen. Es ist nicht auszuschließen, dass es sich um mehr als eine Art von *Mesothrips* handeln könnte. Für die Wanzen lässt sich dagegen sicher sagen, dass es sich überwiegend um andere Taxa handelt als diejenigen, welche in der *pruinosa*-Gruppe, *tanarius*-Gruppe und bei *M. trichocarpa* gefunden wurden (siehe Abschnitte 2.3.1.7, 2.3.1.10 und 2.3.1.11). Die Wanzen unterscheiden sich in ihrer Gestalt und Färbung stark von denen der anderen *Macaranga*-Arten. Die restlichen blütenbesuchenden Insekten verteilten sich auf Rüsselkäfer (SI = 5%, PI = 2%), Thripidae (SI = 2%, PI = 3%), und auf Spannerraupen (*Gymnoscelis* spec. 1) vereinzelt *Neoheegeria* spec. und kleine Hymenopteren (SI = 3%, PI = 1%).



**Abb. 9: Blütenbesucher von *M. heynei***

Prozentuale Zusammensetzung der Blütenbesucher ( $N = 2197$ ) von 19 staminate ( $N = 1624$  Insekten) und 10 pistillaten Bäumen ( $N = 573$  Insekten) von *M. heynei*.

### 2.3.1.9 *denticulata*-Gruppe

**Florale Merkmale**—Zu der *denticulata*-Gruppe zählen zwei westmalesische Arten, *M. denticulata* und *M. indica*. Stamine Infloreszenzen sind vielfach verzweigte Rispen mit mehreren Blüten (~20), die in Partialfloreszenzen zusammengefasst sind, die Blüten haben jeweils ~6 Staubblätter. Pistillate Infloreszenzen haben wie üblich weniger Blüten. Die Brakteen beider Arten bedecken die Blüten nicht, die Blüten werden offen präsentiert. Bei *M. denticulata* sind die Deckblättchen zu kleinen Resten (~3 × 2 mm) stark reduziert. Die Deckblättchen von *M. indica* tragen je 1-2 große, napfförmige Nektarien (~3 × 4 mm), welche die gesamte Oberfläche der Deckblättchen (~5 × 8 mm) einnehmen. Mit Glukosetestpapier konnte Nektarsekretion nachgewiesen werden. Die Blütenstände von *M. indica* duften "blumig", d.h. sie haben einen angenehm süßen, parfümartigen Duft. Bei *M. denticulata* konnte kein Duft festgestellt werden.

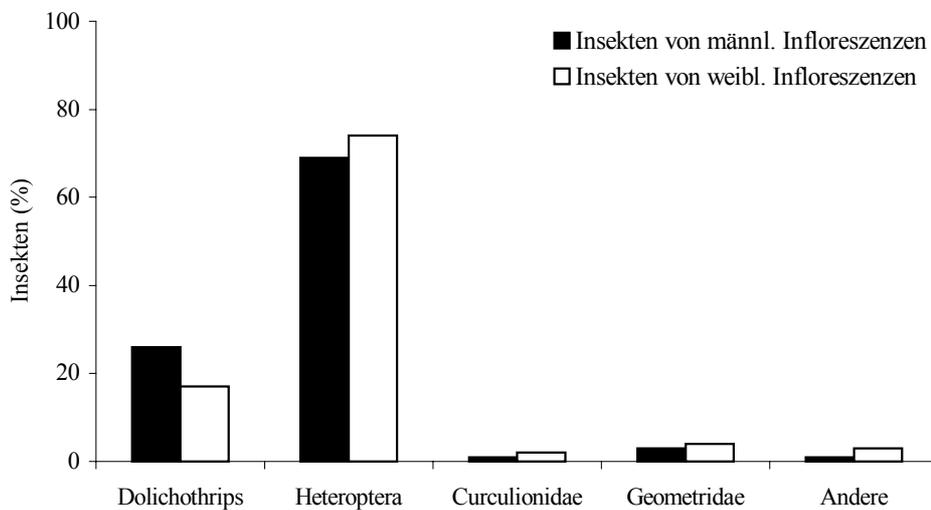
**Blütenbesucher**—Es wurden keine Thripse oder Wanzen gefunden, andere Insekten wurden sporadisch an den Blüten beobachtet. Auf staminaten Blütenständen von *M. indica* wurden verschiedene mittelgroße (~7-25 mm) Elateridae und Scarabaeidae beobachtet (Coleoptera;  $N = 12$ ), stamine Blüten von *M. denticulata* wurden von verschiedenen kleineren (~8 mm) Wespen, Bienen und Fliegen besucht (Hymenoptera und Diptera;  $N = 9$ ). Beobachtungen an pistillaten Blütenstände fehlen.

### 2.3.1.10 *tanarius*-Gruppe

**Florale Merkmale**—In Westmalesia kommt nur die namensgebende Art der Gruppe vor. Stamine Infloreszenzen von *M. tanarius* sind gelblich-grüne, achselständige Rispen, welche zusammen mit den Blättern an den Astenden entspringen. 7-15 Blüten stehen in Gruppen beisammen. Auch hier haben pistillate Infloreszenzen weniger Blüten. Die Blüten sind 1-2 mm lang und haben jeweils ~6 Staubblätter. Jede Gruppe von Blüten wird von einer grünen Braktee umschlossen (~7 × 12 mm), welche adaxial an der Basis mit langen, dünnen Drüsenhaaren verstreut besetzt sind. Nektarsekretion wurde mit Glukosetestpapier nachgewiesen. Der Brakteenrand ist gezähnt und an den Spitzen der apikalen Zähnen befinden sich jeweils ein bis drei kleine epitheliale Nektarien. Öffnungen von 1-3 mm entlang des Brakteenrandes erlauben Zugang zu den Blüten. Die Blüten haben keinen typischen Blütenduft, sie riechen leicht harzig.

**Blütenbesucher**—Insgesamt wurden 5104 Insekten von 25 staminaten ( $N = 4476$  Insekten) und 12 pistillaten ( $N = 628$  Insekten) *M. tanarius* gesammelt (siehe Abbildung 10). In allen

Aufsammlungen befanden sich hauptsächlich grüne Wanzen (Miridae, Heteroptera) (SI = 69%, PI = 74%). In nur 52% der Aufsammlungen wurden tubulifere Thripse gefunden (SI = 26%, PI = 17%), alles *Dolichothrips longicollis* Karny. Obwohl *D. longicollis* insgesamt nur einen geringen Anteil an Blütenbesuchern ausmachte, dominierte diese Thripsart in drei Aufsammlungen von staminierten *M. tanarius* (91% der Blütenbesucher). Ein geringer Anteil der Insekten waren Spannerraupe von *Gymnoscelis* spec. 2 (SI = 3%, PI = 4%), bei dieser Art handelt es sich um eine andere als *Gymnoscelis* spec. 1 der anderen *Macaranga*-Arten. Der Rest waren Rüsselkäfer und Dipterenlarven (SI = 2%, PI = 5%).



**Abb. 10: Blütenbesucher von *M. tanarius***

Prozentuale Zusammensetzung der Blütenbesucher ( $N = 5104$ ) von 25 staminierten ( $N = 4476$  Insekten) und 12 pistillaten ( $N = 628$  Insekten) *M. tanarius*.

2.3.1.11 *M. trichocarpa*

**Florale Merkmale**—Die systematische Stellung von *M. trichocarpa* ist unklar, und diese Art wird deshalb einzeln als *incertae sedis* geführt (T. Whitmore, persönliche Mitteilung). Stamine Infloreszenzen von *M. trichocarpa* sind kleine, ~8 cm lange, unverzweigte Rispen, mit nicht mehr als 8 staminate Blüten (weniger in pistillaten Infloreszenzen), die in Gruppen beisammen stehen. Jede Gruppe von Blüten wird von einem grünen Deckblättchen umgeben, dessen Rand gezähnt ist. Öffnungen von 1-2 mm entlang des Brakteenrandes erlauben Zugang zu den Blüten. Auf der adaxialen Oberseite der Deckblättchen befindet sich ein lockerer Besatz von dünnen Drüsenhaaren. Blütenduft konnte keiner wahrgenommen werden.

**Blütenbesucher**—Insgesamt wurden 22 Blütenbesucher von zwei staminate *M. trichocarpa* gesammelt: 3 *Dolichothrips* spec., 18 schwarze Wanzen und Wanzenlarven (Miridae, Heteroptera) und 1 Rüsselkäfer.

2.3.1.12 Sektion *Pseudo-Rottlera*

**Florale Merkmale**—Zur Sektion *Pseudo-Rottlera* zählen 8 westmalesische Arten (*M. anceps*, *M. andamanica*, *M. baccaureifolia*, *M. brevipetiolata*, *M. lowii*, *M. praestans*, *M. rarispina*, *M. strigosissima*). Die Arten dieser Sektion sind der Gattung *Mallotus* sehr ähnlich. Die staminate Infloreszenzen sind unverzweigt, also Trauben, und die Brakteolen, falls vorhanden, dreieckig und sehr klein, und sie haben nur 1-3 Blüten pro Braktee mit mehr als 6 Staubblättern/Blüte. Die pistillaten Blüten haben auffällige, bis zu 1 cm lange Stigmen, und nur heranreifende Früchte sind von einem Paar großer, laubblattartiger Deckblätter umgeben (~3 × 4 cm). Die staminate Blüten stehen frei.

**Blütenbesucher**—Es wurden keine blühenden Exemplare gefunden, daher kann keine Aussage über Blütenbesucher getroffen werden.

**Tabelle 2: Übersichtstabelle der Blütenbesucher von 26 westmalesischen *Macaranga*-Arten**

Schematische Übersicht über die Zusammensetzung der Blütenbesucher von insgesamt 442 Bäumen von *Macaranga* spp. *N* gibt die Gesamtzahl der gesammelten Insekten an. **3** = 50-100% aller gesammelten Insekten, **2** = 30-50%, **1** = 10-30%, und "-" = 0-10% der Insekten.

<i>Macaranga</i>		Thysanoptera				Wanzen	Andere	<i>N</i>
		<i>Neoheegeria</i>	<i>Mesothrips</i>	<i>Dolichothrips</i>	Thripidae			
Sektion <i>Pachystemon</i>	Gruppe 1	<i>angulata</i>	–	–	–	–	<b>3</b>	<b>5</b>
		<i>bancana</i>	<b>3</b>	–	–	–	–	<b>3750</b>
		<i>depressa</i>	<b>3</b>	–	–	–	–	<b>342</b>
		<i>hullettii</i>	<b>3</b>	–	–	–	–	<b>4830</b>
		<i>indistincta</i>	<b>3</b>	–	–	–	–	<b>431</b>
		<i>motleyana</i>	<b>3</b>	–	–	–	–	<b>513</b>
		<i>griffithiana</i>	–	–	–	<b>3</b>	–	<b>3581</b>
		<i>petanostyla</i>	<b>3</b>	–	–	–	–	<b>12</b>
		<i>trachyphylla</i>	<b>3</b>	–	–	–	–	<b>340</b>
	<i>triloba</i>	<b>3</b>	–	–	–	–	<b>16</b>	
	Gruppe 3	<i>beccariana</i>	<b>3</b>	–	–	<b>1</b>	–	<b>211</b>
		<i>hypoleuca</i>	<b>3</b>	–	–	<b>1</b>	–	<b>2259</b>
	Gruppe 4	<i>curtisii</i> subsp. <i>curtisii</i>	<b>3</b>	–	–	–	–	<b>546</b>
subsp. <i>glabra</i>		–	–	–	–	<b>3</b>	<b>3</b>	
Sektion <i>Stachyella</i>	<i>conifera</i>	<b>3</b>	–	–	–	–	<b>1</b>	
	<i>diepenhorstii</i>	<b>3</b>	–	–	–	–	<b>22</b>	
Sektion <i>Winklerianae</i>	<i>winkleri</i>	<b>3</b>	–	–	<b>2</b>	–	<b>318</b>	
<i>pruinosa</i> - Gruppe	<i>gigantea</i>	–	<b>2</b>	–	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>3268</b>	
	<i>hosei</i>	–	<b>3</b>	–	<b>1</b>	–	<b>60</b>	
	<i>pearsonii</i>	–	<b>3</b>	–	<b>1</b>	–	<b>98</b>	
	<i>pruinosa</i> (Borneo)	<b>1</b>	<b>2</b>	–	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>279</b>	
Sektion <i>Javanicae</i>	<i>costulata</i>	–	–	–	–	<b>3</b>	<b>5</b>	
	<i>heynei</i>	–	<b>1</b>	–	–	<b>3</b>	<b>2197</b>	
<i>denticulata</i> - Gruppe	<i>denticulata</i>	–	–	–	–	<b>3</b>	<b>9</b>	
	<i>indica</i>	–	–	–	–	<b>3</b>	<b>12</b>	
<i>tanarius</i> - Gruppe	<i>tanarius</i>	–	–	<b>1</b>	–	<b>3</b>	<b>5104</b>	
	<i>trichocarpa</i>	–	–	<b>1</b>	–	<b>2</b>	<b>27</b>	



**Farbtafel 1:** Blütenstände und Früchte von *Macaranga* spp. und Thripse. (1) Blühender Ast einer pistillaten *M. beccariana*. (2) Blütenstand einer pistillaten *M. triloba*. (3) Blütenstand einer staminate *M. caladiifolia*. (4) Teil einer staminate Infloreszenz von *M. gigantea*. (5) Teil einer staminate Infloreszenz von *M. hosei*. (6) Teil einer staminate Infloreszenz von *M. indistincta*. (7) Teil einer staminate Infloreszenz von *M. griffithiana*. Das Abdomen eines *Neoheegeria* ragt aus der Basis einer Brakteentasche (8) Brakteentasche von *M. hullettii* mit *Neoheegeria* spec. (9) *Dolichothrips longicollis* in Kopula auf einem Blütendeckblättchen von *M. tanarius*. (10) Fruchtstand von *M. hullettii*. Eine Frucht präsentiert Samen mit rosa Arilli. (11) Teil einer staminate Infloreszenz von *M. winkleri*. (12) Staminate Infloreszenz von *M. trachyphylla*.

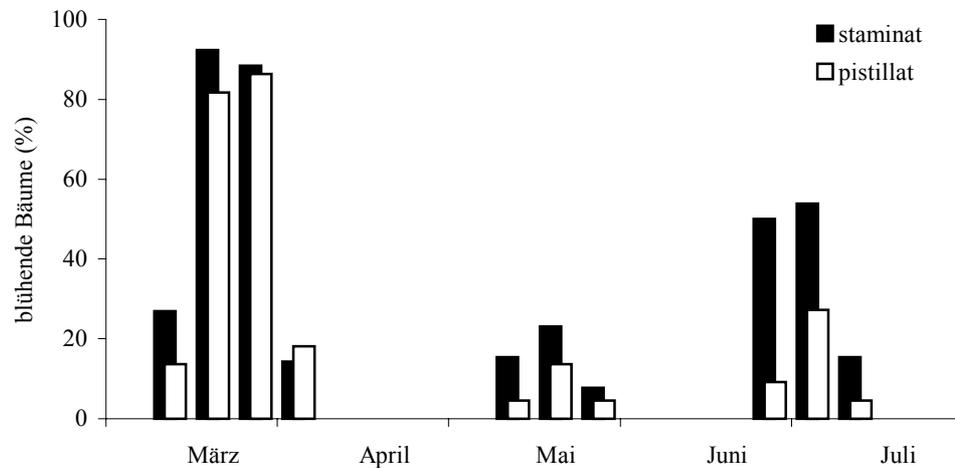
### 2.3.2 Exemplarische Untersuchung von Thripsbestäubung an *M. hullettii*

#### 2.3.2.1 Blütezeiten von *M. hullettii*

Für phänologische Erhebungen wurden 48 Bäume von *M. hullettii* zufällig ausgewählt. Das Verhältnis weiblicher zu männlichen Individuen (22/26) unterschied sich nicht signifikant von 1:1 (Chi-Quadrat-Test;  $P = 0,4$ ). Von März bis Juli 1999 gab es drei Blühereignisse, in denen staminate und pistillate Bäume synchron innerhalb jeweils 3-4 Wochen blühten (siehe Abbildung 11). Während alle Individuen während der ersten Blühperiode in Anthese waren, blühten nur einige dieser Bäume ein zweites oder sogar ein drittes Mal (32% der pistillaten und 65% der staminate Bäume blühten mehr als einmal). Innerhalb des Zeitraums von 5 Monaten blühten staminate Bäume signifikant häufiger als pistillate Bäume ( $G$  Test,  $P < 0,05$ ). Damit gibt es also tendenziell mehr blühende männliche als weibliche Bäume.

Während der anderen Feldaufenthalte in Ulu Gombak in den Jahren 1998 und 2001 wurden keine detaillierten phänologischen Erhebungen gemacht. Es konnte aber beobachtet werden, dass auch in diesen Jahren die ganze Population von *M. hullettii* gegen Jahresanfang synchron blühte. Im Jahr 1998 blühte *M. hullettii* dreimal während eines fünfmonatigen Zeitraums von Januar bis Mai 1998 und im Jahr 2001 setzte die Blüte Mitte März ein. Zusätzliche stichprobenweise Beobachtungen in Abständen von 2 Monaten von Mai 1998 bis März 1999 und von Juli bis Dezember 1999 weisen darauf hin, dass im Gombaktal nur einzelne Bäume außerhalb der regulären Blütezeiten von Anfang bis Mitte des Jahres blühen. Es wurde nur ein einziger blühender staminate Baum im September 1998 gefunden.

An anderen Standorten als in Ulu Gombak blühte *M. hullettii* ebenfalls von Anfang bis Mitte des Jahres, jedoch oft zeitlich verschoben zur Gombaktal-Population. Die Straße, welche sich durch das Tal zieht, endet am Fuß der Genting Highlands in einer Höhe von ca. 500 m ü. N.N. In diesem Berg-Gebiet blühten einzelne Bäume von *M. hullettii* zwar zur gleichen Zeit wie die Tal-Population, jedoch erfolgte die Hauptblüte der Bergpopulation einige Wochen später. In Fraser's Hill und Genting Highlands, in einer Höhe von ca. 1000 m ü. N.N., schien die Hauptblütezeit der Gesamtpopulation ähnlichen Rhythmen wie die Talpopulation in Ulu Gombak zu folgen. Auf Borneo konnten nur stichprobenweise Einzelbeobachtungen gemacht werden, die darauf hinweisen, dass auch hier Bäume von *M. hullettii* Anfang bis Mitte des Jahres blühen. In Brunei, Temburong, blühte *M. hullettii* Anfang Juni 2000, und zwar mindestens zum zweiten Mal, da es in der Population weibliche *M. hullettii* Bäume mit reifenden Früchten gab. Dies lässt darauf schließen, dass diese Bäume einige Wochen zuvor schon einmal geblüht hatten.



**Abb. 11: Phänologie von *M. hullettii***

Blütezeiten von 26 staminate und 22 pistillate *M. hullettii* von März bis Juli 1999. Wöchentlich wurde erhoben, ob Bäume blühen; angegeben ist der Anteil blühender Bäume in Prozent.

#### 2.3.2.2 Blütenmerkmale und Anthese

In Anthese befinden sich pistillate Individuen von *M. hullettii* über einen Zeitraum von 15-18 und staminate Individuen über einen Zeitraum von 12-15 Tagen. Innerhalb dieser Zeitintervalle weisen alle sich entwickelnde Infloreszenzen eines Baumes Blüten in Anthese auf. Die Zeiträume, in denen sich einzelne Blütenstände in Anthese befinden, sind etwas kürzer, d. h. innerhalb einer staminate Infloreszenz öffnen die Antheren akropetal innerhalb von 9-13 Tagen, und die Rezeptivität einer pistillate Infloreszenzen erstreckt sich schätzungsweise über 12-14 Tage. Bei staminate Bäumen gibt es vor der Anthese noch eine Phase, in der die Blütenstände offen sind, aber noch keine Pollenabgabe stattfindet. Dieses Stadium der "offenen Knospen" dauert 11-16 Tage.

Die Rispen der staminate Infloreszenzen sind 8-14 cm lang und eine Rispe besteht aus 72-136 Partialfloreszenzen (Mittelwert = 93;  $N = 12$ ), welche aus einer Ansammlung von 13-81 (Mittelwert = 48,9,  $N = 10$ ) winzigen apetalen Einzelblüten bestehen (~1 mm Länge). Innerhalb einer Infloreszenz nimmt die Anzahl der Blüten je Partialfloreszenz von der Basis zum Apex hin ab. Die Maße der Blütendeckblättchen der staminate Infloreszenzen betragen  $\sim 5 \times 7$  mm, und jedes Deckblättchen umschließt die Blüten einer Partialfloreszenz (Bestäubungseinheit) so dicht, dass sogar während der Anthese nur schmale Spalträume von 0,2-0,8 mm entlang des Brakteenrandes entstehen, welche ausschließlich sehr kleinen Insekten den Zugang zu den

Bestäubungskammern gewähren. Diese Öffnungen entstehen durch Lücken zwischen den Zähnen entlang des Brakteenrandes. Erst am Ende der Anthese erweitern sich die Öffnungen der Blüten etwas, da die basalen Deckblätter sich etwas mehr abspreizen, was zu Spalträumen von ~2 mm führt.

Pistillate Infloreszenzen bestehen aus 8-14 Blüten (Mittelwert = 10,5;  $N = 65$ ). Jede Blüte hat 4-5 (selten 3 oder 6) Samenanlagen (Mittelwert = 4,5,  $N = 632$ ). Die Maße der Blütendeckblättchen sind  $\sim 8 \times 11$  mm, und, anders als bei staminierten Infloreszenzen, wird jeweils nur eine Blüte von einem Deckblatt umschlossen. Die Öffnungen, die zu den Bestäubungskammern führen, sind etwas weniger eng als die der staminierten Infloreszenzen (0,2 - 3 mm), und sie erweitern sich graduell im Laufe der Anthese durch zunehmende Abspreizung der Blütendeckblättchen.

Sowohl staminate als auch pistillate Bäume haben im Mittel ungefähr die gleiche Anzahl an Infloreszenzen (52,6 Infloreszenzen bei  $N = 5$  staminierten Bäumen; 51,4 Infloreszenzen bei  $N = 8$  pistillaten Bäumen). Trotzdem ist, wegen der viel höheren Anzahl von Blüten, die Gesamtzahl der Einzelblüten bei staminierten Bäumen (Mittelwert = 239 209) wesentlich höher als bei pistillaten Individuen (Mittelwert = 540). Bezogen auf die Anzahl der "Bestäubungseinheiten" pro Baum ist der Unterschied zwischen staminierten und pistillaten Individuen jedoch weniger ausgeprägt (4892 bzw. 540 Bestäubungseinheiten/Baum). Bei staminierten Infloreszenzen öffnen die Staubblätter porizid an ihrer Spitze. Im Durchschnitt produziert eine Blüte 2209 Pollenkörner ( $\pm 234,3$  SA;  $N = 5$ ). Das führt zu einem geschätzten Verhältnis von Pollenkörnern pro Samenanlage (P/O) auf Populationsniveau von 220000 : 1 (bei einem Geschlechterverhältnis von 1:1 ist der  $P/O = [\text{Produkt der Anzahl von staminierten Infloreszenzen und der Anzahl von Pollenkörnern}] / [\text{Produkt der Anzahl von pistillaten Blüten und der Anzahl von Samenanlagen}]$ ).

Die Pollenkörner von *M. hullettii* sind tricolporat und mit nur 11  $\mu\text{m}$  Durchmesser bemerkenswert klein (siehe Abbildung 14). Das Tectum ist kaum strukturiert, fein perforiert und glatt. Dadurch, dass die staminierten Blüten der Reihe nach aufblühen, findet die Pollenpräsentation innerhalb einer Partialfloreszenz über mehrere Tage statt. Nach der Pollenabgabe bilden die Pollenkörner lose Klumpen, die sich zerstreut zwischen den Blüten und an der Basis der gegenüberliegenden Deckblättchen ansammeln. In diesem Bereich sind die Deckblättchen dicht besetzt mit einzelligen Drüsenhaaren (siehe Abbildung 12). Pistillate Infloreszenzen besitzen die gleichen Drüsenhaare an der Basis und entlang der Mediane der adaxialen Oberfläche der Blütendeckblättchen. Die Trichome sind  $\sim 250$   $\mu\text{m}$  lang und 25  $\mu\text{m}$  breit. Im Vergleich dazu hat ein *Neoheegeria*-Thrips einen Mundkegel von  $\sim 150$   $\mu\text{m}$  Länge und das 3  $\mu\text{m}$  dicke Stylet kann von dem Thrips etwa zu 80  $\mu\text{m}$  aus dem Mundkegel ausgestreckt werden. Damit können adulte Thripse bis ungefähr zum Grund der Trichomfelder Nektar saugen.

Analytische Handversuche haben gezeigt, dass diese Drüsenhaare hauptsächlich Zucker enthalten (getestet mit Phenol + konz. Schwefelsäure), und Nektarsekretion wurde mit Glukosetestpapier nachgewiesen. Daher ist anzunehmen, dass Nektar als Belohnung für die Bestäuber von diesen Trichomnektarien produziert wird.

Sowohl staminate als auch pistillate Infloreszenzen produzierten über den ganzen Tag einen angenehmen, süßlichen, vanilleartigen Duft. Die Deckblättchen erzeugten den stärksten Geruch, während Blüten, von denen die Brakteen entfernt wurden, nur schwach dufteten. Wahrscheinlich stellt Duft das primäre Lockmittel für die Bestäuber dar, da die kleinen grünen Blütenstände optisch unauffällig sind. Zudem zeigten die Einnetzungsversuche, dass Thripse zu den Blüten vordrangen, obwohl diese durch die Netze nicht sichtbar waren (siehe Abschnitt 2.3.3.7). Das deutet darauf hin, dass optische Signale für die Thripse eine geringe Rolle spielen.

### 2.3.2.3 Lokale und temporale Zusammensetzung der Blütenbesucher

Insgesamt wurden 4120 und 710 Insekten aus 112 staminaten bzw. 330 pistillaten Infloreszenzen gesammelt. Wie die meisten anderen *Macaranga*-Arten aus der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1, mit Ausnahme von *M. angulata* und *M. griffithiana*; siehe Abschnitt 2.3.1.1), wurden sowohl staminate als auch pistillate Infloreszenzen von *M. hullettii* hauptsächlich von männlichen und weiblichen Thripsen von einer Thripsart aus der Gattung *Neoheegeria* (Phlaeothripinae) besucht (85,4% in staminaten und 83,7% in pistillaten Infloreszenzen). Ein geringerer Anteil von gesammelten Insekten bildeten Adulte und Larven von Thripsen aus der Tribus Terebrantia, hauptsächlich Gattung *Thrips* (SI = 6,6%, PI = 4,8%), Spannerraupe (*Gymnoscelis* spec. 1) (SI = 2,4%, PI = 5,2%), Imagines und Larven von Rüsselkäfern (SI = 4,7%, PI = 2,3%), und wenige Wanzen (Heteroptera) und winzige Larven von Dipteren (SI = 0,7, PI = 4,1%).

Die überragende Mehrheit von *Neoheegeria*-Blütenbesuchern, bezogen auf die Gesamtheit der gesammelten Infloreszenzen, spiegelt sich auch dann wider, wenn man sich die Zusammensetzung der Blütenbesucher pro Baum betrachtet. In allen Aufsammlungen von 31 staminaten und 14 pistillaten Bäumen fanden sich adulte *Neoheegeria* spec., und die Zusammensetzung der Blütenbesucher war in fast allen Probenahmen von *Neoheegeria* dominiert, mit Ausnahme von 6 Proben (3 staminate und 3 pistillate Bäume). In diesen Proben könnte der relativ geringe Anteil von tubuliferen Thripsen (17,9-50% der Gesamtzahl von gesammelten Blütenbesuchern) darin begründet sein, dass nur eine geringe Anzahl von Infloreszenzen je Probenahme gesammelt wurde. Berücksichtigt man jedoch nur Bäume, von denen mehr als 250 Bestäubungseinheiten gesammelt wurden (d. h. mindestens 3 Infloreszenzen pro staminaten und 24 Infloreszenzen pro pistillaten Baum), ergibt sich für staminate Bäume ein

Anteil von *Neoheegeria spec.* von 57,9 bis 96,6% (Mittelwert  $84,9 \pm 10,5$  SA;  $N = 10$  Bäume) und für pistillate Bäume einen *Neoheegeria*-Anteil von 81,3 bis 100% (Mittelwert  $90,2 \pm 7,19\%$  SA;  $N = 4$  Bäume).

Die Abundanz der adulten *Neoheegeria* Thripse pro Bestäubungseinheit unterschied sich nicht signifikant zwischen (1) den Geschlechtern der Bäume (Mann-Whitney  $U$  Test,  $Z = 0,97$ ), (2) den Jahren in denen Proben genommen wurden ( $Z = 0,85$ ), (3) den Standorten (Kruskal-Wallis  $H$  Test,  $H = 0,64$ ), und (4) den Blühphasen der staminierten Infloreszenzen ( $Z = 1,05$ ). Vergleicht man die Abundanz von *Neoheegeria*-Larven zwischen unaufgeblühten (Pro-Anthese) und aufgeblühten staminierten Infloreszenzen, so ergibt sich eine signifikante Häufung in aufgeblühten Infloreszenzen ( $Z = 2,89$ ;  $P < 0,005$ ).

Die Abundanz von *Neoheegeria*, die stündlich über 24 Stunden gezählt wurde, war nicht signifikant verschieden zwischen den Sammelzeiten ( $H = 29,06$ ). Sowohl während der Nachtbeobachtungen als auch während der Tagesbeobachtungen wurden die gleichen Insekten beobachtet. Auch wenn die stündlich erhobenen Daten zu tageszeitlichen Klassen zusammengefasst werden (Morgen = 0700-1300, Nachmittag = 1400-1800, Abend = 1900-2400 und Nacht = 0100-0600), ist die Häufigkeit von *Neoheegeria* zwischen den Klassen nicht signifikant verschieden ( $H = 4,53$ ).

Die mittlere Anzahl von Adulten und Larven von *Neoheegeria spec.* pro Bestäubungseinheit (= Deckblättchen) lag bei pistillaten Infloreszenzen zwischen 0,08 und 0,38 (Mittelwert =  $0,16 \pm 0,09$  SA;  $N = 14$  Bäume) und bei staminierten Infloreszenzen zwischen 0,02 und 2,77 (Mittelwert =  $0,27 \pm 0,54$  SA;  $N = 31$  Bäume). Der höchste Wert (2,77) stammt von einem staminierten Baum, der asynchron im September 1998 blühte ( $N = 4$  Infloreszenzen mit 1031 gesammelten *Neoheegeria*). Wenn nur synchron blühende Bäume in die Auswertung mit einbezogen werden, liegt die Anzahl der gesammelten Thripse pro Bestäubungseinheit zwischen 0,02 und 1,22 (Mittelwert =  $0,18 \pm 0,25$  SA;  $N = 30$  Bäume).

Generell schwankt die Gesamtzahl der *Neoheegeria* Thripse pro Baum von *M. hullettii* beträchtlich, sowohl in Abhängigkeit von der Gesamtmenge der Bestäubungseinheiten pro Baum als auch der Anzahl der Thripse pro Bestäubungseinheit. Beispielsweise korrespondiert die Gesamtzahl der Infloreszenzen (~750) eines relativ kleinen staminierten Baumes (9 m hoch), bei dem die höchste *Neoheegeria*-Dichte gefunden wurde, mit einer geschätzten Gesamtzahl von 200 000 *Neoheegeria*. Vergleichend ergibt sich für einen etwa gleichgroßen pistillaten Baum (Höhe ~10 m) mit wesentlich mehr Infloreszenzen (~2090) eine geschätzte Gesamtmenge von nur 8000 *Neoheegeria spec.*

### 2.3.2.4 Verhalten von Blütenbesuchern

Generell scheinen Thripse als Aufenthaltsort die Räume, welche von den Blütendeckblättchen gebildet werden, gegenüber anderen Pflanzenteilen zu bevorzugen. Nur in Fällen, in denen Thripse von einer Brakteentasche zu einer anderen oder zwischen den Bäumen bzw. Ästen wechseln, wurden Thripse außerhalb der Brakteentaschen beobachtet. Diese Brakteentaschen bieten geschützte Brutstätten für Thripse; Larven und Eier wurden dort häufig gefunden. Es kamen jedoch niemals Puppenstadien in den Infloreszenzen vor. Die Thripse verbringen ihre Ruhestadien wahrscheinlich in der Laubstreu unter dem Baum, was durch die Beobachtung unterstützt wird, dass sich einige Stunden nach Überdeckung des Bodens mit einem weißen Tuch unter einer blühenden *M. hullettii* mehrere verpuppungsreife *Neoheegeria*-Larven auf dem Tuch befanden. Im Gegensatz dazu verpuppten sich die beiden anderen blütenbesuchenden Tubulifera, *Mesothrips* (Bestäuber Sektion *Pruinosae*) und *Dolichothrips* (Blütenbesucher von *M. tanarius* und *M. trichocarpa*), in den Infloreszenzen.

Sowohl adulte Thripse als auch ihre Larven wurden dabei beobachtet, wie sie innerhalb von behaarten Zonen auf der adaxialen Brakteenoberfläche mit Auf- und Abwärtsbewegungen des Kopfes saugend Nahrung aufnahmen. Andere Ernährungsweisen wurden niemals beobachtet. Höchstens am Ende der Anthese zeigten einige Infloreszenzen Fraßschäden, die durch Thripse hervorgerufen worden waren. Dann verfärbte sich die Epidermis zwischen dem dichten Teppich von Drüsenhaaren stellenweise braun, weil einige Zellen abstarben und einzelne Trichome kollabierten. Andere sichtbaren Schäden, die durch Thripse verursacht sein könnten, wurden nicht festgestellt. Das gleiche Fressverhalten zeigten Thripse auch im Labor. Aus Infloreszenzen lebend abgefangene Thripse wurden in eine Arena entlassen, in der frische Infloreszenzenteile in Abständen von einigen Zentimetern zueinander platziert worden waren. Die Thripse schwärmten sofort aus, und liefen zur Nahrungsaufnahme gezielt zu den adaxialen Seiten der Brakteen.

Feldbeobachtungen zeigten, dass adulte Thripse und Larven von einer Brakteentasche zur anderen wechselten. Wenn solch ein Raum bereits von einem Thrips besetzt war, gerieten diese in einen Revierkampf, bei dem sie ihre Abdomina gegeneinander "schnellten", bis einer der Gegner aufgab und flüchtete. Einige Male konnten Abflüge und Landungen von Thripsen an staminate und pistillate Bäumen beobachtet werden. Vor einer Landung schweben Thripse wenige Sekunden in einem Abstand von 15-20 cm vor einer Infloreszenz, gefolgt von einer schnellen Landung auf der Infloreszenz. Nachdem sie ihre Flügel geordnet hatten, krochen sie sofort in eine nahegelegene Brakteentasche. Für einen Abflug erklommen die Thripse normalerweise einen erhöhten Punkt, wie zum Beispiel die Spitze einer Infloreszenz, und flogen

dann in Zickzack-Schwüngen dem Licht entgegen. Thripse schienen bevorzugt an sonnigen Tagen zwischen Infloreszenzen, oder benachbarten Bäumen, hin und her zu fliegen.

Andere Insekten, welche in Infloreszenzen vorkamen, waren überwiegend Larven aus verschiedenen Insektenordnungen. Spannerraupe von *Gymnoscelis* spec. weideten, wie auch einige Dipterenlarven, die Trichomfelder ab, und Rüsselkäferlarven fraßen Teile der Blüten und anderes florales Gewebe. Ein paar Mal konnte beobachtet werden, wie Imagines von Rüsselkäfern ihre Eier in Blüten legten, nachdem sie diese mit ihren "Rüsseln" ausgehöhlt hatten. Zusätzliche Blütenbesucher, die nicht durch das Sammeln von Infloreszenzen erfasst werden konnten, waren stachellose Bienen der Gattung *Trigona* (Meliponinae), welche ausschließlich staminate Blüten besuchten. Die Bienen sammelten Pollen von fast verblühten Infloreszenzen, bei denen übriggebliebener Pollen für die Bienen offen erreichbar war, da in diesem Blühstadium bereits einige Deckblätter abgefallen waren. Es wurden jedoch keine Bienen beim Besuch von pistillaten Blüten beobachtet. Aufgrund der geschlossenen Infloreszenzmorphologie ist für Bienen keine Nahrung von pistillaten Infloreszenzen erreichbar. Auch zufällig können Bienen mit den Stigmen nicht in Kontakt kommen. Als Pollenvektoren sind *Trigona*-Bienen somit auszuschließen.

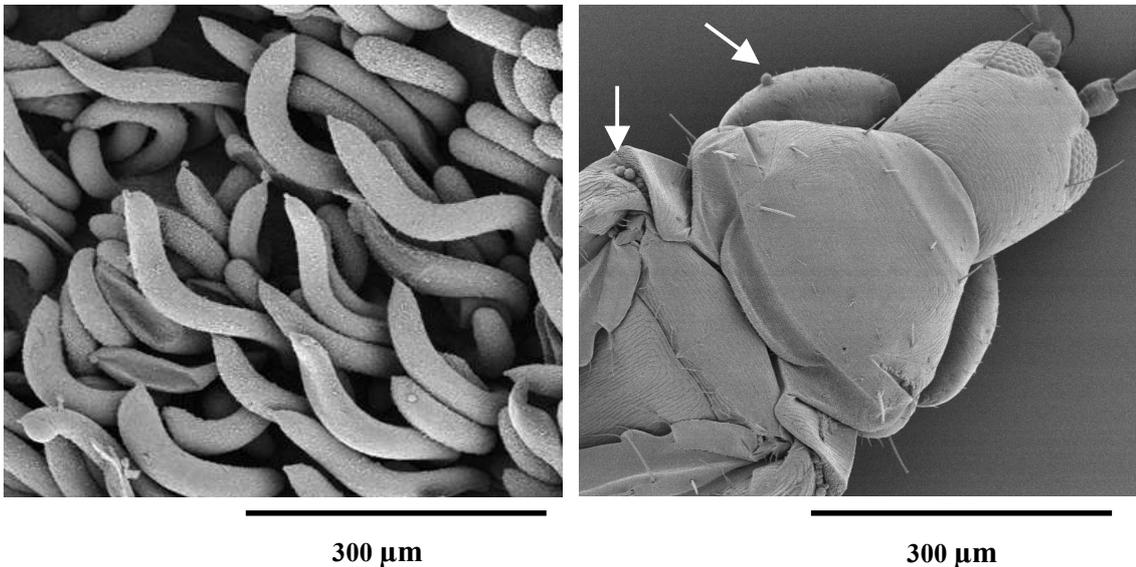
#### 2.3.2.5 Aufzucht von Thripsen

Weibliche *Neoheegeria* spec. legen ihre Eier ausschließlich in den Brakteentaschen auf die Oberfläche des pflanzlichen Gewebes. Es wurden frisch gelegte Eier aus Infloreszenzen entnommen und einzeln in Glasröhrchen aufgezogen. In allen Fällen schlüpften aus den Eiern die Larven nach 1,5-3 Tagen. Die zwei Larvalstadien dauerten ~10 Tage (erstes Larvalstadium ~1-2 Tage und zweites Larvalstadium ~8 Tage). Die folgenden Ruhestadien durchliefen ihre Entwicklung innerhalb von ~5 Tagen (Präpupae ~1-2 Tage und Pupae ~3 Tage). Also war der Lebenszyklus nach ~16-18 Tagen abgeschlossen. Zudem zeigte die Aufzucht von Thripsen unter der Diät von Brakteen pistillater Infloreszenzen, dass diese für die Larvalentwicklung der Thripse ausreichte.

#### 2.3.2.6 Pollentransport

An 13% der Thripse, die von pistillaten Infloreszenzen abgefangen worden waren ( $N = 91$ ), hafteten Pollenkörner von *M. hullettii* (3-71 Pollenkörner/Thrips, siehe Abbildung 12). Diese Pollenkörner konnten als intraspezifisch identifiziert werden. Pollen von *M. hullettii* ließ sich nicht von Pollen einer sympatrisch vorkommenden *Macaranga*, *M. bancana*, unterscheiden, jedoch konnte *M. bancana* als Pollendonator ausgeschlossen werden, da zu der Zeit, als die Thripse von *M. hullettii* gesammelt wurden, keine *M. bancana* im Gebiet blühte.

Die Pollenladung der Thripse, die aus staminierten Infloreszenzen gefangen wurden lag zwischen 0-268 Pollenkörnern/Thrips (Mittelwert =  $63,6 \pm 70,3$  SA; 23 von 25 Thripsen hatten Pollen). Die Anzahl der Pollenkörner unterschied sich nicht signifikant zwischen den Körperteilen, der Pollen war also gleichmäßig über den Körper verteilt (Kruskal Wallis H-Test;  $P = 0,68$ ). Wegen der geringen Größe der Pollenkörner, ist es ohne weiteres möglich, dass *Neoheegeria* spec. mit bis zu 2 mm Körperlänge sogar deutlich mehr als 268 Pollenkörner transportieren könnte. Die Thripse haben nur eine schütterere Behaarung, bestehend aus wenigen einzelstehenden Borsten. Der überwiegende Teil des Thripskörpers ist haarlos, mit Ausnahme der Flügel, die regelmäßig geputzt werden. Pollen, der an den Flügeln haftet, kann durch die Putzaktivitäten auf andere Körperteile übertragen werden. Die Pollenkörner haften an der nackten Kutikula mit Hilfe von Pollenkitt.



**Abb. 12: REMs von Trichomnektarium und *Neoheegeria* spec.**  
 Links: Trichomnektarium eines Blütendeckblättchens einer pistillaten *M. hullettii*. Rechts: Pollenbeladener *Neoheegeria* spec., der aus einer pistillaten Infloreszenz gefangen worden war. Pfeile weisen auf anhaftende Pollenkörner. Beide Bilder sind im gleichen Maßstab (1333-fache Vergrößerung).

### 2.3.2.7 Samenansatz unter natürlichen und experimentellen Bedingungen

Die Früchte von *M. hullettii* wurden 85-90 Tage nach der Rezeptivität der Blüten reif. Der Samenansatz lag zwischen 0-72% pro Baum (Mittelwert =  $46,7 \pm 22,53\%$  SA;  $N = 13$  Bäume). Jedoch wurde bei Bäumen mit geringem Samenansatz (0-44%;  $N = 6$ ) beobachtet, dass die Partnerameisen wenigstens einen Teil der Infloreszenzen zerstört hatten. Dieses Ameisenverhalten wird in Kapitel 3 beschrieben. Schließt man die Fruchtstände aus, bei denen Zerstörung durch Ameisen vorgekommen war, beträgt der mittlere Samenansatz  $64,9 \pm 6,2\%$  SA (53-72%;  $N = 7$ ).

Die Einnetzungsversuche zeigten hochsignifikante Unterschiede, sowohl zwischen dem Samenansatz der Infloreszenzen (siehe Tabelle 3), die in feiner Gaze eingenetzt worden waren, und den offen bestäubten Kontrollen (G Test,  $G = 418,60$ ;  $P < 0,001$ ), als auch zwischen den beiden eingenetzten Gruppen ( $G = 266,49$ ;  $P < 0,01$ ). Wenn keinen Insekten Zugang zu den Blüten gewährt worden war, bildete keine der Blüten Samen aus, was darauf schließen lässt, dass Apomixie nicht vorkommt. Wenn jedoch nur sehr kleinen Insekten von Thripsgröße der Zugang zu den Blüten erlaubt wurde, erreichte der Samenansatz ungefähr 80% des Samenansatzes offen bestäubter Blüten (42,2 bzw. 54,1%). Der Samenansatz der Kontrollen war etwas geringer als der mittlere Samenansatz pro Baum (64,9%), jedoch lag er immer noch innerhalb der 53-72% des natürlichen Samenansatzes. Stichprobenweise Kontrollen der Netzbeutel zeigten, dass *Neoheegeria spec.* tatsächlich die groben Netze passiert hatten, und es wurden keine anderen Insekten außer Thripsen an eingenetzten Infloreszenzen gefunden.

**Tabelle 3: Samenansatz von *M. hullettii* aus Einnetzungsversuchen.**

Feines Netz hatte eine Maschenweite von 0,2 mm und grobes Netz eine Maschenweite von 1 mm. Die Signifikanz der Unterschiede im Samenansatz zu der offen bestäubten Kontrollgruppe wurde mit dem G Test errechnet.

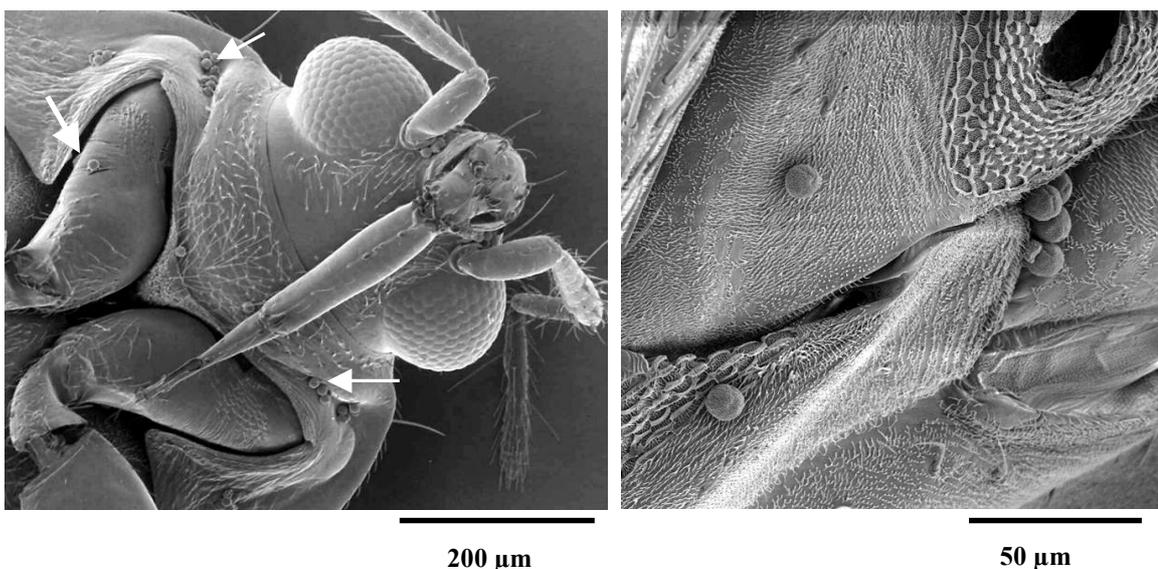
Experiment	Anzahl der Infloreszenzen	Anzahl der Samenanlagen	Anzahl der Samen	Samenansatz (%)	Signifikanz <i>P</i>
Infloreszenzen in feinem Netz	9	428	0	0	<0,001
Infloreszenzen in grobem Netz	7	320	135	42,2	<0,01
Kontrollen (offen bestäubt)	10	471	255	54,1	

### 2.3.3 Untersuchungen zur Bestäubung von *M. heynei* und *M. tanarius*

Die Infloreszenzen von *M. heynei* und *M. tanarius* waren vorwiegend von Adulten und Larven winziger Wanzen (jeweils verschiedene Taxa von Miridae und Anthocoridae) besucht (siehe Abschnitt 2.3.1.8 und 2.3.1.10), tubulifere Thripse kamen in geringerer Anzahl vor. Die Wanzen entwickelten sich genau wie die Thripse in den Infloreszenzen, und sowohl Adulte als auch die Larven fressen wie die Thripse ausschließlich in den trichombesetzten Zonen auf der Innenseite der Deckblättchen. Die Wanzen haben eine ausgezeichnete Tarnfärbung, in den grünen Infloreszenzen von *M. tanarius* dominieren grüne Miridae, und in den rot-braunen Infloreszenzen von *M. heynei* rot-braune Anthocoridae.

An 10% der Wanzen (8 von 78), die von weiblichen Infloreszenzen von *M. heynei* gefangen wurden, haftete Pollen (Mittelwert 25,2; 5-41 Pollenkörner/Wanze). Bei *M. tanarius* waren es 21% der Wanzen (11 von 53) aus weiblichen Infloreszenzen, die Pollen trugen (Mittelwert 31,5; 8-52 Pollenkörner/Wanze; siehe Abbildung 13). Der Pollen ist wie der Pollen von *M. hullettii* tricolporat und bei beiden Arten  $\sim 10 \mu\text{m}$  im Durchmesser. Das Tectum ist, im Gegensatz zum Pollen von Arten der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1), strukturiert (siehe Abbildung 14).

Von 19 Wanzen, welche aus staminaten Infloreszenzen von *M. tanarius* gesammelt worden waren, wurde die Anzahl der Pollenkörner getrennt für 8 Körperteile bestimmt. Die Anzahl der Pollenkörner unterschied sich nicht signifikant zwischen den Körperteilen (Kruskal Wallis *H*-Test;  $P = 0,24$ ). Der Pollen auf Wanzen von männlichen *M. heynei* war ebenfalls gleichverteilt ( $N = 4$  Wanzen;  $P = 0,36$ ), sowie bei Thripsen aus männlichen Infloreszenzen von *M. heynei* ( $N = 20$  Thripse;  $P = 0,07$ ).

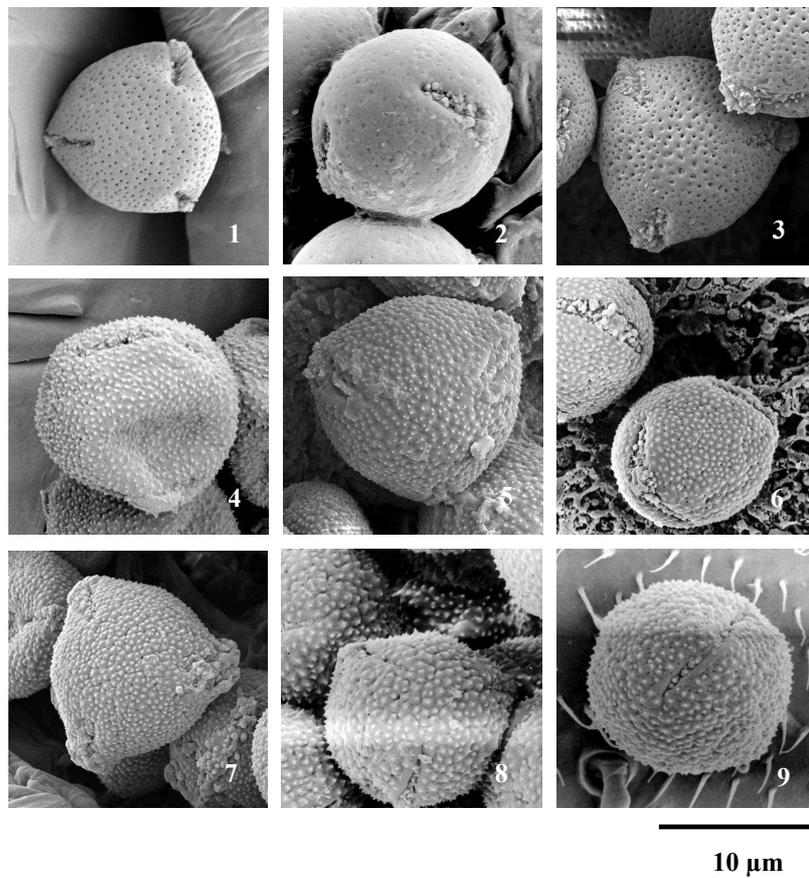


**Abb. 13: REMs von Wanzen**

REM-Ansichten von Wanzen aus pistillaten Infloreszenzen: Links: Kopf und Thorax (ventral) einer Anthocoridae von *M. heynei*; die Pfeile deuten auf Pollenkörner. Rechts: Bereich des Evaporationsfeldes der Stinkdrüse (rechts oben) einer Miridae aus *M. tanarius* mit Pollenkörnern.

### 2.3.4 *Macaranga*-Pollen

Pollenkörner von *Macaranga* sind tricolporat und klein (9.5-13.5  $\mu\text{m}$  im Durchmesser). *M. hosei* hat den kleinsten Pollen, der Durchmesser der Pollenkörner der anderen Arten variiert zwischen 11 und 13.5  $\mu\text{m}$  (siehe Abbildung 14). Pollen nah verwandter Arten kann sich sehr ähneln, sodass kaum Unterschiede mit dieser Methode feststellbar sind. Es lassen sich auf den REM-Bildern nur geringe Unterschiede in der Struktur des Tectums erkennen. Die drei Arten der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1), *M. bancana*, *M. hullettii*, *M. triloba*, haben glatte, unstrukturierte Pollenkörner. Die anderen Arten haben mehr (*M. caladiifolia*, *M. denticulata* [ohne Abbildung], *M. indica*, *M. tanarius*) oder weniger stark (*M. gigantea* [ohne Abbildung], *M. heynei*, *M. hosei*, *M. hypoleuca*) strukturierten Pollen. Das Tectum des Pollens von *M. caladiifolia* könnte weniger stabil sein als das der anderen Arten, da nur bei dieser Art alle Pollenkörner bei der Präparation für das REM kollabierten, der Pollen der anderen Arten blieb hingegen immer unversehrt. Die Pollenstruktur könnte in Anpassung mit verschiedenen Bestäubern evolviert sein, da die unterschiedlich starke Behaarung der Bestäuber sich unterschiedlich gut eignet für die Anhaftung strukturierten Pollens. Die dominierenden Blütenbesucher von *M. indica* waren verschiedene mittelgroße Käfer, welche eine dichte Körperbehaarung haben. Die relativ stachelige Oberfläche des Pollens von *M. indica* könnte dazu beitragen, dass sich der Pollen besser in der Behaarung verfängt. Auch die Wanzen, welche bei *M. tanarius* und *M. heynei* als Blütenbesucher dominieren, haben eine feine Körperbehaarung, auf der sich stacheliger Pollen bevorzugt verfängen könnte (siehe Abbildung 13). Die drei Arten der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1) haben im Gegensatz dazu glatten Pollen, und die bestäubenden *Neoheegeria*-Thripse dieser Arten (siehe Abschnitt 2.3.1.1) sind nur spärlich behaart (siehe Abbildung 12). Glatte Oberflächen fördern das gleichmäßige Benetzen mit Pollenkitt und unterstützen das Anhaften der Pollenkörner.



**Abb. 14: Pollen**

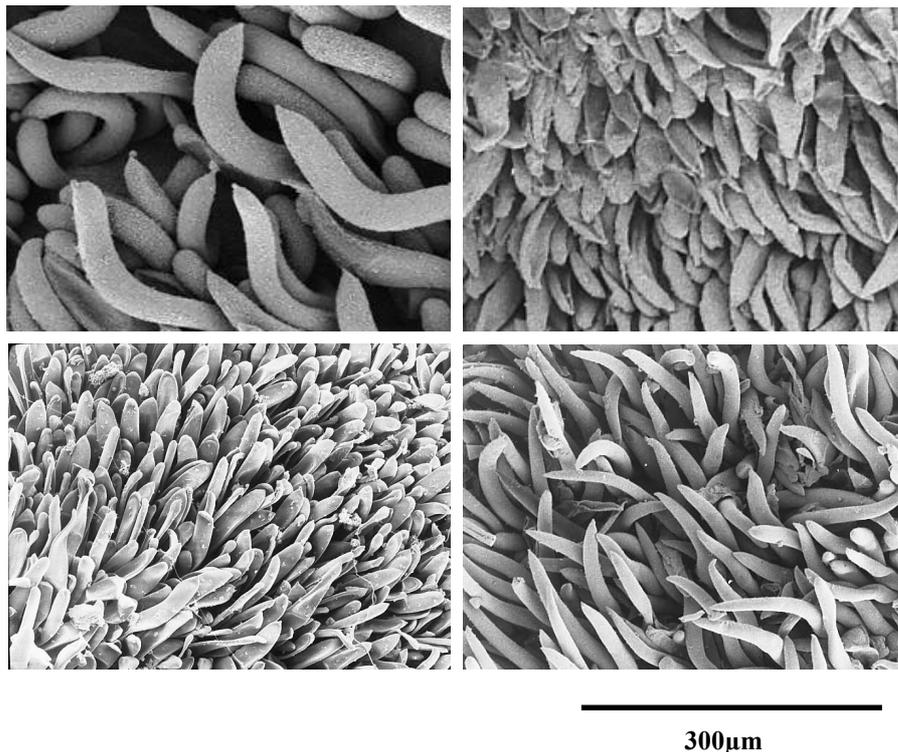
Pollen von 9 *Macaranga*-Arten aus 7 Verwandtschaftsgruppen: (1) *M. hullettii*, (2) *M. bancana*, (3) *M. triloba* (Sektion *Pachystemon*, Gruppe 1); (4) *M. caladiifolia* (Sektion *Pachystemon*, Gruppe 2); (5) *M. hypoleuca* (Sektion *Pachystemon*, Gruppe 3); (6) *M. hosei* (Sektion *Pruinosae*); (7) *M. heynei* (Sektion *Javanicae*); (8) *M. indica* (*denticulata*-Gruppe); (9) *M. tanarius* (*tanarius*-Gruppe).

### 2.3.5 Die Trichomnektarien

Trichomnektarien auf der Innenseite der Blütendeckblättchen kommen bei 66% aller 61 westmalesischen *Macaranga*-Arten vor (Übersicht siehe Abschnitt 2.3.7, Tabelle 4). Dieses Merkmal tritt in allen Verwandtschaftsgruppen auf, außer in Sektion *Pachystemon*, Gruppe 2 (*M. caladiifolia*, *M. kingii*, *M. lamellata*, *M. umbrosa*), *denticulata*-Gruppe (*M. denticulata*, *M. indica*), und Sektion *Pseudo-Rottlera* (*M. anceps*, *M. andamanica*, *M. baccaureifolia*, *M. brevipetiolata*, *M. lowii*, *M. praestans*, *M. rarispina*, *M. strigosissima*). In zwei Sektionen finden sich neben Arten mit, auch Arten ohne Trichomnektarien: Sektion *Pachystemon*, Gruppe 1 (*M. angulata*, *M. calcicola*, *M. petanostyla*), Sektion *Javanicae* (*M. costulata*, *M. endertii*, *M. kinabaluensis*, *M. spathicalyx*).

Die Drüsenhaarfelder aller *Macaranga*-Arten ähneln sich in zwei Merkmalen: (1) die Trichome sind einzellig und (2) sie treten gehäuft an der Basis der adaxialen Oberfläche der Brakteen auf. Es gibt jedoch Größenunterschiede und Unterschiede in der Dichte des Besatzes. Abbildung 15 zeigt REMs von Trichomnektarien von 4 *Macaranga*-Arten, *M. bancana*, *M. hulletii*, *M. hosei* und *M. tanarius*. Die Drüsenhaare von weiblichen *M. hulletii* sind auffällig groß (Länge 250  $\mu\text{m}$ ), und auch bei anderen Arten sah es so aus, als ob weibliche Infloreszenzen generell größere Trichome haben als männliche. Auf der Abbildung ist die genaue Länge der Drüsenhaare nicht zu erkennen, aber Messungen haben gezeigt, dass die Trichome von männlichen *M. bancana* länger sind (200  $\mu\text{m}$ ), als die männlicher *M. hosei* (90  $\mu\text{m}$ ). Die Drüsenhaare von *M. tanarius* sind 150  $\mu\text{m}$  lang, und die Trichomnektarien von *M. tanarius* unterscheiden sich von den anderer Arten vor allem darin, dass die Haare dünner sind und weniger dicht stehen.

Eine weitere Form von Drüsenhaaren, die hier nicht abgebildet ist, kommt in den Sektionen *Javanicae* (*M. heynei*, *M. laciniata*) und *Pruinosae* (*M. gigantea*, *M. pruinosa*, *M. siamensis*) vor. Die Trichome dieser Arten bilden auf der Brakteeninnenseite ein Gewirr von liegenden dünnen Haaren, die weniger aufrecht stehen als in den übrigen Arten. Deshalb kann bei diesen Arten weniger von einem Teppich von Drüsenhaaren gesprochen werden, als von einem Filz.



**Abb. 15: Trichomnektarien**

Trichomnektarien von vier *Macaranga*-Arten. Von links oben nach rechts unten: pistillate *M. hullettii*, staminate *M. bancana*, staminate *M. hosei*, staminate *M. tanarius* (Maßstab 1333 : 1).

### 2.3.6 Blütezeiten in einer *Macaranga*-Gemeinschaft

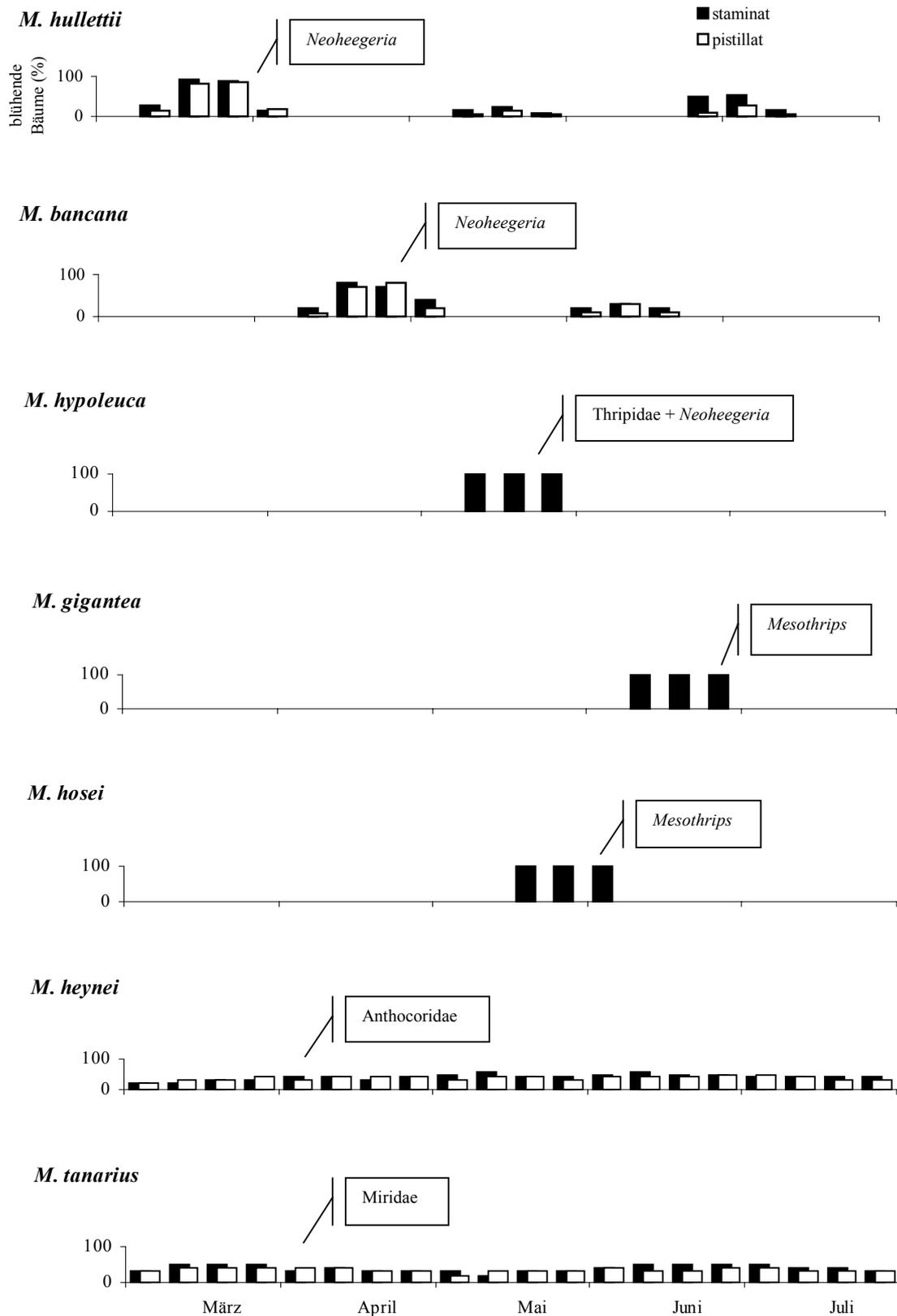
Vergleichend zu den Blütezeiten von *M. hullettii* (siehe Abschnitt 2.3.2.1) wurden zur gleichen Zeit von März bis Juli 1999 im Gombaktal Daten zur Blütezeit von sympatrisch vorkommenden *M. bancana*, *M. gigantea*, *M. heynei*, *M. hosei*, *M. hypoleuca*, und *M. tanarius* erhoben (siehe Abbildung 16). Aufgrund ihres Blühverhaltens können die Arten in 2 Gruppen unterteilt werden: (1) episodisch blühende Arten (*M. bancana*, *M. gigantea*, *M. hullettii*, *M. hosei*, *M. hypoleuca*); und (2) kontinuierlich blühende Arten (*M. heynei*, *M. tanarius*).

Für die episodisch blühenden Arten zeigte sich, dass während des Untersuchungszeitraumes von 5 Monaten 3 Arten aus der Sektion *Pachystemon* (*M. bancana*, *M. hullettii* und *M. hypoleuca*) überwiegend zu unterschiedlichen Zeiten blühten. Die beiden Arten aus der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1), *M. bancana* und *M. hullettii*, blühten nicht gleichzeitig; *M. bancana* blühte genau in den Zeiten, in denen kein Baum von *M. hullettii* Blüten in Anthese hatte. Eine Art aus der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 3), *M. hypoleuca*, blühte in der Zeit, als *M. bancana* keine Blüten hatte, nur wenige Bäume (21%) von *M. hullettii* blühten zur gleichen Zeit wie *M. hypoleuca*. Die Blütezeiten zweier Arten aus der Sektion *Pruinosae*, *M. gigantea* und

*M. hosei*, folgten kurz aufeinander und hatten miteinander keine Überschneidungen. Die Bäume blühten aber gleichzeitig mit Arten aus der Sektion *Pachystemon*. Diese Ergebnisse weisen auf eine zeitliche Isolation zwischen den Arten hin. Artenpaare, welche sich die Bestäuber teilen, blühen zu unterschiedlichen Zeiten. Andererseits haben die Arten, deren Blütezeiten sich überschneiden, unterschiedliche Pollenvektoren (Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1), Sektion *Pruinosae*, *M. heynei*, *M. tanarius*), so dass auch blütenbiologische Kreuzungsbarrieren existieren.

Beobachtungen an anderen Standorten lassen vermuten, dass die Blütezeiten auch dort ähnlichen Rhythmen folgen. Auf Borneo und der Halbinsel Malaysia wurden in verschiedenen Habitaten blühende oder fruchtende *Macaranga*-Arten gefunden, von denen jeweils mehrere Individuen je Population zur gleichen Zeit reproduktiv waren, an anderen Standorten, oder zu anderen Zeiten, blühte jedoch kein Individuum der entsprechenden Art. Dies gibt Hinweise darauf, dass viele *Macaranga*-Arten episodisch blühen (z. B. *M. angulata*, *M. bancana*, *M. beccariana*, *M. curtisii*, *M. depressa*, *M. diepenhorstii*, *M. gigantea*, *M. glandibracteolata*, *M. havilandii*, *M. hosei*, *M. hullettii*, *M. hypoleuca*, *M. indistincta*, *M. motleyana*, *M. pearsonii*, *M. pruinosa*, *M. trachyphylla*, *M. triloba*, *M. velutina*). [Eine vergleichende Übersicht über das Blühverhalten und die Pollenvektoren der einzelnen Arten findet sich im Anschluss in Abschnitt 2.3.6]. Aus der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1) blühten niemals sympatrisch vorkommende Individuen verschiedener Arten zur gleichen Zeit. Aber Individuen von *M. beccariana* aus der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 3) blühten gleichzeitig mit einigen sympatrischen *M. hullettii* (Sektion *Pachystemon*, Gruppe 1) in Brunei, ähnlich wie es bei *M. hullettii* und *M. hypoleuca* in Ulu Gombak beobachtet wurde. Arten aus der Sektion *Pruinosae* blühten gleichzeitig mit Arten aus der Sektion *Pachystemon*. So blühten Bäume von *M. pearsonii* Anfang Juli 2000 zur gleichen Zeit wie sympatrisch vorkommende *M. indistincta* in Poring (Sabah), und *M. hosei* Anfang Juni 2000 gleichzeitig mit sympatrischen *M. beccariana* in Brunei, sowie *M. hosei* bzw. *M. gigantea* zur gleichen Zeit mit *M. hypoleuca*, *M. hullettii* bzw. *M. bancana* in Ulu Gombak.

Nur wenige *Macaranga*-Arten blühen kontinuierlich. Außer für *M. heynei* und *M. tanarius* gibt es Hinweise, dass *M. costulata*, *M. trichocarpa* und *M. winkleri* kontinuierlich blühen, da zu unterschiedlichen Zeiten und an verschiedenen Standorten immer blühende Individuen dieser Arten gefunden wurden.



**Abb. 16: Blühzeiten von *Macaranga* spp.**

Blühzeiten von sieben sympatrischen *Macaranga*-Arten in Ulu Gombak von März bis Juli 1999 (22 pistillate und 26 staminate *M. hullettii*, je zehn pistillate und zehn staminate *M. bancana*, *M. heynei* und *M. tanarius*, und je 1 staminate *M. gigantea*, *M. hosei* und *M. hypoleuca*). Kontrolle der Blühphasen erfolgte wöchentlich. Angegeben ist der Anteil der blühenden Bäume in Prozent. Die Legende über den Diagrammen gibt die jeweiligen Hauptbestäuber an.

### 2.3.7 Ergebnisübersicht blütenbiologischer Untersuchungen

Von den 27 blühend vorgefundenen *Macaranga*-Arten und Unterarten sind 52% *Neoheegeria*-bestäubt, und 15% werden hauptsächlich von *Mesothrips* spec. bestäubt. Bei 11% dominierten Wanzen als Bestäuber, 4% wurden überwiegend von Thripsen der Tribus Terebrantia bestäubt, 4% evtl. von Rüsselkäfern, und bei 15% wurden diverse andere Insektengruppen beobachtet, die eventuell als Bestäuber in Frage kommen.

Tabelle 4 zeigt eine Zusammenfassung blütenbiologischer Ergebnisse. Statistisch besteht kein Zusammenhang zwischen blütenbedeckenden Brakteen und *Neoheegeria*-Bestäubung (Fisher-exact-Test;  $P = 0,07$ ), jedoch ein signifikanter Zusammenhang zwischen bedeckten Blüten und Thripsbestäubung (sowohl *Neoheegeria* als auch *Mesothrips* und Thripidae;  $P < 0,01$ ). Ebenso ist der Zusammenhang zwischen bedeckten Blüten und Bestäubung durch kleine, pflanzensaftsaugende Insekten (Thripse und Wanzen) hoch signifikant ( $P < 0,001$ ). Trichomnektarien auf den Brakteen korrelieren mit *Neoheegeria*-Bestäubung ( $P < 0,05$ ), Thripsbestäubung ( $P < 0,005$ ), und hochsignifikant mit der Bestäubung durch pflanzensaftsaugende Kleinstinsekten (Wanzen und Thripse;  $P < 0,001$ ). Ein signifikanter Zusammenhang besteht zwischen Thripsbestäubung und der Sukkulenz der Brakteen ( $P < 0,001$ ), und zwischen *Neoheegeria*-Bestäubung und unistaminaten Blüten ( $P < 0,005$ ). Nur eine der untersuchten unistaminaten *Macaranga*-Arten hatte andere Bestäuber als *Neoheegeria*, und nur 4 von 15 *Macaranga* spp. mit *Neoheegeria*-Bestäubung hatten mehr als ein Staubblatt pro Blüte.

Wenn man sukkulente, blütenbedeckende Brakteen mit Trichomnektarien und Blüten mit 1-3 Staubblättern als Merkmale für Thripsbestäubung wertet, lassen sich aus den Daten, die anhand von Herbarmaterial erhoben wurden, deduktiv die Thrips-Bestäubungstypen aller *Macaranga*-Arten des Malayischen Archipels grob abschätzen: 59% sind thripsbestäubt. *Neoheegeria*-Bestäubung findet sich hauptsächlich in der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1, 3, 4), *Mesothrips*-Bestäubung in der Sektion *Pruinosae*, und die meisten *Macaranga*-Arten, die nicht von Thripsen oder Wanzen bestäubt werden, zählen zu der Sektion *Pseudo-Rottlera* (8 spp.), Sektion *Javanicae* (4 spp.), *denticulata*-Gruppe (2 spp.) und Sektion *Pachystemon*, Gruppe 2 (4 spp.).

Es besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen Thripsbestäubung und Myrmekophytie ( $P < 0,05$ ). Die meisten Arten der artenreichen Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1) sind myrmekophytisch, und auch die meisten Arten in dieser Gruppe sind *Neoheegeria*-bestäubt. Betrachtet man das Auftreten von Myrmekophytie und Thripsbestäubung auf der Ebene von Verwandtschaftsgruppen, d.h. wertet man jeweils nur das Auftreten von Myrmekophytie und Thripsbestäubung je Gruppe, ist ebenfalls ein Zusammenhang zu erkennen ( $P < 0,05$ ). Dennoch sind 7 aller 29 myrmekophytischen *Macaranga*-Arten nicht thripsbestäubt. Zudem sind 14 von

33 Nichtmyrmekophyten aus allen Sektionen thripsbestäubt. Die hohe Anzahl thripsbestäubter nichtmyrmekophytischer *Macaranga*-Arten deutet darauf hin, dass Thripsbestäubung unabhängig von Ameisen-Interaktionen erfolgreich ist (weitere Diskussion hierzu siehe Kapitel 3).

Es zeigt sich, dass viele *Macaranga*-Arten episodisch blühen, und nur wenige (maximal 15) blühen kontinuierlich. Daten zur Bestäubung und zum Blühverhalten liegen nur von 5 kontinuierlich blühenden *Macaranga*-Arten vor (*M. costulata*, *M. heynei*, *M. tanarius*, *M. trichocarpa*, *M. winkleri*), zu Arten der Sektion *Pseudo-Rottlera* und einigen anderen fehlen Angaben zu Blütezeiten. Zu den 5 kontinuierlich blühenden Arten zählen die 3 Arten, bei denen Wanzenbestäubung gefunden wurde (*M. heynei*, *M. tanarius*, *M. trichocarpa*), *M. winkleri* mit *Neoheegeria* und Thripidae Bestäubung, und *M. costulata* mit anderen Bestäubern. Es besteht ein signifikanter Zusammenhang zwischen Thripsbestäubung und episodischem Blühen ( $P < 0,005$ ). Dieses Ergebnis könnte durch die artenreiche Sektion *Pachystemon* geprägt sein, in der vermutlich alle Arten episodisch blühen und fast alle thripsbestäubt sind. Somit lässt sich hier nicht zwischen phylogenetischem Signal, d.h. episodischem Blühverhalten als gemeinsames, vom Vorfahren vererbtes Merkmal, und Anpassung an Thripsbestäubung unterscheiden. Es besteht aber ebenfalls ein Zusammenhang, wenn man sich das Vorkommen von episodischem Blühen und Thripsbestäubung je Verwandtschaftsgruppe betrachtet ( $P < 0,05$ ), was Periodizität als adaptives Merkmal an Thripsbestäubung wahrscheinlich macht.

Tabelle 4: Zusammenfassung blütenbiologischer Ergebnisse

Abkürzungen: N = *Neoheegeria* spec.; M = *Mesothrips* spec.; D1 = *Dolichothrips longicollis*; Ds = *Dolichothrips* spec.; T = Thripidae; bW = braune Wanzen; sW = schwarze Wanzen; gW = grüne Wanzen, R = Rüsselkäfer; A = Andere als Thripse oder Wanzen (Hymenoptera, Coleoptera).

	<i>Macaranga</i>	Blüten- besucher	Brakteen bedecken Blüten	Brakteen sukkulent	Trichom- nektarien	Blüten- farbe	Stamina/ Blüte	episodisch blühend	
Sektion <i>Pachystemon</i>	<i>aëtheadenia</i>	?	ja	ja	ja	grün	3	ja	
	<i>angulata</i>	R?	nein	nein	nein	grün	1	ja	
	<i>ashtonii</i>	?	ja	ja	ja	grün	3	ja	
	* <i>bancana</i>	N	ja	ja	ja	grün+rot	1	ja	
	<i>calcicola</i>	?	nein	ja	nein	grün	1	ja	
	<i>constricta</i>	?	ja	ja	ja	grün	3	ja	
	* <i>depressa</i>	N	ja	ja	ja	grün	1	ja	
	<i>glanibracteolata</i>	?	ja	ja	ja	grün	3	ja	
	<i>griffithiana</i>	T	ja	ja	ja	grün	3	ja	
	<i>havilandii</i>	?	ja	ja	ja	grün	1	ja	
	* <i>hullettii</i>	N	ja	ja	ja	grün	1	ja	
	* <i>indistincta</i>	N	ja	ja	ja	grün+rot	1	ja	
	* <i>motleyana</i>	N	ja	ja	ja	grün	3	ja	
	* <i>petanostyla</i>	N	nein	ja	nein	grün	1	ja	
	<i>rostrata</i>	?	ja	ja	ja	grün	1	ja	
	* <i>trachyphylla</i>	N	ja	ja	ja	grün+rot	1	ja	
	<i>triloba</i>	N	ja	ja	ja	grün	1	ja	
	<i>velutina</i>	?	ja	ja	ja	grün+rot	1	ja	
	<i>velutiniflora</i>	?	ja	ja	ja	grün	1	ja	
	Gruppe 2	<i>caladiifolia</i>	?	ja	nein	nein	rot	5	ja
		<i>kingii</i>	?	ja	nein	nein	?	5	?
		<i>lamellata</i>	?	ja	nein	nein	rot	5	ja
		<i>umbrosa</i>	?	ja	nein	nein	?	5	ja
	Gruppe 3	* <i>beccariana</i>	N	ja	ja	ja	grün	1	ja
		* <i>hypoleuca</i>	N, T	ja	ja	ja	grün	1	ja
	Gruppe 4	* <i>curtisii</i> subsp. <i>curtisii</i>	N	ja	ja	ja	grün	3	ja
		* subsp. <i>glabra</i>	A	nein	nein	ja	grün	3	ja
		<i>puncticulata</i>	?	ja	ja	ja	grün	3	ja
	<i>sarcocarpa</i>	?	?	?	?	?	?	ja	
Sektion <i>Stachyella</i>	<i>amissa</i>	?	ja	ja	ja	grün	?	ja	
	<i>oconifera</i>	N	ja	ja	ja	grün	1	ja	
	* <i>diepenhorstii</i>	N	ja	ja	ja	grün	2	ja	
	<i>didymocarpa</i>	?	ja	ja	ja	grün	1	ja	
	<i>recurvata</i>	?	ja	ja	ja	grün	2	ja	
Sektion <i>Winklerianae</i>	* <i>winkleri</i>	N, T	ja	ja	ja	grün+rot	3	nein	
Sektion <i>Pruinosae</i>	* <i>gigantea</i>	M, T	ja	ja	ja	grün	3	ja	
	* <i>hosei</i>	M	ja	ja	ja	grün	3	ja	
	* <i>pearsonii</i>	M	ja	ja	ja	grün+rot	3	ja	
	<i>pentaloba</i>	?	?	?	?	?	?	?	
	* <i>pruinosa</i> (Borneo)	M, T	ja	ja	ja	grün	3	ja	
	<i>pruinosa</i> (Malaya)	?	ja	ja	ja	grün	3	ja	
	<i>puberula</i>	?	ja	ja	ja	grün+rot	?	ja	
	<i>rufescens</i>	?	ja	ja	ja	grün	3	?	
<i>siamensis</i>	?	ja	ja	ja	grün	3	?		
Sektion <i>Javanicae</i>	* <i>costulata</i>	A	nein	ja	nein	braun	3	nein	
	<i>endertii</i>	?	nein	ja	nein	?	?	?	
	* <i>heynei</i>	bW, M	ja	ja	ja	braun	3	nein	
	<i>kinabaluensis</i>	?	nein	ja	nein	?	3	?	
	<i>laciniata</i>	?	ja	ja	ja	braun	3	?	
	<i>spathicalyx</i>	?	nein	?	nein	rot+grün	>6	?	
denticulata- Gruppe	* <i>denticulata</i>	A	nein	nein	nein	grün+rot	6	?	
	* <i>indica</i>	A	nein	ja	nein	grün	6	ja?	
tanarius- Gruppe	* <i>tanarius</i>	gW, D1	ja	nein	ja	grün	6	nein	
<i>trichocarpa</i>	* <i>trichocarpa</i>	sW, Ds	ja	nein	ja	grün	6	nein	
Sektion <i>Pseudo-Rottlera</i>	<i>anceps</i>	?	nein	nein	nein	?	>6	?	
	<i>andamanica</i>	?	nein	nein	nein	?	?	?	
	<i>baccaureifolia</i>	?	nein	nein	nein	?	>6	?	
	<i>brevipetiolata</i>	?	nein	nein	nein	?	>6	?	
	<i>lowii</i>	?	nein	nein	nein	?	>6	?	
	<i>praestans</i>	?	nein	nein	nein	?	>6	?	
	<i>rarisipina</i>	?	nein	nein	nein	?	?	?	
	<i>strigosissima</i>	?	nein	nein	nein	?	?	?	

\**Macaranga* spp., deren Blütenbesucher gesammelt wurden.

## 2.4 Diskussion

### 2.4.1 Blütenbesucher

In Übereinstimmung mit blütenbiologischen Untersuchungen von TAYLOR (1982) an drei *Macaranga*-Arten, fand ich als häufigste Blütenbesucher in sowohl männlichen als auch weiblichen *Macaranga*-Arten Thripse. Bei 71% der 27 untersuchten *Macaranga*-Arten und -Unterarten dominierten Thripse. Eine Thripsart der Gattung *Neoheegeria* war der dominierende Blütenbesucher der meisten untersuchten *Macaranga*-Arten (52%). Diese Studie brachte erste, eindeutige Belege von Thripsbestäubung in *Macaranga*. Es wurde deutlich demonstriert, dass *Neoheegeria* als Hauptbestäuber fungiert, durch den Nachweis von Pollentransfer und durch den ausschließlichen Zugang von Thripsen zu Blüten mittels Einnetzungsversuchen.

Einzelbeobachtungen von blütenbesuchenden Insekten bei *M. brevipetiolata* und *M. winkleri* in Sarawak veranlassten MOMOSE et al. (1998) zu der Schlussfolgerung, dass zumindest diese beiden *Macaranga*-Arten von Bienen aus der Gattung *Trigona* (Meliponinae) bestäubt werden. Arten der Gattung *Trigona* sind polylektisch, d.h. es sind generalistische Bienen, welche ein weites Blütenspektrum zum Pollensammeln aufsuchen (ELTZ et al. 2001; NAGAMITSU et al. 1999; ROUBIK 1988). Ich habe *Trigona* bei *Macaranga* spp. ausschließlich beim Pollensammeln an männlichen Bäumen beobachtet, und niemals als Besucher weiblicher Blüten. In dieser Untersuchung wurde die Bestäubung von *M. brevipetiolata* (Sektion *Pseudo-Rottlera*) nicht bearbeitet, und es ist nicht auszuschließen, dass Bienen als Bestäuber bei dieser Art mit offenen Infloreszenzen eine Rolle spielen könnten. Arten der Sektion *Pseudo-Rottlera* sind in floralen Merkmalen der Gattung *Mallotus* sehr ähnlich (SLIK & VAN WELZEN 2001), und für *Mallotus* gibt es Hinweise, dass Meliponinen als Bestäuber fungieren (LOCK & HALL 1982).

Bei *M. winkleri* fand ich jedoch im Gegensatz zu MOMOSE et al. (1998) Thripse als dominierende Blütenbesucher von sowohl staminateen als auch pistillateen Bäumen. Die Blütendeckblättchen, welche auch pistillate Blüten eng umschließen, erlauben Bienen keinen Zugang zum Nektar auf der Innenseite der Brakteen, und Pollen als Belohnung ist in weiblichen Infloreszenzen nicht existent. Selbst zufällig können die Bienen mit den Stigmen nicht in Kontakt kommen, da diese in den Deckblättchen verborgen sind. Aus diesen Gründen kann für diese Art, wie auch für andere *Macaranga*-Arten mit geschlossenen Infloreszenzen, Bienenbestäubung ausgeschlossen werden.

#### 2.4.1.1 Taxonomie blütenbesuchender Thripse

Thripse dominierten als Blütenbesucher in 19 untersuchten *Macaranga*-Arten. Schließt man aufgrund der Infloreszenzmorphologie deduktiv auf mögliche Thripsbestäubung, können mehr als die Hälfte aller westmalesischen *Macaranga*-Arten thripsbestäubt sein. Es stellte sich heraus, dass ein Großteil der untersuchten *Macaranga*-Arten (14 spp.) von einer Thripsart der Gattung *Neoheegeria* (Phlaeothripinae) bestäubt wurde. Die Infloreszenzen von vier weiteren thripsbestäubten *Macaranga*-Arten, welche nicht von *Neoheegeria* bestäubt wurden, waren von einer weiteren tubuliferen Thrips-Art der Gattung *Mesothrips* (Phlaeothripinae) dominiert. Nur bei einer thripsbestäubten Art, *M. griffithiana*, überwogen kleinere terebrante Thripse (Thripinae).

Die Gattungen *Neoheegeria* und *Mesothrips* zählen, zusammen mit der Gattung *Dolichothrips*, welche neben Wanzen in den Infloreszenzen von *M. tanarius* und *M. trichocarpa* vorkamen, zu der artenreichen Tribus Haplothripini in den Phlaeothripinae, mit ungefähr 2000 Arten in 250 Gattungen, welche sich einander sehr ähneln (MOUND & MARULLO 1996). Arten, die zu *Mesothrips* gezählt werden, unterscheiden sich von *Dolichothrips* vor allem darin, dass bei *Mesothrips* ein auffälliger Geschlechtsdimorphismus gepaart mit allometrischen Proportionen bei Weibchen auftritt, der bei *Dolichothrips* fehlt (R. ZUR STRASSEN, L. MOUND; persönliche Mitteilungen). Jedoch ist dieses Merkmal aufgrund des hohen intraspezifischen Polymorphismus sehr variabel, und einzelne von mir gesammelte Individuen von *Mesothrips* spec. mit geringer Allometrie wurden von Spezialisten zunächst für *Dolichothrips* gehalten, große weibliche Tiere aus der gleichen Population jedoch als *Mesothrips* bestimmt. Ungewöhnlich hohe ökologische Plastizität tritt auch bei *Neoheegeria* spec. auf (L. MOUND; persönliche Mitteilung).

Generell tritt bei Thripsen intraspezifische Variabilität bei Konkurrenz um knappe Ressourcen und/oder zwischen den Geschlechtern auf (CRESPI 1993; TERRY 1995). Wegen der hohen intraspezifischen Variabilität, kombiniert mit geringen interspezifischen Unterschieden, sind für die Klärung der Taxonomie und Systematik in Haplothripini umfangreiche Vergleichsserien je Art von verschiedenen Populationen notwendig. Da von den meisten Taxa jedoch nur einzelne Individuen gesammelt worden sind, gilt etwa die Hälfte der Gattungen in den Phlaeothripinae als monotypisch; eine Klassifikation, welche wohl kaum zur Aufhellung der natürlichen Systematik in Phlaeothripinae beiträgt. Es ist sogar möglich, dass Individuen der gleichen Art verschiedenen Gattungen zugeordnet wurden (MOUND & MARULLO 1996; R. ZUR STRASSEN, L. MOUND; persönliche Mitteilungen).

Es ist bisher noch nicht eindeutig geklärt, ob der häufigste Bestäuber in *Macaranga* tatsächlich der Gattung *Neoheegeria* zugeordnet werden kann, oder ob nicht sogar eine neue Gattung

aufgestellt werden sollte, da diese Thripse in einigen Merkmale verhältnismäßig distinkt sind (L. MOUND, persönliche Mitteilung). Die Gattung *Neoheegeria* (14 Arten mit einer Verbreitung in Europa, Afrika und Asien) hat, wie manch anderes Taxon der Phlaeothripinae, keine Merkmale, welche sie eindeutig von nah verwandten Taxa abgrenzen ließe, und ist somit nicht als "gute Gattung" anzusehen. Einige Arten in *Neoheegeria* könnten mit *Dolichothrips*, andere mit *Haplothrips* synonymisiert werden (L. MOUND, persönliche Mitteilung und eigene Daten aus dem Senckenbergmuseum). *Haplothrips* ist eine weltweit verbreitete Gattung mit annähernd 300 bisher beschriebenen Arten (davon nur 21 neuweltliche Arten; PALMER, MOUND & HEAUME 1989). Der wesentliche Unterschied zwischen *Haplothrips* und *Neoheegeria* ist, dass *Haplothrips* zwei Sinneskegel auf dem 3. Fühlerglied besitzt, *Neoheegeria* jedoch drei. Letzteres Merkmal weisen viele anderen Taxa in den Haplothripini (auch *Mesothrips* und *Dolichothrips*) auf. Die Anzahl der Sinneskegel (0-3) auf dem 3. Fühlerglied ist sehr variabel in den Haplothripini und kann auch innerhalb einer Gattung variieren (MOUND & MARULLO 1996). R. ZUR STRASSEN (persönliche Mitteilung) hat sogar Unterschiede in der Anzahl der Sinneskegel zwischen den beiden Fühlern einzelner Individuums feststellen können. Dieses Merkmal besitzt also möglicherweise einen gewissen Grad an genetischer Plastizität, der sich in Anpassung an unterschiedliche olfaktorische Reize mehrfach verändert haben könnte. Solange jedoch hierzu keine neueren Erkenntnisse vorliegen, erscheint es am sinnvollsten, den dominierenden Bestäuber in *Macaranga* der Gattung *Neoheegeria* zuzuordnen (R. ZUR STRASSEN, L. MOUND; persönliche Mitteilung). Die meisten *Haplothrips*-Arten sind Blüenthripse (LEWIS 1973), und das, was von ihrer Biologie bekannt ist, deckt sich mit einigen meiner Beobachtungen in *Neoheegeria* spec. (s.u.). Zur Biologie von Arten der Gattung *Neoheegeria* ist nichts bekannt.

#### 2.4.1.2 Biologie blütenbesuchender haplothripiner Thripse

*Neoheegeria* spec., *Mesothrips* spec. und *Dolichothrips longicollis* ernähren und entwickeln sich, wie andere Blüenthripse auch, in den Blütenständen. Die Puppenstadien werden jedoch von *Neoheegeria* spec. nicht in den Infloreszenzen, sondern wahrscheinlich in der Laubstreu unter dem Wirtsbaum verbracht, wie es von einigen blütenbewohnenden *Haplothrips* bekannt ist (LEWIS 1973). Diese Strategie könnte eine spezialisierte Anpassung an ihren ephemeren Lebensraum sein. Im Gegensatz dazu durchlaufen die anderen beiden Haplothripini, *Mesothrips* spec. und *Dolichothrips longicollis*, ihren kompletten Lebenszyklus in den Infloreszenzen ihrer *Macaranga*-Wirte.

Arten der Gattung *Mesothrips* (45 Arten mit einer Verbreitung in Madagaskar, Indien, Japan, Südostasien, Guam und Australien) wurden bislang vorwiegend als Inquilinen in Blattgallen

gefunden. Aus bisherigen Aufsammlungen war kein Fund von *Mesothrips* von *Macaranga* oder aus Blüten anderer Taxa bekannt (R. ZUR STRASSEN, L. MOUND, persönliche Mitteilung, und Daten zu Wirtspflanzen von 40 Arten aus dem Senckenbergmuseum). Aber eine Art, *Mesothrips malloti*, ist auf Blättern der nächstverwandten Gattung *Mallotus* gefunden worden.

*Dolichothrips* (ca. 20 Arten) hat eine Verbreitung in Zentral-, Südostasien und Australien. Die namensgebende Art der Gattung, *D. macarangai*, wurde, ebenso wie *D. longicollis*, ausschließlich in Infloreszenzen von *M. tanarius* gefunden. *Dolichothrips macarangai* ist bekannt von Aufsammlungen aus Taiwan und Philippinen (Mindanao und Luzon), und *D. longicollis* aus Java und Palawan (Philippinen) (KARNY 1912; REYES 1994). Ich habe *D. longicollis* ebenfalls ausschließlich in *M. tanarius*-Infloreszenzen gefunden, und zwar in einem großen Verbreitungsgebiet über Borneo, Sumatra, Java, Westmalaysia bis Süd-Thailand. Bis auf die Aufsammlung aus Java sind dies neue Nachweise für diese Gebiete. Offenbar sind die beiden Arten *D. macarangai* und *D. longicollis* wirtsspezifisch für *M. tanarius*. Sie vertreten einander in den Regionen, welche im Miozän aufgrund des schwankenden Meeresspiegels jeweils mehr oder weniger zusammenhängende Landmassen darstellten, und entlang der Grenze des Kontinentalschelfs voneinander getrennt waren (MORLEY 2000).

KARNY, WIEN & DOCTERS (1914) haben berichtet, dass *D. longicollis* nicht nur in gesunden Infloreszenzen vorkommen, sondern an diesen Infloreszenzen auch fakultativ gallbildend sein könnten. Ähnliche fakultative Gallbildung geben die Autoren auch für den Blüenthrips *Haplothrips aculeatus* an. Ich habe jedoch niemals Gallen an Infloreszenzen beobachtet. Vergesellschaftet mit *D. longicollis* in solchen "Blütengallen" hat KARNY (1912) den (winzigen) Thripidae *Rhamphothrips tenuirostris* gefunden. *Rhamphothrips* war bislang nur von dieser namensgebenden Art bekannt (L. MOUND, persönliche Mitteilung). Zusammen mit *Mesothrips* spec. habe ich mindestens zwei weitere Arten von *Rhamphothrips* aus *Macaranga*-Infloreszenzen der Sektion *Pruinosae* gesammelt (R. ZUR STRASSEN, persönliche Mitteilung).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass die Gattungen *Dolichothrips*, *Mesothrips*, *Neoheegeria* und *Haplothrips* nicht nur morphologisch sondern auch ökologisch viele Ähnlichkeiten aufweisen, und die Klassifikation dieser Taxa möglicherweise nicht monophyletischen Gruppen entspricht. Detaillierte Untersuchungen zur Systematik und Biologie dieser Taxa und anderer Haplothripini könnten neue Erkenntnisse zur Phylogenie liefern, und damit auch zur Evolution von Blüenthripsen in den Phlaeothripinae.

#### 2.4.1.3 Phylogenetische Interpretationsansätze zur Blütenthrips-Evolution

Was die Evolution von Blütenthripsen innerhalb der Haplothripini betrifft, bieten sich zunächst zwei phylogenetische Interpretationsmöglichkeiten an: (1) entweder ist die Eroberung der Blüten als Lebensraum im Vergleich zu Gallbewohnern eine sekundär entstandene Lebensweise, oder sie stellt (2) eine verhältnismäßig ursprüngliche Nischennutzung dar. Favorisiert wurde von L. MOUND (persönliche Mitteilung) letztere Annahme, d.h. es haben sich aus einer blütenbewohnenden Stammlinie Gallbewohner abgeleitet, da die Bildung und/oder Nutzung von Gallen als eine zunehmende Spezialisierung angesehen wird.

Die Ergebnisse dieser Untersuchung lassen zunächst an dieser Hypothese zweifeln, da spezialisierte *Neoheegeria*-Bestäubung nur in abgeleiteten *Macaranga*-Arten vorkommt, die gallbewohnende Gattung *Mesothrips* aber in den basaler positionierten Sektionen *Javanicae* und *Pruinosae* (siehe Abbildung 17). Daraus ergeben sich folgende Möglichkeiten: Es könnten sowohl *Neoheegeria* als auch *Mesothrips* gallbewohnende Vorfahren haben, aber in *Neoheegeria* ging der Entwicklungstrend zu spezialisierten Blütenthripsen, während sich in *Mesothrips* eine Evolutionslinie von Gallbewohnern abgespalten hat. Aus Sicht der *Macaranga*-Phylogenie könnten sich aber auch beide Linien, die *Neoheegeria*-bestäubten Arten und die *Mesothrips*-Wirte, von einer Stammlinie abgespalten haben, deren Blüten wie in *M. tanarius* spezifisch von *Dolichothrips* besiedelt wurden. Letztere sind möglicherweise fakultativ gallbildend. In diesem Fall ist denkbar, dass sowohl *Neoheegeria* als auch *Mesothrips* sich von Blütenthripsen ableiten lassen. Falls alle Thrips-Taxa in *Macaranga* eng verwandt sind (und vieles spricht dafür, s.o.), so findet man sowohl die Entwicklung von Blütenbewohnern zu gallbewohnenden Taxa, als auch umgekehrt die Entwicklung von (fakultativ) gallbewohnenden Taxa zu Blütenthripsen. Somit wäre auch das Merkmal der Ressourcennutzung in den Haplothripini von großer Plastizität. Solange jedoch die Phylogenie der Haplothripini unbekannt ist, lassen sich hierüber keine begründeten Aussagen machen.

#### 2.4.1.4 Terebrante Thripse in *Macaranga*-Infloreszenzen

Neben den genannten tubuliferen Thripsen fand ich Arten der Unterordnung Terebrantia als Blütenbesucher in *Macaranga*. Sie gehören zu den Gattungen *Thrips*, *Scircothrips*, *Rhamphothrips* und *Aeolothrips* (Thripidae). *Scircothrips* kam bevorzugt bei *M. hypoleuca* und *M. beccariana* (Sektion *Pachystemon*, Gruppe 3) vor. Auch die Arten dieser Gattung sind nicht näher bestimmbar, obwohl die Unterordnung Terebrantia im allgemeinen besser bearbeitet ist als die Tubulifera. Bei den *Scircothrips* handelt es sich wahrscheinlich um mindestens drei neue Arten (R. ZUR STRASSEN, persönliche Mitteilung). Mindestens vier Arten der Gattung *Thrips* bildeten einen kleinen Anteil (~5%) der Blütenbesucher in allen thripsbestäubten *Macaranga*-Arten. Die meisten dieser Arten gehören zur *hawaiiensis*-Gruppe; dies sind generalistische Blütenthripse, die in Blüten diverser Angiospermen vorkommen (LEWIS 1973). Arten der Gattung *Thrips* bildeten einen großen Anteil der Blütenbesucher in zwei *Macaranga*-Arten, *M. griffithiana* und *M. winkleri*. *Aeolothrips* habe ich nur vereinzelt in Infloreszenzen mit hoher *Neoheegeria*-Abundanz beobachtet. Diese Thripse sind als obligate Prädatoren bekannt, die sich bevorzugt von anderen Thripsen ernähren (LEWIS 1973).

#### 2.4.1.5 Wanzen

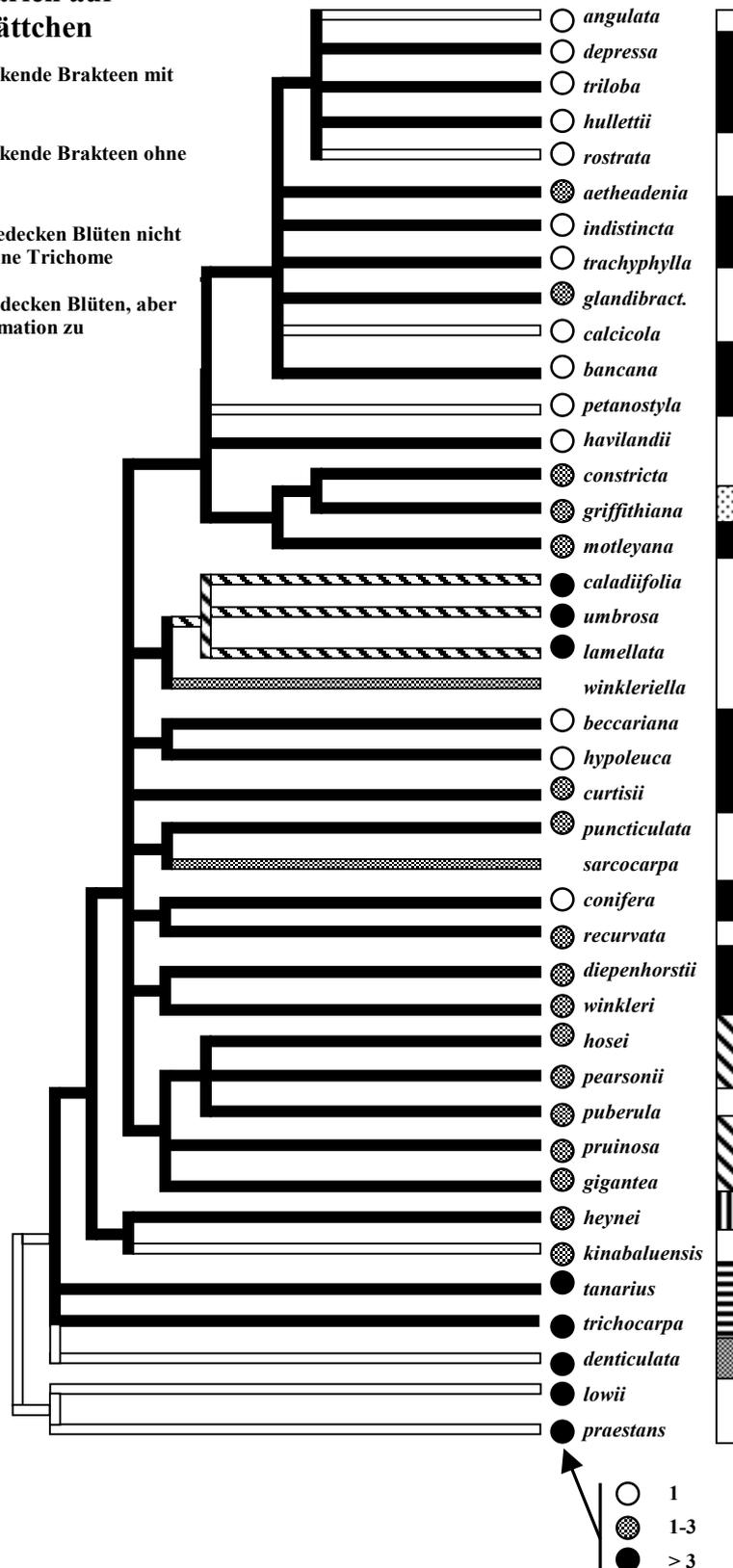
Bei drei *Macaranga*-Arten, *M. heynei*, *M. tanarius* und *M. trichocarpa*, dominierten Wanzen als Blütenbesucher. Bei jeder dieser *Macaranga*-Arten machte eine andere Wanzenart den Hauptteil der blütenbesuchenden Insekten aus. Es handelte sich bei den Wanzen um typische Blütenwanzen aus den Familien Anthocoridae und Miridae. Pollentransfer durch Wanzen konnte für Blütenwanzen in *M. tanarius* und *M. heynei* nachwiesen werden. Es handelt sich also um effektive Pollenvermittler. Bei allen *Macaranga*-Arten kamen vereinzelt Wanzen der Familien Anthocoridae und Reduviidae vor. Hierbei handelte es sich wahrscheinlich um Prädatoren, die sich von den Thripsen ernährt haben. Im Gegensatz dazu ernährten sich die phytophagen Wanzen, wie die Thripse auch, von dem Nektar, der von den Trichomnektarien sezerniert wird.

**Trichomnektarien auf Blütendeckblättchen**

-  blütenbedeckende Brakteen mit Trichomen
-  blütenbedeckende Brakteen ohne Trichome
-  Brakteen bedecken Blüten nicht und/oder ohne Trichome
-  Brakteen bedecken Blüten, aber keine Information zu Trichomen

**Bestäuber**

-  *Neoheegeria*
-  *Mesothrips*
-  Thripidae
-  Heteroptera + *Dolichothrips*
-  Heteroptera + *Mesothrips*
-  andere als Heteroptera oder Thysanoptera
-  keine Aufsammlungen von Blütenbesuchern



**Abb. 17: Phylogramm von *Macaranga***

Interpretation der phylogenetischen Zusammenhänge zwischen 40 westmalesischen *Macaranga*-Arten aufgrund von Sequenzanalysen ribosomaler DNAs (ITS) nach BLATTNER et al. (2001). Schwarze Äste stellen das Vorkommen von Drüsenhaarfeldern auf Blütenhüllblättern dar. Balken hinter den Artennamen geben die jeweiligen Bestäubungstypen an, bei Arten mit leeren Balken stehen keine Daten von Blütenbesuchern zur Verfügung.

### 2.4.2 Thripse als effektive Pollenvektoren

Im allgemeinen gelten Thripse als ineffiziente Bestäuber, weil ihnen eine geringe Flugleistung zugeschrieben wird und nur wenig über ihre Mobilität von Pflanze zu Pflanze bekannt ist (LEWIS 1973). Obwohl ich Thripse nicht direkt beim Fliegen von Baum zu Baum verfolgen konnte, habe ich jedoch gute indirekte Hinweise, dass *Neoheegeria*-Thripse über eine Distanz von mindestens 25 m zwischen Bäumen wechseln können, da ich Thripse mit intraspezifischem Pollen von einer isoliert stehenden pistillaten *M. hullettii* nachweisen konnte. Zudem belegen die Einnetzungsversuche an *M. hullettii*, dass *Neoheegeria* tatsächlich als Bestäuber fungiert. Wurden alle Insekten, einschließlich der Thripse, mit Hilfe von feinmaschigem Netz von den Infloreszenzen ausgeschlossen, kam es nicht zur Samenbildung, weder durch Windbestäubung noch durch Apomixie. Demzufolge sind für die Fortpflanzung der diözischen *M. hullettii*-Bäume biotische Pollenvektoren zwingend notwendig. Der Samenansatz der Infloreszenzen, welche nur von kleinsten Insekten wie Thripsen erreicht werden konnte (grobmaschiges Netz), erreichte fast 80% der natürlich bestäubten Kontrollgruppe. Damit konnte gezeigt werden, dass der dominierende Blütenbesucher *Neoheegeria* nicht nur effektiver Pollenvektor ist, sondern dass er sogar als Hauptbestäuber von *M. hullettii* angesehen werden muss.

Obwohl Thripse schlechte Flieger sind, erlauben ihnen ihre gefransten Flügel für lange Zeit in der Luft zu bleiben, um mit dem Wind über weite Strecken verdriftet zu werden (LEWIS 1997b). Beim Verlassen der *Macaranga*-Bäume flogen die Thripse aufwärts dem Licht entgegen, womit sie sich die Möglichkeit schafften, von einer Luftströmung erfasst zu werden, und damit einen zusätzlichen Antrieb für eine Verdriftung über weite Distanzen zu bekommen (LEWIS 1997b). Es wird allgemein vermutet, dass diese winzigen Insekten, wenn sie erst vom Wind erfasst worden sind, ihr Reiseziel nicht selbst bestimmen können. Meine Beobachtungen lassen dagegen vermuten, dass wenigstens für *Neoheegeria* diese Annahme nur beschränkt gilt, da Thripse, zumindest in der Nähe ihres Wirtes, sogar zwischen einzelnen Infloreszenzen auswählen können.

Obwohl die Fähigkeit zu aktiver Orientierung von *Neoheegeria* nicht exakt bestimmt werden konnte, ist dennoch zu erwarten, dass eine Reihe von Faktoren zu einem beträchtlichen Pollenverlust führen können: z.B. der Abstand benachbarter *Macaranga*-Bäumen, die Windgeschwindigkeit, und die Vegetationsdichte. Die Pollenmenge pro Blüte bei *M. hullettii* ist relativ gering (Mittelwert = 2209), jedoch auf Populationsebene führt die höhere Blütenanzahl bei männlichen Bäumen zu einem P/O (Pollen/Ovula Verhältnis) von ~220000. Dieses hohe P/O Verhältnis könnte einen Pollenverlust durch vagabundierende Thripse kompensieren. Eine hohe Pollenproduktion ist oft mit einem geringeren Kostenaufwand für das einzelne Pollenkorn verbunden (LEINS 2000). Dies trifft für die Pollenkörner von *Macaranga* zu, die mit 10-13 µm

zu den kleinsten innerhalb der Angiospermen gehören. Die Größe von Pollenkörnern variiert zwischen 5 µm (einige *Myosotis*-Arten) bis 200 µm (z.B. Cucurbitaceae) (ERDTMAN 1992).

Die Bestäubungseinheiten sind in *Macaranga* nicht einzelne staminate Blüten, sondern kompakte Ansammlungen von mehreren Blüten, jeweils von einem Deckblättchen umgeben. Innerhalb jeder Blütenansammlung öffnen die einzelnen Blüten nacheinander, was zu einer Limitierung der Pollenmenge je Blütenbesuch führt. Diese Konzentration zu mehrblütigen Bestäubungseinheiten, kombiniert mit einer Aufteilung des Pollens in kleine Portionen, reduziert einen möglichen Pollenverlust. Die Kleinheit der Pollenportionierung passt auch zu dem Umstand, dass die *Macaranga*-Bestäuber (Thripse und Wanzen) in der Brakteentasche an mehreren beliebigen Stellen ihres Körpers mit Pollenkörnern in Berührung kommen. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass in Blütenständen, die dem Bestäuber eine große Bewegungsfreiheit gestatten, eine stärkere Aufteilung des Pollens in kleine Portionen den Pollenverlust minimiert (LEINS 2000). Vermutlich stellt sich eine Balance ein zwischen der Größe der Pollenportionen, der Zahl der Anhaftungsstellen am Bestäuber und dem Grad der Wahrscheinlichkeit, mit dem der Bestäuber in den richtigen Kontakt mit der Narbe gelangt. Bei größerer Bewegungsfreiheit des Bestäubers ist auch der Narbenkontakt von einer höheren Zufälligkeit begleitet. Die Trefferquote wird dann natürlich mit steigender Zahl der Pollen-Anhaftungsstellen erhöht (LEINS 2000). Mit der Konzentration vieler Blüten pro Partialfloreszenz und der damit verbundenen Verteilung in kleine Pollenportionen im Aktionsfeld des Blütenbesuchers reduziert sich oft auch die Zahl der Samenanlagen pro Blüte (LEINS 2000). Dies trifft auch für *Macaranga* zu: in einer pistillaten Blüte gibt es maximal 6, meistens jedoch nur 2-4 Samenanlagen.

#### **2.4.3 *Macaranga* als Brutstätte für ihre Bestäuber**

Die Thripse nutzen sowohl staminate als auch pistillate Blütenstände von *Macaranga* als Eiablageplatz. Das gleiche gilt für Wanzen, welche in *M. heynei*, *M. tanarius* und *M. trichocarpa* dominieren (und in Infloreszenzen anderer *Macaranga*-Arten der Sektion *Pruinosae* häufig vorkommen). Phytophage Thripse und Wanzen, die sich ausschließlich in Blüten entwickeln, sogenannte Blüenthripse und -wanzen, sind von vielen Pflanzentaxa bekannt, wo sie sich von Pollen, Nektar und/oder Pflanzengewebe ernähren (KIRK 1997a). Von einigen dieser Blüenthripse wurde angenommen, dass sie zumindest eine kleine Rolle als akzessorische Bestäuber in mehreren Angiospermen-Taxa spielen (ANNAND 1926; APPANAH & CHAN 1981; GOTTSBERGER 1999; HAGERUP 1950; KIRK 1997a; LOU & LI 1999; MOMOSE, NAGAMITSU & INOUE 1998; MOUND & TERRY 2001; NORTON 1984; PELLMYR et al. 1990; RUST 1980; SAKAI 2001; SAKAI et al. 1999; SAXENA et al. 1996; SYED 1979; TERRY 2001;

THIEN 1980; WEBBER & GOTTSBERGER 1995; WILLIAMS, ADAM & MOUND 2001). Wanzen als Bestäuber sind bislang nicht bekannt.

Die Daten zur Entwicklung des dominierenden Bestäubers in *Macaranga*, *Neoheegeria* spec., zeigen Parallelen zur Biologie anderer Blüthen-thripse. Wenn sich adulte weibliche *Neoheegeria* in *Macaranga*-Infloreszenzen niederlassen, fressen sie, paaren sich und legen ihre Eier im Inneren der Brakteentaschen ab. Nach dem Schlüpfen fressen die Larven am Eiablageplatz, bis das 2. Larvenstadium abgeschlossen ist. Anschließend verpuppen sie sich wahrscheinlich in der Laubstreu unter dem Wirtsbaum, wie es auch für nahe verwandte Blüthen-thripse dokumentiert wurde (LEWIS 1973 und Abschnitt 2.4.1). Die Adulten kehren möglicherweise zum Wirtsbaum zurück und beginnen den Zyklus von Neuem. Ähnlich verläuft die Entwicklung von *Mesothrips* und *Dolichothrips*, nur dass sie ihren Lebenszyklus vollständig in den Infloreszenzen durchlaufen. Letzteres gilt auch für die bestäubenden Wanzen, bei denen aufgrund ihrer hemimetabolen Entwicklung das Ruhestadium wegfällt. Die Larven fressen deshalb bis zur letzten Häutung zum Adulten in den Infloreszenzen.

Obwohl männliche und weibliche Bäume hochgradig synchron blühen, ist der Anthese männlicher *M. hullettii* eine Phase mit offenen Knospen vorangestellt, welche 11-16 Tage andauert. Dieses offene Knospenstadium erlaubt den Thripsen Zugang zu den Brakteentaschen in männlichen Blütenständen bereits vor dem Einsetzen der Anthese. Aufgrund der relativ kurzen Entwicklungsdauer von *Neoheegeria* (~17 Tage), können die Thripse auf männlichen Bäumen bis zum Einsetzen der Anthese beider Geschlechter eine Generation durchlaufen. In weiblichen Blütenständen haben die Thripse jedoch nur während der Anthese die Möglichkeit, sich zu entwickeln, ein Zeitraum von ~16 Tagen von der ersten Öffnung der äußeren Deckblättchen bis zu dem Zeitpunkt, wenn die Blütendeckblättchen abfallen. Es erscheint plausibel, dass das Stadium der "offenen Knospen" der männlichen Bäume eine schnelle Vermehrung der Thripspopulation fördert und damit eine sofortige Reaktion auf den massiven Anstieg von Nistraum zu Beginn der Blühperiode erlaubt.

Der Anstieg der Populationsdichte von Thripsen auf männlichen Bäumen unterstützt die Ausbreitung pollenbeladener Thripse, was gleichbedeutend ist mit einer Zunahme potentieller Pollenvektoren. Zudem zeigten *Neoheegeria*-Thripse in den Brakteentaschen Territorialverhalten, ein Verhalten, das auch von anderen Thripsen bekannt ist (APPANAH & CHAN 1981; TERRY 1997). Dieses Verhalten könnte eine erhöhte Besuchsfrequenz von Thripsen in den Bäumen fördern. Ein weiterer die Effizienz der Bestäubung steigender Faktor stellt vermutlich das Verhältnis von verfügbarem Nistraum in männlichen und weiblichen Bäumen dar. Generell ist die durchschnittliche Anzahl von Brakteentaschen bei männlichen Bäumen ungefähr neunmal höher als bei weiblichen Bäumen. Dieses Ungleichgewicht an verfügbarem Nistraum zwischen den Geschlechtern zugunsten männlicher Wirtsbäume ist zudem dadurch verstärkt,

dass männliche Bäume häufiger blühen als weibliche Bäume. Beide Faktoren, die höhere Anzahl von Nistraum in männlichen Individuen und die höhere Blühfrequenz männlicher Bäume, unterstützt die Massenproduktion potentieller Pollenvektoren.

#### 2.4.4 Wirtsspezifität

Das Angebot von Nistraum für Bestäuber ist oft mit spezialisierten Bestäubern assoziiert (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). Einige Bestäubungssysteme, in denen sich die Bestäuber in den Blüten entwickeln, weisen hochspezialisierte coevolutive Merkmale auf, wie das Feigen-Feigenwespen-System, das *Yucca/Yucca*-Nachtfalter-System, und das *Senita/Senita*-Nachtfalter-System (ADDICOTT, BRONSTEIN & KJELLBERG 1990; FLEMING & HOLLAND 1998), oder die Bestäubung von *Eupomatia* (Eupomatiaceae) durch Rüsselkäfer (ARMSTRONG & IRVINE 1990) und *Siparuna* (Monimiaceae) durch Gallmücken (FEIL 1992). Dagegen sind in den meisten bisher beschriebenen Fällen von Thripsbestäubung die Thripse Generalisten, denn sie wurden noch bei anderen Wirtspflanzen gefunden (APPANAH & CHAN 1981; MOMOSE, NAGAMITSU & INOUE 1998; LUO & LI 1999; WILLIAMS, ADAM & MOUND 2001). In einem Fall, bei dem der Nachweis für Thripsbestäubung gut gestützt ist, fanden MOUND & TERRY (2001) wirtsspezifische Thripse als einzige Bestäuber für die Cycadee *Macrozamia macdonellii* (Zamiaceae).

Viele phytophage Thripse sind wirtsspezifisch, sie entwickeln sich ausschließlich auf Wirtspflanzen einer Art, Gattung oder Familie (KIRK 1997a). Ein Vergleich mit anderen Insektenordnungen zeigte, dass ein ähnlicher Grad an Mono- oder Oligophagie in phytophagen Insekten weit verbreitet ist (CHAPMAN 1982). Thripse haben sogar ein verhältnismäßig breiteres Wirtsspektrum, also einen geringeren Spezifitätsgrad, als phytophage Hemiptera in Großbritannien (CHAPMAN 1982). Vergleicht man die Spezifität der Thysanoptera mit dem mittleren Spezifitätsgrad von ~7000 untersuchten phytophagen Insektenarten verschiedener Ordnungen, so liegen die Thysanoptera beim Durchschnitt (75% aller phytophager Insekten sind spezifisch für eine Pflanzenfamilie, CHAPMAN 1982).

*Dolichothrips macarangai* und *D. longicollis* kommen artspezifisch nur in Infloreszenzen von *M. tanarius* vor. Für die beiden häufigsten bestäubenden Thripsarten in *Macaranga*, *Neoheegeria* spec. und *Mesothrips* spec., lässt sich bisher nicht eindeutig klären, ob diese Thripse wirtsspezifisch für *Macaranga* sind. Es spricht jedoch vieles dafür, dass ihre Larvalentwicklung auf *Macaranga*-Infloreszenzen beschränkt ist. Die beiden Arten sind ausschließlich in Infloreszenzen von mehreren *Macaranga*-Arten (20 spp.) gefunden worden, und keine weiteren Funde dieser Arten sind aus den Sammlungen des Senckenberg Museums und des Natural History Museum London bekannt (R. ZUR STRASSEN, L. MOUND; persönliche Mitteilung). Auch bei intensivem Suchen im Untersuchungsgebiet in der Vegetation und in

Blüten verschiedener Pflanzen fand ich Thripse diverser Taxa, aber niemals die tubuliferen Arten, die in *Macaranga* vorkamen.

Im Allgemeinen könnte aus der Seltenheit von Aufsammlungen in etwa darauf geschlossen werden, ob es sich um stark spezialisierte Insekten handelt. Jedoch ist der gesamte südostasiatische Raum so schlecht besammelt, dass die meisten Thripsarten aus dieser Region nur von Einzelaufsammlungen bekannt sind, und die Zahl der unbekannt Thripsarten sehr hoch sein dürfte. Für letztere Annahme spricht auch, dass von den drei tubuliferen Thripsarten, die ich von *Macaranga* gesammelt habe, nur eine einzige Art wissenschaftlich beschrieben ist. Zudem ist diese Art nur aus drei Aufsammlungen bekannt. Der Anteil unbeschriebener Arten in meinen Aufsammlungen ist noch höher, wenn die terebranten Thripse ebenfalls berücksichtigt werden (ca. 11 Arten, von denen 9 wahrscheinlich neu sind; R. ZUR STRASSEN, persönliche Mitteilung). *Macaranga* hat für die bestäubenden Thripse offenbar eine hohe Attraktivität, und die Tatsache, dass bei den meisten Aufsammlungen eine Thripsart dominiert, spricht für einen hohen Grad an Spezifität. Es bleibt jedoch rätselhaft, wo sich die Thripse außerhalb der Blühzeiten ihrer *Macaranga*-Wirte aufhalten. Da die Blühzeiten verschiedener sympatrisch vorkommender *Macaranga*-Arten, welche von den gleichen Thripsen bestäubt werden, episodisch und hintereinander gestaffelt ablaufen, könnten die Thripse in Habitaten mit mehreren sympatrisch vorkommenden *Macaranga*-Arten von einer Wirtsart zur anderen wechseln. Es bleiben aber immer noch lange Phasen von mehreren Monaten, in der keine blühenden *Macaranga*-Wirte zur Verfügung stehen, und es kommt daher die Frage auf:

#### 2.4.4.1 Wo sind die Thripse, wenn ihr Wirt nicht blüht?

Sobald *Macaranga* ihre Blüten verliert, kommen zumindest in myrmekophytischen Arten auch die vegetativen Teile der Bäume als Aufenthaltsort für die Thripse nicht mehr in Frage, da diese Pflanzenteile von den Partnerameisen besetzt sind, die ihren Wirtsbaum gegen Eindringlinge verteidigen (FIALA 1996). Auch ein Wechsel zu kontinuierlich blühenden *Macaranga*-Arten findet offensichtlich nicht statt, da die Blütenbesucher kontinuierlich blühender Arten andere sind als die episodisch blühender Arten, mit Ausnahme von *M. winkleri*. Letztere Art blüht kontinuierlich, und die Blüten werden auch von *Neoheegeria* spec. besucht. *Macaranga winkleri* kommt dennoch nicht generell als Aufenthaltsort für die Thripse in den Phasen zwischen den Blühperioden der anderen *Macaranga*-Arten in Frage, da sie nur vereinzelt im Osten Borneos vorkommt, viele *Neoheegeria*-bestäubte Arten aber auch in anderen Regionen vorkommen.

Generell entwickeln sich viele Blüthripse unterschiedlicher Taxa in den Blüten und überdauern dann als Puppe im Boden die Zeit bis zur nächsten Blühsaison (LEWIS 1973). Diese Strategie ist besonders verbreitet in Habitaten mit saisonalem Klima. Das Klima in Westmalesia

ist vor allem durch die Niederschlagsmenge geprägt, und die episodisch blühenden *Macaranga*-Arten blühen bevorzugt nach einem kurzen Niederschlagsminimum (und damit Temperaturmaximum) am Ende einer Regenperiode (MITCHELL 1994; TAYLOR 1982; und eigene Beobachtungen). Der gleiche klimatische Auslöser könnte Thripse dazu veranlassen, ihre Ruhephase zu beenden und zu ihrem Wirt zurückzukehren, sobald dieser Blüten entwickelt. Gegen diese Hypothese spricht jedoch, dass nur eine Thripsart die Blüten mehrerer *Macaranga*-Arten aufsucht, und in verschiedenen Habitaten ein unterschiedliches Wirtsspektrum vorkommt. Es können sich 1-5 sympatrische *Macaranga*-Art die gleiche Thripsart als Bestäuber teilen. Wenn man die hintereinander gestaffelten Blütezeiten dieser *Macaranga*-Arten aufsummieren würde, gäbe es zwischen den Habitaten große Unterschiede in der Dauer der Verfügbarkeit von Nistraum für die Thripse, je nachdem, wie viele *Macaranga*-Arten vorkommen. Wenn die bestäubenden Thripse während der gestaffelten Blütezeiten von einer *Macaranga*-Art zur nächstblühenden wechseln, woher weiß die Thripsgeneration, die sich in Blüten der zuletzt blühenden *Macaranga* entwickelt, dass sie die Generation ist, die eine verlängerte Puppenruhe einlegen muss?

Eine plausible Erklärung für das plötzliche Erscheinen der Thripse an ihren Wirtsbäumen könnte sein, dass die Thripse nicht als Puppen sondern als Adulte irgendwo anders die Zeit außerhalb der Blütezeiten verbringen, eine Strategie, die z.B. in einigen *Haplothrips* gefunden wurde (LEWIS 1973; MOUND & ZAPATER im Druck). Mit Einsetzen der nächsten Blüteperiode kehren sie dann zur Eiablage zu *Macaranga* zurück, vielleicht angelockt durch den Blütenduft. Für diese Hypothese sprechen einige meiner Beobachtungen: (1) *Neoheegeria* spec. kommt zu allen Zeiten und an allen Standorten in episodisch blühenden *Macaranga* spp. zusammen mit Larven und/oder Eiern vor. Sogar in Infloreszenzen einer asynchron blühenden *M. hullettii* fand ich *Neoheegeria* spec. in besonders hoher Abundanz. Dieser Baum entwickelte offensichtlich, unabhängig von klimatischen Auslösern, eine Notblüte, und starb kurz darauf ab. Die Thripse könnten irgendwo in der Vegetation "gewartet" haben, bis einer ihrer Wirtsbäume blüht, um diesen dann sofort zu besiedeln. (2) Der eben beschriebene asynchron blühende Baum, und auch Bäume von *M. hullettii*, welche als erste in der Blühsaison Blüten ausbilden, werden bevorzugt von weiblichen *Neoheegeria* besiedelt. Erst in den darauffolgenden Generationen sind männliche *Neoheegeria* genauso häufig wie weibliche. Häufig leben weibliche Thripse länger als männliche, und von einigen Arten ist bekannt, dass nur die weiblichen adulten Tiere (nicht Puppen oder Eier wie bei vielen anderen Arten) die Diapause überdauern (KIRK 1997b; LEWIS 1973). So überwintern z. B. Weibchen von *Limothrips cerealium* unter Baumrinde in Nordeuropa, oder die Adulten von *Haplothrips* spp. verbringen den Winter in der niederen Vegetation, oder den vegetativen Knospen ihrer Wirtspflanze und können dabei 9-10 Monate überdauern (KIRK 1997b).

Bei Thripsen sind die Weibchen diploid und die Männchen haploid, und entsprechend entwickeln sich aus unbefruchteten Eiern Männchen. Aber auch parthenogenetische Vermehrung ist bei Thripsen häufig (LEWIS 1973). Für die *Macaranga*-bestäubenden Thripse gibt es keine Daten über ihre Fortpflanzungsstrategien. Es könnte aber sein, dass adulte weibliche Thripse den Zeitraum zwischen den Blühphasen irgendwo (z.B. unter Baumrinde, Laubstreu, oder evtl. in Blattgallen) überdauern und, sobald einer ihrer Wirtsbäume blüht, in den Blütenständen erscheinen und Eier ablegen. Mindestens ein Teil dieser Eier müsste unbefruchtet sein, da sich in der nächsten Generation männliche Thripse entwickeln. Einige Generationen mit zweigeschlechtlicher Vermehrung folgen aufeinander (dafür spricht, dass ich inmitten der Blühsaison außer Weibchen häufig Männchen und sich paarende Thripse beobachten konnte), bis kein Wirtsbaum mehr blüht. Die letzte Generation verbringt ihre Diapause als Adulte irgendwo in der Vegetation oder Laubstreu, wobei die Weibchen eine höhere Lebenserwartung haben. Mit Beginn der nächsten Blühsaison beginnt der Zyklus von neuem.

#### 2.4.5 Belohnung und Lockmittel für Bestäuber

**Optische und olfaktorische Signale**—Es gibt keine generellen Merkmale, welche die Wirtswahl bei Thripsen beeinflussen. Es ist bekannt, dass einige Arten eher olfaktorische als optische Signale zur Wirtsfindung nutzen (KIRK 1985; TERRY 1997). Auch für *Neoheegeria* ist der vanilleartige Blütenduft bei *Macaranga* vermutlich ein vorrangiges Lockmittel, während visuelle Merkmale höchstens eine untergeordnete Rolle spielen. Infloreszenzen der von *Mesothrips* bestäubten *Macaranga*-Arten rochen dagegen nicht auffällig blumig, sondern nach "frisch gemähtem Gras". Die Blütenstände der wanzenbestäubten *M. tanarius* weisen wiederum einen anderen, eher harzigen Geruch auf. In vergleichenden gaschromatographischen Analysen von Blütendüften bei Annonaceen stellten JÜRGENS, WEBBER & GOTTSBERGER (2000) fest, dass die Zusammensetzung der Komponenten thripsbestäubter Blüten sich von denen käferbestäubter Blüten unterscheiden. Möglicherweise wirken die verschiedenen Duftnoten in *Macaranga* spezifisch auf ihre Bestäuber, und es bliebe zu testen, ob bestimmte Komponenten spezifische Lockmittel für die entsprechenden Bestäubergruppen darstellen.

**Belohnung**—Abgesehen von einem geschützten Nistraum für die Entwicklung ihrer Bestäuber, bieten thrips- und wanzenbestäubte *Macaranga*-Arten ihren Bestäubern Nektar für die Ernährung der Larven und Adulten. Dies ist meines Wissens nach der erste Nachweis von Nektarbelohnung für bestäubende Thripse. In den aus der Literatur bekannten Fällen wird nur Pollen und/oder florales Gewebe als Belohnung genannt (APPANAH & CHAN 1981; LUO & LI

1999; MOMOSE, NAGAMITSU & INOUE 1998; MOUND & TERRY 2001; THIEN 1980; WEBBER & GOTTSBERGER 1995; WILLIAMS, ADAM & MOUND 2001). Zu Blütenbelohnungen bei Wanzenbestäubung sind keine Angaben möglich, da Wanzen als Bestäuber bisher nicht bekannt sind.

Sowohl männliche als auch weibliche Blütenstände von 40 der 61 westmalesischen *Macaranga* spp. besitzen Trichomnektarien auf der Innenseite der Blütendeckblättchen. Bei 22 dieser *Macaranga*-Arten mit Trichomnektarien konnten Blütenbesucher gesammelt werden. Thripse dominierten in 19 und Wanzen in 3 *Macaranga*-Arten. Thripse und Wanzen haben stechend/saugende Mundwerkzeuge, und sowohl Adulte als auch ihre Larven wurden dabei beobachtet, wie sie sich ausschließlich von dem Nektar in den Trichomfeldern ernährten. Die Trichomfelder erinnern an die Trichomnektarien, die bislang nur von wenigen Taxa in verschiedenen Angiospermen-Familien beschrieben worden sind (Malvaceae s.l., Dipsacales, Asclepiadaceae, Scrophulariaceae, Verbenaceae und Cucurbitaceae; siehe ENDRESS 1994). In *Macaranga* stellt diese Form der Trichomnektarien möglicherweise eine spezialisierte Belohnung für kleine phytophage Thripse und Wanzen dar, weil ihr Saugrüssel ihnen die Möglichkeit gibt, an die kleinen Nektarmengen in den Zwischenräumen des dichten Haarteppichs zu gelangen.

#### 2.4.6 Spezifische Merkmale für die Bestäubungstypen

Vom Standpunkt der Pflanzen aus gesehen schützen blütenbedeckende Brakteen nicht nur die reproduktiven Organe, sondern bilden durch die engen Öffnungen entlang der Brakteenränder auch eine effektive Barriere gegen illegitime Blütenbesucher. Die Attraktion spezifischer Bestäubergruppen wurde meist als Strategie zur Vermeidung von Pollenverlust und interspezifischer Konkurrenz gedeutet (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979; FEINSINGER & COLWELL 1978; FEINSINGER et al. 1986; STILES 1975), da ein Gemisch von Pollen verschiedener Arten auf einer Narbe den Reproduktionserfolg vermindert. Nach einer Arbeit von BAWA (1980) sollen jedoch tropische diözische Angiospermen hauptsächlich dazu tendieren, einer relativ großen Bandbreite von kleinen unspezifischen Bestäubern den Zugang zu den Blüten zu gewähren. Diese Hypothese wurde von RENNER & FEIL (1993) angezweifelt, da es in den Tropen reichlich Beispiele für spezialisierte Bestäubungstypen diözischer Angiospermen gibt. In 2/3 aller 61 westmalesischen *Macaranga*-Arten erlauben nur kleinste Öffnungen Zugang zu den Blüten, und ich habe bei allen Arten mit geschlossenen Blütenständen, von denen ich Daten zu Bestäubern gesammelt habe (22 von 26 untersuchten Arten), spezialisierte Bestäubungsmodi (Wanzen- bzw. Thripsbestäubung) gefunden. Meist dominierte nur eine bis maximal drei Art(en) von Blütenbesuchern.

Eine kompakte, geschlossene Blütenmorphologie mit engen Öffnungen, zusammen mit kleinen bis mittelgroßen Pollenkörnern, wurden als Merkmale für ein "Thripsyndrom" postuliert (KIRK 1988; WILLIAMS & ADAM 1994). Wie schon in der Einleitung beschrieben, setzt eine Definition von Thripophilie voraus, dass distinkte Merkmale vorliegen, und Analogien dieser Merkmale in nicht näher verwandten thripsbestäubten Angiospermen bekannt sind, die den Beweis für die Evolution von Merkmalen in Anpassung an eine bestimmte Bestäubergruppe darstellen würden. Dies ist mit vorliegenden Daten zu Thripsbestäubung nicht gegeben.

Thripsbestäubte *Macaranga*-Arten stimmen in mehrere Merkmalen überein. Hierzu zählen vor allem sukkulente, blütenbedeckende Brakteen mit Trichomnektarien. Trichomnektarien auf blütenbedeckenden Brakteen sind bislang noch für keine andere thripsbestäubte Pflanze beschrieben worden, und außerdem teilen sich thripsbestäubte *Macaranga*-Arten diese Merkmale mit *Macaranga*-Arten, welche von Wanzen bestäubt werden. Aus diesen Gründen sind diese Merkmale nicht als distinkt für Thripsbestäubung anzusehen, sondern stellen homologe, synapomorphe Merkmale dar (siehe Abbildung 17).

#### 2.4.6.1 Adaptive Merkmale

Ein Merkmal, das die meisten thripsbestäubten Arten gemeinsam haben, ist ein reduziertes Androeceum. Die Blüten der meisten *Neoheegeria*-bestäubten Arten sind unistaminat, die Blüten anderer *Macaranga*-Arten haben dagegen 3-6 Staubblätter pro Blüte. Unistaminate Blüten könnten innerhalb *Macaranga* in Anpassung an spezialisierte *Neoheegeria*-Bestäubung evolviert sein, indem sich mit zunehmender Blütenanzahl der Partialfloreszenzen die Zahl der Staubblätter pro Blüte reduzierte, um bei gleichzeitig zunehmender Dauer der Blühphase einer Infloreszenz eine geringere Pollenportionierung pro Blütenbesuch zu gewährleisten.

DAVIES (2001a) hat die Zahl der Stamina/Blüte auf einen *Macaranga*-Stammbaum der Sektionen *Pachystemon* und *Pruinosae* aufgetragen, und es zeigt sich, dass zwar die meisten der Arten mit unistaminaten Blüten in abgeleiteter Position clustern, aber eine Reduktion des Androeceums mindestens ein zweites Mal stattgefunden haben müsste (*M. hypoleuca* und *M. beccariana*). Betrachtet man sich dieses Merkmal in weiteren Sektionen anhand einer Interpretation phylogenetischer Zusammenhänge, basierend auf Sequenzanalysen ribosomaler DNAs (ITS) nach BLATTNER et al. (2001), bestätigt sich der Hinweis auf mehrmalige Reduktion des Androeceums (z.B. *Pachystemon*, Gruppe 1 + 3). In einer Evolutionslinie (*Pachystemon*, Gruppe 2; *caladiifolia*, *kingii*, *lamellata*, *umbrosa*) hat sich die Anzahl der Staubblätter sogar wieder erhöht (siehe Abbildung 17). Die Arten dieser Gruppe sind höchstwahrscheinlich nicht thripsbestäubt, da ihnen Trichomnektarien fehlen. Eventuell haben sich diese Arten an größere Bestäuber als Thripse angepasst (evtl. Fliegen), deren Besuchsfrequenz geringer ist, weshalb eine größere Pollenmenge/Blütenbesuch von Vorteil sein könnte.

Die Anzahl der Staubblätter in *Macaranga* ist demnach teilweise sowohl ein synapomorphes Merkmal als auch ein adaptives Merkmal, das im Zusammenhang mit der Coevolution mit den Bestäubern zu interpretieren ist. Ob es sich um Konvergenz im strengen Sinne handelt, (d.h. um analoge Merkmale), müsste geprüft werden, denn denkbar wäre auch ein Ab- und Anschalten von vorhandenen Bauplängen. Ein Fazit daraus ist, dass morphologische Variationen im Blütenbau in *Macaranga* sich unter Umständen nur mit Einschränkungen für taxonomische Klassifizierungen eignen.

Ein weiteres Merkmal in *Macaranga*, auf das die Bestäuber selektierend eingewirkt haben könnten, wäre die Pollenmorphologie. In Abschnitt 2.3.4 sind REMs von Pollenkörnern von neun *Macaranga*-Arten abgebildet (Abbildung 14). Der Pollen dreier Arten aus der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1) ist glatt, was ungewöhnlich für zoophilen Pollen ist (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). Die übrigen Arten haben mehr (*tanarius*, *indica*) oder weniger (*caladiifolia*, *hypoleuca*, *hosei*, *heynei*) strukturierten Pollen. Die drei Arten mit glattem Pollen (*bancana*, *hullettii*, *triloba*) sind *Neoheegeria*-bestäubt und befinden sich im Stammbaum in abgeleiteter Position, die beiden Arten mit stark strukturiertem Pollen sind wanzen-, oder käferbestäubt und stehen basal (*tanarius*, *indica* [*indica* gruppiert mit *denticulata*; BLATTNER et al. 2001] (Abbildung 17). Die 4 Arten mit moderat strukturiertem Pollen (*caladiifolia*, *heynei*, *hosei*, *hypoleuca*) sind entweder Fliegen-(?), Wanzen-, *Mesothrips*- oder *Thripidae*+*Neoheegeria* bestäubt, und haben im Phylogramm eine mittlere Position. Dies deutet darauf hin, dass es bei der Strukturierung des Tektums in *Macaranga* einen Entwicklungstrend zu glattem Pollen gibt, und sich die Struktur in Coevolution mit der Bestäubung durch wenig behaarte Thripse reduziert haben könnte. Allerdings könnte dieser Zusammenhang aufgrund der geringen Stichprobenzahl zufällig sein, sodass erst anhand von palynologischen Untersuchungen weiterer *Macaranga*-Arten zu zeigen ist, ob die Bestäuber selektierend auf dieses Merkmal einwirken.

Aus oben genanntem folgt, dass, obwohl sich kein eindeutiges Blütenmerkmal finden lässt, mit dessen Hilfe man generell für Angiospermen Thripophilie definieren kann, es innerhalb *Macaranga* adaptive Merkmale gibt, deren Evolution durch *Neoheegeria*-Bestäubung angetrieben worden sein könnte: (1) Reduktion des Androeceums, und (2) Reduktion der Strukturierung des Pollentektums. Fasst man Thrips- und Wanzenbestäubung zusammen als "Bestäubung durch kleine phytophage Insekten mit stechend/saugenden Mundwerkzeugen", so lassen sich noch zusätzliche Merkmale für diesen Bestäubungstypus in *Macaranga* definieren: (1) geschlossene Infloreszenzen mit engen Öffnungen, und (2) Trichomnektarien auf der Innenseite der Blütendeckblättchen. Außerdem ist anzunehmen, dass Unterschiede in den Trichomnektarien, und damit in der Verfügbarkeit des Nektars als weitere Blütenmerkmale in Coadaptation mit der *Wanzen*-, *Mesothrips*- bzw. *Neoheegeria*-Evolutionlinie entstanden sind (s.u.).

#### 2.4.6.2 Variabilität der Trichomnektarien

Unterschiedliche Blütenausbildungen können dazu dienen, interspezifische Konkurrenz um Bestäuber in Pflanzengesellschaften zu vermeiden (FEINSINGER & COLWELL 1978; FEINSINGER et al. 1986; STILES 1975). Es gibt Hinweise, dass abgeleitete *Macaranga*-Arten in Coevolution mit *Neoheegeria* spezialisierte Blütenmerkmale entwickelt haben, die es *Mesothrips* nicht erlauben die Ressourcen dieser Arten zu nutzen, andersherum *Neoheegeria* aber die Ressourcen der *Mesothrips*-Wirte ausbeuten kann. *Neoheegeria* kam vereinzelt in Infloreszenzen verschiedener *Macaranga* spp. vor, in denen sonst *Mesothrips* die häufigsten Thripse waren (*M. gigantea*, *M. heynei*, *M. hosei*, *M. pruinosa*), und bei zwei einzeln stehenden Bäumen von *M. gigantea* dominierte *Neoheegeria* sogar. Der umgekehrte Fall trat jedoch niemals ein, in keiner der *Neoheegeria*-Wirte wurde *Mesothrips* gefunden, obwohl *Mesothrips* mit diesen Arten sympatrisch vorkam. Über die Gründe lässt sich nur spekulieren: Möglicherweise kann *Mesothrips* die Nektarquelle in den Trichomnektarien der *Neoheegeria*-Wirte nicht ausbeuten, während aber der Nektar in *Mesothrips*-Wirten auch für *Neoheegeria* erreichbar ist. Tatsächlich sind die Trichome bei *Neoheegeria*-bestäubten Arten länger als bei *Mesothrips*-bestäubten Arten. Dies korreliert mit Unterschieden in der Länge der Stilette (stechend/saugender Teil der Mundwerkzeuge) der Thripse: *Neoheegeria* hat ein besonders langes Stilett (~170 µm) und *Mesothrips* ein verhältnismäßig kurzes (~100 µm). Messungen der Trichomlängen weiterer *Macaranga*-Arten wären notwendig, um zu prüfen, ob die Länge der Trichome durchgängig mit den Stilettlängen der Bestäuber korreliert und damit eine Coadaptation mit den Mundwerkzeugen der Bestäuber angenommen werden kann.

Dass *Neoheegeria* in *Mesothrips*-Wirten vereinzelt dominiert, könnte auf Konkurrenzphänomene zurückzuführen sein: *Neoheegeria* hat in gestörten Habitaten möglicherweise bessere Fähigkeiten, die Zeiten zwischen den Blütezeiten zu überdauern. Falls *Mesothrips* die Zeiten außerhalb der Blühphasen in Blattgallen oder ähnlichen Blatztaschen (z.B. eingerollte Blattränder) verbringt, *Neoheegeria* aber nicht auf Blattgallen angewiesen wäre, würde das die Abundanz von *Neoheegeria* in den Infloreszenzen von *M. gigantea* an gestörten Habitaten teilweise erklären. In gemischten Wäldern dominiert jedoch *Mesothrips* auf *Macaranga*-Bäumen, deren Nektarquellen er auszubeuten vermag, da er bei der Nistraumeroberung möglicherweise konkurrenzstärker ist als *Neoheegeria*. Einen Vorteil bei der Nistraumeroberung könnte *Mesothrips* in sofern haben, da die makropteren Weibchen stark vergrößerte Vorderbeine haben, die mit jeweils einem großen Zahn an den Tibien bewehrt sind. Solche Weibchen könnten denen von *Neoheegeria* überlegen sein, da bei letzterer Art solche makropteren Formen nicht vorkommen.

#### 2.4.7 Faktoren für die Diversifizierung in *Macaranga*

Über die Hälfte der untersuchten *Macaranga* spp. haben eine spezialisierte *Neoheegeria*-Bestäubung. Das Phylogramm in Abbildung 17 zeigt, dass sich Thripsbestäubung aus einer wanzenbestäubten Stammlinie abgespalten haben könnte, deren Blüten außer von Wanzen auch von spezifischen haplothripinen Thripsen besiedelt werden. *Neoheegeria*-Bestäubung kommt vor allem in der artenreichen Sektion *Pachystemon* vor, eine abgeleitete Gruppe, deren Arten geringe genetische Distanzen aufweisen (BLATTNER et al. 2001). Die Autoren haben postuliert, dass die Evolution dieser artenreichen Gruppe in einer schnellen Radiation stattfand. Die Zahl und Dynamik der möglichen Umweltfaktoren, die Voraussetzung für eine Radiation sein können, ist unübersehbar groß. Trotzdem lassen sich in *Macaranga* einige Vermutungen anstellen, welche Faktoren eine Radiation angetrieben haben könnten.

Da die meisten dieser Arten sich den Bestäuber teilen, kann eine Diversifizierung aufgrund verschiedener Bestäubungssysteme nicht Grundlage für die Artenvielfalt in dieser Gruppe sein. Trotzdem ist denkbar, dass *Neoheegeria*-Bestäubung ein Faktor sein könnte, der Motor für eine Radiation in Sektion *Pachystemon* gewesen sein könnte (s.u.). Neben einer Coevolution mit ihren Bestäubern könnten in *Macaranga* auch andere Mutualismen indirekt die Speziation antreiben, wie Zoochorie und Myrmekophytie (siehe auch Kapitel 3). Zudem sind neben biotischen auch abiotische Selektionsdrücke zu berücksichtigen.

**Geographische und ökologische Isolation**—Abiotische Parameter sind Veränderungen in Umweltbedingungen, wie Standort- und Klimabedingungen, oder geographische Barrieren. Grundsätzlich werden evolutionäre Prozesse beschleunigt, wenn sehr kleine Populationen von der Stammpopulation separiert werden (Flaschenhalseffekt, Genetische Drift). Für die Abspaltung von Teilpopulationen sind häufig geographische Barrieren verantwortlich. Geologische Prozesse führen jedoch meist zur Spaltung in relativ große Teilpopulationen, was wiederum vergleichsweise langsame Evolutionsprozesse zur Folge hat. Deshalb sind geologische Prozesse meist nicht die Antriebsfeder für rasche Radiationen.

In *Macaranga* könnten die nächstverwandten Arten *M. hosei* und *M. pearsonii* (Sektion *Pruinosae*) vikariierende Arten sein, welche durch die zentralborneensischen Gebirge geographisch voneinander getrennt sind. Ebenfalls in der Sektion *Pruinosae* findet man ökologisch isolierte Arten, d.h. nächstverwandte Arten, die aufgrund unterschiedlicher Lebensräume allopatrisch bzw. parapatrisch vorkommen (z.B. *M. pruinosa*, sumpfiges Habitat - *M. gigantea*, keine besonderen Standortansprüche und eher trockeneres Habitat; oder *M. pearsonii*, Tiefland - *M. puberula*, montan). DAVIES (2001a) berichtet, dass in verschiedenen Regionen in Sarawak die Populationen von *M. pruinosa* und *M. gigantea* aufeinandertreffen,

und es wurden in diesen Überschneidungszonen einzelne Individuen gesammelt, bei denen es sich vermutlich um Hybriden dieser beiden Arten handelt (Matang: U. Moog 00-055 [Leiden]; Miri: S. J. Davies 1992-233 [Leiden]). Da nur einzelne Individuen dieser Intermediären auftreten, ist anzunehmen, dass es sich nicht um eine (neue) andere Art handelt. Auch scheint keine Introgression vorzukommen, da die Hybriden nur sehr vereinzelt an den Grenzen der Elternpopulationen zu finden sind. Es könnten postzygotische Isolationsmechanismen als Fortpflanzungsbarrieren fungieren (z.B. sterile F<sub>1</sub> oder F<sub>2</sub> Generationen). Hybridisierungsexperimente wären notwendig, um diese Hypothese zu testen.

**Pionierstandorte als Voraussetzung für die Diversifizierung?**—Die Standortansprüche der meisten *Macaranga*-Arten unterscheiden sich relativ wenig. Es sind Pionierbäume, die in Baumsturzlücken, oder entlang von Flussläufen und Strassen vorkommen. Aufgrund der ähnlichen Habitatansprüche kann man bis zu einem Dutzend *Macaranga*-Arten am gleichen Standort finden (DAVIES et al. 1998). Auch andere artenreiche Gattungen von Ameisenpflanzen wie *Cecropia*, *Triplaris* und *Neonauclea* bevorzugen Sukzessionsflächen.

In Pioniergesellschaften unterliegen Pflanzen einem erhöhtem Herbivorie- und Konkurrenzstress. Biotische Schutzmechanismen durch Ameisen sind an diesen Standorten besonders vorteilhaft, da Pflanzenameisen konkurrierende Pflanzen abbeißen und ihre Wirte vor Schädlingen schützen (DAVIDSON & MCKEY 1993). Die Bevorzugung von Pionierstandorten könnte eine Präadaptation für die multiple Entstehung der Myrmekophytie in *Macaranga* sein (BLATTNER et al. 2001). Die erhöhte Populationsdichte an Pionierstandorten wirkt sich möglicherweise auf die Evolution von obligatorischen Beziehungen aus, da es für Mutualisten kostengünstiger ist, eine Pflanzenart zu nutzen, als sich an viele verschiedene anzupassen. Es stellt sich nun die Frage, bei welchen Mutualisten das Zusammenspiel mit den Standortfaktoren die Entwicklung zur Spezifität angetrieben haben könnte. Sind es die Bestäuber oder die Ameisen, oder sowohl Ameisen als auch Bestäuber?

Verhältnismäßig wenige *Macaranga*-Arten bevorzugen dichten Primärwald, wie Arten der Sektion *Pseudo-Rottlera* und Sektion *Pachystemon*, Gruppe 2 (DAVIES et al. 1998). Letztere *Macaranga*-Arten sind ebenfalls myrmekophytisch, aber sie werden nicht von Thripsen oder Wanzen bestäubt, im Gegensatz zu den meisten anderen *Pachystemon*-Arten. Die Ameisenbeziehungen der Arten der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 2) sind zum Teil unspezifisch. So wird *Macaranga caladiifolia* von einem weiten Spektrum unspezifischer Ameisen besiedelt (FIALA, MASCHWITZ & LINSENMAIR 1996). Die Besiedlung von *Macaranga lamellata* erfolgt sowohl durch Ameisen der Gattung *Camponotus* als auch durch *Crematogaster*, aber die Wirtsspezifität von Seiten der Ameisen ist hoch (MASCHWITZ et al 1996). Für *M. kingii* und die neu beschriebene *M. umbrosa* gilt, dass sie von wenigen *Crematogaster*-Arten besiedelt

werden, die jedoch auch andere *Macaranga*-Arten besiedeln (FIALA et al. 1999; *M. umbrosa* = *M. kingii* in FIALA et al. 1999). Es scheint, als wenn die Primärwald-Arten sich von den Pionier-Arten sowohl in den Bestäubungssystemen als auch z.T. in den Myrmekophytiesystemen unterscheiden. Detaillierte Untersuchungen dazu stehen noch aus.

Die Bestäubung durch Thripse oder Wanzen kann vor allem für Pionierbäume besonders günstig sein: (1) Sowohl Thripse als auch Wanzen vermehren sich in den Blüten, so dass in relativ kurzer Zeit durch wenige verdriftete Individuen an einen neuen Standort eine ausreichend große Bestäuberpopulation aufgebaut werden kann. Dennoch müssen bei einer Neubesiedlung eines Pionierstandortes immer mindestens zwei *Macaranga*-Partner unterschiedlicher Geschlechter anwesend sein, da die Bäume diözisch sind. (2) Im Vergleich zu Arten, die in dichtem Primärwald vorkommen, ist die Populationsdichte von Pionierbäumen stellenweise hoch und die Flugbahn für die Bestäuber ist relativ frei. Damit erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, dass Bestäuber mit geringer Flugleistung auf einen anderen Baum treffen. Zusätzlich besitzt *Macaranga* die Fähigkeit der vegetativen Vermehrung (DAVIES et al. 1998), so dass die Bestandsdichte durch Klone erhöht werden kann. Aufgrund der geringen Distanzen beim Pollentransport wird aber auch gleichzeitig der Genfluss zwischen verstreut vorkommenden Pionierstandorten vermindert.

Die Samen der Arten der Sektion *Pachystemon* werden von Vögeln verbreitet (MITCHELL 1994). Für Pionierbäume ist zoochore Fernausbreitung wichtig, da so die Samen an einen geeigneten offenen Standort gelangen können. Zusätzlich sorgt in *Macaranga* die Fähigkeit zur Samenruhe dafür, dass die Samen erst zu keimen beginnen, wenn z.B. durch Baumsturz die Lichtverhältnisse günstig sind (TAYLOR 1982). Aufgrund der Ornithochorie können gelegentlich Samen an Standorte gelangen, die von der Stammpopulation aufgrund eines verminderten Genflusses durch Kurzstrecken-Bestäubung isoliert sind. Es gibt jedoch zwei limitierende Faktoren für die Wandergeschwindigkeit und die Etablierung von versprengten Populationen in *Macaranga*: (1) Zum einen die Zweihäusigkeit, weshalb sich eine Gründerpopulation nur etablieren kann, wenn sich ein zweites Exemplar des anderen Geschlechts in für die Bestäuber erreichbarer Nähe des Standortes befindet. (2) Zum anderen die Myrmekophytie, da bei obligaten Myrmekophyten die Pflanzen auch für einen geeigneten Ameisenpartner erreichbar sein muss. Eine gründende Königin kann nur verhältnismäßig geringe Distanzen überwinden. Dies erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass ein isolierter *Macaranga*-Keimling aufgrund des fehlenden biotischen Herbivorieschutzes nicht bis zur Reproduktion heranwachsen wird. Die Kombination der Parameter Myrmekophytie und Diözie sorgen dafür, dass die Eroberung eines weit entfernten Standortes ein sehr seltenes Ereignis ist. Gleichzeitig wird dadurch aber auch eine Fragmentierung in kleine, abgeschnittene Teilpopulationen begünstigt, was beschleunigend auf die Evolution wirkt. So könnte während Eiszeiten die Habitatsfragmentierung aufgrund der

Klimaschwankungen dazu geführt haben, dass die Distanzen für die mutualistischen Partner unüberwindbar wurden.

Die genannten Faktoren können jedoch nicht erklären, warum heute so viele nah verwandte *Macaranga*-Arten sympatrisch auftreten können. Nach Divergenz der Populationen kam es vermutlich mehrfach wieder zur Arealüberlappung, und zusätzliche Isolationsmechanismen müssten bereits entstanden sein, die einem Verschmelzen der Arten entgegenwirken. In *Pachystemon* (Gruppe 1) wäre als eine Fortpflanzungsbarriere zeitliche Isolation durch unterschiedliche Blühperioden denkbar. Die meisten *Pachystemon*-Arten teilen sich die Bestäuber, und viele kommen sympatrisch vor. Das episodische Blühverhalten in dieser Gruppe könnte entweder als eine Voraussetzung für die Artentrennung allopatrisch entstanden sein, oder sympatrisch aufgrund von Konkurrenz um die gleichen Bestäuber. Letzteres kann zu einer Merkmalsverschiebung geführt haben, die sich in der zeitlichen Verschiebung der Blühzeiten äußert, und damit zur Speziation geführt haben. Es zeigte sich in dieser Untersuchung, dass es einen Zusammenhang zwischen episodischem Blühverhalten und Thripsbestäubung gibt. Dank der Thripse als Bestäuber können die Wirte ihre Blühphasen kurz halten, womit vielleicht letztendlich die Thripsbestäubung als Selektionsfaktor auf die Diversifizierung wirkte.

#### 2.4.7.1 Blütezeiten

In früheren Untersuchungen zur reproduktiven Phänologie in *Macaranga* wurde festgestellt, dass die Reproduktion der meisten *Macaranga*-Arten episodisch erfolgt, und nur wenige Arten kontinuierlich blühen (DAVIES & ASHTON 1999; MITCHELL 1994; TAYLOR 1982). Dies korrespondiert mit meinen Ergebnissen. DAVIES & ASHTON (1999) haben durch phänologische Erhebungen in 5-Wochen-Intervallen festgestellt, dass die Blühperioden von neun episodisch blühenden Arten sich über mehrere Monate erstreckten. Bei allen Arten dieser Untersuchung kam eine zeitweise Überschneidungen der Blütezeiten mit anderen Arten vor. Ich habe phänologische Daten in wesentlich kürzerer Auflösung in 7-Tage-Intervallen erhoben, und der Zeitpunkt der Anthese wurde exakter bestimmt. Dabei stellte sich heraus, dass die Blühperioden der episodischen Arten sich jeweils nur über 3-4 Wochen erstrecken, in denen männliche und weibliche Bäume gänzlich synchron blühen. Über einen Zeitraum von 5 Monaten blühten *M. bancana* und *M. hullettii* 2- bzw. 3-mal (und evtl. blühten die anderen untersuchten episodisch blühenden Arten wiederholt außerhalb des Untersuchungszeitraums), also können diese Arten als sogenannte "multiple bang species" (GENTRY 1974) eingestuft werden, d.h. es sind Arten, die mehrfach in kurzen Abständen viele Blüten auf einmal produzieren.

Für solche Arten mit Massenblüte könnten Thripse als Bestäuber besonders geeignet sein, weil sie die Fähigkeit haben, innerhalb kurzer Zeit große Populationen zu bilden (APPANAH & CHAN

1981). Aber auch Wanzen haben eine relativ schnelle Generationsfolge. Im Gegensatz zu Thripsen verpuppen sich die hemimetabolen Wanzen jedoch nicht. Dieser Unterschied macht die Wanzen während ihrer ganzen Entwicklung bis zur Geschlechtsreife von den Infloreszenzen des Wirtes als Nährsubstrat abhängig. Damit wäre es von Vorteil, wenn ein Baum über einen längeren Zeitraum mehrere Blütengenerationen ausbildet. Möglicherweise haben Wanzen auch geringere Fähigkeiten als Thripse, die Dauer zwischen den Blütezeiten zu überstehen. Über die Diapausestrategien der Wanzen ist mir nichts bekannt.

Im Gegensatz zum Blühverhalten von *Macaranga* spp. in der Untersuchung von DAVIES & ASHTON (1999), blieb innerhalb von 5 Monaten bei keinem der *M. hullettii*-Bäume die Reproduktion aus, und männliche Bäume blühten signifikant häufiger als weibliche Bäume. In Anbetracht der Ressourcenansprüche der Bäume ist der Kostenaufwand für die Produktion staminate Blüten relativ geringer (CIPOLLINI & WHIGHAM 1994), und dementsprechend haben staminate Bäume oft nicht nur eine höhere Blütenzahl (ALLEN & ANTOS 1988; BAWA 1980), sondern blühen auch häufiger als pistillate Individuen (ARMSTRONG & IRVINE 1989). Beides scheint für *Macaranga* zuzutreffen. Vermutlich ist die Reproduktion von *Macaranga* ressourcenlimitiert, denn Arten unter besseren Lichtverhältnissen weisen eine höhere Blühfrequenz auf (siehe Kapitel 3).

Generell tendieren sympatrisch vorkommende Arten einer Gattung zu gestaffelten Blütezeiten, wenn sie von den gleichen Vektoren bestäubt werden (ASHTON, GIVNISH & APPANAH 1988; CHAN & APPANAH 1980; LAFRANKIE & CHAN 1991; NEILL 1987; STILES 1975). Die Blütezeiten der beiden *Macaranga*-Arten *M. hullettii* und *M. bancana*, die sich beide *Neoheegeria* als Hauptbestäuber teilen, überschneiden sich nicht, sondern folgten kurz hintereinander. Das gleiche scheint bei den beiden Arten der Sektion *Pruinosae*, *M. gigantea* und *M. hosei*, zuzutreffen, welche hauptsächlich von *Mesothrips* bestäubt werden. Die Blütezeiten der Arten mit unterschiedlichen Bestäubern überschneiden sich hingegen zeitweise (*tanarius*: Bestäuber [B] = grüne Miridae; *heynei*: B = braune Anthocoridae; Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1): B = *Neoheegeria*; Sektion *Pruinosae*: B = *Mesothrips*). An der reproduktiven Isolation scheinen also zwei Mechanismen maßgeblich zu sein: (1) Zeitliche Isolation spielt eine Rolle bei einigen Arten, die sich die Bestäuber teilen, (2) bei anderen Arten mit sich überlappenden Blütezeiten mag die reproduktive Isolation durch unterschiedliche Pollenvektoren gesichert sein.

Anders verhält es sich bei *M. hypoleuca*, einer Art aus der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 3), die *Neoheegeria* als häufigen Blütenbesucher hat, und mit einem Teil der *M. hullettii*-Population (21%) in Ulu Gombak synchron blüht (ähnliche Überschneidungen der Blütezeiten beobachtete ich in Brunei bei *M. beccariana* und *M. hullettii*). Dies könnte zwischen den Arten nicht nur zu einem Wettstreit um die Bestäuber, sondern auch zur Besetzung der Narben mit artfremden

Pollen oder sogar zur Vermischung der Arten führen. Neben *Neoheegeria* dominieren bei *M. hypoleuca* (und *M. beccariana*) auch Thripidae als Blütenbesucher. Zudem blüht nur ein geringer Teil der *hullettii*-Population synchron mit *M. hypoleuca*. Beides könnte die Konkurrenz um die Bestäuber vermindern. Die Arten der Gruppe 1 und Gruppe 3 aus der Sektion *Pachystemon* könnten zudem durch gametische oder postzygotische Isolationsmechanismen nicht kreuzbar sein.

Ebenfalls synchron mit episodisch blühenden Arten, die sich den gleichen Bestäuber teilen, blüht die kontinuierlich blühende *M. winkleri* (Bestäuber sind *Neoheegeria* + Thripidae). Diese Art scheint aufgrund ihres kontinuierlichen Blühverhaltens darauf zu verzichten, Pollenvermischung mit anderen Arten zu verhindern. *Macaranga winkleri* bildet eine eigene Sektion und ist mit den meisten sympatrisch vorkommenden Arten nicht enger verwandt (BLATTNER et al. 2001; DAVIES et al. 2001). Sie ist in Nord-Sarawak, Sabah und Kalimantan lokal sehr häufig und kommt sympatrisch mit einigen *Neoheegeria*-bestäubten *Macaranga*-Art vor. Da die Größe der Thripspopulation von der Verfügbarkeit von *Macaranga*-Blüten abhängig ist, wäre damit auch die Bestäuberverfügbarkeit größer, wenn andere *Macaranga*-Arten zur gleichen Zeit blühen. Außer *Neoheegeria* sind auch Thripidae bei *M. winkleri* häufige Blütenbesucher, und die kleineren Thripidae könnten der Konkurrenz um den Bestäuber *Neoheegeria* entgegenwirken.

#### 2.4.7.2 Der Einfluss des Blühverhaltens auf die Diversifizierung in *Macaranga*

Mit Ausnahme von *M. winkleri* blühen alle thripsbestäubten *Macaranga*-Arten episodisch, und es besteht ein hochsignifikanter Zusammenhang zwischen episodischem Blühen und Thripsbestäubung. Die wanzenbestäubten Arten *M. tanarius*, *M. heynei* und *M. trichocarpa* ähneln den thripsbestäubten Arten in fast allen Merkmalen, mit der Ausnahme, dass sie kontinuierlich blühen. Zudem ist jede dieser drei *Macaranga* spp. in Gruppen positioniert, die in Westmalesia nur durch wenige Arten vertreten sind. *Macaranga tanarius* und *M. trichocarpa* sind jeweils die einzigen Vertreter ihrer Sektion in Westmalesia. Außerhalb von Westmalesia ist die artenreiche *tanarius*-Gruppe mit ca. 13 Arten vertreten, von denen 10 Arten in Neu Guinea, eine Art endemisch auf den Fidschis und eine in Sulawesi vorkommen. *Macaranga tanarius* hat das größte Verbreitungsgebiet aller *Macaranga*-Arten. Es erstreckt sich von Zentralasien bis zu den Salomonen (WHITMORE 1980). *Macaranga heynei* ist, neben *M. laciniata*, die einzige Art der Sektion *Javanicae*, für die aufgrund blütenmorphologischer Merkmale Wanzenbestäubung in Frage kommt.

Die geringe Diversifizierung wanzenbestäubter im Vergleich zu thripsbestäubten Arten zeigt, dass sie möglicherweise eine geringere Speziationsrate haben. Diese Arten unterscheiden sich

von den thripsbestäubten Arten im wesentlichen dadurch, dass sie kontinuierlich blühen. Die Coadaptation mit Thripsen als Bestäubern könnte rhythmische Blütezeiten ermöglicht haben, und somit die Artentrennung in der episodisch blühenden Evolutionslinie begünstigen. Es sieht so aus, als könnte die Kombination von *Neoheegeria*-Bestäubung mit episodischem Blühverhalten zu der Radiation in *Pachystemon* beigetragen haben. In einer thripsbestäubten Evolutionslinie, Sektion *Winklerianae*, blieb die Radiation aus. Obwohl *M. winkleri* von Thripsen bestäubt wird, blüht diese Art kontinuierlich. Das zeigt, dass nicht allein der Selektionsdruck von Seiten der Bestäuber auf die Blütezeiten einwirkt, sondern offenbar auch andere Faktoren eine Rolle spielen.

### 3 Interaktionen der Reproduktion von *Macaranga* mit der Myrmekophytie

Cooperation invites cheating, and nowhere is this more apparent than when different species cooperate, known as mutualism. In almost all mutualisms studied, specialist parasites have been identified that purloin the benefits that one mutualist provides another.

Douglas W. Yu—2001

#### 3.1 Einleitung

In den letzten Jahren wurde bei verschiedenen Myrmekophyten ein Phänomen beschrieben, bei dem Pflanzenameisen, die eine Schutzwirkung gegen Herbivorie ausüben, durch massive Blütenzerstörung negativ auf die Fortpflanzung ihrer Wirte einwirken (MERBACH et al. 2001; YOUNG, STUBBLEFIELD & ISBELL 1997; YU & PIERCE 1998). Dieses Ameisenverhalten erscheint unter dem Gesichtspunkt, dass Partner in mutualistischen Systemen voneinander profitieren, zunächst sehr merkwürdig. Jedoch lädt Kooperation auch zum Betrug ein, und vielfach sind in Mutualismen spezialisierte Parasiten gefunden worden, die von den Leistungen profitieren, die ein Partner dem anderen anbietet (BRONSTEIN 2001; YU 2001).

YU & PIERCE (1998) deuten die "Kastration" der Ameisenpflanze *Cordia nodosa* durch Pflanzenameisen der Gattung *Allomerus* als Parasitismus, während der zweite obligate Ameisenpartner (*Azteca*) von *Cordia* die Blüten nicht zerstört und somit als "echter" Mutualist angesehen wird, der das System aufrecht erhält. Nach YU & PIERCE (1998) benötigt die parasitische Art für die Kolonieentwicklung mehr Ressourcen als der Mutualist. Zum Zeitpunkt der Anthese investiert aber die Wirtspflanze Energie in ihre Fortpflanzung, so dass weniger Ressourcen für die Ameisen zur Verfügung gestellt werden können. Entfernen die Ameisen die Blüten, stellt sich ein höheres vegetatives Wachstum ein, und die Ameisen profitieren davon durch eine Zunahme von Nistraum in Form von Domatien. In *Allomerus*-besiedelten Pflanzen sinkt der Samenansatz fast gänzlich auf Null, sodass dieses System zusammenbrechen müsste, wenn nicht ein Teil der *Cordia*-Population, oder Nachbarpopulationen, den Samenverlust wenigstens zu einem Teil auffangen würden. Letzteres ist durch die Besiedlung von Teilpopulationen durch *Azteca*-Ameisen gesichert.

Diese Erklärung kann für Systeme gelten, in denen mehrere Ameisen-Taxa die Pflanze besiedeln. MERBACH et al. (2001) beobachteten jedoch, dass die Blüten der Kannenpflanze *Nepenthes bicalcarata* von ihrem Ameisenbesiedler, *Camponotus schmitzii*, zerstört werden. Dieses Verhalten lässt sich mit der "castration for growth"-Hypothese von YU & PIERCE (1998) scheinbar nicht erklären, da es sich bei *C. schmitzii* um den alleinigen Ameisenpartner von *N. bicalcarata* handelt.

Betrachtet man die Evolution von mutualistischen Beziehungen jedoch als einen dynamischen Prozess einer schrittweisen Konfliktlösung, unter dem Selektionsdruck der Eigeninteressen der Partner, können die Grenzen zwischen Mutualismus und Parasitismus unscharf werden. Die Stabilisierung der Ameisen-Pflanzen-Systeme muss dabei nicht zwangsläufig durch konkurrierende Partnerameisen unterstützt werden, sondern könnte auch über temporäre Verhaltensänderungen der Ameisen gesichert sein. Mit anderen Worten: tritt Blütenzerstörung während der Ontogenese des Systems nur in bestimmten Zeitfenstern und/oder aufgrund bestimmter Bedingungen auf, so könnte der entstandene Samenverlust durch eine erfolgreiche Reproduktion zu anderen Zeiten ausgeglichen werden.

Wenn mutualistische Ameisen potentiell Blüten zerstören, sollten Filtermechanismen evolviert sein, welche die Ameisen vom Blütenzerstören abhalten (YU 2001). Ameisenabwehrende Substanzen in Blüten wurden bei myrmekophytischen Akazien gefunden, welche die Ameisenpartner vom Belaufen der Blüten zur Zeit der Anthese abhalten (GHAZOUL 2001; WILLMER & STONE 1997). Auch bei nicht-myrmekophytischen Pflanzen wird Nektarraub durch Ameisen mittels verschiedener Barrieremechanismen abgewehrt (FEINSINGER & SWARM 1978; GUERRANT & FIEDLER 1981; JANZEN 1977). Ebenso können mechanische Barrieren auf verschiedenen Pflanzenteilen Ameisen am Belaufen hindern (DAVIDSON, SNELLING & LONGINO 1989; FEDERLE et al. 1997; HARLEY 1991). FEDERLE et al. (1997) zeigten, dass eine Reihe von wachsbereiften *Macaranga*-Arten von spezifischen Partnern besiedelt sind, welche auf Wachsschicht laufen können. Konkurrierende Ameisen werden dagegen durch die Wachsbereifung ferngehalten.

### 3.1.1 Fragestellung

Die Untersuchungen zur Reproduktion von *M. hullestii* haben gezeigt, dass ein Teil der Wirtsbäume von ihren Partnerameisen kastriert wurde (siehe Abschnitt 2.3.2.7). Der Schwerpunkt meiner Arbeit über die Interaktion der Reproduktion von *Macaranga* mit der Myrmekophytie lag folglich auf der Analyse von Faktoren, welche die Blütenzerstörung durch die Partnerameisen beeinflussen können. Dazu habe ich folgende Aspekte bearbeitet:

#### 1) Welche Ameisenarten zerstören die Blüten von *Macaranga*?

Eine zentrale Frage bei der Kastration ist, ob sie durch parasitäre oder mutualistische Ameisen ausgeübt wird. Ist Kastration ein regelmäßig auftretendes Phänomen, welches auch bei den dominierenden Ameisenbesiedlern auftritt? Oder ist sie beschränkt auf Arten, die nur einen geringen Teil der *Macaranga*-Population besiedeln? Dazu mussten zuerst die in Kastrationsphänomene involvierten Ameisen- und *Macaranga*-Arten bestimmt werden, um anschließend Unterschiede bzw. Gemeinsamkeiten zwischen den kastrierenden Arten herausarbeiten zu können.

#### 2) Wie verhalten sich die Ameisen in Bezug auf die Infloreszenzen?

Zur Klärung dieser Frage führte ich Messungen zur Aktivität der Partnerameisen auf Infloreszenzen von *M. bancana* und *M. hullestii* durch. Unterschieden wurde dabei zwischen Kolonien, die Blüten zerstören, und solchen, welche die Blüten nicht attackieren. Für beide Kategorien wurde zudem das Verhalten im Detail beobachtet und protokolliert.

#### 3) Welche Faktoren beeinflussen das Kastrationsverhalten?

Zunächst wurde das Geschlecht der Bäume bestimmt, um zu prüfen, ob Blütenzerstörung bei beiden Geschlechtern vorkommt. Anschließend erfolgten Messungen zum Grad der Blütenschädigung sowohl bei weiblichen als auch bei männlichen Bäumen. Für weibliche Bäume wurde zusätzlich der Einfluss der Blütenzerstörung auf den Samenansatz bestimmt.

**Ressourcenlimitierung von Seiten der Pflanzen**—Zunächst habe ich untersucht, ob das Kastrationsverhalten bei den Ameisen unter ressourcenlimitierten Bedingungen auftritt. Für diese Untersuchungen bot sich *M. hullestii* an, da für diese Art die ausführlichsten Daten zur Reproduktionsbiologie vorliegen (siehe Kapitel 2). Zunächst habe ich die Blühfrequenz und den Beschattungsgrad der Bäume von *M. hullestii* bestimmt. Bei Ressourcenlimitierung wäre eine erhöhte Blühfrequenz unter besseren Lichtverhältnissen zu erwarten.

- Nahrungslimitierung: Die Nahrungsressourcen für die Ameisen sind zum einen die Schildläuse, und zum anderen die Futterkörperchen, die bei *M. hullestii* auf den Stipeln produziert werden. Um zu testen, ob Kastration bei Nahrungsknappheit auftritt, habe ich einigen Bäumen von *M. hullestii* alle Stipeln entnommen, welche bei

dieser *Macaranga*-Art die wichtigste Produktionsstätte der Futterkörperchen darstellen. Beobachtet wurde, ob sich das Verhalten der Ameisen unter einer Hungersituation ändert. Zudem habe ich vergleichend die Stipelzahl (als ungefähres Maß der Futterproduktion) kastrierter und nicht-kastrierter Bäume bestimmt. Eine zweite Nahrungsquelle, die trophobiontischen Schildläuse im Zweiginneren, konnten nicht entfernt werden. Die Schildlauszahl bzw. Ameisenzahl wurde daher gesondert aufgenommen, um Rückschlüsse auf die Nahrungssituation der Ameisen zu ziehen.

- Nistraumlimitierung: Um zu prüfen, ob Nistraumlimitierung ein Faktor für die Blütenzerstörung sein kann, wurden kastrierte und nicht-kastrierte Bäume von *M. hullettii* vermessen und ihr Astzuwachs bestimmt. Zu erwarten wäre, dass in diesem Fall der Zuwachs bei kastrierten Bäumen denjenigen von nicht-kastrierten übersteigt. Zudem wäre zu erwarten, dass dichter besiedelte Bäume häufiger kastriert werden.

**Kolonieinterne Faktoren von Seiten der Ameisen**—Zur Untersuchung, ob sich die Kolonien kastrierender und nicht-kastrierender Ameisen unterscheiden, habe ich die Koloniegröße, -struktur und -dichte und Außenaktivität der Ameisen bestimmt. Ein wichtiger Punkt dabei ist die Klärung der Frage, ab welcher Größe die Kolonien ihre reproduktive Phase in Bezug auf die Baumgröße erreichen. Hierzu wurde ermittelt, ob sich Geschlechtstiere in den Kolonien befinden. Zusätzlich ermittelte ich die zeitliche Entwicklung der Kolonienstruktur, indem ich eine Auswahl großer Kolonien der Bäume nach Ablauf von 3 Monaten erneut auszählte.

#### **4) Gibt es Barrieremechanismen, welche die Ameisen von den Infloreszenzen fernhalten, und fehlen solche Barrieren bei kastrierten Bäumen?**

Zwei mögliche Barrieremechanismen kommen in Frage: (1) chemische Abwehrstoffe und (2) mechanische Hindernisse. Der Untersuchung auf chemische Abwehrstoffe dienten Experimente mit verschiedenen von Infloreszenzen hergestellten Extrakten. Der Einfluss mechanischer Barrieren auf den Fruchtansatz von *M. hullettii* wurde durch experimentelles Entfernen der Wachsbereifung auf Infloreszenzstielen untersucht.

#### **5) Können die Partnerameisen auch einen positiven Effekt auf die Reproduktion ihrer Wirtspflanze ausüben?**

Zur Klärung dieser Frage habe ich von Infloreszenzen nicht-kastrierter *M. hullettii* folgende Aspekte untersucht: (1) Anzahl der auf den Infloreszenzen produzierten Futterkörperchen, (2) Eintragen der Futterkörperchen durch die Ameisen, und (3) Vergleich des Fruchtansatzes zwischen Infloreszenzen mit Ameisenzugang (Kontrollen) und Ameisenausschluss.

## 3.2 Material und Methoden

Während eines Feldaufenthaltes von März bis Juli 1999 wurden im Gombaktal 50 Bäume von *Macaranga hullettii* (22 weibliche und 28 männliche) zufällig ausgewählt. Hierbei handelt es sich um die gleichen Bäume, welche für phänologische Erhebungen herangezogen wurden (siehe Abschnitt 2.3.2.1). Über einen Zeitraum von 5 Monaten wurden die o.g. Parameter aufgenommen, um Hinweise auf die Ursachen für die Blütenzerstörung zu erhalten. Nicht jeder Parameter konnte von allen 50 Bäumen erhoben werden, da einige Messungen nur bei kleineren Bäumen methodisch durchführbar waren. Tabelle 5 listet die Versuchsbäume der jeweiligen Messungen auf.

Zusätzlich zu Untersuchungen zur Blütenzerstörung wurden im Jahr 2001 im Gombaktal Versuche zur Futterkörperproduktion auf den Infloreszenzen und zu Barrieremechanismen an blühenden Bäumen von *M. hullettii* und *M. bancana* durchgeführt.

### 3.2.1 Infloreszenzschäden

Bei 50 Bäumen von *M. hullettii* prüfte ich wöchentlich die Infloreszenzen auf Beschädigung durch Ameisen. Zusätzlich wurde bei allen Bäumen, für welche die Ameisenaktivität bestimmt worden war ( $N = 12$ ; s.u.) die Schadensentwicklung der Infloreszenzen täglich über einen Zeitraum von 30 Tagen verfolgt. Dabei wurden bei männlichen Infloreszenzen 3 Blühstadien unterschieden (1 = geschlossene Knospen; 2 = offene Knospen; 3 = Infloreszenzen in Anthese) und bei weiblichen Infloreszenzen wurden 2 Stadien unterschieden (1 = geschlossen Knospen; 2 = Infloreszenzen in Anthese). Das Ausmaß des Schadens schätzte ich ab, indem ich den Zustand der Infloreszenzen in 4 Kategorien einteilte: (1) unbeschädigt = Infloreszenzen ohne Beschädigung; (2) leicht beschädigt = Infloreszenzen mit geringen Schäden, welche die Reproduktivität nicht beeinträchtigen; (3) stark beschädigt = Infloreszenzen mit Schäden, die offensichtlich die Reproduktivität beeinträchtigen, z.B. tiefe Einkerbungen, welche die Nährstoffversorgung einschränken, und/oder Nekrose bzw. Verlust von Infloreszenzteilen; (4) zerstört = abgestorbene, welche Infloreszenzen oder der Verlust der kompletten Infloreszenzen durch Abszission vor dem Zeitpunkt des natürlichen Welkens. Die Bestimmung des Schadensausmaßes erfolgte durch das Verhältnis der Summe von stark beschädigten und zerstörten Infloreszenzen (Kategorie 3 u. 4) zu der Summe von unbeschädigten und schwach beschädigten Infloreszenzen (Kategorie 1 u. 2).

**Tabelle 5: Übersichtstabelle der Versuchsbäume von *M. hullettii***

Versuchsbäume der Untersuchungen zur Blütenzerstörung durch Pflanzenameisen bei *M. hullettii*.

Baum Nr.	Geschlecht des Baumes	Blütenschaden	Beschattungsgrad	Stammumfang	Baumhöhe	Blühfrequenz	Stipelzahl/Ast	Ameisenzahl/Ast (Arbeiterinnen, Larven, Alate)	Schildlauszahl/Ast	Baumgröße bzw. Koloniegröße	Stipelgesamtzahl	Baumzuwachs + Koloniezuwachs	Außenaktivität der Ameisen
1	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
2	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
3	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
4	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
5	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
6	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
7	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
8	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
9	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
10	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
11	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
12	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
13	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
14	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
15	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
16	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
17	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
18	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
19	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
20	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
21	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
22	x	x	x	x	x	x	x	x	x				
23	x	x	x	x	x	x	x	x	x				
24	x	x	x	x	x	x	x	x	x				
25	x	x	x	x	x	x	x	x					
26	x	x	x	x	x	x	x	x					
27	x	x	x	x	x	x	x	x					
28	x	x	x	x	x	x	x	x					
29	x	x	x	x	x	x	x	x					
30	x	x	x	x	x	x	x	x					
31	x	x	x	x	x	x	x	x					
32	x	x	x	x	x	x	x						
33	x	x	x	x	x	x	x						
34	x	x	x	x	x	x	x						
35	x	x	x	x	x	x	x						
36	x	x	x	x	x	x	x						
37	x	x	x	x	x	x	x						
38	x	x	x	x	x	x	x						
39	x	x	x	x	x	x	x						
40	x	x	x	x	x	x	x						
41	x	x	x	x	x	x	x						
42	x	x	x	x	x	x	x						
43	x	x	x	x	x	x	x						
44	x	x	x	x	x	x	x						
45	x	x	x	x	x	x	x						
46	x	x	x	x	x	x	x						
47	x	x	x	x	x	x	x						
48	x	x	x	x	x	x							
49	x	x	x	x	x								
50	x	x	x	x	x								
<b>N Bäume</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>48</b>	<b>47</b>	<b>31</b>	<b>24</b>	<b>21</b>	<b>21</b>	<b>18</b>	<b>12</b>

### 3.2.2 Außenaktivität der Ameisen

Aktivitätsmessungen fanden an 12 Bäumen von *M. hullettii* (6 weibliche und 6 männliche) von 5-6 m Höhe statt. Je Baum wurden zur Blütezeit 2 vergleichbare apikale Astabschnitte von Hauptästen mit jeweils 10 Internodien, 10 Blättern und 10 Infloreszenzen ausgewählt und die Aktivität der Ameisen bestimmt. Für jeden Ast erfolgte die Zählung der Arbeiterinnen auf der Pflanzenoberfläche an vier aufeinanderfolgenden Tagen in festgelegten Zeitintervallen von jeweils 10 min vormittags zwischen 8.00 und 11.00 Uhr und nachmittags zwischen 13.00 und 17.00 Uhr. Dabei wurde die höchste Anzahl der Ameisen innerhalb der 10-minütigen Beobachtungszeit für jedes Blatt, Internodium und Infloreszenz getrennt notiert. Insgesamt erfolgten 16 Zählungen der Ameisen-Außenaktivität pro Baum. Im Fall von Ameisenaktivität auf Infloreszenzen wurde das Verhalten der Ameisen notiert, z.B. ob sie an Infloreszenzgewebe beißen oder nicht.

Vergleichend dazu wurde bei 6 blühenden Bäumen einer anderen *Macaranga*-Art, *M. bancana* (2 weibliche und 4 männliche, 7-12 m Höhe), die Außenaktivität der Ameisen bestimmt. An 5 der Bäume wurden je 10 Zählungen und an einem Baum 8 Zählungen an verschiedenen Ästen und zu verschiedenen Tageszeiten wie oben beschrieben durchgeführt.

### 3.2.3 Futterkörperchen auf den Infloreszenzen

Bei 3 Bäumen von *M. hullettii* (6-9 m Höhe) und 4 Bäumen von *M. bancana* (7-8 m Höhe) erfolgte eine Bestimmung der Menge an Futterkörperchen auf den Infloreszenzen. Hierzu wurden die Infloreszenzstiele von 5-15 Infloreszenzen je Baum mit Insektenleim bestrichen, um sie für die Ameisen unzugänglich zu machen. Eine Woche später wurden die Infloreszenzen entnommen und die Futterkörperchen auf den Infloreszenzen gezählt.

### 3.2.4 Untersuchungen zu potentiellen Barrieremechanismen

#### 3.2.4.1 Funktion der Wachsbereifung auf Infloreszenzen

Die Infloreszenzen von *M. hullettii* sind vor allem am Stiel bewachst, die Äste der Bäume sind dagegen unbereift. Um die Funktion und Dauer der Wachsbereifung zu untersuchen, wurde im Jahr 2001 von 6 weiblichen Bäumen (6-12 m Höhe) das Wachs der Stiele von je 10 Infloreszenzen in Abständen von 3 Tagen solange abgewischt, bis keine Neubildung mehr zu beobachten war. Zum einen ließ sich auf diese Weise bestimmen, wie lange die Neubildung des Wachses anhält, zum zweiten konnte das Verhalten der Ameisen auf unbereiften Infloreszenzen beobachtet werden. Zwei Monate später wurde der Fruchtansatz der abgewischten Infloreszenzen im Vergleich zu jeweils 10 Kontrollinfloreszenzen/Baum bestimmt (Methode siehe Abschnitt 2.3.5).

#### 3.2.4.2 Experimente zu ameisenabwehrenden Substanzen

Zur Untersuchung der Reaktion der Ameisen auf flüchtige chemische Substanzen wurden zuerst Extrakte von je 5 Infloreszenzen von *M. hullettii* mit verschiedenen Lösungsmitteln hergestellt. Die Infloreszenzstiele wurden u-förmig gebogen und in einem Becherglas mit Dichlormethan oder Pentan für jeweils 10 min gebadet, so dass jeweils beide Enden herausragten, damit die Schnittstellen und Blüten nicht mit dem Lösungsmittel in Kontakt kamen.

Die Extrakte wurden direkt nach ihrer Herstellung bei 10 verschiedenen Pflanzen von *M. hullettii* auf den mittleren Bereich eines regelmäßig frequentierten Blattstiels eines jungen Blattes ringförmig in 2 cm Breite aufgetragen. Zum Auftragen fand immer ein sauberer Pinsel Verwendung, zudem wurde darauf geachtet, dass die Versuchspflanze beim Bepinseln ausschließlich mit dem Pinsel in Berührung kam. Als Variation dieses Versuches rieb ich Infloreszenzstiele direkt auf Blattstiele ringförmig auf ( $N = 10$ ).

Zur Kontrolle wurden Blattstiele mit Blattstielen, reinem Lösungsmittel oder destilliertem Wasser bestrichen und das Verhalten der Ameisen auf den Blattstielen in 5 min Intervallen über 20-60 min beobachtet. Gewertet wurde das Verhältnis der umkehrenden Ameisen zu den weiterlaufenden Ameisen an der manipulierten Stelle. Ameisen, die für einige Zeit an der Stelle verharrten, wurden nur dann gezählt, wenn sie anschließend entweder umkehrten, oder weiterliefen.

Die Versuche wurden an 10 Bäumen von *M. hullettii* 10-mal mit Infloreszenzstielen, 44-mal mit einem Infloreszenzstiel-Extrakt von Dichlormethan, und 31-mal mit einer wässrigen Lösung eines Pentanextrakt von Infloreszenzen durchgeführt. Kontrollversuche erfolgten 10-mal mit Blattstielen, 27-mal mit reinem Dichlormethan, und 10-mal mit destilliertem Wasser.

### **3.2.5 Frucht- und Samenansatz unter natürlichen und experimentellen Bedingungen**

Bei 19 der 22 im Jahr 1999 ausgewählten weiblichen Bäume von *M. hullettii* wurde der Samenansatz ohne experimentellen Eingriff während des Untersuchungszeitraums im Jahr 1999 bestimmt (Methoden Abschnitt 2.2.5.6). Im Jahr 2001 erfolgte eine Bestimmung des Fruchtansatzes von 7 weiblichen Bäumen von *M. hullettii* unter Ameisenausschluss, d.h. 8-15 Infloreszenzen pro Baum waren vor der Anthese mit Insektenleim vom Belaufen durch Ameisen abgeschirmt worden (insgesamt 67 Infloreszenzen). Als Kontrollen dienten 10 unmanipulierte Infloreszenzen je Baum (70 Infloreszenzen). Der prozentuale Fruchtansatz je Baum errechnete sich aus dem Mittelwert der reifenden Früchte/Blütenanzahl je Infloreszenz.

### **3.2.6 Vergleichende Untersuchungen zur Ursache der Blütenzerstörung**

#### 3.2.6.1 Blühfrequenz

Bei 48 der Bäume wurde innerhalb des Untersuchungszeitraums von 5 Monaten bestimmt, ob ein Baum 1-, 2-, oder 3-mal blüht. Methoden zur phänologischen Erhebung siehe Abschnitt 2.3.2.1.

#### 3.2.6.2 Beschattungsgrad

Für jeden der 50 Bäume wurde zur Bestimmung der Lichtverhältnisse der Beschattungsgrad mit Hilfe eines Ramjenskij-Spiegels (Methode siehe VARESCHI 1980) in 10%-Intervallen geschätzt (0% = keine Beschattung durch andere Bäume; 100% = Beschattung total).

#### 3.2.6.3 Vermessung der Bäume

Zu Beginn der Datenerhebung wurde bei allen 50 Bäumen der Umfang des Stammes in Brusthöhe bestimmt und die absolute Höhe entweder gemessen oder bei großen Bäumen geschätzt. 21 kleinere Bäume (3-6 m Höhe; 11 weibliche und 10 männliche) wurden komplett vermessen, indem die Länge aller Äste und des Stammes bestimmt wurde.

Zur Bestimmung des Zuwachses wurden bei 18 Bäumen (6 weibliche und 6 männliche) jeweils die jüngsten Internodien aller Äste mit einem Drahring locker markiert. Drei Monate später wurde jeder Baum erneut vermessen und die Anzahl der neu dazukommenden Internodien gezählt.

#### 3.2.6.4 Die Stipeln

Die mittlere Anzahl der Stipeln pro Ast wurde bei 47 Bäumen (22 weibliche und 25 männliche; 3-18 m Höhe) zum Zeitpunkt der Anthese bestimmt. Grundlage für den Mittelwert pro Baum bildete die Stipelzahl aller Äste, oder bei großen Bäumen (7-18 m Höhe) die Stipelzahl von mindestens 15 Ästen (aus dem äußeren Kronenbereich bis ~12 m Höhe).

Bei 21 kleineren Bäumen (3-7 m Höhe; 11 weibliche und 10 männliche) wurde zudem die Gesamtzahl der Stipeln und Infloreszenzen je Baum zu Beginn der Untersuchung und erneut nach 3 Monaten erfasst.

Von 6 kleinen Bäumen (Höhe 4-6 m) entfernte ich zu Beginn der Blühzeit alle Stipeln, um die Ameisen durch Aussetzen der Futterkörperproduktion in eine Hungerphase zu versetzen. Diese stipellosen Bäume wurden aufgrund dieses Eingriffs nicht in die vergleichende Datenauswertung der anderen Untersuchungen mit aufgenommen. Alle drei Tage wurde kontrolliert, ob die Ameisen dieser Bäume die Blüten zerstören. Die Koloniedichte der Ameisen in diesen Bäume wurde zu Anfang der Untersuchungen und nach 11 Wochen bestimmt (s.u.). Zur Kontrolle wurden 10 unbehandelte Bäume von vergleichbarer Größe über den gleichen Zeitraum beobachtet.

#### 3.2.6.5 Koloniedichte und -größe

Zur Approximation der Koloniedichte entnahm ich von 31 Bäumen (3-18 m Höhe; 22 weibliche und 9 männliche) je Baum einen distalen, 1 m langen Astabschnitt eines Hauptastes (d.h. stammbürtiger Ast ersten Verzweigungsgrades). Es konnte zu Beginn der Untersuchung nur ein Ast entnommen werden, da 20 der Versuchsbäume nur 2-4 Hauptäste hatten, die mindestens 1 m lang waren. Da die Daten der Ameisenzählungen vergleichbar mit anderen Studien zur Ameisendichte in *Macaranga* sein sollten (FELDHAAR et al. 2000), konnten keine kürzeren Abschnitte gewählt werden. Nach 11 Wochen wurde ein weiteres Mal je Baum alle übrigen 1-3 Hauptäste von 1 m Länge entnommen.

Die Astabschnitte mit den Ameisen wurden separat in Tüten mit Chloroform für einige Minuten verschlossen, und anschließend alle Ameisen ausgezählt. Dabei erfolgte die Zählung getrennt nach Anzahl der Arbeiterinnen, Brut (Puppen, Larven), Eiern und Geschlechtstieren. In 5 Fällen war die Anzahl der Ameisen im Vergleich zu anderen ausgezählten Ästen ungewöhnlich hoch oder niedrig. Hier wurden die Ameisen eines weiteren Astes zur Kontrolle ausgezählt. Es stellte sich heraus, dass die zuerst ausgezählten Äste keine Artefakte waren, sondern tatsächlich die Koloniedichte widerspiegeln.

Die Kolonien der Bäume konnten aufgrund des Versuchsansatzes nicht vollständig ausgezählt werden, jedoch blieb die Ameisenanzahl bei den wiederholten Auszählungen je Baum in den

Astabschnitten von 1 m ungefähr konstant. Daher erschien es gerechtfertigt, für alle Bäume, bei denen die Gesamtlänge aller Äste vorliegt ( $N = 21$ ), die Koloniegröße hochzurechnen. Die geschätzte Koloniegröße errechnet sich aus dem Produkt der Ameisenanzahl/m und der Astlängen+Stammlänge pro Baum. Diese Bestimmung der Koloniegröße unterliegt einem unvermeidbaren methodischen Fehler: Die Koloniedichten dürften in den Nebenästen geringer und im Stamm höher als in den Hauptästen sein. Aus diesen Gründen spiegelt diese Hochrechnung nicht die tatsächliche Koloniegröße wider. Da dieser Fehler aber für alle Hochrechnungen in gleichem Maße gilt, kann die geschätzte Koloniegröße als Vergleichswert zwischen den Bäumen bzw. Kolonien herangezogen werden.

#### 3.2.6.6 Abundanz der Trophobionten

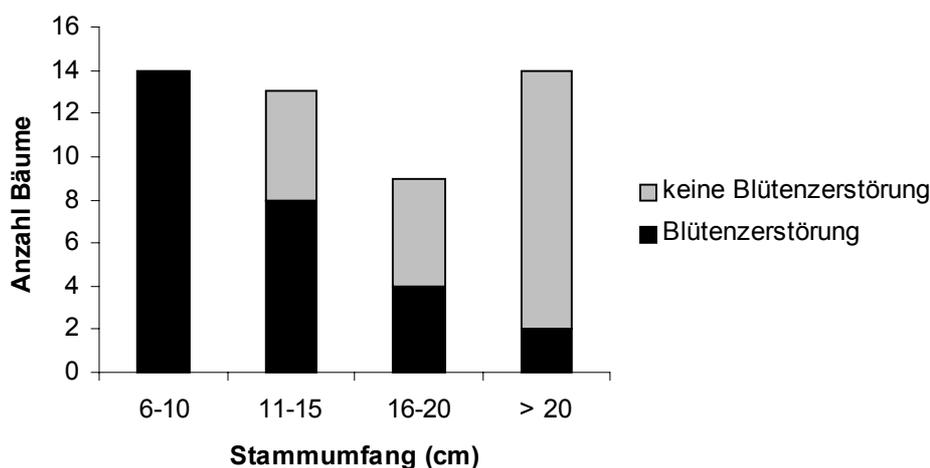
Zur Bestimmung der Verfügbarkeit von Nahrung durch Trophobionten wurde bei 24 der Bäume, deren Ameisen gezählt wurden (16 weibliche und 8 männliche), auch die Anzahl der Schildläuse je 1 m Astabschnitt bestimmt. Die Coccidienzahl wurde getrennt für die apikalen und die basalen Hälften des Astabschnitts notiert, sowie für kleine und große Schildläuse separat aufgenommen.

### 3.3 Ergebnisse

Die Ergebnisse der Untersuchungen werden gruppiert aufgeführt: Die Abschnitte 3.3.1 bis 3.3.5 behandeln die Beobachtungen des Ameisenverhaltens in Bezug auf die Infloreszenzen, die Bestäuber und den Fruchtsatz von verschiedenen *Macaranga*-Arten. In Abschnitt 3.3.6 werden die Ergebnisse der vergleichenden Untersuchungen zur Blütenzerstörung bei *M. hullettii* präsentiert. Zum besseren Verständnis werde ich wegen der Vielfalt der Einzelaspekte einen Teil der Ergebnisse bereits in den jeweiligen Abschnitten diskutieren.

#### 3.3.1 Blütenbeschädigung durch Ameisen

Die Partnerameisen von *M. hullettii* beschädigten häufig die Blüten ihres Wirtes. 56% aller untersuchten Bäume wiesen Blütenzerstörung auf (siehe Abbildung 18). Dabei zeigte sich, dass dies Phänomen vermehrt in Bäumen mit kleinerem Stammumfang auftrat. Über die möglichen Ursachen dieser ungleichmäßigen Verteilung werde ich in Abschnitt 3.3.6 ausführlich zu sprechen kommen.



**Abb. 18: Verteilung des Auftretens von Blütenzerstörung durch *C. mssp.* bei *M. hullettii***  
( $N = 50$  blühende Bäume von *M. hullettii* im Gombaktal)

Wenn Blütenzerstörung durch Ameisen vorkam, dann meist an allen Blüten des gesamten Baums gleichzeitig. Die Ameisen bissen tiefe Wunden in das pflanzliche Gewebe, vorrangig an der Basis der Verzweigungen und des Infloreszenzstiels. Einzelne Ameisen knabberten dabei sehr eifrig an derselben Stelle. Ich habe in zwei Fällen beobachtet, dass einzelne Ameisen ihre Tätigkeit während einer Beobachtungsdauer von 40 bzw. 50 min nicht unterbrochen haben. Meist gesellten sich andere Arbeiterinnen dazu, wenn eine mit dem Beißen begonnen hatte, um dann gemeinsam (bis zu 25 Arbeiterinnen pro Infloreszenz) an der bereits verletzten Stelle zu knabbern (siehe Farbtafel 2). Die Ameisen beschädigten Infloreszenzen in allen Blühstadien, von der kleinen geschlossenen Knospe bis zur reifen Frucht. Bei ihrer destruktiven Tätigkeit ignorierten die Ameisen eventuell vorhandene Futterkörperchen auf den Infloreszenzen, welche ansonsten von ihnen gesammelt wurden (siehe Abschnitt 3.3.4).

Die Schäden an den Infloreszenzen führten zu einer Unterbrechung der Saftzufuhr zu den Infloreszenzen, so dass diese dann distal ab der beschädigten Stelle abstarben. Hatten die Ameisen die Leitbahnen an der Basis des Stiels vollständig durchtrennt, so welkten häufig ganze Infloreszenzen. Je nach Stadium der Infloreszenz unterschieden sich die Schadmuster. Junge Knospen wurden an der Basis des "Köpfchens", junge Infloreszenzen an den Blütenstielen ausgehöhlt. Ältere Infloreszenzen wurden von den Ameisen an der Basis der Verzweigungen unterhöhlt, junge Fruchtstände dagegen sowohl an den Stigmen als auch an der Basis der Gynoeceen, und reifende Fruchtstände an den gehörnten Karpellen. Es schien, als knabberten die Ameisen bevorzugt an frischen, saftigen Pflanzenteilen, vor allem wenn Pflanzensaft austrat (z.B. rezeptive Narben und bereits verletztes Gewebe). Hatten die Ameisen mit der Beschädigung des Leitgewebes begonnen, waren in kurzer Zeit (nach 1-3 Tagen) die Leitbahnen durchtrennt.

**Tabelle 6: Beobachtete Fälle von Blütenzerstörung bei *Macaranga***

Bei *M. hypoleuca* und *M. hosei* sind je zwei Beobachtungen von Blütenzerstörung mit ? gekennzeichnet, da hier die Ameisenart nicht mit Sicherheit bestimmt werden konnte.

<i>Macaranga</i>	<i>C. msp. 1</i>	<i>C. msp. 2</i>	<i>C. msp. 3</i>	<i>C. msp.4</i>
<i>bancana</i>	—	—	1	9
<i>griffithiana</i>	4	—	—	—
<i>hullettii</i>	5	—	1	24
<i>hosei</i>	1?	1?	—	—
<i>hypoleuca</i>	2?	—	—	—

Das Phänomen der Blütenzerstörung konnte ich bei verschiedenen *Crematogaster*- und *Macaranga*-Arten beobachten (siehe Tabelle 6, Bezeichnung der Morphospezies gemäß FIALA et al. 1999). Am häufigsten beobachtete ich Blütenzerstörung bei *M. hullettii* durch *C. msp. 4*. *Crematogaster msp. 3* konnte ich nur einmal in Frasers Hill beim Zerstören von *M. hullettii*-Blüten beobachten. Diese *Crematogaster*-Art zeigte die höchste Intensität an Blütenzerstörung,

bei der sogar die Äste und Blattstiele in Nähe der Infloreszenz teilweise zerbissen wurden. Der Wirtsbaum, *M. hullettii*, dieser Kolonie, wies die Spuren von Fraßschaden durch Eichhörnchen auf (einige Äste waren der Länge nach aufgerissen). Bei kleinen Bäumen von *M. bancana* (ca. 7-8 m Höhe) beobachtete ich mehrfach Blütenzerstörung durch *C. msp. 4* und einmal durch *C. msp. 3* (letztere in Lambir, Borneo). Bei *M. hypoleuca* hab ich zweimal einzelne Äste von großen blühenden Bäumen (ca. 20 m Höhe) mit Blütenzerstörung gesehen, einmal in Frasers Hill und einmal in Ranau, Borneo. Die Bäume von *M. hosei*, bei denen ich Blütenzerstörung beobachtet habe, waren Stockausschläge umgestürzter Bäume (letztere Ameisen wurden nicht bestimmt; vermutlich waren es *C. msp. 1* und/oder 2).

In einem Fall beobachtete ich bei *M. hullettii*, dass die Ameisen einer Kolonie von *C. msp. 4* nicht nur die Infloreszenzen, sondern auch alle Astspitzen der eigenen Wirtspflanze abbiss. Diese Kolonie war zuvor von fremden Ameisen überfallen worden, und hatte im Vergleich zu anderen Kolonien von *C. msp. 4* in *M. hullettii* die höchste Koloniedichte und Außenaktivität (siehe Abschnitt 3.3.6.5). Ansonsten habe ich nie beobachtet, dass anderes wirtseigenes Gewebe, außer Infloreszenzen, von Ameisen zerstört wurde.

Fünf der Bäume von *M. hullettii*, bei denen ich im Jahr 1999 Blütenzerstörung durch Ameisen beobachtet hatte, habe ich zwei Jahre später während der Blütezeiten nochmals auf Blütenschäden untersucht. Nur bei einem dieser Bäume haben die Kolonien im Jahr 2001 Blüten beschädigt. Bei den anderen vier Bäumen waren die Blüten während dieser Blühsaison unbeschädigt. Bei zwei der Bäume wurde die Außenaktivität der Ameisen sowohl 1999 als auch 2001 bestimmt. Die Aktivität hatte bei diesen beiden Bäumen nach 2 Jahren deutlich abgenommen. Im Jahr 1999 betrug die durchschnittliche Anzahl der Ameisen pro Astabschnitt 26 und 37 (je Baum 16 Zählungen). Im Jahr 2001 waren es dagegen nur 15 und 11 (8 bzw. 5 Zählungen je Baum). Dies zeigt, dass das Verhalten der Blütenzerstörung nicht unabdingbar für eine Kolonie festgelegt ist, sondern anscheinend von bestimmten Faktoren beeinflusst wird (siehe Abschnitt 3.3.6).

Bei je zwei kleinen sterilen Bäumen (~1,50 m Höhe) von *M. hullettii* und *M. bancana* habe ich Infloreszenzen dieser Arten in Blattachsen gelegt, und das Verhalten der Ameisen beobachtet. Arbeiterinnen begannen nach etwa 2 min die Infloreszenzen anzuknabbern. In wenigen Sekunden waren bis zu 25 Ameisen damit beschäftigt das Gewebe der Infloreszenzen zu durchtrennen, bis im Laufe von 2-8 Tagen die Infloreszenzen von der Blattachse entfernt waren (2 Beobachtungen je *M. hullettii* bzw. *M. bancana*).

Bei zwei blühenden Bäumen von *M. bancana* habe ich jeweils Infloreszenzen von der eigenen und von einer anderen Pflanze, deren Blüten von den Ameisen beschädigt wurden, in Blattachsen gelegt. Bei einem der Versuchsbäume hatten die Ameisen bereits vor Versuchsbeginn die Blüten ihres Wirtes beschädigt. Dieses Verhalten setzte sich fort: sowohl die

fremden als auch die eigenen experimentell angebotenen Infloreszenzen wurden von den Ameisen angeknabbert. Der zweite *M. bancana*-Baum wies keine Blütenzerstörung auf. Hier ignorierten die Ameisen sowohl die eigenen als auch fremden angebotenen Infloreszenzen. Kamen sie mit den angebotenen Infloreszenzen in Kontakt, liefen sie um sie herum. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass der die "Kastration" auslösende Faktor nicht in einer Eigenschaft der Infloreszenzen liegt, sondern stattdessen auf Seiten der Ameisen zu suchen ist (siehe Abschnitt 3.3.6.5).

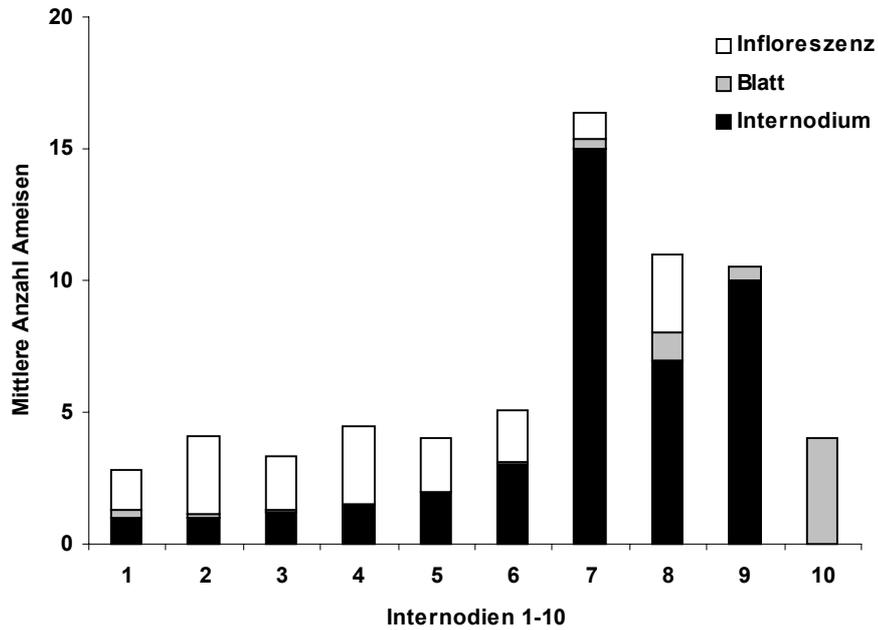
### 3.3.2 Die Außenaktivität der Ameisen in Bezug auf die Infloreszenzen

Aktivitätsmessungen wurden bei *M. hulleitii* morgens und mittags an vier aufeinanderfolgenden Tagen an 12 Bäumen durchgeführt. Alle Bäume wurden von *Crematogaster (Decacrema)* msp. 4 besiedelt (siehe auch Abschnitt 3.3.6.5). Die Außenaktivität der Ameisen unterschied sich weder zwischen den Tageszeiten (mit Wilcoxon-Test paarweise je Tag und Ast getestet;  $P = 0,44$ ; 8x2 Messungen an 12 Bäumen) noch zwischen den beiden Ästen je Baum ( $P = 0,15$ ).

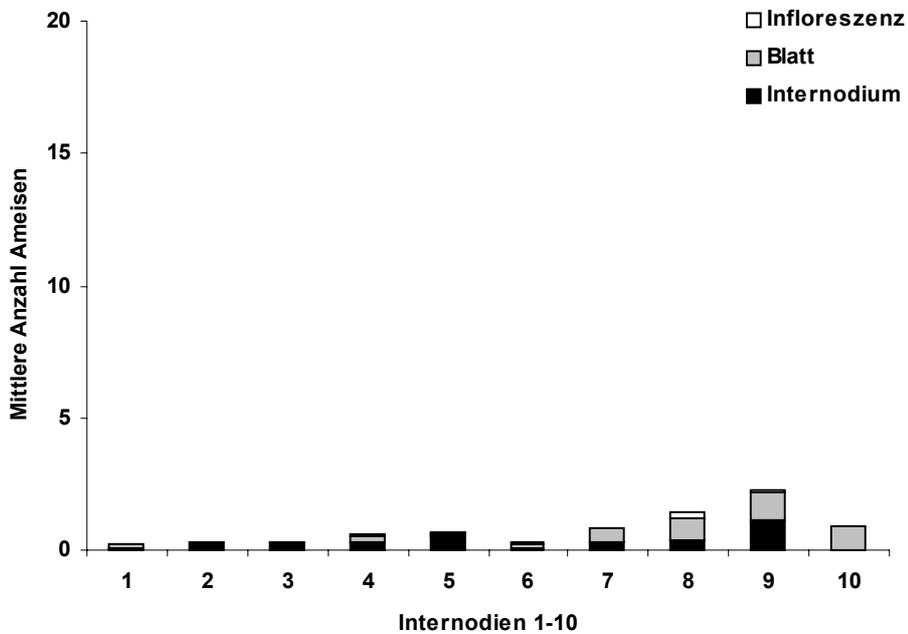
Bei allen Messungen war die Aktivität der Ameisen zur Spitze des Astes hin deutlich höher. Die Ameisen patrouillierten bevorzugt auf den jungen Blättern im Vergleich zu alten Blättern (siehe Abbildung 19 und 20). Insgesamt waren je Baum und Beobachtungsintervall (10 min) im Durchschnitt 22 Ameisen auf einem Astabschnitt von 10 Internodien beobachtet worden (Spannweite 8,2-71,5). Davon entfielen durchschnittlich 1,6 Ameisen auf Infloreszenzen, 10,2 auf die Blätter und 9,7 auf Internodien. Mit anderen Worten: die Ameisenaktivität auf den Infloreszenzen liegt klar unterhalb derjenigen auf Blättern bzw. Internodien.

Bei 8 dieser 12 Versuchsbäume wurde mindestens ein Teil der Blüten von den Ameisen zerstört. Die Außenaktivität der Ameisen korrelierte positiv mit dem Grad an Blütenzerstörung (Rangkorrelation nach Spearman;  $P < 0,005$ ; siehe auch Abschnitt 3.3.6.5). Der Anteil der Ameisen auf den Infloreszenzen korrelierte ebenfalls positiv mit dem Grad an Blütenzerstörung ( $P < 0,005$ ). Dafür patrouillierten bei blütenzerstörenden Kolonien anteilig weniger Ameisen auf den Blättern (negative Korrelation;  $P < 0,01$ ) (siehe Abbildung 21). Der Anteil an Ameisen auf den Internodien korrelierte dagegen nicht mit der Blütenzerstörung ( $P = 0,23$ ).

Vergleichend wurde bei *M. bancana* die Ameisenaktivität von *C. msp. 4* auf blühenden Astabschnitten von 10 Internodien Länge bei sechs Bäumen bestimmt ( $N = 58$  Zählungen). Die Gesamtaußenaktivität der Arbeiterinnen unterschied sich nicht zwischen *M. hulleitii* und *M. bancana* ( $P = 0,08$ ).

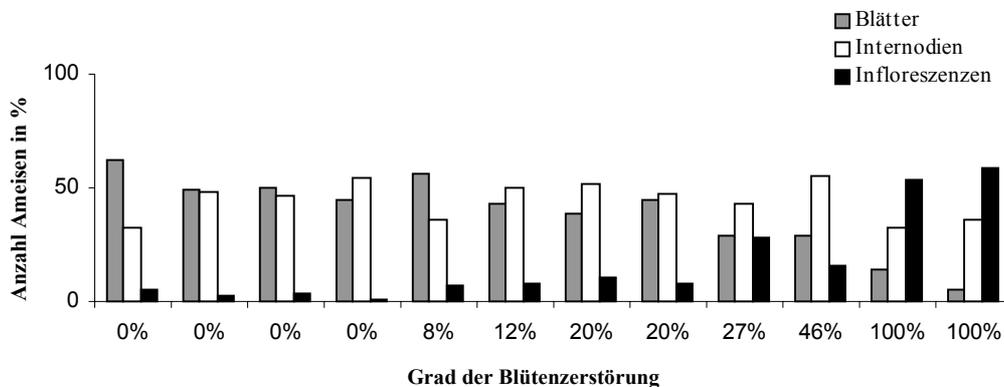


**Abb. 19: Verteilung der Außenaktivität von *C. msp. 4* je Ast mit Blütenzerstörung**  
 Mittlere Anzahl der Ameisen pro Internodium, Infloreszenz, und Blatt eines Baumes, bei dem alle Blüten von den Ameisen zerstört wurden ( $N = 16$  Zählungen/10 min). Das 1. ist das basale Internodium.



**Abb. 20: Verteilung der Außenaktivität von *C. msp. 4* je Ast ohne Blütenzerstörung**  
 Mittlere Anzahl der Ameisen pro Internodium, Infloreszenz und Blatt eines Baumes, bei dem keine Blüten von den Ameisen zerstört wurden ( $N = 16$  Zählungen/10 min). Das 1. ist das basale Internodium.

Es fällt auf, dass Ameisen im Mittel auf Infloreszenzen weniger häufig patrouillierten als auf Blättern. Dies gilt aber nicht für blütenzerstörende Kolonien, bei denen die Außenaktivität auf Infloreszenzen relativ zu den Blättern erhöht war. Abbildung 21 zeigt den Anteil der Ameisen auf den jeweiligen Pflanzenteilen. Die Angaben beziehen sich auf die Messungen zu Beginn der Blütezeit, d.h. die Blüten eines Teils der Bäume waren kurz vor und andere Bäume waren in der Anthese. Ameisen, die auf Infloreszenzen der Bäume mit Blütenschaden patrouillierten, zerstörten dort das Pflanzengewebe. Ameisen der Bäume ohne Blütenschaden taten dies nicht.



**Abb. 21: Ameisenaktivität**

Darstellung der prozentualen Verteilung der Ameisenaktivität auf Blättern, Internodien und Infloreszenzen bei 12 Bäumen von *M. hullestii*. Auf der x-Achse ist der Grad der Blütenzerstörung des jeweiligen Versuchsbaumes angegeben.

### 3.3.2.1 Verhalten der Ameisen in Bezug auf die Bestäuber

Da die Partnerameisen von *M. hullestii* Infloreszenzen belaufen, kann es zu Begegnungen von Ameisen und Thripsen auf den Infloreszenzen oder auch auf den Ästen oder Blattstielen kommen. Dabei gehen sie sich in der Regel aus dem Weg und laufen weiter. Hin und wieder konnte ich beobachten, dass Thripse sogar zu Stipeln liefen, unter denen mehrere Ameisen saßen. Die Thripse drehten nach dem ersten Kontakt mit einer Ameise sofort ab und liefen in eine andere Richtung ( $N = 5$ ). Solange die Thripse sich in den Brakteentaschen aufhielten, kamen sie mit Ameisen nicht in Kontakt, da die Ameisen nicht durch die schmalen Öffnungen entlang der Deckblättchen hindurchschlüpfen können. Dies lässt vermuten, dass es unter natürlichen Bedingungen nicht oder nur ausnahmsweise zu aggressiven Reaktionen von Ameisen gegenüber Thripsen kommt. Deshalb kann nicht generell von einem potentiellen Konflikt zwischen Bestäubern und Partnerameisen in *M. hullestii* ausgegangen werden.

### 3.3.3 Fruchtansatz unter Ausschluss von Ameisen

Der Fruchtansatz von *M. hullettii* ist bei Infloreszenzen, die am Stiel mit Insektenleim bestrichen worden waren, signifikant geringer als bei unbehandelten Infloreszenzen (Wilcoxon-Test, einseitig;  $P < 0,05$ ,  $N = 7$  weibliche Bäumen mit 67 getangelten Infloreszenzen mit 737 Blüten; Mittelwert 68% Fruchtansatz; und 70 Kontrollinfloreszenzen mit 770 Blüten; Mittelwert 79 % Fruchtansatz).

Zwei der Bäume wiesen an den Kontroll-Infloreszenzen von Ameisen beschädigte Blüten auf. Bei diesen beiden Bäumen mit Blütenzerstörung war, wie zu erwarten, der Fruchtansatz der ameisenfreien Infloreszenzen nicht geringer sondern etwas höher im Vergleich zu den Kontrollen (77% zu 68% bzw. 72% zu 70%). Alle restlichen Bäume aber hatten einen geringeren Fruchtansatz an den ameisenfreien Infloreszenzen (Mittelwert 66%) als an den Kontrollen (Mittelwert 82%). Für den höheren Fruchtansatz mit Ameisenzugang könnte eine Schutzwirkung der Ameisen gegen Herbivore verantwortlich sein.

### 3.3.4 Futterkörperchen auf den Infloreszenzen

Wenn die Arbeiterinnen Infloreszenzen belaufen, ohne sie zu beschädigen, sammeln sie häufig Futterkörperchen, welche fast ausschließlich auf jungen Infloreszenzen und Fruchtständen gebildet werden, aber kaum zur Zeit der Anthese (siehe Farbtafel 2). Futterkörperchen werden von mehreren *Macaranga*-Arten auf den Infloreszenzen produziert (z.B. *M. bancana*, *M. hosei*, *M. hullettii*, *M. hypoleuca*). Die meisten Futterkörperchen werden auf den äußeren Blütendeckblättchen gebildet (auf der adaxialen Oberfläche bei *M. hosei*, auf der abaxialen bei Arten der Sektion *Pachystemon*). Auf den Brakteen von *M. hullettii* bilden sich relativ wenig Futterkörperchen (maximal 200/Infloreszenz, nachdem 1 Woche vorher die Infloreszenzen durch eine Barriere aus Insektenleim ameisenfrei gemacht worden waren). Bei *M. bancana* ähneln die äußeren Brakteen in Form und Farbe den Stipeln, welche die Hauptstätte der Futterkörperproduktion darstellen. Die Brakteen von *M. bancana* bilden bis zu 550 Futterkörperchen pro Infloreszenz (gemessen nach 1 Woche ohne Ameisenzugang). Einige wenige Futterkörperchen werden auch auf den Infloreszenzstielen und Blütendeckblättchen gebildet. Blühen die Infloreszenzen auf, verringert sich die Futterkörperproduktion deutlich, vor allem weil die äußeren Brakteen abfallen, auf denen die meisten Futterkörperchen gebildet werden. Bei weiblichen Bäumen setzt zur Zeit der Fruchtreife auf den Fruchtständen die Futterkörperproduktion wieder verstärkt ein. Die Futterkörperchen von jungen Blüten- und Fruchtständen werden von den Ameisen gesammelt und eingetragen (siehe Farbtafel 2).

Bei *M. bancana* zeigte sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen Ameisenaktivität auf den Infloreszenzen und Futterkörperchenproduktion. Es frequentierten signifikant mehr Ameisen junge Infloreszenzen mit hoher Futterkörperproduktion als Infloreszenzen in Anthese mit geringer Futterkörperproduktion (Whitney U-Test, zweiseitig;  $P < 0,005$ ; Mittelwert  $7 \pm 11$  SA; Spannweite 0-75 Ameisen/10 Infloreszenzen/Ast;  $N = 58$  Zählungen von 6 Bäumen). Im Vergleich dazu war die Ameisenaktivität auf Infloreszenzen von *M. hullettii* insgesamt geringer (0-21 Arbeiterinnen pro Astabschnitt mit 10 Infloreszenzen). Auch gab es keine Unterschiede in der Ameisenaktivität zwischen jungen und aufgeblühten Infloreszenzen ( $P = 0,98$ ;  $N = 192$  Zählungen von 12 Bäumen).

### 3.3.5 Untersuchungen zu potentiellen Barrieremechanismen

Üblicherweise bevorzugen die Ameisen bei ihren Außenaktivitäten junge Pflanzenteile, insbesondere junge Blätter. Dies führt zu der Frage, warum junge Infloreszenzen von Ameisen, die keine Blüten zerstören, in so geringem Maß frequentiert werden. Gibt es Barrieremechanismen, die verhindern, dass Ameisen die Blütenstände zur Zeit der Anthese belaufen? Solche Barrieren könnten entweder mechanischer oder chemischer Natur sein. Die zweite sich daraus ergebende Frage ist, ob den Infloreszenzen, welche von Ameisen zerstört werden, solche Barrieren fehlen.

#### 3.3.5.1 Wachs auf den Infloreszenzen als ameisenabwehrende Barriere?

Die Infloreszenzstiele von *M. hullestii*, deren Stamm und Äste nicht bewachst sind, weisen zur Zeit der Anthese eine Wachsbeschichtung auf. Es stellt sich die Frage, ob hier das Wachs eine mechanische Barriere darstellt, welche die Ameisen von den Blüten zur Zeit der Anthese fernhalten.

Bei *M. hullestii* waren die Ameisen offensichtlich durch eine Wachsschicht auf den Infloreszenzstielen beim Laufen behindert. Sie liefen auf den Infloreszenzstielen deutlich langsamer als auf den übrigen Pflanzenteilen, und schienen mit den Tarsen Halt zu suchen, als wenn sie rutschten. Außerdem putzten sie sich häufiger während sie auf den Infloreszenzen liefen. Auch auf Infloreszenzen von *M. bancana* hatten die Ameisen offenbar Schwierigkeiten zu laufen. Die Infloreszenzen von *M. bancana* sind nicht bewachst sondern mit kurzen Härchen dicht besetzt. Die Arbeiterinnen laufen auf dieser Behaarung zögerlich und stockend. Festzuhalten bleibt, dass Wachs (oder Behaarung) das Belaufen nicht gänzlich verhindert, aber doch stark behindert.

Das Wachs der Infloreszenzen von *M. hullestii* bildet sich während der Ontogenese bereits auf den jungen Knospen, ab etwa dem 8. Tag. Die Wachsbildung beginnt an der Basis der Hüllblätter, welche die Knospen umgeben. In diesem Stadium ist die Infloreszenz etwa 3,5 cm lang. Zur selben Zeit beginnen die Brakteen, auf der abaxialen Oberfläche Futterkörperchen zu produzieren (siehe Abschnitt 3.3.4). Mit zunehmendem Wachstum der Infloreszenzen wird der gesamte Infloreszenzstiel mit einer Wachsschicht überzogen. Nach manuellem Abwischen des Wachses war nach 3 Tagen eine neue Bereifung sichtbar. Erst zum Zeitpunkt der Anthese versiegt die Neubildung des Wachses.

Trotz der offensichtlichen Schwierigkeiten der Ameisen, auf wachsbereiften Pflanzenoberflächen zu laufen, unterschied sich die Frequentierung der Infloreszenzen durch Ameisen nicht zwischen abgewischten Infloreszenzen und den Kontrollen je Baum (Wilcoxon-Test, zweiseitig;

$P = 0,24$ ; je 2 x 10 Infloreszenzen von 6 weibliche Bäume). Auch der Fruchtansatz der abgewischten Infloreszenzen unterschied sich nicht signifikant von dem der Kontrollen (Median 85% bzw. 84%; Wilcoxon-Test, zweiseitig;  $P = 0,35$ ).

Dieser überraschende Befund, dass nämlich die Wachsbereifung bei Infloreszenzstielen von *M. hullettii* keinen signifikanten Einfluss auf die Ameisenaktivität auf den Infloreszenzen und den Fruchtansatz hat, steht im Gegensatz zu einer weiteren auffälligen Beobachtung. Ameisen bohrten in abgewischten Infloreszenzen signifikant häufiger Eingangslöcher, und sie höhlten einige Infloreszenzen sogar aus (Wilcoxon-Test, zweiseitig;  $P < 0,05$ ). Generell habe ich Eingangslöcher, die von den Ameisen gebohrt wurden, häufiger in Infloreszenzstielen von *M. hullettii* als bei anderen *Macaranga*-Arten beobachtet. Die Ameisen bohrten vor allem Löcher in den Stielen von älteren Infloreszenzen und Fruchtständen. Bei Infloreszenzen dieses Stadiums wird kein neues Wachs nach Abrieb nachgebildet (s.o.). Bei *M. bancana* habe ich nur einmal ein von den Ameisen gebohrtes Loch in einem Infloreszenzstiel gesehen.

Die Infloreszenzstiele von *M. hullettii* unterscheiden sich, außer in der Wachsbereifung, auch in ihrer Länge von denen von *M. bancana*. Bei *M. hullettii* entsprechen die Infloreszenzstiele in Länge und Dicke etwa einem für Ameisen besiedelbaren Astabschnitt (~0,8 cm im Durchmesser und bis zur ersten Verzweigung ~6 cm lang). Die Infloreszenzstiele von *M. bancana* sind dagegen viel kürzer (bis zur ersten Verzweigung ~1,5 cm lang und ~1,1 cm im Durchmesser). Möglicherweise ist die Bereifung auf den Infloreszenzen ein Schutz vor dem Anbohren durch die Ameisen, und zwar nur bei Infloreszenzen, die in ihren Maßen besiedelbaren Ästen ähneln. Eine verringerte Haftung der Ameisen erscheint insbesondere im Hinblick auf das Beißen eines Eingangslöcher von Nachteil für die Ameisen (aber vorteilhaft für die Pflanze). Das Anbohrverhalten der Arbeiterinnen in Infloreszenzstiele unterschied sich nicht von dem an Zweigen gezeigten Verhalten (siehe Farbtafel 2). Vielleicht können die Ameisen beide Pflanzenteile nicht ausreichend unterscheiden, wenn sie sich sowohl in den Maßen als auch der Oberflächenstruktur gleichen (wachsfree Infloreszenzstiele). Andere *Macaranga*-Arten bilden behaarte Infloreszenzstiele, obwohl deren Äste unbehaart sind (z.B. *M. pearsonii* und *M. petanostyla*). Die Behaarung auf den Infloreszenzstielen unbehaarter Arten könnte möglicherweise eine ähnliche Funktion haben.

### 3.3.5.2 Experimente zu ameisenabwehrenden Substanzen auf den Infloreszenzen

Getestet wurde das Ameisenverhalten in Bezug auf experimentell mit Infloreszenzen bzw. mit deren Extrakten behandelten Stellen auf der Pflanzenoberfläche. Die Versuchsreihen unterschieden sich in ihrer Ameisenfrequenz nicht signifikant von den Kontrollen (Kruskal Wallis H-Test;  $P = 0,16$ ;  $N = 132$ ). Generell reagierten die Ameisen auf jede Art der Manipulation - also auch bei den Kontrollen (Blattstiele, Wasser, Lösungsmittel) - mit Irritation. In manchen Versuchen führte dies zu einer erhöhten Aktivität. Im Schnitt unterschieden sich die Versuchsreihen jedoch kaum, da nicht die absolute Anzahl der Ameisen auf den Blattstielen, sondern die relativen Häufigkeiten der Ameisenbewegungen gewertet wurde. Vor Beginn der Versuche waren es im Mittel 24 ( $\pm 10$  SA), direkt nach dem Bestreichen 27 ( $\pm 19$  SA) Frequentierungen durch Ameisen. Die Aktivität ließ im Laufe von 20 min bei einigen Versuchen nach. Statistisch gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den Beobachtungen (alle Versuchsreihen paarweise gegeneinander mit Wilcoxon-Test getestet; n.s.), d.h. die Frequentierung der einzelnen Blattstiele durch Ameisen blieb auch im Laufe der Beobachtungsdauer von 20-60 min in der gleichen Größenordnung.

In einigen Fällen rekrutierten die Ameisen auf die bestrichene Stelle (sowohl bei Extrakten als auch bei Kontrollen), kehrten jedoch meist wieder um (Spannweite 0-100% umkehrende Ameisen; Mittelwert 58%  $\pm 31,9$  SA;  $N = 132$  Versuche). Verhältnismäßig wenig Arbeiterinnen liefen über die bestrichene Stelle hinweg, gleichgültig ob sie aus der Richtung des Blattes oder des Nestes den Blattstiel entlang liefen (Mittelwert 42%;  $N = 132$  Versuche). Letzteres taten die Ameisen meist zögerlich, nachdem sie zuvor eine zeitlang an der bestrichenen Stelle verharrt hatten. Im Vergleich dazu liefen die Ameisen auf unmanipulierten Blattstielen meist ohne umzukehren entlang (Mittelwert 94%  $\pm 3,7$  SA;  $N = 10$  Beobachtungen). Auf manipulierten Blattstielen hielt dagegen die Störung durch das Bestreichen mit Extrakt bzw. Lösungsmittel etwa eine Stunde an. Erst danach zeigten die Ameisen ihr normales Verhalten und liefen ohne zu zögern über die bestrichene Stelle hinweg.

Eine ameisenabwehrende Wirkung der Infloreszenzen konnte also nicht nachgewiesen werden. Auffällig ist, dass die Ameisen sich durch alles, was auf die Pflanzenoberfläche gestrichen wurde (sogar durch reines Wasser) irritieren ließen. Dieses Verhalten rührt möglicherweise daher, dass das Reiben oder Betupfen mit einer Substanz die Pheromonspuren der Ameisen verwischt.



**Farbtafel 2:** Teile von Infloreszenzen und Fruchtblände von *Macaranga* und Arbeiterinnen von *Crematogaster* (*Decacrema*). (1) Arbeiterinnen von *C. msp. 4* bohren ein Eingangslloch in einen Stiel eines Fruchtblands von *M. hullettii*. Die Wachsberiefung ist teilweise abgerieben. (2) Fruchtbland einer *M. hullettii* mit von Ameisen gebohrtem Loch. (3) Fruchtbland von *M. hullettii*, dessen Stiel nach dem Abwischen der Wachsberiefung von *C. msp. 4* angebohrt und ausgehöhlt worden war. (4 + 5) *C. msp. 4* beim Zerstören von männlicher *M. hullettii*-Infloreszenz. (6) *C. msp. 4* beim Unterhöhlen der Gynoceen von *M. hullettii*. (7) Ameisen durchbohren Knospe von *M. bancana*. (8) *C. msp. 4* beim Zerstören einer männlichen Infloreszenz von *M. bancana*. (9) Junge Infloreszenz von *M. bancana* mit Futterkörperchen. (10) Arbeiterin mit einer Schildlaus auf Infloreszenz von *M. hypoleuca*. Diese Ameise transportiert die Schildlaus unter unnatürlichen Bedingungen, nachdem der Ast abgeschnitten war. (11) Von *C. msp. 3* beschädigte Knospe von *M. hullettii*. (12) Ameisen beim Sammeln von Futterkörperchen auf junger Infloreszenz von *M. bancana*.

**Tabelle 7: Statistische Zusammenhänge der Parameter von blühenden *M. hullettii***

Geschlecht des Baumes, Blühfrequenz, Blütenzerstörung, Beschattungsgrad, Stammumfang, Baumhöhe von 50 Bäumen. Mittlere Stipelzahl/Ast von 47 der Bäume, Zählungen von Ameisen bei 31 Bäumen, Schildlauszahl von 24 Bäumen. Stipelgesamtzahl, Baumgröße in Ast- + Stammlängen und Koloniegröße von 21 Bäumen, Ameisenaktivität von 12 Bäumen. Der Samenansatz wurde von 19 weiblichen Bäumen erhoben. "Ameisen" bezeichnet die Summe von Brut und Arbeiterinnen. Der Vergleich ordinalskaliertter Variablen wurde mit der Rangkorrelation nach Spearman getestet. Der Vergleich zweier Kategorien (z.B. Geschlecht männlich/weiblich, Blütenzerstörung ja/nein) erfolgte mit dem Whitney U-Test. Relative Häufigkeiten zwischen Kategorien wurden mit dem Fisher-exact Test gegeneinander getestet. Positive Korrelationen sind blau, negative Korrelationen rot markiert.

	Blühfrequenz	Samenansatz	Beschattungsgrad	Schildläuse/m Ast	Ameisen/m Ast	Arbeiterinnen/m Ast	Brut/m Ast	Arbeiterinnen/Brut	Ameisenaktivität	Alate/m Ast	Koloniegröße	Summe Stipeln/Baum	mittlere Stipelanzahl/Ast	Baumhöhe	Ast-und Stammlängen	Stammumfang	Blütenzerstörung
Baum-Geschlecht	<0,05		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,01
Blühfrequenz		n.s.	<0,01	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,05	n.s.	n.s.	<0,05
Samenansatz			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,05	n.s.	<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,001
Beschattungsgrad				n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,05	n.s.	<0,005	<0,005
Schildläuse/m Ast					n.s.	n.s.	n.s.	<0,05	<0,05	n.s.	<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Ameisen/m Ast						<0,001	<0,001	n.s.	<0,05	n.s.	<0,05	n.s.	<0,05	<0,05	n.s.	n.s.	n.s.
Arbeiterinnen/m Ast							<0,01	n.s.	<0,005	n.s.	<0,05	n.s.	<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Brut/m Ast								<0,001	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Arbeiterinnen/Brut									<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Ameisenaktivität										<0,005	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,005	<0,005
Alate/m Ast											<0,001	<0,05	<0,05	n.s.	<0,005	<0,001	<0,005
Koloniegröße												<0,01	n.s.	n.s.	<0,001	<0,05	<0,005
Stipeln/Baum													n.s.	n.s.	<0,001	n.s.	n.s.
Stipelanzahl/Ast														<0,01	<0,05	<0,001	<0,01
Baumhöhe															n.s.	<0,001	<0,05
Astlängen																<0,005	<0,005
Stammumfang																	<0,001

### 3.3.6 Vergleichende Untersuchungen zur Ursache der Blütenzerstörung

In Tabelle 7 sind die statistischen Zusammenhänge der Messwerte von Versuchsbäumen von *M. hullettii* (22 weibliche und 28 männliche) zusammengefasst

Die letzte Spalte der Tabelle 7 listet alle signifikanten Korrelationen (negativ bzw. positiv) auf, welche die Blütenzerstörung mit den gemessenen Parametern aufweist. Überwiegend sind dies Parameter, die direkt oder indirekt mit der Größe des Baumes in Zusammenhang stehen. Die Parameter werde ich im Folgenden detailliert behandeln.

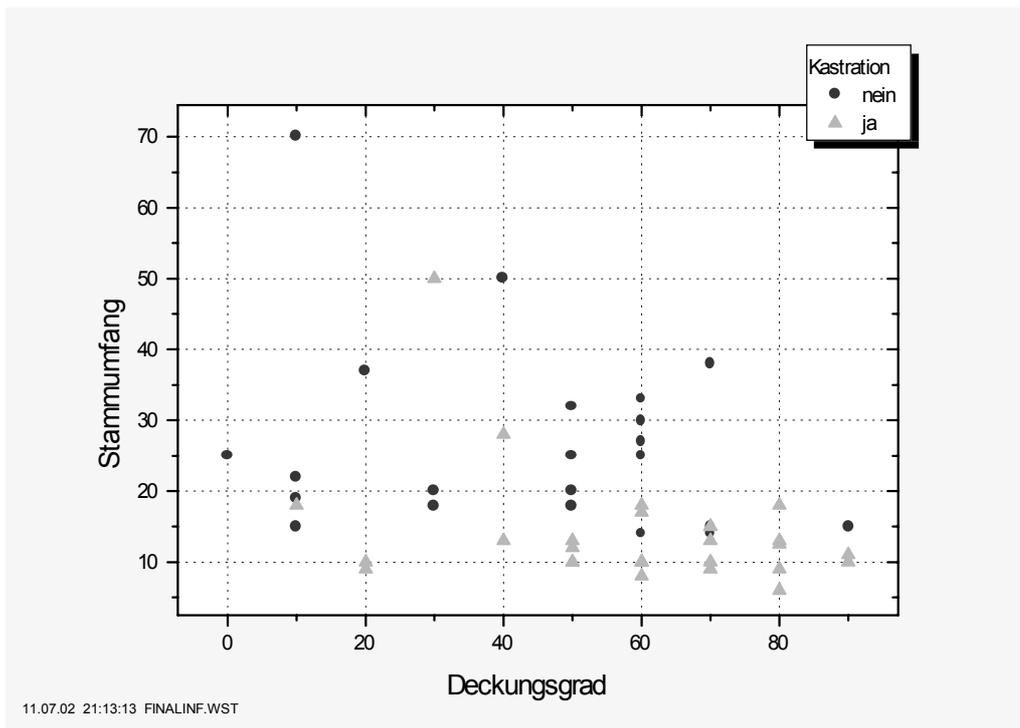
**Das Geschlecht der Bäume**—Bei 28 der 50 Bäume (56%) wurden Blüten durch die Ameisen beschädigt oder zerstört. Die Blüten weiblicher Bäume (17 von 22) wurden signifikant häufiger durch Ameisen beschädigt als die der männlichen Bäume (11 von 28). Dies könnte darin begründet sein, dass ich den Schaden durch Ameisen bei weiblichen Bäumen über einen längeren Zeitraum als bei männlichen Bäumen erhoben habe, da auch Schäden an Fruchtständen in die Wertung mit eingingen. Also hatten die Ameisen weiblicher Bäume etwa 3 Monate Zeit Blüten- bzw. Fruchtstände zu schädigen. Bei männlichen Bäumen beschränkte sich die Lebensdauer (und damit die Messdauer) der Infloreszenzen auf einen Zeitraum von etwa 1 Monat.

Wie zu erwarten war, korrelierte der Samenansatz weiblicher Bäume ( $N = 19$ ) hochsignifikant negativ mit dem Blütenschaden.

**Die Blühfrequenz**—Während der Dauer von 5 Monaten blühten 26 Bäume einmal, 24 Bäume mehr als einmal. Bäume unter besseren Lichtverhältnissen blühten häufiger als Bäume an schattigen Standorten. Das deutet auf eine Ressourcenlimitierung der Reproduktion von *M. hulleitii* hin. Außerdem waren mehrfach blühende Bäume tendenziell höher. Dies könnte damit zusammenhängen, dass höhere Bäume weniger beschattet sind, was sich an der negativen Korrelation von Deckungsgrad und Baumhöhe zeigt. Zudem wurden die Blüten von Bäumen, die häufiger blühten, signifikant weniger beschädigt.

**Der Beschattungsgrad**—Bäume unter schlechteren Lichtverhältnissen wurden signifikant häufiger kastriert ( $P < 0,005$ ). Zudem korrelierte die Baumhöhe und der Stammumfang negativ mit dem Beschattungsgrad (siehe Abbildung 22). Dies könnte bedeuten, dass (1) Bäume unter besseren Lichtverhältnissen besser wachsen, und (2) dass größere und ältere Bäume sich an geeigneten Standorten etablieren konnten und nun über die Beschattung durch andere Pflanzen hinausgewachsen sind.

Es könnte sein, dass Bäume, die unter schlechteren Lichtverhältnissen wachsen und weniger häufig blühen, wegen der schlechteren Standortverhältnisse häufiger von den Ameisen kastriert werden. Daran schließt sich die Vermutung, dass Ameisen die Blüten dann zerstören, wenn die Ressourcen für die Wirtspflanze aufgrund schlechter Standortbedingungen knapp sind. Diese Annahme wird später detailliert aufgegriffen (siehe Abschnitte 3.3.6.2 und 3.3.6.3).



**Abb. 22: Zusammenhang von Stammumfang, Beschattungsgrad und Blütenzerstörung**  
 N = 50 Bäume von *M. hullettii*

### 3.3.6.1 Die Ameisenarten

Die Ameisen konnten nicht in jedem Fall eindeutig bestimmt werden, da nur wenig weibliche Geschlechtstiere von den Versuchsbäumen gesammelt werden konnten, ohne die Bäume zu fällen (die Königin sitzt normalerweise im Stamm). Die Unterscheidung der *Decacrema*-Arten anhand der Arbeiterinnen ist sehr schwierig und gelingt nur für einige Morphospezies. Mit hoher Wahrscheinlichkeit handelt es sich bei allen Kolonien um Ameisen von *Crematogaster* (*Decacrema*) msp. 4 oder msp. 1. Keiner der untersuchten Bäume war von *C. msp. 3* besiedelt, welche ebenfalls als potentieller Besiedler von *M. hullettii* in Frage kommt (Bezeichnung der Morphospezies gemäß FIALA et al. 1999). Trotz dieser Schwierigkeiten bei der Bestimmung konnten neun Kolonien anhand von weiblichen Alaten bzw. Königinnen sicher bestimmt werden (6 × msp. 4; 3 × msp. 1). Zur Bestimmung der restlichen Kolonien standen nur Arbeiterinnen zur Verfügung, ihre Artzugehörigkeit gebe ich daher unter Vorbehalt an: 23 der 32 Bäume waren vermutlich von *C. msp. 4* und 9 Bäume von *C. msp. 1* besiedelt.

Die beiden Morphospezies unterschieden sich nicht in der Häufigkeit des Kastrationsverhaltens (Fisher-exact Test;  $P = 0,98$ ; 5 von 9 Kolonien von *C. msp. 1* und 19 von 23 Kolonien von *C. msp. 4* zerstörten Blüten). Es zeigten sich aber Unterschiede in der Intensität der Blütenzerstörung. Die von *C. msp. 4* beschädigten Blüten waren deutlich stärker zerbissen, als die von *C. msp. 1* beschädigten Blüten.

**Tabelle 8: Unterschiede und Gemeinsamkeiten von *C. msp. 1* und *4*.**

<i>C. msp. 1</i> ( $N = 9$ Kolonien)	<i>C. msp. 4</i> ( $N = 23$ Kolonien)
	gleiche Kastrationshäufigkeit
	gleiche Anzahl Arbeiterinnen
Mittelwert Arbeiterinnen: 414 ± 201 SA (Spannweite 117-712)	Mittelwert Arbeiterinnen: 490 ± 243 SA (Spannweite 58-891)
weniger Brut: Mittelwert: 139 ± 102 SA (Spannweite 25-367)	mehr Brut: Mittelwert: 374 ± 244 SA (Spannweite 5-981)
Ratio Arbeiterinnen/Brut höher	Ratio Arbeiterinnen/Brut kleiner
größere Bäume	kleinere Bäume
weniger Stipeln/Ast	mehr Stipeln/Ast
Ameisendichte steigt linear mit mittlerer Stipelzahl/Ast	keine Korrelation zwischen Ameisendichte und Stipelzahl/Ast
geringere Intensität der Blütenbeschädigung	höhere Intensität der Blütenbeschädigung
Stipelzahl/Ast korreliert nicht mit der Kastrationshäufigkeit	zerstört häufiger Blüten von Bäumen mit mehr Stipeln/Ast

*Crematogaster msp. 1* kam signifikant häufiger in Bäumen mit dickerem Stamm (Whitney U-Test, zweiseitig;  $P < 0,05$ ) und in höheren Bäumen ( $P < 0,005$ ) vor. Zudem wiesen von *C. msp. 1* besiedelte Bäume tendenziell weniger Stipeln pro Ast auf ( $P < 0,01$ ). *Crematogaster msp. 4* zerstörte signifikant häufiger Blüten von Bäumen mit mehr Stipeln/Ast ( $P < 0,05$ ; siehe auch Abschnitt 3.3.6.3). Aber bei Bäumen, die von *C. msp. 1* besiedelt waren, unterschied sich die Anzahl der Stipeln je Ast nicht signifikant zwischen kastrierten und nicht kastrierten Bäumen ( $P = 0,11$ ). Die Abnahme der Stipelzahl mit zunehmender Baumgröße könnte erklären, dass *C. msp. 1*, die häufiger in großen Bäumen vorkam, auch Bäume mit geringerer Stipelzahl besiedelte.

*Crematogaster msp. 1* wies weniger Brut/m Ast auf als *C. msp. 4* ( $P < 0,005$ ), aber in der Anzahl der Arbeiterinnen unterschieden sich die Arten nicht. Dies kommt auch im Verhältnis

Arbeiterinnen/Brut zum Ausdruck: bei *C. msp. 1* war es signifikant höher als bei *C. msp. 4* ( $P < 0,05$ ). Während Kolonien der letzteren Art meist nur knapp mehr Arbeiterinnen als Brut aufwiesen, lag die Zahl der Arbeiterinnen von *C. msp. 1* meist um das vierfache über der Brut (Mittelwert 3,7,  $N = 8$ ).

Sowohl alle 21 komplett vermessenen Bäume als auch die 12 Bäume, an denen die Ameisenaktivität bestimmt wurde, waren von *C. msp. 4* besiedelt. Daher lassen sich Parameter, die sich auf diese Messungen beziehen, nicht zwischen den beiden Ameisenarten vergleichen.

Die Unterschiede zwischen den Ameisenarten deuten darauf hin, dass *C. msp. 1* bevorzugt sekundär in größeren Bäumen siedelt, während *C. msp. 4* zu Beginn der Ontogenese des Systems mit *M. hulleitii* assoziiert ist. Nicht nur die Baumhöhe und Stammdicke sondern auch die Stipelmenge sind Anzeiger für das Alter des Baumes (s.u.).

**Die Besiedlungsdichte**—Bei 24 von 31 Kolonien, von denen die Ameisendichte bestimmt wurde, beobachtete ich Blütenzerstörung. Es bestand kein Unterschied in der Ameisendichte zwischen blütenzerstörenden und nicht blütenzerstörenden Kolonien (Whitney U-Test, zweiseitig;  $P = 0,22$ ). Es wurden also dünnbesiedelte Bäume im gleichen Maß kastriert wie dicht besiedelte Bäume. Dies deutet darauf hin, dass Nistraumknappheit kein unmittelbarer Auslöser für das Kastrationsverhalten ist.

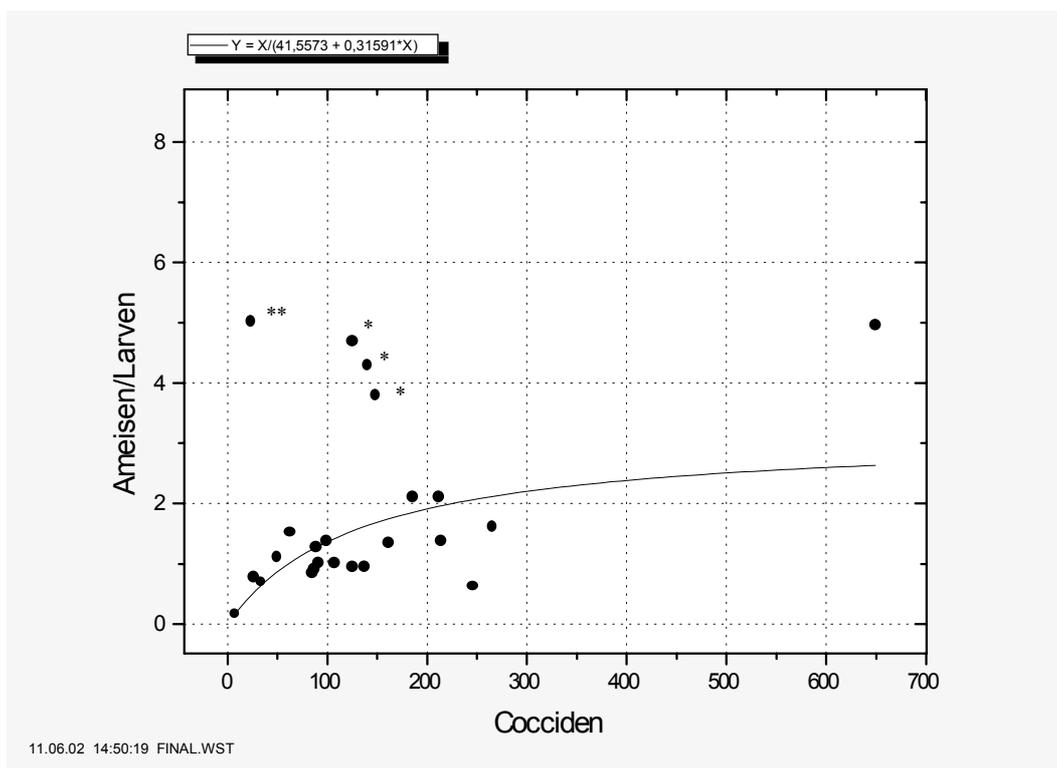
### 3.3.6.2 Untersuchungen zu potentieller Nistraumlimitierung

Eine für die Ameisen wichtige Ressource, die vom Wachstum des Wirtes abhängt, ist der Nistraum. Um zu testen, ob Nistraumlimitierung eine Rolle spielt, wurde zusätzlich zu den in Tabelle 7 aufgeführten Parametern das Astwachstum der Bäume bestimmt. 18 der Versuchsbäume wurden erneut nach 11 Wochen vermessen. Die Bäume zeigten einen durchschnittlichen Zuwachs von 11,9% (SA 6,5; Median 9,8; Spannweite 3,2-26,9%). Die Wachstumsrate korrelierte jedoch nicht mit dem Grad der Blütenzerstörung (Rangkorrelation nach Spearman;  $P = 0,20$ ). Die Wachstumsrate korrelierte negativ mit dem Beschattungsgrad (Rangkorrelation nach Spearman;  $P < 0,05$ ). Auch hatten Bäume mit einer höheren Blühfrequenz eine höhere Wachstumsrate ( $P < 0,005$ ). Es zeigt sich also, dass Bäume unter schlechteren Lichtverhältnissen eine geringere Wachstumsrate haben. Bäume mit geringeren Domatienzuwachs wiesen jedoch keinen signifikant höheren Grad an Blütenzerstörung auf als Bäume mit hohem Domatienzuwachs. Dieser Befund, zusammen mit dem Ergebnis, dass dünnbesiedelte Bäume im gleichen Maß kastriert werden wie dicht besiedelte Bäume, weist darauf hin, dass Nistraumlimitierung keine vorrangige Rolle für die Blütenzerstörung spielt.

## 3.3.6.3 Untersuchungen zu potentieller Nahrungslimitierung

**Die Schildläuse**—Im Folgenden wird dargestellt, dass die Blütenzerstörung auch nicht unmittelbar mit einer Nahrungsknappheit zusammenhängt.

Die Abundanz der Schildläuse pro Meter Ast (Spannweite 8-649; Median 116; Mittelwert  $141 \pm 129$  SA;  $N = 24$ ) korrelierte nicht mit der Blütenzerstörung durch die Ameisen (bei 19 von 24 Bäumen wurden Blüten durch die Ameisen beschädigt). Die Anzahl der Schildläuse korrelierte auch nicht mit der Koloniedichte der Ameisen oder der Menge an Brut. Für *C. msp. 4* zeigte sich aber eine positive Korrelation der Coccidenzahl mit dem Verhältnis Arbeiterinnen/Brut (siehe Abbildung 23). Waren also viele Arbeiterinnen im Verhältnis zur Brut vorhanden, so fanden sich auch tendenziell mehr Schildläuse im Ast. Im Anhang (Tabelle 9) sind weitere Zusammenhänge der Schildlaus- und der Ameisenzahlen in den Ästen im Detail dargestellt.



**Abb. 23: Zusammenhang von Schildlauszahl und Verhältnis Arbeiterinnen/Brut**

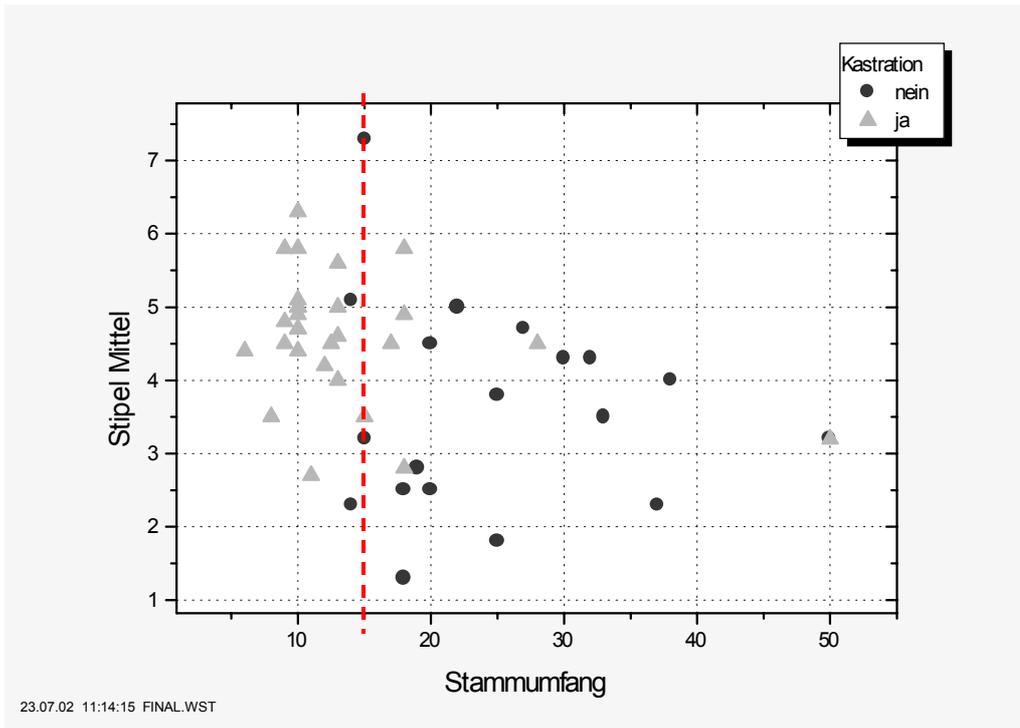
Hyperbolische Regression des Zusammenhangs zwischen Schildlausanzahl und dem Verhältnis der Arbeiterinnen/Brut pro Meter Astabschnitt ( $R^2 = 0,784$ ,  $N = 24$  Bäume). Mit \* markierte Bäume wurden von *C. msp. 1* besiedelt, alle anderen von *C. msp. 4* (siehe Abschnitt 3.3.6.7). Die mit \*\* markierte Kolonie war vermutlich am Absterben (siehe Abschnitt 3.3.6.8).

**Die Stipeln**—Die Stipeln als Träger der Futterkörperchen sind ein wichtiger Ressourcenlieferant für die Ameisen. Die Gesamtzahl der Stipeln pro Baum (Spannweite 38 - 171; Mittelwert  $88,2 \pm 36,3$  SA;  $N = 21$  Bäume) korrelierte erwartungsgemäß mit der Baum- bzw. Koloniegröße.

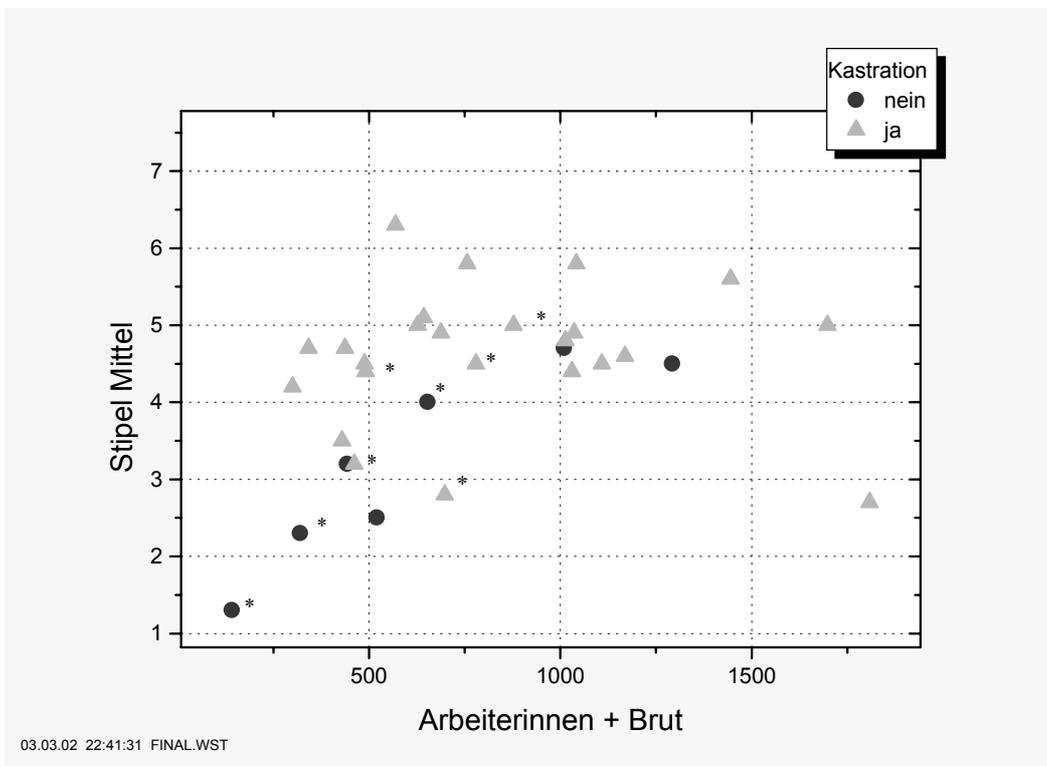
Überraschenderweise korrelierte die mittlere Stipelzahl pro Ast (Spannweite 1,3-7,3; Mittelwert  $4,2 \pm 1,2$  SA;  $N = 47$  Bäume) positiv mit der Blütenzerstörung. Dies widerspricht nicht nur der Hypothese, dass Blütenzerstörung eine direkte Folge von Nahrungsknappheit sein könnte, sondern es wurden sogar mehr Bäume mit hoher Stipelzahl/Ast kastriert (siehe Abbildung 24). [Vorausgesetzt, die Futterkörperchenproduktivität der Stipeln wächst nicht mit der Baumgröße, so dass die verringerte Stipelzahl ausgeglichen wird.]

Die durchschnittliche Stipelzahl pro Ast korrelierte positiv mit der Koloniedichte, und zwar sowohl mit der Anzahl der Arbeiterinnen als auch mit der Anzahl der Brut pro Meter Astabschnitt. In Abbildung 25 ist zu erkennen, dass die Ameisendichte der Kolonien von *C. msp. 1* linear mit der Zunahme an Stipeln/Ast ansteigt ( $R^2 = 0,92$ ;  $N = 8$ ). Betrachtet man jedoch nur Kolonien von *C. msp. 4*, besteht keine Beziehung zwischen Stipelzahl und Koloniedichte (Rangkorrelation nach Spearman;  $P = 0,17$ ;  $N = 23$ ).

Die mittlere Anzahl der Stipeln pro Ast wies noch andere Korrelationen auf, die gegen die Kastrations-Hypothese aufgrund von Nahrungsknappheit sprechen. Die mittlere Stipelzahl nahm relativ zur Baumgröße mit zunehmendem Wachstum des Baumes ab. Auch wiesen Bäume mit reproduktiven Kolonien tendenziell weniger Stipeln/Ast auf. Das heißt, reproduktive Kolonien erhielten von ihrem Wirt relativ weniger Nahrung in Form von Futterkörperchen als junge Kolonien.



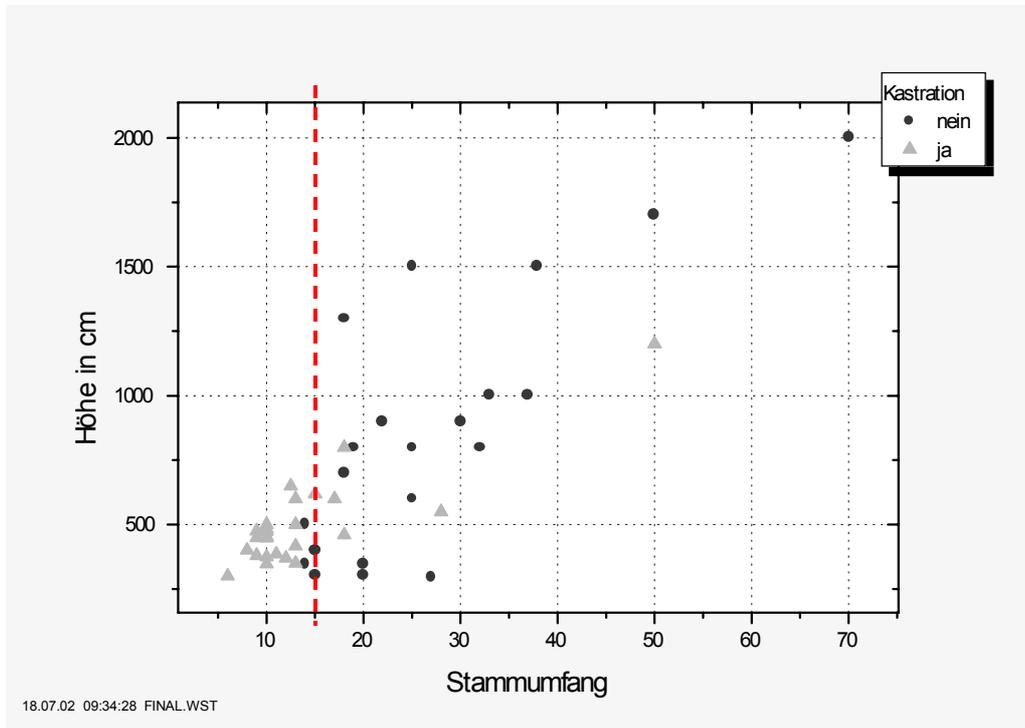
**Abb. 24: Zusammenhang von Stipelzahl, Stammumfang und Blütenzerstörung**  
 Die gestrichelte Linie markiert die Baumgröße (Stammumfang 15 cm), ab der die Blütenzerstörung nachließ ( $N = 47$  Bäume von *M. hullettii*).



**Abb. 25: Zusammenhang von Stipelzahl, Ameisendichte und Blütenzerstörung**  
 Zusammenhang zwischen mittlerer Stipelzahl pro Ast, Anzahl der Ameisen pro ein Meter Astabschnitt und Blütenzerstörung von *M. hullettii* ( $N = 31$  Bäume). Mit \* markierte Bäume wurden von *C. msp.* 1 besiedelt, alle anderen von *C. msp.* 4 (siehe Abschnitt 3.3.6.5).

**Entstipelungs-Experiment**—Zusätzlich wird die Annahme, dass Nahrungsknappheit auf das Kastrationsverhalten der Ameisen keinen direkten Einfluss zu haben scheint, durch folgendes Experiment indirekt unterstützt. Von 6 Bäumen wurden zu Beginn der Blühperiode alle Stipeln entnommen. Nach Ende der Beobachtungszeit von 5 Monaten zeigte sich, dass sich die Häufigkeit der Blütenzerstörung nicht von der von 10 Kontrollbäumen in etwa der gleichen Größe unterschied (Fisher-exact Test;  $P = 0,625$ ). Allerdings zerstörten die Ameisen in beiden Gruppen die Blüten fast aller Bäume (14 von 16), auch der Kontrollbäume. Somit kann dieser Versuchsansatz prinzipiell keinen direkten Zusammenhang zwischen Blütenzerstörung und Nahrungsknappheit nachweisen. Doch sind indirekte Rückschlüsse möglich.

Die ausgewählten Bäume waren aus methodischen Gründen klein (gute Erreichbarkeit aller Äste zum Entfernen der Stipel). Da, wie sich später herausstellte, die Blüten kleiner Bäume signifikant häufiger zerstört werden, ist die hohe Schadensquote an den Blüten der für diesen Versuch ausgewählten Bäume damit im Rückblick annähernd erklärt. Man könnte einwenden, dass auch die Kontrollpflanzen (nicht entstipelt) für die Ameisen ungenügend Nahrung (Futterkörperchen) zur Verfügung stellten. Dagegen spricht, dass sich die Zahl der Larven und Puppen bei Kontrollbäumen nach 11 Wochen verdoppelt hatte, während sie bei entstipelten Bäumen etwa gleich blieb. Dieser Unterschied ist signifikant (Whitney U-Test, zweiseitig;  $P < 0,05$ ). Dies macht die Annahme einer "Hungersituation" in den Kolonien der Kontrollen unwahrscheinlich.



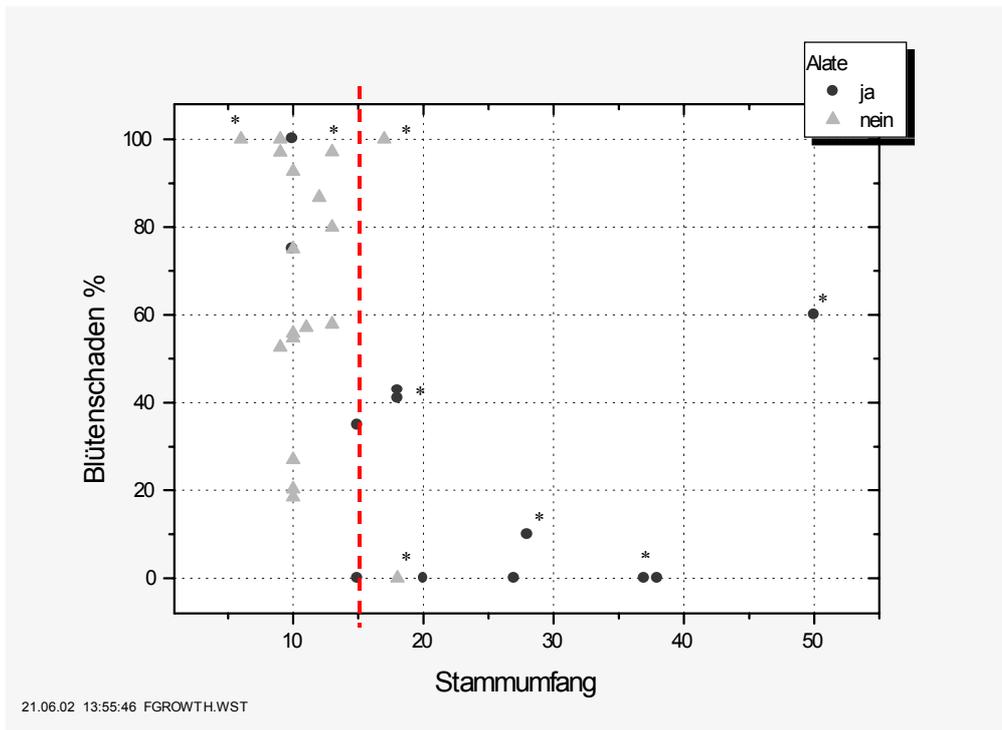
**Abb. 26: Zusammenhang von Baumhöhe, Stammumfang und Blütenzerstörung**  
Die gestrichelte Linie markiert die Baumgröße (Stammumfang 15 cm), ab der die Blütenzerstörung nachließ ( $N = 50$  Bäume von *M. hullettii*).

#### 3.3.6.4 Die Baumgröße

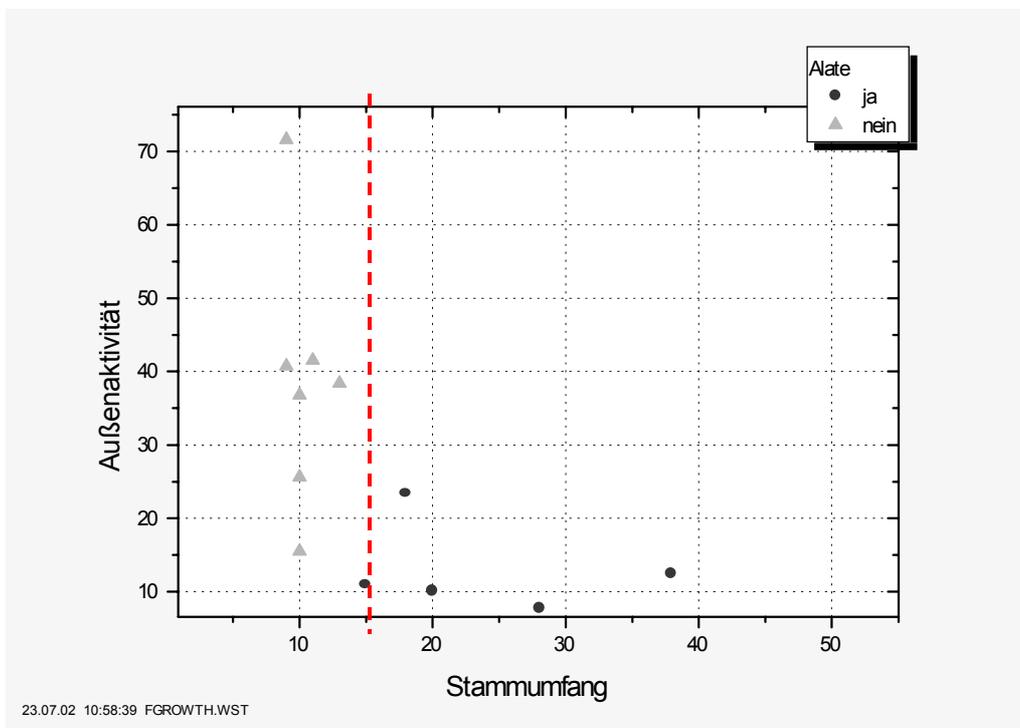
Parameter, die direkt mit der Baumgröße zusammenhängen, korrelierten mit der Blütenzerstörung (siehe Abbildung 26). Da Nistraum- bzw. Nahrungslimitierung als Ursache hierfür nicht nachgewiesen werden konnte, bleibt, als mit der Baumgröße gekoppelter Faktor, die Koloniegröße als mögliche Einflussgröße auf die Blütenzerstörung. Da die Blütenzerstörung negativ mit der Koloniegröße korrelierte, nahm die Blütenzerstörung auch mit zunehmendem Stammumfang (Spannweite 6-70 cm; Mittelwert  $19 \pm 13$  SA;  $N = 50$  Bäume) ab (siehe Abbildung 27).

Generell ist zu erwarten, dass große Bäume auch große Kolonien beherbergen, da die Ontogenese der beiden Partner parallel verläuft. Nach "Unglücksfällen", wenn z.B. die Ameisenkolonie durch äußere Einflüsse reduziert wird oder die Königin stirbt (s.u.), können aber auch große Bäume kleine Kolonien aufweisen. Andersherum kann jedoch auch einem Teil des Baumes geschädigt werden oder sogar absterben.

Zwei große Bäume mit Blütenschaden wiesen *C. msp. 1* als Besiedler auf. Mindestens einer der beiden Bäume wurde von mehr als einer Kolonie besiedelt (Stammumfang 50 cm). Vermutlich sind die partiellen Blütenschäden an einzelnen Ästen dieser großen Bäume auf blütenzerstörende Ameisen von Neugründungen zurückzuführen. Für letztere Annahme spricht der Fund einer Königin in einem der ausgezählten Äste mit Blütenschaden, in den anderen ausgezählten Ästen kamen dagegen keine Königin, aber viele Alate ( $N = 41$  männliche Alate/m) vor.



**Abb. 27: Zusammenhang von Stammumfang, Blütenschaden und Koloniereproduktion**  
 Mit \* markierte Kolonien waren von *C. msp.* 1; alle anderen von *C. msp.* 4. Die gestrichelte Linie markiert die Baumgröße (Stammumfang 15 cm), ab der die Blütenzerstörung nachließ ( $N = 31$  Bäume von *M. hulleitii*).

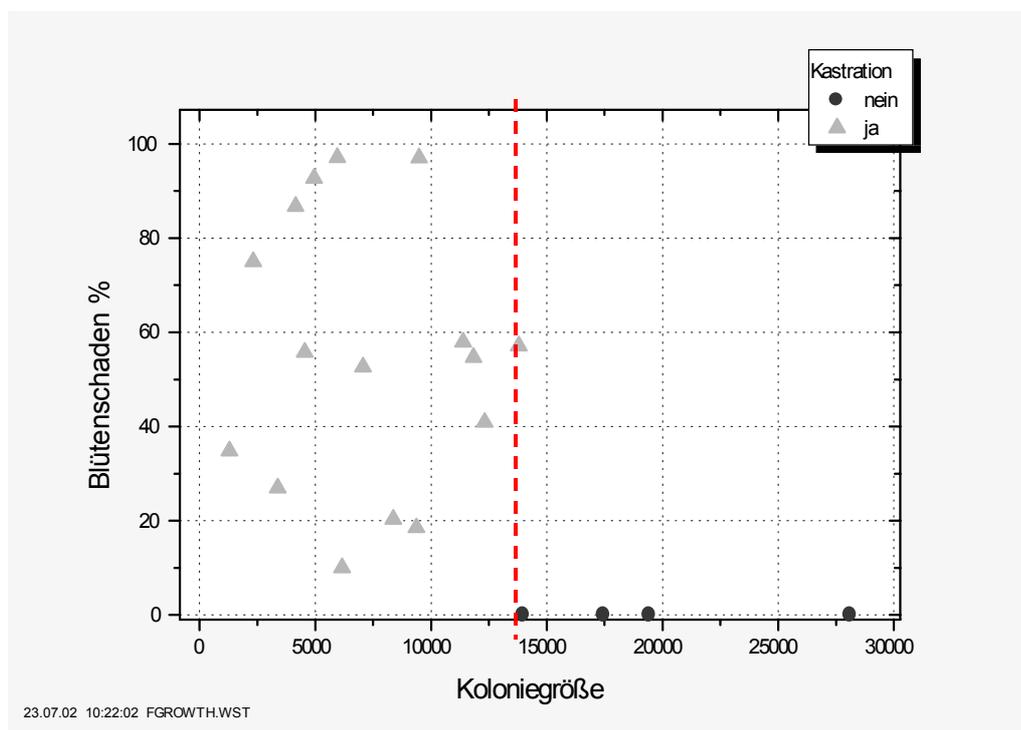


**Abb. 28: Zusammenhang von Außenaktivität, Stammumfang und Koloniereproduktion**  
 Außenaktivität von *C. msp.* 4 als Anzahl der Arbeiterinnen/10 min auf 10 Internodien ( $N = 12$  Bäume von *M. hulleitii*). Die gestrichelte Linie markiert die Baumgröße (Stammumfang 15 cm), ab der die Blütenzerstörung nachließ

3.3.6.5 Kolonie-Parameter von *C. msp. 4*

**Die Koloniegröße**—Bisher habe ich gezeigt, dass das Kastrationsverhalten der Ameisen bei Bäumen mit kleinem Stammumfang regelmäßig auftrat ( $N = 50$  Bäume). Oberhalb eines bestimmten Stammumfangs trat Blütenzerstörung nur ausnahmsweise auf (siehe Abbildung 25 und Abschnitt 3.3.6.4), insbesondere durch *C. msp. 1*. Daher wurde die Koloniegröße und Ameisenaktivität nur von *C. msp. 4* bestimmt. Denn die Frage bleibt zu klären, ob die Beziehung von Kastration und Stammumfang nicht eigentlich eine zwischen Blütenzerstörung und Koloniegröße ist. Wenn der Stammumfang ein indirektes, grobes Maß des Baumalters (und damit dem Alter der Assoziation) ist, so ist zu erwarten, dass mit zunehmendem Stammumfang die Koloniegröße wächst.

Die Größe der Kolonien (Spannweite 1293-28119; Mittelwert  $9768 \pm 6584$  SA;  $N = 21$  Kolonien) stellte sich als der zentrale Faktor für die Blütenzerstörung heraus. Die Koloniegröße von *C. msp. 4* korrelierte signifikant negativ mit der Blütenzerstörung ( $P < 0,005$ ). Ich habe zwar nur wenige Größen großer Kolonien bestimmen können ( $N = 4$  Kolonien, die keine Blüten zerstörten), aber der hochsignifikante Zusammenhang von Stammumfang und Blütenzerstörung ( $P < 0,001$ ) unterstützt die Hypothese, dass die Blütenzerstörung durch die Koloniegröße beeinflusst wurde (bei 16 von 18 Bäumen mit einem Stammumfang über 18 cm wurden keine Blüten von den Ameisen zerstört). In Abbildung 29 wird sichtbar, dass bis zu einer geschätzten Koloniegröße von ~13000 Arbeiterinnen, Blüten durch die Ameisen zerstört wurden. Größere Kolonien dagegen beschädigten Blüten nicht. Die starke Streuung des Grades der Blütenzerstörung deutet darauf hin, dass das Ausmaß der Blütenzerstörung durch Ameisen offensichtlich nicht nur von der absoluten Koloniegröße, sondern noch von weiteren Parametern, beeinflusst wird.



**Abb. 29: Zusammenhang von Blütenzerstörung und Koloniegröße**

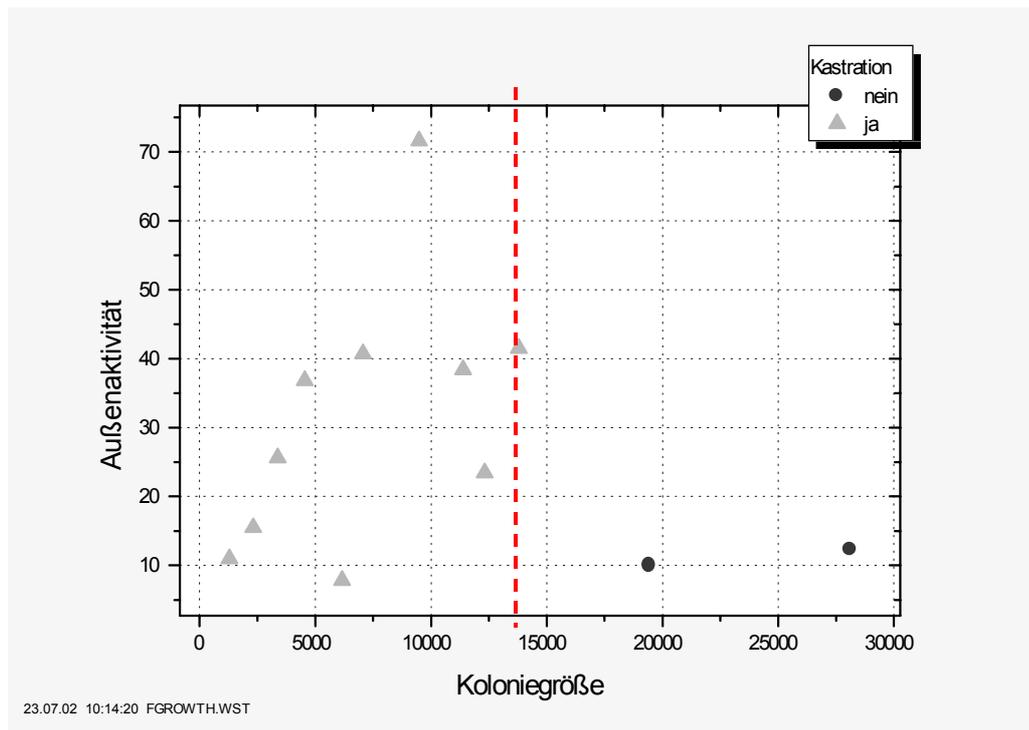
Blütenschaden in Abhängigkeit von der Koloniegröße von *C. msp. 4* ( $N = 21$  Bäume von *M. hullettii*). Die gestrichelte Linie markiert die Koloniegröße (13000 Arbeiterinnen), ab der die Blütenzerstörung nachließ.

**Außenaktivität der Ameisen**—Die Außenaktivität von *C. msp. 4* (Spannweite 8-72; Mittelwert  $28 \pm 19$  SA;  $N = 12$  Kolonien) korrelierte positiv mit der Blütenzerstörung ( $P < 0,005$ ) und der Dichte der Arbeiterinnen ( $P < 0,005$ ). Auffällig ist, dass die Ameisenaktivität hochsignifikant negativ mit dem Stammumfang korrelierte ( $P < 0,005$ ). Die Aktivität nahm mit dem Zuwachs der Bäume deutlich ab (siehe Abbildung 27). Aufgrund der Korrelation von Außenaktivität der Ameisen und Blütenzerstörung ( $P < 0,005$ ), verlief die Abnahme der Blütenzerstörung mit zunehmenden Stammumfang im gleichen Maß, wie die Abnahme der Ameisenaktivität (siehe Abbildung 28). Mit dem Stammumfang korrelierte auch die Koloniegröße, allerdings fand sich kein signifikanter Zusammenhang von Ameisenaktivität und Koloniegröße. Der Grund dafür wird in Abbildung 30 deutlich. Die Außenaktivität der Arbeiterinnen stieg bei kleinen Kolonien (geschätzte 1000-7000 Arbeiterinnen) mit zunehmender Koloniegröße zunächst an, fiel dann aber bei einer Koloniegröße von  $\sim 13000$  Arbeiterinnen rapide ab.

**Zeitliche und ontogenetische Veränderung der Koloniestruktur**—Innerhalb von 11 Wochen nahm nur die Brut signifikant zu (Wilcoxon-Test; zweiseitig;  $P < 0,05$ ). Die Anzahl der Arbeiterinnen blieb dagegen in der gleichen Größenordnung ( $P = 0,36$ ). Die Brutzunahme der Kolonien, die keine Blüten zerstörten, lag signifikant über der blütenzerstörender Kolonien (Whitney U-Test; zweiseitig;  $P < 0,05$ ). Zudem wiesen Kolonien, deren Ameisen keine Blüten zerstörten, eine geringere Zunahme an Arbeiterinnen auf als blütenzerstörende Kolonien ( $P < 0,05$ ). Die Brut nahm zudem bei Kolonien mit Alaten stärker zu als bei Kolonien ohne Alate ( $P < 0,05$ ). Am deutlichsten zeigte sich eine positive Korrelation zwischen Brutzunahme und Baumgröße (Rangkorrelation nach Spearman;  $P < 0,001$ ).

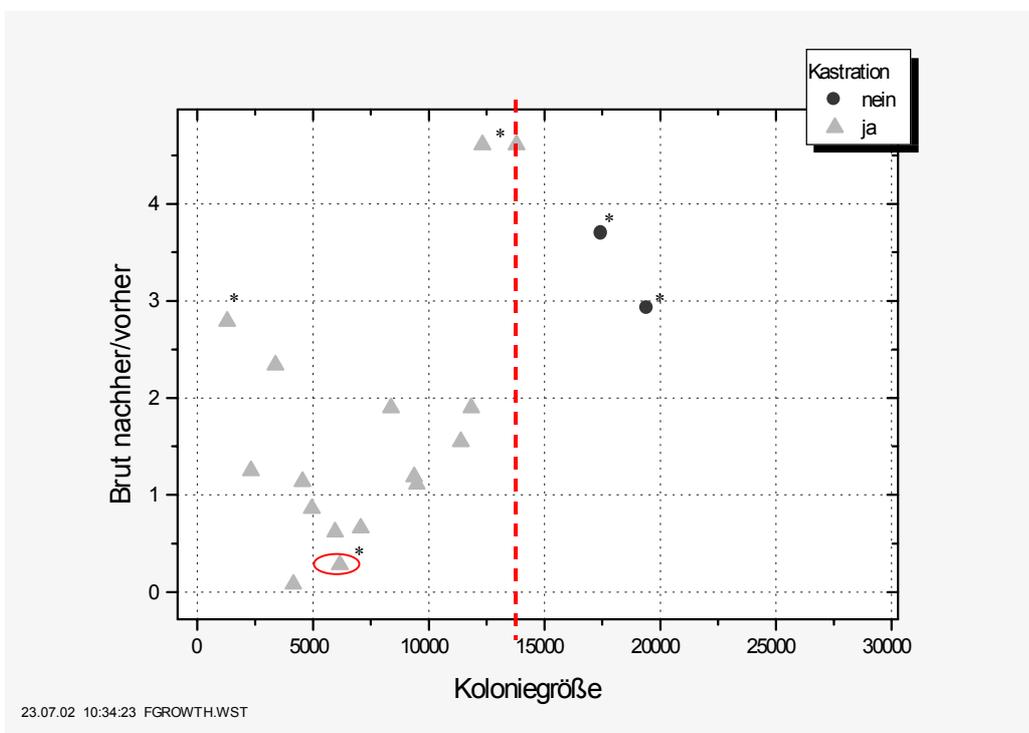
Dieser Effekt trat auch in Bezug auf die Koloniegröße auf. Die Brutzunahme korrelierte positiv mit der Koloniegröße ( $P < 0,05$ ). In Abbildung 31 ist zu sehen, dass die Beziehung zwischen der Zunahme an Brut und der Koloniegröße einem ähnlich komplementären Muster folgte wie die Außenaktivität in Bezug auf Koloniegröße. Kleine Kolonien zeigten zuerst einen relativ hohen Brutzuwachs, dieser wurde dann immer geringer, bis es sogar zu einer Abnahme an Brut kommen konnte (Werte  $< 1$ ). Erst bei einer Koloniegröße von etwa 12500 stieg dann die Brutzunahme wieder rapide an. Es scheint, als ob bei Überschreiten eines bestimmten Schwellenwerts der Koloniegröße die Kolonien mit einem Mal mehr als doppelt soviel Brut produzierten.

Eine plausible Erklärung für die stärkere Zunahme an Brut bei großen bzw. reproduzierenden Kolonien ist, dass es sich bei der Brut z.T. um Larven von Geschlechtstieren handelt. Aufgrund des Einsetzens der Produktion von Geschlechtstierbrut könnten reproduzierende Kolonien eine stärkere Brutzunahme aufweisen als junge Kolonien.



**Abb. 30: Zusammenhang von Ameisenaktivität, Koloniegröße und Blütenzerstörung**

Außenaktivität von *C. msp. 4* als Anzahl der Arbeiterinnen/10 min auf 10 Internodien ( $N = 12$  Kolonien in *M. hulleitii*). Die gestrichelte Linie markiert die Koloniegröße (13000 Arbeiterinnen), ab der die Blütenzerstörung nachließ.



**Abb. 31: Zusammenhang von Brutzunahme, Koloniegröße und Blütenzerstörung**

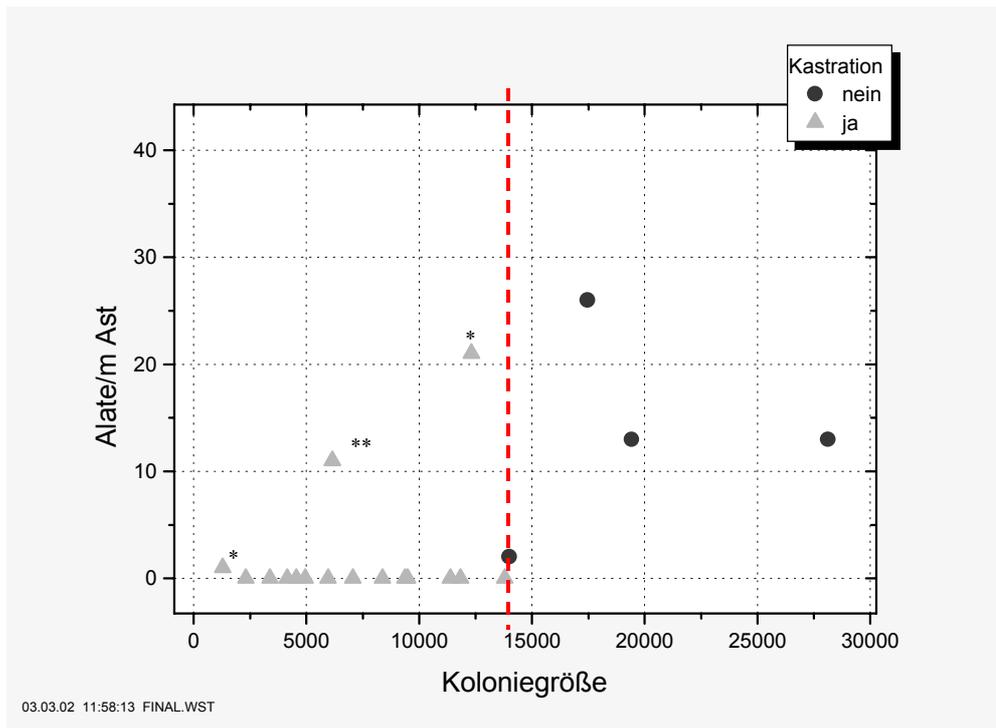
Brutzunahme nach 11 Wochen in Abhängigkeit von der Koloniegröße (Polynomische Regression  $R^2 = 0,735$ ;  $N = 18$  Kolonien von *C. msp. 4*). Mit \* markierte Kolonien hatten Geschlechtstiere in den Ästen. Die rot markierte Kolonie war vermutlich ohne Königin. Die gestrichelte Linie markiert die Koloniegröße (13000 Arbeiterinnen), ab der die Blütenzerstörung nachließ.

An dieser Stelle möchte ich auf ein methodisches Problem bei der Interpretation der Daten zu sprechen kommen. Die Daten wurden alle zum gleichen Zeitpunkt erhoben und deckten einen vergleichsweise kurzen Zeitraum ab (11 Wochen), sodass Rückschlüsse unter Umständen nur begrenzt möglich sind. Dies gilt insbesondere für den Brutzuwachs großer, reproduktiver Kolonien. Im letzteren Fall könnten theoretisch sowohl die geringe Probenzahl ( $N = 4$ ) als auch die Produktion von Geschlechtstierbrut zu Artefakten führen. Doch auch wenn hier bei der Interpretation des Brutzuwachses Vorsicht angebracht ist, so ändert dies nichts daran, dass sich bei großen, reproduktiven Kolonien von *C. msp. 4* entscheidende Parameter änderten.

**Reproduktive Kolonien**—Bei Pflanzenameisen kann es generell vorkommen, dass in der Wachstumsphase der Kolonie ebenfalls Geschlechtstiere in geringem Maß produziert werden. Bei Erreichen der reifen Koloniegröße setzt jedoch eine regelhafte Produktion von Geschlechtstieren ein (JANZEN 1973). Wenn ich hier von reproduktiven Kolonien spreche, meine ich die Phase, ab der die Kolonien ihre reife Koloniegröße erreicht haben. Kamen in den ausgezählten Astabschnitten Alate vor (in 13 von 31 ausgezählten Kolonien; Mittelwert  $7 \pm 12$  SA; Spannweite 1-41), waren es meist männliche Geschlechtstiere, welche sich im apikalen Astdrittel befanden. Weibliche Geschlechtstiere waren vergleichsweise selten; sie kamen mit nur je einem Tier in 4 von 13 Kolonien mit Alaten vor, typischerweise ausschließlich an der Basis des Astes, nahe am Stamm (in zwei der Fälle kamen ebenfalls männliche Alate vor).

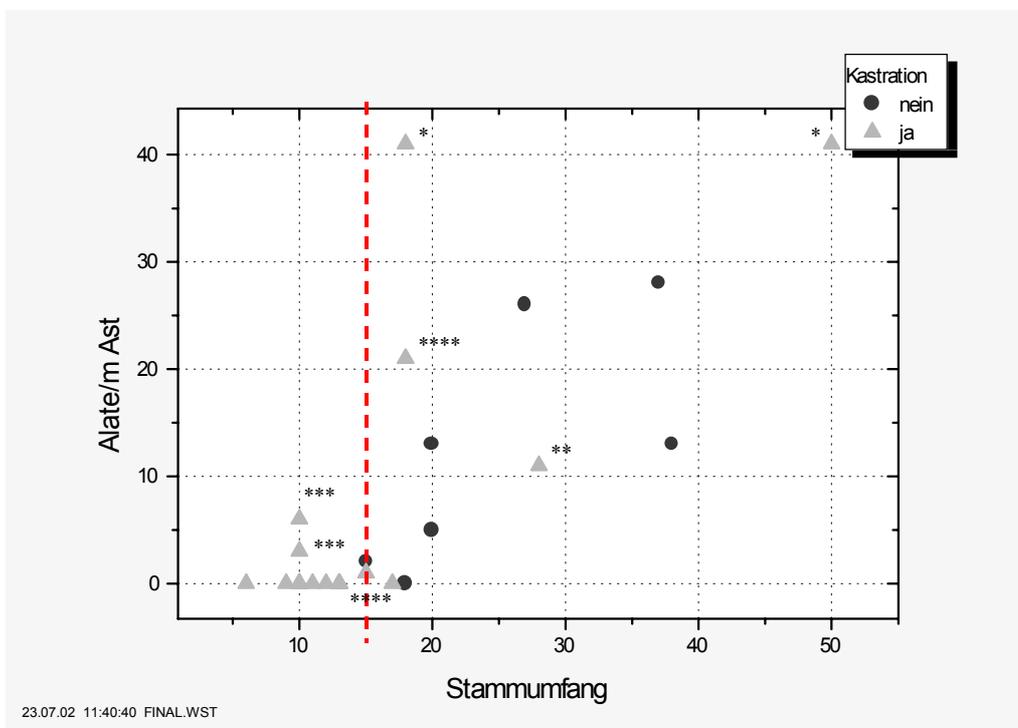
Die 18 Kolonien ohne Alate zerstörten hochsignifikant häufiger Blüten als die reproduktiven Kolonien ( $P < 0,005$ ). Nur in 7 der 24 blütenzerstörenden Kolonien fand ich Alate, während 6 der 7 Bäumen ohne Blütenschaden Geschlechtstiere aufwiesen.

Die Produktion von Geschlechtstieren korrelierte nicht nur positiv mit der Baumgröße (vor allem der Stammdicke), sondern auch mit der Koloniegröße. Größere Bäume besaßen aber weniger Stipeln/Ast, womit sich die negative Korrelation von Alaten und Stipelzahl/Ast erklären lässt.



**Abb. 32: Zusammenhang von Koloniegröße, Alatezahl und Blütenzerstörung**

Zusammenhang zwischen Koloniegröße, Reproduktion der Kolonien und Blütenzerstörung *M. hullettii* ( $N = 21$  Bäume). Alle Bäume waren von *C. msp.* 4 besiedelt. Kolonien die mit \* markiert sind, waren von *Pheidole* überfallen worden. Mit \*\* markierte Kolonie war vermutlich ohne Königin. Die gestrichelte Linie markiert die Koloniegröße (13000 Arbeiterinnen), ab der die Blütenzerstörung nachließ.



**Abb. 33: Zusammenhang von Stammumfang, Alatezahl und Blütenzerstörung**

Zusammenhang von Stammumfang, Reproduktion der Kolonien und Blütenzerstörung von *M. hullettii* ( $N = 31$  Bäume). Mit \* markierte Bäume waren von mehr als einer Kolonie von *C. msp.* 1 besiedelt. Mit \*\* markierte Kolonie war vermutlich ohne Königin. Mit \*\*\* markierte "Bäume" waren Äste von ehemals großen, umgestürzten Bäumen. Mit \*\*\*\* markierte Kolonien waren von *Pheidole* überfallen worden.

Die Koloniegröße und das damit verknüpfte Einsetzen der reproduktiven Phase stellt sich als ein entscheidender Faktor bei der Blütenzerstörung heraus. Nicht die Koloniedichte, die indirekt auch als Maß des Nistraums angesetzt werden kann, sondern die Koloniegröße entscheidet darüber, ob die Ameisen Blüten zerstören oder nicht. Dem scheint allerdings zu widersprechen, dass auch reproduzierende Kolonien Blüten zerstörten (Abbildung 33). Dieser Fall trat aber ausschließlich bei Kolonien auf, die aufgrund von umweltbedingten Ereignissen weniger als ~13000 Arbeiterinnen aufwiesen. Solche Ereignisse (wie Überfall durch *Pheidole*, Tod der Königin, Fraß durch Eichhörnchen) hatten vermutlich die Ameisenzahl reduziert. So konnte ich bei zwei betroffenen Kolonien einen Überfall durch räuberische *Pheidole*-Ameisen beobachten. Bei einer weiteren Kolonie waren die Äste des Wirtsbaumes durch Eichhörnchen aufgerissen worden, und auch die Brut war drastisch reduziert. Eine Kolonie, die trotz geringer Ameisenzahl (6150) männliche Alate produzierte, wies nach 11 Wochen eine starke Abnahme an Larven auf. Zudem sank die Zahl der Eier auf 0. Dies deutet auf den Tod der Königin hin.

Abschließend lassen sich also für *C. msp.* 4 mehrere Parameter nennen, die sich alle bei einer geschätzten Koloniegröße von etwa 13000 Tieren zu ändern schienen.

- Außenaktivität nahm stark ab
- Brutzunahme stieg deutlich an
- Regelmäßige Geschlechtstierproduktion setzte ein
- Kastrationsverhalten setzte aus

### 3.4 Diskussion

We both drank the wine.  
 "What do you think of the war really?" I asked.  
 "I think it is stupid."  
 "Who do you think will win it?"  
 "Italy."  
 "Why?"  
 "They are a younger nation."  
 "Do younger nations always win wars?"  
 "They are apt to for a time."  
 "Then what happens?"  
 "They become older nations."

*Ernest Hemingway—A Farewell to Arms*

Junge, kleine Kolonien von *Crematogaster (Decacrema)* zerstören die Blüten ihrer Wirtspflanze *Macaranga hullettii*. Alte, große Kolonien tun dies nicht.

#### 3.4.1 Pflanzenameisen als Blütenzerstörer

Blütenzerstörung durch Pflanzenameisen wurde erst in den letzten Jahren bei verschiedenen Myrmekophytie-Systemen beobachtet (MERBACH et al. 2001; YOUNG, STUBBLEFIELD & ISBELL 1997; YU & PIERCE 1998). YU & PIERCE (1998) deuteten die Blütenzerstörung durch Pflanzenameisen bei der neotropischen *Cordia nodosa* als Parasitismus. In dem *Cordia*-Ameisensystem zerstört nur eine der die Pflanze besiedelnden Ameisenarten die Blüten. Die anderen Arten werden, obwohl sie nur einen kleinen Teil der *Cordia*-Population besiedeln, als entscheidend für den Erhalt des Systems angesehen (siehe Abschnitt 3.1).

##### 3.4.1.1 Die Ameisenarten

Blütenzerstörung konnte ich bei einigen *Macaranga*-Arten durch verschiedene *Crematogaster*-Arten beobachten. Im Unterschied zu *Cordia nodosa* wurde *M. hullettii* von allen die Pflanze besiedelnden Ameisenarten (*C. msp.* 1, 3, 4) zuweilen kastriert. Wie kann unter diesen Umständen das System stabilisiert werden? Warum bricht es nicht zusammen, wenn alle Partnerameisen Kastrationsverhalten zeigen?

Eine Ameisenart, *C. msp.* 4, zerstörte im Gombaktal am häufigsten die Blüten von *M. hullettii*. Sie ist der dominierende Besiedler von *M. hullettii* im Tiefland unter 600 m, in höheren Regionen dominiert hingegen *C. msp.* 3 (FIALA et al. 1999). Letztere Art konnte ich einmal in der submontanen Region bei Frasers Hill (900 m ü. N.N.) beim Zerstören von Blüten beobachten. Wie regelhaft *C. msp.* 3 dieses Verhalten zeigt, bleibt noch zu untersuchen.

FIALA et al. (1999) fanden keine Ameisen der Morphospezies 1 in Keimlingen von *M. hullettii*. In meiner Untersuchung fiel auf, dass *C. msp. 1* bevorzugt in großen Bäumen vorkommt. Auch bei anderen *Macaranga*-Arten wurde diese Ameisenart hauptsächlich in der Kronenregion großer Bäume gefunden (FELDHAAR et al., im Druck). Vermutlich gründet *C. msp. 1* bei *M. hullettii* generell erst in Ästen größerer Bäume, sodass diese Art als Sekundärbesiedler bei *M. hullettii* anzusehen ist.

#### 3.4.1.2 Die Koloniegröße: Ein entscheidender Faktor für das Kastrationsverhalten

*Crematogaster msp. 4* zerstörte Blüten von *M. hullettii* nur bis zu einer bestimmten Koloniegröße. Ab einer Koloniegröße von etwa 13000 Ameisen konnte ich keine Blütenzerstörung feststellen. Zudem zeigte sich, dass die gleichen Kolonien, die im Jahr 1999 Blüten zerstört hatten, dieses Verhalten zwei Jahre später nicht mehr zeigten. Ein klares Indiz dafür, dass dieses Ameisenverhalten sich im Laufe der Kolonieentwicklung verändern kann. Zwar konnten die Faktoren, welche die Kastration auslösen, nicht zweifelsfrei geklärt werden (s.u.), jedoch weisen meine Ergebnisse stark darauf hin, dass die Koloniegröße ein entscheidender Faktor für die Beendigung des Kastrationsverhaltens ist. Dies Ergebnis wird später die Grundlage für ein Modell darstellen (siehe Abschnitt 3.4.1.8, Abbildung 34).

Da die Koloniegröße entscheidend mitbestimmt, ob die Ameisen Blüten zerstören oder nicht, besteht auch eine negative Korrelation von Blütenzerstörung und Baumgröße bei *C. msp. 4*. Dem scheint zu widersprechen, dass bei sehr großen Bäumen ebenfalls Blüten zerstört wurden. Daran war aber nicht *C. msp. 4* beteiligt, sondern immer der Sekundärbesiedler *C. msp. 1*. In diesen Fällen handelte es sich aber vermutlich um Neugründungen, da physogastrische Königinnen in einem Teil der Äste vorkamen. Diese Kolonien hatten vermutlich noch nicht die Koloniegröße erreicht, bei der sich das Verhalten der Ameisen ändert. Da *C. msp. 1* häufiger als Sekundärbesiedler bei größeren *Macaranga*-Bäumen auftritt (FELDHAAR et al., im Druck) und die jungen Kolonien dort Blüten zerstören, könnte diese *Crematogaster*-Art möglicherweise als Parasit solcher spät besiedelten *Macaranga*-Arten angesehen werden.

Generell folgt in der Entwicklung von Ameisenkolonien einer Wachstumsphase eine reproduktive Phase (HÖLDOBLER & WILSON 1990). Meine Daten zeigen, dass die Kolonien von *C. msp. 4* bei geschätzten 13000 Ameisen eine Größe erreicht haben, bei der sie üblicherweise Alate produzieren. Im Vergleich zu heranwachsenden Kolonien nahm bei reproduktiven Kolonien die Anzahl der Arbeiterinnen weniger stark zu. Eine sprunghafte Zunahme der Brutproduktion ab einer Koloniegröße von etwa 13000 Ameisen weist darauf hin, dass eine starke Produktion von Alatebrut einsetzte.

### 3.4.1.3 Tradeoff in der Energiebilanz zu Zeiten der Reproduktion

Erwachsene Kolonien von *C. msp.* 4 produzierten zwar verhältnismäßig mehr Brut, erhielten aber vermutlich von ihrem *Macaranga*-Wirt relativ weniger Nahrung in Form von Futterkörperchen. In anderen Untersuchungen an *Macaranga* zum Nahrungsangebot zeigte sich, dass im Laufe der Ontogenese die Produktion von Futterkörperchen in Relation zur Pflanzengröße abnimmt (HEIL et al. 1997; ITINO et al. 2001b). Unter der Voraussetzung, dass die Stipelzahl ein gutes Näherungsmaß für die Futterkörperproduktion ist, kann die geringere Stipelzahl pro Ast bei großen Bäumen als weiteres Indiz für diese Hypothese gelten.

Die Reproduktion von *M. hullettii* ist ressourcenlimitiert, was sich in meiner Untersuchung daran zeigte, dass Bäume von *M. hullettii* unter schlechteren Lichtverhältnissen weniger häufig blühten als Bäume unter besseren Lichtverhältnissen. Dies legt einen Tradeoff zwischen Blüten- und Futterkörperproduktion nahe. Ameisen in ihrer reproduktiven Phase scheinen ebenfalls ihre Aktivitäten zu verschieben: (1) Das Koloniewachstum (Zahl der Arbeiterinnen) sinkt relativ zu jungen Kolonien, (2) die regelhafte Produktion von Geschlechtstieren beginnt, und (3) die Außenaktivität auf der Pflanze nimmt ab. Es scheint, dass die Investition der Partner in ihre Reproduktionsphase jeweils auf Kosten des anderen Partners geht.

### 3.4.1.4 Bietet die Kastration den Ameisen einen Vorteil?

Für die Ameisen sind zwei Vorteile durch die Kastration ihres Wirtes denkbar: (1) Gewinnung von zusätzlichem Nistraum, d.h. die Pflanze investiert statt in Blüten in Astzuwachs (YU & PIERCE 1998). (2) Steigerung des Nahrungsangebots, d.h. die Wirtspflanze stellt mehr Futterkörperchen zur Verfügung.

Bei *M. hullettii*, wie auch allen anderen Arten der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1), ist der Astzuwachs eng mit der Produktion von Futterkörperchen gekoppelt. Beim Sprosswachstum bildet sich mit jedem Nodium ein Blatt und ein Stipelpaar. Alte Stipeln fallen sukzessive ab, so dass nur an der Spitze der Äste eine bestimmte Anzahl von Stipeln vorkommt. Ihre Anzahl hängt sowohl vom Wachstumsgrad als auch dem Alter bzw. der Größe der Bäume ab.

Meine Untersuchungen zeigten keine Unterschiede in der Wachstumsrate der Astspitzen zwischen kastrierten und nicht-kastrierten Bäumen. Zudem zeigte sich, dass Bäume mit hoher Koloniedichte und Bäume mit einer geringeren Stipelzahl nicht häufiger kastriert werden. Damit wird die Hypothese, dass Nistraum- bzw. Nahrungsknappheit proximate Faktoren für die Blütenzerstörung bei *Macaranga* sind, nicht unterstützt. Das Fehlen eines signifikanten Unterschiedes zwischen Wachstumsrate und Blütenzerstörung ist jedoch möglicherweise durch unterschiedliche Standortverhältnisse verwischt worden. So ist z.B. die Wachstumsrate signifikant geringer bei höherem Beschattungsgrad. Da die kastrierten Bäume gegenüber den

unkastrierten Bäumen einen höheren Beschattungsgrad aufwiesen, ist denkbar, dass die Ameisen durch ihr Kastrieren die eigentlich schlechtere Wachstumsrate auf den Level der unkastrierten Bäume angehoben haben.

Die Frage nach einem Vorteil in Form von Nahrungs- bzw. Nistraumgewinn für die Ameisen durch die Kastration der Wirtspflanzen kann also zur Zeit weder bejaht noch abgelehnt werden. Gegenfrage: Würden die Ameisen denn Blüten zerstören, wenn es ihnen keinen Vorteil brächte? Diese scheinbar einfache Frage ist keineswegs einfach zu beantworten. Im nächsten Abschnitt werde ich die Gründe aufführen, die dafür sprechen, dass Blütenzerstörung im wesentlichen ein "Nebeneffekt" des Rankenbeißen sein könnte. Die daraus für die Ameisen erwachsenden Vorteile wären in diesem Falle eher "diffus" und hätten mit Nistraum- bzw. Nahrungsgewinn nicht primär zu tun.

#### 3.4.1.5 Blütenzerstören und Rankenbeißen: Das gleiche Verhaltensmuster?

Das Kastrationsverhalten der Ameisen erinnert auffällig an das Rankenbeißen (pruning behavior). Haben die beiden Verhaltensweisen gemeinsame Wurzeln? Die Ameisen durchtrennen die Infloreszenzen in der gleichen effektiven Art und Weise wie sie fremde Pflanzen an den jungen, saftigen Stellen durchbeißen (STANTON et al. 1999; YUMOTO & MARUHASHI 1999). Insbesondere Keimlinge von Ameisenpflanzen sind auf den Schutz durch die Ameisen angewiesen, da an gut belichteten Pionierstandorten die Gefahr groß ist, dass sie von schnellwüchsigen Schlingpflanzen überwuchert werden. Das Rankenbeißen der Partnerameisen bietet dagegen einen effektiven Schutz (DAVIDSON, LONGINO & SNELLING 1988; FIALA et al. 1989; JANZEN 1966, 1967, 1969, 1972; MORAWETZ, HEINZL & WALLNÖFER 1992; SCHUPP 1986; SUAREZ, MORAES & IPPOLITO 1998).

Der Kontakt von Ameisenpflanzen mit benachbarten Pflanzen stellt für die Pflanzenameisen eine direkte Bedrohung dar, da über solche Brücken feindliche Ameisen auf die Wirtspflanze gelangen können (DAVIDSON, LONGINO & SNELLING 1988; FEDERLE, MASCHWITZ & HÖLDOBLER 2002). Durch das Rankenbeißen wird indirekt die Fitness der Ameisenpflanzen erhöht, da konkurrierende Pflanzen, welche als Zugangsmöglichkeit für feindliche Ameisen dienen können, zerstört werden.

So fanden STANTON et al. (1999) bei *Acacia* eine *Crematogaster*-Art, welche die jungen Triebe ihres eigenen Wirtes bevorzugt bei Kontakt oder Nähe zu anderen Ameisenpflanzen stutzte. Die Autoren deuten das Abbeißen der Astspitzen als eine Strategie, den Kontakt mit anderen Kolonien zu vermeiden. Ein ähnliches Verhalten konnte ich bei *Crematogaster* msp. 4 beobachten. Kolonien, welche in einen Kampf mit anderen Ameisen der gleichen Art oder der Gattung *Pheidole* verwickelt waren, zerstörten auffallend aggressiv die Infloreszenzen und/oder

Astspitzen ihres Wirtes. Während das Zerstören von Infloreszenzen auch bei Kolonien auftrat, die keinen Kontakt mit anderen Ameisen hatten, so beobachtete ich das Abbeißen der Astspitzen der eigenen Wirtspflanze nur bei Kolonien, die in Auseinandersetzungen mit anderen Ameisenkolonien standen. Dies deutet darauf hin, dass das Zerstören von Pflanzenorganen der Wirtspflanze durch den Kontakt mit feindlichen Kolonien verstärkt werden kann. Ist Blütenzerstörung also nur eine graduelle Steigerung des Rankenbeißens? Um diese Hypothese zu testen, müsste experimentell durch künstlich erzeugten Kontakt mit anderen Kolonien überprüft werden, ob dadurch das Zerstören von wirtseigenen Pflanzenorganen zunimmt.

In einer Studie zum Rankenbeißen bei *Macaranga*-Ameisen fanden FEDERLE, MASCHWITZ & HÖLLDOBLER (2002), dass alle 5 untersuchten *Crematogaster*-Arten dieses Verhalten zeigten. Deshalb kann die Fähigkeit zum Rankenbeißen als ein relativ ursprüngliches Verhaltensrepertoire innerhalb der Untergattung *Decacrema* angesehen werden. Die Autoren geben an, dass sich bei *Macaranga*-besiedelnden *Crematogaster*-Arten die Intensität des Zerbeißen von angebotenem Material (Klebeband) mit Zunahme der Arbeiterinnendichte in den Pflanzen verstärkte. In meiner Untersuchung korrelierte die Intensität der Blütenzerstörung aber nicht mit der Arbeiterinnendichte. Dieser Unterschied lässt sich wie folgt erklären: Die Arbeiterinnendichte habe ich - im Gegensatz zu FEDERLE, MASCHWITZ & HÖLLDOBLER (2002) - auch bei Kolonien in großen Bäumen ausgezählt. Da große Bäume von kleinen, blütenzerstörenden Kolonien besiedelt sein können, ist hier ihre Arbeiterinnenzahl pro Ast gering. Vergleiche ich hingegen die Ameisenaktivität mit der Arbeiterinnendichte, so ergibt sich ein signifikanter Zusammenhang, der mit der Beziehung von "Pruning"-Intensität und Arbeiterinnendichte bei FEDERLE, MASCHWITZ & HÖLLDOBLER (2002) vergleichbar ist. Die zur Aktivitätsmessung der Ameisen ausgewählten Bäume ( $N = 12$ ) waren allerdings im Mittel kleiner als die zur Arbeiterinnendichte herangezogenen Pflanzen ( $N = 31$ ), und damit ähnelt die erstere Versuchspflanzen-Gruppe eher derjenigen aus FEDERLE, MASCHWITZ & HÖLLDOBLER (2002).

In Abbildung 30 ist zu erkennen, dass die Ameisenaktivität erst mit der Koloniegröße ansteigt und dann ab einer bestimmten Koloniegröße deutlich abfällt. Leider machen FEDERLE, MASCHWITZ & HÖLLDOBLER (2002) keine Angaben zu Koloniegröße bzw. Alateproduktion. Es stellt sich die Frage, ob das Rankenbeißen nicht ebenfalls durch die Koloniegröße (und damit durch die reproduktive Phase der Ameisen) beeinflusst ist. Sollte letzteres tatsächlich der Fall sein, so wage ich die Hypothese, dass Blütenzerstören und Rankenbeißen möglicherweise ähnliche Wurzeln haben und durch ähnliche Faktoren ausgelöst werden. Dann wäre Blütenbeißen als ein "Nebenprodukt" des Rankenbeißens anzusehen, welches nur deshalb auftritt, weil die Reproduktionsphase der Ameisen derjenigen der Wirtspflanze hinterher läuft (s.u.).

Dieser Annahme scheint zu widersprechen, dass "Rankenbeißen" an Fremdpflanzen ausgelöst wird und Blütenzerstören dagegen die eigene Wirtspflanze trifft. Als einfachster proximaler Auslöser für Rankenbeißen gilt das Erkennen anderer Pflanzenteile als "fremd". Damit bliebe die proximate Ursache für das Blütenzerstören unerklärt, denn die Ameisen müssten die Blüten dann eigentlich als zur Wirtspflanze gehörig erkennen und verschonen. Ich habe jedoch große Zweifel, dass letzteres so zutrifft. BROUAT et al. (2000) zeigten, dass z.B. die Attraktivität von Jungblättern für Pflanzenameisen durch Signalstoffe ausgelöst wird. Möglicherweise fehlen solche Signalstoffe sowohl Nicht-Wirten (Rankenbeißen) als auch den Infloreszenzen (Blütenzerstörung), bzw. solche Signalstoffe werden, wenn vorhanden, in anderen Konzentrationen produziert werden. Jedoch ist dieser Komplex der Ameisen-Pflanzen-Interaktion noch weitgehend unverstanden und kann daher hier nicht vertieft werden.

#### 3.4.1.6 Warum verhalten sich große Kolonien anders als kleine Kolonien?

Untersuchungen an den Myrmekophytiesystemen von *Macaranga* und *Cecropia* zeigten, dass mit wachsender Koloniegröße die Schutzwirkung durch die Ameisen zunimmt bzw. der Herbivorieschaden abnimmt (DUARTE ROCHA & GODOY BERGALLO 1992; HEIL et al. 2001a). In den genannten Studien wurden jedoch nur Kolonien verhältnismäßig kleiner Bäume mit 1-2 m Höhe untersucht. Die Kolonien von *Crematogaster* msp. 4 in der Untersuchung von HEIL et al. (2001a) umfassten maximal 3000 Ameisen. Ich habe größere, reproduktive Bäume von *M. hullettii* über 3 m Höhe untersucht, konnte allerdings die Kolonien aus methodischen Gründen nicht komplett auszählen, sondern musste die Koloniegrößen extrapolieren. Mit dieser Methode wird die absolute Koloniegröße eventuell etwas überschätzt. Dennoch zeigen die Daten deutlich, dass die Außenaktivität bzw. die Blütenzerstörung nicht linear mit der Koloniegröße verläuft. Bis zu einer geschätzten Koloniegröße von etwa 6000 Ameisen nahm die Außenaktivität von *C. msp. 4* mit wachsender Koloniegröße zu und erreicht ihr Maximum bei etwa 10000 Ameisen. In ganz ähnlicher Weise verläuft auch in der Untersuchung von HEIL et al. (2001a) die negative Korrelation des Fraßschadens mit der Koloniegröße bis zu einer Koloniegröße von 3000 Ameisen. Meine Daten zeigten aber bei größeren Kolonien (>10000) eine Abnahme der Ameisenaktivität bzw. Blütenzerstörung. Bei einer Koloniegröße von geschätzten 13000 Ameisen ließ die Blütenzerstörung drastisch nach und sank auf Null herab. Dieses grundlegende Muster stimmt mit anderen Studien verblüffend überein (siehe folgende Abschnitte).

So hat generell die Koloniegröße einen starken Einfluss auf die Ameisenaktivität (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). GORDON (1999) berichtet, dass sich das Verhalten großer Kolonien von Ernteamaisen (*Pogonomyrmex*) drastisch mit der Geschlechtsreife ändert. Die Arbeiterinnen junger Kolonien lassen sich weit eher auf einen Kampf mit fremden Ameisen ein,

reproduzierende Kolonien jedoch ignorieren fremde Ameisen und vermeiden Konflikte. Am aggressivsten verhalten sich Kolonien von Ernteameisen, die kurz vor der reproduktiven Phase stehen.

Mit der Koloniegröße ändert sich die Zusammensetzung der Kasten (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). WILSON (1983) zeigte, dass bei experimentell reduzierten Kolonien von *Atta* die Verteilung der Größenklassen der Arbeiterinnen sich wieder so einstellen, wie bei jungen Kolonien gleicher Größe. Ameisen besitzen anscheinend eine Kenntnis ihrer Koloniegröße, auch wenn hier unklar ist, wie diese Kenntnis erreicht und in Kolonieverhalten übersetzt wird. Eine ähnliche "Rückbesinnung" auf das vorher gezeigte Verhalten könnte auch bei *Decacrema* vorliegen. Meine Daten deuten darauf hin, dass reduzierte Kolonien (z.B. durch Eichhörnchenfraß, Baumsturz oder den Kampf mit feindlichen Ameisen) wieder beginnen Blüten zu zerstören, genauso wie junge Kolonien der gleichen Größe. Ob die Außenaktivität der Arbeiterinnen in *Decacrema* durch die Zusammensetzung der Größenklassen der Arbeiterinnen (Minors und Majors) beeinflusst wird, ist nicht bekannt.

Generell befinden sich Ameisenkolonien zu Beginn der Reproduktion (oder kurz vorher) auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Die Anzahl der Arbeiterinnen als auch das Verhältnis der Größen- und Altersklassen zueinander scheint dann so weit optimiert, das mit der effektiven Produktion von Alaten begonnen werden kann.

Statt einer starren, festgelegten Arbeitsaufteilung können Arbeiterinnen der meisten Ameisenarten je nach Bedarf verschiedene Aufgaben übernehmen und damit plastisch auf verschiedene Anforderungen reagieren (HÖLLDOBLER & WILSON 1999). GORDON (1999) beobachtete, dass sich größere Kolonien von Ernteameisen bei der Ausübung verschiedener Aufgaben anders verhalten als kleinere Kolonien. Mit Zunahme der Koloniegröße erhöht sich die Kontaktrate mit Nestgenossinnen. Die Kontaktrate hat laut GORDON (1999) einen Einfluss auf die Motivation des einzelnen Individuums, bestimmte Tätigkeiten auszuführen. Bei *C. msp. 4* könnte vor dem Erreichen der Reproduktivität eine steigende Kontaktrate für die Zunahme der Außenaktivität mit zunehmender Koloniegröße und -dichte verantwortlich sein. Mit Einsetzen der reproduktiven Phase aber verfallen die Ameisen offenbar in eine "allgemeine Trägheit" bezüglich ihrer Aktivität auf der Pflanzenoberfläche (vielleicht weil sie mit anderen Dingen beschäftigt sind?). Welcher zusätzliche Auslöser könnte für den Motivationsumschwung verantwortlich sein? Ich begeben mich hier auf ein großes Feld der Spekulation, glaube aber, dass die folgenden Überlegungen für spätere Studien Anhaltspunkte bieten können.

Exakt komplementär zu der Beziehung Ameisenaktivität und Koloniegröße, zeigte sich bei *C. msp. 4* ein Zusammenhang von Koloniegröße und Brutproduktion. Bis zu einer Koloniegröße von etwa 6000 Ameisen sank die Brutzunahme ab (Abbildung 31). Danach stieg die Brutzunahme langsam bis zu einer Koloniegröße von etwa 13000 Ameisen an. Hier nahm der Zuwachs

an Brut sprunghaft zu. Diese Zunahme ist (vermutlich) auf das Einsetzen der Geschlechtstierproduktion zurückzuführen. Sowohl die negative Korrelation zwischen Brutzunahme und Blütenzerstörung als auch zwischen dem Verhältnis Arbeiterinnen/Brut und der Außenaktivität deutet darauf hin, dass mit der Brut verknüpfte Parameter einen Faktor für den beobachteten "Motivationsumschwung" sein können.

Zur Zeit der Reproduktion könnten die Arbeiterinnen verstärkt mit der Versorgung der Geschlechtstierbrut beschäftigt sein. Dies könnte zur Folge haben, dass sich der Anteil der Außendienstarbeiten in Richtung Innendienstarbeiten verlagert. Je öfter eine Arbeiterin auf andere Arbeiterinnen trifft, die einer bestimmten Beschäftigung nachgehen, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass diese Arbeiterin der gleichen Beschäftigung nachgehen wird (GORDON 1999). Treffen Arbeiterinnen vermehrt auf Nestgenossinnen, die mit Brutpflege beschäftigt sind, könnte das zur Folge haben, dass sich der Anteil an Arbeiterinnen, die im Inneren des Nestes arbeiten, erhöht. Der Rückgang der Außenaktivität mit Einsetzen der reproduktiven Phase könnte somit proximat erklärt werden.

Es kommt noch eine weitere Erklärung für den abrupten Abfall der Aktivität ab einer bestimmten Koloniegröße in Frage. Bei polygynen Kolonien kann eine verstärkte "Faulheit" der Arbeiterinnen auftreten, da mit der Polygynie der Verwandtschaftsgrad innerhalb der Kolonien sinkt. Damit soll generell auch ein Abfall des Einsatzes, den einzelne Individuen für die Versorgung der Kolonie zeigen, verbunden sein (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). FELDHAAR et al. (2000) berichten, dass *Crematogaster* msp. 4 sekundär polygyn werden kann. Zum Zeitpunkt der einsetzenden Polygynie wäre also theoretisch ein Nachlassen der Außenaktivität denkbar. Gegen diese Hypothese spricht allerdings, dass Kolonien von *C. msp. 4* erst bei relativ großen Bäumen von *M. bancana* polygyn werden (~15 m Höhe; zur Koloniegröße und zu *M. hullettii* gibt es keine Angaben in der zitierten Arbeit). Meine Daten zeigen dagegen, dass die Außenaktivität (und Blütenzerstörung) von *C. msp. 4* schon in etwa 7 m hohen Bäumen von *M. hullettii* deutlich abgesunken ist. Zudem setzt bei *M. bancana* die Blüte bei Bäumen ab etwa 7 m Höhe ein, und diese Bäume werden meist nicht von *C. msp. 4* kastriert. Somit halte ich es für sehr unwahrscheinlich, dass das Nachlassen der Blütenzerstörung mit dem Einsetzen der Polygynie zusammenhängen könnte.

## 3.4.1.7 Wie wird ein biotischer Pflanzenschutz mit "faulen" Kooperationspartnern erreicht?

Warum stellen reproduzierende *Macaranga*-Bäume ihren Ameisenpartnern weiterhin Nahrung in Form von Futterkörperchen zur Verfügung, wenn diese ab einer bestimmten Koloniegröße in ihrer Außenaktivität deutlich nachlassen? Obwohl mit dem Nachlassen der Aktivität auch eine Verminderung der Schutzfunktion der Ameisen einhergeht, gibt es dennoch mehrere Hinweise, dass die Wirtspflanze auch in diesem Stadium der Partnerschaft von den Ameisen profitiert. (1) Zum einen senkt der Wirt mit zunehmenden Alter seine Futterkörperproduktion relativ zur Koloniegröße der Ameisen. (2) Der Baum kann auf das Rankenbeißen durch die Ameisen (weitgehend) verzichten, da bei großen Bäumen kaum noch die Gefahr besteht, von anderen Pflanzen überwuchert zu werden. (3) Die Attraktivität der jungen, schützenswerten Pflanzenteile (wie z.B. Blätter) bleibt für Ameisen erhalten, sodass weiterhin ein biotischer Schutz besteht (Abschnitt 3.3.2). In diesem Stadium der Partnerschaft (große Bäume mit reproduktiven Kolonien) haben die Ameisen auch einen signifikant positiven Einfluss auf den Samenansatz (Abschnitt 3.3.4).

**Schutz von jungen Blättern**—Einige Pflanzen machen ihre schützenswerten jungen Blätter für Ameisen attraktiv, indem auf jungen Blättern Nahrung in Form von Futterkörperchen oder extrafloralem Nektar angeboten wird (z.B. DOWNHOWER 1975; FIALA et al 1994). Es gibt jedoch auch Ameisenpflanzen, die keine Nahrung auf den jungen Blättern anbieten, und dennoch patrouillieren die Ameisenpartner regelmäßig auf den jungen Blättern (MOOG, DRUDE & MASCHWITZ 1998; MCKEY 1984). Die jungen Blätter von *M. hullettii* produzieren unbedeutend geringe Mengen an Futterkörperchen und extrafloralem Nektar (FIALA & MASCHWITZ 1991, und eigene Beobachtungen). BROUAT et al. (2000) fanden chemische Substanzen in jungen Blättern von Ameisenpflanzen, die auf Pflanzenameisen attraktiv wirken. Solche Lockmittel könnten auch bei *M. hullettii* dafür verantwortlich sein, dass junge Blätter auch dann noch von Ameisen belaufen werden, wenn die Außenaktivität insgesamt zurückgegangen ist.

**Futterkörperchen auf den Infloreszenzen**—Schützenswert sind neben den Blättern auch die reproduktiven Organe der Pflanzen, und daher locken viele Pflanzenarten mit Hilfe extrafloraler Nektarien auf Blütenknospen Ameisen an (KOPTUR 1992; STEPHENSON 1982). Einige myrmekophytische *Macaranga*-Arten produzieren auf den Knospen und Früchten Futterkörperchen, welche von den Ameisen gesammelt und eingetragen werden. In der Zeit der Anthese setzt die Futterkörperproduktion aus und beginnt erst wieder bei der Fruchtbildung. Bei *M. bancana* konnte eine signifikant höhere Aktivität der Ameisen auf Knospen (mit Futterkörperchen) als auf Infloreszenzen in Anthese (ohne Futterkörperchen) nachgewiesen werden.

Der Fruchtansatz von *M. hulletti* (mit nicht-blütenzerstörenden Kolonien) war bei experimentell ameisenfreien Infloreszenzen geringer als bei unbehandelten Infloreszenzen. Das zeigt deutlich, dass sich der Schutz durch die Ameisen direkt auf den Fortpflanzungserfolg des Wirtes auswirken kann. Diese Schutzwirkung ist jedoch erst nach Einsetzen der reproduktiven Phase bei den Ameisen gegeben.

#### 3.4.1.8 Die Kolonie- und Wirtsgröße als Selektionsfaktoren

HÖLLDOBLER & WILSON (1990) geben an, dass die Koloniegröße ein wichtiger Faktor für die Anpassung an veränderliche Umweltbedingungen ist, und damit ein kritisches Merkmal in der Evolution der Ameisen. In der außerordentlich artenreichen Unterfamilie Myrmicinae, zu der *Crematogaster* als eine der größten Gattungen zählt, findet man eine große Vielfalt an Koloniegrößen. Dies weist auf eine relativ hohe Evolutionsgeschwindigkeit dieses Merkmals hin. Geringe Änderungen in physiologischen Parametern welche z.B. die Lebenserwartung einzelner Individuen oder die Determination der Larven durch die Königin beeinflussen, können große Auswirkungen auf die Koloniegröße haben (HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Der Nistraum gilt insbesondere für myrmekophytische Ameisen als eine limitierende Ressource. FONSECA (1999) fand in 8 neotropischen Myrmekophytiesystemen, dass die Koloniegrößen der Ameisenpartner mit der Domatienzahl der Pflanzen korreliert. Auch zwischen den *Crematogaster*-Arten, welche *Macaranga* besiedeln, variieren die Koloniegrößen (FELDHAAR et al., im Druck; ITINO et al. 2001b). Durch eine Variabilität der Koloniegrößen ist es den Ameisen möglich, sich veränderlichen Nistraumbedingungen, also z.B. Baumgrößen, anzupassen. Diese Flexibilität hinsichtlich der Koloniegröße könnte eine entscheidende Prädisposition für eine Aufspaltung der *Crematogaster*-Populationen sein. [Eine interspezifische Variabilität in der Baumgröße existiert auch auf Seiten der Pflanzen. Somit ist auch hier eine Prädisposition für eine Aufspaltung der Populationen möglich.]

Das Kastrationsverhalten der parasitischen Ameise *Allomerus* in dem *Cordia nodosa*-Myrmekophytiesystem wird als eine Strategie interpretiert, die durch Konkurrenz mit einem zweiten, nicht-kastrierenden Ameisenpartner (*Azteca*) evolviert ist (YU 2001; YU, WILSON & PIERCE 2001): Es zeigte sich, dass *Allomerus* durch ihr Kastrationsverhalten einen Vorteil gegenüber *Azteca* gewinnt. Erstere erreichen durch die Kastration mehr Domatienzuwachs und damit eine höhere Alateproduktion, da *Allomerus* deutlich später als die Wirtspflanze reproduziert (YU & PIERCE 1998). Könnte ein ähnliches Szenario auch für das untersuchte *Macaranga-Crematogaster*-System gelten? Es fällt auf, dass auch hier das Erreichen der reproduktiven Phase zwischen *C. msp. 4* und *M. hulletti* verschoben ist. Haben wir es also mit einem Konflikt zwischen Ameise und Pflanze über den Zeitpunkt der Reproduktion zu tun?

Warum ist dieser Zeitpunkt nicht aufeinander abgestimmt? Der folgende Abschnitt versucht eine Antwort.

#### 3.4.1.9 Warum beginnt *M. hullettii* vor *C. msp. 4* zu reproduzieren?

Eine Kastration durch heranwachsende Ameisenkolonien könnte vermieden werden, indem die Wirtspflanzen erst reproduzieren, nachdem die Ameisen ihren Lebenszyklus abgeschlossen haben. So scheint die Assoziation von *Cladomyrma maschwitzi* mit ihrem Wirt *Crypteronia griffithii* häufig zu enden, bevor dieser zum erstenmal blüht (MOOG, DRUDE & MASCHWITZ 1998). Andererseits sollten die Ameisen auch nicht viel früher als die Wirtspflanzen reproduzieren, da sonst der biotische Schutz durch die Ameisen nachlässt, bevor sich die Jungpflanzen endgültig etabliert haben (YU 2001). Die Pflanzenameise *Pseudomyrmex nigripilosa* hat einen Lebenszyklus von so kurzer Dauer, dass Keimlinge von *Acacia*, die von dieser Art besiedelt werden, nicht erfolgreich aufwachsen können. Deshalb gilt diese Ameisenart als Parasit in dem *Acacia*-Myrmekophytiesystem (JANZEN 1975).

Es zeigte sich, dass *Crematogaster* mssp. 4 und 1 bei 56% der *M. hullettii*-Population in Gombak Blüten zerstörten (28 von 50 Bäume). Dies waren fast ausschließlich Bäume während der ersten Blühphasen von 3-7 m Höhe. Wenn alle Bäume von *Macaranga hullettii* während der ersten Blühzeiten von ihren Ameisenpartnern kastriert werden, beeinträchtigt das die Fitness der Pflanzen erheblich. Eine ideale Lösung dieses Problems wäre, wenn die Ontogenesen der Kolonien und Wirtspflanzen simultan verliefen. Es stellt sich die Frage, warum der Zeitpunkt der Reproduktion der Partner nicht besser aufeinander abgestimmt ist.

Eine mögliche Antwort auf diese Frage ist, dass der Beginn der reproduktiven Phase bei *M. hullettii* sich mit der Reproduktion eines anderen Ameisenpartners als *C. msp. 4* synchronisiert hat. In diesem Fall wäre der dominierende Ameisenpartner *C. msp. 4* im Gombaktal nicht der "passende Partner" für *M. hullettii*. *Crematogaster* msp. 3 könnte aufgrund ihrer geringeren Koloniegröße (FELDHAAR et al., im Druck) der geeignetere Partner für *M. hullettii* sein. Diese verhältnismäßig kleinen Ameisen mit kleinen Kolonien kommen bevorzugt in Höhen über 600 m vor (FIALA et al. 1999). *Macaranga hullettii* ist in Westmalaysia unter den myrmekophytischen *Macaranga*-Arten nicht nur die kleinste Art, sondern auch die einzige, die man in Höhen um 1000 m noch antrifft. Meine Hypothese lautet: Für die Erhaltung der Art sorgt der hohe Reproduktionserfolg der Bergpopulationen von *M. hullettii*, die regelhaft mit der kleineren *C. msp. 3* assoziiert sind. Durch Immigration mittels zoochorer Fernverbreitung gelangt *M. hullettii* ständig in tiefere Regionen, in denen *C. msp. 4* regelhaft Assoziationen mit der spät blühenden *M. bancana* eingeht. Letztere Ameisenart könnte im Tiefland bei der Besiedlung der Keimlinge von *M. hullettii* dagegen

konkurrenzstärker sein und die kleinere *C. msp. 3* verdrängen. In den höheren Lagen dagegen kommt die größere *C. msp. 4* nicht mit den geringeren Nahrungs- und Nistraumressourcen aus, und deshalb ist dort die kleinere *C. msp. 3* im Vorteil. Der Genfluss von den Bergpopulationen von *M. hullettii* zu den Tieflandpopulationen verhindert, dass der durch die Kastration ausgeübte Selektionsdruck durch *C. msp. 4* auf ein späteres Einsetzen der Reproduktion zum Tragen kommt. Umgekehrt könnte der Genfluss der Population von *C. msp. 4*, welche im Tiefland mit den größeren Bäumen von *M. bancana* assoziiert ist, einer Annäherung der Reproduktion an die von *M. hullettii* entgegenwirken.

Fazit dieser Überlegungen ist, dass *C. msp. 3* als der eigentliche spezifische Partner von *M. hullettii* und *C. msp. 4* als der von *M. bancana* angesehen werden kann. Die umgekehrte Partnerkombination wirkt sich dagegen negativ auf die Fitness der Partner aus. Somit könnte man überspitzt formulieren, dass beide Ameisenarten sowohl als Mutualisten als auch als Parasiten anzusehen sind, je nachdem welche *Macaranga*-Art sie besiedeln. Ein vereinfachtes Modell meiner Überlegungen ist in Abbildung 34 dargestellt.

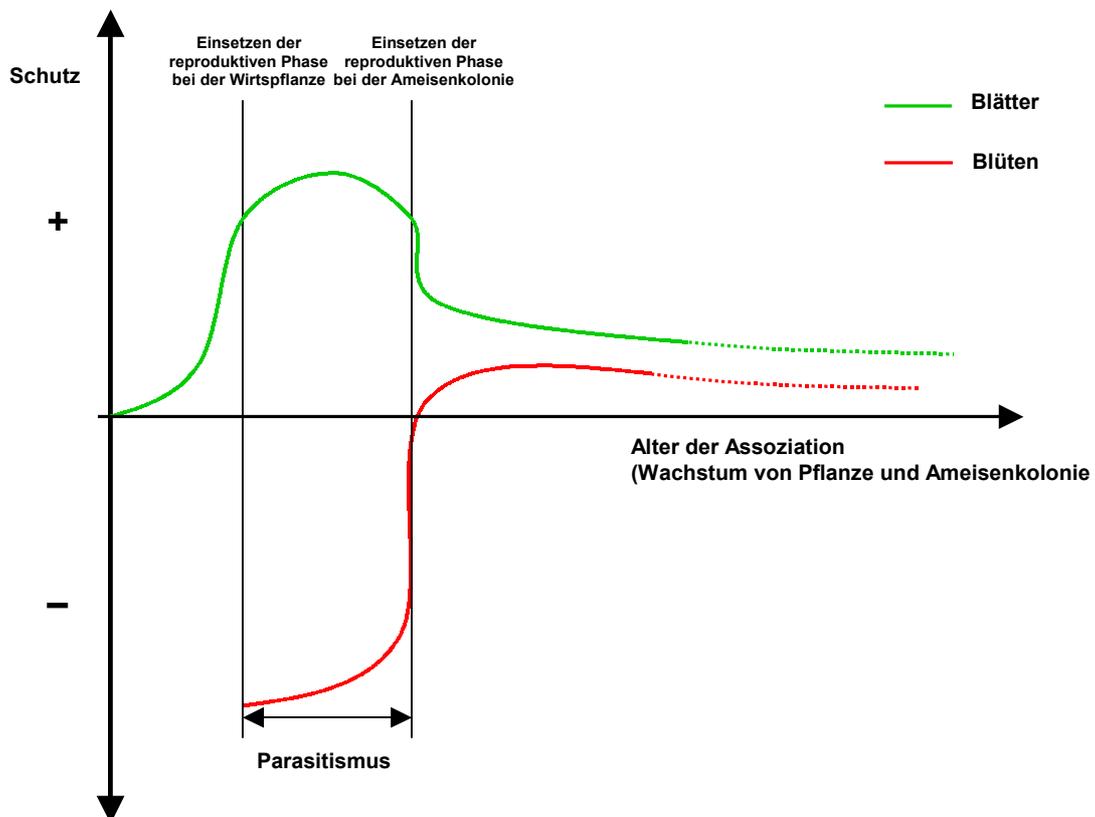


Abb. 34: Modell der Schutzwirkung von *C. msp. 4* bei *M. hullettii* mit der Ontogenese der Assoziation

Der geschätzte Grad der Schutzwirkung ist hier für Blätter (grün) und Blüten (rot) getrennt aufgetragen.

Es ist erkennbar, dass (1) die "parasitische Phase" eines Ameisenpartners nur eine temporäre Erscheinung im Lebenszyklus einer Assoziation darstellt, und dass (2) diese Phase umso kleiner wird, je besser das Einsetzen der reproduktiven Phase zwischen Pflanze und Ameise synchronisiert ist. Mit anderen Worten: Ein "guter" mutualistischer Partner sollte daran erkennbar sein, dass seine Reproduktion mit der des anderen Partners simultan verläuft. Gilt dies allgemein, oder sind auch Umstände denkbar, in denen "echte" Mutualisten ihre Wirte kastrieren?

#### 3.4.1.10 Warum zerstören auch "echte" Mutualisten Blüten?

Ein einziges Mal habe ich bei *M. hulleitii* beobachten können, dass *C. msp. 3* Blüten zerstört. Dieser betroffene Baum war jedoch offensichtlich kurz zuvor von einem Eichhörnchen stark beschädigt worden. Ein Großteil der Äste war der Länge nach aufgerissen. Das deutet darauf hin, dass ein Eichhörnchen einen nicht unerheblichen Teil der Ameisen bzw. Brut gefressen hatte (FEDERLE et al. 1999). Dieses dramatische Ereignis könnte z.B. über den Rückgang der Koloniegröße und/oder die Steigerung der Aggressivität Verhaltensänderungen ausgelöst haben. Die Ameisenaktivität auf der Pflanzenoberfläche war jedenfalls überdurchschnittlich hoch und Blütenzerstörung setzte ein.

Auch bei Kolonien von *C. msp. 4* konnte ich beobachten, dass die Ameisen bei einem Baum mit Eichhörnchenschaden Blüten zerstörten. Ebenso kam Blütenzerstörung durch *C. msp. 4* vor, wenn z.B. durch Baumsturz ein Teil des Wirtes - und damit vermutlich der Kolonie - verlorengegangen war. Solche Vorfälle sind ein Indikator dafür, dass mutualistische Beziehungen durch zufällige Ereignisse in ein Ungleichgewicht gebracht werden können, die auch "echte" Mutualisten veranlassen, die Blüten ihres Wirtes zu zerstören.

Wie in der Einleitung zuvor beschrieben, ist auch ein Fall bekannt, in dem der einzige mutualistische Ameisenpartner, *Camponotus schmitzii*, die Blüten seines Wirtes zuweilen zerstört (MERBACH et al. 2001). Die Kannenpflanze *Nepenthes bicalcarata* wächst lianenartig bis in die Baumkronen, um dort zu blühen. Nur bei herabgestürzten Exemplaren findet man Blüten in Bodennähe, daher kann über die Regelmäßigkeit des Blütenzerstörens nur spekuliert werden (M. Merbach, persönliche Mitteilung). Geschlechtstiere von *Camponotus schmitzii* findet man ebenso selten, da die Kolonie mit dem Wachstum der Wirtspflanze in die Kronenregion wandert und vermutlich dort reproduziert (M. Merbach persönliche Mitteilung). Denkbar ist, dass die wenigen Beobachtungen von Blütenzerstörung an heruntergestürzten Lianen eine Folge von *Camponotus*-Neugründungen sind. Junge, sich entwickelnde Kolonien kommen dann "vorzeitig" mit Blüten in Berührung und zerstören sie. Der bisherige Kenntnisstand erlaubt jedoch keinen Vergleich mit der *Macaranga-Crematogaster*-Assoziation.

### 3.4.2 Barrieremechanismen

Wenn Kastration durch Mutualisten gehäuft vorkommen würde, sollten Filtermechanismen evolviert sein, die dem regelmäßigen Fitnessverlust entgegenwirken (YU 2001). Bei verschiedenen Pflanzen wurden ameisenabwehrende Substanzen in Blüten beschrieben, wie z.B. ameisenabwehrender Nektar (FEINSINGER & SWARM 1978; GUERRANT & FIEDLER 1981; JANZEN 1977). WILLMER & STONE (1997) geben an, dass Infloreszenzen von myrmekophytischen *Acacia* ameisenabwehrende Substanzen enthalten. Diese werden von den Infloreszenzen nur zur Zeit der Anthese gebildet, um die Ameisen von den Blüten zur Zeit der Bestäubung fernzuhalten. Ich habe mit ähnlichen Methoden wie sie bei *Acacia* angewandt wurden (siehe GHAZOUL 2001; WILLMER & STONE 1997), die Infloreszenzen von *M. hullettii* auf eine potentielle ameisenabwehrende Wirkung hin untersucht. Es stellte sich jedoch heraus, dass diese Methode bei *C. msp. 4* keine Ergebnisse brachte, da die Ameisen durch jede auf die Pflanzenoberfläche aufgetragene Substanz irritiert wurden. Die Ameisen ließen sich sogar durch destilliertes Wasser verunsichern. Die scheinbar abschreckende Wirkung von Wasser beruht wahrscheinlich auf einer durch Wischen bzw. Betupfen verursachten "Verwischung" der Ameisenspuren.

Eine zweite Möglichkeit, Ameisen den Zugang zu den Blüten zu verwehren bzw. zu erschweren, besteht in einer räumlichen Trennung von Orten der Blütenproduktion und Ameisenaktivität. So sind viele Ameisenpflanzen cauliflor oder ramiflor, d.h. sie entwickeln ihre Blüten am Stamm oder den Hauptästen (J. Moog, persönliche Mitteilung). Auch YU & PIERCE (1998) berichten, dass die wenigen Blüten, die sich auf einzelnen kastrierten *Cordia*-Pflanzen entwickeln konnten, an für *Cordia* untypischen Stellen zu finden waren, nämlich fast ausschließlich am Stamm. Die höchste Ameisenaktivität konzentriert sich normalerweise auf die jungen Blätter der Astspitzen. In *Macaranga* ist die Achselständigkeit der Infloreszenzen ein Merkmal, welches das Taxon von *Mallotus* abgrenzt. In *Mallotus* sind die Infloreszenzen endständig. Vielleicht stellt die Achselständigkeit, genauso wie die geschlossenen Infloreszenzen, eine Prädisposition für die Evolution der Myrmekophytie in *Macaranga* dar.

Mechanische Barrieren sind ebenfalls geeignet, Ameisen von den Blüten bzw. Blütenbelohnungen fernzuhalten (GUERRANT & FIEDLER 1981). Bei den meisten myrmekophytischen *Macaranga*-Arten sind die Infloreszenzen geschlossen und erlauben Ameisen keinen Zugang zu den Blüten (siehe Tabelle 4, Abschnitt 2.3.7). Eine geschlossene Infloreszenzmorphologie ist ein relativ ursprüngliches Merkmal in *Macaranga*, das in Coadaptation mit kleinen pflanzensaftsaugenden Insekten schon bei basal stehenden, nicht-myrmekophytischen Arten evolviert ist (siehe Abschnitt 2.4.6). Dieses Merkmal könnte als eine Präadaptation angesehen werden, welche die Assoziation mit Ameisen begünstigt hat. Durch die

Blütendeckblättchen haben die Ameisen keinen Zugang zu dem Nektar, der auf der Innenseite der Brakteen sezerniert wird. Offene Infloreszenzen sind konvergent in verschiedenen Evolutionslinien myrmekophytischer *Macaranga*-Arten der Sektion *Pachystemon* (Gruppe 1) entstanden (*M. angulata*, *M. calcicola* und *M. petanostyla*, siehe Abbildung 17; Abschnitt 2.4.6). Die Arten mit offenen Infloreszenzen haben jedoch keine Trichomnektarien. Das deutet darauf hin, dass die Geschlossenheit der Infloreszenzen dem Schutz vor Nektarraub durch die Ameisen dient. Wenn myrmekophytische *Macaranga*-Arten offene Infloreszenzen besitzen, produzieren sie aber keinen floralen Nektar.

Als mechanische Barrieremechanismen gegen Ameisen gelten auch Klebstrukturen (GUERRANT & FIEDLER 1981), dichtstehende Pflanzenhaare (DAVIDSON, SNELLING & LONGINO 1989), oder Wachsbereifung als Antihaft-Beschichtung (HARLEY 1991). Wachsbereifung kommt bei einigen *Macaranga*-Arten vor und bewirkt hier einen selektiven Schutz der Partnerameisen vor Generalisten (FEDERLE et al. 1997). Meine Untersuchungen zeigen, dass die Wachsbereifung auf den Infloreszenzen von *M. hullettii* den Ameisen das Belaufen zwar etwas erschwert, sie aber nicht am Belaufen der Infloreszenzen hindert. Zudem hatte das Fehlen von Wachs auf den Infloreszenzen weder einen signifikanten Einfluss auf die Ameisenaktivität auf den Infloreszenzen noch auf den Samenansatz, d.h. der Bestäubungsvorgang wurde nicht gestört. Die Wachsbereifung (bis zur Fruchtreife vorhanden) könnte aber dennoch einen Vorteil für den Fortpflanzungserfolg von *M. hullettii* bringen. Die Ameisen bohrten die Infloreszenzstiele vermehrt an und höhlten sie aus, wenn das Wachs abgewischt worden war; exakt so, wie sie es auch mit jungen Internodien zwecks Nistraumerweiterung tun. Allerdings geschieht das Anbohren nur, wenn die Infloreszenzstiele einen ausreichenden Durchmesser und Länge haben. Dies ist in *M. hullettii* der Fall, und Ameisen scheinen deren Infloreszenzstiele als junge Zweiginternodien zu betrachten. Dies ist eine Indiz dafür, dass die Wachsbereifung ein Schutz vor dem Anbohren ist. Letzteres vermindert möglicherweise die Versorgung der Blüten nicht unerheblich, da viele Eingangslöcher auf wenigen Zentimeter Länge angelegt werden können (siehe Farbtafel 2). Auffällig ist, dass einige ansonsten unbehaarte *Macaranga*-Arten auf ihren Infloreszenzen Behaarung aufweisen. Vielleicht ist auch diese mechanische Barriere als Schutz gegen ein "Anbohren" anzusehen.

Ich konnte keine Barrieremechanismen feststellen, die dem direkten Schutz vor Kastration dienen. Meine Hypothese ist, dass solche Filtermechanismen nicht notwendig sind, wenn die Wirtspflanze von ihrem "passenden" Ameisenpartner besiedelt wird. Dann ist das Einsetzen der reproduktiven Phase zwischen Ameise und Pflanze synchronisiert. Nur in Fällen, in denen entweder Schädigungen der Kolonien bzw. Pflanzen auftreten, oder in denen weniger "passende" Pflanzenameisen die Wirtspflanze besiedeln, kommt es zur Kastration.

Die Studien müssen fortgesetzt werden, um zeigen zu können, dass der "passendere" Partner (*C. msp. 3*) für *M. hullettii* tatsächlich im Zeitpunkt seiner Reproduktion mit der des Wirtes übereinstimmt. Sollte diese Annahme bestätigt werden, könnte dies ein neues Licht auf viele andere Myrmekophytiesysteme werfen.

## 4 Zusammenfassung

Obligate Mutualismen gehören zu den bevorzugten Studienobjekten zur Erforschung der Mechanismen und Faktoren, welche Artenvielfalt hervorbringen und erhalten. Die Bestäubung der diözischen Pionierbaumgattung *Macaranga* (Euphorbiaceae) war bislang unbekannt, und Untersuchungen zur Myrmekophytie in *Macaranga* beschränkten sich in der Vergangenheit auf die Jugendphase der Assoziation mit Ameisen.

Während als gesichert galt, dass die Partnerorganismen in Myrmekophytie- und Bestäubungssystemen voneinander profitieren, blieben Konflikte bzw. Konfliktlösungen in diesen Mutualismen weitgehend unerforscht. Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, die Bestäubung der Ameisenpflanzengattung *Macaranga* aufzuklären und potentielle Konflikte der Fortpflanzung von *Macaranga* mit dem Myrmekophytiesystem zu analysieren.

Die insgesamt 16-monatigen Freilanduntersuchungen in Malaysia und Indonesien wurden in 6 Aufenthalten (1998-2001) durchgeführt. Von 27 *Macaranga*-Arten wurden Daten zur Blütenbiologie erhoben. Die Hauptuntersuchungsart war *M. hullettii*. Zusätzlich fanden Untersuchungen der Infloreszenzmorphologie aller westmalesischen *Macaranga*-Arten in den Herbarien des Forest Research Institute Malaysia (FRIM) und des Nationaal Herbarium Nederland in Leiden statt.

### 1) Die Bestäubung von *Macaranga*

Von 27 der 61 *Macaranga*-Arten, welche auf der Halbinsel Malaysia und den großen Sundainseln Borneo und Sumatra vorkommen, wurden insgesamt 28544 Blütenbesucher gesammelt und das Verhalten der dominierenden Blütenbesucher beobachtet. Bei 52% der Arten dominierte eine Thripsart der Gattung *Neoheegeria* (Phlaeothripinae; Thysanoptera), bei 15% Thripse der Gattung *Mesothrips* (Phlaeothripinae, Thysanoptera), bei 4% Thripse der Tribus Terebrantia, bei 11% Wanzen (Miridae und Anthocoridae; Heteroptera), bei 4% Rüsselkäfer, und bei 15% diverse andere Insekten der Ordnungen Coleoptera, Hymenoptera und Diptera.

Für den dominierenden Blütenbesucher *Neoheegeria* spec. wird gezeigt, dass er als effektiver Bestäuber von *M. hullettii* fungiert. Der Pollentransfer von männlichen zu weiblichen Bäumen und der Samenansatz nach ausschließlichem Zugang von Thripsen zu den Blüten konnte nachgewiesen werden.

Die Thripse durchlaufen ihre Larvalentwicklung in weiblichen und männlichen Blütenständen. Der Vergleich der Blühzeiten von *M. hullettii* und der Entwicklungsdauer von *Neoheegeria* spec. erbrachte, dass die Dauer der Anthese des Wirtes und die der Entwicklung der Thripse aufeinander abgestimmt ist. Männliche Blütenstände öffnen ihre Knospen zeitlich vor den weiblichen Blütenständen, sodass eine Vermehrung der Thrips-Bestäuber-Population in männlichen Bäumen vor dem Beginn der Blühzeiten beider Geschlechter stattfinden kann.

Die Analyse der Bestäubungstypen zeigte, dass blütenbedeckende Hüllblättchen mit Trichomnektarien als Belohnung für bestäubende Thripse und Wanzen dienen. Dieses Merkmal wird für thrips- und wanzenbestäubte *Macaranga*-Arten als homolog angesehen. Die Blütendeckblättchen umschließen die Blüten so eng, dass nur kleinsten Insekten der Zugang zu den Blüten gewährt wird. *Neoheegeria*-bestäubte *Macaranga*-Arten zeichnen sich durch ein reduziertes Androeceum und ein wenig strukturiertes Tectum der Pollenkörner aus.

Die Bestimmung der Blühzeiten von 7 sympatrischen *Macaranga*-Arten erbrachte, dass Arten mit den gleichen Bestäubern zeitlich isoliert sind. Dagegen weisen Arten, deren Blühzeiten sich überschneiden, verschiedene Bestäuber auf.

## 2) Interaktionen der Reproduktion von *Macaranga* mit der Myrmekophytie

Konflikte zwischen den Bestäubern und den Partnerameisen von *Macaranga* konnten nicht beobachtet werden. Dafür trat ein anderer, schwerwiegender Konflikt in Erscheinung, der drastische, negative Auswirkungen auf die Fortpflanzung von *Macaranga* hatte.

Die Partnerameisen zerstörten zeitweise die Blüten ihrer Wirte. Dieses Kastrations-Verhalten zeigte sich bei mehreren *Crematogaster*-Arten, die verschiedene *Macaranga*-Arten besiedeln. Im Gombaktal, ein Hauptuntersuchungsgebiet im Tieflandregenwald Westmalysias, trat das Kastrationsphänomen am häufigsten bei *M. hullettii* auf. 56% der Population wurde von ihren Ameisenbesiedlern (hauptsächlich *C. msp. 4*) kastriert.

Das Phänomen wies eine ungleichmäßige Verteilung auf: Blütenzerstörung korrelierte signifikant negativ mit der Baumgröße. Die Analyse verschiedener Kolonie- und Wirtspflanzen-Parameter ergab Hinweise, dass nicht Nahrungs- bzw. Nistraumlimitierung sondern die Koloniegröße ein entscheidender Faktor für dieses Verhalten war. Ab einer bestimmten Koloniegröße setzte nicht nur das Kastrationsverhalten aus, sondern auch die Außenaktivität der Ameisen nahm stark ab. Gleichzeitig stieg die Brutzunahme deutlich an, und die regelmäßige Geschlechtstierproduktion setzte ein.

Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass *Crematogaster (Decacrema)*, welche noch nicht ihre reife Koloniegröße erreicht haben, die Blüten ihres Wirtsbaumes zerstören, wenn dieser vor den Ameisen mit der reproduktiven Phase einsetzt. Aufgrund der daraus resultierenden Kosten für die Wirtspflanze könnte die *Crematogaster*-Art (*msp. 4*) als "unpassender" Partner von *M. hullettii* angesehen werden. Während die Schutzwirkung gegen Herbivorie an jungen Blättern durch *C. msp. 4* aus früheren Untersuchungen gut belegt ist, fungiert diese Ameisenart durch ihr Kastrationsverhalten teilweise als Parasit in der Assoziation mit *M. hullettii*.

Es wird ein Modell vorgeschlagen, in dem die Kastration als ein Konflikt zwischen den Partnern über das Einsetzen der Reproduktionsphase angesehen wird. "Passende" Partner sind folglich daran erkennbar, dass sich das Einsetzen ihrer Reproduktionsphasen weitgehend synchronisiert hat. Aus dieser Hypothese ergibt sich, dass der dominierende Ameisenbesiedler *C. msp. 4* von *M. hullettii* im Tiefland des Untersuchungsgebietes nicht als "echter" Mutualist anzusehen ist. In den submontanen Regionen ist *M. hullettii* ausschließlich mit *C. msp. 3* assoziiert. Letztere *Crematogaster*-Art wird als der eigentliche "passende" Partner vorgeschlagen, während *C. msp. 4* als "echter" Mutualist einer zweiten *Macaranga*-Art, *M. bancana*, diskutiert wird.

Auf der Basis der gewonnenen Ergebnisse und der Grundlage von jüngsten phylogenetischen Analysen von *Macaranga* werden Überlegungen zur Evolution der Bestäubungs- und Myrmekophytiesysteme vorgestellt.

## 5 Literatur

- ADDICOTT, J. F., BRONSTEIN, J. L. & KJELLBERG, F. (1990). Evolution of mutualistic life-cycles: yucca moths and fig wasps. In F. GILBERT (ed.), *Insect life cycles*. Springer, New York, USA: 143-163.
- AIRY SHAW, H. K. (1969). Malesian and other asiatic Euphorbiaceae. CXI. New or noteworthy species of *Macaranga* Thou. *Kew Bulletin* 23: 89-114.
- AIRY SHAW, H. K. (1971). Malesian and other asiatic Euphorbiaceae. CXLI. New or noteworthy species of *Macaranga* Thou. *Kew Bulletin* 25: 529-543.
- ALLARD, R. W. (1954). Natural hybridization in Lima beans in California. *Proceedings of the American Society of Horticultural Science* 64: 410-416.
- ALLEN, G. A. & ANTOS, J. A. (1988). Relative reproductive effort in males and females in the dioecious shrub *Oemleria cerasiformis*. *Oecologia* 76: 111-118.
- ANNAND, P. N. (1926). Thysanoptera and the pollination of flowers. *The American Naturalist* 60: 177-182.
- APPANAH, S. & CHAN, H. T. (1981). Thrips: the pollination of some dipterocarps. *The Malaysian Forester* 44: 234-252.
- ARMBRUSTER, W. S. (1997). Exaptations link evolution of plant herbivore and plant-pollinator interactions: a phylogenetic inquiry. *Ecology* 78: 1661-1672.
- ARMSTRONG, J. E. & IRVINE, H. K. (1989). Flowering, sex ratios, pollen-ovule ratios, fruit set, and rain forest communities. *American Journal of Botany* 76: 74-85.
- ARMSTRONG, J. E. & IRVINE, H. K. (1990). Functions in staminodia in the beetle-pollinated flowers of *Eupomatia laurina*. *Biotropica* 22: 429-431.
- ASHTON, P. S., GIVNISH, T. J., & APPANAH, S. (1988). Staggered flowering in the Dipterocarpaceae: new insights into floral induction and evolution of mast fruiting in the aseasonal tropics. *American Naturalist* 132: 44-66.
- BAWA, K. S. (1980). Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 15-39.
- BLATTNER, F. R., WEISING, K., BÄNFER, G., MASCHWITZ, U. & FIALA, B. (2001). Molecular analysis of phylogenetic relationships among myrmecophytic *Macaranga* species (Euphorbiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 331-344.
- BRONSTEIN, J. L. (2001). The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters* 4: 277-287.
- BRONSTEIN, J. L., HOSSAERT-MCKEY, M. (1996). Variation in reproductive success within a subtropical fig/pollinator mutualism. *Journal of Biogeography* 23: 433-446.
- BROUAT, C., MCKEY, D., BESSIÈRE, J. M., PASCAL, L. & HOSSAERT-MCKEY, M. (2000). Leaf volatile compounds and the distribution of ant patrolling in an ant-plant protection mutualism: preliminary results on *Leonardoxa* (Fabaceae: Caesalpinioideae) and *Petalomyrmex* (Formicidae: Formicinae). *Acta Oecologica* 21: 349-357.
- CHAN, H. T. & APPANAH, S. (1980). Reproductive biology of some Malaysian dipterocarps. I. Flowering biology. *Malaysian Forester* 43: 132-143.
- CHAPMAN, R. F. (1982). Chemoreception: the significance of receptor numbers. *Advances in Insect Physiology* 16: 247-356.
- CHASE, M. W., SOLTIS, D. E., OLMSTEAD, R. G., MORGAN, D., LES, D. H., MISHLER, B. D., DUVAL, M. R., PRICE, R. A., HILLS, H. G., QIU, Y.-L., KRON, K. A., RETTIG, J. H., CONTI, E., PALMER, J. D., MANHART, J. R., SYTSMA, K. J., MICHAELS, H. J., KRESS, W. J.,

- KAROL, K. G., CLARK, W. D., HEDREN, M., GAUT, B. S., JANSEN, R. K., KIM, K.-J., WIMPEE, C. F., SMITH, J. F., FURNIER, G. R., STRAUSS, S. H., XIANG, Q.-Y., PLUNKETT, G. M., SOLTIS, P. S., SWENSEN, S., WILLIAMS, S. E., GADECK, P. A., QUINN, C. J., EGUIARTE, L. E., GOLDENBERG, E., LEARN, JR., G. H., GRAHAM, S. W., BARRETT, S. C. H., DAYANANDAN, S. & ALBERT, V. H. (1993). Phylogenetics of seed plants: An analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528-580.
- CIPOLLINI, M. L. & WHIGHAM, D. F. (1994). Sexual dimorphism and costs of reproduction in the dioecious shrub *Lindera benzoin* (Lauraceae). *American Journal of Botany* 81: 65-75.
- CRESPI, B. J. (1993). Sex ratio selection in Thysanoptera. In D. L. WRENSCH & M. EBBERT (eds.), *Evolution and Diversity of Sex Ratios in Haplodiploid Insects and Mites*. Chapman & Hall, New York: 214-234.
- DARWIN, C. (1859). *On the origin of Species*. John Murray, London.
- DARWIN, C. (1878). *The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom*. 2nd Edition. John Murray, London. S. 355.
- DARWIN, C. (1884). *The different forms of flowers on plants of the same species*. John Murray, London.
- DAVIDSON, D. W., LONGINO, J. T. & SNELLING, R. R. (1988). Pruning of host plant neighbors by ants: an experimental approach. *Ecology* 69: 801-808.
- DAVIDSON, D. W., SNELLING, R. R. & LONGINO, J. T. (1989). Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica* 21: 64-73.
- DAVIDSON, D. W. & MCKEY, D. (1993). The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research* 2: 13-83.
- DAVIES, S. J. (1998). Photosynthesis of nine pioneer *Macaranga* species from Borneo in relation to life history. *Ecology* 79: 2292-2308.
- DAVIES, S. J. (1999). A new myrmecophytic thrip-pollinated species of *Macaranga* from the highlands of Sarawak. *Harvard Papers in Botany* 4: 433-437.
- DAVIES, S. J. (2001a). Systematics of *Macaranga* Sects. *Pachystemon* and *Pruinosae* (Euphorbiaceae). *Harvard Papers in Botany* 6: 371-448.
- DAVIES, S. J. (2001b). Tree mortality and growth in 11 sympatric *Macaranga* species in Borneo. *Ecology* 82: 920-932.
- DAVIES, S. J., PALMIOTTO, P. A., ASHTON, P. S., LEE, H. S. & LAFRANKIE, J. V. (1998). Comparative ecology of 11 sympatric species of *Macaranga* in Borneo: tree distribution in relation to horizontal and vertical resource heterogeneity. *Journal of Ecology* 86: 662-673.
- DAVIES, S. J. & ASHTON, P. S. (1999). Phenology and fecundity in 11 sympatric pioneer species of *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Borneo. *American Journal of Botany* 86: 1786-1795.
- DAVIES, S. J., LUM, S. K. Y., CHAN, R. & WANG, L. K. (2001). Evolution of myrmecophytism in Western Malesian *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Evolution* 55: 1542-1559.
- DOWNHOWER, J. F. (1975). The distribution of ants on *Cecropia* leaves. *Biotropica* 7: 59-62.
- DUARTE ROCHA, C. F. & GODOY BERGALLO, H. (1992). Bigger ant colonies reduce herbivory and herbivore residence time on leaves of an ant-plant: *Azteca muelleri* vs. *Coelomera ruficornis* on *Cecropia pachystachya*. *Oecologia* 91: 249-252.
- ECK, G., FIALA, B., LINSENMAIR, K. E. & PROKSCH, P. (2001). Trade off between chemical and biotic anti-herbivore defense in the Southeast Asian plant genus *Macaranga*. *Journal of Chemical Ecology* 27: 1979-1996.

- ELTZ, T., BRÜHL, C. A., VAN DER KAARS, S., CHEY, V. K. & LINSENMAIR, K. E. (2001). Pollen foraging and resource partitioning of stingless bees in relation to flowering dynamics in a Southeast Asian tropical rainforest. *Insectes Sociaux* 48: 273-278.
- ENDRESS, P. K. (1994). Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, New York, USA.
- ERDTMAN, G. (1992). Erdtman's handbook of palynology. In S. NILSSON & J. PRAGLOWSKI (eds.). 2. Auflage. Munksgaard, Copenhagen.
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. (1979). The principles of pollination ecology. 3. Auflage. Pergamon Press, Oxford, UK.
- FEDERLE, W., MASCHWITZ, U., FIALA, B., RIEDERER, M. & HÖLLDOBLER, B. (1997). Slippery ant-plants and skillful climbers: Selection and protection of specific ant partners by epicuticular wax blooms in *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Oecologia* 112: 217-224.
- FEDERLE, W., FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1998). *Camponotus* (Colobopsis) (Mayr 1861) and *Macaranga* (Thouars 1806): a specific two-partner ant-plant system from Malaysia. *Tropical Zoology* 11: 83-94.
- FEDERLE, W., MASCHWITZ, U. & FIALA, B. (1998). The two-partner ant-plant system of *Camponotus* (*Colobopsis*) sp.1 and *Macaranga puncticulata* (Euphorbiaceae): Natural history of the exceptional ant partner. *Insectes Sociaux* 45: 1-16.
- FEDERLE, W., LEO, A., MOOG, J., AZARAE, H. I. & MASCHWITZ, U. (1999). Myrmecophagy undermines ant-plant mutualisms: ant-eating *Callosciurus* spp. squirrels (Rodentia: Sciuridae) damage ant-plants in SE Asia. *Ecotropica* 5: 35-43.
- FEDERLE, W., FIALA, B., ZIZKA, G. & MASCHWITZ, U. (2001). Incident daylight as orientation cue for hole-boring ants: prostomata in *Macaranga* ant-plants. *Insectes Sociaux* 48: 165-177.
- FEDERLE, W., MASCHWITZ, U. & Hölldobler, B. (2002). Pruning of host plant neighbours as defence against enemy ant invasions: *Crematogaster* ant partners of *Macaranga* protected by "wax barriers" prune less than their congeners. *Oecologia* 132: 264-270.
- FEIL, J. P. (1992). Reproductive ecology of dioecious *Siparuna* (Monimiaceae) in Ecuador: a case of gall midge pollination. *Botanical Journal of the Linnean Society* 90: 129-144.
- FEINSINGER, P. & SWARM, L. A. (1978). How common are ant-repellent nectars? *Biotropica* 10: 238-239.
- FEINSINGER, P. & COLWELL, R. K. (1978). Community organization among nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18: 779-795.
- FEINSINGER, P., MURRAY, G. H., KINSMAN, S. & BUSBY, H. B. (1986). Floral neighborhood and pollination success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* 67: 449-464.
- FELDHAAR, H., FIALA, B., ROSLI, H. & MASCHWITZ, U. (2000). Maintaining an ant-plant symbiosis: secondary polygyny in the *Macaranga triloba*-*Crematogaster* sp. association. *Naturwissenschaften* 87: 408-411.
- FELDHAAR, H., FIALA, B., ROSLI HASHIM, MASCHWITZ, U. (in Druck). Dynamics of the *Crematogaster*-*Macaranga* association: The ant partner makes the difference. *Insectes Sociaux*.
- FIALA, B. (1988). Biologie, Funktion und Evolution eines malaysischen Myrmekophytesystems: Die Assoziation von *Crematogaster borneensis* (Form.: Myrmicinae) mit Bäumen der Gattung *Macaranga* (Euphorbiaceae). Dissertation, Frankfurt a.M. Pp. 229.

- FIALA, B. (1996). Ants benefit pioneer trees: the genus *Macaranga* as an example of ant-plant associations in dipterocarp forest ecosystems. In A. SCHULTE & D. SCHÖNE (eds.), *Dipterocarp forest ecosystems: towards sustainable management*. World Scientific, Singapore: 102-123.
- FIALA, B., MASCHWITZ, U., THO, Y. P. & HELBIG, A. J. (1989). Studies of a South East Asian ant-plant association: protection of *Macaranga* trees by *Crematogaster borneensis*. *Oecologia* 79: 463-470.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1991). Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of the possible significance as predispositions for myrmecophytism. *Biological Journal of Linnean Society* 44: 287-305.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1992a). Domatia as most important adaptations in the evolution of myrmecophytes in the paleotropical tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Pl. Syst. Evol.* 180: 53-64.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1992b). Food bodies and their significance for obligate ant-association in the tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of Linnean Society* 110: 61-75.
- FIALA, B., GRUNSKY, H., MASCHWITZ, U. & LINSENMAIR, K. E. (1994). Diversity of ant-plant interactions: protective efficacy in *Macaranga* species with different degrees of ant association. *Oecologia* 97: 186-192.
- FIALA, B., MASCHWITZ, U. & LINSENMAIR, K. E. (1996). *Macaranga caladiifolia*, a new type of ant-plant among Southeast Asian myrmecophytic *Macaranga* species. *Biotropica* 28: 408-412.
- FIALA, B., JAKOB, A., MASCHWITZ, U. & LINSENMAIR, K. E. (1999). Diversity, evolutionary specialization and geographic distribution of a mutualistic ant-plant complex: *Macaranga* and *Crematogaster* in South East Asia. *Biological Journal of Linnean Society* 66: 305-331.
- FLEMING, T. H. & HOLLAND, J. N. (1998). The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia* 114: 368-375.
- FONSECA, C. R. (1999). Amazonian ant-plant interactions and the nesting space limitation hypothesis. *Journal of Tropical Ecology* 15: 807-825.
- FUTUYMA, D. J. & SLATKIN, M. (1983). The study of coevolution. In D. J. FUTUYMA & M. SLATKIN (eds.), *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, MA.: 459-464.
- GASTON, K. J. & MOUND, L. A. (1993). Taxonomy, hypothesis testing and biodiversity crisis. *Proceedings of the Royal Society, London (B)* 251: 139-142.
- GENTRY, A. H. (1974). Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.
- GHAZOUL, J. (2001). Can floral repellents pre-empt potential ant-plant conflicts? *Ecology Letters* 4: 295-299.
- GORDON, D. M. (1999). *Ants at work*. W. W. Norton & Company, New York.
- GOTTSBERGER, G. (1988). The reproduction biology of primitive angiosperms. *Taxon* 37: 630-643.
- GOTTSBERGER, G. (1999). Pollination and evolution in Neotropical Annonaceae. *Plant Species Biology* 14: 143-152.
- GRANT, V. & GRANT, K. A. (1965). *Flower pollination in the Phlox family*. Columbia University Press, New York.

- GUERRANT, E. O., JR. & FIEDLER, P. L. (1981). Flower defenses against nectar-pilferage by ants. *Biotropica* Suppl. 13: 25-33.
- HAGERUP, O. (1950). Thrips pollination in *Calluna*. *Biologiske Meddelelser* 18: 1-16.
- HARLEY, R. (1991). The greasy pole syndrome. In C. R. HUXLEY & D. F. CUTLER (eds.), *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford: 430-433.
- HECKROTH, H.-P., FIALA, B., GULLAN, P. J., AZARAE, H. I. & MASCHWITZ, U. (1998). The soft scale (Coccidae) associates of Malaysian ant-plants. *Journal of Tropical Ecology* 14: 427-443.
- HEIL, M., FIALA, B., LINSENMAIR, K. E., ZOTZ, G., MENKE, P. & MASCHWITZ, U. (1997). Food body production in *Macaranga triloba* (Euphorbiaceae): a plant investment in anti-herbivore defence via symbiotic ant partners. *Journal of Ecology* 85: 847-861.
- HEIL, M., FIALA, B., KAISER, W. & LINSENMAIR, K. E. (1998). Chemical contents of *Macaranga* food bodies: Physiological adaptations to their role in ant attraction and nutrition. *Functional Ecology* 12: 117-122.
- HEIL, M., FIALA, B. & LINSENMAIR, K. E. (1999). Reduced chitinase activities in ant plants of the genus *Macaranga*. *Naturwissenschaften* 86: 146-149.
- HEIL, M., FIALA, B., MASCHWITZ, U. & LINSENMAIR, K. E. (2001a). On benefits of indirect defence: short- and long-term studies of antiherbivore protection via mutualistic ants. *Oecologia* 126: 395-403.
- HEIL, M., HILPERT, A., FIALA, B. & LINSENMAIR, K. E. (2001b). Nutrient availability and indirect (biotic) defence in a Malaysian ant-plant. *Oecologia* 126: 404-408.
- HÖLDOBLER, B. & WILSON, E. O. (1990). *The Ants*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- ITINO, T. & ITIOKA, T. (2001). Interspecific variation and ontogenetic change in antiherbivore defense in myrmecophytic *Macaranga* species. *Ecological Research* 16: 765-774.
- ITINO, T., DAVIES, S. J., TADA, H., HIEDA, Y., INOGUCHI, M., ITIOKA, T., YAMANE, S. & INOUE, T. (2001a). Cospeciation of ants and plants. *Ecological Research* 16: 787-793.
- ITINO, T., ITIOKA, T., HATADA, A. & HAMID, A. A. (2001b). Effects of food rewards offered by ant-plant *Macaranga* on the colony size of ants. *Ecological Research* 16: 775-786.
- 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. *The University of Kansas Science Bulletin* 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. (1972). Protection of *Barteria* (Passifloraceae) by *Pachysima* ants (Pseudomyrmecinae) in a Nigerian rain forest. *Ecology* 53: 885-892.
- JANZEN, D. H. (1973). Evolution of polygynous obligate *Acacia*-ants in Western Mexico. *Journal of Animal Evolution*. 42: 727-750.
- JANZEN, D. H. (1975). *Pseudomyrmex nigropilosa*: a parasite of a mutualism. *Science* 188: 936-937.
- JANZEN, D. H. (1977). Why don't ants visit flowers? *Biotropica*: 252.
- JOHNSON, S. D. (1996). Pollination, adaptation and speciation models in the Cape flora of South Africa. *Taxon* 45: 59-66.

- JÜRGENS, A., WEBBER, A. C., & GOTTSBERGER, G. (2000). Floral scent compounds of Amazonian Annonaceae species pollinated by small beetles and thrips. *Phytochemistry* 55: 551-558.
- KARNY, H. (1912). Beiträge zur Malaiischen Thysanopteren Fauna. *Zoologischer Anzeiger* XL. 299.
- KARNY, H., WIEN, W. & DOCTERS, J. (1914). Beiträge zur Kenntnis der Gallen von Java. Zweite Mitteilung über die javanischen Thysanopteroecidien und deren Bewohner. Van Leeweun-Reijnvaan, Semarang-Java, Vol. 6/7 Bd.10. 86.
- KEARNS, C. A. & INOUE (1993). *Techniques for pollination biologists*. University Press of Colorado, Niwot, Colorado, USA.
- KIRK, W. D. J. (1985). Effects of some floral scents on host finding by thrips (Insecta: Thysanoptera). *Journal of Chemical Ecology* 11: 35-43.
- KIRK, W. D. J. (1988). Thrips and pollination biology. In T. N. Ananthkrishnan & A. Raman (eds.), *Dynamics of insect-plant interactions*. 129-135. Oxford and IBH, New Delhi, India.
- KIRK, W. D. J. (1997a). Feeding. In T. LEWIS (ed.), *Thrips as crop pests*. CAB International, Oxon, UK: 65-118.
- KIRK, W. D. J. (1997b). Distribution, Abundance and Population Dynamics. In T. LEWIS (ed.), *Thrips as crop pests*. CAB International, Oxon, UK: 217-257.
- KOPTUR, S. (1992). Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In E. BERNAYS (ed.), *Insect-Plant Interactions*. CRC Press, Boca Raton: 81-129.
- LABANDEIRA, C. C. & SEPKOSKI, J. J. JR. (1993). Insect Diversity in the Fossil Record. *Science* 261: 309-312.
- LA FRANKIE, J. V., JR. & CHAN, H. T. (1991). Confirmation of sequential flowering in *Shorea* (Dipterocarpaceae). *Biotropica* 23: 200-203.
- LEINS, P. (2000). Blüte und Frucht. Aspekte der Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion, Ökologie. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele & Obermiller), Stuttgart.
- LEWIS, T. (1973). *Thrips: their biology, ecology and economic importance*. Academic Press London, London, UK.
- LEWIS, T. (1997a). *Thrips as crop pests*. CAB International, Oxon, UK.
- LEWIS, T. (1997b). Flight and dispersal. In T. LEWIS (ed.), *Thrips as crop pests*. CAB International, Oxon, UK: 175-196.
- LOCK, J. M. & HALL, J. B. (1982). Floral biology of *Mallotus oppistifolius* (Euphorbiaceae). *Biotropica* 14: 153-155.
- LOU, Y.-B. & LI, Z.-Y. (1999). Pollination ecology of *Chloranthus serratus* (THUNB.) ROEM. et SCHULT. and *Ch. fortunei* (A. GRAY) SOLMS-LAUB. (Chloranthaceae). *Annals of Botany* 83: 489-499.
- MASCHWITZ, U., SCHROTH, M., HÄNEL, H. & THO, Y. P. (1984): Lycaenids parasitizing symbiotic plant-ant partnerships. *Oecologia* 64: 78-80.
- MASCHWITZ, U. & FIALA, B. (1995). Investigations on ant-plant associations in the South-East-Asian genus *Neonauclea* Merr. (Rubiaceae). *Acta Oecologica* 16: 3-18.
- MASCHWITZ, U., FIALA, B., DAVIES, S. J., LINSENMAIR, K. E. & DUMPERT, K. (1996): A south-east Asian myrmecophyte with 2 alternative inhabitants: *Camponotus* or *Crematogaster* as partners of *Macaranga lamellata*. *Ecotropica* 2: 29-40.
- MCKEY, D. (1984). Interaction of the ant-plant *Leonardoxa africana* (Caesalpinaceae) with its obligate inhabitants in a rainforest in Cameroon. *Biotropica* 16: 81-99.

- MERBACH, M. A., ZIZKA, G., FIALA, B., BOOTH, U. M., BOOTH, W. E. (2001). Castration of the carnivorous plant *Nepenthes bicalcarata* by its plant ants. 14. Jahrestagung der GTÖ, Abstracts Volume: 83.
- MITCHELL, T. C. (1994). The ecology of *Macaranga* (Euphorbiaceae) trees in primary lowland mixed dipterocarp forest, Brunei. Dissertation, Cambridge University, UK.
- MOMOSE, K., NAGAMITSU, T. & INOUE, T. (1998). Thrips cross-pollination of *Popowia pisocarpa* (Annonaceae) in a lowland dipterocarp forest. *Biotropica* 30: 444-448.
- MOMOSE, K., YUMOTO, T., NAGAMITSU, T., KATO, M., NAGAMASU, H., SAKAI, S., HARRISON, R. D., ITIOKA, T., HAMID, A. A. & INOUE, T. (1998). Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. *American Journal of Botany* 85: 1477-1501.
- MOOG, J., DRUDE, T. & MASCHWITZ, U. (1998). Protective function of the plant-ant *Cladomyrma maschwitzi* to its host, *Crypteronia griffithii*, and the dissolution of the mutualism (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 31: 105-129.
- MOOG, U., FIALA, B., FEDERLE, W. & MASCHWITZ, U. (2002). Thrips pollination of the dioecious ant plant *Macaranga hullettii* (Euphorbiaceae) in Southeast Asia. *American Journal of Botany* 89: 50-59.
- 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. *Biodiversity and Conservation* 1: 19-33.
- MORLEY, R. J. (2000). Origin and evolution of tropical rain forests. John Wiley & Sons, LTD, Chichester, UK.
- MOUND, L. A. & MARULLO, R. (1996). The Thrips of Central and South America: An Introduction. *Memoirs on Entomology* 6: 1-488.
- MOUND, L. A. & TERRY, I. (2001). Thrips pollination of the Central Australian cycad, *Macrozamia macdonelli* (Cycadales). *International Journal of Plant Sciences* 162: 147-154.
- MOUND, L. A. & ZAPATER, M. C. (in Druck). South American *Haplothrips* species (Thysanoptera, Phlaeothripidae), with a new species of biological control interest against weedy *Heliotropium amplexicaule* (Boraginaceae).
- NAGAMITSU, T., MOMOSE, K., INOUE, T. & ROUBIK, D. W. (1999). Preferences in flower visits and partitioning in pollen diets of stingless bees in an Asian tropical rain forest. *Res. Popul. Ecol.* 41: 195-202.
- NEILL, D. A. (1987). Trapliners in the trees: hummingbird pollination of *Erythrina* sect. *Erythrina* (Leguminosae: Papilionidae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 27-41.
- NOMURA, M., ITIOKA, T. & ITINO, T. (2000). Variations in abiotic defense within myrmecophytic and non-myrmecophytic species of *Macaranga* in a Bornean dipterocarp forest. *Ecological Research* 15: 1-11.
- NORTON, S. A. (1984). Thrips pollination in the lowland forest of New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 7: 157-164.
- ODLAND, M. L. & PORTER, A. W. (1941). A study of natural crossing in peppers (*Capsicum frutescens*). *Proceedings of the American Society of Horticultural Science* 38: 585-588.
- PALMER, J. M., MOUND, L. A., & HEAUME, G. J. (1989). 2. Thysanoptera. In C. R. BETTS (ed.), *CIE guides to insects of importance to man*. Pp. 73. CAB International, Wallingford, UK.
- PAX, F. & HOFFMANN, K. (1914). Euphorbiaceae-Acalyphaceae-Mercurialinae. In A. ENGLER (ed.), *Das Pflanzenreich* IV, 147, VII. Wilhelm Engelmann, Leipzig und Berlin: 298-395.
- PAX, F. & HOFFMANN, K. (1931a). Euphorbiaceae-*Macaranga*. *Pflanzenfamilien. Mitteilungen Inst. Allg. Bot. Hamburg* 7.

- PAX, F. & HOFFMANN, K. (1931b). Euphorbiaceae-*Macaranga*. In A. ENGLER & H. HARMS (eds.), Die Natürlichen Pflanzenfamilien 19c. Wilhelm Engelmann, Leipzig: 128-134.
- PELLMYR, O., THIEN, L. B., BERGSTRÖM, G., AND I. GROTH. (1990). Pollination of New Caledonian Winteraceae: opportunistic shifts or parallel radiation with their pollinators? *Plant Systematics and Evolution* 173: 143-157.
- PRIMACK, R. B. & LEE, H. S. (1991). Population dynamics of pioneer (*Macaranga*) trees and understorey (*Mallotus*) trees (Euphorbiaceae) in primary and selectively logged Bornean rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 7: 439-458.
- RENNER, S. S. & FEIL, J. P. (1993). Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *American Journal of Botany* 80: 1100-1107.
- REYES, C. P. (1994). Thysanoptera of the Phillipines. *The Raffles Bulletin of Zoology* 42: 378.
- ROUBIK, D. W. (1988). Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, USA.
- RUST, R. W. (1980). Pollen movement and reproduction in *Arisaema triphyllum*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 539-542.
- SAKAI, S. (2001). Thrips pollination of androdioecious *Castilla elastica* (Moraceae) in a seasonal tropical forest. *American Journal of Botany* 88: 1527-1534.
- SAKAI, S., MOMOSE, K., YUMOTO, T., KATO, M. & INOUE, T. (1999). Beetle pollination of *Shorea parviflora* (Section *Mutica*, Dipterocarpaceae) in a general flowering period in Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany* 86: 62-69.
- SAXENA, P., VIJAYARAGHAN, M. R., SARBOHOY, R. K., & RAIZADA U. (1996). Pollination and gene flow in chilies with *Scirothrips dorsalis* as pollen vectors. *Phytomorphology* 46: 317-327.
- SCHUPP, E. W. (1986). *Azteca* protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juveniles trees. *Oecologia* 70: 379-385.
- SHAW, H. B. (1914). Thrips as pollinators of beet flowers. Department Bulletin of the United States Department of Agriculture 104: 1-12.
- SLIK, J. W. F. (2001). *Macaranga* and *Mallotus* species (Euphorbiaceae) as indicators for disturbance in the lowland dipterocarp forest of East Kalimantan, Indonesia. Dissertation, MOFEC, Tropenbos, Kalimantan Series 4: pp. 224.
- SLIK, J. W. F., KEBLER, P. J. A. & VAN WELZEN, P. C. (2002). *Macaranga* and *Mallotus* species (Euphorbiaceae) as indicators for disturbance in the mixed lowland dipterocarp forest of East Kalimantan (Indonesia). *Ecological Indicators*.
- SLIK, J. W. F., PRIYONO & VAN WELZEN, P. C. (2000). Key to the *Macaranga* Thou and *Mallotus* Lour. species (Euphorbiaceae) of East Kalimantan, Indonesia. *Gardens' Bulletin Singapore* 52: 11-87.
- SLIK, J. W. F. & VAN WELZEN, P. C. (2001). A phylogeny of *Mallotus* (Euphorbiaceae) based on morphology: indications for a pioneer origin of *Macaranga*. *Systematic Botany*
- STANTON, M. L., PALMER, T. M., YOUNG, T. P., EVANS, A. & TURNER, M. L. (1999). Sterilization and canopy modification of a swollen thorn acacia tree by a plant ant. *Nature* 401: 578-581.
- STEPHENSON, A. G. (1982). The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production. *Ecology* 63: 663-669.
- STILES, G. F. (1975). Ecology, flowering phenology, and hummingbird pollination of some Costa Rican *Heliconia* species. *Ecology* 56: 285-301.

- SUAREZ, A. V., MORAES, C. D. & IPPOLITO, A. (1998). Defense of *Acacia collinsii* by obligate and nonobligate ant species: the significance of encroaching vegetation. *Biotropica* 30: 480-482.
- SYED, R. A. (1979). Studies on oil palm pollination by insects. *Bulletin of Entomological Research* 69: 213-224.
- TAYLOR, C. (1982). Reproductive biology and ecology of some tropical pioneer trees. Dissertation. University of Aberdeen, Aberdeen, UK.
- TERRY, L. I. (1995). Competition in western flower thrips males: effects of density on behaviour. In B. L. PARKER, M. SKINNER, & T. LEWIS (eds.), *Thrips Biology and Management*. Plenum, New York: 433-438.
- TERRY, L. I. (1997). Host selection, communication and reproductive behaviour. In T. Lewis [ed.], *Thrips as crop pests*. CAB International, Oxon, UK: 65-118.
- TERRY, I. (2001). Thrips and weevils as dual specialist pollinators of the Australian cycad *Macrozamia communis* (Zamiaceae). *International Journal of Plant Science* 162: 1293-1305.
- THIEN, L. B. (1980). Patterns of pollination in primitive angiosperms. *Biotropica* 12: 1-13.
- VARESCHI, V. (1980). *Vegetationsökologie der Tropen*. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- VOGEL, S. (1954). Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. Fischer, Jena.
- VOGEL, S. (1989). Radiación adaptiva del síndrome floral en las familias neotropicales. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias. Córdoba, Argentina* 59: 5-30.
- WEBBER, A. C. & GOTTSBERGER, G. (1995). Floral biology and pollination of *Bocageopsis multiflora* and *Oxandra euneura* in Central Amazonia with remarks on the evolution of stamens in Annonaceae. *Feddes Repertorium* 106: 515-524.
- WEBSTER, G. L. (1994). Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 33-144.
- WHITMORE, T. C. (1969). Studies in *Macaranga* III. First thoughts on species evolution in Malayan *Macaranga*. *Biological Journal of Linnean Society* 1: 223-231.
- WHITMORE, T. C. (1973). *Tree Flora of Malaya 2*. Longman, London, UK.
- WHITMORE, T. C. (1974). Studies in *Macaranga* IV. Novelities from Borneo and a reduction in Malaya. *Kew Bulletin* 29: 445-450.
- WHITMORE, T. C. (1975). *Macaranga*. In H. K., AIRY SHAW (ed.), *The Euphorbiaceae of Borneo*. *Kew Bulletin Additional Series*: 140-159.
- WHITMORE, T. C. (1980). *Macaranga* in New Guinea and the Bismarck Archipelago. *Kew Bulletin* 34: 594-606.
- WHITMORE, T. C. (1982). *Macaranga* THOU. In H. K., AIRY SHAW (ed.), *The Euphorbiaceae of Sumatra*. *Kew Bulletin* 36: 312-323.
- WHITMORE, T. C. (1990). *An introduction to tropical rain forests*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- WHITMORE, T. C. & AIRY, H. C. (1971). New and notable records for Malaya. *Kew Bulletin* 25: 237-242.
- WHITMORE, T. C. & DAVIES, S. J. (2001). Studies in *Macaranga* XIII: A novelty from Northern Borneo. *Harvard Papers in Botany* 6: 367-370.
- WIEBES, J. T. (1979). Coevolution of figs and their insect pollinators. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 1-12.

- WILLIAMS, G. & ADAM, P. (1994). A review of rainforest pollination and plant-pollinator interactions with particular reference to Australian subtropical rainforests. *Australian Zoologist* 29: 177-212.
- WILLIAMS, G., ADAM, P. & MOUND, L. A. (2001). Thrips (Thysanoptera) pollination in Australian subtropical rainforests, with particular reference to pollination of *Wilkea huegeliana* (Monimiaceae). *Journal of Natural History* 35: 1-21.
- WILLMER, P. G. & STONE, G. N. (1997). How aggressive ant guards assist seed-set in *Acacia* flowers. *Nature* 388: 165-167.
- WILSON, E. O. (1983). Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*) IV. Colony ontogeny of *A. cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14: 55-60.
- YOUNG, T. P., STUBBLEFIELD, C. H. & ISBELL, L. A. (1997). Ants on swollen-thorn acacias: species coexistence in a simple system. *Oecologia* 109: 98-107.
- YU, D. W. (2001). Parasites of mutualisms. *Biological Journal of the Linnean Society*. 72: 529-546.
- YU, D. W. & PIERCE, N. E. (1998). A castration parasite of an ant-plant mutualism. *Proceedings of Royal Society, London (B)* 265: 375-382.
- YU, D. W., WILSON, H. B. & PIERCE, N. E. (2001). An empirical model of species coexistence in a spatially structured environment. *Ecology* 82: 1761-1771.
- YUMOTO, T. & MARUHASHI, T. (1999). Pruning behavior and intercolony competition of *Tetraponera (Pachysima) aethiops* (Pseudomyrmecinae, Hymenoptera) in *Barteria fistulosa* in a tropical forest, Democratic Republic of Congo. *Ecological Research* 14: 393-404.

## 6 Anhang

**Tabelle 9: Statistische Zusammenhänge von Parametern bezogen auf die Schildlauszahl**

Auszählungen aus einem Meter distalem Astabschnitt von 24 Bäumen von *M. hulleitii*. Der Korrelationskoeffizient wurde mit der Rangkorrelation nach Spearman bestimmt. Die Abundanz der Ameisen, Eier, Futterkörperchen = FB (als Vorrat in den Ästen) und Schildläuse (kleine und große) ist für die beiden Hälften des Astabschnittes getrennt angegeben. Die ersten 50 cm sind die apikalen (A) und die zweiten 50 cm die basalen Astabschnitte (B). **Negative Korrelationen sind rot, positive Korrelationen blau** markiert.

	Eier	Alate	(B) kleine Schildläuse	(B) große Schildläuse	(B) Brut	(B) Arbeiterinnen	(B) Arbeiterinnen/Brut	(A) kleine Schildläuse	(A) große Schildläuse	(A) Brut	(A) Arbeiterinnen	(A) Arbeiterinnen/Brut	Summe kleine Schildläuse	Summe große Schildläuse	Summe Arbeiterinnen	Summe Brut	Summe Arbeiterinnen/Brut	Summe Schildläuse
FB's	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,05	n.s.	<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Eier		n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,05	<0,01	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,01	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,005	n.s.
Alate			n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
(B) kleine Schildläuse				<0,005	<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,05	n.s.	<0,05	<0,05	n.s.	n.s.	<0,05	<0,05	<0,05
(B) große Schildläuse					<0,05	n.s.	<0,01	n.s.	<0,05	<0,05	n.s.	<0,05	<0,01	<0,001	n.s.	<0,05	<0,005	<0,001
(B) Brut						n.s.	<0,001	n.s.	n.s.	<0,005	n.s.	<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	<0,001	<0,001	n.s.
(B) Arbeiterinnen							<0,05	n.s.	n.s.	n.s.	<0,001	n.s.	n.s.	n.s.	<0,001	n.s.	<0,05	n.s.
(B) Arbeiterinnen/Brut								n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0,05	n.s.	<0,05	n.s.	<0,001	<0,001	n.s.
(A) kleine Schildläuse									<0,001	n.s.	n.s.	n.s.	<0,001	<0,001	n.s.	n.s.	n.s.	<0,001
(A) große Schildläuse										n.s.	<0,05	n.s.	<0,005	<0,001	n.s.	n.s.	n.s.	<0,001
(A) Brut											n.s.	<0,001	n.s.	n.s.	n.s.	<0,001	<0,005	n.s.
(A) Arbeiterinnen												n.s.	n.s.	<0,05	<0,001	<0,05	n.s.	n.s.
(A) Arbeiterinnen/Brut													n.s.	n.s.	n.s.	<0,001	<0,001	n.s.
Summe kleine Schildläuse														<0,001	n.s.	n.s.	n.s.	<0,001
Summe große Schildläuse															<0,05	n.s.	<0,05	<0,001
Summe Arbeiterinnen																<0,05	n.s.	n.s.
Summe Brut																	<0,001	n.s.
Summe Arbeiterinnen/Brut																		<0,05

## Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Untersuchungsgebiete in Südostasien .....	10
Abb. 2: Blütenbesucher von Sektion <i>Pachystemon</i> (Gruppe 1).....	23
Abb. 3: Blütenbesucher von <i>M. griffithiana</i> .....	23
Abb. 4: Teile von Infloreszenzen von <i>M. hypoleuca</i> und <i>M. beccariana</i> .....	25
Abb. 5: Blütenbesucher von <i>M. hypoleuca</i> und <i>M. beccariana</i> .....	26
Abb. 6: Blütenbesucher von <i>M. winkleri</i> .....	29
Abb. 7: Blütenbesucher von <i>M. gigantea</i> und <i>M. pruinosa</i> .....	31
Abb. 8: Blütenbesucher von <i>M. hosei</i> und <i>M. pearsonii</i> .....	31
Abb. 9: Blütenbesucher von <i>M. heynei</i> .....	33
Abb. 10: Blütenbesucher von <i>M. tanarius</i> .....	35
Abb. 11: Phänologie von <i>M. hullettii</i> .....	40
Abb. 12: REMs von Trichomnektarium und <i>Neoheegeria spec.</i> .....	46
Abb. 13: REMs von Wanzen .....	48
Abb. 14: Pollen .....	50
Abb. 15: Trichomnektarien .....	52
Abb. 16: Blühzeiten von <i>Macaranga spp.</i> .....	54
Abb. 17: Phylogramm von <i>Macaranga</i> .....	64
Abb. 18: Verteilung des Auftretens von Blütenzerstörung durch <i>C. mssp.</i> bei <i>M. hullettii</i> .....	94
Abb. 19: Verteilung der Außenaktivität von <i>C. msp.</i> 4 je Ast mit Blütenzerstörung .....	98
Abb. 20: Verteilung der Außenaktivität von <i>C. msp.</i> 4 je Ast ohne Blütenzerstörung .....	98
Abb. 21: Ameisenaktivität .....	99
Abb. 22: Zusammenhang von Stammumfang, Beschattungsgrad und Blütenzerstörung .....	108
Abb. 23: Zusammenhang von Schildlauszahl und Verhältnis Arbeiterinnen/Brut .....	111
Abb. 24: Zusammenhang von Stipelzahl, Stammumfang und Blütenzerstörung .....	113
Abb. 25: Zusammenhang von Stipelzahl, Ameisendichte und Blütenzerstörung .....	113
Abb. 26: Zusammenhang von Baumhöhe, Stammumfang und Blütenzerstörung .....	115
Abb. 27: Zusammenhang von Stammumfang, Blütenschaden und Koloniereproduktion .....	116
Abb. 28: Zusammenhang von Außenaktivität, Stammumfang und Koloniereproduktion .....	116
Abb. 29: Zusammenhang von Blütenzerstörung und Koloniegröße .....	118
Abb. 30: Zusammenhang von Ameisenaktivität, Koloniegröße und Blütenzerstörung .....	120
Abb. 31: Zusammenhang von Brutzunahme, Koloniegröße und Blütenzerstörung .....	120
Abb. 32: Zusammenhang von Koloniegröße, Alatezahl und Blütenzerstörung .....	122
Abb. 33: Zusammenhang von Stammumfang, Alatezahl und Blütenzerstörung .....	122
Abb. 34: Modell der Schutzwirkung von <i>C. msp.</i> 4 bei <i>M. hullettii</i> mit der Ontogenese der Assoziation .....	135

---

## Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Liste aller <i>Macaranga</i> -Arten von Borneo, Sumatra und der Halbinsel Malaysia.....	12
Tabelle 2: Übersichtstabelle der Blütenbesucher von 26 westmalesischen <i>Macaranga</i> -Arten ..	37
Tabelle 3: Samenansatz von <i>M. hullettii</i> aus Einnetzungsversuchen.....	47
Tabelle 4: Zusammenfassung blütenbiologischer Ergebnisse .....	57
Tabelle 5: Übersichtstabelle der Versuchsbäume von <i>M. hullettii</i> .....	88
Tabelle 6: Beobachtete Fälle von Blütenzerstörung bei <i>Macaranga</i> .....	95
Tabelle 7: Statistische Zusammenhänge der Parameter von blühenden <i>M. hullettii</i> .....	106
Tabelle 8: Unterschiede und Gemeinsamkeiten von <i>C. msp.</i> 1 und 4.....	109
Tabelle 9: Statistische Zusammenhänge von Parametern bezogen auf die Schildlauszahl.....	152

## Danksagung

Den Erfolg dieser Arbeit verdanke ich in erster Linie Prof. Dr. U. Maschwitz. Aufgrund seiner vielseitigen Interessen war es möglich, dieses Thema zu bearbeiten. Er förderte diese Arbeit insbesondere durch seine stetige Diskussionsbereitschaft und motivierende Unterstützung.

Herzlichst danke ich meinem Mann Achim, der alle Höhen und Tiefen durchlebt und mitgetragen hat. Ebenso wichtig war sein fachlicher Rat und seine Diskussionsfreudigkeit.

Eine zentrale Rolle während der gesamten Arbeit spielte Dr. Brigitte Fiala. Ich danke ihr ganz herzlich für ihre fachliche und moralische Unterstützung und ihre unermüdliche Hilfe.

Besonderer Dank geht an Eva Kaufmann für ihre tatkräftige Hilfe im Gelände, ständige Bereitschaft zur Diskussion, ihre wertvollen Anregungen, und nicht zuletzt für den Spaß während der Arbeit.

Die wissenschaftliche Kreativität von Dr. Walter Federle war überaus hilfreich. Ich danke ihm herzlich.

Freundschaftlicher Dank gebührt Dr. Frank R. Blattner. Sein wissenschaftlicher Rat war mir ein wichtiger Ansporn.

Die Feldarbeiten wurden durch viele hilfsbereite Personen erleichtert, von denen ich hier stellvertretend nur einige nennen kann.

Für die Arbeitsmöglichkeiten auf der Feldstation Ulu Gombak danke ich der University Malaya. Besonderer Dank gebührt Dr. Azarae Hj. Idris und Dr. Rosli Hashim für ihre Unterstützung.

Für die Erlaubnis der Nutzung des Herbariums des Forest Research Institute Malaysia (FRIM) möchte ich mich insbesondere bei Dr. Saw bedanken.

Weiterer Dank geht an Henry S. Barlow für seine Gastfreundschaft und für die Bestimmung der Schmetterlinge.

Für die Hilfe und Anregungen während der Feldarbeiten bedanke ich mich bei Lydia Matijevic und Heike Feldhaar.

Dank gebührt Hok Kim Loong und seiner Familie für die freundliche Unterstützung während meiner letzten beiden Feldaufenthalte.

Für ihre Gastfreundschaft und Unterstützung in Samarinda (Kalimantan) bedanke ich mich bei Anja Hoffmann und Dr. Michael Klingler.

Auch in Leiden wurde mir viel Unterstützung zuteil. Ich bedanke mich bei Prof. Dr. P. Baas für die freundliche Erlaubnis der Nutzung des Herbariums. Besonderer Dank geht an Dr. Ferry J. W. Slik und Dr. Peter C. van Welzen.

Für die Bestimmungsarbeiten an den Thripsen und die Nutzung der großartigen Thripsensammlung und Datenbank im Senckenberg Museum in Frankfurt bedanke ich mich herzlich bei Dr. Richard zur Strassen. Auch bei Dr. Laurence A. Mound (CSIRO Canberra) bedanke ich mich für die Hilfe bei der Bestimmung der Thripse und für die lehrreichen und spannenden Diskussionen.

Meinen Frankfurter Kollegen möchte ich allen danken, insbesondere Dr. Annette Malsch, Wolfgang Dorow, Dr. Volker Witte und Dr. Caroline Liefke. Bei Dr. Andreas Weissflog und Michael Werner bedanke ich mich insbesondere für die schönen Erlebnisse in Sumatra.

Und ganz zum Schluss möchte ich Sophie Anjing Jalan für ihre emotionale Unterstützung während der Feldarbeiten kräftig Herzen.

## Lebenslauf

### Ute Moog (geb. Heppner)

geboren am 17. Februar 1966 in Überlingen am Bodensee  
verheiratet

### Bildungsweg

1972-1976	Grundschule Überlingen
1976-1986	Gymnasium Überlingen mit Abschluss Abitur
1989-1996	Diplomstudium Biologie an der Johannes Gutenberg-Universität Mainz. Hauptfach Botanik; Nebenfächer: Zoologie, Paläontologie und Geographie
1996	Diplomarbeit bei Prof. Dr. S.S. Renner über "Bestäuber-Pflanzen-Interaktionen bei Gesneriaceen im Tieflandregenwald Ecuadors" mit Abschluss <i>sehr gut</i>
1997	Beginn der Promotion am Zoologischen Institut der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt bei Prof. Dr. U. Maschwitz

### Berufliche Tätigkeit

1986-1987	Anstellung beim B.U.N.D. (Bund für Umwelt und Naturschutz Deutschland e.V.) im Naturschutzzentrum Friedrichshafen am Bodensee
1987-1989	Anstellung als wissenschaftliche Hilfskraft im Naturkundemuseum in Stuttgart
1989	Praktikum im Naturhistorischen Museum in Mainz
1990-1996	Anstellung als wissenschaftliche Hilfskraft in diversen zoologischen und botanischen Praktika an der Johannes Gutenberg-Universität Mainz
1997-1998	Anstellung als wissenschaftliche Hilfskraft in zoologischen Praktika an der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt
1998-1999	Förderung durch den DAAD. Forschungsaufenthalt an der Feldstation der University of Malaya (Kuala Lumpur, Malaysia)
1999-Nov. 2001	Anstellung als wissenschaftliche Mitarbeiterin am Zoologischen Institut der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt, finanziert über Drittmittel der DFG mit mehreren Forschungsaufenthalten in Malaysia und Indonesien.