

Biomechanik von Insekten-Pflanzen-Interaktionen bei *Nepenthes*-Kannenpflanzen

Dissertation zur Erlangung des
naturwissenschaftlichen Doktorgrades
der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg

vorgelegt von

HOLGER FLORIAN BOHN

aus

Bonn-Beuel

Würzburg 2007

Eingereicht am:

Mitglieder der Promotionskommission:

Vorsitzender:

Gutachter:

Gutachter:

Tag des Promotionskolloquiums:

Doktorurkunde ausgehändigt am:

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
1.1. Biologie der <i>Nepenthes</i> -Kannenpflanzen	3
1.2. Die karnivore Ameisenpflanze <i>Nepenthes bicalcarata</i>	7
1.3. Zielsetzung dieser Arbeit	10
I. Fangmechanismus der <i>Nepenthes</i>-Kannenpflanzen	12
2. Material und Methoden	13
2.1. Rolle des Peristoms beim Beutefang von <i>Nepenthes</i> -Kannen	13
2.1.1. Untersuchungsgebiet	13
2.1.2. Analyse des Einflusses der Peristomfeuchte auf die Fangeffizienz	14
2.1.3. Rolle der Oberflächenstruktur des Peristoms beim flüssigkeits- basierten Fangmechanismus	16
2.1.4. Rolle des Aquaplaning-Fangmechanismus beim Beutefang von <i>Nepenthes</i> -Arten mit wachsbereifter Kanneninnenwand	19
2.2. Ökologische Relevanz des Aquaplaning-Fangmechanismus	20
2.2.1. Untersuchungsgebiet	21
2.2.2. Kontinuierliche Messung des Peristomleitwerts	22
2.2.3. Untersuchung der diurnalen Variation und der Ursachen der natürlichen Peristomfeuchte	28
2.2.4. Einfluss des diurnalen Peristomfeuchteverlaufs auf den Beute- fang	29
2.3. Untersuchung der Retentionsmechanismen der <i>Nepenthes</i> -Kannen . . .	32

3. Ergebnisse	34
3.1. Rolle des Peristoms beim Beutefang von <i>Nepenthes</i> -Kannen	34
3.1.1. Freilandbeobachtungen	34
3.1.2. Einfluss der Peristombefeuchtung auf die Fangeffizienz	35
3.1.3. Rolle der Oberflächenstruktur des Peristoms beim flüssigkeitsbasierten Fangmechanismus	37
3.1.4. Rolle des Aquaplaning-Fangmechanismus beim Beutefang von <i>Nepenthes</i> -Arten mit wachsbereifter Kanneninnenwand	42
3.2. Ökologische Relevanz des Aquaplaning-Fangmechanismus	43
3.2.1. Diurnale Variation und Ursachen der natürlichen Peristomfeuchte	44
3.2.2. Einfluss des diurnalen Peristomfeuchteverlaufs auf den Beutefang	49
3.3. Retentionsmechanismen der <i>Nepenthes</i> -Kannen	59
4. Diskussion	62
4.1. Mechanismus der feuchtebasierten Rutschigkeit des Peristoms	63
4.2. Ökologische Relevanz des Aquaplaning-Fangmechanismus	69
4.3. Retention gefangener Insekten	73
4.3.1. Sonderstellung von <i>Polyrhachis illaudata intermedia</i>	75
II. Anpassungen der <i>Camponotus schmitzi</i>-Ameisen an das Leben auf <i>Nepenthes bicalcarata</i>	77
5. Material und Methoden	78
5.1. Analyse der Peristomlauffähigkeit	78
5.1.1. Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen des Peristomlaufens	78
5.1.2. Einfluss der Haftstrukturen der <i>Camponotus schmitzi</i> -Ameisen auf die Peristomlauffähigkeit	79
5.2. Tauchen und Schwimmen in der Kannenflüssigkeit	85
5.2.1. Messung der mittleren Dichte von <i>Camponotus schmitzi</i> und generalistischen Ameisenarten	86

5.2.2.	Messung der Oberflächenspannung der Kannenflüssigkeit von <i>Nepenthes bicalcarata</i>	90
5.2.3.	Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen von schwimmenden und laufenden <i>Camponotus schmitzi</i> -Ameisen	91
5.2.4.	Kinematische Analyse des Schwimmens und Laufens von <i>Camponotus schmitzi</i> -Ameisen	98
6.	Ergebnisse	106
6.1.	Peristomlauffähigkeit	106
6.1.1.	Charakterisierung der Bewegungen beim Überwinden des Peristoms	107
6.1.2.	Einfluss der Haftstrukturen der <i>Camponotus schmitzi</i> -Ameisen auf die Peristomlauffähigkeit	108
6.1.3.	Vergleich der Lauffähigkeit von <i>Camponotus schmitzi</i> und generalistischen Ameisenarten auf einer benetzten Glasoberfläche	114
6.2.	Tauchen und Schwimmen in der Kannenflüssigkeit	117
6.2.1.	Charakterisierung des Verhaltens	117
6.2.2.	Analyse des Auftauchvorgangs	123
6.2.3.	Analyse des Oberflächenschwimmens	129
7.	Diskussion	149
7.1.	Peristomlauffähigkeit	149
7.2.	Tauchen und Schwimmen in der Kannenflüssigkeit	153
7.2.1.	Unterwasserlaufen	153
7.2.2.	Auftauchvorgang	156
7.2.3.	Oberflächenschwimmen	159
III.	Übergreifende Diskussion und Zusammenfassung	167
8.	Übergreifende Diskussion	168
9.	Zusammenfassung	174

10. Summary	178
Literaturverzeichnis	181
Anhang	194
Lebenslauf	195
Publikationen	196
Danksagung	197
Ehrenwörtliche Erklärung	199

Einleitung



Interaktionen zwischen Insekten und Pflanzen spielen in der Natur eine Schlüsselrolle. Die ursprünglichste und wichtigste Art der Interaktion ist die Herbivorie. Viele Insekten decken ihren Energiebedarf, indem sie durch Verzehr von lebendem Pflanzengewebe die von den Pflanzen im Rahmen der Photosynthese gespeicherte Sonnenenergie für sich erschließen. Die Pflanzen schützen sich mit Hilfe von chemischen und/oder mechanischen Abwehrmechanismen gegen phytophage Insekten. Die Folge ist ein fortwährendes evolutionäres „Wettrüsten“ zwischen Herbivoren und Pflanzen. Als Abwehr-Strategie haben viele (vor allem tropische) Pflanzen Mechanismen zur Anlockung (Futter und/oder Nistraum) von Ameisen entwickelt (Übersicht in [Beattie, 1985](#); [Keeler, 1989](#)). Diese erbeuten oder vertreiben die phytophagen Insekten und leisten damit einen wirksamen Herbivorieschutz.

Nichtsymbiontische Mutualismen zwischen Insekten und Pflanzen spielen darüber hinaus bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Pflanzen eine entscheidende Rolle. Als „Gegenleistung“ für von den Pflanzen zur Verfügung gestellte Nahrung wie z. B. Nektar übernehmen die Insekten Bestäubung und Samenverbreitung und stellen damit das langfristige Überleben der Pflanzenarten sicher (Übersicht in [Jolivet, 1998](#); [Schoonhoven et al., 2005](#)). Aber was sind die Mechanismen solcher Interaktionen?

Offenkundig spielen chemische Faktoren bei vielen Interaktionen eine wichtige Rolle und können entweder einen direkten Effekt auf Herbivore haben (z. B. giftige sekundäre Pflanzenstoffe), oder als Signale wirken (z. B. Duftstoffe von Blüten). Abgesehen von diesen bereits umfangreich untersuchten Faktoren (z. B. [Rosenthal und Berenbaum, 1991](#); [Schoonhoven et al., 2005](#)) spielen bei Insekten-Pflanzen-Interak-

tionen aber auch physikalische Faktoren eine wichtige Rolle. Zum Beispiel besitzen viele Pflanzen eine spezielle Blütenmorphologie, die auf spezifische Bestäuber zugeschnitten ist (Proctor et al., 1996; Reith et al., 2006). Ein weiteres Beispiel ist die rutschige Wachsbeschichtung auf den Stämmen der *Macaranga*-Ameisenpflanzen, die ihre symbiotischen Partnerameisen vor aggressiven generalistischen Ameisen schützt (Federle et al., 1997; Federle, 2006). Auch bei der Herbivorie spielen neben chemischen, mechanische Faktoren eine wichtige Rolle (siehe Lucas et al., 2000; Sanson et al., 2001; Peeters et al., 2007). Eine Pflanzengruppe, deren Interaktionen mit Insekten in besonderem Maße durch mechanische Faktoren geprägt sind, stellen die karnivoren Pflanzen dar.

Karnivore Pflanzen wachsen normalerweise in sehr nährstoffarmen Habitaten (z. B. in Mooren und auf sandigen Böden). Sie sind dazu in der Lage, einen Teil ihres Stickstoff- und Phosphat-Bedarfs durch den Fang und die Verdauung von Tieren (hauptsächlich Arthropoden) zu decken. Dazu haben sich bei allen karnivoren Arten hochspezialisierte und teilweise sehr komplexe Tierfallen entwickelt, deren Funktionsweise durchweg auf verschiedenen mechanischen Faktoren basiert. Prinzipiell lassen sich die unterschiedlichen Fallentypen in zwei Gruppen einteilen.

Fallen, bei denen die Ankunft eines potentiellen Beutetiers eine Reaktion hervorruft werden als aktive, die übrigen als passive Fallen bezeichnet. Zu den aktiven Fallen zählen beispielsweise die schnellen, durch Berührung von Triggerhaaren ausgelösten Schnappfallen von *Dionaea muscipula*, die unter Wasser befindlichen, ebenfalls durch Stimulierung von feinen Borsten ausgelösten Saugfallen der Gattung *Utricularia* und die sich langsam einrollenden, mit klebrigen Drüsenhaaren besetzten Blätter (Klebfallen) der Gattung *Drosera*.

Als passive Fallen werden zum Beispiel die Reusenfallen der Gattung *Genlisea*, die unbeweglichen Klebfallen von *Byblis* und die Grubenfallen der Familien *Sarraceniacae*, *Cephalotaceae* und *Nepenthaceae* bezeichnet (Juniper et al., 1989). Die paläotropischen *Nepenthaceae*, deren Diversitätszentrum auf den Inseln Borneo und Sumatra liegt (Meimberg et al., 2001), sind dabei mit über 80 Arten die größte Gruppe.

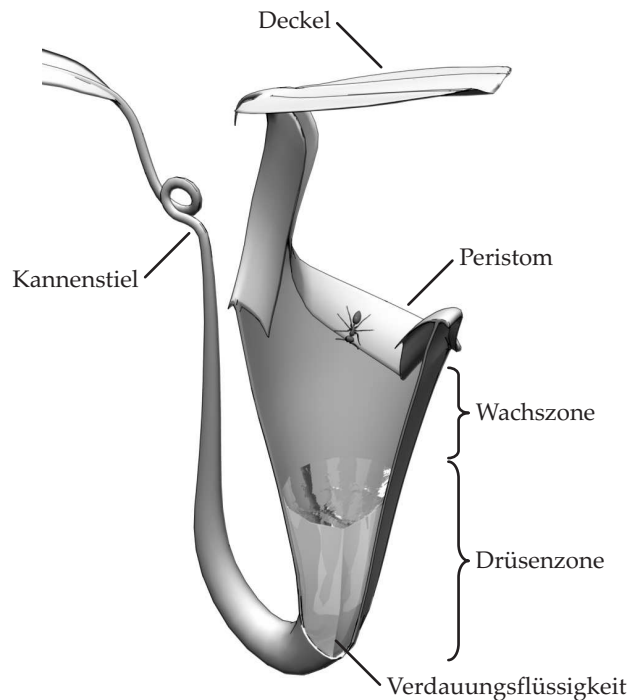


Abbildung 1.1.: Schematische Darstellung einer *Nepenthes*-Kanne mit ihren charakteristischen Teilen und Zonen

1.1. Biologie der *Nepenthes*-Kannenpflanzen

Die *Nepenthes*-Kannenpflanzen sind Halbsträucher oder Lianen, an deren dünnen Sprossachsen wechselständig die am Ende von rankenden Blattstielen befindlichen, zu kannenförmigen Fangorganen umgewandelten Blätter stehen. Da die Kannen kaum oder nicht photosynthetisch aktiv sind (Ellison und Gotelli, 2001), übernimmt der zu einer teilweise sehr großflächigen Lamina umgewandelte Blattgrund diese Aufgabe. Die hochspezialisierten, aus morphologisch unterschiedlichen Teilen und Zonen (siehe Abb. 1.1) bestehenden Kannen dienen der Anlockung, dem Fang und der Verdauung von Arthropoden.

Abhängig von Alter und Wuchshöhe bilden die *Nepenthes*-Pflanzen zwei morphologisch unterschiedliche Kannentypen. Junge Pflanzen bilden die so genannten Bodenkannen, welche hauptsächlich flügellose Arthropoden fangen. Sobald die Pflanzen zu klettern beginnen, bilden sie die so genannten Luftkannen, welche hauptsächlich fliegende Insekten anlocken und fangen (Jebb, 1991; Moran, 1996; Adam,

1997; Moran et al., 1999). Abgesehen davon sind die *Nepenthes*-Arten im Normalfall nicht auf bestimmte Beutetiere spezialisiert und fangen ein breites Spektrum an Arthropoden verschiedenster Taxa. Allerdings stellen Ameisen bei den meisten *Nepenthes*-Arten den hauptsächlichen Teil der Beute dar (Kato et al., 1993; Moran, 1996; Adam, 1997; Clarke, 1998; Moran et al., 1999). Der Grund hierfür ist wahrscheinlich deren extrem hohe Abundanz in tropischen Lebensräumen und das für Ameisen typische Verhalten, zur Ausbeutung profitabler Nahrungsquellen eine große Zahl von Arbeiterinnen zu rekrutieren (Hölldobler und Wilson, 1990). Die einzige beschriebene Kannenpflanzenart mit Beutespezialisierung ist *Nepenthes albomarginata*, welche sich auf den Fang von Termiten spezialisiert hat (Moran et al., 2001; Merbach et al., 2002).

Die Strukturen und Oberflächen der Kannen haben unterschiedliche Funktionen. Der am oberen Ende der Kannen befindliche Kannendeckel erfüllt im Normalfall zwei Aufgaben. Zum einen schützt er die Kannen vor Überflutung durch Regengüsse, und zum anderen ist er durch die an seiner Unterseite befindlichen extrafloralen Nektarien an der Anlockung von Insekten beteiligt (Clarke, 1997). Unterhalb des Deckels befindet sich der Kannenmund, dessen oberer, doppelt-kragenförmiger Rand vom so genannten Peristom gebildet wird.

Das Peristom besteht aus hartem Gewebe und ist im Querschnitt T-förmig, mit nach unten gebogenen Rändern. Die Oberfläche des Peristoms wird von radialen Rippen gebildet, welche am inneren Peristomrand in feine Zähne auslaufen. Zwischen diesen Peristomzähnen liegen große extraflorale Nektarien die potentielle Beutetiere (insbesondere Ameisen; siehe Kato, 1993) zum inneren, häufig steil abfallenden Rand des Peristoms locken. Da die meisten Arthropoden (auch Ameisen) auf der Peristomoberfläche jedoch problemlos laufen/haften können, scheint das Peristom nicht direkt am Beutefang der Kannen beteiligt zu sein (Lloyd, 1942; Juniper und Burras, 1962). Neben den Nektarien besitzt das Peristom bei einigen Arten UV-absorbierende Eigenschaften, die nach Moran et al. (1999) speziell zur Anlockung anthophiler Insekten dienen. Den gesamten oberen Teil der Kannen (Deckel und Peristom) bezeichnet Hooker (1874) dementsprechend als die Anlockungszone („attractive zone“).

Die den restlichen Kannenkörper bildende Kannenwand ist von außen betrach-

tet relativ einheitlich aufgebaut und mit zahlreichen extrafloralen Nektarien besetzt. Diese sind hauptsächlich vor der Öffnung der Kannen aktiv und locken dann zahlreiche Ameisen an (Clarke, 1997; Merbach et al., 2001). Eine mögliche Erklärung für die Nektarsekretion an inaktiven Fallen ist, dass die Pflanzen durch die nektarerntenden Ameisen einen gewissen Herbivorieschutz erhalten (Clarke, 1997). Eine weitere Erklärung ist, dass die Pflanzen ihre Kannen vor der Öffnung bei den Ameisen als sichere Nahrungsquelle etablieren und die Ameisen dann die zu einem späteren Zeitpunkt aktiven Fallen weiterhin zahlreich besuchen (Clarke, 1997).

Auf der Kanneninnenseite ist die Kannenwand in zwei morphologisch unterschiedliche Zonen unterteilt (Hooker, 1874). Der Bereich unterhalb des Peristoms bis knapp oberhalb der Verdauungsflüssigkeit wird Wachs- oder Gleitzone (Hooker's „conductive zone“) genannt. Die Oberfläche dieser Zone ist bei vielen *Nepenthes*-Arten mit einer aus plättchenförmigen Wachskristallen bestehenden epikutikulären Wachsschicht bedeckt (Juniper et al., 1989). Wie die Bezeichnung Gleitzone schon erahnen lässt, finden Arthropoden auf den wachsbedeckten Teilen der Kanneninnenwand keinen Halt (Hooker, 1874; Knoll, 1914).

Der Grund hierfür ist, dass die beiden für Arthropoden typischen Haftstrukturtypen (Krallen und glatte oder haarige Haftlappen; siehe Beutel und Gorb, 2001), aufgrund der Struktur der Epidermis und der mechanischen Eigenschaften der Wachsschicht keine ausreichend hohen Reibungskräfte generieren können, um das Tier an der glatten Wandfläche zu halten (detaillierte Informationen hierzu in Gaume et al., 2004; Gorb et al., 2005). Da das Peristom Arthropoden mit Haftlappen ausreichenden Halt bietet, ist die direkt darunter liegende Gleitzone nach heutigem Kenntnisstand die wichtigste Struktur für den Beutefang der *Nepenthes*-Kannenpflanzen (Knoll, 1914; Juniper und Burras, 1962; Juniper et al., 1989; Gaume et al., 2002, 2004).

Dabei ist sie nicht nur für den initialen Fang von Arthropoden verantwortlich, sondern spielt auch bei der Retention eine wichtige Rolle (Gaume et al., 2002). Der Beutefang von *Nepenthes* lässt sich allerdings nicht ausschließlich über die Rutschigkeit der Gleitzone erklären, da es zahlreiche Arten gibt, die keine sichtbare Wachsschicht auf der Kanneninnenwand besitzen (Lloyd, 1942) und trotzdem voll funktionstüchtige Fallen haben.

Unterhalb der Wachszone liegt die so genannte Drüsen- oder Verdauungszone (Hooker's „secretive zone“). Sie zeichnet sich durch einen dichten Besatz mit Drüsen

aus und erstreckt sich normalerweise von knapp oberhalb der Verdauungsflüssigkeit bis zum Grund der Kanne. Bei Arten ohne Wachzone zieht sich die Drüsenzzone bis unter das Peristom (Adam, 1997). Es wird angenommen, dass die Drüsen bidirektional arbeiten und sowohl Säure und Verdauungsenzyme absondern (Amagase et al., 1969), als auch Nährstoffe (Aminosäuren und Ionen) aus der Verdauungsflüssigkeit absorbieren (Lüttge, 1971; Juniper et al., 1989; Owen et al., 1999). Aufgrund ihrer guten Benetzbarkeit (Gorb und Gorb, 2006) und der Flüssigkeitssekretion durch die Drüsen wird momentan diskutiert, ob die Drüsenzzone neben der Verdauung auch bei der Retention von gefangenen Tieren eine wichtige Rolle spielt (Gaume et al., 2002; Gorb et al., 2004; Gorb und Gorb, 2006).

Die Verdauungs- oder Kannenflüssigkeit füllt im Normalfall ungefähr das untere Drittel des Kannenkörpers aus (Clarke, 1997) und ist durch die Sekretionen der Drüsenzzone mit proteolytischen Enzymen angereichert (Hepburn, 1918). Diese schließen in der Flüssigkeit ertrunkene Tiere auf und die freigesetzten Nährstoffe werden von den Drüsen absorbiert. Der pH-Wert der Kannenflüssigkeit liegt je nach Art im Bereich zwischen nahezu neutral und stark sauer (Clarke und Kitching, 1993).

Neben der Verdauung spielt die Kannenflüssigkeit vor allem bei der Retention gefangener Tiere eine wichtige Rolle (Juniper et al., 1989). Um diesbezüglich noch effizienter zu sein, können sich die physikalischen Eigenschaften der Verdauungsflüssigkeit deutlich von denjenigen des Wassers unterscheiden. Juniper et al. (1989) beschreibt in diesem Zusammenhang beispielsweise, dass die Kannenflüssigkeit gefangene Arthropoden gut benetzt (niedrige Oberflächenspannung), so dass auch kleine Tiere schnell ertrinken. Bei *Nepenthes rafflesiana* var. *typica* führt die Sekretion von Polysacchariden zu einer deutlichen Zunahme der Viskosität und zu scherverdünnenden Eigenschaften der Kannenflüssigkeit (W. Federle, unveröffentlichte Ergebnisse). Dies dürfte ebenfalls dazu führen, dass gefangene Tiere größere Schwierigkeiten haben, aus der Flüssigkeit zu entkommen.

Trotz der lebensfeindlichen Eigenschaften der Verdauungsflüssigkeit dient sie zahlreichen Organismen als temporärer Lebensraum. Die Bewohner dieser Kannen-Phytelmata reichen von Bakterien über aquatische Milben, Moskito- und Fliegenlarven bis hin zu Kaulquappen und kleinen Krabben (Beaver, 1983; Mogi und Yong, 1992; Clarke, 1997). Es wird momentan diskutiert, ob zwischen den *Nepenthes*-Kannen-

pflanzen und ihrer Infauna möglicherweise eine mutualistische Beziehung existiert. Die Pflanzen bieten der Infauna einen temporären Lebensraum, Schutz und Nahrung, während die Infauna im Gegenzug dabei hilft, Beute aufzuschließen, für eine erhöhte Verdauungsrate sorgt und die Zahl der Bakterien in der Kannenflüssigkeit auf einem niedrigen Level hält (Clarke, 1997).

Eine mutualistische Beziehung konnte bereits bei anderen karnivoren Pflanzen und ihrer Infauna nachgewiesen werden (Bradshaw und Creelman, 1984; Richards, 2001). Die beeindruckendste und vermutlich komplexeste Tier-Pflanzen-Interaktion bei den *Nepenthes*-Kannenpflanzen stellt jedoch die Assoziation zwischen *Nepenthes bicalcarata* und der in ihren hohlen und geschwollenen Kannenstielen nistenden Ameisenart *Camponotus (Colobopsis) schmitzi* dar (Schuitemaker und Stärcke, 1933).

1.2. Die karnivore Ameisenpflanze *Nepenthes bicalcarata*

Es ist auf den ersten Blick schon grotesk, dass sich ausgerechnet zwischen einer karnivoren Pflanze, deren Beute zum größten Teil aus Ameisen besteht, und einer Ameisenart eine Lebensgemeinschaft entwickelt hat. Noch erstaunlicher ist, dass die ausschließlich auf *Nepenthes bicalcarata* vorkommenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen (Merbach et al., 2007) im Gegensatz zu generalistischen Ameisen dazu in der Lage sind, auf allen Teilen der Kannen mühelos umherzulaufen, ohne gefangen zu werden (Merbach et al., 2001). Dabei spielt die Tatsache, dass *N. bicalcarata* auf der Kanneninnenwand keine Wachsschicht besitzt (Lloyd, 1942), für die Existenz dieser Assoziation sicher eine entscheidende Rolle.

Zur Gründung einer neuen Kolonie beißt eine befruchtete Königin mit ihren kräftigen Mandibeln ein rundes Einstiegsloch in den hohlen Kannenstiel einer frisch geöffneten *N. bicalcarata*-Kanne (siehe Abb. 1.2 a). Nachdem die Jungkönigin ein Domatium bezogen hat, legt sie darin Eier ab und zieht ihre ersten Arbeiterinnen auf. Mit zunehmender Koloniegröße besiedeln die *C. schmitzi*-Ameisen weitere Kannen ihrer Wirtspflanze. Sie besiedeln auch Kannen von benachbarten *Nepenthes bicalcarata*-Pflanzen, sofern diese direkten Kontakt mit der Gründungspflanze haben (Clarke, 1992).

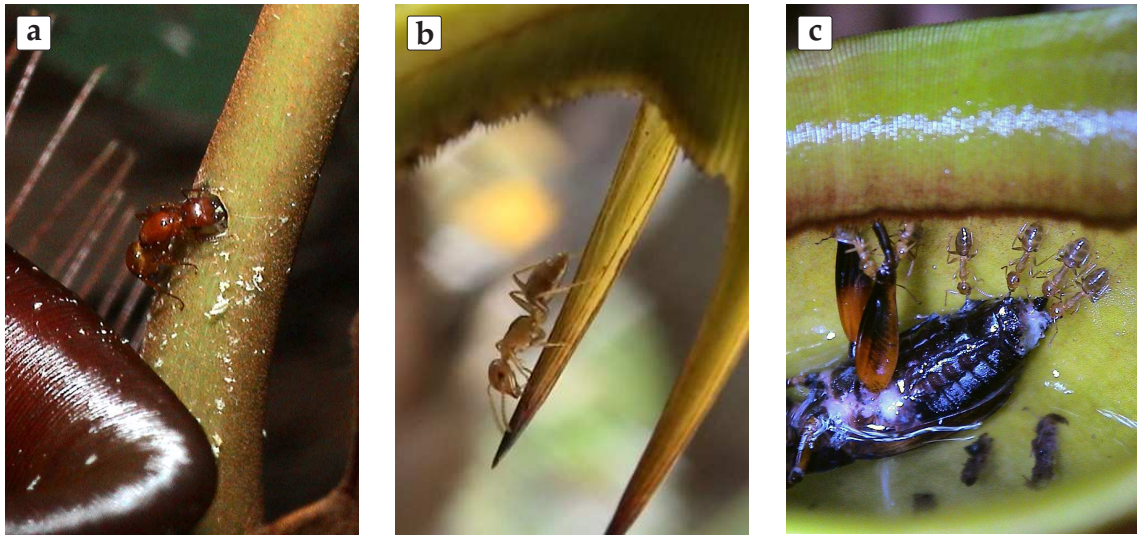


Abbildung 1.2.: Lebensweise der *Camponotus schmitzi*-Ameisen. (a) *C. schmitzi*-Königin bei der Koloniegründung. (b) *C. schmitzi*-Arbeiterin beim Ernten von Nektar an den verlängerten Peristomzähnen von *Nepenthes bicalcarata*. (c) *C. schmitzi*-Arbeiterinnen beim Transport eines großen Beutetiers aus der Kannenflüssigkeit.

Die Ameisen laufen zwischen den einzelnen Kannen jedoch nur sehr selten hin und her. Stattdessen halten sie sich die meiste Zeit innerhalb der Domatien oder unterhalb der Peristome auf (Clarke, 1992, eigene Beobachtungen). Verstärkte Aktivität der Ameisen auf der Wirtspflanze ist nur nach Regenschauern und nach Sonnenuntergang zu beobachten, also zu Zeiten, wenn insgesamt wenig andere Tiere auf den Kannen unterwegs sind (eigene Beobachtungen). Andere Pflanzen und den Boden meiden die *C. schmitzi*-Ameisen generell (Clarke, 1992; Merbach et al., 2007, eigene Beobachtungen) und sie sind dementsprechend darauf angewiesen, sämtliche Nahrung auf ihrer Wirtspflanze zu finden.

Die adulten Tiere decken ihren Kohlenhydratbedarf an den zahlreichen extrafloralen Nektarien von *Nepenthes bicalcarata* (Merbach et al., 1999, 2001). Sie ernten dabei bevorzugt die Nektarien der stark vergrößerten, vom oberen Ende des Peristoms (direkt unterhalb des Deckels) herabragenden Peristomzähne ab (Merbach et al., 1999, siehe Abb. 1.2 b). Zur Versorgung ihrer Larven benötigen die *C. schmitzi*-Ameisen darüber hinaus proteinreiche Nahrung (Keeler, 1989). Bei anderen Ameisen-Pflanzen-Lebensgemeinschaften erhalten die Ameisen diese Art von Nahrung entweder aus protein- und lipidhaltigen Futterkörperchen, die von ihren Wirtspflanzen gebil-

det werden, oder durch Erbeutung von auf den Wirtspflanzen befindlichen Tieren (Übersicht in [Davidson und McKey, 1993](#)). *N. bicalcarata* produziert jedoch keine derartigen Futterkörperchen und die *C. schmitzi*-Ameisen zeigen im Normalfall auch gegenüber anderen auf ihrer Wirtspflanze befindlichen Tieren kein aggressives Verhalten ([Clarke, 1997](#), eigene Beobachtungen).

Um ihre Larven dennoch mit Nahrung versorgen zu können, besitzen die *C. schmitzi*-Ameisen die außergewöhnliche Fähigkeit, in der Kannenflüssigkeit zu foragieren und die von den Kannen erbeuteten Tiere zu fressen ([Clarke und Kitching, 1995](#)). [Clarke und Kitching \(1995\)](#) beschreiben in ihrer Arbeit, dass die Ameisen dazu an der (wachsreifen) Kanneninnenwand hinab laufen und dabei mühelos den Oberflächenfilm der Kannenflüssigkeit passieren. Einmal untergetaucht, schwimmen die Tiere entweder unter Wasser oder an der Flüssigkeitsoberfläche zu allen Teilen der Kanne. Sobald sie dabei auf ein Beutestück treffen, packen sie es mit ihren Mandibeln, ziehen es aus der Flüssigkeit und transportieren es unter das Peristom (siehe [Abb. 1.2 c](#)). Dies geschieht je nach Größe des Beutestücks unter Beteiligung mehrerer Ameisen. Sobald das Beutestück unter dem Peristom ist, wird es zerlegt und verspeist. Die Überreste lassen die Ameisen wieder in die Flüssigkeit fallen. Laut [Clarke \(1992\)](#) holen die Ameisen ausschließlich große Beutestücke aus der Kannenflüssigkeit. Sind keine großen Beutestücke in den Kannen vorhanden, machen die *C. schmitzi*-Ameisen in der Kannenflüssigkeit Jagd auf Moskitolarven ([Clarke und Kitching, 1995](#)).

Die wahre Natur der Assoziation zwischen *N. bicalcarata* und den *C. schmitzi*-Ameisen war lange Zeit unklar. Auf den ersten Blick profitieren ausschließlich die Ameisen von dieser Gemeinschaft, da sie von den Pflanzen Nistraum, Schutz und Nahrung zur Verfügung gestellt bekommen, dafür im Gegenzug aber aufgrund ihrer geringen Aggressivität keinen effektiven Herbivorieschutz leisten. Auf der anderen Seite wäre allerdings eine hohe Aggressivität der *C. schmitzi*-Ameisen gegenüber Kannenbesuchern ebenfalls ungünstig, da dann die Zahl der potentiellen Beutetiere stark abnehmen würde (siehe auch [Merbach et al., 1999](#)).

Da die Ameisen ihren Wirtspflanzen treu sind, und vermutlich ein Großteil ihrer Ausscheidungen und Abfälle (z. B. tote Ameisen) in der Kannenflüssigkeit landet, ist davon auszugehen, dass der Beuteraub der Ameisen langfristig keinen großen

Nährstoffverlust für die Pflanzen bedeutet. Darüber hinaus postulieren [Clarke und Kitching \(1995\)](#), dass die Ameisen durch das Zerlegen von großen Beutetieren eine „Verdauungshilfe“ leisten und die Kannen dadurch vor Fäulnisprozessen durch überschüssige Beute schützen. Des Weiteren haben [Merbach et al. \(2007\)](#) kürzlich gezeigt, dass die *C. schmitzi*-Ameisen selektiv eine bestimmte Rüsselkäferart angreifen, die durch Fraß an jungen Kannenknospen die Entwicklung von Kannen verhindert und dadurch großen Schaden anrichtet. [Merbach et al. \(2007\)](#) kommen deshalb zu dem Schluss, dass zwischen *N. bicalcarata* und *C. schmitzi* doch eine mutualistische Assoziation besteht.

1.3. Zielsetzung dieser Arbeit

Die mannigfaltigen Wechselwirkungen zwischen Insekten und den verschiedenen hochspezialisierten Strukturen und Oberflächen der *Nepenthes*-Kannenfallen, stellen ein vielschichtiges Modellsystem zur Untersuchung von mechanischen Faktoren bei Insekten-Pflanzen-Interaktionen dar. Die Ergebnisse einer solchen Untersuchung können zu einem besseren Verständnis der ökologischen und evolutionären Zusammenhänge von pflanzlichen Oberflächen und tierischer Anhaftung/Lokomotion beitragen. Darüber hinaus gestattet die Existenz der (vermutlich) speziell an das Leben auf *N. bicalcarata* angepassten *C. schmitzi*-Ameisen einen Einblick in die Evolution und die Mechanismen von Gegenanpassungen. Neben der Fähigkeit, die Fangmechanismen ihrer Wirtspflanzen zu umgehen, besitzen die *C. schmitzi*-Ameisen weitere einzigartige Adaptationen für das Leben auf und in einer Insektenfalle, deren Untersuchung weitere Erkenntnisse über die Biomechanik der Interaktionen der Ameisen mit ihren Wirtspflanzen oder der unbelebten Umwelt (z. B. Schwimmen in der Kannenflüssigkeit) liefern können. Unter dieser Zielsetzung ergeben sich folgende Hauptfragen für die Untersuchung:

- Welche Kannenstrukturen und welche Mechanismen sind für den Beutefang von *Nepenthes*-Arten entscheidend, deren Kannen keine epikutikuläre Wackschicht besitzen?
- Welche Mechanismen verhindern unter diesen Bedingungen ein Entkommen von gefangenen Tieren?

- Welche speziellen Anpassungen besitzen die *C. schmitzi*-Ameisen für das Leben auf einer karnivoren Pflanze?
 - Welche Anpassungen ermöglichen es den Ameisen, die Fangmechanismen der Kannen zu umgehen?
 - Welche speziellen Eigenschaften befähigen die Ameisen, in der Kannenflüssigkeit zu tauchen und zu schwimmen?

Teil I.

Fangmechanismus der *Nepenthes*-
Kannenpflanzen

Material und Methoden

2

Im ersten Teil meiner Arbeit habe ich mich mit der Frage beschäftigt, wie *Nepenthes*-Kannenpflanzen Beute fangen. Mein besonderes Interesse galt dabei dem Fangmechanismus von *Nepenthes*-Arten, deren Kannen keine rutschige Wachskristallschicht an der Innenwand besitzen. Neben der Frage, wie der initiale Beutefang funktioniert, habe ich auch untersucht, wie die Kannenpflanzen verhindern, dass gefangene Tiere wieder entkommen können.

2.1. Rolle des Peristoms beim Beutefang von *Nepenthes*-Kannen

Nachdem ich im Freiland beobachtet hatte, dass die Peristome von *Nepenthes bicalcarata*-Kannen bei nasser Witterung für Ameisen extrem rutschig waren und zahlreiche Tiere von diesen in die Kannen abstürzten, untersuchte ich den diesem Effekt zugrunde liegenden Mechanismus. Dabei führte ich zur Charakterisierung des Einflusses der Peristomfeuchte auf die Fangeffizienz der Kannen zunächst Laufversuche mit verschiedenen Ameisenarten durch. In weiterführenden Versuchen untersuchte ich, welche Rolle die auffällige Oberflächenstruktur des Peristoms für diesen Fangmechanismus spielt.

2.1.1. Untersuchungsgebiet

Alle Beobachtungen und Feldversuche an *N. bicalcarata* führte ich in einem degradierten, *Shorea albida*-dominierten Sumpfwaldgebiet in Brunei Darussalam, Nord-

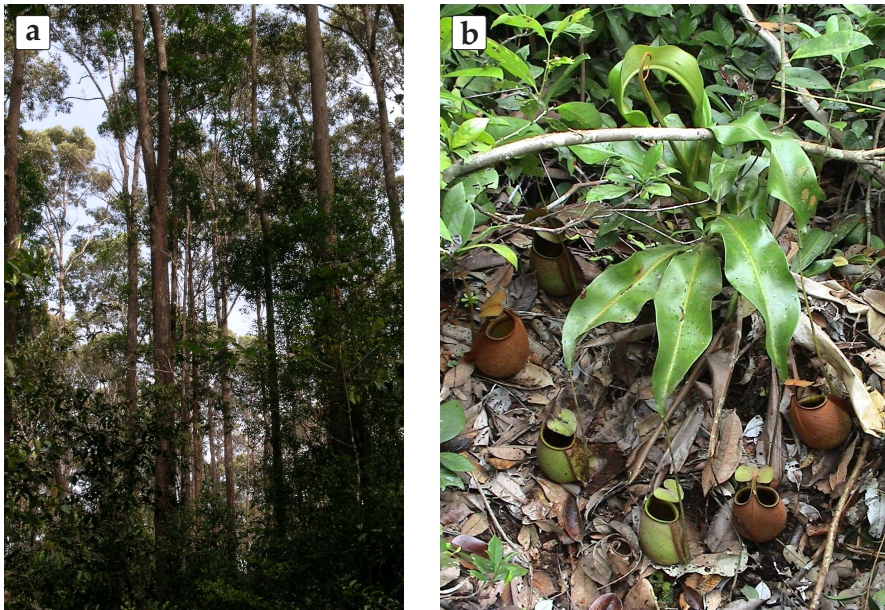


Abbildung 2.1.: (a) *Shorea albida*-dominierter Sumpfwald (Foto: U. Bauer). (b) Habitus einer jungen *Nepenthes bicalcarata*-Pflanze. In diesem Stadium bilden die Pflanzen ausschließlich Bodenkannen.

west-Borneo durch (siehe Abb. 2.1). Typisch für diesen Waldtyp sind ein staunasser, saurer Torfboden und abhängig von den Witterungsbedingungen eine hohe bis sehr hohe (> 90% rel. Luftfeuchte) Luftfeuchte. *N. bicalcarata* stellt in diesem Waldgebiet die vorherrschende *Nepenthes*-Art dar.

2.1.2. Analyse des Einflusses der Peristomfeuchte auf die Fangeffizienz

Da Fangereignisse unter natürlichen Bedingungen äußerst selten sind, ist es praktisch unmöglich, den Fangmechanismus von *Nepenthes*-Kannenpflanzen durch reines Beobachten zu untersuchen. Ich entwarf daher den folgenden Versuch, welcher mir erlaubte, die Auswirkungen von Nässe auf dem Peristom auf die Fangeffizienz von *N. bicalcarata*-Kannen direkt zu analysieren.

Zunächst sammelte ich Teilkolonien (ca. 50–300 Tiere) von sechs Ameisenarten unterschiedlicher Körpergröße, die zum natürlichen Beutespektrum von *N. bicalcarata* gehören. Es handelte sich dabei um die Arten *Polyrhachis illaudata intermedia*, *Oecophylla smaragdina*, *Camponotus (Colobopsis) spec. 1*, *Camponotus (Colobopsis) spec. 2*,

Camponotus spec. und *Crematogaster inflata*. Darüber hinaus testete ich auch *Camponotus schmitzi*-Ameisen auf ihre Peristomlauffähigkeit. Ich sammelte die *C. schmitzi*-Ameisen, indem ich eine besiedelte Kanne so von der Pflanze abschnitt, dass der Kannenboden ein Loch hatte. Die Kanne tauchte ich anschließend kopfüber in einem mit Wasser gefüllten Gefäß unter, so dass die unter dem Peristom sitzenden Ameisen nach einiger Zeit wegen Sauerstoffmangels an die Oberfläche kommen mussten. Viele kamen dabei durch das Loch am Kannenboden, wo ich sie dann mit einer Pinzette absammeln konnte. Alle gefangenen Ameisen hielt ich in Plastikkisten. Damit die Tiere nicht aus den Kisten entkommen konnten, hatte ich die Wände mit Fluon^{®1} (einer für Insekten rutschigen Teflonsuspension) eingestrichen.

Zur Durchführung eines Laufversuches stellte ich eine frisch abgeschnittene *N. bicalcarata*-Bodenkanne² ohne Kannenflüssigkeit aufrecht in eines der Ameisengefäße, so dass die Tiere problemlos auf die Kanne laufen konnten. Mit Hilfe eines DV-Camcorders³ zeichnete ich dann für 5–10 Minuten das Laufverhalten der Ameisen auf dem Peristom aus der Vogelperspektive auf. Nach diesem Schema führte ich nacheinander mehrere Versuche mit unterschiedlichen Zuständen des Peristoms (trocken, feucht, etc.) mit denselben Versuchstieren durch.

In einem ersten Ansatz filmte ich das Laufverhalten der sieben Ameisenarten zunächst auf dem unbehandelten (trockenen) und anschließend auf dem befeuchteten Peristom. Zur Befeuchtung des Peristoms gab ich aus ca. 30 cm Entfernung 3–5 Sprühstöße aus einer mit Trinkwasser gefüllten Sprühflasche ab. Einen weiterführenden Versuch führte ich mit *O. smaragdina*-Ameisen durch. Dazu untersuchte ich die Lauffähigkeit der Ameisen auf einer Kanne (*i*) mit unbehandeltem (trockenem) Peristom, (*ii*) nach Befeuchtung der Peristomoberfläche, (*iii*) nach ihrer Trocknung mit einem fusselfreien Tuch, und (*iv*) nach ihrer Wiederbefeuchtung.

Für die Auswertung bestimmte ich die Fangeffizienz einer Kanne in Abhängigkeit der Ameisenart und des Zustandes des Peristoms. Die Fangeffizienz ergibt sich aus der Anzahl abgestürzter Ameisen in Abhängigkeit der Gesamtperistombesuche. Einen Peristombesuch definierte ich als den Moment, bei dem sich eine Ameise mit

¹Fluon[®] GP-1, Whitford Worldwide, Elverson, USA

²Ich verwendete für den Versuch Bodenkanne, da sich diese aufgrund ihrer bauchigen Form besser aufrecht hinstellen ließen als Luftkanne.

³DCR-PC120E, Sony, Tokyo, Japan

allen Beinen auf dem Peristom befand und den Peristomgrat (Linie, an deren Seiten das Peristom nach außen bzw. innen abfällt) zum Kanneninneren hin überschritt.

2.1.3. Rolle der Oberflächenstruktur des Peristoms beim flüssigkeitsbasierten Fangmechanismus

Ziel der folgenden Versuche war es den Mechanismus der Rutschigkeit des Peristoms aufzuklären. Dazu untersuchte ich zunächst die Mikrostruktur und die Benetzungseigenschaften der Peristomoberfläche. In weiteren Versuchen analysierte ich mit Hilfe von gezielten Manipulationen der Peristomoberfläche und der Haftstrukturen von Ameisen die Wechselwirkungen zwischen beiden Systemen.

2.1.3.1. Peristommorphologie

Für die morphologische Analyse des Peristoms ließ ich im Freiland gesammelte Proben an der Universiti Brunei Darussalam gefriertrocknen. Die getrockneten Pflanzenteile besputterte ich mit Platin-Palladium (fünf Minuten bei 25 mA) und untersuchte sie anschließend unter dem Rasterelektronenmikroskop⁴ (Arbeitsspannung 5–15 kV).

2.1.3.2. Benetzbarkeit des Peristoms

Die Benetzungseigenschaften der Peristomoberfläche untersuchte ich, indem ich frische Peristomstücke in eine Halterung eingespannte und anschließend kleine Mengen Flüssigkeit (3–10 µl) mit einer Spritze oder Pipette an verschiedenen Stellen auf die Oberfläche auftröpfte. Das Ausbreitungsverhalten der aufgetragenen Flüssigkeit zeichnete ich mit einem DV-Camcorder auf.

2.1.3.3. Einfluss von Manipulationen der Peristommikrostruktur auf die Fangeffizienz

In diesem Experiment untersuchte ich, ob eine Manipulation der Oberfläche Auswirkungen auf die Rutschigkeit eines feuchten Peristoms hat. Dazu führte ich Laufversuche (vgl. Abschn. 2.1.2) mit *Camponotus (Colobopsis) spec.*-Ameisen zunächst auf

⁴DSM 962, Carl Zeiss, Jena, Deutschland

dem befeuchteten und anschließend auf dem aufgerauten Peristom durch. Zu diesem Zweck schliﬀ ich die Peristomoberﬂäche nach dem ersten Lauf vorsichtig mit Schleifpapier (600er Körnung) von außen nach innen ab. Anschließend spülte ich die Oberﬂäche gründlich mit Wasser ab und führte dann den zweiten Lauf durch.

2.1.3.4. Messung der Reibungskräfte von *Oecophylla smaragdina*-Ameisen auf dem Peristom

Mit diesem Versuch untersuchte ich den Einfluss von Wasserfilmen auf dem Peristom und der Oberﬂächenstruktur des Peristoms auf die Haftung, genauer gesagt die Haftstrukturen von Ameisen. Dazu maß ich die Reibungskräfte von *O. smaragdina*-Ameisen auf dem Peristom von *N. bicalcarata* in Abhängigkeit vom Zustand des Peristoms, der Zugrichtung und der Manipulation der Haftstrukturen der Ameisen.

Grundvoraussetzung zur Durchführung des Versuches war es, die Versuchstiere mit einem Kraftmesser zu verbinden. Zu diesem Zweck betäubte ich die Tiere zunächst mit einem leichten CO₂-Strom. Neben der aktivitätsmindernden Wirkung kommt es durch das CO₂ auch zu einer Kontraktion der Muskeln, wodurch sich die Arolien der Ameisen entfalten und eventuelle Manipulationen an den Tarsen erleichtert werden. Den betäubten *O. smaragdina*-Ameisen legte ich dann einen dünnen, ca. 20 cm langen Faden zwischen Vorder- und Mittelbeinpaar in einer lockeren Schlinge um den Thorax. Die Schlinge ﬁxierte ich am Überkreuzungspunkt des Fadens mit Hilfe eines Tropfens Sekundenkleber. Das freie Ende des Fadens versah ich auf die gleiche Weise mit einer kleinen Schlinge.

Um sicher zu stellen, dass die einzelnen Versuchstiere während einer Kraftmessung mit ihren Tarsen immer vergleichbaren Kontakt zur Peristomoberﬂäche hatten, trennte ich die Prätarsen an Vorder- und Mittelbeinen mit einer Mikroschere ab. Dadurch musste ich während einer Messung nur auf die korrekte Haltung der Hinterbeine achten. Abgesehen davon sind die Arolien und Krallen auf Zug optimiert (Federle et al., 2001), weshalb ohnehin nur die Tarsen der Hinterbeine für diesen Versuch eine optimale Stellung haben.

Bei einigen Versuchstieren nahm ich zusätzlich noch Manipulationen an den Haftstrukturen der Hinterbeine vor. Dazu schnitt ich entweder die Krallenspitzen mit einer Mikroschere ab, oder trennte die entfaltenen Arolien mit Hilfe einer dünnen,

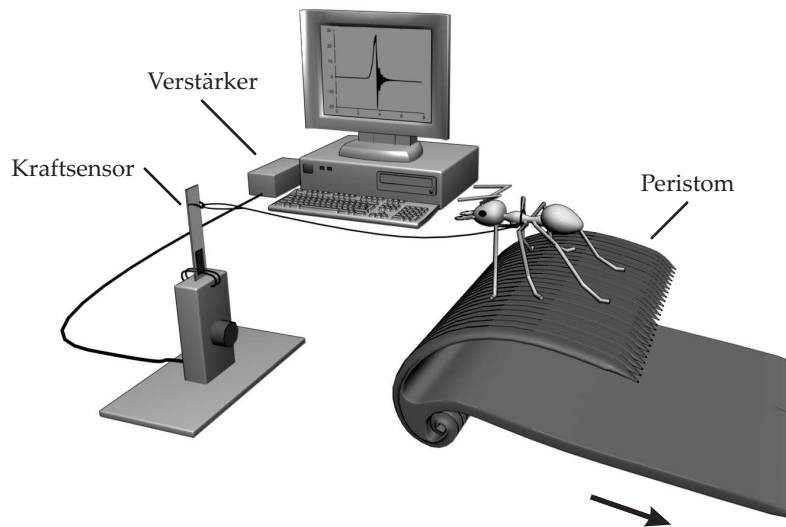


Abbildung 2.2.: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zur Messung der Reibungskräfte von *Oecophylla smaragdina*-Ameisen auf *Nepenthes bicalcarata*-Peristomen. Für eine Einzelmessung wurde das Peristomstück in Pfeilrichtung gezogen.

steifen Minutiennadel oberhalb des Arcus ab. Vor der Durchführung eines Versuches gönnte ich den Ameisen eine Stunde Regenerationszeit.

Für die Kraftmessungen benutzte ich einen eindimensionalen Biegebalken-Kraftsensor. Dieser bestand aus einem dünnen Metallstreifen (ca. $30 \times 2 \times 0,1$ mm, Länge \times Breite \times Dicke) auf den zwei Foliendehnungsmessstreifen⁵, einer auf der Ober- und einer auf der Unterseite, aufgeklebt waren. Die Dehnungsmessstreifen waren in eine Wheatstonesche Brückenschaltung (Halbbrücke) integriert. Das Spannungssignal der Brückenschaltung leitete ich für die Datenaufzeichnung über einen Verstärker und eine analoge Datenerfassungskarte⁶ an einen Computer. Um die aufgezeichneten Spannungen in Reibungskräfte umrechnen zu können, eichte ich den Biegebalken vor dem Versuch mit Gewichten von 1–3 g. Für den eigentlichen Versuch spannte ich den Biegebalken senkrecht ein und klebte an seinem freien Ende eine hakenförmig gebogene Minutiennadel auf.

Zur Durchführung einer Reibungskraftmessung hängte ich eine präparierte *O. smaragdina*-Ameise mit Hilfe des Fadens an die gebogene Minutiennadel am Ende

⁵FAE-25-35-S13EL-G, Vishay Micro-Measurements, Raleigh, USA

⁶NI PCI-6035E und NI BNC-2120, National Instruments, Austin, USA

des Biegebalkens. Anschließend setzte ich die Ameise auf ein ca. 5 cm breites, frisch aus einer *N. bicalcarata*-Bodenkanne geschnittenes Peristomstück und hielt dieses horizontal in Höhe des oberen Biegebalkenendes (siehe Abb. 2.2). Sobald sich die Ameise mit dem Kopf in Richtung zum Kraftmesser orientiert hatte und ruhig da stand, zog ich das Peristomstück langsam vom Kraftmesser weg, bis die Hinterbeine des Tieres den Kontakt zur Peristomoberfläche verloren.

Ich maß die Reibungskräfte jedes Versuchstieres unter vier verschiedenen Bedingungen. Je nach Bedingung verwendete ich dabei entweder ein trockenes oder ein mit einer Sprühflasche befeuchtetes Peristomstück. Ferner hielt ich zur Variation der Zugrichtung das Peristomstück entweder so, dass die Versuchstiere in Richtung Kanneninneres, oder in Richtung Kannenäußeres gezogen wurden. Die Reihenfolge der Bedingungen war zufällig gewählt.

Für die Auswertung bestimmte ich mit Hilfe des von mir geschriebenen Matlab^{®7}-Programms *PeriFriction* die maximale Reibungskraft jeder Einzelmessung. Insgesamt wertete ich auf diese Weise 62 Messreihen à vier Messungen von 13 Ameisen (drei bis sieben Durchläufe pro Individuum) aus. Neben Versuchstieren mit intakten Hinterbeinen, testete ich Ameisen ohne Krallenspitzen (aber mit intakten Arolien) und Ameisen ohne Arolien (aber mit intakten Krallen).

2.1.4. Rolle des Aquaplaning-Fangmechanismus beim Beutefang von *Nepenthes*-Arten mit wachsbereifter Kanneninnenwand

Zur Untersuchung, welche Oberfläche, das Peristom oder die wachsbereifte Innenwand, für den Beutefang wichtiger ist, führte ich Laufversuche mit *Messor barbarus*-Ameisen auf *Nepenthes alata*-Kannen durch.

In einem ersten Ansatz stellte ich frische Bodenkannen von Gewächshauspflanzen aufrecht auf, setzte einzelne Ameisen direkt unterhalb des Peristoms auf die Kannenaußenwand auf und beobachtete diese für fünf Minuten. Um im Falle eines Absturzes eine Aussage darüber treffen zu können, wo sich in diesem Moment die Beine der Ameise befunden hatten, filmte ich das Peristom und den oberen Teil der

Wachsschicht mit zwei Hochgeschwindigkeitskameras⁸ mit 50 Bildern pro Sekunde. Durch Auswertung der Einzelbilder zum Zeitpunkt des Absturzes konnte ich bestimmen, wie viele Beine einer Ameise mit dem Peristom und wie viele mit der Wachsschicht in Kontakt waren. Ich verglich auf diese Weise die Fangereignisse von Kannen mit trockenen und befeuchteten Peristomen. Ich führte den Versuch an zwei Kannen mit jeweils 30 Ameisen pro Kanne und Versuchsbedingung durch.

In einem zweiten Ansatz untersuchte ich den Beitrag des Peristoms zur Gesamtfangeffizienz von *N. alata*. Dazu führte ich Laufversuche mit *M. barbarus*-Ameisen an frischen Kannen durch, bei denen ich eine Hälfte des Peristoms befeuchtete und die andere trocken ließ. Zur Befeuchtung tropfte ich mit Hilfe einer Pipette vorsichtig destilliertes Wasser auf das Peristom. Um sicher zu stellen, dass sich das Wasser dabei nicht auf die trockene Hälfte des Peristoms ausbreitete, schnitt ich mittig an der Kannenvorderseite eine schmale, senkrechte Kerbe in das Peristom.

Anschließend ließ ich *M. barbarus*-Ameisen (ca. 50 Tiere) über einen Steg, welcher mittig an der Kannenvorderseite unterhalb des Peristoms angebracht war, auf die Kanne laufen und filmte die Kanne für 160 Sekunden mit einem DV-Camcorder aus der Vogelperspektive. Diesen Laufversuch wiederholte ich siebenmal. Zur Auswertung ermittelte ich aus den Videos, für beide Peristomhälften getrennt, die Anzahl der Peristombesuche und Abstürze. Aufgrund der unterschiedlichen Peristomformen bei *N. alata* und *N. bicalcarata* war ein Peristombesuch diesmal definiert als der Moment, in dem eine Ameise mit allen Beinen auf dem Peristom stand.

2.2. Ökologische Relevanz des Aquaplaning-Fangmechanismus

In den bisherigen Versuchen hatte ich den Einfluss der Peristomfeuchte auf die Fangeffizienz von *Nepenthes*-Kannen ausschließlich unter artifiziellen Bedingungen untersucht. Im folgenden Teil der Arbeit beschäftigte ich mich daher mit der Frage, welche Rolle die Peristomfeuchte im Freiland für den Beutefang der Kannen spielt und was ihre natürlichen Ursachen sind.

⁸PCI 1000 B/W, Redlake, Tucson, USA

Dazu entwarf ich einen Versuchsaufbau zur kontinuierlichen Messung der Peristomfeuchte und simultanen Aufzeichnung von Wetterdaten (Temperatur, Luftfeuchte und Niederschlag). Auf der Basis dieses Aufbaus bearbeitete ich die folgenden Fragestellungen:

- Wie variiert die Peristomfeuchte unter natürlichen Bedingungen und was sind ihre natürlichen Quellen?
- Wie wirkt sich der natürliche Peristomfeuchteverlauf auf den Beutefang der Kannen aus?

2.2.1. Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen zur ökologischen Relevanz des Aquaplaning-Fangmechanismus führte ich an *Nepenthes rafflesiana* var. *typica* in einem küstennahen, stark degradierten Heidewald, dem so genannten „White Sands“-Gebiet in in Brunei Darussalam, Nordwest-Borneo durch (siehe Abb. 2.3). Es gab mehrere Gründe dafür, die Versuche an *N. rafflesiana* var. *typica* an diesem Standort durchzuführen.



Abbildung 2.3.: (a) Stark degradiertes Heidewaldgebiet „White Sands“ in Küstennähe (Foto: U. Bauer). (b) Luftkannen einer *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Pflanze.

Zum einen ist *N. rafflesiana* var. *typica* in diesem Gebiet in hoher Dichte vertreten und ihre Kannen besitzen ein ausgeprägtes Peristom und eine Kanneninnenwand ohne Wachskristalle. Des Weiteren war die sonstige Vegetationsdichte am Standort sehr gering, so dass je nach Witterung und/oder Tageszeit eine starke Variation der Umwelteinflüsse im direkten Umfeld der Kannen stattfand. Dadurch ließ sich gut unterscheiden, welchen Einfluss die einzelnen Faktoren wie Luftfeuchte und Regenfall auf die Peristomfeuchte haben. Ein weiterer Faktor, dessen Rolle ich bei der Peristombefeuchtung untersuchen wollte, war der Peristomnektar. In diesem Zusammenhang erwies sich *N. rafflesiana* var. *typica* als sehr geeignet, da ihre Peristomnektarien große Mengen Nektar produzieren. Ein weiterer Grund war die nahe Verwandtschaft zu *N. rafflesiana* var. *elongata*, die eine wachsbereifte Kanneninnenwand besitzt und wesentlich weniger Nektar produziert. Ein Vergleich beider Varietäten könnte zukünftig weitere Aufschlüsse über die für den Beutefang relevanten Mechanismen liefern.

2.2.2. Kontinuierliche Messung des Peristomleitwerts

Ich maß die Peristomfeuchte, oder genauer gesagt den Leitwert des Peristoms als Maß für die Feuchte, an ausgewählten *N. rafflesiana* var. *typica*-Kannen im Feld. Dazu zeichnete ich mit Hilfe eines Datenloggers kontinuierlich den elektrischen Wider-

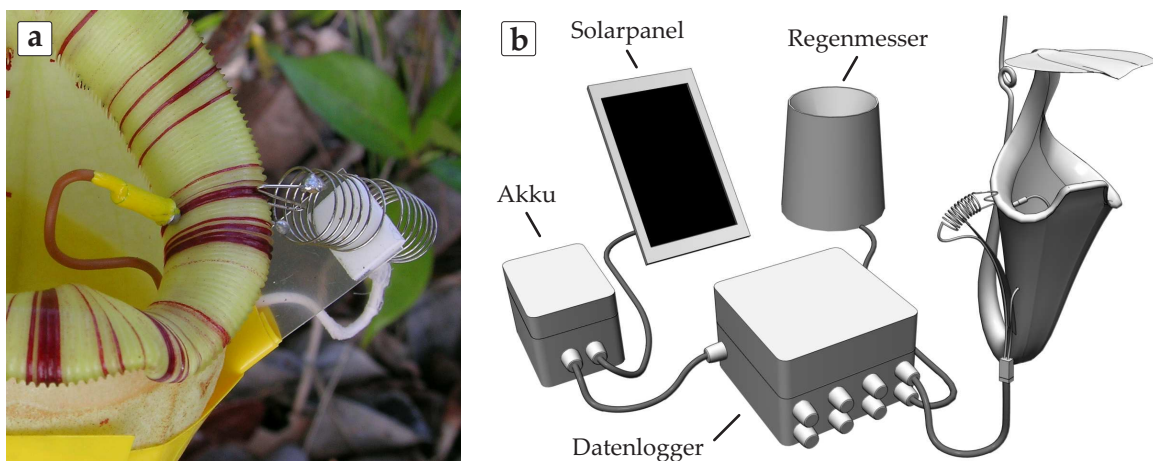


Abbildung 2.4.: Kontinuierliche Messung des Peristomleitwerts von *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Kannen. (a) Detailaufnahme der Messelektroden am Peristom (Foto: U. Bauer). (b) Schematische Darstellung des gesamten Versuchsaufbaus.

stand zwischen zwei auf dem Peristom angebrachten Elektroden auf. Eine Elektrode bestand aus einem am Ende eines dünnen Kabels befestigten Stabmagneten (Größe: $\varnothing 2$ mm, Länge 4 mm; Material: Neodym-Eisen-Bor (NdFeB), vernickelt, magnetisiert), den ich am inneren Rand des Peristoms knapp über den Nektarien positionierte und mit einem auf der Peristomunterseite platzierten Gegenmagneten fixierte. Das Kabel der Elektrode führte ich durch ein kleines Loch in der Kannenwand nach außen. Die zweite Elektrode war eine weiche Feder, an deren einem Ende ein axial stehender, M-förmiger Drahtbügel, und am anderen ein dünnes Kabel angelötet waren. Die Feder klemmte ich auf einen biegsamen Plastikstreifen und befestigte diesen anschließend so mit Isolierklebeband an der Kannenaußenwand, dass der Drahtbügel gegenüber der ersten Elektrode gegen den äußeren Rand des Peristoms gedrückt wurde (siehe Abb. 2.4 a). Der Abstand zwischen den beiden Elektroden betrug ca. 1–1,5 cm.

Ich verband die Elektroden von bis zu sieben verschiedenen Kannen über 3–10 m lange Kabel mit einer zentralen Schaltung, deren Herzstück ein 8-Kanal-Datenlogger⁹ bildete. Der μ Log-Datenlogger kann an 8 analogen Input-Kanälen Gleichspannungen im Bereich von 0–11,1 V mit einer Auflösung von 0,05 V aufzeichnen. Um den Peristomwiderstand als Gleichspannung zwischen 0 V und 11,1 V messen zu können, wurde an jedem Messkanal eine speziell zu diesem Zweck von K. Öchsner (Universität Würzburg) entwickelte Spannungsteilerschaltung zwischengeschaltet.

Ein Spannungsteiler besteht aus zwei in Reihe geschalteten Widerständen, an denen sich die Gesamtspannung in zwei Teilspannungen aufteilt. Dabei sind die Spannungsabfälle proportional zu den Widerständen, an denen sie abfallen. In der verwendeten Schaltung setzt sich der Spannungsteiler aus einem unveränderlichen, in die Schaltung integrierten Festwiderstand R_f und dem variablen, zwischen den beiden Elektroden bestehenden Peristomwiderstand R_p zusammen. Bei Variation von R_p ändert sich das Teilungsverhältnis und dementsprechend auch die vom μ Log-Datenlogger aufgezeichneten Spannung U_m . Der Leitwert des Peristoms $1/R_p$ kann damit auf Basis von U_m nach folgender Formel berechnet werden:

$$\frac{1}{R_p} = \frac{U_0 - U_m}{R_f \cdot U_M} \quad (2.1)$$

⁹ μ Log VL100S, a.b.i. data, Brüssel, Belgien

U_0 ist dabei die Versorgungsspannung des Messkreises (Bezugsspannung). Nach dem Konzept des Versuchsaufbaus sollte diese 12 V betragen. Vorversuche an Gewächshauspflanzen haben gezeigt, dass der Peristomwiderstand bei trockenem Peristom praktisch unendlich ist und bei maximaler Befeuchtung Werte zwischen 300 k Ω und 50 k Ω erreicht, wobei der Übergang zwischen trocken und feucht im Bereich von ca. 1 M Ω liegt. Um die größtmögliche Auflösung im Übergangsbereich zu gewährleisten wählte ich einen Festwiderstand von 1 M Ω .

In der ersten Version des Versuchsaufbaus der Peristomwiderstands-Messung lieferten acht Mono-Batterien (Typ D) 12 V Gleichspannung für die Versorgung der sieben Messkreisläufe. Im Feldeinsatz stellte sich jedoch heraus, dass die permanent an den Pflanzen anliegende Gleichspannung, trotz geringer Ströme von max. 50 μ A, nach wenigen Tagen bereits zur Schädigung bzw. zum Absterben des Peristomgewebes führte. Grund hierfür war höchstwahrscheinlich ein von der Pflanze nicht kontrollierbarer Ionenfluss, der durch die gleichbleibende Spannungsrichtung verursacht wurde. Des Weiteren war es schwer kontrollierbar, wie lange der Versuchsaufbau mit einem Satz Batterien betrieben werden konnte, bevor die Batteriespannung unter die zum korrekten Betrieb der Messschaltung notwendigen 12 V fiel. Besonders negativ auf die Batterielebensdauer schienen sich die extremen Wetterbedingungen in den „White Sands“, mit starker Sonneneinstrahlung und Tagestemperaturen um 40 °C, auszuwirken.

Aufgrund dieser Erkenntnisse lies ich die Versorgung der Messkreisläufe für den zweiten Freilandeinsatz auf 12 V, 1 kHz Wechselstrom (sinusförmig) umstellen. Da die Spannungsversorgung weiterhin mit 12 V Gleichstrom erfolgen sollte und der μ Log-Datenlogger ebenfalls nur Gleichspannungen messen kann, wurde die Versorgungsspannung in Wechselspannung transformiert, in die Messkreisläufe gespeist und vor dem μ Log-Datenlogger wieder rücktransformiert¹⁰. Neben dem Umstieg auf Wechselstrom stellte ich die Spannungsversorgung von Batterien auf einen 12 V Blei-Gel-Akku¹¹ um. Dieser wurde, um eine kontinuierlich hohe Versorgungsspannung zu gewährleisten, von einem 4 W Solarpanel¹² tagsüber aufgeladen. Der Lade-

¹⁰Diese Aufgabe übernahm eine hochohmige Wechselspannungsverstärkerschaltung mit nachgeschalteter Spitzenwertgleichrichtung.

¹¹LC-R123R4P, Panasonic, Osaka, Japan

¹²FEE-4-12, Free Energy Europe, Lens Cedex, Frankreich

vorgang wurde dabei von einem Solar-Laderegler¹³ gesteuert.

Zusätzlich zu den sieben Peristomwiderstands-Messkreisen ist in der zentralen Schaltung noch eine Regenmesserschaltung integriert, welche den achten Kanal des μ Log-Datenloggers belegt. Mit dieser kann über einen angeschlossenen Kipplöffelregenschwimmer¹⁴ die Menge, der Zeitpunkt und die Dauer von Niederschlägen erfasst werden. Jeder volle Kipplöffel entspricht ca. 0,2 mm Niederschlag und erzeugt mit Hilfe eines Reed-Relais einen Impuls. Die Regenmesserschaltung beinhaltet einen Zähler, der 256 dieser Regenmesser-Impulse aufsummiert, dann auf Null zurückspringt und die Summation von neuem beginnt. Der jeweils aktuelle Zählerstand liegt als Gleichspannung zwischen 0 V (Zählerstand = 1) und ≈ 10 V (Zählerstand = 256) am achten Kanal des μ Log-Datenloggers an.

Die elektrischen Schaltungen sind zusammen mit dem μ Log-Datenlogger in einer wasserdichten Kunststoffkiste¹⁵ (Schutzart IP 65) untergebracht. Diese ist darüber hinaus mit wasserdichten Steckverbindern für den Anschluss der sieben Elektroden, des Regenmessers, des Akkus und eines Kabels zum Auslesen des μ Log-Datenloggers ausgestattet. Der Akku ist zusammen mit dem Solar-Laderegler ebenfalls in einer wasserdichten Kunststoffkiste untergebracht, die ebenfalls mit wasserdichten Steckverbindern zum Anschluss an die Datenlogger-Kiste und das Solarpanel bestückt ist. In Abbildung 2.4 b ist der gesamte Versuchsaufbau schematisch dargestellt.

Unabhängig vom übrigen Versuchsaufbau zeichnete ich mit einem Tinytag-Plus-Datenlogger¹⁶ noch die Temperatur und relative Luftfeuchte am Messstandort auf. Der Tinytag-Plus-Datenlogger wurde mit einem einfachen Regendach in Form einer aufgeschnittenen Trinkflasche versehen und an einem schattigen Platz in ca. 1,5 m Höhe aufgehängt.

Für den μ Log-Datenlogger stellte ich ein Messintervall von 1 min und für den Tinytag-Plus-Datenlogger eines von 30 s ein. Daraus ergab sich für beide Datenlogger eine maximale Aufnahmezeit von etwas mehr als fünf Tagen. Ich las die Datenlogger dementsprechend alle fünf Tage mit Hilfe eines Laptops direkt im Feld aus, wodurch eine kontinuierliche Datenaufnahme über mehrere Wochen ermöglicht wurde. Für

¹³Artikel-Nr. 0020.0013, IVT, Hirschau, Deutschland

¹⁴Rain Collector II, Davis Instruments, Hayward, USA

¹⁵Euromas, BOPLA Gehäuse Systeme GmbH, Bünde, Deutschland

¹⁶TGP-1500, Gemini Data Loggers, Chichester, UK

Konfiguration und Auslesen der Datenlogger verwendete ich die Programme *μLog Software* (μLog-Datenlogger) und *Tinytag Explorer* (Tinytag Plus Datenlogger). Die Messdaten exportierte ich zur Weiterverarbeitung als Textdateien.

2.2.2.1. Schwierigkeiten bei der Peristomleitwertmessung

Wichtigste Einschränkung der zur Messung der Peristomfeuchte verwendeten Methode ist, dass sie keine Schlüsse über die absolute Menge an Flüssigkeit auf dem Peristom zulässt. Ein Grund hierfür ist, dass die Flüssigkeit auf dem Peristom, z. B. in Abhängigkeit von der Menge des in ihr gelösten Nektars, variable Elektrolytkonzentrationen besitzen kann, was sich direkt auf die Höhe des Leitwertes auswirkt. Ein zweiter Grund ist, dass der elektrische Widerstand zwischen den beiden am Peristom angebrachten Elektroden sehr stark von der Beschaffenheit des Kontaktes zwischen Elektroden und Peristomoberfläche und dem Abstand der Elektroden zueinander abhängt (Klemm et al., 2002). So konnte ich beispielsweise durch Abziehen und anschließendes Wiederaufstecken des Federkontaktes eine Veränderung der Messspannung um 1–2 V herbeiführen. Da ich dementsprechend bei verschiedenen Kannen niemals von einer einheitlichen Elektrolytkonzentration und vergleichbaren Kontaktflächen ausgehen konnte, war es im Rahmen der Datenauswertung nicht möglich, Leitwerte von unterschiedlichen Kannen quantitativ miteinander zu vergleichen. Da ich während eines Versuches die Positionen der Elektroden nicht veränderte, sind die Tageskurven einer Kanne untereinander vergleichbar. Um verschiedene Kannen zumindest qualitativ miteinander in Relation setzen zu können, konvertierte ich die Messdaten der einzelnen Kannen nach der von (Klemm et al., 2002) vorgestellten Methode mit Hilfe des Matlab[®]-Programms *ConductivityAnalyser* in relative Leitwerte von 0–100 %.

Abgesehen von dieser methodenspezifischen Problematik, gab es eine weitere Schwierigkeit, welche mit der Umstellung des Messkreises auf Wechselspannung zusammenhing. Und zwar führte alleine das Anschließen eines Verbindungskabels zwischen Datenlogger-Schaltung und den Peristom-Elektroden einer Kanne zu einem deutlichen Absinken der Messspannung, obwohl die Elektroden noch keinen Kontakt zum Peristom hatten, der Messkreis also noch offen war. Der Effekt der Spannungsabnahme war besonders groß, wenn die beiden Adern der Verbindungs-

kabel (i) über den Boden verliefen und/oder Pflanzenteile berührten und (ii) nah beisammen lagen. Grund hierfür war, dass aufgrund der Wechsellspannung zwischen den beiden Adern eines Verbindungskabels kapazitive Effekte auftraten, und das Kabel dadurch wie ein zum Peristomwiderstand R_P parallel geschalteter Widerstand R_K wirkte:

$$\frac{1}{R_{\text{gesamt}}} = \frac{1}{R_P} + \frac{1}{R_K} \quad (2.2)$$

Die Größe des parallelen Widerstandes hing dabei von der Gesamtlänge des Kabels und der Lage der beiden Kabeladern zueinander ab. Ich versuchte, den Effekt weitestgehend zu minimieren, indem ich die Adern der Verbindungskabel so verlegte, dass sie einen Abstand von mindestens zehn Zentimetern zueinander hatten und zwischen der Datenlogger-Schaltung und der Messkanne nicht den Boden oder andere Pflanzen berührten. Auf diese Weise konnte ich die von den Kabeln verursachte Spannungsabnahme auf maximal 1,5 V reduzieren. Da die Berechnung des Peristomleitwertes nach der Standardformel vor allem bei hohen Messspannungen trotzdem zu einer deutlichen Unterschätzung des realen Leitwertes geführt hätte, habe ich eine Formel aufgestellt, die R_K berücksichtigt:

$$\frac{1}{R_P} = \frac{U_0 \cdot R_K - U_m \cdot R_K - U_m \cdot R_f}{U_m \cdot R_f \cdot R_K} \quad (2.3)$$

Die Berechnung von R_K erfolgt dabei nach der Standardformel mit der nach Anschluss des Verbindungskabels (Elektroden ohne Kontakt zum Peristom) gemessenen Spannung U_{max} :

$$R_K = \frac{U_{\text{max}} \cdot R_f}{U_0 \cdot U_{\text{max}}} \quad (2.4)$$

2.2.2.2. Auswertung der Peristomleitwert- und Klimadaten

Für die visuelle Analyse und Weiterverarbeitung der Datenlogger-Messdaten habe ich das Programm *DataMergerPro* in Matlab[®] geschrieben. Mit dieser Software können beliebig viele μ Log- und/oder Tinytag-Messdaten-Dateien eines Versuches geladen und grafisch dargestellt werden (siehe Abb. 2.5). Dabei werden die Messdaten von *DataMergerPro* zunächst chronologisch sortiert und dann die Leitwerte der



Abbildung 2.5.: Benutzeroberfläche der Software *DataMergerPro* die zur Vereinigung, Visualisierung und Verarbeitung der Peristomleitwert- und Klimaloggerdaten verwendet wurde.

sieben Messkanäle, der Niederschlagsverlauf, die Temperatur und die Luftfeuchte, als einzelne Kurven geplottet. Die grafische Darstellung der Daten kann durch Auswahl eines bestimmten Zeitbereiches, Ausblenden einzelner Datensätze und die Bildung von Mittelwertkurven ausgewählter Kanäle verändert und anschließend als Grafikdatei exportiert werden. Neben dem Grafikexport können die dargestellten Kurven auch als Messwertdaten für die weitere Verarbeitung als Textdatei exportiert werden.

2.2.3. Untersuchung der diurnalen Variation und der Ursachen der natürlichen Peristomfeuchte

Für eine erste Charakterisierung des diurnalen Peristomfeuchteverlaufs zeichnete ich über einen Zeitraum von 19 Tagen an sieben *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Luftkannen den Peristomleitwert auf. Parallel dazu erfasste ich Zeitpunkte und Stärke von Regenfällen und den Temperatur- und Luftfeuchteverlauf. Die Versuchskan-

nen befanden sich an sechs verschiedenen Pflanzen, welche in einem Gebiet von ca. 300 m² wuchsen. Die gesammelten Daten wertete ich mit Hilfe der *DataMergerPro*-Software qualitativ aus.

Nachdem ich aus dem ersten Versuch Informationen über die Auswirkungen von Umwelteinflüssen auf die Peristomfeuchte erhalten hatte, wollte ich in einem zweiten Ansatz untersuchen, ob die Pflanzen durch Sezernierung von Nektar aus den Peristomnektarien die Peristomfeuchte aktiv beeinflussen können. Dazu maß ich den Verlauf des Peristomleitwertes parallel an zwei Kannen, bei denen ich die Peristomnektarien entfernt hatte, und an zwei unmanipulierten Kontroll-Kannen. Zur Entfernung der Nektarien schnitt ich die inneren 2–3 mm des Peristoms mit Hilfe einer Skalpellklinge ab. Bei einer durchschnittlichen Länge der Peristomnektarien bei *N. rafflesiana* var. *typica* von 0,55 mm (Merbach et al., 1999, 2001), sollten diese dadurch vollständig entfernt gewesen sein.

Ich führte diesen Versuch zweimal mit jeweils vier Luftkannen unterschiedlicher Pflanzen über einen Zeitraum von 37 und 24 Tagen durch. Zur Untersuchung des indirekten Einflusses des Nektars auf die Peristomfeuchte generierte ich mit Hilfe des *DataMergerPro* zunächst die mittleren Leitwertkurven beider Versuchsgruppen. Anschließend berechnete ich daraus die mittleren Leitwerte pro Tag und Gruppe. Die erhaltenen Werte beider Gruppen verglich ich dann vor und nach dem ersten starken Regen. Dabei fasste ich für die Auswertung die mittleren täglichen Leitwerte beider Versuche zusammen. Zur Untersuchung des direkten Einflusses des Nektars konvertierte ich die Peristomleitwerte jeder Kanne mit Hilfe des Matlab[®]-Programms *ConductivityAnalyser* in relative Leitfähigkeiten von 0–100 %. Aus den resultierenden Kurven ermittelte ich die Uhrzeiten, bei denen die Kannen 50 % Wiederbefeuchtung am Nachmittag erreichten. Für die Auswertung verglich ich die Uhrzeiten von manipulierten und unmanipulierten Kannen.

2.2.4. Einfluss des diurnalen Peristomfeuchteverlaufs auf den Beutefang

Nachdem die vorherigen Versuche gezeigt haben, dass bei den *N. rafflesiana* var. *typica*-Kannen tageszeitspezifische und zufällige Perioden mit hohen Peristomleitwerten

auftreten, war es Ziel der folgenden Versuche, den Einfluss der Peristomfeuchte auf die Fangrate der Kannen zu untersuchen. Um die reale Fangeffizienz einer Kanne bestimmen zu können, muss man für einen gegebenen Beobachtungszeitraum, z. B. eine Stunde, neben der Zahl der gefangenen Tiere auch die genaue Zahl der Besucher kennen. Ersteres lässt sich relativ gut durch Auszählen der innerhalb eines Beobachtungszeitraums gefangenen Tiere ermitteln. Um die Zahl der Besucher zu erhalten, wäre jedoch eine permanente Überwachung der Kanne notwendig. Da eine rund-um-die-Uhr-Überwachung der Kannen während einer mehrtägigen Versuchsdauer nicht realisierbar war, wählte ich zwei alternative Ansätze:

- Kombination der Peristomleitwertmessung mit einer Abschätzung der diurnalen Variation der Fangeffizienz durch semi-kontinuierliche Erfassung von Beute- und Besucherzahlen bei 30 *N. rafflesiana* var. *typica*-Kannen über einen Zeitraum von 24 Stunden (vgl. folgender Abschnitt)
- Kombination der Peristomleitwertmessung mit einer direkten Bestimmung der Fangeffizienz anhand von Laufversuchen (siehe Abschn. 2.2.4.2)

2.2.4.1. 24-Stunden-Untersuchungen des natürlichen Beutefangs

Im ersten Ansatz ermittelte ich als Kompromiss zwischen kontinuierlicher Kontrolle und ausreichender Stichprobengröße die Anzahl von Besuchern und gefangener Beute bei 30 *N. rafflesiana* var. *typica*-Luftkannen unterschiedlicher Pflanzen in einem Gebiet von ca. 1000 m² alle 90 Minuten über einen Zeitraum von 24 Stunden. Parallel dazu zeichnete ich die Wetterdaten und den Peristomleitwertverlauf an mindestens zwei zusätzlichen Kannen während des Versuchszeitraums auf.

Bei der Kontrolle einer Kanne erfasste ich zunächst für 30 Sekunden die momentane Zahl an Besuchern. Im Anschluss daran kontrollierte ich, ob die Kanne in den letzten 90 Minuten Tiere gefangen hatte. Dazu saugte ich die Kannenflüssigkeit durch einen 15 cm langen, weichen PVC-Schlauch mit Hilfe einer Spritze auf und sammelte die gefundenen Tiere in Alkoholgefäßen. Um sicher zu stellen, dass bei einer Kontrolle keine Beutetiere im siphonförmigen Kannenendabschnitt (Übergang zwischen Kanne und Kannenstiel) zurückblieben, steckte ich bei der Versuchsvorbereitung einen kleinen Watteball in den unteren Teil der Kanne. Die Kannenflüssigkeit

füllte ich nach der Beuteentnahme wieder zurück in die Kanne.

Ich führte zwei 24-Stunden-Versuche durch: einen Ende Januar 2006 und einen Ende April 2006.

2.2.4.2. Laufversuche zur Untersuchung der diurnalen Variation der Fangeffizienz

Auf Basis der Ergebnisse der Leitwertmessungen und der 24-Stunden-Versuche lassen sich für regenfreie Tage vier charakteristische Phasen für den Verlauf der Peristomfeuchte definieren. Während der Nacht sind die Peristome dauerfeucht bis sie im Verlauf des Morgens abtrocknen. Tagsüber sind sie dann trocken und werden im Laufe des Nachmittags wieder feucht.

Zur direkten Untersuchung des Einflusses der diurnalen Variation der Peristomfeuchte auf die Fangeffizienz führte ich Laufversuche (vgl. Abschn. 2.1.2) an mit Peristomelektroden *N. rafflesiana* var. *typica*-Luftkannen durch. Dazu stellte ich die verkabelten Kannen, ohne sie von der Pflanze abzuschneiden, aufrecht in eine mit Fluon® ausgestrichene Plastikwanne mit *Camponotus (Colobopsis)* spec.-Ameisen. Ich habe diese Ameisenart für den Versuch ausgewählt, da sie im Gegensatz zu den meisten anderen Arten eine vergleichbare Tag- und Nachtaktivität besitzt. Weitere Vorteile von *Camponotus (Colobopsis)* spec. sind ihre mittlere Größe und ihr häufiges Vorkommen. Damit die Ameisen während eines Versuches nicht über den Kannenstiel aus der Plastikwanne entkommen konnten, legte ich eine mit Fluon® bestrichene Folienscheibe trichterförmig um den Kannenstiel. Um auch sonst einen unnötigen Verlust an Versuchstieren zu verhindern, saugte ich für die Dauer eines Versuches die Kannenflüssigkeit ab und verstopfte das untere Kannenende mit einem Papiertuch. Mit Hilfe einer DV-Videokamera filmte ich die Ameisen 5–30 Minuten beim Laufen auf dem Peristom. Die Variation der Aufnahmezeit war notwendig um bei jedem Teilversuch trotz unterschiedlicher Aktivität der Ameisen eine ausreichende hohe Zahl an Peristombesuchen zu erhalten.

Ich führte über einem Zeitraum von 00:00 Uhr nachts bis 19:00 Uhr am darauf folgenden Abend insgesamt 14 dieser Laufversuche durch. Dabei legte ich den Fokus auf die morgendliche Abtrocknung (zwischen 06:00 und 09:00 Uhr ein Laufversuch pro Stunde) und die nachmittägliche Wiederbefeuchtung (zwischen 12:00

und 17:00 Uhr ein und von 17:00 bis 19:00 Uhr zwei Laufversuche pro Stunde). Zur Überprüfung der Kontinuität der Fangeffizienz führte ich noch einen Versuch um Mitternacht und einen am Mittag durch.

2.2.4.3. Einfluss der Nektarsekretion auf die Variation der Fangeffizienz

Um die Auswirkungen der Nektarsekretion auf die Variation der Fangeffizienz von *N. rafflesiana* var. *typica*-Luftkannen zu untersuchen führte ich Laufversuche (Details siehe vorheriger Abschn.) quasi-parallel (im Abstand von zehn Minuten) an drei etwa gleichaltrigen Kannen einer Pflanze durch. Zwei der drei Kannen hatte ich drei Tage vorher manipuliert. Bei einer Kanne hatte ich die Nektarien mit einem Skalpell entfernt und das Peristom anschließend durch gründliches Spülen mit destilliertem Wasser von Nektarresten gereinigt. Bei der zweiten Kanne hatte ich lediglich die Peristomoberfläche abgespült. Das Spülen der zweiten Kanne diente als weitere Kontrolle, um sicher zu stellen, dass alle an der Kanne mit amputierten Nektarien beobachteten Effekte tatsächlich mit dem Entfernen der Nektarien und nicht mit dem Spülen des Peristoms zusammenhängen. An den so präparierten Kannen führte ich dann an einem Nachmittag zwischen 15:10 Uhr und 20:00 Uhr insgesamt 18 Laufversuche durch. Einen weiteren Laufversuch pro Kanne führte ich dann noch in der späten Nacht durch. Den Verlauf des Peristomleitwerts zeichnete ich an drei im Umkreis befindlichen Kannen auf.

2.3. Untersuchung der Retentionsmechanismen der *Nepenthes*-Kannen

Bei den vorangegangenen Experimenten lag der Schwerpunkt auf der Untersuchung des initialen Beutefangs durch die *Nepenthes*-Kannen. Neben dem initialen Fang ist es für die Kannen jedoch ebenso essentiell, sicher zu stellen, dass die Tiere den Fallen nicht wieder entkommen können.

In diesem Versuch untersuchte ich, welche Kannenstrukturen bei *Nepenthes bicalcarata* für die Retention gefangener Tiere wichtig sind. Dazu ließ ich Arbeiterinnen von fünf Ameisenarten (*Crematogaster inflata*, *Camponotus (Colobopsis) spec.*, *Camponotus spec.*, *Polyrhachis hector*, *P. illaudata intermedia*), die zum Beutespektrum von *N.*

2. Material und Methoden

bicalcarata gehören, in eine Kanne fallen und beobachtete für 30 Minuten ihr Verhalten. Zur Simulation des initialen Fangereignisses ließ ich die Ameisen zunächst auf einen Plastikstreifen, der an der Spitze mit Fluon[®] bestrichen war, laufen. Anschließend hielt ich den Streifen auf Höhe des Peristoms über die Kanne und drehte ihn behutsam um die Längsachse sobald eine Ameise den rutschigen Abschnitt betreten hatte. Auf diese Weise testete ich 280 Ameisen (30–60 Tiere pro Art) auf ihr Vermögen aus der Kanne entkommen zu können.

Ergebnisse

Der Beutefang von *Nepenthes*-Kannenpflanzen ist ein mehrgliedriger Prozess, bestehend aus Anlockung, Fang, Retention und Verdauung. Im ersten Teil meiner Arbeit untersuchte ich die Biomechanik des Fangs und der Retention von Beutetieren untersucht.

3.1. Rolle des Peristoms beim Beutefang von *Nepenthes*-Kannen

Bisherige Arbeiten sehen die Hauptfunktion des Peristoms mit seinen Nektarien am inneren Rand in der Anlockung potentieller Beutetiere (z. B. [Hooker, 1874](#); [Lloyd, 1942](#); [Juniper et al., 1989](#); [Moran, 1996](#); [Ratsirarson und Silander, 1996](#)). Meine im Folgenden dargestellten Untersuchungsergebnisse zeigen, dass das Peristom entgegen der bisherigen Meinung eine wichtige Rolle beim Beutefang der *Nepenthes*-Kannepflanzen spielt.

3.1.1. Freilandbeobachtungen

Zu Beginn meiner Freilandarbeit in Brunei Darussalam observierte ich viele *Nepenthes*-Pflanzen. Obwohl die Kannen während meiner Beobachtungen oft einige Besucher hatten und in ihrer Kannenflüssigkeit zahlreiche Kadaver vorhanden waren, konnte ich den Fang von Tieren zunächst nie beobachten. Eines Tages, etwa eine Stunde nach einem starken Regenguss, entdeckte ich zufällig mehrere von *Crematogaster spec.*-Ameisen stark belaufene *Nepenthes bicalcarata*-Kannen. Im Gegensatz zu

3. Ergebnisse

Tabelle 3.1.: Einfluss der Peristomfeuchte auf die Fangeffizienz von *Nepenthes bicalcarata*. *p*-Werte zeigen Irrtumswahrscheinlichkeiten für Fisher-Exakt-Test-Statistiken. Ameisen mit allen Beinen auf dem Peristom, die den Peristomgrat (Linie, von der aus das Peristom nach außen bzw. innen abfällt) zum Kanneninneren hin überschritten, wurden als Besuche gezählt.

Ameisenart	Peristomzustand		<i>p</i>
	natürlich (trocken) (Besuche / Abstürze)	nass (Besuche / Abstürze)	
<i>Crematogaster inflata</i>	89 / 4	53 / 37	< 0,001
<i>Camponotus schmitzi</i>	30 / 0	29 / 0	n.s.
<i>Camponotus (Colobopsis) spec. 1</i>	37 / 0	14 / 14	< 0,001
<i>Camponotus (Colobopsis) spec. 2</i>	87 / 4	32 / 25	< 0,001
<i>Camponotus spec.</i>	36 / 0	15 / 13	< 0,001
<i>Oecophylla smaragdina</i>	18 / 0	21 / 21	< 0,001
<i>Polyrhachis illaudata intermedia</i>	26 / 0	12 / 10	< 0,001

allen vorherigen Beobachtungen (z. B. [Lloyd, 1942](#); [Juniper und Burras, 1962](#); [Moran et al., 1999](#)) rutschten die meisten Tiere, welche das Peristom betraten, auf diesem nun hilflos zum Kanneninneren hin ab. Ein Teil der Tiere blieb dabei am inneren Rand des Peristoms hängen, während viele Tiere den Halt verloren und in die Kannenflüssigkeit stürzten. Die am inneren Rand hängenden Tiere waren jedoch nicht in der Lage, wieder auf das Peristom zu klettern, da ihre Beine keinen Halt fanden und immer wieder abrutschten. Dementsprechend hangelten sie sich am unteren Peristomrand entlang, bis sie früher oder später endgültig den Halt verloren und ebenfalls in die Kannenflüssigkeit stürzten. Die große Zahl der zappelnden Ameisen auf der Flüssigkeitsoberfläche deutete darauf hin, dass viele der Tiere innerhalb einer kurzen Zeitspanne gefangen worden waren. Bei näherer Betrachtung des Peristoms konnte ich erkennen, dass es im Gegensatz zu den meisten anderen Pflanzenoberflächen gleichmäßig mit Wasser benetzt war.

3.1.2. Einfluss der Peristombefeuchtung auf die Fangeffizienz

Ich untersuchte den Effekt von Wasserfilmen auf dem Peristom im Feld, indem ich eine große Zahl von Ameisen verschiedener Arten mit *N. bicalcarata*-Bodenkannen in Kontakt brachte. Auf unbehandelten, trockenen Peristomen hatten die Ameisen keine Schwierigkeiten zu laufen und nur sehr wenige Arbeiterinnen wurden gefangen. Befeuchtung des Peristoms führte dazu, dass abgesehen von *Camponotus schmitzi*

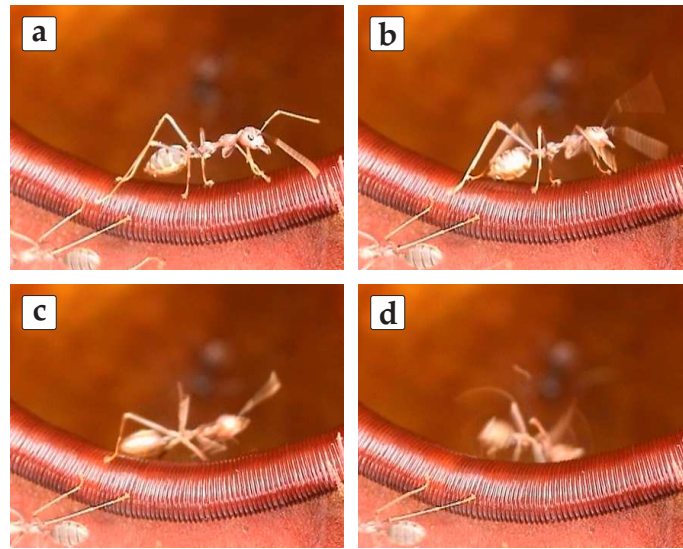


Abbildung 3.1.: (a – d) Bildfolge des Absturzes einer *Oecophylla smaragdina*-Ameise von einem nassen *Nepenthes bicalcarata*-Peristom.

bei allen getesteten Ameisenarten signifikant mehr Tiere gefangen wurden (siehe Tabelle 3.1). Für die generalistischen Ameisenarten war das nasse Peristom so rutschig, dass die meisten (oder alle) Peristombesucher in die Kanne fielen (siehe Abb. 3.1). Nur bei *Crematogaster inflata* fielen elf Besucherinnen nicht direkt in die Kanne, sondern rutschten zunächst bis zum inneren Rand des Peristoms. Von dort waren sie während der Beobachtungszeit nicht in der Lage, das Peristom wieder empor zu klettern. Letztendlich wären sie entweder abgestürzt oder hätten das Peristom, nachdem es wieder abgetrocknet und damit weniger rutschig war, überwinden können. Im Gegensatz zu den übrigen getesteten Arten hatten *C. schmitzi*-Ameisen keinerlei Schwierigkeiten über das rutschige Peristom zu laufen.

Die Ergebnisse des ausführlicheren Versuchsansatzes mit *Oecophylla smaragdina*-Ameisen, bei welchem ich das Peristom trocknete und wieder befeuchtete, zeigen, dass es sich um einen wiederholt an- und abschaltbaren Effekt handelt (siehe Abb. 3.2). Nachdem ich das Peristom trocken gewischt hatte, war es nicht mehr rutschig. Anschließendes Wiederbefeuchten des Peristoms führte zur vollständigen Wiederherstellung der Rutschigkeit.

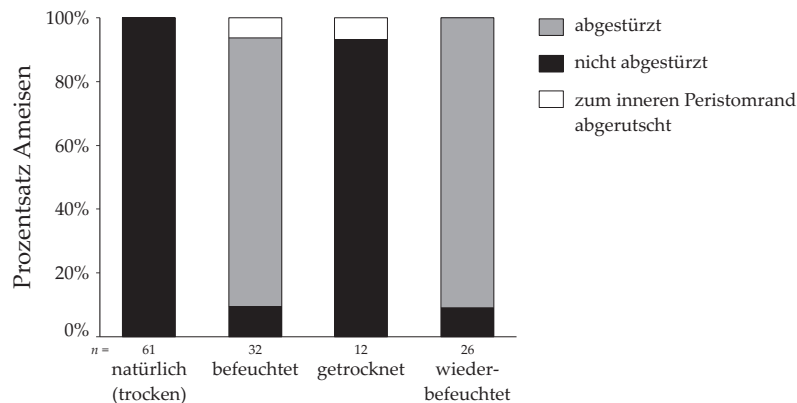


Abbildung 3.2.: Effekt von Befeuchten, Trocknen und Wiederbefeuchten des Peristoms auf die Fangrate von *Nepenthes bicalcarata*-Kannen. Versuch mit *Oecophylla smaragdina*-Ameisen. Ameisen die zum inneren Peristomrand abgerutscht waren, waren zwar bis zum Ende der Beobachtungszeit nicht abgestürzt, hatten das Peristom bis zu diesem Zeitpunkt aber auch nicht verlassen können.

3.1.3. Rolle der Oberflächenstruktur des Peristoms beim flüssigkeitsbasierten Fangmechanismus

Nachdem die Laufversuche gezeigt haben, dass sich Flüssigkeitsfilme auf dem Peristom auf das Laufvermögen von Ameisen auswirken, stellte sich die Frage, warum Nässe die Peristomoberfläche rutschig macht. Um dies zu beantworten machte ich mir mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops zunächst ein detailliertes Bild von der Oberflächenstruktur des Peristoms. Ferner analysierte ich mit einfachen Auftropfversuchen die Benetzungseigenschaften der Oberfläche. Schließlich untersuchte ich die Wechselwirkungen zwischen den Haftstrukturen der Ameisen und der Peristomoberfläche durch gezielte Manipulation dieser beiden Strukturen in zwei weiteren Experimenten.

3.1.3.1. Peristommorphologie

Das Peristom ist wie ein breiter Doppel-Kragen geformt, der sich um den gesamten oberen Kannenrand bis unter den Deckel zieht. Im Querschnitt (radial in Bezug auf die Kanne) ist das Peristom etwa T-förmig, wobei beide horizontalen Arme des T stark nach unten gebogen sind (siehe Abb. 3.3 a). Bei *N. bicalcarata* ist der äußere Arm kurz und spiralförmig eingerollt, während der innere Arm stark verlängert ist ($\approx 10\text{--}20\text{ mm}$; siehe Abb. 3.3 a), so dass das Peristom eine breite, zum Kannenin-

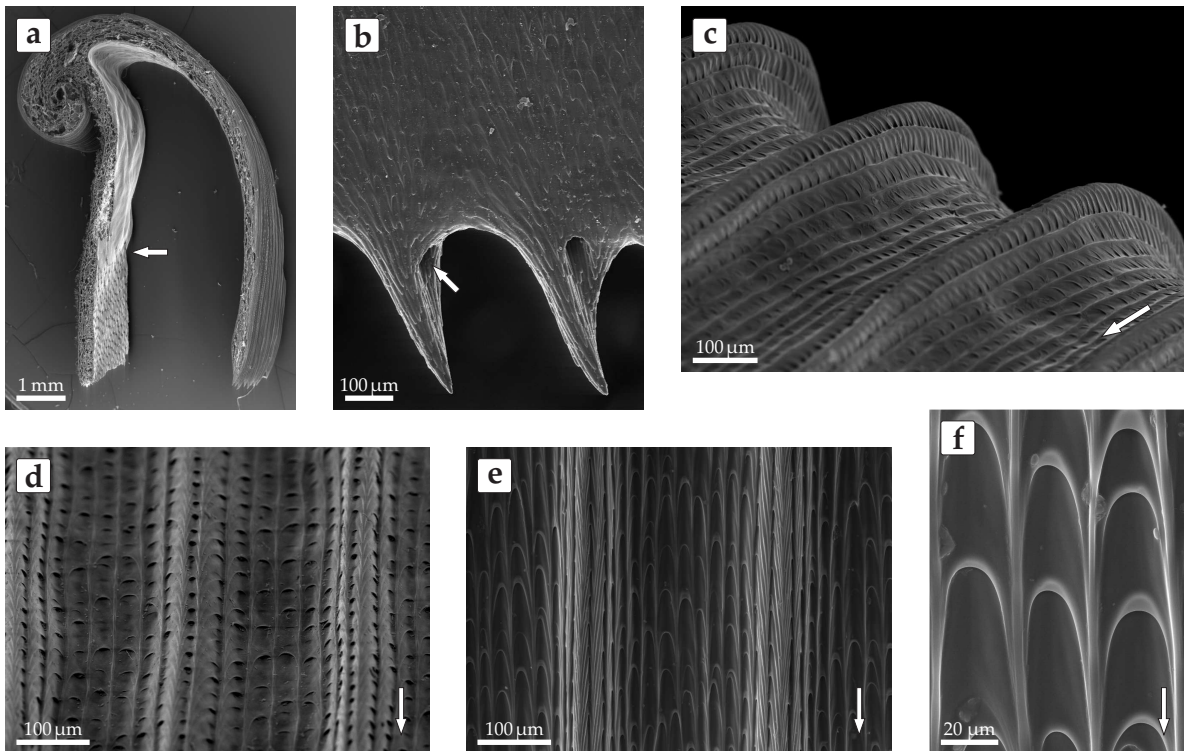


Abbildung 3.3.: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Peristommorphologie von *Nepenthes bicalcarata*. (a) Querschnitt durch das Peristom. Der Pfeil deutet den Beginn der Drüsenzzone an, die sich bei *Nepenthes bicalcarata* aufgrund der fehlenden Wachsschicht bis unter das Peristom zieht. (b) Unterseite des inneren Peristomrandes mit Peristomzähnen und Nektarien (Pfeil) (Bild: W. Federle). (c–e) Peristomoberfläche mit radialen Rippen 1. und 2. Ordnung (c+d perspektivische Ansicht, d Aufsicht). Pfeile zeigen in Richtung zum Kanneninneren. (Bild d: W. Federle) (f) Detailaufnahme der stufenförmig überlappenden Epidermiszellen. Der Pfeil zeigt in Richtung zum Kanneninneren.

neren steil abfallende Flanke besitzt. Die Peristomoberfläche hat eine aus radialen Rippen 1. und 2. Ordnung (Abstand zwischen den Rippen $\approx 250 \mu\text{m}$ bzw. $\approx 25 \mu\text{m}$) bestehende, äußerst regelmäßige Mikrostruktur, welche durch gerade Reihen von Epidermiszellen gebildet wird (siehe Abb. 3.3 c–e). Jede Epidermiszelle überlappt die zum Kanneninneren hin gelegene Nachbarzelle, wodurch diese eine dachziegelartige Serie von Stufen zum Kanneninneren hin bilden (siehe Abb. 3.3 f). Am inneren Rand des Peristoms befinden sich zwischen den so genannten Peristomzähnen die Ausgänge der Peristomnektarien (siehe Abb. 3.3 b).



Abbildung 3.4.: Schmetterling (vermutlich *Tanaecia pelea pelea*) bei der Nektarernte. Man beachte die sichtbar mit Nektar von den Nektarien am inneren Peristomrand gefüllten Peristomkanäle (Pfeil).

3.1.3.2. Benetzbarkeit des Peristoms

Ich untersuchte die Benetzungseigenschaften des Peristoms, indem ich kleine Wassertropfen auf trockene *N. bicalcarata*-Peristome platzierte. Die Tropfen breiteten sich mit hoher Geschwindigkeit (≈ 15 mm/s) über die Peristomoberfläche aus. Dabei erfolgte die Ausbreitung nicht gleichmäßig in alle Richtungen, sondern fand vornehmlich entlang der Peristomrillen statt, und zwar sowohl in Richtung zum inneren als auch zum äußeren Peristomrand. Am raschesten breitete sich ein Tropfen aus, wenn ich ihn an die Unterkante des Peristoms platziert hatte. Hierdurch lässt sich auch das Auftreten von sichtbaren „Nektarlinien“ erklären, welche durch Nektartransport von den Peristomnektarien entlang der Peristomrillen entstehen, (siehe Abb. 3.4).

3.1.3.3. Einfluss von Manipulationen der Peristommikrostruktur auf die Fangeffizienz

Mit diesem Versuch untersuchte ich, ob leichtes Aufrauen der Peristomoberfläche einen Einfluss auf die Rutschigkeit für Insekten hat. Aus der in Abbildung 3.5 dargestellten rasterelektronenmikroskopischen Aufnahme eines manipulierten Peristoms geht deutlich hervor, dass durch das Schleifen lediglich die Grate der Rippen 1. Ordnung abgetragen wurden, die Oberflächenstruktur aber ansonsten intakt blieb. Dies ist vermutlich auch der Grund dafür, warum sich die Benetzungseigenschaften eines

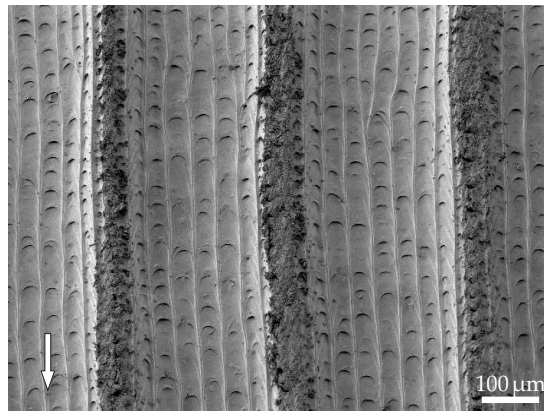


Abbildung 3.5.: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme einer mit Schleifpapier (600er Körnung) behandelten Peristomoberfläche. Der Pfeil zeigt in Richtung zum Kanneninneren.

abgeschliffenen Peristoms nicht änderten. Was sich jedoch deutlich veränderte, war die Rutschigkeit des feuchten Peristoms nach der Behandlung. Während vor dem Aufrauen noch 18 von 19 *Camponotus (Colobopsis)* spec. 1-Ameisen beim Betreten des Peristoms abstürzten, war es anschließend nur noch 1 von 16 Besucherinnen (Fisher-Exakt-Test, $p < 0,01$).

3.1.3.4. Reibungskräfte von *Oecophylla smaragdina*-Ameisen auf dem Peristom von *Nepenthes bicalcarata*

Ich untersuchte den Einfluss der Peristombefeuchtung und der stufenförmigen Peristommikrostruktur auf die Funktion von Ameisenhaftstrukturen (Krallen und Arolien), indem ich die Reibungskräfte von *O. smaragdina*-Ameisen auf *N. bicalcarata*-Peristomen maß (Abb. 3.6). Bei Ameisen mit intakten Tarsen hingen die gemessenen Reibungskräfte hauptsächlich vom Befeuchtungsgrad des Peristoms ab. Auf dem nassen Peristom kamen die Tarsen der Ameisen ins Rutschen und es waren nur minimale Reibungskräfte messbar (Abb. 3.6 a und Tabelle 3.2). Auf dem trockenen Peristom waren die Reibungskräfte im Allgemeinen groß und nicht signifikant von der Zugrichtung abhängig (Abb. 3.6 a und Tabelle 3.3). Dagegen waren die insgesamt bedeutend niedrigeren Reibungskräfte auf dem nassen Peristom signifikant kleiner, wenn die Ameisen in Richtung zum Kanneninneren gezogen wurden (Abb. 3.6 a und Tabelle 3.3).

Die durchgeführten Tarsenmanipulationen zeigten, dass die beiden experimen-

3. Ergebnisse

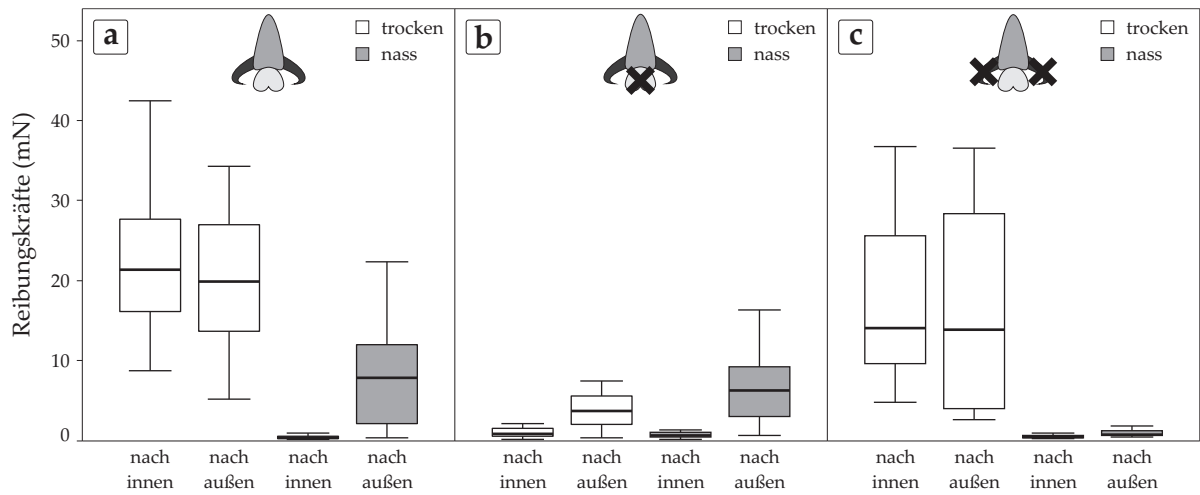


Abbildung 3.6.: Effekte von Zugrichtung (Richtung Kanneninneres vs. Richtung Kannenäußeres) und Befeuchtung (trocken vs. nass) auf die Reibungskräfte von *Oecophylla smaragdina*-Ameisen auf dem Peristom von *Nepenthes bicalcarata*. (a) Ameisen mit intakten Haftstrukturen. (b) Ameisen ohne Arolien (aber mit intakten Krallen). (c) Ameisen mit amputierten Krallenspitzen (aber intakten Arolien).

Tabelle 3.2.: Statistik des Effektes der Peristomfeuchte auf die Reibungskräfte von *Oecophylla smaragdina*-Ameisen (Wilcoxon-Rangsummentest mit Bonferroni-Korrektur für Mehrfachvergleiche; $p_{\text{koriert}} = 4 \times p$)

Tarsus	Zugrichtung	n	Z	p_{koriert}
Intakt	Nach innen	22	4,107	< 0,001
Intakt	Nach außen	22	4,074	< 0,001
Kein Arolium	Nach innen	27	1,586	> 0,1
Kein Arolium	Nach außen	27	2,354	0,074
Keine Krallen	Nach innen	19	3,823	< 0,001
Keine Krallen	Nach außen	19	3,724	< 0,001

Tabelle 3.3.: Statistik des Effektes der Zugrichtung auf die Reibungskräfte von *Oecophylla smaragdina*-Ameisen (Wilcoxon-Rangsummentest mit Bonferroni-Korrektur für Mehrfachvergleiche; $p_{\text{koriert}} = 4 \times p$)

Tarsus	Peristomzustand	n	Z	p_{koriert}
Intakt	Trocken	22	0,234	> 0,1
Intakt	Nass	22	3,912	< 0,001
Kein Arolium	Trocken	27	3,820	< 0,001
Kein Arolium	Nass	27	4,541	< 0,001
Keine Krallen	Trocken	19	0,563	> 0,1
Keine Krallen	Nass	19	2,817	< 0,05

3. Ergebnisse

Tabelle 3.4.: Für den Fang von Ameisen verantwortliche Oberflächen bei *Nepenthes alata*-Kannen mit trockenem oder feuchtem Peristom (fünfminütige Beobachtung von jeweils 60 einzeln auf die Kanne aufgesetzten *Messor barbarus*-Ameisen)

Peristom- zustand	Abgestürzt von									Nicht abgestürzt	Kein Peristombesuch
	Deckel	Nur Peristom	Peristom/Wachs*					Nur Wachs			
			5	4	3	2	1				
Trocken	-	-	-	-	1	3	38	4	13	1	
Nass	1	22	3	7	8	1	3	-	4	11	

* Anzahl der Beine auf dem Peristom

tellen Bedingungen, Peristombefeuchtung und Zugrichtung, sehr unterschiedliche Auswirkungen auf die Haftstrukturen der Ameisen hatten. Der starke Einfluss der Peristombefeuchtung auf die Reibungskräfte war bei Tieren ohne Krallenspitzen in gleicher Weise vorhanden (Abb. 3.6 c), nicht aber bei Ameisen ohne Arolien (Abb. 3.6 b und Tabelle 3.2). Dies zeigt deutlich, dass Nässe auf dem Peristom in erster Linie die Anhaftung des Aroliums verhindert. Andererseits hatte die Zugrichtung einen signifikanten Effekt, wenn der Beitrag des Aroliums zu den Gesamtreibungskräften gering war (das heißt im Falle von Tarsen ohne Arolien oder bei intakten Tarsen auf dem nassen Peristom; Abb. 3.6 a+b und Tabelle 3.3). Die in diesem Fall größeren Reibungskräfte in Richtung zum Kannenäußeren wurden vermutlich durch Einhaken der Krallen im Oberflächenprofil verursacht. Der signifikante Einfluss der Zugrichtung bei Ameisen ohne Krallenspitzen auf dem nassen Peristom (Abb. 3.6 d und Tabelle 3.3) weist darauf hin, dass auch andere Teile des Tarsus (möglicherweise das Arolium selbst) zur richtungsabhängigen Reibung beitragen können.

3.1.4. Rolle des Aquaplaning-Fangmechanismus beim Beutefang von *Nepenthes*-Arten mit wachsbereifter Kanneninnenwand

Um zu untersuchen, ob das Peristom auch bei *Nepenthes*-Arten mit wachsbereifter Kanneninnenwand einen wichtigen Beitrag zum Fangerfolg leistet, führte ich Laufversuche mit *Messor barbarus*-Ameisen auf *Nepenthes alata*-Kannen mit trockenem

und nassem Peristom durch. Die in Tabelle 3.4 dargestellten Ergebnisse zeigen, dass auf Kannen mit nassem Peristom 91,7% der Peristombesucher abstürzten, während es auf Kannen mit trockenem Peristom lediglich 78% waren. Dieser Effekt war jedoch knapp nicht signifikant (Fisher-Exakt-Test, $p = 0,066$). Dennoch gab es deutliche Unterschiede beim Fangmechanismus.

Die Anzahl der Beine, die sich kurz vor dem Absturz mit der Wachsschicht in Kontakt befanden, war bei nassem Peristom signifikant niedriger (Mann-Whitney-U-Test, $U = 75,5$, $p < 0,001$). Bei trockenem Peristom stürzten die meisten Ameisen ab, wenn sie sich nur noch mit einem Bein am Peristom festhielten ($\bar{x} = 1$ Bein auf dem Peristom). Im Falle eines feuchten Peristoms rutschten 50% der Ameisen direkt vom Peristom ab, ohne die Wachsschicht überhaupt betreten zu haben, und von den übrigen hatten die meisten im Moment des Absturzes drei oder mehr Beine auf dem Peristom ($\bar{x} = 5,5$ Beine auf dem Peristom).

Um den Beitrag des Peristoms zur Fangeffizienz von *N. alata* zu untersuchen, ließ ich Ameisen auf Kannen laufen, deren Peristom zur einen Hälfte trocken und zur anderen Hälfte befeuchtet war. Auf der trockenen Peristomhälfte wurden innerhalb der Beobachtungszeit nur 24 von 99 Besuchern (24%) gefangen, während auf der nassen Peristomhälfte 60 von 73 Besuchern (82%) in die Kanne fielen. Die absolute Anzahl der Ameisen, die auf der trockenen und auf der befeuchteten Seite gefangen wurden, unterschied sich signifikant von einer Zufallsverteilung (χ^2 -Test, $\chi^2 = 15,4$, $df = 1$, $p < 0,001$). Dieser Unterschied ist nicht auf Unterschiede in Besucherzahlen zurückzuführen. Auch wenn man statt der Gesamtzahl der gefangenen Ameisen nur die Anteile der gefangenen Besucher (24% und 82%) betrachtet, stürzten auf der Kannenhälfte mit nassem Peristom signifikant mehr Tiere ab (χ^2 -Test, $\chi^2 = 56,5$, $df = 1$, $p < 0,001$).

3.2. Ökologische Relevanz des Aquaplaning-Fangmechanismus

Die vorangegangenen Experimente haben gezeigt, dass Nässe auf dem Peristom einen großen Einfluss auf die Fangeffizienz einer Kanne hat. Aufgrund der artifiziellen Bedingungen unter denen die bisherigen Versuche stattfanden, konnte ich bisher

jedoch keine Aussage darüber treffen, welche Relevanz der Aquaplaning-Fangmechanismus für den natürlichen Fangerfolg der Kannen hat. Um dies zu beantworten, untersuchte ich zunächst, unter welchen Bedingungen Peristome im Freiland befeuchtet werden. Nach Identifizierung der für die natürliche Befeuchtung von Peristomen relevanten Faktoren ermittelte ich, wie sich diese konkret auf den Fangerfolg der Kannen auswirken.

3.2.1. Diurnale Variation und Ursachen der natürlichen Peristomfeuchte

Ziel der in diesem Abschnitt beschriebenen Versuche war es, anhand von kontinuierlichen Messungen des Peristomleitwertes Informationen über die zeitliche Variation der Peristomfeuchte von *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Kannen zu erhalten. Durch simultane Aufzeichnung von Wetterdaten, direkte Beobachtung und Manipulationsversuche sollten ferner die natürlichen Quellen für Nässe auf dem Peristom identifiziert werden.

3.2.1.1. Peristomfeuchteverlauf bei unmanipulierten Kannen

Abbildung 3.7 zeigt einen für den Versuchsstandort typischen Datensatz der kombinierten Messung von Peristomleitwerten und allgemeinen Wetterdaten. Aus der Abbildung geht deutlich hervor, dass die Peristomfeuchte generell regelmäßigen diurnalen Schwankungen mit höheren Leitwerten in der Nacht unterlag.

An trockenen Tagen nahmen die Leitwerte morgens zwischen 08:00 Uhr und 09:30 Uhr rapide ab bis sie das „Tagesniveau“ erreichten. Aufgrund der offenen Vegetation am Versuchsstandort konnten Umwelteinflüsse sehr direkt auf die Peristome einwirken. Dementsprechend war das morgendliche, rapide Abtrocknen der Peristome auf direkte Sonneneinstrahlung zurückzuführen. Am Nachmittag stiegen die Leitwerte wieder an, wobei der Anstieg langsamer als der morgendliche Abfall erfolgte. Überdies war auch die Startzeit für den nachmittäglichen Anstieg variabler und lag zwischen 14:30 Uhr und 17:30 Uhr. Ein Vergleich mit dem Luftfeuchteverlauf zeigt, dass die Leitwertkurven diesem weitestgehend folgen, wodurch auch die nachmittägliche Zunahme der Leitwerte erklärt wird.

3. Ergebnisse

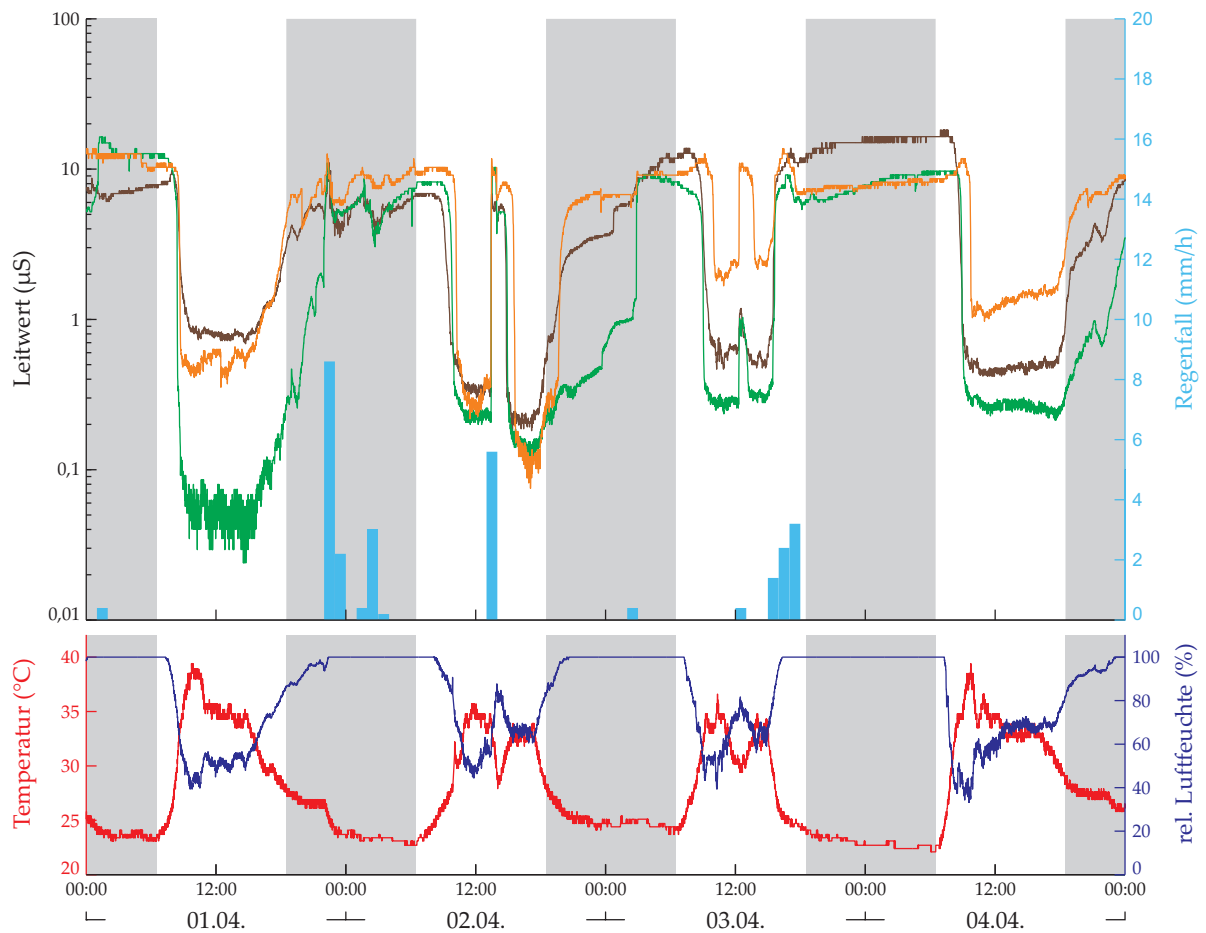


Abbildung 3.7.: Zeitliche Variation des Peristomleitwerts von drei verschiedenen *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Kannen (Kurven im oberen Diagramm), des Niederschlages (Säulen im oberen Diagramm) und meteorologischer Daten (Kurven im unteren Diagramm). Die Zeiten zwischen Sonnenunter- und Sonnenaufgang sind grau hinterlegt. Hohe Leitwerte weisen auf ein nasses, niedrige Leitwerte auf ein trockenes Peristom hin. Man beachte, wie sich Regenfall vor allem tagsüber auf den Peristomleitwert auswirkt.

Einsetzender Regen führte besonders tagsüber zu einem sprunghaften Anstieg der Peristomleitwerte (siehe Abb. 3.7). Grund hierfür war, dass die Regentropfen trotz der schirmartigen Kannendeckel auf die Peristome trafen und diese benetzten. Bei starken Regengüssen kam es vor, dass die Leitwerte nach kurzer Zeit trotz anhaltenden Niederschlags leicht abnahmen. Dieser Effekt ist höchstwahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass die Elektrolytkonzentration der auf dem Peristom befindlichen Flüssigkeit durch die vielen auftreffenden Tropfen zunehmend verringert wurde. Dementsprechend müsste der umgekehrte Effekt auftreten, wenn die Pflanze durch Sekretion von Peristomnektar die Elektrolytkonzentration auf dem Peristom steigert. In beiden Fällen kommt es zu einer Veränderung des Peristomleitwertes, dem nicht notwendigerweise eine Variation des Befeuchtungsgrades des Peristoms zugrunde liegt. Im Anbetracht der Tatsache, dass starker Regen (und damit eine Abnahme der Elektrolytkonzentration) nur eine geringe Veränderung des Peristomleitwertes verursachte, ist dieser Effekt im Rahmen einer qualitativen Charakterisierung des diurnalen Peristomfeuchteverlaufs zu vernachlässigen.

Dass die Peristome auch in regenfreien Perioden nachts ähnlich stark befeuchtet wurden wie während eines Regenschauers, ist auf die Kondensation von Wasser zurückzuführen. Die Kondensation wird durch hohe Luftfeuchte und ein nachmittags beginnendes Absinken der Lufttemperaturen verursacht. Im Verlauf der Nacht bildeten sich infolgedessen auf hydrophoben Pflanzenoberflächen zahlreiche Tautropfen, während sich auf den Peristomen aufgrund ihrer hydrophilen Oberfläche gleichmäßige Flüssigkeitsfilme bildeten.

Insgesamt war der Kurvenverlauf unterschiedlicher Kannen sehr ähnlich, nur die absoluten Werte unterschieden sich. Gründe hierfür waren, dass sowohl die Beschaffenheit der Kontakte zwischen Elektroden und Peristomoberfläche, als auch die Elektrolytkonzentration der Flüssigkeit auf dem Peristom zwischen verschiedenen Kannen variierte und diese Faktoren einen direkten Einfluss auf den Leitwert hatten (vgl. Abschn. 2.2.2.1).

3.2.1.2. Peristomfeuchteverlauf bei Kannen ohne Peristomnektarien

Um den Einfluss der Nektarproduktion durch die Peristomnektarien auf die Peristomfeuchte zu untersuchen, zeichnete ich den Peristomleitwert von intakten Kan-

3. Ergebnisse

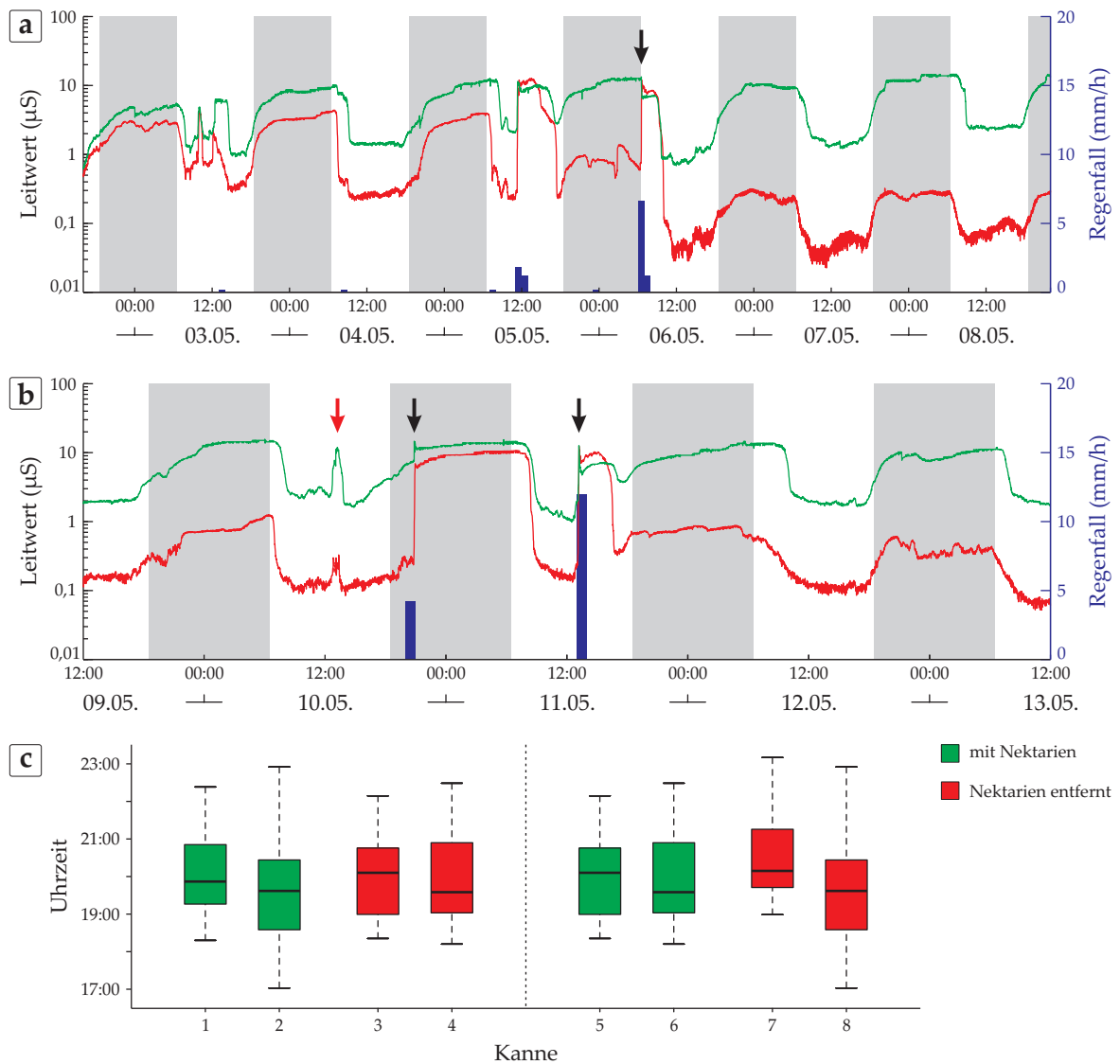


Abbildung 3.8.: Einfluss des von den Peristomnektarien sezernierten Nektars auf den Peristomleitwert. (a + b) Exemplarischer Peristomleitwertverlauf von *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Kannen mit (grüne Kurve) und ohne (rote Kurve) Peristomnektarien (beide Kurven über jeweils zwei Kannen gemittelt). (a) Start des Diagramms am Tag der Nektarienentfernung. Beide Kurven verlaufen bis zum ersten kräftigen Regenschauer relativ ähnlich (Pfeil). Nach dem Regen sind die Leitwerte der Kannen ohne Nektarien deutlich niedriger. Die Zeiten zwischen Sonnenunter- und Sonnenaufgang sind grau hinterlegt. (b) Fortgesetzter Kurvenverlauf des Versuches von (a). Die Kurven der manipulierten und unmanipulierten Kannen verlaufen weiterhin auf unterschiedlichen Niveaus, nur starker Regen führt zu vergleichbaren Peristomleitwerten (schwarze Pfeile). Offensichtlich gab es am 10.05. einen Regenschauer, der vom Regenmesser nicht erfasst wurde (roter Pfeil). (c) Uhrzeiten der 50 % Wiederbefeuchtung bei Kannen mit (grüne Boxen) und ohne (rote Boxen) Peristomnektarien. Kannen 1–4 wurden zwischen dem 27.03. und 02.05. und Kannen 5–8 zwischen dem 02.05. und 20.05.2006 überwacht.

nen und von Kannen ohne Peristomnektarien simultan auf. Dabei zeigte sich in beiden Versuchsdurchläufen ein interessantes Phänomen. In den ersten Tagen nach Entfernung der Peristomnektarien hatten die Kurven der manipulierten Kannen einen ähnlichen Verlauf wie die der unmanipulierten Kontrollgruppe (siehe Abb. 3.8 a). Ein statistischer Vergleich der mittleren Leitwerte beider Gruppen bestätigt dies (Mann-Whitney-U-Test, $n = 8$, $U = 21,0$, $p = 0,279$). Erst nach einem kräftigen Regenschauer traten deutliche Unterschiede zwischen manipulierten und unmanipulierten Kannen auf (siehe Abb. 3.8 a). Diese äußerten sich in einer permanenten Verringerung der Peristomleitwerte bei den Kannen ohne Nektarien, während der Kurvenverlauf bei der Kontrollgruppe unverändert blieb. Dabei waren die Leitwerte der manipulierten Kannen sowohl während der trockenen Tages- als auch in den feuchten Nachtperioden niedriger. Die statistische Analyse ergab einen hoch signifikanten Unterschied zwischen beiden Gruppen (Mann-Whitney-U-Test, $n = 42$, $U = 377,0$, $p < 0,001$). Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass die Befeuchtung des Peristoms durch das Vorhandensein von konzentriertem Nektar auf der Oberfläche merklich verbessert wurde. Auf der anderen Seite führte Niederschlag zu einem gleichförmigen Anstieg des Leitwertes aller Peristome (siehe Abb. 3.8 b). Folglich führte das Fehlen von Nektar auf dem Peristom zu einer verminderten Kondensation von Wasser aus der Luft, es hatte jedoch keinen Effekt auf die Befeuchtung bei Regen.

Überraschenderweise geben die Daten keinen Hinweis darauf, dass die Peristomoberfläche durch die Sekretion von flüssigem Nektar direkt befeuchtet wird. In beiden Versuchsdurchläufen unterschied sich die relative Halbfeuchtezeit (Zeitpunkt, bei dem die relative Feuchte der Peristome am Nachmittag einen Wert von 50 % erreicht) nicht signifikant zwischen Kannen mit und ohne Peristomnektarien (1. Versuch: Kruskal-Wallis-H-Test, $n = 15$, $H = 0,926$, $p = 0,819$; 2. Versuch: Kruskal-Wallis-H-Test, $n = 9$, $H = 2,369$, $p = 0,499$; Abb. 3.8 c).

Die Ergebnisse lassen den Schluss zu, dass Nektar hauptsächlich indirekt, als Verstärker der Kondensation von Wasser, zur Peristombefeuchtung beiträgt.

3.2.2. Einfluss des diurnalen Peristomfeuchteverlaufs auf den Beutefang

Die vorherigen Versuche haben gezeigt, dass unter natürlichen Bedingungen eine zeitliche Variation der Peristomfeuchte existiert und was die (möglichen) Quellen der Feuchtigkeit sind. Daraus resultiert die Frage, wie sich die natürliche Variation der Peristomfeuchte auf die Rutschigkeit des Peristoms und auf den Fangerfolg der Kannen auswirkt.

3.2.2.1. 24-Stunden-Untersuchungen des natürlichen Beutefangs

Ziel dieser Versuche war es, durch diskontinuierliche Erfassung der Besucher- und Beutezahlen von 31 bzw. 30 *N. rafflesiana* var. *typica*-Kannen bei gleichzeitiger, kontinuierlicher Aufzeichnung des Peristomfeuchteverlaufs an zwei weiteren Kannen, die Auswirkungen des Aquaplaning-Fangmechanismus auf den natürlichen Fangerfolg zu untersuchen. Da die Witterungsbedingungen während der im Januar und im April durchgeführten Versuche sehr unterschiedlich waren, analysierte ich diese getrennt voneinander.

In Abbildung 3.9 sind der mittlere Peristomleitwertverlauf nebst Regenfalldaten und die bei den einzelnen Kontrollen über alle Kannen aufsummierten Besucher- und Beutetierzahlen für den Januar-Versuch dargestellt. Aus der Abbildung geht hervor, dass sowohl die Besucher- als auch die Beutezahlen während der 24 Stunden insgesamt stark schwankten. Trotz der Schwankungen gab es bei beiden Parametern Perioden höherer und Perioden niedrigerer Werte. So waren z. B. tagsüber wesentlich mehr Besucher auf den Kannen unterwegs als nachts (χ^2 -Test, $\chi^2 = 17,1$, $df = 1$, $p < 0,001$). Die höchste Besucherzahl war bei diesem 24-Stunden-Versuch zwischen 16 und 17 Uhr aufgetreten. Ein Vergleich mit der Leitwertkurve zeigt, dass dies der Zeitraum war, in dem die nachmittägliche Wiederbefeuchtung der Peristome begann. Die Ergebnisse des vorangegangenen Versuches und eigene Beobachtungen deuten darauf hin, dass während der nachmittäglichen Befeuchtung der Peristome konzentrierter Nektar wieder verdünnt wird. Eventuell war dies der Grund, dass zwischen 16 und 17 Uhr so viele Besucher auf den Versuchskannen waren.

Ansonsten hatten vor allem Regenschauer einen deutlichen Einfluss auf die Insek-

3. Ergebnisse

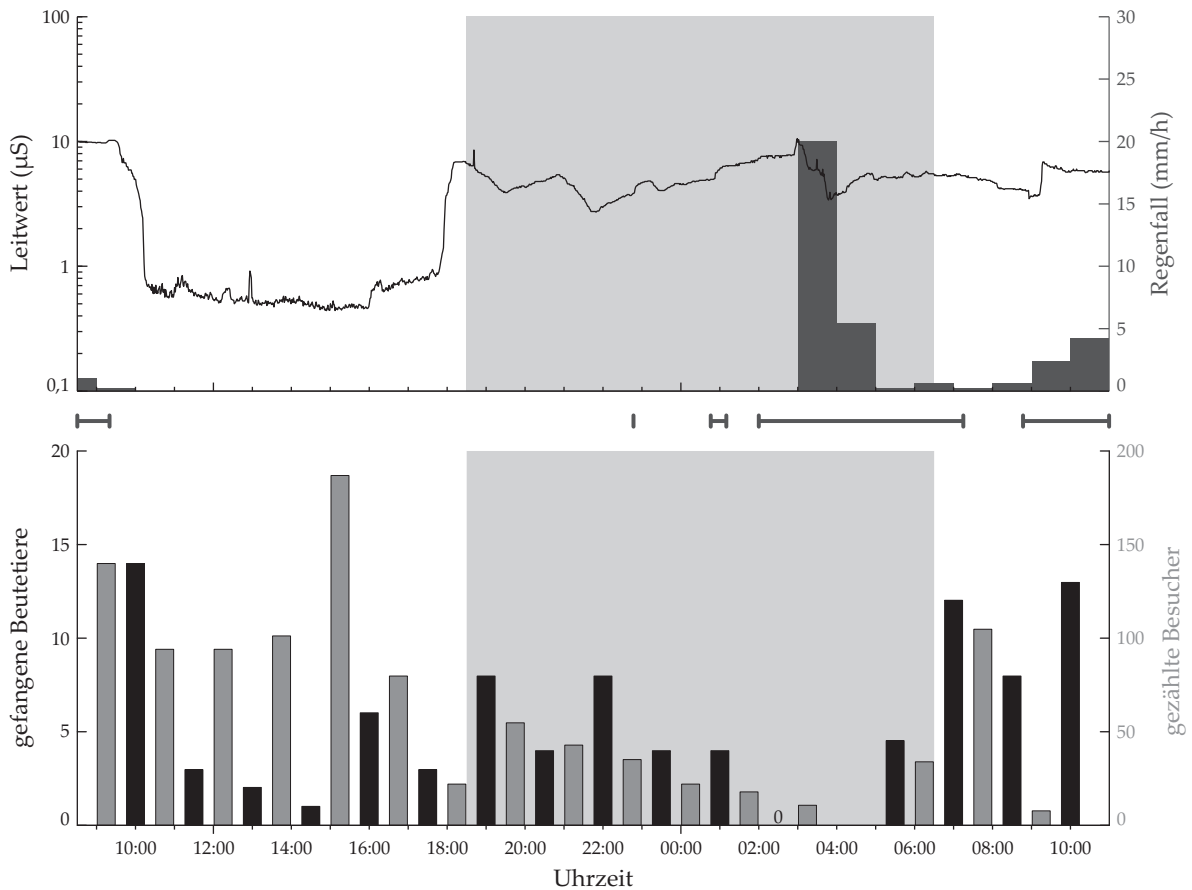


Abbildung 3.9.: Vergleich der zeitlichen Variation der Peristomfeuchte mit Beute- und Besucherzahlen (Januar-Versuch). Der obere Teil des Diagramms zeigt als Bezugsdaten den gemittelten Peristomleitwertverlauf von zwei *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Kannen im Untersuchungsgebiet. Die dunkelgrauen Säulen zeigen den vom Regenmesser erfassten Niederschlag an, während die dunkelgrauen waagerechten Striche zwischen den Grafiken angeben, in welchen Zeiträumen es zusätzlich leicht geregnet hat. Im unteren Teil der Grafik sind die aufsummierten Beute- (schwarze Balken) und Besucherzahlen (graue Balken) von 31 *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Kannen dargestellt (Zählung alle 90 Minuten). Die am Anfang einer Kontrolle gezählten Besucherzahlen wurden als relativer Aktivitätsindex für den Zeitraum seit der vorhergehenden Kontrolle verwendet. Für die Korrelationsanalyse von Besucher- und Beutezahlen wurde dieser Aktivitätsindex mit den in der aktuellen Kontrolle gezählten Beutetieren verglichen. Die Zeiten zwischen Sonnenunter- und Sonnenaufgang sind grau hinterlegt. Man beachte die unterschiedliche Skalierung der y-Achsen. Die Inspektion um 04:00 Uhr konnte wegen starken Regens nicht durchgeführt werden.

3. Ergebnisse

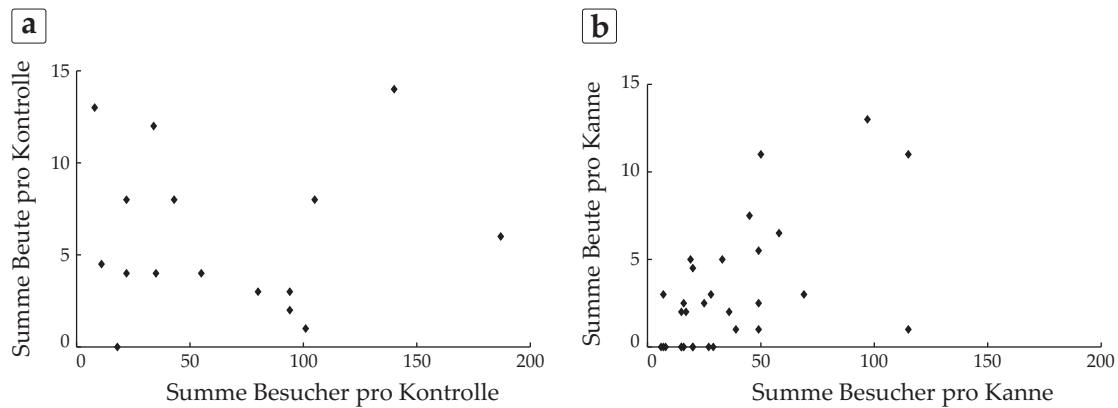


Abbildung 3.10.: Zwei verschiedene Darstellungen der Korrelation zwischen Beute- und Besucherzahlen (Januar-Versuch). In Grafik (a) sind die pro Einzelkontrolle für alle Kannen aufsummierten Beute- und Besucherzahlen einander gegenübergestellt. In Grafik (b) ist die Beziehung zwischen Beute- und Besucherzahl für jede der 31 Kannen dargestellt, wobei die Werte über alle Kontrollen aufsummiert sind.

tenaktivität. Bei regenfreien Kontrollen waren unabhängig von der Tageszeit signifikant mehr Tiere auf den Kannen unterwegs als während Kontrollen mit Niederschlag (Mann-Whitney-U-Test, $U = 1,5$, $p < 0,01$).

Da aufgrund der diskontinuierlichen Erfassung die Besucher- und Beutezahlen nicht direkt miteinander vergleichbar sind, konnte ich die reale Fangeffizienz der Kannen anhand der erhobenen Daten nicht bestimmen. Um dennoch Informationen über die Beziehungen zwischen beiden Parametern zu erhalten, führte ich eine Korrelationsanalyse durch.

Zwischen den pro Kontrolle gezählten Gesamtbesucher- und Gesamtbeutezahlen konnte ich keinen Zusammenhang feststellen (Spearman-Rang-Korrelation, $\rho = -0,0511$, $n = 16$, $p > 0,2$; siehe Abb. 3.10 a). Dagegen korrelierte die Zahl der Besucher und Beutetiere höchst signifikant, wenn ich die Summen der beiden Parameter pro Versuchskanne über alle Kontrollen verglich (Spearman-Rang-Korrelation mit Student's t , $\rho = 0,582$, $t = 3,857$, $df = 29$, $n = 31$, $p < 0,001$; siehe Abb. 3.10 b). Mit anderen Worten, Kannen mit vielen Besuchern fingen tatsächlich mehr Beute, wohingegen zu Zeiten hoher Aktivität potentieller Beutetiere nicht notwendigerweise mehr Tiere gefangen wurden als zu anderen Zeiten.

Im Hinblick auf die Zielsetzung des Versuches untersuchte ich in Ermangelung von Fangeffizienzdaten die Beziehungen zwischen den Beutezahlen und den Leit-

3. Ergebnisse

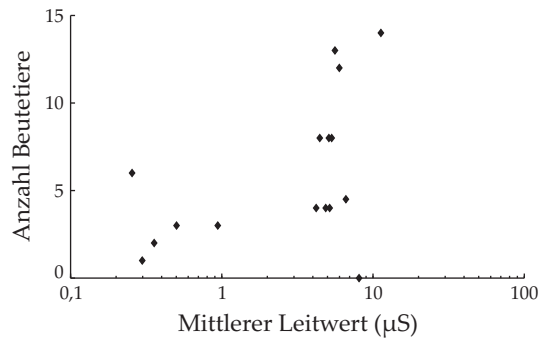


Abbildung 3.11.: Korrelation zwischen den pro Kontrolle gefangenen Beutetieren (aufsummiert über alle 31 Kannen) und dem mittleren Peristomleitwert der Messkannen für den Zeitraum zwischen zwei Kontrollen (Januar-Versuch).

wertdaten und konnte dabei eine signifikante Korrelation der beiden Parameter feststellen (Pearson-Korrelation, $r = 0,535$, $t = 2,368$, $df = 14$, $n = 16$, $p = 0,0328$; siehe Abb. 3.11).

In Abbildung 3.12 sind die charakteristischen Parameter für den zweiten 24-Stunden-Versuch im April dargestellt. Im Gegensatz zum Versuch im Januar, wo es die gesamte zweite Nachthälfte und über weite Teile des nächsten Morgens geregnet hatte, regnete es bei diesem Versuch am Nachmittag und nach einer kurzen Pause praktisch die gesamte erste Nachthälfte. Da es jedoch die meiste Zeit nur leicht regnete (vgl. auch geringe Gesamtniederschlagsmenge), hatte der Regen offensichtlich keinen wesentlichen Einfluss auf die Insektenaktivität. In diesem Fall gab es zwischen den Kontrollen bei Regen und bei Trockenheit, unabhängig von der Tageszeit, keinen signifikanten Unterschied bei den Besucherzahlen (Mann-Whitney-U-Test, $U = 18,0$, $p = 0,102$). Insgesamt waren übereinstimmend mit dem Januar-Versuch tagsüber wieder deutlich mehr Tiere auf den Kannen unterwegs (χ^2 -Test, $\chi^2 = 24,6$, $df = 1$, $p < 0,001$).

Im Gegensatz zum ersten 24-Stunden-Versuch gab es bei diesem Versuch keine signifikante Korrelation zwischen Besucher- und Beutezahlen. Dabei spielte es keine Rolle, ob ich die Summen über die Kontrollen (Spearman-Rang-Korrelation, $\rho = 0,23$, $n = 18$, $p > 0,2$; siehe Abb. 3.13 a) oder über die Kannen (Spearman-Rang-Korrelation mit Student's t , $\rho = 0,21$, $t = 1,139$, $df = 28$, $n = 30$, $p = 0,264$; siehe Abb. 3.13 b) verglich. Auch die Korrelationsanalyse zwischen Beutezahlen und den

3. Ergebnisse

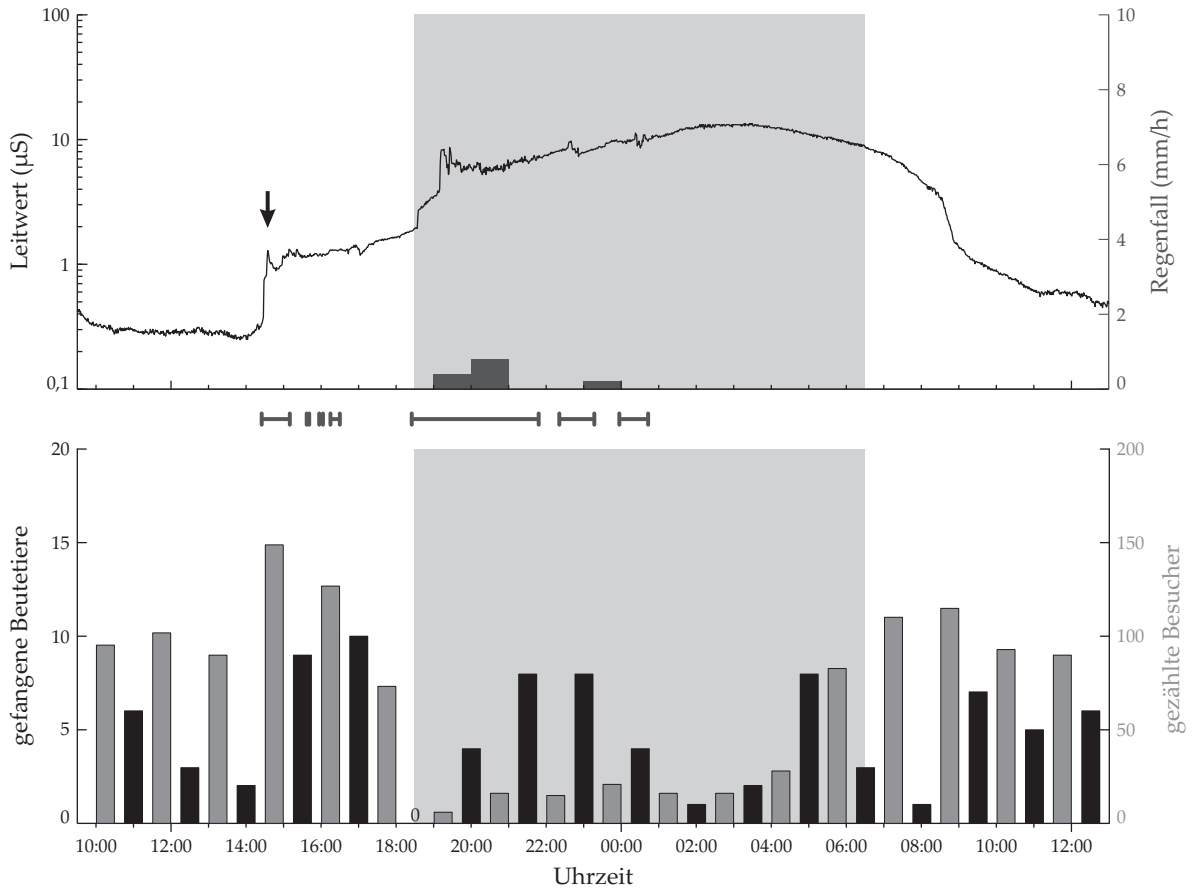


Abbildung 3.12.: Vergleich der zeitlichen Variation der Peristomfeuchte mit Beute- und Besucherzahlen (April-Versuch). Der obere Teil des Diagramms zeigt als Bezugsdaten den gemittelten Peristomleitwertverlauf von zwei *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Kannen im Untersuchungsgebiet. Die dunkelgrauen Säulen zeigen den vom Regenmesser erfassten Niederschlag an, während die dunkelgrauen waagerechten Striche zwischen den Grafiken angeben, in welchen Zeiträumen es zusätzlich leicht geregnet hat. Man beachte, dass leichter Regen, der vom Regenmesser nicht registriert wurde, ausreichte die Peristome zu befeuchten (siehe Pfeil). Im unteren Teil der Grafik sind die aufsummierten Beute- (schwarze Balken) und Besucherzahlen (graue Balken) von 30 *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Kannen dargestellt (Zählung alle 90 Minuten). Die am Anfang einer Kontrolle gezählten Besucherzahlen wurden als relativer Aktivitätsindex für den Zeitraum seit der vorhergehenden Kontrolle verwendet. Für die Korrelationsanalyse von Besucher- und Beutezahlen wurde dieser Aktivitätsindex mit den in der aktuellen Kontrolle gezählten Beutetieren verglichen. Die Zeiten zwischen Sonnenunter- und Sonnenaufgang sind grau hinterlegt. Man beachte die unterschiedliche Skalierung der y-Achsen.

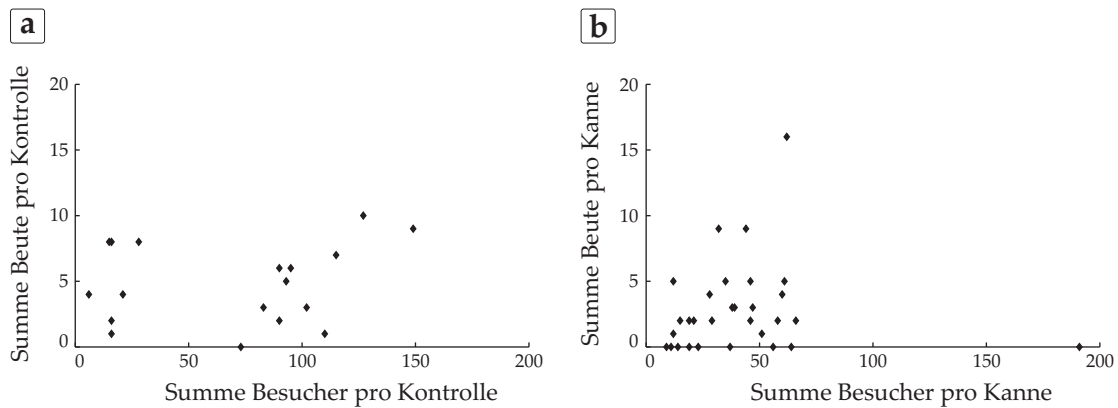


Abbildung 3.13.: Zwei verschiedene Darstellungen der Korrelation zwischen Beute- und Besucherzahlen (April-Versuch). In Grafik (a) sind die pro Einzelkontrolle für alle Kannen aufsummierten Beute- und Besucherzahlen einander gegenübergestellt. In Grafik (b) ist die Beziehung zwischen Beute- und Besucherzahl für jede der 30 Kannen dargestellt, wobei die Werte über alle Kontrollen aufsummiert sind.

mittleren Leitwerten pro Kontrollintervall war nicht signifikant (Spearman-Rang-Korrelation, $\rho = -0,116$, $n = 18$, $p > 0,2$; siehe Abb. 3.14).

3.2.2.2. Diurnale Variation der Fangeffizienz

Die Ergebnisse der 24-Stunden-Versuche zeigen, dass ohne kontinuierliche Erfassung der Fangeffizienz keine eindeutige Aussage zur Relevanz des Aquaplaning-Fangmechanismus unter natürlichen Bedingungen möglich ist. Um dieser Problematik zu begegnen, führte ich an einer lebenden Kanne zu verschiedenen Tages-

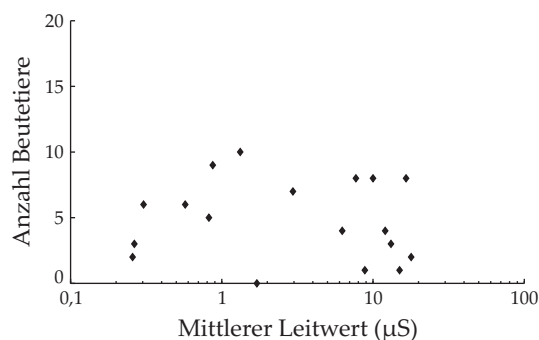


Abbildung 3.14.: Korrelation zwischen den pro Kontrolle gefangenen Beutetieren (aufsummiert über alle 30 Kannen) und dem mittleren Peristomleitwert der Messkannen für den Zeitraum zwischen zwei Kontrollen (April-Versuch).

3. Ergebnisse

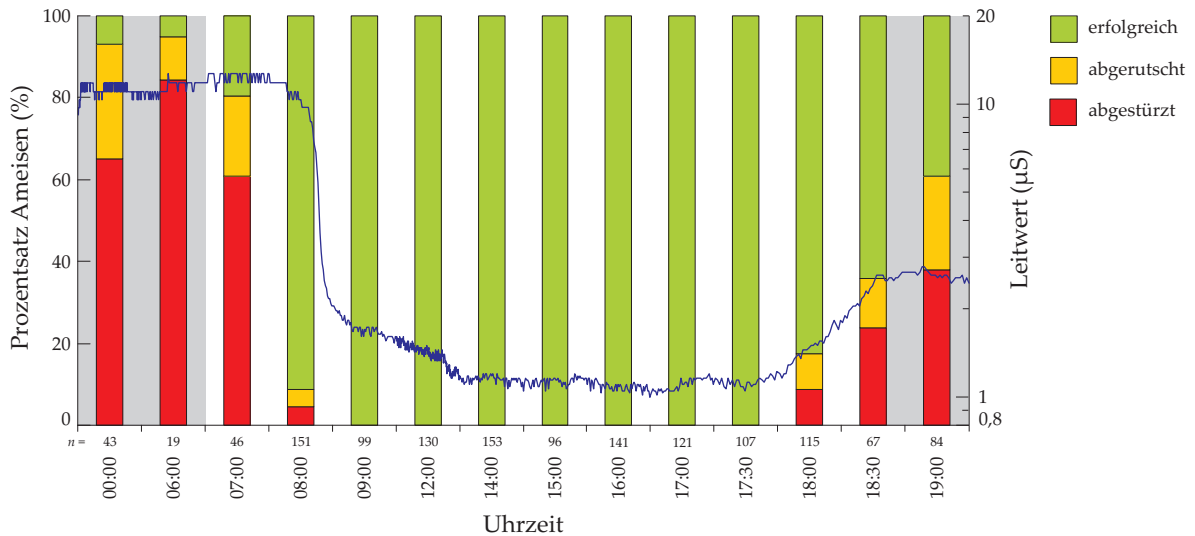


Abbildung 3.15.: Zeitliche Variation des Peristomleitwerts und der Fangrate (Prozentsatz abgestürzter Ameisen), erhalten aus einer Zeitreihe von Laufversuchen mit *Camponotus (Colobopsis) spec.* Ameisen auf einer mit Peristomelektroden versehenen *Nepenthes rafflesiana var. typica*-Kanne. „Erfolgreiche“ Ameisen haben das Peristom betreten und wieder verlassen ohne abzurutschen bzw. abzustürzen. Tiere in der Kategorie „abgerutscht“ waren nach dem Betreten des Peristoms zum inneren Peristomrand abgerutscht und innerhalb des Beobachtungszeitraums weder abgestürzt noch entkommen. Man beachte dass die Zeitachse nicht gleichmäßig unterteilt ist.

zeiten Laufversuche mit Ameisen durch und zeichnete parallel dazu den Peristomfeuchteverlauf dieser Kanne auf. Dabei untersuchte ich insbesondere den Einfluss der morgendlichen Abtrocknung und der nachmittäglichen Wiederbefeuchtung des Peristoms auf die Fangeffizienz.

In Abbildung 3.15 sind der Verlauf der Fangeffizienz und des Peristomleitwerts überlagert dargestellt. Aus der Abbildung geht eindrucksvoll hervor, wie synchron beide Parameter über den Beobachtungszeitraum verliefen. Entsprechend der bereits in den vorherigen Versuchen beobachteten morgendlichen Abtrocknung und nachmittäglichen Wiederbefeuchtung des Peristoms, traten einerseits nach Sonnenauf- und andererseits bei Sonnenuntergang die größten Veränderungen bei der Fangeffizienz auf. Die zusätzlichen Laufversuche um Mitternacht und während des Tages bestätigten die Kontinuität des Fangeffizienzniveaus vor und nach der Abtrocknung bzw. Wiederbefeuchtung. Die statistische Analyse ergab eine hoch signifikante Korrelation zwischen Leitwert und Fangrate¹ (Spearman-Rang-Korrelation, $\rho = 0,871$,

¹Da es unklar ist, ob die zum inneren Peristomrand abgerutschten Tiere (Abrutsche) schlussendlich

3.2.2.3. Einfluss der Nektarproduktion der Peristomnektarien auf die Fangeffizienz

Die Messung der diurnalen Variation des Peristomleitwertes an Kannen mit und ohne Peristomnektarien hat gezeigt, dass Kannen mit intakten Nektarien im Allgemeinen feuchter sind. Mit Hilfe von quasi-simultanen Laufversuchen an drei unterschiedlich präparierten Versuchskannen untersuchte ich den Einfluss des Peristomnektars auf die Zunahme der Fangeffizienz von Kannen während der nachmittäglichen Wiederbefeuchtung. Die in Abbildung 3.17 Ergebnisse zeigen, dass der Verlauf der Fangrate bei der unbehandelten Kontrollkanne und der intakten Kanne, deren Peristom ich drei Tage vorher mit Wasser abgespült hatte, sehr ähnlich war. So nahm ab ca. 17 Uhr zunächst die Rutschigkeit der Peristome bei beiden Kannen zu. Etwas später nahm dann auch die Fangrate zu und erreichte etwa eine Stunde nach Sonnenuntergang einen Wert von ca. 50 %. Dass die Fangeffizienz während des Laufversuches nach Mitternacht trotz einer vergleichbaren Rutschigkeit der Peristome geringer war, lag höchst wahrscheinlich daran, dass die für den Versuch verwendeten *Camponotus (Colobopsis) spec.*-Ameisen zu dieser Zeit eine deutlich verringerte Aktivität² zeigten. Die statistische Analyse der Fangraten der quasi-simultanen Laufversuche ergab zu keiner Zeit signifikante Unterschiede zwischen dem gespülten und dem unbehandelten Peristom (siehe Tabelle 3.5).

Der Verlauf der Fangrate bei der Kanne ohne Nektarien war dagegen ein völlig anderer. Abgesehen von dem mitternächtlichen Laufversuch, bei dem sich ihre Fangeffizienz nicht signifikant von der der anderen beiden Kannen unterschied, war ihr Peristom bei keinem Versuch rutschig. Dementsprechend war ihre Fangrate zwischen 18:25 und 20:00 Uhr signifikant geringer als bei den beiden anderen Kannen (siehe Tabelle 3.5). Das Ergebnis dieses Versuches lässt den Schluss zu, dass Kannen, die weder direkt durch frisch produzierten Nektar, noch durch die hygroskopische Wirkung von Nektarresten auf der Peristomoberfläche befeuchtet werden können, erst viel später rutschig werden.

²Meine bisherigen Beobachtungen deuten darauf hin, dass die kinetische Energie eines über das Peristom laufenden Tieres ein wichtiger Parameter im Hinblick auf die Wahrscheinlichkeit des Rutschens und/oder Abstürzens ist. Dementsprechend laufen trägere Ameisen weniger Gefahr, beim Betreten des Peristoms die Kontrolle zu verlieren.

3. Ergebnisse

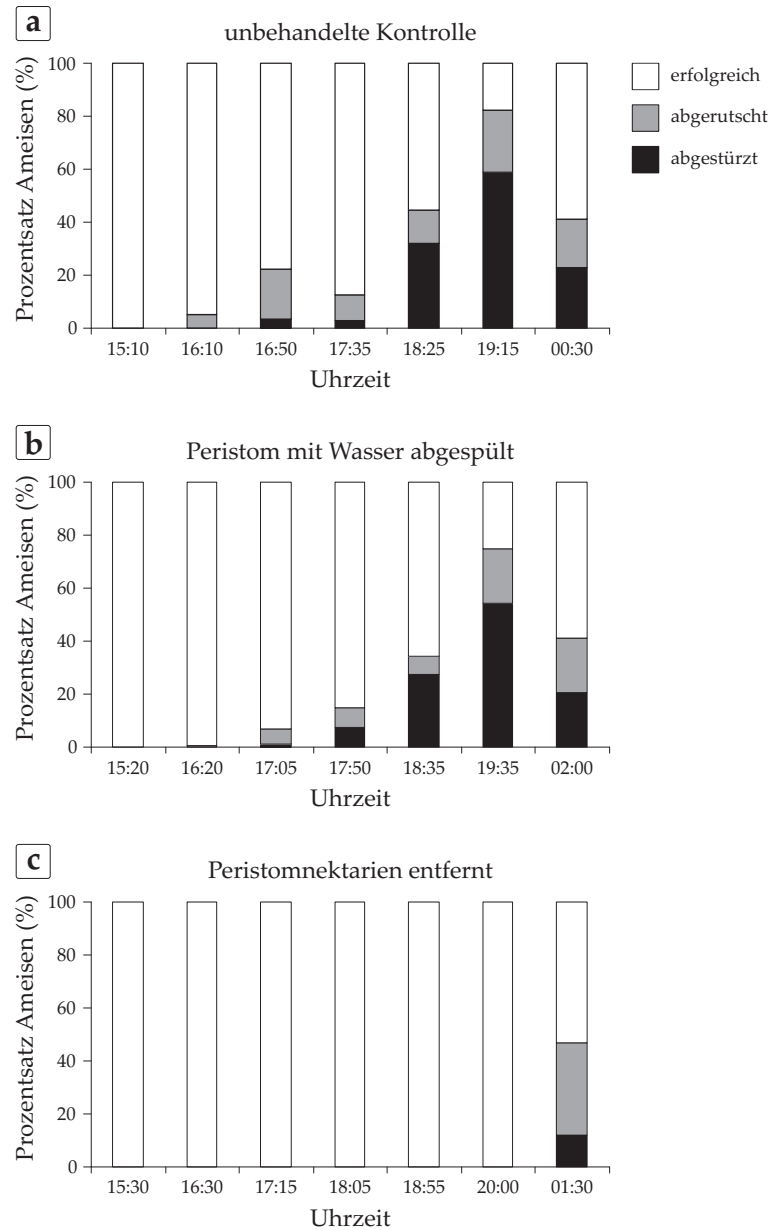


Abbildung 3.17.: Einfluss des von den Peristomnektarien sezernierten Nektars auf die zeitliche Variation der Fangrate. Quasi-simultane Messung der Fangrate anhand von Laufversuchen mit *Camponotus (Colobopsis) spec.*-Ameisen auf drei unterschiedlich behandelten *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Kannen einer Pflanze: (a) unmanipulierte Kontrolle, (b) intakte Nektarien, Peristom mit Wasser abgespült, (c) Nektarien entfernt und Peristom mit Wasser abgespült. Alle Manipulationen wurden drei Tage vor dem Versuch durchgeführt. „Erfolgreiche“ Ameisen haben das Peristom betreten und wieder verlassen ohne abzurutschen bzw. abzustürzen. Tiere in der Kategorie „abgerutscht“ waren nach dem Betreten des Peristoms zum inneren Peristomrand abgerutscht und innerhalb des Beobachtungszeitraums weder abgestürzt noch entkommen.

3. Ergebnisse

Tabelle 3.5.: Statistik des Effektes der Nektarienamputation auf die Fangeffizienz (Fisher-Exakt-Test mit Bonferroni-Korrektur für Mehrfachvergleiche; $p_{\text{koriert}} = 2 \times p$; n. s. = nicht signifikant; Tests in den ersten beiden Zeiträumen entfallen, da keine Tiere abgestürzt sind)

Zeitraum	p_{koriert}		
	abgespült vs. unbehandelt	keine Nektarien vs. unbehandelt	abgespült vs. keine Nektarien
	15:10–15:30	entf.	entf.
16:10–16:30	entf.	entf.	entf.
16:50–17:15	n. s.	n. s.	n. s.
17:35–18:05	n. s.	n. s.	< 0,05
18:25–18:55	n. s.	< 0,001	< 0,001
19:15–20:00	n. s.	< 0,001	< 0,001
00:30–01:30	n. s.	n. s.	n. s.

3.3. Retentionsmechanismen der *Nepenthes*-Kannen

Abgesehen vom initialen Fang ist es für die Kannen essentiell, zu verhindern, dass Beutetiere wieder entkommen können. Die Wachsschicht auf der Kanneninnenwand scheint bei der Retention eine entscheidende Rolle zu spielen (Gaume et al., 2002). Da jedoch auch *Nepenthes*-Arten, deren Kannen keine wachsbereifte Innenwand besitzen, erfolgreich Insekten fangen, war es Ziel dieses Versuches, die bei diesen Arten für die Retention verantwortlichen Kannenstrukturen zu identifizieren. Hierfür ließ ich Ameisen verschiedener Arten in die Kannenflüssigkeit einer *Nepenthes bicalcarata*-Bodenkanne fallen und dokumentierte nach 30 Minuten ihren Aufenthaltsort.

Abbildung 3.18 zeigt, dass sich die getesteten Ameisenarten stark in ihrem Vermögen unterscheiden, aus *N. bicalcarata*-Kannen zu entkommen (entkommen vs. nicht entkommen: χ^2 -Test, $\chi^2 = 89,0$, $df = 4$, $p < 0,001$; ertrunken vs. nicht ertrunken: χ^2 -Test, $\chi^2 = 38,3$, $df = 4$, $p < 0,001$). Die erfolgreiche Retention der Versuchstiere beruhte, abhängig von der Ameisenart, auf verschiedenen Mechanismen. Beim Sturz in die Kannenflüssigkeit blieben die meisten (ca. 80 %) der kleinen *Crematogaster inflata*-Ameisen (und einige der *Camponotus spec.*-Ameisen) am Flüssigkeitsmeniskus „hängen“. Auch wenn die Tiere nach einiger Zeit unkoordinierten Paddelns die Kannenwand erreichten, waren sie aufgrund der Oberflächenspannung meist nicht in der Lage, an der Kanneninnenwand Halt zu finden und sich aus der Flüssigkeit

3. Ergebnisse

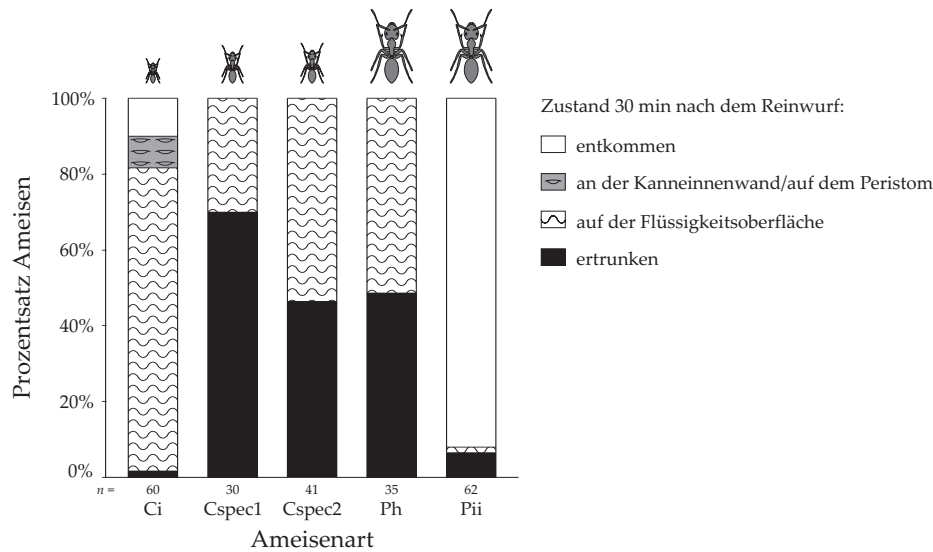


Abbildung 3.18.: Retention von Ameisen bei *Nepenthes bicalcarata*. Die Daten zeigen den Status quo 30 min nachdem die Ameisen in die Kanne fallen gelassen wurden. Die schematisch dargestellten Ameisen oberhalb der Säulen geben einen Eindruck von der relativen Körpergröße der jeweiligen Ameisenart. Ci = *Crematogaster inflata*; Cspec1 = *Camponotus (Colobopsis) spec.*; Cspec2 = *Camponotus spec.*; Ph = *Polyrhachis Hector*; Pii = *Polyrhachis illaudata intermedia*.

zu ziehen. Im Gegensatz dazu hatte der überwiegende Teil der größeren Ameisen den Oberflächenfilm beim Fallen passiert. Einmal in der Kannenflüssigkeit untergetaucht, waren die meisten Ameisen nicht in der Lage, an die Flüssigkeitsoberfläche zurückzukehren und hörten nach ca. einer Minute auf, sich zu bewegen.

Die *Polyrhachis illaudata intermedia*-Ameisen bildeten die einzige auffällige Ausnahme unter den getesteten Arten. Sie vollführten koordiniertes Unterwasserschwimmen und waren fast immer in der Lage, an der Kannenwand Halt zu finden, aus der Kannenflüssigkeit herauszuklettern und dann an der Kanneninnenwand emporzuklettern. Sie hatten jedoch große Schwierigkeiten, die Kanne über das Peristom zu verlassen. 73 % der Ameisen benötigten mehr als einen Anlauf ($\bar{x} = 2,5$ Versuche), um das Peristom zu überwinden. In einem besonders eindrucksvollen Fall stürzte eine *P. illaudata intermedia*-Arbeiterin 48-mal zurück in die Kannenflüssigkeit, bevor sie schließlich aus der Kanne entkam. Das Überqueren des Peristoms wurde offenbar durch die Tatsache erschwert, dass die Ameisen Kannenflüssigkeit an ihrem Körper transportierten, welche das Peristom, wenn sie versuchten dieses zu überqueren, sichtbar benetzte und dadurch rutschiger machte.

3. Ergebnisse

Die Ergebnisse dieses Versuches lassen den Schluss zu, dass die Kannenflüssigkeit bei *N. bicalcarata* und vermutlich auch bei anderen *Nepenthes*-Arten ohne wachsbereifte Kanneninnenwand das entscheidende Element bei der Retention gefangener Tiere ist.

Diskussion

Obwohl sich Forscher bereits seit Jahrzehnten mit der Frage beschäftigen, wie *Nepenthes*-Kannenpflanzen Tiere fangen (z. B. Knoll, 1914; Lloyd, 1942; Juniper und Burras, 1962; Juniper et al., 1989; Gaume et al., 2002; Gorb et al., 2004), konnten die Fangmechanismen bis heute nicht vollständig geklärt werden. Die momentan von der Mehrzahl der Autoren vertretene Hypothese ist, dass die rutschige epikutikuläre Wachskristallschicht auf der Kanneninnenwand die für den Beutefang entscheidende Struktur darstellt.

Dieser Auffassung steht jedoch entgegen, dass die Kannen verschiedener *Nepenthes*-Arten (z. B. *Nepenthes ampullaria*, *Nepenthes rafflesiana* var. *typica* und *Nepenthes bicalcarata*) keine derartige Wachskristallschicht besitzen. Für *N. ampullaria*-Kannen wurde beschrieben, dass sie hauptsächlich Pflanzenmaterial „fangen“ und dementsprechend eher als detritivor bezeichnet werden können (Cresswell, 1998; Moran et al., 2003). Andererseits zeigen Daten zum Beutespektrum und der Fangeffizienz von *N. bicalcarata* und *N. rafflesiana* var. *typica*, dass die Kannen dieser Arten trotz der fehlenden Wachsschicht voll funktionstüchtige Insektenfallen sind (Kato, 1993; Moran, 1996; Clarke, 1998; Merbach et al., 2001). Wie funktioniert dann aber der Fangmechanismus von diesen und anderen *Nepenthes*-Arten, die keine rutschige Wachszone besitzen?

4.1. Mechanismus der feuchtebasierten Rutschigkeit des Peristoms

Im Rahmen dieser Arbeit konnte ich zeigen, dass ein bislang unbekannter Fangmechanismus existiert, welcher auf speziellen Oberflächeneigenschaften des Peristoms und „Insekten-Aquaplaning“ basiert. Ich stellte fest, dass homogene Flüssigkeitsfilme auf der Peristomoberfläche die Ursache für das Abrutschen der Insekten sind. Eine derart vollständige Benetzbarkeit ist untypisch für Blattoberflächen ([Juniper und Jeffree, 1983](#)).

Die als Grenzschicht zwischen den primären oberirdischen Organen einer Pflanze und der Umwelt ausgebildete Kutikula ([Bargel et al., 2003](#)) wird nach außen durch eine dünne Schicht epikutikulärer Lipide (epikutikulärer Wachsfilm) abgeschlossen. Diese haben hydrophobe Eigenschaften, was im Allgemeinen zu Wasserkontaktwinkeln $>90^\circ$ führt ([Müller und Riederer, 2005](#)). In diesem Fall bildet Wasser Tropfen und breitet sich nicht auf der Oberfläche aus. Wenn Hydrophobizität in Kombination mit Oberflächenrauigkeit auftritt (wie es z. B. bei Oberflächen mit epikutikulären Wachskristallschichten der Fall ist), kann dies zu einer Superhydrophobizität mit Kontaktwinkeln bis zu 170° führen ([Barthlott und Neinhuis, 1997](#); [Neinhuis und Barthlott, 1997](#); [Otten und Herminghaus, 2004](#)). Ist ein Material jedoch hydrophil mit Young-Kontaktwinkeln $<90^\circ$, so hat Oberflächenrauigkeit einen entgegengesetzten Effekt und erhöht die Benetzbarkeit ([Bico et al., 2002](#)). Ich gehe daher davon aus, dass die von den Epidermiszellen gebildete Mikrostruktur der Peristomoberfläche für ihre gute Benetzbarkeit verantwortlich ist.

Zusätzlich tritt in den von den Rippen 1. Ordnung gebildeten Kanälen wahrscheinlich Kapillaraszension auf, welche die Benetzung des Peristoms beschleunigt. Eine Kapillaraszension tritt dann auf, wenn die Adhäsion zwischen dem Wasser und der Peristomoberfläche größer ist als die Kohäsion der Wassermoleküle. Das Ausmaß des Kapillareffektes hängt dabei vom Gleichgewicht zwischen den Oberflächenspannungskräften und dem Gewicht der Wassersäule ab ([Nobel, 1983](#)). Für eine Röhre oder einen Kanal gilt (vgl. [Withers, 1993](#)):

$$\underbrace{L \cdot \cos \alpha \cdot \sigma}_{\text{(Oberflächenspannung)}} = \underbrace{A \cdot h \cdot \rho \cdot g}_{\text{(Gravitation)}} \quad (4.1)$$

Die Oberflächenspannungskräfte setzen sich aus der Länge L der Wasser-Festkörper-Grenzfläche, dem Kontaktwinkel α und der Oberflächenspannung der Flüssigkeit σ zusammen. Das Gewicht der Wassersäule ist gegeben durch ihr Volumen $A \cdot h$ (Fläche mal Höhe), die Dichte ρ der Flüssigkeit und die Fallbeschleunigung g . Unter der Annahme, dass die radialen Rillen des Peristoms die Geometrie einer Halbröhre haben, ergibt sich der maximale Durchmesser der Kanäle d_{\max} aus:

$$d_{\max} = \frac{4 \cdot \cos \alpha \cdot \sigma}{h \cdot \rho \cdot g} \quad (4.2)$$

Unter der Annahme, dass eine Steighöhe von ca. 15 mm (Höhe des *N. bicalcarata*-Peristoms) erreicht werden muss und bei Verwendung des von [Gorb und Gorb \(2006\)](#) angegebenen Kontaktwinkels für Wasser auf dem Peristom ($\alpha \approx 35^\circ$) ergibt sich ein d_{\max} von 1,62 mm. Da der tatsächliche Durchmesser der Peristomkanäle bei *N. bicalcarata* mit ca. 0,3 mm (vgl. Abschn. [3.1.3.1](#)) deutlich unter diesem Wert liegt, kann die Ausbreitung von Wasser auf dem Peristom über den Kapillareffekt erklärt werden. Dieser Effekt führt auch dazu, dass Nektar, der an den Peristomnektarien sezerniert wird, in den Rillen in Richtung zum äußeren Peristomrand gesogen wird und sich so über das Peristom ausbreitet. Wie wirken sich Flüssigkeitsfilme auf dem Peristom auf die Anhaftung (Adhäsion und Reibung) von Insekten aus?

Insekten besitzen im Allgemeinen ein oder mehrere Arten von Haftstrukturen, welche ihnen die Fortbewegung auf den unterschiedlichsten Oberflächen ermöglichen. Für die Haftung an rauen Oberflächen verfügen sie generell über ein Paar Krallen am Prätarsus jedes Beines. Die mikroskopischen Hohlräume zwischen den überlappenden Epidermiszellen des Peristoms haben vermutlich die passende Größenordnung, um das Einhaken der Krallen zu ermöglichen ([Dai et al., 2002](#)). Da durch die Art der Überlappung der Epidermiszellen jedoch eine zum Kanneninneren stufenförmig abfallende Oberfläche entsteht, können die Krallen ausschließlich in Richtung zum Kannenäußeren inserieren.

Die Ergebnisse der Reibungskraftmessungen mit *Oecophylla smaragdina*-Ameisen,

bei denen die Versuchstiere ausschließlich Krallen besaßen, bestätigen dies. Dabei haben die Versuche auch gezeigt, dass dieser Effekt unabhängig davon ist, ob das Peristom befeuchtet ist. Daraus lässt sich folgern, dass die Krallen ein Abrutschen von Tieren zum Kanneninneren hin nicht verhindern können. Lediglich das Betreten des Peristoms von der äußeren Kannenwand aus dürfte durch die Krallen erleichtert werden, da die stufige Oberfläche am äußeren Peristomrand nicht abwärts sondern aufwärts gerichtet ist.

Viele Insekten besitzen neben den Krallen Haftlappen, die ihnen die Adhäsion an glatten Oberflächen, an denen die Krallen versagen, ermöglichen. Diese Haftlappen sind entweder weiche, flüssigkeitsgefüllte Haftkissen mit glatter Kutikula, oder unterschiedlich dicht mit flexiblen Setae oder Hafthaaren besetzte Flächen ([Beutel und Gorb, 2001](#)). Ameisen besitzen glatte, unpaarig am letzten Tarsalsegment sitzende Haftlappen, die so genannten Arolien. Der Versuch mit *O. smaragdina* hat gezeigt, dass die Mikrostruktur des Peristoms keinen negativen Einfluss auf die Leistungsfähigkeit der Arolien hat. Erst das Vorhandensein von Flüssigkeitsfilm auf der Oberfläche beeinträchtigte die Anhaftung der Arolien massiv. Ich nehme daher an, dass die Rutschigkeit des nassen Peristoms durch Aquaplaning, also die Gleitwirkung eines Flüssigkeitsfilms zwischen den Haftlappen und der Peristomoberfläche, verursacht wird.

Die Haftlappen der Insekten können auf einem glatten Substrat hohe Reibungskräfte generieren wenn die weiche Kutikula der Haftkissen bzw. die Enden der Hafthaare der Oberfläche entweder sehr nahe kommen, oder sogar direkten Kontakt mit ihr herstellen ([Federle und Endlein, 2004](#)). Wenn das Substrat jedoch von einem Flüssigkeitsfilm überzogen ist, können sich die Haftlappen nur durch Verdrängung der Flüssigkeit der Oberfläche ausreichend annähern. Ob und mit welcher Geschwindigkeit eine solche Verdrängung stattfinden kann, hängt von den folgenden Faktoren ab (siehe auch [Persson, 2007](#)):

- Dicke des Flüssigkeitsfilms
- Viskosität der Flüssigkeit
- Topographie des Haftlappens und der Oberfläche

- Normalkraft des Insektes zum Peristom und Größe der Fläche, die in Kontakt gebracht werden soll
- Verhältnis der Oberflächenenergien zwischen Peristom, Flüssigkeit und Haftorgan (erst im Nahbereich relevant)

Es folgt eine detaillierte Beschreibung der genannten Faktoren und ihrer Auswirkungen.

Einen entscheidenden Einfluss auf die Rutschigkeit des Peristoms hat vermutlich die Dicke des Flüssigkeitsfilms. Diese Annahme wird durch die im Freiland an *N. rafflesiana* var. *typica* durchgeführten Laufversuche gestützt. Mit zunehmender Peristomfeuchte stieg die Absturzrate der Ameisen vom Peristom. Bei starker Befeuchtung sind die durch die Peristomrippen 1. Ordnung gebildeten Kanäle fast vollständig mit Flüssigkeit gefüllt, was einer Filmdicke von mindestens 100 µm entspricht. Die Zeit, die die Haftlappen benötigen würden um die Flüssigkeit zu verdrängen und Kontakt zur Oberfläche herzustellen, ist wahrscheinlich deutlich länger als die Zeitspanne, die bis zum Abrutschen des Insekts vergeht.

Bei der Annäherung eines Tarsus ermöglicht die Rillenstruktur des Peristoms zwar prinzipiell ein leichtes Abfließen der Flüssigkeit, aber die Topographie der Oberfläche kann je nach Größe des Tarsus die Annäherung behindern. Der in Abbildung 4.1 dargestellte Tarsus einer *Oecophylla smaragdina*-Ameise ist beispielsweise so groß, dass die Topographie der Peristomrippen 1. Ordnung einen optimalen (flächigen) Kontakt des Haftlappens mit der Oberfläche erschwert. Selbst wenn die Tarsen eines

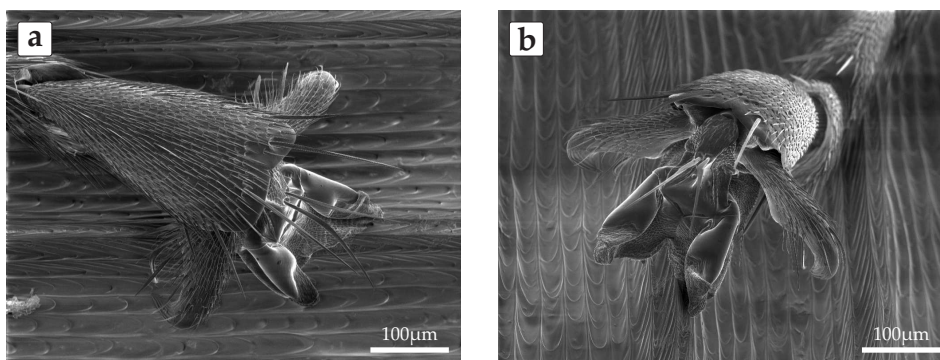


Abbildung 4.1.: (a+b) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen eines Tarsus einer lebenden *Oecophylla smaragdina*-Ameise auf dem Peristom von *Nepenthes bicalcarata*.

Insekten insgesamt kleiner sind und problemlos zwischen die Rippen passen, müssen sich die Haftlappen aufgrund der von den dachziegelartigen Epidermiszellen verursachten Rauigkeit stark verformen um einen optimalen Kontakt zum Peristom herzustellen. Dieser bereits auf dem trockenen Peristom schwierige Prozess wird durch das Vorhandensein eines Flüssigkeitsfilms noch erschwert. Es ist z. B. denkbar, dass beim Aufsetzen des Aroliums aufgrund der durch die Epidermiszellen gebildeten Topographie Flüssigkeit unter dem Haftorgan eingeschlossen wird. Dies hätte zur Folge, dass sich die Kutikula des Aroliums in diesem Bereich nicht weiter an die Oberfläche annähern könnte.

Ergänzend zur Schichtdicke spielt auch die Viskosität der Flüssigkeit eine wichtige Rolle. Eine hohe Viskosität verlängert ebenfalls die Zeit, die zur Verdrängung der Flüssigkeit benötigt wird. Auf der anderen Seite führt die Erhöhung der Viskosität dazu, dass die Reibung (und Adhäsion) der Tarsen durch die Flüssigkeit erhöht wird. Je nachdem welcher Effekt überwiegt, kann Nektar also zu einer Erhöhung oder einer Erniedrigung der Rutschigkeit des nassen Peristoms beitragen.

Die Effekte von Schichtdicke und Viskosität werden durch die Normalkraft, mit der die Haftlappen auf den Flüssigkeitsfilm drücken, und die Fläche der Haftlappen beeinflusst. Je größer die Kraft und je kleiner die Fläche, desto besser gelingt die Verdrängung der Flüssigkeit. In diesem Kontext dürften Insekten mit haarigen Haftlappen im Vorteil sein. Nicht nur, dass sie bei gleichem Umfang eine geringere Haftkontaktfläche besitzen als glatte Haftkissen, sondern es ist auch denkbar, dass die Zwischenräume zwischen den einzelnen Haaren wie Abflusskanäle wirken könnten (vgl. [Federle et al., 2006](#); [Persson, 2007](#)) und so eine Verdrängung der Flüssigkeit erleichtern würden.

Die Oberflächenenergien spielen hauptsächlich dann eine Rolle, wenn die Haftlappen sehr nah an die Peristomoberfläche gelangen. In diesem Fall hängt die Stabilität des dünnen Flüssigkeitsfilms zwischen dem weichen Haftorgan und dem Substrat von der Entnetzungsneigung des Filmes und dem Bestreben der Insekten- und Pflanzenkutikula ab, trockenen Kontakt herzustellen ([Martin et al., 2001](#)). Die Tendenz zur Entnetzung wird durch das Vorzeichen des Ausbreitungskoeffizienten S nach folgender Formel bestimmt:

$$S = \gamma_{SH} - (\gamma_{SF} + \gamma_{FH}) \quad (4.3)$$

Dabei sind γ_{SH} , γ_{SF} und γ_{FH} die Grenzflächenspannungen zwischen Substrat/Haftorgan, Substrat/Flüssigkeit und Flüssigkeit/Haftorgan. Die Gleitwirkung ist erhöht, wenn S positiv (der Flüssigkeitsfilm ist dann stabil) oder negativ und klein ist (langsame Entnetzung; vgl. [Martin und Brochard-Wyart, 1998](#)). Beides wird durch eine gute Benetzbarkeit des Substrates erleichtert (kleines γ_{SF}).

Die Rutschigkeit einer kräftig befeuchteten Peristomoberfläche ließ sich durch leichtes Abschleifen praktisch vollständig aufheben. Die Oberfläche wurde durch die Manipulation fühlbar rauer. Da das Abschleifen lediglich die Grate der Peristomrillen 1. Ordnung beseitigt (vgl. [Abb. 3.5](#)), kommt es zu keiner offensichtlichen Beeinflussung der Benetzungseigenschaften der Peristomoberfläche. Ich kann mir zwei unterschiedliche Mechanismen vorstellen, wie sich die manipulierten Grate auf die Haftung von Insekten auswirken können.

Eine Möglichkeit ist, dass die Tiere nun mit ihren Krallen in die beschädigte, raue Epidermis inserieren können. Dies wird des Weiteren dadurch begünstigt, dass die Grate durch die Manipulation die stufenförmige Struktur zum Kanteninneren hin verlieren und die Krallen in verschiedenen Richtungen Halt finden können.

Der zweite Erklärungsansatz ist, dass die Haftlappen auf den abgeschliffenen Graten ausreichend hohe Reibungskräfte generieren können, um ein Abrutschen der Tiere zu verhindern. Im unmanipulierten Zustand sind die Grate scharfkantig, wodurch die Kontaktfläche zwischen Haftlappen und Substrat relativ gering ist (siehe [Abb. 4.1](#)). Durch das Abschleifen werden die Grate eingeebnet und es entsteht eine größere Kontaktfläche. Außerdem könnte durch die Verletzung der Peristomepidermis die Verdrängung eines zwischen Haftlappen und Substrat befindlichen Flüssigkeitsfilmes erleichtert werden. Dabei würde die durch das Abschleifen verursachte Rauigkeit auch im Mikromaßstab ein Abfließen der Flüssigkeit begünstigen. Welcher Mechanismus tatsächlich zum Tragen kommt, ließe sich über Reibungskraftversuche mit manipulierten Tarsen auf abgeschliffenen Peristomen herausfinden.

4.2. Ökologische Relevanz des Aquaplaning-Fangmechanismus

Meine Versuche haben gezeigt, dass die auf Flüssigkeitsfilmen basierende Rutschigkeit des Peristoms ein sehr wirksamer Mechanismus für den initialen Fang von Beute sein kann. Wie relevant ist der Aquaplaning-Fangmechanismus für den Beutefang der *Nepenthes*-Kannen tatsächlich?

Zur Beantwortung dieser Frage ist es zunächst einmal interessant zu untersuchen, welche Rolle das Peristom bei *Nepenthes*-Arten mit wachsbereiften Kanneninnenwänden spielt. Die von mir an *Nepenthes alata* durchgeführten Laufversuche haben gezeigt, dass die Wachsschicht nur bei einem trockenen Peristom die für den Fang von Insekten wichtigste Kannenstruktur darstellt. Sobald das Peristom nass war, sind die meisten Ameisen auch bei *N. alata* direkt von diesem in die Kanne gestürzt, häufig ohne die Wachsschicht überhaupt zu berühren. Insbesondere führte das Befeuchten des Peristoms zu einer mehr als dreifachen Zunahme der Fangrate. Dementsprechend könnte der Aquaplaning-Fangmechanismus, auch wenn er im Vergleich zur Wachskristallschicht nur zeitweise aktiv ist, einen wichtigen Beitrag zum Beutefang von *Nepenthes*-Arten mit wachsbereiften Kanneninnenwänden leisten.

Grundsätzlich hängt die ökologische Relevanz des Aquaplaning-Fangmechanismus maßgeblich von der Frequenz und Dauer ab, mit der die Peristome befeuchtet werden. Mit Hilfe von kontinuierlichen Leitwertmessungen an *N. rafflesiana* var. *typica*-Peristomen konnte ich zeigen, wie häufig und wodurch diese befeuchtet werden. Die drei natürlichen Quellen für Feuchtigkeit auf dem Peristom sind demnach Regen, Tau (Kondensation von Wasser aus der Luft) und Nektarsekretion.

Die Auswirkungen von Regen waren besonders bei Regenfällen am Tag sehr deutlich. Obwohl der Kannendeckel die Kanne ausreichend vor Überflutung schützt, verhindert er nicht, dass das Peristom durch Regen befeuchtet wird. Dementsprechend sind die Peristome nach einem Regenschauer, abhängig von der Luftfeuchte und der Sonneneinstrahlung, für teilweise mehr als eine Stunde nass. Eine mögliche Konsequenz der Aktivierung des Fangmechanismus durch Regen ist, dass die Kannen in

regenreichen Perioden, in denen infolge schnelleren Pflanzenwachstums erhöhter Nährstoffbedarf besteht, mehr Beute fangen.

In Zeiten ohne Niederschlag folgten die Peristomleitwerte dagegen weitestgehend der tageszeitlichen Variation der Luftfeuchte. Die offene Vegetation des Untersuchungsgeländes von *Nepenthes rafflesiana* var. *typica* sorgte für eine große Variation der Lufttemperaturen, was wiederum zu ausgeprägten diurnalen Schwankungen der Luftfeuchte und damit auch der Peristomfeuchte und der Fangeffizienz der Kannen führte. Meine Messungen und Beobachtungen an Kannen ohne Nektarien haben gezeigt, dass die durch Temperaturabfall und Luftfeuchten nahe 100 % verursachte nächtliche Taubildung ausreicht, um die Peristome vollständig zu befeuchten.

Zahlreiche *Nepenthes*-Arten, wie z. B. *N. bicalcarata*, wachsen im geschlossenen Wald, wo die Luftfeuchte generell hoch ist und weniger stark schwankt. Dies führt wahrscheinlich dazu, dass der Peristomfeuchteverlauf an solchen Standorten keinem speziellen oder einem weniger regelmäßigen Muster folgt. Ereignisse wie Sonnenstrahlen, die kurzzeitig auf das Peristom fallen, oder Wasser, das von über der Kanne befindlicher Vegetation tropft, haben vermutlich einen entscheidenden Einfluss auf die Peristombefeuchtung und machen die Aktivierung der Kannenfallen an Waldstandorten noch unberechenbarer.

Der Vergleich des Peristomleitwertverlaufes an *N. rafflesiana* var. *typica*-Kannen mit und ohne Peristomnektarien hat gezeigt, dass neben den natürlichen Umweltfaktoren auch der von den Peristomnektarien sezernierte Nektar einen wichtigen Beitrag zur Befeuchtung der Oberfläche leistet. Dabei handelt es sich nicht um eine direkte Befeuchtung, sondern eine durch die hygroskopische Wirkung des im Nektar enthaltenen Zuckers geförderte Wasserkondensation auf dem Peristom (Browne, 1922; Butler, 1945; Bentley, 1977). Durch die gute Benetzbarkeit der Peristomoberfläche breitet sich der sezernierte Nektar über das Peristom aus und wird damit der Evaporation durch Wind und Sonneneinstrahlung ausgesetzt. Dies kann dazu führen, dass der Nektar tagsüber auf der Peristomoberfläche auskristallisiert und bei steigender Luftfeuchte, also besonders abends und nachts, durch Absorption von Wasser wieder flüssig wird (vgl. Deppe et al., 2000). An heißen Tagen fand ich regelmäßig getrockneten Nektar auf den Peristomoberflächen. Abgesehen von dem indirekten Befeuchtungseffekt ist es jedoch auch denkbar, dass der Nektar bei Kannenpflanzen, die an weniger extremen Standorten wachsen, das Peristom direkt befeuchten kann.

In diesem Fall könnten die Pflanzen durch Variation der sezernierten Nektarmenge aktiv den Grad der Peristomfeuchte regulieren.

Die hier aufgezeigte Rolle des Nektars für den Beutefang von *Nepenthes* ist ungewöhnlich, denn es handelt sich dabei um eine rein mechanische Funktion. Normalerweise wird Nektar von Pflanzen dazu benutzt, Tiere im Zusammenhang mit der Bestäubung oder der biotischen Verteidigung anzulocken bzw. zu belohnen (Herrera und Pellmyr, 2002; Wäckers et al., 2005). Ich beobachtete bei *N. rafflesiana* var. *typica* häufig, dass Insekten Nektar direkt an den Nektarien oder von der Peristomoberfläche ernteten. Es ist deshalb anzunehmen, dass der bei *Nepenthes* von den Peristomnektarien sezernierte Nektar sowohl der Anlockung als auch dem Fang von Insekten dient. Vor diesem Hintergrund wäre es interessant, zu untersuchen, ob sich die chemische Zusammensetzung des Peristom-Nektars aufgrund seiner außergewöhnlichen Funktion von reinem „Attraktions“-Nektar unterscheidet. Wenn der Peristomnektar hauptsächlich auf Förderung der Wasserkondensation optimiert wäre, würde man eine niedrigere Konzentration von „teuren“ Aminosäuren und eine höhere Konzentration „billiger“ Zucker erwarten.

Meine Untersuchungen haben gezeigt, dass die Fangeffizienz der *N. rafflesiana* var. *typica*-Kannen über die Zeit stark schwankt. Die starke Korrelation zwischen Fangeffizienz und Peristomfeuchte lässt den Schluss zu, dass diese zeitlichen Variationen vollständig auf Veränderungen des Befeuchtungsgrades der Peristome zurückzuführen ist. Aber warum sollten die Kannenpflanzen einen Fangmechanismus entwickelt haben, der häufig inaktiv und demnach scheinbar schlecht designt ist?

Clarke und Kitching (1995) postulierten in diesem Zusammenhang, dass die Anhäufung von großen Beutemengen in der Kannenflüssigkeit zu Fäulnisprozessen und damit zu einem früheren Absterben der Kannen führen könnte. Gegen diese Annahme spricht, dass die Verdauung der Beute zu einem großen Teil von der Kannen-Infafauna übernommen wird (Bradshaw und Creelman, 1984) und Kannen mit großen Beutemengen zurechtkommen können, ohne Schaden daran zu nehmen (M. Merbach, pers. Kommunikation und eigene Beobachtungen). Stattdessen vertrete ich die Ansicht, dass die temporäre Inaktivität der Fallen sogar eine Strategie zur Beutemaximierung ist.

Überraschung und Unvorhersagbarkeit sind wesentliche Elemente von tierischem

Jagdverhalten (z. B. [Driver und Humphries, 1988](#)). Tierische Prädatoren zeigen Verhaltensweisen wie unregelmäßige Jagd, aggressive Mimikry (z. B. [Stowe et al., 1987](#)), Anschleichen und Angriffe aus dem Hinterhalt, die dafür sorgen, dass sie schwer zu entdecken sind und ihre Absichten verborgen bleiben. Abgesehen vom direkten Vorteil eines Überraschungsangriffs, macht die Unvorhersehbarkeit des Prädatorenverhaltens die Evolution von spezifischen Vermeidungsstrategien schwieriger, und gewährleistet damit anhaltenden Beutefangerfolg auf lange Sicht. Der Beutefang der *N. rafflesiana* var. *typica*-Kannen offenbart interessante Parallelen zu den Strategien der tierischen Prädatoren.

Trotz des generellen Musters des Peristomfeuchteverlaufes ist der zeitlich exakte Befeuchtungszustand der Peristome aufgrund wechselnder Wetterbedingungen (Regen, Bewölkung) und räumlicher Variationen des Mikroklimas für die einzelnen Kannen nicht vorhersagbar. Wie bereits beschrieben ist davon auszugehen, dass bei *Nepenthes*-Arten die an weniger offenen und damit deutlich feuchteren Standorten (z. B. Sumpfwald) wachsen, die Variation der Peristomfeuchte noch unregelmäßiger und weniger vorhersagbar ist. Daraus folgt, dass Insektenarten, die regelmäßig Kannen besuchen, wahrscheinlich keine Adaptationen gegen das Gefangenwerden ausbilden können, indem sie ihre Nahrungsaufnahme auf eine bestimmte Tageszeit beschränken. Ebenso können Insekten auf Individuenebene schwerlich lernen, die Kannenpflanzen zu meiden, da die erste negative Erfahrung in der Regel tödlich endet.

Weiterhin ist denkbar, dass die *Nepenthes*-Kannenpflanzen auch direkt von der temporären Inaktivität ihrer Fallen profitieren. Bei den meisten *Nepenthes*-Arten besteht nämlich ein Großteil der Beute aus Ameisen ([Jebb, 1991](#); [Moran, 1996](#)), welche verstreute und/oder zeitlich begrenzte Nahrungsressourcen effizient nutzen können, indem sie Nestgenossinnen rekrutieren ([Hölldobler und Wilson, 1990](#)). [Tan \(1997\)](#) hat postuliert, dass niedrige Fangraten generell zu einer erhöhten Zahl überlebender Scout-Ameisen führen müssten, welche daraufhin mehr Nestgenossinnen zu den Kannen rekrutieren könnten. In einem solchen Fall dürfte eine kontinuierlich niedrigere Fangeffizienz letztendlich in einer größeren Zahl gefangener Tiere resultieren.

Meine Befunde weisen darauf hin, dass es sogar so sein könnte, dass z. B. während der nachmittäglichen Wiederbefeuchtung der Peristome, zunächst Ameisen durch

den flüssigen Nektar auf dem Peristom angelockt, aber nicht gefangen werden. Diese Scouts rekrutieren dann weitere Nestgenossinnen zur entdeckten Nahrungsquelle. Da die Fangeffizienz der Kannen mit der Zeit zunimmt, wird ein höherer Prozentsatz der rekrutierten Ameisen gefangen. Eine solche Strategie könnte zu größeren Beutemengen führen als eine kontinuierlich niedrige Fangrate.

Welche ökologische Relevanz der Aquaplaning-Fangmechanismus für den Beutefang der *Nepenthes*-Kannenpflanzen letztendlich hat, konnte ich bisher nur teilweise beantworten. So belegen die von mir durchgeführten Versuche zwar, dass der Mechanismus unter natürlichen Bedingungen funktioniert, ich weiß jedoch nicht, in welchem Maße er einen Einfluss auf die tatsächliche Fangrate der Kannen hat. Die signifikante Korrelation des Peristomleitwertes mit den Beutezahlen während der 24-Stunden-Kontrolle deutet jedoch darauf hin, dass der Aquaplaning-Fangmechanismus eine wichtige Rolle spielt. Um die ökologische Relevanz des Aquaplaning-Fangmechanismus besser quantifizieren zu können, wäre es notwendig, parallel zum Peristomfeuchteverlauf die Fangeffizienz der Kannen kontinuierlich zu erfassen. Dafür müsste man ständig die Anzahl der das Peristom besuchenden und der vom Peristom abgestürzten Insekten ermitteln. Es wäre denkbar, dies entweder mit Hilfe von Videoüberwachung der Peristome, oder durch automatisierte Zählung der Besucher über eine die Kanne umspannende, richtungssensitive Rahmenlichtschranke zu realisieren.

Abgesehen von den Nepenthaceae existieren auch bei anderen, nicht verwandten Kannenpflanzenfamilien, den Cephalotaceae und Sarraceniaceae, spezialisierte Peristome mit auffallend ähnlichen Oberflächenstrukturen (Adams und Smith, 1977). Darüber hinaus besitzen all diese Pflanzen ebenfalls Nektarien auf dem Peristom (Juniper et al., 1989). Könnte sich folglich nicht auch bei anderen karnivoren Pflanzenfamilien ein auf „Aquaplaning“ basierender Fangmechanismus entwickelt haben?

4.3. Retention gefangener Insekten

Neben der Anlockung und dem initialen Fang spielt vor allem die Retention der gefangenen Insekten für den Fangerfolg einer Kanne eine entscheidende Rolle. Im

Regelfall stürzen die Tiere während des initialen Fangprozesses in die Kannenflüssigkeit. Damit ist diese die erste Barriere, welche die Insekten überwinden müssen, um wieder entkommen zu können. Die Retentionsversuche haben gezeigt, dass die Chancen, aus der Kannenflüssigkeit zu entkommen, maßgeblich davon abhängen, ob die Tiere nach dem Absturz auf dem Oberflächenfilm verbleiben oder auf den Grund der Kanne absinken. Im ersteren Fall versuchen die Tiere teilweise über einen Zeitraum von Stunden, die Flüssigkeit zu verlassen, während sie im letzteren Fall in der Regel innerhalb von einer Minute ertrinken.

Ob ein Tier beim Sturz in die Kannenflüssigkeit den Oberflächenfilm passiert oder daran „hängen bleibt“, wird abgesehen von seiner Größe und der kinetischen Energie, mit der es auftrifft, auch noch durch andere Faktoren beeinflusst. Auf Seiten der Kannenflüssigkeit sind dies vor allem die Oberflächenspannung, die Viskosität und die Dichte. Auf Seiten eines Insekts spielen seine Dichte sowie die Oberflächenchemie und -struktur des Insektenkörpers eine wichtige Rolle. Die Oberflächenchemie ist dabei entscheidend für die Benetzbarkeit des Tieres, während die Oberflächenstruktur z. B. durch Begünstigung der Anhaftung von Luftblasen einen Einfluss auf die relative Dichte haben kann.

Wie wichtig eine wirksame Retention gefangener Insekten durch die Kannenflüssigkeit ist, hängt maßgeblich davon ab, wie effizient andere Kannenstrukturen ein Entkommen der Insekten verhindern können. Insbesondere bei *Nepenthes*-Arten mit einer epikutikulären Wachskristallschicht auf der Kanneninnenwand ist es nicht weiter kritisch, wenn einem Beutetier die Flucht aus der Kannenflüssigkeit gelingt. Die Wachsschicht ist so rutschig (Hooker, 1874; Knoll, 1914), dass zumindest flugunfähige Insekten beim Versuch, an ihr empor zu klettern, früher oder später zurück in die Kannenflüssigkeit stürzen. Abgesehen von der Wachsschicht scheint auch die darunter liegende Drüsenzzone einen wichtigen Beitrag zur Retention zu leisten (Gorb et al., 2004). Sie besitzt vergleichbar gute Benetzungseigenschaften wie das Peristom (Gorb et al., 2004; Gorb und Gorb, 2006), und ich hatte im Freiland mehrmals beobachtet, dass die Oberfläche der Drüsenzzone mit einem Flüssigkeitsfilm überzogen war. Ein solcher Flüssigkeitsfilm beeinflusst die Anhaftung von Insektentarsen vermutlich in ähnlicher Weise wie Nässe auf dem Peristom.

Schlussendlich leistet auch das Peristom durch seine Form, Struktur und physikalischen Eigenschaften einen Beitrag zur Retention. Diesbezüglich konnte ich

beobachten, wie *Polyrhachis illaudata intermedia*-Ameisen, nachdem sie kurz vorher aus der Kannenflüssigkeit entkommen waren, beim Versuch, auf das Peristom zu klettern, dieses mit ihren nassen Körpern befeuchteten, dadurch den Aquaplaning-Fangmechanismus aktivierten und daraufhin zurück in die Kannenflüssigkeit fielen.

Insgesamt können also bis zu vier Kannenstrukturen an der Retention von gefangenen Insekten beteiligt sein. In Anbetracht der hohen morphologischen Variabilität innerhalb der *Nepenthes*-Arten ist davon auszugehen, dass die einzelnen Strukturen je nach Art unterschiedliche Beiträge zur Retention leisten. Im Fall von *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*, die keine wachsbereifte Kanneninnenwand besitzt, scheint besonders die Kannenflüssigkeit eine entscheidende Rolle bei der Retention zu spielen. Ihre hohe Viskosität und die scherverdünnenden Eigenschaften (W. Federle, unpublizierte Ergebnisse) dürften die Chancen auf ein erfolgreiches Entkommen von gefangenen Tieren im Vergleich zu einer „normalen“ Kannenflüssigkeit entscheidend verringern.

4.3.1. Sonderstellung von *Polyrhachis illaudata intermedia*

Bei fast allen Versuchen, in denen ich einen Vergleich von verschiedenen Ameisenarten durchführte, nahmen neben *Camponotus schmitzi* auch die *Polyrhachis illaudata intermedia*-Ameisen eine Sonderstellung ein. Zwar wirkte der Aquaplaning-Fangmechanismus bei ihnen ebenso effizient wie bei anderen generalistischen Ameisen (vgl. Abschn. 3.1.2), dafür waren die *P. illaudata intermedia*-Ameisen jedoch ausgesprochen erfolgreich darin, aus den Kannen, insbesondere der Kannenflüssigkeit, zu entkommen (vgl. Abschn. 3.3).

Die entscheidenden Faktoren dafür sind vermutlich ihre außergewöhnlich niedrige mittlere Dichte (vgl. Abschn. 6.2.2.1) und ihre Fähigkeit, koordinierte Schwimmbewegungen auszuführen (eigene Beobachtungen). Dadurch waren die Ameisen in der Lage, auch bei mehrmaligem Absturz, z. B. beim Versuch das Peristom zu überwinden, immer wieder aus der Kannenflüssigkeit zu entkommen und früher oder später auch den Kannen zu entkommen. Sie unterschieden sich damit deutlich von den derselben Gattung angehörenden *Polyrhachis hector*-Ameisen, welche praktisch nicht in der Lage waren, aus den Kannen zu entkommen. Dementsprechend waren *P. hector*-Ameisen auch öfters als Beute der *Nepenthes bicalcarata*-Kannen zu finden,

während *P. illaudata intermedia* nicht zum Beutespektrum der Kannen zu gehören scheint (eigene Beobachtungen). Dies ist im Anbetracht der Tatsache, dass *P. illaudata intermedia*-Ameisen praktisch immer und in großer Zahl auf *Nepenthes*-Kannenpflanzen anzutreffen sind, recht überraschend.

Ob diese Ameisen speziell an ein Leben im Umfeld von Kannenpflanzen angepasst sind, oder ob sie lediglich bessere Schwimmfähigkeiten als andere generalistische Ameisen besitzen, ist nicht bekannt. Es gibt allerdings Hinweise, dass Schwimmen, als Mittel zum Überqueren von Wasserflächen, in der Gattung *Polyrhachis* häufiger auftritt. U. Bauer hat beobachtet, dass *P. illaudata intermedia*-Ameisen mit Hilfe von koordinierten Schwimmbewegungen stehende Wasserflächen, z. B. Pfützen, überqueren können. Darüber hinaus gibt es die im Boden von Mangrovebeständen nistenden *Polyrhachis sokolova*-Ameisen, welche aufgrund der regelmäßigen Überflutung ihres Lebensraumes häufig Wasserflächen überqueren müssen, um zu ihren Nesteingängen zu gelangen (Nielsen, 1997).

Teil II.

Anpassungen der *Camponotus schmitzi*-Ameisen an das Leben auf
Nepenthes bicalcarata

Material und Methoden

Im zweiten Teil meiner Arbeit habe ich untersucht, welche speziellen Anpassungen die *Camponotus schmitzi*-Ameisen für das Leben auf einer karnivoren Pflanze besitzen. Dabei beschäftigte ich mich zunächst mit der Frage, wie die Ameisen den Fangmechanismus ihrer Wirtspflanze umgehen können. Ein zweiter Fokus lag auf der Frage, welche biomechanischen Anpassungen die *C. schmitzi*-Ameisen besitzen um in der Kannenflüssigkeit tauchend und schwimmend nach Nahrung zu suchen.

5.1. Analyse der Peristomlauffähigkeit

Die Ergebnisse der Laufversuche (vgl. Abschn. 2.1.2) und all meine bisherigen Freilandbeobachtungen haben gezeigt, dass die *C. schmitzi*-Ameisen im Gegensatz zu allen übrigen getesteten Arten vom rutschigen Peristom nicht abstürzen. Um zu untersuchen, wie ihnen dies gelingt, führte ich eine Reihe von Versuchen durch. Zunächst analysierte ich mit Hilfe von Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen die Charakteristik ihres Laufverhaltens auf dem feuchten Peristom qualitativ. Ferner untersuchte ich, welche Rolle die Haftstrukturen der *C. schmitzi*-Ameisen für die gute Peristomlauffähigkeit spielen.

5.1.1. Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen des Peristomlaufens

In diesem rein qualitativen Versuch ging es mir darum, mit einer hohen zeitlichen Auflösung zu beobachten, was während des Peristomlaufens von *C. schmitzi*-Amei-

sen passiert. Um dies zu untersuchen stellte ich eine von *C. schmitzi*-Ameisen besiedelte *N. bicalcarata*-Bodenkanne aufrecht hin und richtete den Bildausschnitt einer Hochgeschwindigkeits-Kamera auf einen Abschnitt des Peristoms aus. Zuvor hatte ich die unter dem Peristom sitzenden Ameisen entsprechend der in Abschnitt 2.1.2 beschriebenen Methode aus der Kanne geholt. Der Vorteil eine besiedelte Kanne zu verwenden ist, dass die Ameisen, sobald man sie auf die Kanne aufsetzt, auf direktem Wege wieder unter das Peristom laufen.

Nach dem Aufstellen der Kanne besprühte ich das Peristom mit destilliertem Wasser und platzierte dann das eine Ende eines schmalen, einige Zentimeter langen Laufstegs etwa in der Mitte des Bildausschnitts an den äußeren Rand des Peristoms. Am anderen Ende des Stegs befand sich ein zylinderförmiges Kunststoffgefäß, dessen Innenwände ich mit Fluon[®] eingestrichen hatte und welches über ein Loch in der Seitenwand mit dem Laufsteg verbunden war. Die Idee bei diesem Versuchsaufbau war, dass in das Gefäß gesetzte Versuchstiere, da es keinen anderen Ausweg gab, über den Laufsteg auf den Peristomabschnitt, der im „Blickfeld“ der Kamera lag, laufen würden. Prinzipiell funktionierte dies auch, es kam jedoch häufig vor, dass die Ameisen vom Laufsteg statt über das Peristom auf die Außenwand der Kanne liefen. Ein weiterer Nachteil des Aufbaus war, dass es aufgrund der Peristomform nicht möglich war, seitliche Aufnahmen des Peristomlaufens zu bekommen.

Die Aufnahmezeit für die Laufsequenzen betrug 100 Bildern pro Sekunde. Die Videoaufnahmen der über das Peristom laufenden *C. schmitzi*-Ameisen untersuchte ich vor allem im Hinblick auf Unterschiede zum normalen Laufen.

5.1.2. Einfluss der Haftstrukturen der *Camponotus schmitzi*-Ameisen auf die Peristomlauffähigkeit

Ziel der im Folgenden beschriebenen Versuche war es, zu untersuchen, wie wichtig die Haftstrukturen der *C. schmitzi*-Ameisen für die Peristomlauffähigkeit sind und ob diese speziell für die Fortbewegung auf benetzten Oberflächen angepasst sind.

5.1.2.1. Vergleich der Reibungskräfte von *Camponotus schmitzi*- und *Oecophylla smaragdina*-Ameisen auf dem Peristom

In diesem Experiment untersuchte ich, ob die im Vergleich zu *O. smaragdina* wesentlich bessere Lauffähigkeit der *C. schmitzi*-Ameisen auf dem feuchten Peristom darin begründet ist, dass sie höhere Reibungskräfte generieren können.

Insgesamt war die Methodik und der Aufbau dieses Versuches analog zur in Abschnitt 2.1.3.4 beschriebenen Reibungskraftmessung. Da die Beweglichkeit der zierlicheren *C. schmitzi*-Ameisen, bei Verwendung der im ersten Versuch beschriebenen Methode zur Verbindung von Versuchstier und Kraftmesser, zu sehr eingeschränkt worden wäre, musste ich hier eine alternative Lösung finden. Erfolgreich war der Ansatz, den betäubten¹ Versuchstieren ein ca. 15 cm langes, dünnes (\varnothing ca. 0,05 mm) Haar auf den Thorax zu wachsen, welches ich am freien Ende mit einer kleinen Schlaufe an den Kraftsensor hängen konnte. Zuvor hatte ich noch das Körpergewicht der Versuchstiere bestimmt. Um für gut kontrollierbare Versuchsbedingungen zu sorgen trennte ich bei den betäubten Tieren das letzte Tarsalsegment der Vorder- und Mittelbeine mit einer Mikroschere ab. Nach der Präparation legte ich die Ameisen zur Regeneration in eine Petrischale.

Vor dem eigentlichen Versuch bestimmte ich noch die maximalen Haftkontaktflächen der Arolien der Versuchstiere. Dazu setzte ich die Ameisen auf einen Objektträger und arretierte das an ihrem Thorax befestigte Haar mit etwas Knetgummi auf dem Glas. Anschließend legte ich den Objektträger mitsamt der Ameise umgedreht auf vier ca. 1 cm hohe Füße. Diese Gesamtkonstruktion spannte ich dann unter ein Lichtmikroskop² mit Auflichtbeleuchtung. Die Ameisen wurden hierbei von den Arolien der Hinterbeine vor dem Herunterfallen bewahrt, konnten sich jedoch aufgrund der fehlenden Haftstrukturen an den übrigen Beinen nicht aus eigener Kraft fortbewegen. Mit Hilfe der Auflichtbeleuchtung war es mir möglich, die in Kontakt mit dem Objektträger befindlichen Arolien als dunkle Flächen vor hellem Hintergrund zu sehen. Dieser Effekt wird durch die Differenz der Brechungsindices von Glas zu Luft und Glas zum Arolium verursacht. Nach dem Fokussieren auf eines der Arolien, entfaltete ich dieses durch vorsichtigen Zug am Haar weiter, bis der Tarsus

¹Die *C. schmitzi*-Ameisen tauchte ich für 30–60 Minuten in Wasser unter, die *O. smaragdina*-Arbeiterinnen narkotisierte ich mit CO₂.

²Leica DMR, Leica Microsystems GmbH, Deutschland

zu rutschen begann. Ich nahm jeweils ein Bild der vollständig entfalteter Arolien bei der Hinterbeine auf. Zur späteren Bestimmung der Haftkontaktfläche fotografierte ich dann noch einen Eichmillimeter als Maßstab. Zur Bestimmung der Haftkontaktflächen benutzte ich das von P. Drechsler geschriebene Matlab[®] Programm *Footprint*. Ich verwendete bei jeder Ameise das Arolium mit der größeren Haftkontaktfläche für die weitere Analyse.

Für die Reibungskraftmessung verwendete ich einen eindimensionalen Biegebalken-Kraftsensor. Dieser bestand aus einem dünnen Metallstreifen ($30 \times 2 \times 0,09$ mm, Länge \times Breite \times Dicke), auf dem vier Foliendehnungsmessstreifen³, zwei auf der Ober- und zwei auf der Unterseite, aufgeklebt waren. Die Dehnungsmessstreifen waren in Form einer Wheatstoneschen Vollbrücke verschaltet, und das bei Auslenkung des Biegebalkens erzeugte Spannungssignal wurde mit Hilfe eines Messbrückenverstärkers⁴ verstärkt und mit einem computerbasierten Oszilloskop⁵ erfasst. Das eine Ende des Biegebalkens spannte ich fest ein, während ich am freien Ende eine hakenförmig gebogene Minutiennadel aufgeklebte. Zur Umrechnung der gemessenen Spannungssignale in eine Kraft, eichte ich den Biegebalken horizontal eingespannt und mit Gewichten zwischen 10 mg und 500 mg. Mit dem beschriebenen Kraftmesser ist es möglich, Reibungskräfte von bis zu 12,33 mN mit einer maximalen Auflösung von ca. 0,01 mN zu messen.

Zur Durchführung einer Reibungskraftmessung stellte ich den Kraftmesser senkrecht, hängte eine Ameise mit dem Haar an die hakenförmig gebogene Minutiennadel und setzte sie dann auf die Testoberfläche auf. Ich hielt die Oberfläche so, dass sich die Ameise in etwa auf Höhe des Biegebalkenendes befand und das Haar gerade nicht gespannt war. Wenn die Ameise ruhig an einer Stelle stand, zog ich die Oberfläche so lange langsam und gleichmäßig vom Biegebalken weg bis die Ameise den Halt zur Oberfläche verlor.

Pro Versuchstier führte ich eine Messreihe aus zwölf Einzelmessungen durch. Dabei überprüfte ich in der ersten und der letzten Messung die Funktionsfähigkeit der Arolien auf einem sauberen, großen Objektträger. Es wurden ausschließlich Daten

³EA-06-015LA-120, Vishay Micro-Measurements, Raleigh, USA

⁴GSV-1T4, ME-Meßsysteme GmbH, Hennigsdorf, Deutschland

⁵ADC-100, Pico Technology, St Neots, Großbritannien

von Tieren, die in beiden Kontrollversuchen Reibungskräfte von mehr als 1 mN⁶ generieren konnten, für die Auswertung verwendet. Zwischen den Kontrollmessungen führte ich zehn Einzelmessungen der Reibungskräfte auf einem ca. 5 cm breiten, mit einer Sprühflasche befeuchteten Peristomstück einer wenige Tage alten, aus dem Freiland stammenden Kanne mit Zugrichtung zum Kanneninneren hin durch.

Für die Auswertung bestimmte ich mit Hilfe des Matlab[®]-Programms *PeriFriction* die maximale Reibungskraft jeder Einzelmessung und bildete dann den Mittelwert aus den zehn zusammengehörigen Messungen.

5.1.2.2. Untersuchung des Einflusses der Krallen und Arolien auf die Peristomlauffähigkeit

Ziel des Versuches war es, zu untersuchen, welchen Einfluss die verschiedenen Haftstrukturen an den Tarsen der *C. schmitzi*-Ameisen auf ihr Laufvermögen auf trockenen und feuchten Peristomoberflächen haben. Ich testete dazu neben Ameisen mit intakten Tarsen, Tiere ohne Krallenspitzen, ohne Arolien und mit vollständig amputierten Haftstrukturen. Wichtigste Voraussetzung für den Versuch war eine präzise und möglichst wenig invasive Manipulation der Haftstrukturen der Versuchstiere.

Um dies zu erreichen, betäubte ich je vier *C. schmitzi*-Ameisen aus sechs Kolonien durch Untertauchen (1–3 Stunden). Tiere an denen ich Manipulationen durchführen wollte, drapierte ich so auf einem stecknadelkopfgroßen Klumpen Blu-Tack[®], dass die Tarsen auf dem Untergrund (einer Petrischale) in natürlicher Position zu liegen kamen. Ich sicherte die Ameisen zusätzlich mit einem dünnen, quer über den Thorax laufenden Blu-Tack[®]-Band gegen das Herunterkippen. Da die Tiere relativ kurz nach der Entnahme aus dem Wasserbad wieder anfangen, mit den Beinen zu zucken, hielt ich sie während der Präparation unter einem leichten CO₂-Strom. Die Manipulationen führte ich mit Hilfe einer scharf geschliffenen Kanüle⁷, welche ich zur besseren Handhabbarkeit auf einen ca. 10 cm langen Holzstab gesteckt hatte, durch.

Zur Präparation der Krallen schnitt ich mit der scharfen Kante der Kanülen-

⁶Reibungskräfte < 1 mN deuten auf nicht funktionstüchtige Arolien hin.

⁷Neolus NN-2332R, Terumo, Leuven, Belgien

Tabelle 5.1.: Erwartete Kopfüber-Lauffähigkeit der *Camponotus schmitzi*-Ameisen auf glatten (Glas) und rauen (Schleifpapier, Korngröße 30 µm) Oberflächen in Abhängigkeit von den durchgeführten Tarsenmanipulationen.

Manipulation	Erwartete Kopfüber-Lauffähigkeit	
	Glas	Schleifpapier
unmanipuliert	ja	ja
keine Krallen	ja	ja
keine Arolien	nein	ja
keine Krallen und keine Arolien	nein	nein

spitze etwa 50 % der Krallen ab. Zur Manipulation der Arolien entfaltete ich diese durch leichten Druck mit der Kanüle und trennte sie dann direkt oberhalb des Arcus mit der scharfen Kante ab. Auf diese Weise entfernte ich sämtliche Krallenspitzen und/oder Arolien einer Ameise. Um den Erfolg der durchgeführten Präparationen zu überprüfen, testete ich anschließend die Kopfüberlauffähigkeit der Versuchstiere auf einer glatten und einer rauen Kontrolloberfläche. Dazu verwendete ich einen runden Drehspiegel, in dessen Mitte ich ein kreisförmiges, ca. fünf Zentimeter durchmessendes Stück Schleifpapier⁸ mit 30µm Körnung geklebt hatte. Für einen Test ließ ich die Ameisen auf das Schleifpapierstück laufen und drehte den Spiegel dann um 180° gedreht. Nur Tiere, deren Lauferfolg der Erwartung entsprach (siehe Tabelle 5.1), wurden für den Versuch verwendet.

Die Peristomlauffähigkeit der Versuchstiere testete ich an einer lebenden *Nepenthes bicalcarata*-Bodenkanne⁹ einer Gewächshauspflanze¹⁰. Hierfür ließ ich die Tiere auf ein Holzstäbchen laufen und hielt dieses dann so an die Kannenaußenwand, dass die Tiere direkt auf das Peristom laufen konnten. Ich wertete nur Läufe, bei denen sich die Ameisen mindestens so weit der inneren Peristomkante näherten, dass sie sich mit all ihren Beinen jenseits des Peristomgrates (Linie, an deren Seiten das Peristom nach außen bzw. innen abfällt) befanden. Die beobachtete Peristomlauffähigkeit der einzelnen Tiere ordnete ich einer der drei Kategorien „keine Probleme“, „starkes

⁸Aluminium Oxide, M.5420.1, 30 µm Körnung, Ultra Tec, Santa Ana, USA

⁹Zum Versuchszeitpunkt drittgüngstes Blatt der Pflanze.

¹⁰Da es bei Gewächshauspflanzen öfters vorkommt, dass die Pflanzenoberflächen verunreinigt oder verpilzt sind, spülte ich vor Durchführung der Laufversuche die Peristomoberfläche gründlich mit einer Spritzflasche ab und überprüfte anschließend mit *O. smaragdina*-Ameisen ob der Aquaplaning-Fangmechanismus erwartungsgemäß funktionierte.

Rutschen“ und „abgestürzt“ zu.

Ich testete die 24 Versuchstiere in zufälliger Reihenfolge zunächst auf dem nassen Peristom. Dazu besprühte ich dieses mit einer mit destilliertem Wasser gefüllten Sprühflasche aus ca. 30 cm Entfernung gleichmäßig. Ich wiederholte diesen Vorgang nach etwa jedem dritten Lauf, um eine gleich bleibende Befeuchtung der Peristomoberfläche zu gewährleisten. Nach Abschluss des ersten Versuchsteiles ließ ich das Peristom etwa drei Stunden abtrocknen und testete anschließend die Lauffähigkeit der 24 Versuchstiere auf der trockenen Oberfläche.

5.1.2.3. Vergleich der Lauffähigkeit von *Camponotus schmitzi*-Ameisen und generalistischen Ameisenarten auf einer benetzten Glasoberfläche

Mit diesem Modellversuch wollte ich unter möglichst standardisierten Bedingungen untersuchen, ob *C. schmitzi*-Ameisen nur auf dem Peristom oder auch auf einer artifiziellen flüssigkeitsbenetzten Oberfläche besser als generalistische Ameisen laufen können. Ich führte den Versuch an einer runden, senkrechten Glasscheibe mit 12 cm Durchmesser durch. In der Mitte der Scheibe klebte ich ein kreisförmiges Schleifpapierstück (30 µm Körnung) von 2 cm Durchmesser als Startplatz auf.

Grundvoraussetzung zur Durchführung des Versuches war die vollständige Benetzung der Glasoberfläche mit einem dünnen Flüssigkeitsfilm. Der Kontaktwinkel θ , den eine bestimmte Flüssigkeit auf einer Oberfläche ausbildet, ist das Maß für die Benetzbarkeit. Ist $\theta = 0^\circ$, oder genauer gesagt nicht mehr messbar, dann wird die Oberfläche von der Flüssigkeit vollständig benetzt. Wasser besitzt auf Glas normalerweise einen Kontaktwinkel von 40–50°. Um dennoch eine vollständige Benetzung zu erreichen senkte ich die Oberflächenspannung des Wassers. Dazu trug ich ein nichtionisches Tensid¹¹ (Netzmittel) mit Hilfe eines Wattestäbchens dünn auf die Glasoberfläche auf und entfernte danach den größten Teil des aufgetragenen Detergenz durch leichtes Abreiben mit einem Papiertuch wieder. Um sicher zu stellen, dass die Tensidbehandlung der Oberfläche keinen Einfluss auf die Lauffähigkeit der Versuchstiere hatte, führte ich einen Kontrollversuch durch. Nur wenn alle Versuchstiere rutschfrei auf der Glasoberfläche laufen konnten und in der Lage waren, den Rand innerhalb weniger Sekunden zu erreichen, verwendete ich die Oberfläche für

¹¹Tween® 20, Carl Roth, Karlsruhe, Deutschland

den Versuch. Nach einem erfolgreichen Kontrollversuch kühlte ich die Glasscheibe dann für ca. 30 Minuten in einem Gefrierfach (-18 °C) und stellte sie anschließend in eine abgedeckte Plastikkiste mit hoher Luftfeuchtigkeit (ca. 90–100 % rel. Feuchte bei ca. 27 °C). Durch die große Temperaturdifferenz zwischen dem Glas und der umgebenden feuchten Luft kondensierte innerhalb kurzer Zeit Wasser auf der detergenzbehandelten Oberfläche und bildete einen gleichmäßigen Flüssigkeitsfilm.

Als Versuchstiere wählte ich neben *C. schmitzi* sechs generalistische Ameisenarten (*Crematogaster inflata*, *Camponotus (Colobopsis) spec.*, *Camponotus spec.*, *Oecophylla smaragdina*, *Polyrhachis hector*, *Polyrhachis illaudata intermedia*) aus, die zum natürlichen Beutespektrum von *Nepenthes bicalcarata* zählen. Zur Durchführung des Versuches wählte ich Tiere zufällig aus und ließ sie einzeln über einen ca. 20 cm langen Holzstab auf den Startplatz in der Mitte der senkrecht stehenden, benetzten Glasscheibe laufen. Sobald die Ameisen den Holzstab verlassen hatten, startete ich eine Stoppuhr und beobachtete ihr Verhalten. Ich stoppte dabei zunächst die Zeit, in der die Ameisen aktiv versuchten den Startplatz zu verlassen. Waren sie dazu innerhalb von 120 Sekunden aktiven Probierens nicht in der Lage, klassifizierte ich den jeweiligen Lauf als nicht erfolgreich. Ferner war ein Lauf nicht erfolgreich, wenn die Ameisen von der Glasoberfläche unkontrolliert abrutschten oder direkt abstürzten. Bei Tieren, die den Rand der Scheibe erreichten, stoppte ich auch die Zeit, die sie vom Verlassen des Startplatzes bis zum Rand benötigten. Nach Abschluss des Versuches wog ich die Ameisen noch.

5.2. Tauchen und Schwimmen in der Kannenflüssigkeit

Der Schwerpunkt des folgenden Teils meiner Arbeit war die Charakterisierung und biomechanische Analyse des Tauch- und Schwimmverhaltens der *C. schmitzi*-Ameisen in der Kannenflüssigkeit von *Nepenthes bicalcarata*. Zur grundlegenden Charakterisierung des Verhaltens führte ich zunächst Beobachtungen am natürlichen Standort durch. Ausgehend von diesen Beobachtungen untersuchte ich einzelne Aspekte des Verhaltens anschließend en détail.

5.2.1. Messung der mittleren Dichte von *Camponotus schmitzi* und generalistischen Ameisenarten

Grundvoraussetzung für das Oberflächenschwimmverhalten der *Camponotus schmitzi*-Ameisen ist, dass sie eine geringere mittlere Dichte als die Kannenflüssigkeit besitzen, anderenfalls würden die Tiere beim Schwimmen Gefahr laufen unterzugehen. Des Weiteren geht jeder Schwimm- eine Tauchphase voran, in der die Ameisen am Kannengrund umherlaufen und an deren Ende sie sich zur Flüssigkeitsoberfläche aufsteigen lassen. Dies wäre ebenfalls nicht möglich, wenn die Tiere keinen Auftrieb besäßen. Abgesehen davon haben die Retentionsversuche mit generalistischen Ameisenarten gezeigt, dass Tiere, die keinen Auftrieb besitzen, weniger Chancen haben der Kanne zu entkommen, da sie sehr schnell ertrinken. Der im Folgenden beschriebene Versuch sollte die Frage klären, ob *C. schmitzi*-Ameisen dementsprechend mehr Auftrieb bzw. eine geringere mittlere Dichte besitzen als potentielle Beuteameisen von *Nepenthes bicalcarata*.

Für die Auftriebskraftmessungen verwendete ich *C. schmitzi* und sechs generalistischen Ameisenarten (*Crematogaster inflata*, *Camponotus spec. 1*; *Camponotus spec. 2*; *Diacamma spec.*; *Polyrhachis illaudata intermedia* und *Polyrhachis hector*). Die Versuchstiere sammelte ich an verschiedenen Standorten frisch im Feld und führte anschließend direkt die Messung durch. Dazu tauchte ich die Ameisen mit einer Pinzette vorsichtig unter und hielt sie so lange fest, bis sie betäubt waren und sich nicht mehr bewegten. Falls im Zuge des Untertauchens sichtbare Luftblasen an den Ameisen haften blieben, zog ich sie wieder aus der Flüssigkeit heraus und tauchte sie anschließend erneut unter. Diesen Vorgang wiederholte ich so lange, bis keine Luftblasen mehr sichtbar waren.

Zur Messung der Auftriebskräfte konstruierte ich einen sensiblen, eindimensionalen Biegebalken-Kraftsensor mit einer maximalen Auflösung von ca. 5 μN . Dazu klebte ich auf einem dünnen Metallstreifen (50 \times 4 \times 0,08 mm, Länge \times Breite \times Dicke) vier Halbleiterdehnungsmessstreifen¹² auf, zwei auf der Ober- und zwei auf der Unterseite, und verschaltete diese in Form einer Wheatstoneschen Vollbrücke. Zur Aufzeichnung der Spannungssignale war die Brückenschaltung über einen Mess-

¹²SS-060-033-300PU, Micron Instruments, Simi Valley, USA

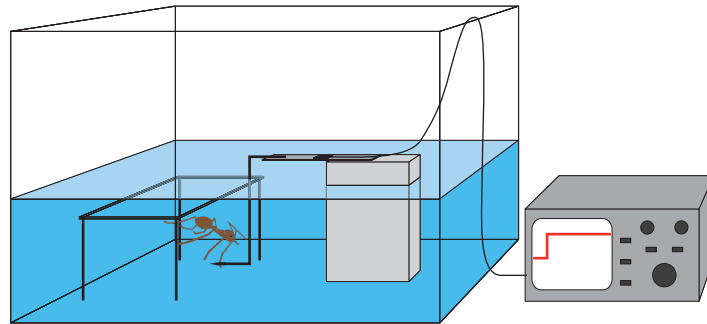


Abbildung 5.1.: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zur Messung der Auftriebskräfte von untergetauchten Ameisen (Details siehe Text).

brückenverstärker mit einem computerbasierten Oszilloskop verbunden.

Zur Durchführung der Auftriebskraftmessungen montierte ich den Biegebalken auf einen Kunststoffblock ($35 \times 20 \times 37$ mm, Länge \times Breite \times Höhe) und klebte an seinem freien Ende eine stufenförmig nach unten gebogene Minutiennadel auf (siehe Abb. 5.1). Diese Gesamtkonstruktion klebte ich anschließend noch mit doppelseitigem Klebeband auf einen großen Objektträger und stelle sie dann in ein wassergefülltes, durchsichtiges Bassin. Mit Hilfe der stufenförmig gebogene Minutiennadel war es möglich, den feuchtigkeitsempfindlichen Biegebalken außerhalb der Flüssigkeit zu lassen, während sich die Spitze der Minutiennadel einige Zentimeter unterhalb der Wasseroberfläche befand.

Die Eichung des Kraftmessers führte ich unter der Annahme, dass die am Durchtrittspunkt der Nadel durch den Oberflächenfilm auftretenden Kapillarkräfte vernachlässigbar sind, außerhalb der Flüssigkeit durch. Dazu hängte ich bekannte Gewichte zwischen 0,6 mg und 25 mg an die Spitze der Minutiennadel und erstellte aus den gemessenen Spannungswerten eine Eichgerade. Da ich damit rechnete, sowohl Auf- als auch Abtriebskräfte zu messen, eichte ich den Biegebalken in beide Richtungen. Dazu führte ich die Eichmessung einmal mit aufrecht stehendem Kraftmesser (Abtriebskräfte) und einmal mit kopfüber an den Deckel einer Plexiglaskiste geklebtem Kraftmesser (Auftriebskräfte) durch.

Um zu verhindern, dass Versuchstiere vor oder während einer Messung versehentlich zur Flüssigkeitsoberfläche aufsteigen konnten, konstruierte ich aus einem großen Deckglas eine Unterwasserbarriere oberhalb der Nadelspitze (siehe Abb. 5.1). Ameisen, die sich unbeabsichtigt vom Kraftmesser lösten, z. B. beim Versuch die Tie-

re für die Messung an die Nadelspitze zu hängen, wurden durch das Deckglas am weiteren Aufsteigen gehindert. So war es auch möglich, ohne größeren Aufwand Wiederholungsmessungen an derselben Ameise durchzuführen.

Zur Durchführung einer Messung hängte ich die betäubten Ameisen mit einer Extremität an die Spitze der Minutiennadel an und berechnete aus der Differenz der Messspannung vor und nach Belastung des Biegebalkens die Auf- bzw. Abtriebskräfte. Um die Auftriebskräfte verschiedener Ameisenarten vergleichen zu können, maß ich zusätzlich noch das Gewicht der Versuchstiere und berechnete dann nach folgender Formel die relative mittlere Dichte (ρ_r):

$$\rho_r = \frac{F_G}{F_A + F_G} \quad (5.1)$$

Dabei ist F_A die Auf- bzw. Abtriebskraft und F_G die Gewichtskraft der Ameise.

5.2.1.1. Alternativer Versuchsansatz zur Messung der Auftriebseigenschaften von *Camponotus schmitzi*

Während der Durchführung des oben beschriebenen Versuches stellte ich fest, dass die bei den *Camponotus schmitzi*-Ameisen gemessenen Auftriebskräfte eine sehr hohe Varianz hatten und einige Tiere sogar Abtrieb hatten. Letzteres konnte ich bei im Freiland schwimmenden Tieren nie beobachten. Die Tatsache, dass ich die im Versuch getesteten *C. schmitzi*-Ameisen willkürlich ausgewählt hatte, ist eine mögliche Ursache für die gefundenen Unterschiede. Um dies zu untersuchen, maß ich in einem zweiten Ansatz die Auftriebskräfte von im Freiland schwimmenden Ameisen. Um sicher zu stellen, dass die Auftriebseigenschaften der Tiere den natürlichen Bedingungen entsprachen, musste ich die Ameisen am natürlichen Standort unter Wasser fangen und dann die gesamte Zeit bis zur Messung untergetaucht halten. Wären die Tiere zwischendurch an die Luft gelangt, hätte es zu einer Veränderung des in der Ameise befindlichen Gasvolumens kommen können.

Zum Fangen der Ameisen benutzte ich eine Konstruktion aus einem weichen, etwa 15 cm langen Silikonschlauch mit 4 mm Innendurchmesser, den ich auf eine Einwegspritze mit 10 ml Volumen gesteckt hatte. In das eine Ende des Schlauches hatte ich bevor ich es auf die Düse der Spritze steckte ein Stück Gaze inseriert. Die Gaze sollte verhindern, dass gefangene Ameisen vom Schlauch in die Spritze gelangen

konnten. Vor Verwendung der Konstruktion zog ich einige Milliliter Wasser oder Kannenflüssigkeit mit der Spritze auf und füllte so den Silikonschlauch vollständig mit Flüssigkeit. Anschließend tauchte ich den Schlauch vorsichtig in eine Kanne mit schwimmenden Ameisen ein und brachte das Ende in die Nähe des Kannenbodens. Sobald eine Ameise am Kannengrund umherlief platzierte ich die Schlauchöffnung vorsichtig über ihr und zog mit der anderen Hand den Kolben der Spritze schnell hoch. Bei erfolgreichen Versuchen wurde die Ameise dadurch in den Schlauch gesogen. Sobald sich die Ameise im Schlauch befand, zog ich diesen aus der Kanne und verschloss die offene Seite mit einer Klammer, bevor die Ameise wieder entkommen konnte. Dabei stellte ich sichergestellt, dass sich zwischen der Klammer und dem Gazeinsatz keine Luftblasen im Schlauch befanden. Um die betäubte Ameise für eine Messung wieder aus dem Schlauch zu bekommen, steckte ich eine flüssigkeitsgefüllte Einwegspritze auf das Schlauchende mit dem Gazeinsatz und tauchte das untere Ende des Schlauches in das wassergefüllte Bassin mit dem Kraftmesser. Anschließend beförderte ich die Ameise durch vorsichtigen Druck auf den Spritzenkolben unter das untergetauchte Deckglas.

Korrektur der zeitabhängigen Veränderung der Auftriebskräfte In Vorversuchen hatte ich festgestellt, dass die Auftriebskräfte von *C. schmitzi*-Ameisen in Abhängigkeit der Zeit, die sie untergetaucht sind, abnehmen. Grund hierfür ist die Diffusion von Luft aus den Tracheen in die umgebende Flüssigkeit. Im Falle des ersten Versuchsansatzes, bei dem ich die Ameisen durch Untertauchen betäubt hatte und dann innerhalb von 5–10 Minuten nach dem Untertauchen maß, war dieser Effekt vernachlässigbar. Dagegen waren die im Freiland gefangenen *C. schmitzi*-Ameisen zwischen 60 und 120 Minuten untergetaucht, bevor ich ihre Auftriebskräfte messen konnte.

Zur Korrektur der gemessenen Auftriebskräfte dieser Ameisen bestimmte ich die zeitliche Abnahmerate der mittleren Dichte. Zu diesem Zweck tauchte ich *C. schmitzi*-Ameisen unter und maß ihre Auftriebskräfte in 15-Minuten-Intervallen über einen Zeitraum von drei Stunden. Diesen Versuch führte ich mit 14 Ameisen durch und berechnete anschließend die mittlere Abnahmerate der Auftriebskräfte (ich bin von einem linearen Zusammenhang ausgegangen). Mit Hilfe dieses Faktors korrigierte ich die gemessenen Auftriebskräfte der im Feld gefangenen *C. schmitzi*-Ameisen

unter Berücksichtigung der zwischen Fang und Messung vergangenen Zeit.

5.2.2. Messung der Oberflächenspannung der Kannenflüssigkeit von *Nepenthes bicalcarata*

Die Oberflächenspannung ist ein Maß für die Benetzungseigenschaften der Kannenflüssigkeit und ist damit ein für die Retention wichtiger Faktor. Je besser gefangene Tiere von der Kannenflüssigkeit benetzt werden, desto wahrscheinlicher ist es, dass sie keine Luft mehr bekommen und nach kurzer Zeit ertrinken. Darüber hinaus spielt die Oberflächenspannung der Kannenflüssigkeit von *N. bicalcarata* auch für das Oberflächenschwimmen der *C. schmitzi*-Ameisen eine wichtige Rolle.

Es gibt zahlreiche Methoden, die Oberflächenspannungen von Flüssigkeiten zu messen. Ich entschied mich im Rahmen dieses Versuches für die Steighöhenmethode, da sie ohne aufwändige Geräte auskommt und damit auch im Feld durchgeführt werden kann. Dementsprechend nahm ich sowohl unter gut kontrollierbaren Laborbedingungen, als auch direkt an den Kannen im Freiland Messungen vor. Zur Durchführung einer solchen Messung tauchte ich Einmal-Mikropipetten¹³ für mindestens 120 Minuten senkrecht in die Testflüssigkeit ein.

Bei den Laborversuchen benutzte ich hierfür eine eigens für diesen Zweck konstruierte Pipettenhalterung. Diese ermöglicht über einen Feintrieb die Eintauchtiefe der eingespannten Mikropipette bzw. Kapillare genau einzustellen. Im Freiland verwendete ich einen improvisierten Aufbau. Ich konstruierte aus ca. 10 cm langen Kunststoffstrohhalmkreuze, in die ich mit Hilfe einer Ahle jeweils 1–2 Löcher stach. Diese Kreuze legte ich waagrecht auf die Peristome von Kannen bzw. die Glasgefäße mit der Vergleichsflüssigkeit. In die Löcher steckte ich dann die Kapillaren und senkte sie soweit ab, bis sie sich knapp unterhalb der Flüssigkeitsoberfläche befanden. Die Laufzeit der Freilandversuche betrug zwischen 120 Minuten und 12 Stunden. Parallel zu den Messungen an den Kannen maß ich immer destilliertes Wasser und/oder Regenwasser als Kontrolle mit. Am Ende der Laufzeit maß ich die Steighöhe der Flüssigkeitsfront mit einem Messschieber. Ferner ermittelte ich mit einem Thermometer noch die ungefähre Umgebungstemperatur.

¹³intraMark, 10 µl, BRAND GmbH, Wertheim Deutschland und 5/10 µl, servoprax, Wesel, Deutschland

Zur Auswertung berechnete ich die Oberflächenspannung σ nach folgender Formel:

$$\sigma = \frac{1}{2} \cdot \rho \cdot g \cdot r \cdot h \quad (5.2)$$

Dabei ist ρ die Dichte der Flüssigkeit, g die Fallbeschleunigung, r der Radius der Kapillare und h die gemessene Steighöhe. Da die Dichte der Kannenflüssigkeit nicht bekannt ist, setzte ich hier die Dichte von Wasser bei der entsprechenden Umgebungstemperatur ein. Der Radius der verwendeten Kapillaren betrug 0,205 mm (BRAND) bzw. 0,23 mm (servoprax).

5.2.3. Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen von schwimmenden und laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen

Zur Charakterisierung des Oberflächenschwimmverhaltens der *C. schmitzi*-Ameisen zeichnete ich zunächst mit Hilfe von Hochgeschwindigkeitskameras Videosequenzen schwimmender Ameisen auf und führte an diesen anschließend eine kinematische Analyse durch. In einem ersten Ansatz filmte ich natürlich in *N. bicalcarata*-Kannen schwimmende Ameisen mit einer Kamera. Zur Durchführung einer detaillierten räumlichen Bewegungsanalyse filmte ich in einem Glasbassin schwimmende *C. schmitzi*-Ameisen mit zwei synchronisierten Kameras. Schließlich untersuchte ich mittels einer vergleichenden kinematischen Analyse, ob dem Schwimmverhalten der *C. schmitzi*-Ameisen eine hochspezialisierte Bewegungsmechanik zugrunde liegt, oder ob es sich „lediglich“ um eine abgewandelte Form der Landlokomotion in einem anderen Medium handelt.

Im Folgenden beschreibe ich zunächst, wie ich die Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen der schwimmenden und laufenden Ameisen erstellte. In Abschnitt [5.2.4](#) erläutere ich dann die softwaregestützte Analyse der Videosequenzen.

5.2.3.1. 2D-Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen des natürlichen Oberflächenschwimmverhaltens

Um natürlich schwimmende *C. schmitzi*-Ameisen filmen zu können, schnitt ich Kannen mit schwimmenden Ameisen im Feld ab und transportierte diese anschließend möglichst erschütterungsfrei ins Labor. Glücklicherweise ließen sich die Tiere trotz der 15 km Fahrstrecke häufig nicht beim Schwimmen stören, oder fingen wieder an zu schwimmen, wenn die Kanne eine Weile nicht mehr bewegt wurde. Zur Durchführung der Aufnahmen stellte ich die Kanne aufrecht hin und schnitt den Deckel inklusive des oberen Peristomteils vorsichtig ab. Anschließend filmte ich mit einer Hochgeschwindigkeitskamera¹⁴ mit Micro-Nikkor-Objektiv¹⁵ 55mm f/2.8 bei Blende 4 oder 5.6 senkrecht von oben mit Focus auf der Flüssigkeitsoberfläche. Die verwendete Aufnahmezeit betrug 100 Bilder pro Sekunde mit einer Belichtungszeit von 1/1000 Sekunde. Für die Videoaufzeichnung verwendete ich die Software StreamPix¹⁶. Als Lichtquelle diente eine 150 W Halogen-Kaltlichtlampe¹⁷ mit doppeltem Schwanenhals. Da Ameisen rotes Licht nicht sehen können (Kirchner, 2001) hatte ich die Enden des Schwanenhalses mit roter Folie überdeckt. Ob die Ameisen sich durch das rote Licht tatsächlich weniger gestört fühlten, lässt sich nicht sagen, jedenfalls hatte ich zum Teil mehr als zwei Stunden Gelegenheit, das Schwimmverhalten zu filmen. Insgesamt gelang es mir, fünfmal derartige Aufnahmen zu machen, wobei jeweils ein bis fünf Ameisen gleichzeitig aktiv waren. Abgesehen vom ersten Mal fotografierte ich nach Abschluss der Aufnahmen einen Streifen Millimeterpapier als Maßstab.

Für die Auswertung digitalisierte ich 14 Schwimmsequenzen von ca. 8¹⁸ *C. schmitzi*-Ameisen aus vier Kolonien. Die einzelnen Sequenzen beinhalteten 3–7 Schrittzyklen ($\bar{x} = 4$).

¹⁴A602f, Basler AG, Ahrensburg, Deutschland

¹⁵Nikon, Tokyo, Japan

¹⁶NorPix, Montreal, Kanada

¹⁷Intralux 150H, Volpi AG, Schlieren, Schweiz

¹⁸Da zum Teil mehr als eine Ameise gleichzeitig in der Kannenflüssigkeit aktiv war, habe ich diese Zahl anhand der Körperlängenunterschiede geschätzt.

5.2.3.2. 3D-Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen des Oberflächenschwimmverhaltens

Die im vorherigen Abschnitt vorgestellte 2D- bzw. Ein-Kamera-Methode eignet sich zwar zur Erfassung charakteristischer Parameter des Schwimmverhaltens von *C. schmitzi*, ist jedoch aufgrund der fehlenden Tiefeninformation unzureichend, um die räumliche Tarsen- bzw. Beinbewegung zu analysieren. Um eine solche 3D-Bewegungsanalyse durchführen zu können, müssen die schwimmenden Ameisen mit mindestens zwei synchronisierten Kameras aus unterschiedlichen Perspektiven gefilmt werden. Dabei ist es für eine hohe Genauigkeit der 3D-Bewegungsanalyse vorteilhaft, wenn die Perspektiven möglichst unterschiedlich, die Kameras also in einen Winkel zwischen 45° und 135° zueinander stehen. Des Weiteren ist es unabdingbar, dass alle relevanten Körperpunkte der Ameise in beiden Kamerabildern immer sichtbar sind.

Die beiden genannten Voraussetzungen machen die Verwirklichung eines Versuchsaufbaus mit zwei oder mehr Kameras an einer Kanne mit natürlich schwimmenden Ameisen äußerst schwierig. Abgesehen von der zeitaufwendigen Präparation gibt es auch keinerlei Anhaltspunkte dafür, ob und wann die Ameisen in der Kanne schwimmen. Aufgrund dieser Unwägbarkeiten entschied ich mich, die 3D-Bewegungsanalyse des Schwimmverhaltens von *C. schmitzi*-Ameisen in einer artifiziellen Umgebung zu realisieren.

Versuchsaufbau einer artifiziellen Schwimmbarena für 3D-Bewegungsanalyse von schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen

Bei Verwendung einer artifiziellen Schwimmbarena stellt es kein großes Problem dar, ein durchsichtiges Schwimmbassin zu konstruieren, welches eine optimale Anordnung der Kameras ermöglicht. Dafür besteht nun das Problem, dass *C. schmitzi*-Ameisen in solch einer artifiziellen Umgebung nicht freiwillig schwimmen gehen. Dementsprechend konnte ich nur Aufnahmen von Tieren machen, die ich zum Schwimmen gezwungen hatte. Damit stellt sich wiederum die Frage, ob die Ameisen unter diesen Bedingungen überhaupt ein mit dem natürlichen Verhalten vergleichbares Schwimmverhalten zeigen. Um dies zu überprüfen, führte ich eine vergleichende kinematische Analyse der Aufnahmen von unter Zwang in einer artifiziellen Umgebung schwimmenden Ameisen, mit den Aufnahmen von natürlich schwimmenden

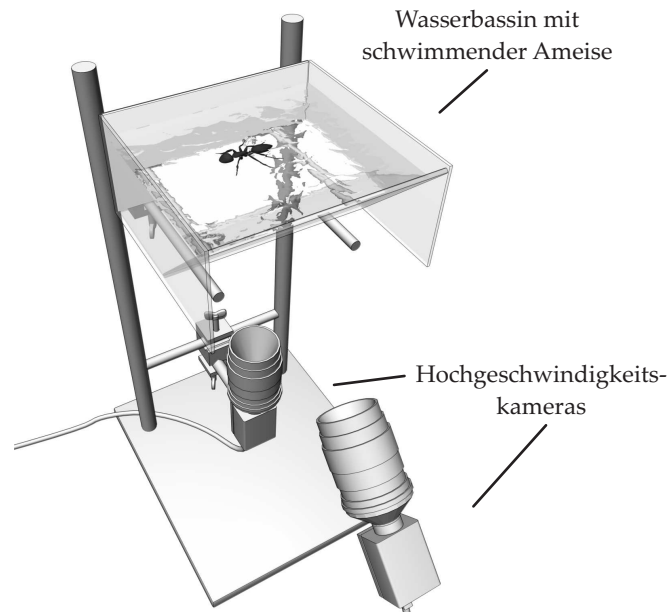


Abbildung 5.2.: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zur simultanen Aufnahme von in einem wassergefüllten Glasbassin schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen mit zwei Hochgeschwindigkeitskameras.

Ameisen durch.

Als Schwimmarena verwendete ich ein rechteckiges Glasbassin (20 × 20 × 10 cm, Länge × Breite × Höhe) mit einer um 45° geneigten Seitenwand. Das Bassin montierte ich auf einer Stativkonstruktion in etwa 40 cm Höhe und brachte eine Kamera darunter an. Die zweite Kamera befestigte ich auf einem Kamerastativ mit Schwenkkopf und justierte sie so, dass sie senkrecht zur 45° geneigten Seitenwand des Bassins stand (siehe Abb. 5.2). Ich benutzte zwei identische Kameramodelle (Basler A602f) mit gleicher Optik (Nikon Micro-Nikkor 55mm f/2.8). Die verwendete Aufnahme-rate betrug 100 Bilder pro Sekunde mit einer Belichtungszeit von 1/1000 Sekunde. Die Synchronisierung der Kameras erfolgte mit Hilfe von TTL-Pulsen, die von einem Funktionsgenerator¹⁹ erzeugt wurden. Dieses 100-Hz-Triggersignal wurde über einen Verteiler an beide Kameras geleitet, wo es jeweils zeitgleich die Aufnahme eines Einzelbilds auslöste. Mit Hilfe eines in den Verteiler integrierten Kippschalters konnte ich den Start- und Stoppzeitpunkt einer Aufnahme durch Zu- oder Abschalten des Triggersignals bei beiden Kameras synchron steuern. Als Lichtquelle setz-

¹⁹DDS 20, ELV Elektronik AG, Leer, Deutschland

te ich eine 150 W Halogen-Kaltlichtlampe (Volpi Intralux 150H) mit zweiarmigem Schwanenhals und Fokussiervorsatz ein. Das Bassin füllte ich vor jeder Versuchsreihe mit ca. 2,25 l gefiltertem Regenwasser.

Veränderung des Schwimmverhaltens durch Zwang

Bei Vorversuchen hatte ich festgestellt, dass die *C. schmitzi*-Ameisen im mit Regenwasser gefüllten Glasbassin kein normales Schwimmverhalten zeigten. Der Grund hierfür schien zu sein, dass die Körperteile der Tiere zu einem größeren Prozentsatz aus dem Wasser auftauchten als unter natürlichen Bedingungen. Die problematischste Folge davon war, dass auch die Extremitäten der Ameisen beim Auftauchen auf dem Flüssigkeitsfilm zu liegen kamen, statt wie sonst üblich unterhalb der Oberfläche zu bleiben. Dies führte dazu, dass die Ameisen ihre Beine während des Schwimmens nicht normal bewegen konnten und sie dementsprechend kein natürliches Schwimmverhalten zeigten. Die genaue Ursache für diesen Effekt konnte ich bisher noch nicht aufklären. Ich stellte jedoch fest, dass die Verringerung der Oberflächenspannung des Schwimmmediums durch Zugabe weniger Tropfen eines nichtionischen Detergens (Tween[®]20) dem Effekt entgegenwirkte und das Entnetzen der Extremitäten verhinderte. Zumindest subjektiv betrachtet zeigten die Ameisen anschließend auch in einer artifiziellen Umgebung natürliches Schwimmverhalten. Ob das Schwimmverhalten tatsächlich mit dem in der Natur beobachteten vergleichbar war, überprüfte ich mit der bereits erwähnten vergleichenden kinematischen Analyse.

Ausrichtung und Kalibrierung der Kameras

Vor dem Versuch stellte ich die Schärfeebenen beider Kameras auf einen definierten Punkt ein. Zu diesem Zweck platzierte ich mit Hilfe eines oberhalb des Glasbassins angebrachten Mikromanipulators den Kopf einer Minutiennadel als Referenzpunkt knapp unterhalb der Flüssigkeitsoberfläche und fokussierte beide Kameras darauf. Für die spätere Berechnung der dreidimensionalen Körperkoordinaten der schwimmenden Ameisen mit Hilfe der Direkten Linearen Transformation (DLT) nahm ich aus jeder Kameraperspektive ein Einzelbild eines Kalibrierungsobjektes mit bekannten Dimensionen auf. Da es für diese Transformation Voraussetzung ist, dass mindestens sechs Referenzpunkte des Kalibrierungsobjektes aus beiden Kameraperspektiven sichtbar sind und diese Punkte nicht Teil einer Ebene sein dürfen,

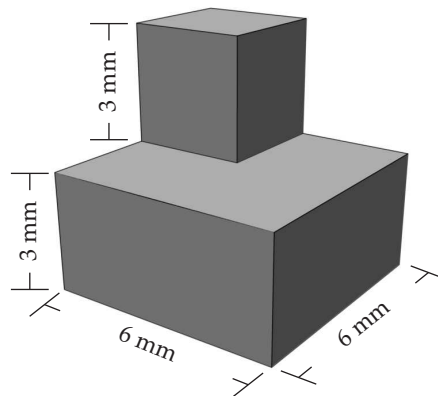


Abbildung 5.3.: Schematische Darstellung des zur Berechnung der DLT-Koeffizienten verwendeten Eichobjektes.

verwendete ich für die Kalibrierung ein rechteckiges, zweistufiges Metallobjekt (siehe Abb. 6 5.3). Dieses etwa $6 \times 6 \times 6$ mm abmessende Objekt klebte ich an das Kopfeende einer Minutiennadel. Anschließend platzierte ich es mit Hilfe des Mikromanipulators so unterhalb der Flüssigkeitsoberfläche, dass es sich scharf in der Bildmitte beider Kameras befand und möglichst viele Eckpunkte in beiden Kamerabildern gleichzeitig sichtbar waren.

Versuchsdurchführung

Als Quelle für Versuchstiere verwendete ich frische Kannen aus dem Feld. Zur Durchführung eines Versuches wählte ich eine Ameise aus einer solchen Kanne zufällig aus und ließ sie zunächst auf ein ca. 2×2 cm großes Korkstück, welches waagrecht auf das untere Ende eines J-förmig gebogenen, dünnen Drahtes gesteckt war, laufen. Da die Ameise auf dem dünnen Draht keinen Halt fand, konnte sie das Korkstück nicht verlassen. Ich hielt den Draht am oberen Ende fest und tauchte das Korkstück mitsamt der Ameise im flüssigkeitsgefüllten Bassin einige Zentimeter tief unter. Waren dabei Luftblasen an der Ameise oder dem Korkstück hängen geblieben, zog ich die Untertauchvorrichtung wieder aus der Flüssigkeit und wiederholte den Untertauchvorgang bis keine Luftblasen mehr an der Ameise sichtbar waren. Ich hielt das Korkplateau solange untergetaucht, bis die Ameise losließ um zur Wasseroberfläche aufzutauchen.

Da der gemeinsame Bildausschnitt beider Kameras lediglich einen kleinen Teil der Flüssigkeitsoberfläche umfasste, kam es nur selten vor, dass eine Ameise nach

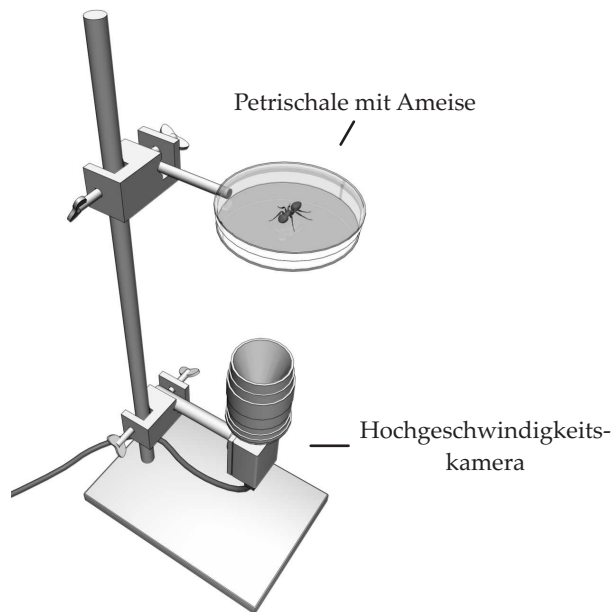


Abbildung 5.4.: Schematische Darstellung des Versuchsaufbaus zur Aufnahme von laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen.

dem Auftauchen direkt durch den Bildausschnitt schwamm. Da die Tiere beim Erreichen des Bassinrandes jedoch mit dem Schwimmen aufhörten und die Flüssigkeit verließen, dirigierte ich sie vorher vorsichtig mit einer Präpariernadel in eine andere Richtung. Dazu bewegte ich die Nadel vor dem Kopf der Ameise durch die Flüssigkeit und erzeugte dadurch ein Drehmoment, welches die Ameise, ohne Beeinträchtigung ihres Schwimmverhaltens, in eine andere Richtung rotierte. Sobald die Ameise durch den Bildausschnitt geschwommen war, stoppte ich die Aufnahme über Abschalten des Triggersignals und speicherte die Videosequenz für jede Kameraperspektive ab.

Für den kinematischen Vergleich von natürlichem und erzwungenem Schwimmen digitalisierte ich 12 Schwimmsequenzen von sechs verschiedenen *C. schmitzi*-Ameisen. Die einzelnen Sequenzen beinhalteten 2–4 Schrittzyklen ($\bar{x} = 3$). Eine 3D-Rekonstruktion führte ich für drei Sequenzen durch.

5.2.3.3. 2D-Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen der Landlokomotion von *Camponotus schmitzi*-Ameisen

Für die vergleichenden kinematischen Analyse des natürlichen Schwimmverhaltens der *C. schmitzi*-Ameisen und ihrer Fortbewegung an Land, zeichnete ich Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen von laufenden *C. schmitzi*-Ameisen auf. Dazu ließ ich Ameisen auf einer transparenten Oberfläche laufen und filmte sie von unten mit der bereits beschriebenen Kamera-Objektiv-Kombination (Basler A602f-Kamera und Nikon 55 mm-Objektiv). Aufnahmeparameter waren ebenfalls wieder 100 Bilder pro Sekunde mit einer Belichtungszeit von 1/1000 Sekunde. Als Laufarena befestigte ich oberhalb der Kamera eine Petrischale, welche ich mit einem Deckel verschließen und dadurch die Flucht der Versuchstiere verhindern konnte (siehe Abb. 5.4). Hierdurch ließ sich die Anzahl der filmbaren Laufereignisse pro Zeit deutlich steigern. Vor und nach jedem Wechsel des Versuchstieres nahm ich einen Millimeterpapierstreifen als Maßstab auf.

Eine Problematik während des Versuches war, dass *C. schmitzi*-Ameisen aufgrund ihrer Lebensweise dazu tendieren, eher passiv in einer Ecke zu sitzen, statt wie die meisten anderen Ameisen ständig umherzulaufen. Um dem entgegen zu wirken, setzte ich, sofern dies notwendig war, eine artfremde *Crematogaster spec.*- oder eine kleine *Camponotus spec.*-Ameise als „Animateur“ in die Laufarena. In den meisten Fällen reichte eine kurze Berührung durch die fremde Ameise aus, um die *C. schmitzi*-Ameisen zum Laufen zu bringen.

Für die Auswertung digitalisierte ich 17 Laufsequenzen von 12 verschiedenen *C. schmitzi*-Ameisen aus vier Kolonien. Die einzelnen Sequenzen beinhalteten 2–4 Schrittzyklen ($\bar{x} = 3$).

5.2.4. Kinematische Analyse des Schwimmens und Laufens von *Camponotus schmitzi*-Ameisen

Für die Analyse der Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen schrieb ich mehrere Matlab[®]-Programme. Wie das Flussdiagramm in Abbildung 5.5 verdeutlicht, war ein Teil der Programme universell für die Auswertung aller/vieler Teilversuche verwendbar, während andere nur bei der räumlichen Bewegungsanalyse zum Einsatz

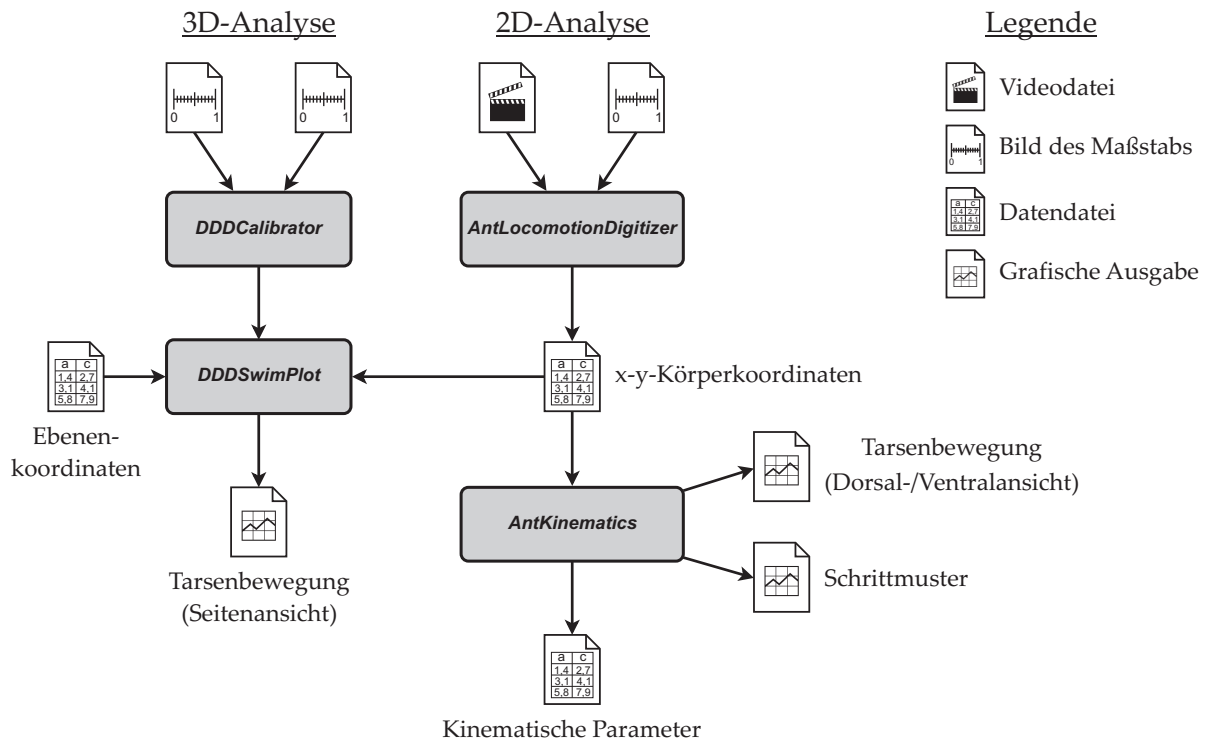


Abbildung 5.5.: Flussdiagramm zur Auswertung von 2D- und 3D-Hochgeschwindigkeitsvideoaufnahmen von schwimmenden und laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Die Bezeichnungen in den grau hinterlegten Feldern sind die Namen der einzelnen Matlab[®]-Programme (Details siehe Text).

kamen. Die Digitalisierung der x-y-Körperkoordinaten führte ich für alle Aufnahmen mit dem *AntLocomotionDigitizer* durch. Die kinematische Analyse dieser Daten erfolgte dann mit Hilfe des Programms *AntKinematics*. Bei der Auswertung von 3D-Aufnahmen rekonstruierte ich aus den x-y-Körperkoordinaten unter Zuhilfenahme von *DDDSwimPlot*, Kalibrierungsinformationen von *DDDCalibrator* und Daten zur Lage der Flüssigkeitsoberfläche ein räumliches Modell der schwimmenden Ameisen. Im Folgenden stelle ich die einzelnen Auswertungsschritte etwas detaillierter vor.

5.2.4.1. Digitalisierung von Körperkoordinaten mit dem Programm *AntLocomotionDigitiser*

Grundlage für alle kinematischen Untersuchungen ist die Digitalisierung der relevanten Körperkoordinaten aus den Videoaufnahmen. Für die im Rahmen dieser

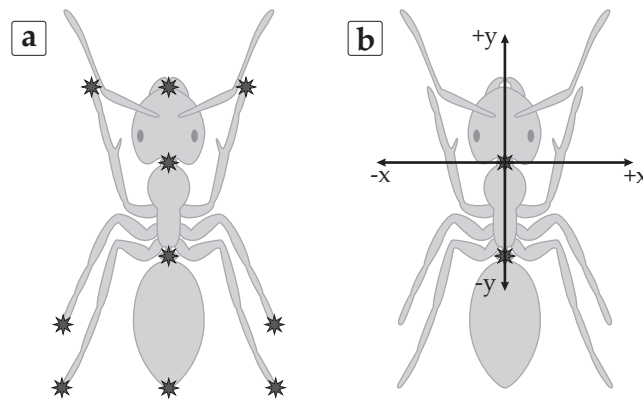


Abbildung 5.6.: (a) Für die kinematische Analyse digitalisierte Körperkoordinaten der schwimmenden und laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. (b) Lage und Richtung des Ameisenkoordinatensystems nach der Datentransformation durch *AntKinematics*.

Arbeit durchgeführten Bewegungsanalysen des Schwimmens und Laufens der *C. schmitzi*-Ameisen, digitalisierte ich die in Abbildung 5.6 a markierten Körperpunkte. Dazu lud ich die entsprechenden Videoaufnahmen mit dem *AntLocomotionDigitizer* und erfasste dann in jedem Einzelbild die x-y-Bildkoordinaten dieser Punkte per Mausklick. Teilweise kam es dabei vor allem bei den Tarsen vor, dass nicht in jedem Einzelbild alle Punkte erkennbar waren. In einem solchen Fall interpolierte ich die Lage des Punktes aufgrund seiner Positionen im vorherigen und darauf folgenden Bild und markierte ihn als geschätzten Wert. Bei der Digitalisierung der Laufaufnahmen erfasste ich zusätzlich zu den x-y-Bildkoordinaten der Tarsen auch noch die Information, ob sich ein Tarsus im aktuellen Einzelbild auf dem Untergrund oder in der Luft befand.

5.2.4.2. Kinematische Analyse mit dem Programm *AntKinematics*

AntKinematics war das zentrale Element bei der kinematischen Analyse der schwimmenden und laufenden *C. schmitzi*-Ameisen. Das Programm erstellt auf der Basis der zuvor digitalisierten Körperkoordinaten grafische Ausgaben des Schrittmusters und der Bewegungsspuren der Tarsen und berechnet alle für die weitere Auswertung relevanten kinematischen Parameter (siehe Abb. 5.7). Grundlage für die Generierung der Bewegungsspuren der Tarsen und die Berechnung vieler kinematischer Parameter ist die Transformation der digitalisierten x-y-Körperkoordinaten aus dem

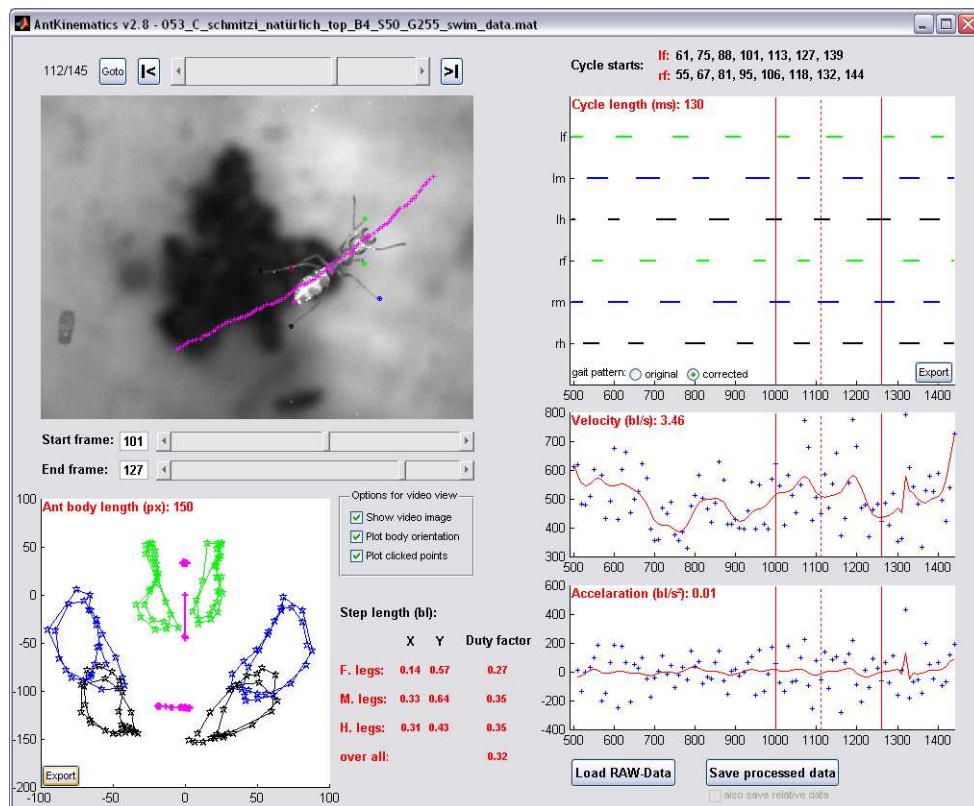


Abbildung 5.7.: Benutzeroberfläche der Software *AntKinematics* die für die Berechnung der kinematischen Parameter aus den digitalisierten Körperkoordinaten verwendet wurde.

ursprünglichen Koordinatensystem in ein orthogonales Ameisen-Koordinatensystem. Als Ursprung dieses Ameisen-Koordinatensystems wählte ich den Pronotum-Punkt und definierte die Thoraxlängsachse als neue y-Achse (siehe Abb. 5.6 b). Sofern ein Maßstab aufgenommen wurde, rechnete das Programm bei diesem Schritt die Daten von Pixel- in Millimeteereinheiten um. Ergebnis der Transformation ist ein Datensatz, der die relative Lage aller erfassten Körperkoordinaten zur Körperachse, genauer gesagt dem Pronotum, pro Einzelbild beinhaltet.

Generierung des Schrittmusters und der Bewegungsspuren der Tarsen

Als Grundlage zur Erstellung des Schrittmusters verwendet *AntKinematics* die Differenzen der Tarsenbewegungen in y-Richtung zwischen den Einzelbildern. Negative Werte bedeuten eine Bewegung des jeweiligen Tarsus in Richtung Abdomen (Schlagphase) und positive eine Bewegung in Richtung Kopf (Rückholphase). Dementspre-

chend sind Start- und Endpunkte der Bewegungsphasen durch einen Vorzeichenwechsel der Differenzen definiert. In der grafischen Ausgabe des Schrittmusters werden die Schlagphasen als Linien und die Rückholphasen als Freiräume dargestellt.

Für die grafische Darstellung der Bewegungsspuren der Tarsen plottet *AntKinematics* die ins Ameisen-Koordinatensystem transformierten Körperkoordinaten (Tarsen und Körperpunkte) für den ausgewählten Ausschnitt des aktuellen Videos.

Berechnung der kinematischen Parameter

Alle berechneten Parameter sind Mittelwerte über einen zuvor ausgewählten Ausschnitt des geladenen Datensatzes. Dabei erfolgt die Mittelwertbildung je nach Parameter entweder über alle ausgewählten Einzelbilder, oder über alle Schrittzyklen im gewählten Bereich. Ein Schrittzklus bzw. Schritt ist als die zeitliche Periode definiert, die die Beine während einer stereotypen Bewegung benötigen um wieder in dieselbe Stellung zurück zu kehren. Um die kinematischen Parameter unterschiedlicher Ameisen vergleichen zu können, erfolgt darüber hinaus eine Normierung der Werte auf die Körperlänge (Kl). Es folgt eine Beschreibung der einzelnen für die kinematische Analyse verwendeten Parameter und ihrer Berechnung.

Die beiden grundlegendsten kinematischen Parameter sind die Fortbewegungsgeschwindigkeit und die Schrittzkluslänge bzw. Schrittfrequenz. Erstere berechnet *AntKinematics* durch Division der von der Ameise zurückgelegten Strecke durch die verstrichene Zeit. Letztere ermittelt das Programm durch Mittelung der zeitlichen Abstände der Schlagphasen-Starts (diese werden bei der Schrittmustererstellung berechnet) des linken oder rechten Vorderbeines (je nach Wahl des Benutzers). Ein weiterer Parameter zur Charakterisierung der Schrittzyklen ist der so genannte „duty factor“. Dieser für die Analyse der Landlokomotion wichtige Parameter beschreibt, wie groß der zeitliche Anteil ist, den die Beine eines Tieres während eines Schrittzklus in Bodenkontakt sind. Der „duty factor“ ist also ein Maß für das Verhältnis von Boden- und Luftphase. Da während des Schwimmens keine Phase mit Bodenkontakt existiert, habe ich den „duty factor“ in diesem Fall als den Zeitraum eines Schrittzklus definiert, in dem ein Bein die gleiche Relativbewegung ausführt wie während der Bodenphase beim Laufen. Folglich entspricht die Schlagphase der Boden- und die Rückholphase der Luftphase.

Zwei weitere Parameter, die vor allem im Hinblick auf die Analyse der Vortriebs-erzeugung bei schwimmenden Ameisen wichtig sind, sind die Bewegungsstrecken und Bewegungsgeschwindigkeiten der Tarsen während eines Schrittes. Die Bewegungsstrecken sind ein Maß für die Variation des senkrechten (in x-Richtung) Abstandes der Tarsen zur Körperlängsachse und für die Amplitude der Schlag- bzw. Rückholbewegungen parallel (in y-Richtung) zur Körperlängsachse. *AntKinematics* berechnet diese, indem es die Differenz zwischen minimalem und maximalem x- bzw. y-Wert für die einzelnen Tarsen während eines Schrittes bestimmt und diese pro Beinpaar und über alle ausgewählten Zyklen mittelt.

Die Bewegungsgeschwindigkeiten der Tarsen berechnet das Programm getrennt für Schlag- und Rückholphase. Sie ergeben sich aus der während der jeweiligen Bewegungsphase von einem Tarsus in y-Richtung zurückgelegten Strecke dividiert durch die dafür benötigte Zeit.

Alle berechneten Parameter speichert *AntKinematics* für die Weiterverarbeitung in einer Textdatei ab.

5.2.4.3. 3D-Bewegungsanalyse mit den Programmen *DDDCalibrator* und *DDDSwimPlot*

Das zentrale Element der räumlichen Bewegungsanalyse war die Erstellung dreidimensionaler Modelle der schwimmenden Ameisen. Voraussetzung hierfür ist die mathematische Transformation der digitalisierten x-y-Bildkoordinaten in die tatsächlichen räumlichen Koordinaten. Im Rahmen meiner Arbeit benutzte ich dazu die Direkte Lineare Transformation (DLT). Bei dieser Methode werden auf der Grundlage von Einzelbildern (eines pro Kameraperspektive) eines dreidimensionalen Eichobjektes mit bekannten Abmessungen für jede Kamera elf DLT-Parameter ermittelt. Diese Parameter bilden die Koeffizienten von Gleichungen, mit deren Hilfe aus den 2D-Bildkoordinaten der beiden Kameraperspektiven die 3D-Raumkoordinaten der digitalisierten Körperpunkte berechnet werden können.

Bestimmung der DLT-Parameter mit *DDDCalibrator*

Für die Berechnung der elf DLT-Parameter werden mindestens sechs Passpunkte des Kalibrierungsobjektes benötigt. Das von mir benutzte Eichobjekt (vgl. Abschn. 5.2.3.2) gestattet die Erfassung von 13 Passpunkten, wodurch eine genauere Be-

stimmung der DLT-Parameter möglich ist. Anhand der x-y-Bildkoordinaten dieser Passpunkte aus beiden Kameraperspektiven und ihrer realen Raumkoordinaten²⁰ berechnet *DDDCalibrator* mit Hilfe der von C. Reinschmidt entwickelten DLTFU²¹-Funktion die DLT-Parameter für die beiden Kameraperspektiven und speichert diese ab.

Generierung eines grafischen dreidimensionalen Modells mit *DDDSwimPlot*

DDDSwimPlot berechnet mit Hilfe der zuvor ermittelten DLT-Parameter zunächst aus den digitalisierten x-y-Körperkoordinaten beider Kameraperspektiven die x-y-z-Koordinaten der Körperpunkte. Dabei liegen die berechneten Raumkoordinaten der Körperpunkte in dem durch das Eichobjekt definierten Koordinatensystem. Folglich hängt die räumliche Orientierung des rekonstruierten Ameisenmodells davon ab, wie das Eichobjekt orientiert war. Aus der grafischen Darstellung der 3D-Körperpunkte ist es dementsprechend nicht möglich, Informationen über die Lage der Ameise in der Flüssigkeit zu erlangen. Um z. B. die Seitenansicht einer schwimmenden Ameise rekonstruieren zu können wird eine zusätzliche Bezugsebene benötigt. Ich digitalisierte deshalb außer den Körperpunkten noch drei auf der Flüssigkeitsoberfläche befindliche Punkte (schwimmende Schmutzpartikel) in beiden Kameraperspektiven. Unter Verwendung derartiger Bezugsebenenkoordinaten transformiert *DDDSwimPlot* die Körperpunkte ein weiteres Mal. Dadurch kommen der neue Koordinatenursprung und die x- und y-Achse in der Bezugsebene zu liegen, während die z-Achse senkrecht auf der Bezugsebene steht. Als Folge hiervon repräsentiert ein x-y-Plot die Auf- und ein x-z-Plot die Seitenansicht der Ameise. Beide Ansichten können analog zur entsprechenden Funktion in *AntKinematics* als grafische Darstellung der Bewegungsspuren der Tarsen über einen definierten Ausschnitt des Videos exportiert werden.

5.2.4.4. Methodenbedingte Einschränkungen der kinematischen Analyse

[Ward und Humphreys \(1981\)](#) zeigen in ihrer Arbeit, dass für eine zuverlässige Bestimmung der kinematischen Parameter, eine von der Schrittfrequenz abhängige

²⁰Es handelt sich dabei um die x-, y- und z-Abstände der Referenzpunkte zum gesetzten Ursprungspunkt des Objektes

²¹Quelle: <http://isbweb.org/software/movanal/kinemat/index.html>

Tabelle 5.2.: Parameter zur Abschätzung der Genauigkeit der kinematischen Analysen verschiedener Datensätze von schwimmenden und laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen.

Datensatz	<i>n</i>	Median	Median	Maximaler
		ausgewertete Schrittzyklen	Schrittfrequenz (Hz)	Fehler (%)
Natürliches Schwimmen	14	4	9,09	4,5
Gezwungenes Schwimmen	12	3	9,09	4,5
Laufen	17	3	14,29	7,1

Mindestaufnahmerate erforderlich ist. Sie empfehlen in diesem Zusammenhang eine maximale Fehlertoleranz von $\alpha = 4\%$ der Periode zwischen zwei aufeinander folgenden Bildern. Bei der für die Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen benutzten Aufnahmefrequenz (ν) von 100 Hz würde sich nach folgender Formel

$$\lambda = \frac{\alpha \cdot \nu}{50} \quad (5.3)$$

eine zuverlässig analysierbare Schrittfrequenz (λ) von maximal 8 Hz ergeben. In Tabelle 5.2 sind die medianen Schrittfrequenzen der verschiedenen Schwimm- und Laufdatensätze und die daraus resultierenden maximalen Fehler dargestellt. Aus der Tabelle geht hervor, dass die Schwimm-Datensätze der Empfehlung [Ward und Humphreys \(1981\)](#) gut entsprechen. Für den Lauf-Datensatz liegen die maximal möglichen Fehler höher. Die wirkliche Fehlerwahrscheinlichkeit lag jedoch unter den in der Tabelle angegebenen Werten, da bei der Berechnung der kinematischen Parameter eine Mittelung über mehrere Schrittzyklen erfolgte.

Ergebnisse

Im ersten Teil meiner Arbeit habe ich gezeigt, dass die Kannen von *Nepenthes bicalcarata* funktionstüchtige Insektenfallen sind, die effiziente Strukturen und Mechanismen zum Fang und zur Retention von Insekten, insbesondere Ameisen, besitzen. Für das Funktionieren der Symbiose zwischen *N. bicalcarata* und *Camponotus schmitzi* ist dementsprechend entscheidend, dass sich bei den Ameisen spezielle Anpassungen entwickelt haben, die ihnen ein Leben in dieser bedrohlichen Umgebung ermöglichen.

Im zweiten Teil meiner Arbeit untersuchte ich daher, über welche Anpassungen die *C. schmitzi*-Ameisen verfügen, um die Fangmechanismen der Kannen zu umgehen und darüber hinaus von der karnivoren Lebensweise ihrer Wirtspflanze zu profitieren. Dabei können diese Adaptationen entweder auf spezialisierten Verhaltensweisen, morphologischen¹ Anpassungen oder einer Kombination aus beidem basieren.

6.1. Peristomlauffähigkeit

Eine Anpassung der *C. schmitzi*-Ameisen besteht darin, dass sie im Gegensatz zu allen übrigen getesteten, generalistischen Ameisenarten keinerlei Probleme haben, über ein nasses Peristom zu laufen (vgl. Abschn. 3.1.2). Dabei können sie dieses nicht nur betreten, sondern sind auch in der Lage, geradewegs zum inneren Peristomrand zu laufen und unter diesem zu verschwinden, ohne dabei abzurutschen. Zur Untersuchung dieser außergewöhnlichen Fähigkeit analysierte ich zunächst anhand von

¹Hierzu zählen auch chemische Anpassungen wie z. B. spezielle Drüsensekrete

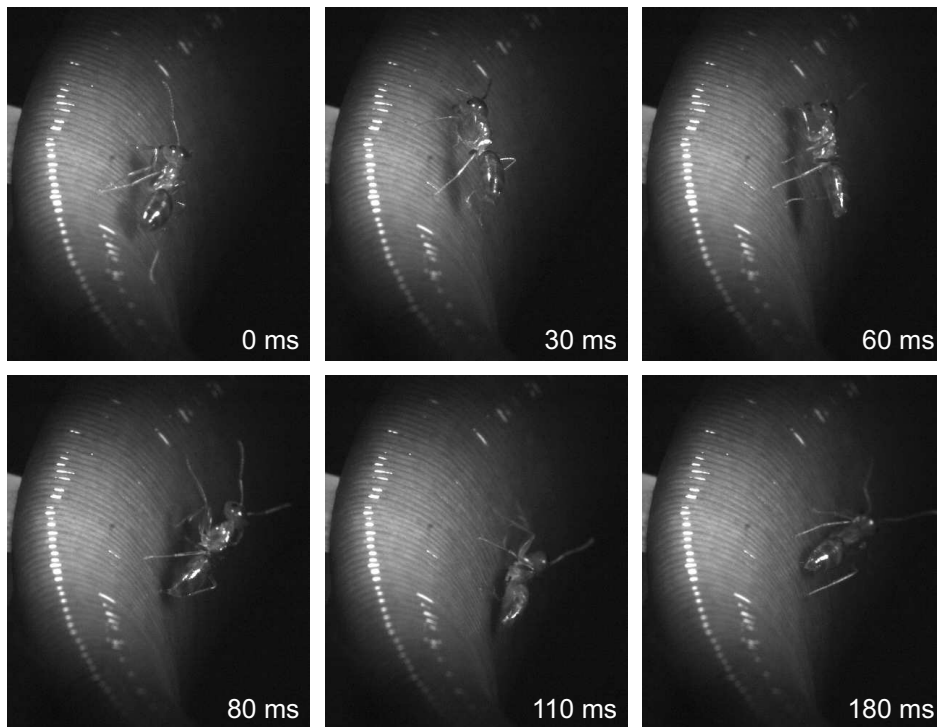


Abbildung 6.1.: Bildfolge einer über ein nasses *Nepenthes bicalcarata*-Peristom laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameise. Man beachte, wie die Ameise mit einem Teil der Beine abrutscht, sich dann aber wieder fängt und weiterläuft.

Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen die Bewegungen beim Überwinden des Peristoms.

6.1.1. Charakterisierung der Bewegungen beim Überwinden des Peristoms

Inn diesem Versuch filmte *C. schmitzi*-Ameisen beim Laufen auf einem nassen Peristom mit einer zeitlichen Auflösung von 100 Bildern pro Sekunde. Die Analyse der Videosequenzen offenbarte einige interessante Aspekte, die mit bloßem Auge nicht zu erkennen waren. Die wichtigste Erkenntnis war, dass die Ameisen zwar nicht vom Peristom abrutschten und abstürzten, aber dennoch auch mit dem Aquaplaningeffekt zu kämpfen hatten. In vielen Sequenzen fanden einzelne Beine der *C. schmitzi*-Ameisen keinen Halt und rutschten immer wieder ab. Erstaunlicherweise kam es oft vor, dass die Tarsen zunächst abrutschten und dann plötzlich an einer

anderen Stelle Halt fanden. In einigen Fällen rutschten mehrere Beine gleichzeitig ab, so dass die Ameisen kurzzeitig völlig aus dem Gleichgewicht kamen. Die Tiere schafften es aber auch in derart dramatischen Situationen immer wieder, sich mit den übrigen Beinen an der Peristomoberfläche festzuhalten bis die abgerutschten Beine wieder Halt fanden (siehe Abb. 6.1).

Die Geschwindigkeit und Gangart der Ameisen hing davon ab, in welchem Maße Einzelbeinrutschen auftrat. Bei seltenem Einzelbeinrutschen bewegten sich die Ameisen, wie beim normalen Laufen auf anderem Untergrund, mit einem Dreifußgang und in einem vergleichbaren Geschwindigkeitsbereich fort. Bei häufigem Rutschen der Tarsen wechselten die Ameisen vom Dreifußgang in einen langsameren Vier- oder sogar Fünffußgang. Im Falle des Vierfußganges bewegten sie im Normalfall das Vorderbein der einen und das Mittelbein der anderen Körperseite gleichzeitig, bevor sie das Hinterbein (gleiche Körperseite wie das Vorderbein) nachzogen. Bei abnehmender Häufigkeit des Einzelbeinrutschens kehrten die Ameisen zur ursprünglichen Gangart zurück.

Insgesamt deutet die Analyse der Videosequenzen nicht darauf hin, dass die *C. schmitzi*-Ameisen eine hoch spezialisierte Kinematik für das Laufen auf dem nassen Peristom besitzen. Eine vergleichende Analyse der Kinematik von auf einem trockenen und auf einem nassen Peristom laufenden Ameisen würde diesbezüglich eventuell detailliertere Informationen liefern.

6.1.2. Einfluss der Haftstrukturen der *Camponotus schmitzi*-Ameisen auf die Peristomlauffähigkeit

Nachdem der vorhergehende Versuch keine Hinweise auf eine hoch spezialisierte Laufkinematik der *C. schmitzi*-Ameisen lieferte, untersuchte ich, welche Rolle die Haftstrukturen für die außergewöhnliche Peristomlauffähigkeit der Ameisen spielen. Dazu verglich ich zunächst die maximalen Reibungskräfte von *C. schmitzi* und einer generalistischen Ameisenart auf einem nassen *N. bicalcarata*-Peristom.

6. Ergebnisse

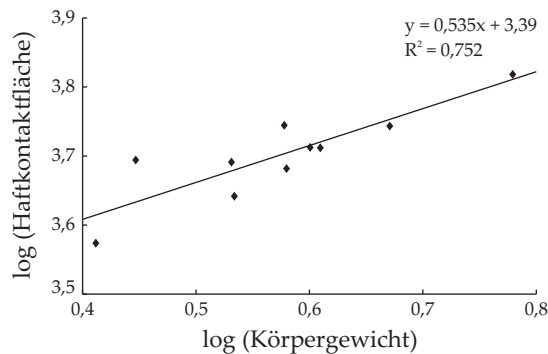


Abbildung 6.2.: Korrelation der Haftkontaktflächen (Maximalfläche Hinterbeine, μm^2) von *Camponotus schmitzi*-Ameisen mit dem Körpergewicht (mg). Regressionsgerade mit Formel und Korrelationskoeffizient.

6.1.2.1. Vergleich der Peristomreibungskräfte von *Camponotus schmitzi* und *Oecophylla smaragdina*

O. smaragdina-Ameisen sind dafür bekannt, dass sie auf glatten und anderen Oberflächen mit ihren Arolien außergewöhnlich hohe Reibungskräfte erzeugen können (Wojtusiak et al., 1995; Federle et al., 2000, siehe auch Abschn. 3.1.3.4). Auf dem nassen Peristom scheint diese Fähigkeit jedoch nicht mehr vorhanden zu sein (vgl. Abschn. 3.1.2). Durch einen Vergleich der Reibungskräfte wollte ich untersuchen, ob die *C. schmitzi*-Ameisen auf dem nassen Peristom eventuell höhere Reibungskräfte erzeugen können als die Haftkünstler *O. smaragdina*.

Vor und nach der Messung auf dem Peristom überprüfte ich mit Hilfe einer Kontrollmessung auf trockenem Glas zunächst die Funktionalität der Arolien und bestimmte die maximalen Reibungskräfte der Versuchstiere auf einer glatten, trockenen Oberfläche. Diese waren bei *O. smaragdina* erwartungsgemäß hoch und lagen bei allen getesteten Ameisen außerhalb des Messbereiches des Biegebalkens und damit höher als 12,33 mN. Im Vergleich dazu maß ich bei *C. schmitzi*-Ameisen maximale Reibungskräfte von durchschnittlich $2,61 \pm 1,19$ mN. Dies zeigt deutlich, dass *O. smaragdina*-Ameisen bei vergleichbarem Körpergewicht ($\bar{x}_{O. smaragdina} = 4,441 \pm 1,114$ mg, $\bar{x}_{C. schmitzi} = 3,854 \pm 0,976$ mg; t-Test, $n = 10$, $t = 1,254$, $df = 18$, $p = 0,226$) in der Lage sind, viel höhere Reibungskräfte mit ihren Arolien zu generieren als *C. schmitzi*-Ameisen (Welch-Test, $n = 10$, $t = 26,746$, $df = 11$, $p < 0,001$). Dieser Unterschied begründet sich hauptsächlich auf der Tatsache, dass die middle-

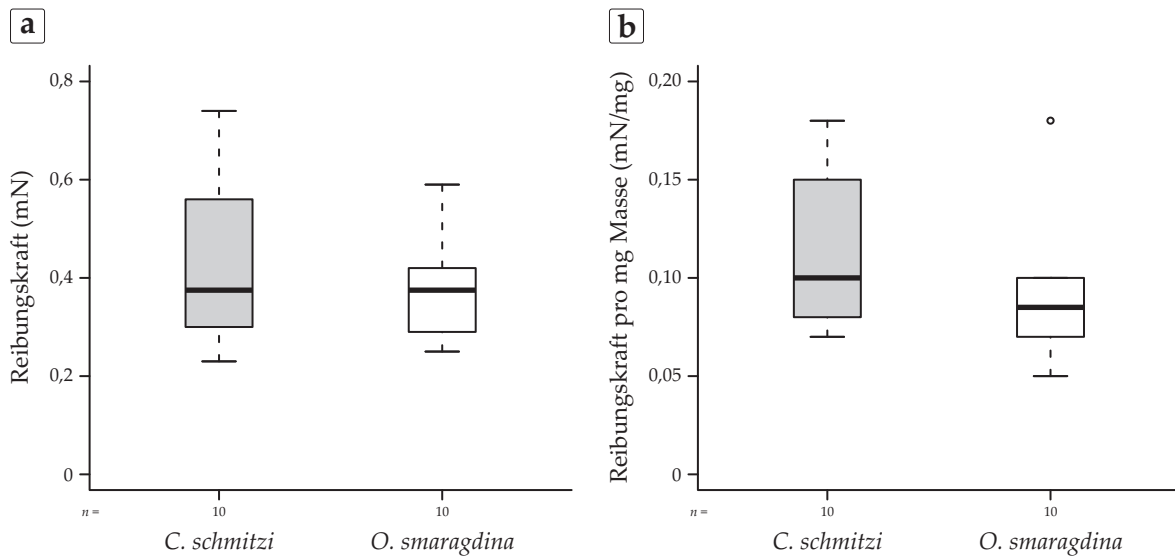


Abbildung 6.3.: Reibungskräfte von *Camponotus schmitzi*- und *Oecophylla smaragdina*-Ameisen auf einem befeuchteten Peristomstück von *Nepenthes bicalcarata*. (a) Wie gemessen. (b) Auf das Körpergewicht normiert.

re Haftkontaktfläche bei *O. smaragdina*-Ameisen mit $27500 \mu\text{m}^2$ (Federle et al., 2004) mehr als fünfmal größer ist als die bei *C. schmitzi*-Ameisen ($5077 \pm 751 \mu\text{m}^2$, siehe Abb. 6.2).

In Abbildung 6.3 a sind die mittleren Reibungskräfte der pro Versuchstier durchgeführten Messreihen auf einem feuchten Peristom dargestellt. Besonders auffällig ist die im Vergleich zu den Messungen auf der trockenen Glasoberfläche insgesamt geringe Größe der Reibungskräfte bei beiden Ameisenarten. Im Gegensatz zu den Werten auf Glas gab es zwischen *C. schmitzi*- und *O. smaragdina*²-Ameisen jedoch keinen signifikanten Unterschied in der Höhe der generierten Kräfte auf dem feuchten Peristom (Welch-Test: $n = 10$, $t = 0,731$, $p = 0,476$). Um eine eventuelle Verfälschung der Daten durch Größenunterschiede der Versuchstiere auszuschließen korrigierte ich die Daten noch mit dem Körpergewicht der Ameisen (siehe Abb. 6.3 b). Der resultierende Boxplot vermittelt den subjektiven Eindruck, dass die *C. schmitzi*-Ameisen pro Gewicht höhere Reibungskräfte generieren, während statistisch kein

²Zur Überprüfung der Methodik dieses Versuches verglich ich die Daten der *O. smaragdina*-Ameisen noch mit den Daten des ursprünglichen Versuches (vgl. Abschn. 3.1.3.4). Laut statistischer Analyse gibt es zwischen den medianen Reibungskräften beider Versuche keinen signifikanten Unterschied (Mann-Whitney-U-Test, $U = 89,0$, $p = 0,411$).

6. Ergebnisse

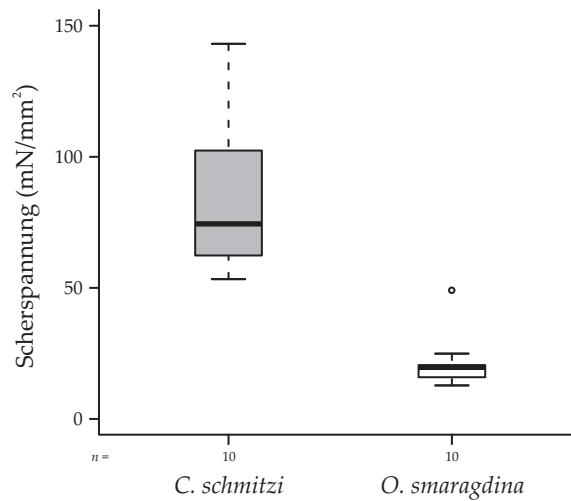


Abbildung 6.4.: Hypothetische Scherspannungen von *Camponotus schmitzi*- und *Oecophylla smaragdina*-Aeisen auf einem befeuchteten Peristomstück von *Nepenthes bicalcarata*. Werte auf der Basis der Annahme, dass die Arolien während der Messung vollständig entfaltet waren.

signifikanter Unterschied nachweisbar ist (Mann-Whitney-U-Test: $n = 10$, $U = 34$, $p = 0,247$).³

Ein deutlicher Unterschied zwischen beiden Arten existierte jedoch bei Betrachtung der Reibungskräfte bezogen auf die maximale Kontaktfläche der Arolien (siehe Abb. 6.4). Diese so genannte Scherspannung war bei den *C. schmitzi*-Ameisen auf dem nassen Peristom im Median deutlich höher als bei den *O. smaragdina*-Ameisen (Mann-Whitney-U-Test, $n = 10$, $U = 0$, $p < 0,001$). Ob die *C. schmitzi*-Ameisen mit ihren Arolien auf dem nassen Peristom tatsächlich höhere Scherspannungen generieren können, hängt allerdings davon ab, ob die Arolien nennenswert zu den Reibungskräften beitragen. Es wäre schließlich auch möglich, dass die Reibungskräfte auf dem nassen Peristom hauptsächlich von den Krallen oder gänzlich unabhängig von Arolien und Krallen erzeugt werden.

³Grundsätzlich sei an dieser Stelle noch angemerkt, dass die Durchführung der Reibungskraftmessung durch die sehr unterschiedlichen Körperformen der beiden Ameisenarten nicht standardisierbar war. Dementsprechend ist es möglich, dass den gemessenen Reibungskräften je nach Ameisenart unterschiedliche Rahmenbedingungen (z. B. Winkel der Tarsen zur Peristomoberfläche) zugrunde lagen und dadurch etwaige Inter-Art-Unterschiede eventuell nicht zum Vorschein kamen.

6. Ergebnisse

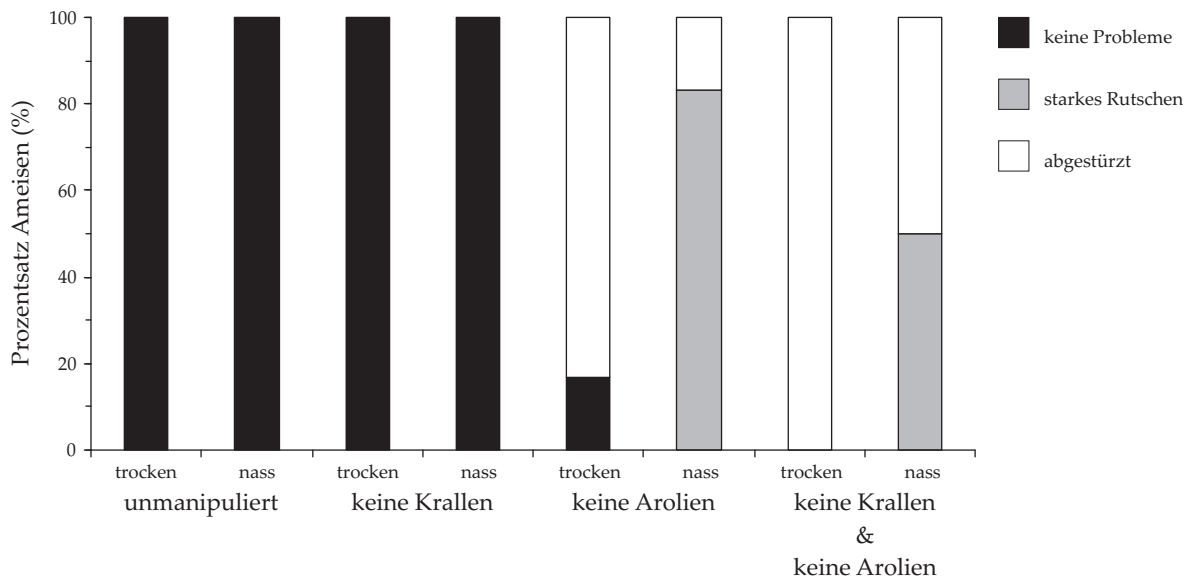


Abbildung 6.5.: Effekt von Tarsenmanipulationen auf die Lauffähigkeit von *Camponotus schmitzi*-Ameisen auf dem Peristom einer lebenden *Nepenthes bicalcarata*-Kanne. Die Lauffähigkeit der Ameisen wurde auf trockenen und nassen Peristomen untersucht.

6.1.2.2. Einfluss der Krallen und Arolien auf die Peristomlauffähigkeit

Um den Beitrag von Krallen und Arolien zur Peristomlauffähigkeit der *C. schmitzi*-Ameisen näher zu untersuchen, testete ich unmanipulierte, krallenamputierte, arolienamputierte und Tiere mit vollständig amputierten Haftstrukturen auf dem trockenen und befeuchteten Peristom einer lebenden *N. bicalcarata*-Bodenkanne.

Zur Durchführung des Versuches ließ ich insgesamt 24 *C. schmitzi*-Ameisen (sechs pro Manipulation) in zufälliger Reihenfolge unterhalb des Peristoms auf die Außenwand einer lebenden *N. bicalcarata*-Bodenkanne laufen. „Schmitzi-typisch“ versuchten die meisten Ameisen während ihres Laufes, auf direktem Wege unter das Peristom zu gelangen und sorgten damit dafür, dass ihre Lauffähigkeit an den steilsten Stellen des Peristoms getestet wurde.

In Abbildung 6.5 sind die Lauferfolge der Versuchstiere dargestellt. Die Ameisen mit intakten Tarsen hatten weder auf dem trockenen noch auf dem feuchten Peristom Schwierigkeiten. Bei zwei Tieren konnte ich lediglich beobachten, dass beim Laufen auf der benetzten Oberfläche einzelne Beine leicht rutschten. Vergleichbare Beobachtungen hatte ich auch bei der Analyse der Hochgeschwindigkeitsaufnah-

men des Peristomlaufens gemacht (siehe Abschn. 6.1). Die Ameisen ohne Krallenspitzen zeigten unabhängig vom Zustand des Peristoms ein gleich gutes Laufvermögen wie die Tiere mit unmanipulierten Tarsen. Im Gegensatz dazu stürzten 11 von 12 Ameisen (Versuchstiere „ohne Arolien“ und „ohne Arolien und ohne Krallen“ zusammengenommen), bei denen ich die Arolien amputiert hatte, auf dem trockenen Peristom ab, sobald sie mit ihrem Schwerpunkt in den abschüssigen Bereich des Peristoms gelangten. Es ist sehr wahrscheinlich, dass ich bei der einzigen Ameise, die keine Schwierigkeiten hatte, die Arolien nicht vollständig amputiert hatte (vgl. Abb. 6.5).

Auf dem befeuchteten Peristom bot sich hingegen ein anderes Bild. Obwohl alle Ameisen mit entfernten Arolien auf der nassen Oberfläche stark rutschten, stürzten im Vergleich zum trockenen Peristom nur noch 4 von 12 Tieren ab. Dabei hatte die zusätzliche Amputation der Krallenspitzen keinen signifikanten Einfluss auf die Lauffähigkeit (Fisher-Exakt-Test mit Bonferroni-Korrektur für Mehrfachvergleiche, $p \gg 0,1$). Die Ameisen, die nicht abstürzten hatten jedoch offensichtlich keine richtige Kontrolle über ihr Laufen, so dass sie zum inneren Peristomrand mehr rutschten als liefen. Gestützt wird dies durch meine Beobachtung, dass Tiere, die während des Laufens versuchten, das feuchte Peristom wieder empor zu klettern, dazu nicht in der Lage waren, da sie mit ihren Tarsen keinen ausreichenden Halt fanden.

Ferner konnte ich beobachten, dass bei diesen Ameisen, im Gegensatz zu den Versuchstieren mit intakten Arolien, die Gasterspitze immer wieder mit der feuchten Peristomoberfläche in Kontakt kam und sich dabei eine „Flüssigkeitsbrücke“ zwischen Gaster und Oberfläche ausbildete. Diese „Flüssigkeitsbrücke“ hat vermutlich zu einer Erhöhung der Gesamtreibungskräfte der Ameisen auf dem Peristom beigetragen und damit eventuell ein Abstürzen verhindert. Da der Gaster bei den Versuchstieren mit intakten Arolien nicht mit der Peristomoberfläche in Kontakt kam, gehe ich davon aus, dass dieser Effekt eine Folge der Tarsen-Manipulation war. Vermutlich konnten die Ameisen ihren Körper aufgrund des starken Rutschens der Tarsen nicht mehr auf Abstand zum Untergrund halten.

Eine Interpretation der beschriebenen Ergebnisse ist auf zweierlei Art möglich. Lässt man nur zwei Kategorien zu, nämlich „erfolgreich“ („keine Probleme“ und „starkes Rutschen“ zusammengefasst) und „abgestürzt“, so hat die Amputation von Haftstrukturen nur auf dem trockenen Peristom und nur bei Entfernung der Arolien

Tabelle 6.1.: Statistik des Effektes von Tarsenmanipulationen auf die Peristomlauffähigkeit: erfolgreich vs. abgestürzt (pro Gruppe $n = 6$; Fisher-Exakt-Test mit Bonferroni-Korrektur für Mehrfachvergleiche; $p_{\text{korrigiert}} = 2 \times p$; emphn. s. = nicht signifikant; Tests in den ersten beiden Zeiträumen entfallen, da keine Unterschiede in der Lauffähigkeit)

Peristomzustand	$p_{\text{korrigiert}}$		
	unmanipuliert vs. keine Krallen	unmanipuliert vs. keine Arolien	unmanipuliert vs. keine Krallen und keine Arolien
	Trocken	entf.	< 0,05
Nass	entf.	n. s.	n. s.

einen signifikanten Einfluss auf die Lauffähigkeit der Ameisen (siehe Tabelle 6.1). Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass die Krallen keinen nennenswerten Beitrag zur Peristomlauffähigkeit der *C. schmitzi*-Ameisen leisten.

Bei Beibehaltung von drei Kategorien wird deutlich, dass die Tiere ohne Arolien auf dem feuchten Peristom zwar nicht abstürzen, sich die Art der Lauffähigkeit aber signifikant von der Kontrollgruppe unterscheidet (Craddock-Flood-Tests mit Bonferroni-Korrektur für Mehrfachvergleiche: unmanipuliert vs. keine Arolien, $n = 12$, $df = 2$, $\chi^2 = 12,0$, $p < 0,01$; unmanipuliert vs. keine Arolien und keine Krallen, $n = 12$, $df = 2$, $\chi^2 = 12,0$, $p < 0,01$).

Insgesamt deutet das Ergebnis des Versuches darauf hin, dass die Arolien einen wichtigeren Beitrag zur Peristomlauffähigkeit der *C. schmitzi*-Ameisen leisten als die Krallen. Allerdings ist die Aussagekraft dieses Versuches generell kritisch zu betrachten, da nicht auszuschließen ist, dass die Manipulationen an einzelnen Tarsenstrukturen die Funktionalität der Gesamtstruktur beeinflusst. Insbesondere das Abschneiden der Arolien kann zu einer Beeinträchtigung der Funktionalität der Krallen führen.

6.1.3. Vergleich der Lauffähigkeit von *Camponotus schmitzi* und generalistischen Ameisenarten auf einer benetzten Glasoberfläche

Dass *C. schmitzi*-Ameisen auf einem nassen Peristom besser laufen können als generalistische Ameisenarten steht außer Frage. Es ist jedoch möglich, dass diese Fähig-

Tabelle 6.2.: Lauffähigkeit verschiedener Ameisenarten auf einer vertikalen, flüssigkeitsbenetzten Glasoberfläche während einer Beobachtungszeit von 120 Sekunden. (Für die erfolgreichen Läufe ist die mittlere Zeit angegeben, die die Ameisen bis zum Rand der Laufoberfläche benötigten. Nicht lauffähig bedeutet, dass die Tiere es innerhalb der Beobachtungszeit nicht schafften, den Startplatz zu verlassen.)

Ameisenart	n	Gewicht (mg)	Lauffähigkeit auf benetzter Glasoberfläche			
			erfolgreich	nicht erfolgreich	Anzahl abgestürzt	
			Anzahl	Zeit bis zum Rand (s)	Anzahl nicht lauffähig	Anzahl abgestürzt
<i>Crematogaster inflata</i>	12	2,01 ± 0,49	10	(15,0 ± 18,4)	1	1
<i>Camponotus schmitzi</i>	10	4,17 ± 1,62	10	(0,7 ± 0,5)	-	-
<i>Camponotus (Colobopsis) spec.</i>	10	8,23 ± 1,73	-	-	8	2
<i>Camponotus spec.</i>	6	8,49 ± 2,97	1	(16,3)	2	3
<i>Oecophylla smaragdina</i>	10	9,25 ± 1,94	1	(11,0)	-	9
<i>Polyrhachis hector</i>	10	32,60 ± 2,79	-	-	4	6
<i>Polyrhachis illaudata intermedia</i>	16	33,31 ± 5,17	16	(1,3 ± 1,0)	-	-

keit direkt mit der Peristomoberfläche zusammenhängt und die Ameisen auf anderen voll benetzten Oberflächen nicht besser laufen können als generalistische Ameisen. Um dies zu untersuchen, testete ich die Lauffähigkeit von verschiedenen Ameisenarten auf einer vollständig benetzten, senkrecht stehenden Glasoberfläche. In Tabelle 6.2 sind die Ergebnisse der Laufversuche zusammengefasst. Insgesamt waren nur drei der sieben getesteten Ameisenarten in der Lage, auf der nassen Oberfläche zu laufen. Dabei hatten die *C. schmitzi*-Ameisen die geringsten Schwierigkeiten. Sie sind nach dem Aufsetzen auf den Startplatz immer mit hoher Geschwindigkeit direkt zum Rand der Glasscheibe gelaufen. Ein ähnliches Verhalten war bei *Polyrhachis illaudata intermedia* zu beobachten. Dabei mussten diese aufgrund ihrer Körpergröße allerdings nur ca. 2–3 Schritte auf dem nassen Glas machen um den Scheibenrand zu erreichen. Im Gegensatz dazu brauchten die *Crematogaster inflata*-Ameisen zum Teil sehr lange, um den Rand zu erreichen.

Ursache hierfür war vermutlich, dass große Teile des Körpers der kleinen Ameisen mit dem Flüssigkeitsfilm in Kontakt kamen und die Tiere daher eher den Eindruck machten, im Wasserfilm zu „schwimmen“ als zu laufen. Auf der anderen Seite trug dieser Effekt wahrscheinlich dazu bei, dass trotz häufigen Einzelbeinrutschens und teilweisem Abrutschen der Ameisen um einige Millimeter kein Tier abstürzte (vgl. Abschn. 6.1.2.2).

Von den übrigen Ameisenarten schafften es nur zwei Tiere, den Startplatz zu verlassen, ohne unmittelbar danach direkt zum unteren Rand der Glasscheibe abzurutschen oder direkt abzustürzen. Die übrigen Versuchstiere waren gar nicht in der Lage, innerhalb der Beobachtungszeit den Startplatz zu verlassen, da ihre Beine beim Versuch, auf der Glasoberfläche Halt zu finden, immer wieder abrutschten.

Insgesamt konnten die *C. schmitzi*-Ameisen, mit Ausnahme der *C. inflata*- und *P. illaudata intermedia*-Ameisen, signifikant besser auf der flüssigkeitsbenetzten Glasoberfläche laufen als alle übrigen getesteten Arten (siehe Tabelle 6.3). Dabei war für die Lauffähigkeit der *C. inflata*-Ameisen wahrscheinlich eher der oben beschriebene Kontakt ihres Körpers mit der Flüssigkeit als eine besonders gute Leistung ihrer tarsalen Haftstrukturen entscheidend.

Da Ameisen ihre Krallen auf der glatten Glasoberfläche nicht einsetzen können, deutet das Ergebnis dieses Versuches darauf hin, dass die Arolien der *C. schmitzi*- und vermutlich auch die der *P. illaudata intermedia*-Ameisen auf einer glatten flüssig-

Tabelle 6.3.: Statistik des Vergleichs der Lauffähigkeit von *Camponotus schmitzi* mit der von generalistischen Ameisenarten auf einer flüssigkeitsbenetzten Glasoberfläche (Fisher-Exakt-Tests mit Bonferroni-Korrektur für Mehrfachvergleiche; $p_{\text{korr}} = 6 \times p$; n. s. = nicht signifikant)

Vergleich	p_{korr}
<i>Camponotus schmitzi</i> vs. <i>Crematogaster inflata</i>	n. s.
<i>Camponotus schmitzi</i> vs. <i>Camponotus (Colobopsis) spec.</i>	< 0,001
<i>Camponotus schmitzi</i> vs. <i>Camponotus spec.</i>	< 0,01
<i>Camponotus schmitzi</i> vs. <i>Oecophylla smaragdina</i>	< 0,001
<i>Camponotus schmitzi</i> vs. <i>Polyrhachis hector</i>	< 0,001
<i>Camponotus schmitzi</i> vs. <i>Polyrhachis illaudata intermedia</i>	n. s.

keitsbenetzten Oberfläche höhere Scherspannungen generieren können als die von anderen Ameisenarten.

6.2. Tauchen und Schwimmen in der Kannenflüssigkeit

Besonders außergewöhnlich ist die Fähigkeit der *C. schmitzi*-Ameisen, sich in der Kannenflüssigkeit von *N. bicalcarata* schwimmend und tauchend fortzubewegen. Oberflächenschwimmen als Rettungsverhalten nach einem Sturz ins Wasser oder zum Überqueren von Wasserflächen während des Furagierens wurde bereits für einige Ameisenarten beschrieben (Adis, 1982; DuBois und Jander, 1985; Nielsen, 1997). *C. schmitzi* ist allerdings die einzige bekannte Ameisenart, die aktiv in eine Flüssigkeit taucht, um darin mit Hilfe von Schwimm- und Tauchbewegungen nach Nahrung zu suchen.

Um diese spezielle Anpassung näher zu untersuchen, charakterisierte ich das vielseitige Verhalten zunächst anhand von DV-Video- und Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen. In weiterführenden Versuchen untersuchte ich anschließend Teilaspekte des Verhaltens en Détail.

6.2.1. Charakterisierung des Verhaltens

Während meiner Observation der Fortbewegung von *C. schmitzi* in der Kannenflüssigkeit von *N. bicalcarata* konnte ich eine Vielzahl interessanter Verhaltensmuster

der Ameisen beobachten. Grundsätzlich lässt sich die Bewegung der Ameisen in der Kannenflüssigkeit in eine Unterwasserlauf- und eine Oberflächenschwimmphase gliedern.

Während der Laufphase furagieren die Ameisen für die Dauer von wenigen Sekunden bis zu mehr als einer Minute ($\bar{x} = 9,66 \pm 10,6\text{ s}$, $n = 66$) am Grund der Kanne und lassen sich dann zur Flüssigkeitsoberfläche aufsteigen. In der folgenden Phase schwimmen die Tiere häufig nur wenige Sekunden ($\bar{x} = 1,64 \pm 0,7\text{ s}$, $n = 45$) an der Flüssigkeitsoberfläche bis sie die Kanneninnenwand erreichen, sich an dieser festhalten und dann wieder an der Wand entlang zum Kannengrund laufen, womit eine neue Unterwasserlaufphase beginnt. Einzelne Ameisen zeigen dieses wiederholt aufeinander folgende Unterwasserlauf- und Oberflächenschwimmverhalten für die Dauer von Minuten bis Stunden ohne die Flüssigkeit zwischendurch zu verlassen. Dabei sind entweder eine oder mehrere Ameisen gleichzeitig in der Flüssigkeit unterwegs. In einem Fall beobachtete ich fünf gleichzeitig tauchende und schwimmende Ameisen in einer *N. bicalcarata*-Bodenkanne.

Mit Hilfe von DV-Videoaufnahmen konnte ich eine detailliertere Analyse des Tauch- und Schwimmverhaltens der *C. schmitzi*-Ameisen durchführen. Die Analyse basiert auf ca. 36 Minuten DV-Videomaterial von ein bis drei simultan in einer Bodenkanne schwimmenden und tauchenden Ameisen. Innerhalb dieser Beobachtungszeit zählte ich 412 Tauch- und Schwimmereignisse (3,22 Ereignisse pro Ameise pro Minute), wobei die reale Anzahl noch höher lag, da ich aufgrund des eingeschränkten Bildausschnittes der Kamera nicht jedes Ereignis erfassen konnte. Um bestimmte Details des Verhaltens zu untersuchen, die aufgrund der geringen zeitlichen Auflösung der DV-Videos (25 Bilder/s) nicht erfassbar waren, wertete ich zusätzlich noch Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen (100 Bilder/s) von natürlich tauchenden und schwimmenden *C. schmitzi*-Ameisen aus.

Zum Furagieren in der Kannenflüssigkeit verließen die Ameisen ihren typischen Aufenthaltsort unter dem Peristom und liefen an der Kannenwand bis zum Grund der Kanne hinab. Trotz der hohen Oberflächenspannung (siehe Abschn. 6.2.2.2) hatten die Tiere dabei keinerlei Schwierigkeiten, den Meniskus der Kannenflüssigkeit zu passieren. Die Ameisen liefen einfach bis zur Flüssigkeit und traten dann Kopf voran durch den Meniskus. Ich beobachtete, dass einige Ameisen im Zuge des Eintauchens in die Flüssigkeit für einige Zeit (bis zu einer Minute) halb oder

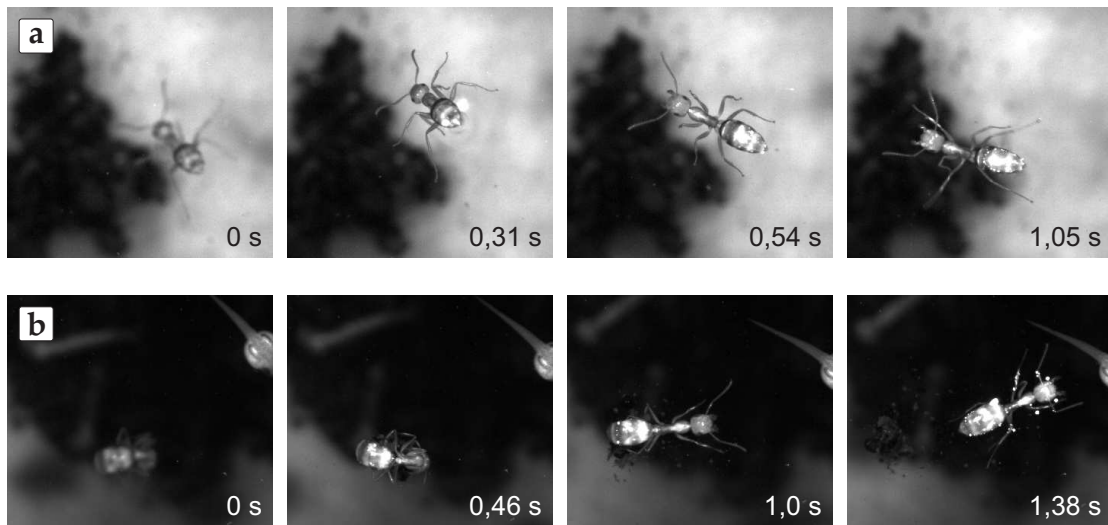


Abbildung 6.6.: Bildfolgen des Auftauchens von natürlich schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. (a) Normales Auftauchen. (b) Auftauchen mit Objekt vom Kannengrund.

vollständig untergetaucht an der Kanneninnenwand sitzen blieben und die Flüssigkeit anschließend wieder verließen. In diesen Fällen kam es auch vor, dass das Durchdringen des Oberflächenfilms auch seit- oder rückwärts erfolgte. Im Normalfall durchbrachen die Ameisen die Flüssigkeitsoberfläche jedoch zügig und liefen dann in Richtung zum Kannengrund. Generell benötigten die Ameisen für das Eintauchen in die Kannenflüssigkeit signifikant längere Zeit, als beim Verlassen derselben ($\bar{x}_{\text{Eintauchen}} = 3,68 \pm 0,98 \text{ s}$, $n = 7$; $\bar{x}_{\text{Verlassen}} = 2,66 \pm 0,49 \text{ s}$, $n = 11$; Wilcoxon-Rangsummen-Test, $W = 11$, $p < 0,05$).

Stießen die *C. schmitzi*-Ameisen während des Unterwasserlaufens auf abgesunkene Tier- oder Pflanzenteile, wurden diese mit den Antennen abgetastet und mit den Mandibeln bearbeitet. Bei großen Mengen organischen Materials auf dem Kannengrund konnte ich beobachten, dass die Ameisen darin herumwühlten und sich zum Teil regelrecht eingruben, bis sie von oben nicht mehr zu sehen waren. Erst einige Sekunden später tauchten sie dann wieder aus dem Bodensatz auf. Während der gesamten Tauchphase hielten sich die Ameisen an der Kanneninnenwand bzw. dem Bodensatz fest.

Eine weitere interessante Beobachtung war, dass die Ameisen während des Unterwasserlaufens ihre Laufgeschwindigkeit zeitweise schlagartig erhöhten und mit weit geöffneten Mandibeln am Kannengrund umherliefen. Ich wertete einen dieser Läufe

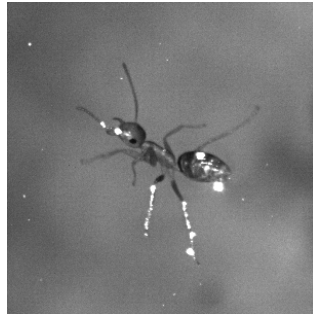


Abbildung 6.7.: Natürlich schwimmende *Camponotus schmitzi*-Ameise, bei der im Zuge des Auftauchens auch Teile der Beine entnetzten (weiße Bereiche an den Beinen). Entnetzung der Beine führt dazu, dass die Ameisen kein korrektes Oberflächenschwimmen zeigen. Unter natürlichen Bedingungen tritt dieses Phänomen nur bei etwa 4 von 100 Auftauchvorgängen auf.

aus und ermittelte dabei eine Spitzengeschwindigkeit von 12,22 Kl/s, was in etwa dem unteren Geschwindigkeitsbereich beim Laufen an der Luft entspricht. Trafen sie während eines solchen „Hochgeschwindigkeitslaufes“ auf einen festen Gegenstand, so packten sie mit den Mandibeln und/oder Beinen zu und ließen sich mit dem erbeuteten Objekt direkt zur Flüssigkeitsoberfläche aufsteigen. Vermutlich handelt es sich hierbei um eine Art Jagdverhalten, welches die Ameisen nutzen um in der Kannenflüssigkeit lebende Tiere zu erbeuten. [Clarke und Kitching \(1995\)](#) beobachteten in diesem Zusammenhang, wie *C. schmitzi*-Ameisen Moskitolarven in der Kannenflüssigkeit erbeuteten und anschließend zum Verzehr unter das Peristom transportierten. Ich konnte bisher nicht beobachten, dass die Ameisen auf diese Weise lebende Infauna erbeuteten.

Um einen Tauchgang schließlich zu beenden, lösten sie ihren Halt zum Untergrund und ließen sich mit Hilfe des Auftriebs ihres Körpers zur Flüssigkeitsoberfläche aufsteigen (siehe Abb. 6.6 a). Teilweise holten die Ameisen vor dem Auftauchen Stücke aus dem Bodensatz, umklammerten diese mit den Beinen und ließen sich gemeinsam mit der „Beute“ an die Oberfläche aufsteigen (siehe Abb. 6.6 b). In 14,3 % der beobachteten Tauchgänge brachten die Ameisen ein Objekt vom Kannengrund mit an die Oberfläche.

Generell führten die Ameisen, sofern sie kein Objekt umklammert hielten, während des Auftauchens Beinbewegungen aus. Durch Analyse von 32 Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen konnte ich dabei zwei etwas unterschiedliche Verhaltensweisen identifizieren. Bei der überwiegenden Zahl (81,3 %) der Auftauchereignis-

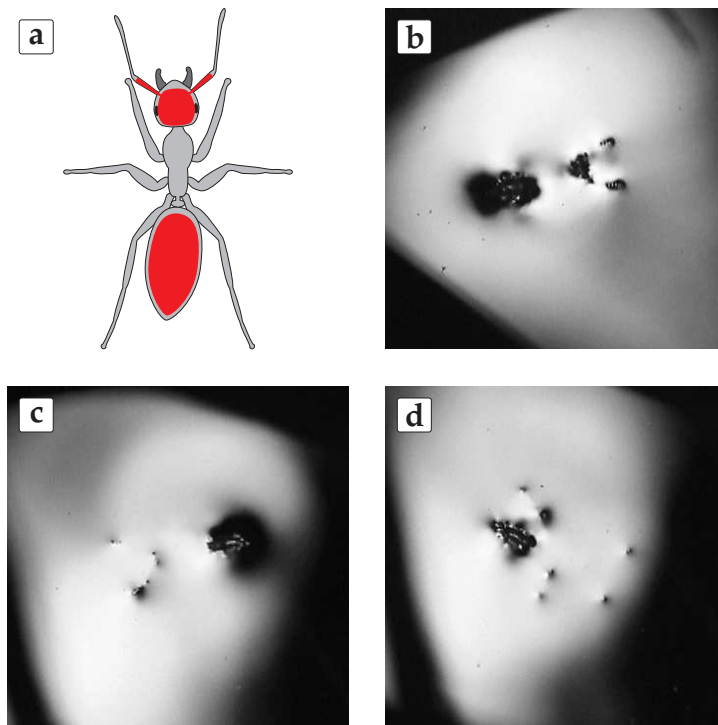


Abbildung 6.8.: Auftauchen von Körperteilen bei natürlich schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. (a) Schematische Darstellung der Körperbereiche, die typischerweise aus der Kannenflüssigkeit auftauchen (b–d) Die Bilder von im Freiland schwimmenden Ameisen zeigen, dass das Maß des Auftauchens variieren kann. Ein Teil des Gasters taucht allerdings immer auf. Obwohl der Thorax und die Beine normalerweise nicht auftauchen, können Teile der Beine während des Schwimmens an die Oberfläche kommen (d).

se führten die Ameisen die Beinbewegungen bis zum Erreichen der Flüssigkeitsoberfläche aus. In den übrigen Fällen stoppten sie ihre Beinbewegungen 100–200 ms ($\bar{x} = 151,67$ ms, $n = 6$) vor dem Erreichen des Oberflächenfilms und stiegen dann bewegungslos bis zur Oberfläche auf.

Art und Muster der Beinbewegungen während des Auftauchens glichen denjenigen während des Oberflächenschwimmens und sie sorgten dafür, dass sich die Körperlängsachse der Ameisen in einem flacheren Winkel zur Flüssigkeitsoberfläche ausrichtete als wenn sie bewegungslos aufstiegen. Möglicherweise versuchten die Ameisen durch dieses Verhalten einen geeigneten Auftauchwinkel „einzustellen“.

Unabhängig von der Art des Auftauchverhaltens erreichte der Gaster bei 75 % der ausgewerteten Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen als erstes Körperteil die

Flüssigkeitsoberfläche, in den übrigen Fällen kamen die Ameisen mit dem Kopf voraus an die Oberfläche. Insbesondere die Oberseite des Gaster, aber auch Teile des Kopfes und der Antennen begannen nach Erreichen des Oberflächenfilms aufzutauen (siehe Abb. 6.8 a). Welche Körperteile in welchem Umfang aus der Kannenflüssigkeit auftauchten, variierte dabei zwischen den Ameisen und zwischen den Auftauchvorgängen. Thorax und Beine tauchten im Allgemeinen nicht aus der Flüssigkeit auf (vgl. Abb. 6.8 b–d). Gelegentlich kamen jedoch die Gelenke der Beine und die Tarsen an die Oberfläche (siehe Abb. 6.8 d). Bei 3,6 % der 412 Auftauchvorgänge konnte ich beobachten, dass im Zuge des Auftauchprozesses ein Teil der Beine entnetzte, wodurch die Ameisen mit „Schlagseite“ an der Flüssigkeitsoberfläche trieben und nicht in der Lage waren koordinierte Schwimmbewegungen auszuführen (siehe Abb. 6.7).

Hatten Ameisen Objekte vom Kannengrund mit zur Flüssigkeitsoberfläche gebracht, begannen sie dort, diese zu untersuchen. Dies geschah, indem sie die Objekte zwischen ihren Beinen drehten und währenddessen mit den Antennen betasteten und mit den Mundwerkzeugen bearbeiteten (vgl. Abb. 6.6 b). Ich konnte bisher jedoch nicht beobachten, dass als Ergebnis einer solchen Inspektion ein Abtransport des Beutestücks aus der Kannenflüssigkeit erfolgt wäre. Vielmehr ließen die Ameisen solche „Mitbringsel“ nach einiger Zeit wieder absinken und gingen dann zum Oberflächenschwimmen über. Unbeladene Ameisen ließen sich nach dem Auftauchen entweder für einige Sekunden an der Oberfläche treiben, oder begannen unverzüglich mit dem Oberflächenschwimmen.

Während der Schwimmphase bewegten sich die Ameisen mit Hilfe von stereotypen koordinierten Beinbewegungen fort (Details hierzu siehe Abschn. 6.2.3). Wie bereits weiter oben beschrieben, war dabei für ein koordiniertes Oberflächenschwimmen Voraussetzung, dass während des Auftauchens keine Entnetzung der Beine stattfand. Ameisen, bei denen es zu einer Entnetzung von einem oder mehreren Beinen einer Körperseite gekommen war, ruderten in kreisförmigen Bahnen auf der Flüssigkeitsoberfläche, bis sie früher oder später die Kanneninnenwand erreichten.

Während des Schwimmens hatten die Ameisen ihre Mandibeln immer weit geöffnet, und sobald sie auf ein an der Oberfläche schwimmendes Objekt stießen, versuchten sie es mit den Mandibeln und/oder Beinen zu packen. Sofern ihnen dies gelang, untersuchten sie es anschließend, wie oben für Objekte vom Kannengrund

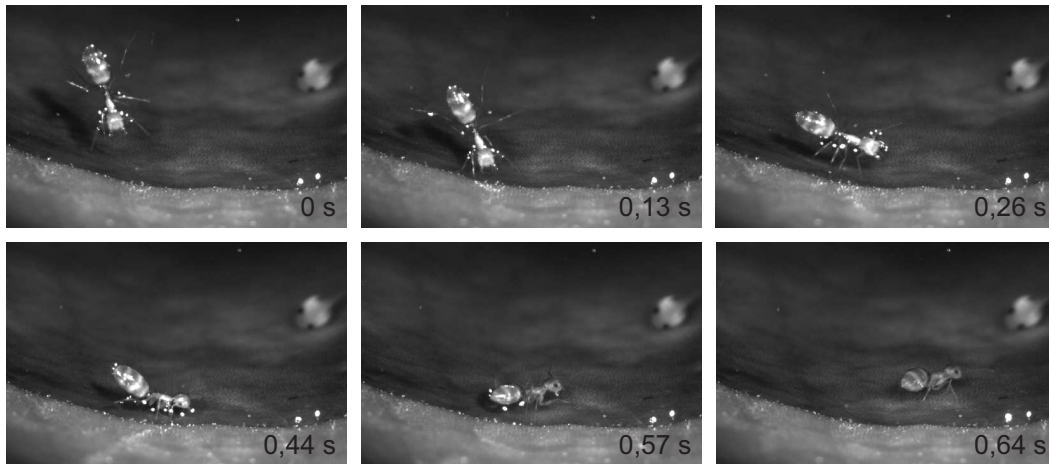


Abbildung 6.9.: Bildfolge des Übergangs vom Oberflächenschwimmen zum Unterwasserlaufen einer *Camponotus schmitzi*-Ameise. Man beachte, dass sich die Ameise zunächst mit den Vorderbeinen und dann mit weiteren Beinen an der Kantenwand festhält und sich dann unter die Flüssigkeitsoberfläche zieht.

beschrieben. Ich konnte auch dabei bisher nicht beobachten, dass eines dieser Objekte aus der Flüssigkeit heraus transportiert wurde.

Kamen die Ameisen während der Schwimmphase in Reichweite der Kanteninnenwand, so hielten sie sich mit den Extremitäten an dieser fest und kletterten dann entweder aus der Flüssigkeit heraus, oder zogen sich unter die Flüssigkeitsoberfläche um zu einer neuen Tauchphase zu starten (siehe Abb. 6.9).

6.2.2. Analyse des Auftauchvorgangs

Im vorherigen Abschnitt habe ich beschrieben, dass sich die *C. schmitzi*-Ameisen am Ende der Unterwasserlaufphase zur Flüssigkeitsoberfläche aufsteigen lassen und anschließend zur Kanteninnenwand schwimmen. Grundvoraussetzung hierfür ist, dass die mittlere Dichte des Ameisenkörpers stets geringer als die Dichte der Kantenflüssigkeit ist. Wie bereits beschrieben brachten die Ameisen teilweise zusätzlich noch abgesunkene Tier- oder Pflanzenteile mit an die Oberfläche. Ein derartiger zusätzlicher Lastentransport kann nur gelingen, wenn die mittlere Dichte der Tiere deutlich niedriger als das zum erfolgreichen Aufsteigen benötigte Minimum ist.

Abgesehen vom Aufsteigen zur Flüssigkeitsoberfläche ist eine weitere wichtige Voraussetzung für ein erfolgreiches Oberflächenschwimmen der *C. schmitzi*-Amei-

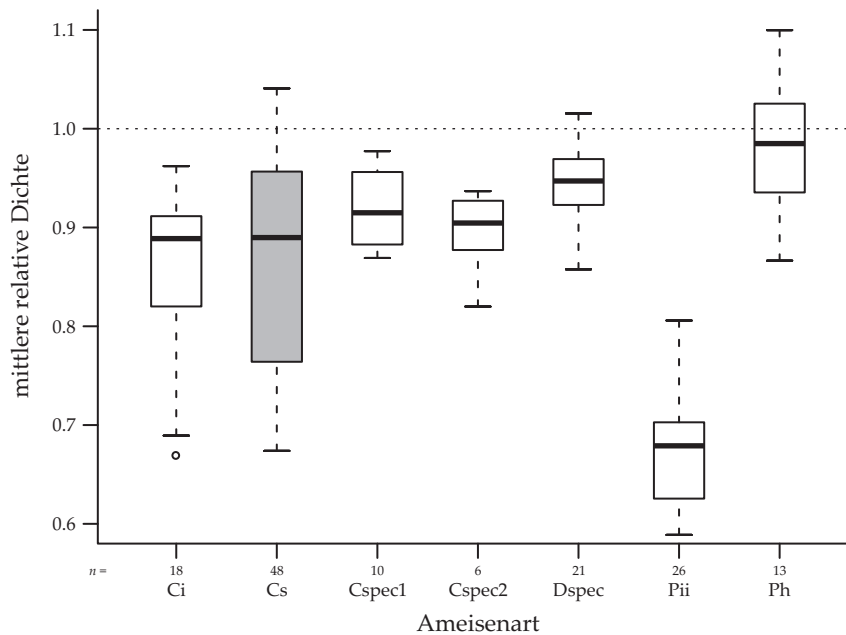


Abbildung 6.10.: Berechnete mittlere Dichte von untergetauchten Ameisen unterschiedlicher Arten. Die Berechnung erfolgte aus den unter Wasser gemessenen Auftriebskräften und dem Körpergewicht. Die Arten sind aufsteigend nach Körpergewicht sortiert. Alle Tiere mit Werten oberhalb der eingezeichneten gestrichelten Linie hatten keinen Auftrieb. Ci = *Crematogaster inflata*; Cs = *Camponotus schmitzi*; Cspec1 = *Camponotus* spec. 1; Cspec2 = *Camponotus* spec. 2; Dspec = *Diacamma* spec.; Pii = *Polyrhachis illauidata intermedia*; Ph = *Polyrhachis hector*.

sen, dass Teile ihres Körpers im richtigen Maße auftauchen. Wie im vorherigen Abschnitt beschrieben kam es auch unter natürlichen Bedingungen ab und zu vor, dass ein Teil der Beine während des Auftauchens einer Ameise entnetzten und diese daraufhin kein korrektes Oberflächenschwimmen zeigen konnte.

Mit den im folgenden beschriebenen Versuchen wollte ich untersuchen, ob die *C. schmitzi*-Ameisen spezielle Anpassungen für den Auftauchvorgang (Übergang von Tauchen zu Schwimmen) besitzen.

6.2.2.1. Auftrieb von *Camponotus schmitzi* und generalistischen Ameisenarten

Mit diesem Versuch wollte ich untersuchen, ob die *C. schmitzi*-Ameisen bedingt durch ihr Tauch- und Schwimmverhalten generell eine geringere mittlere Dichte als generalistische Ameisenarten besitzen. Die Auftriebskräfte verschiedener Ameisenarten maß ich, indem ich die Versuchstiere untertauchte und anschließend an

6. Ergebnisse

Tabelle 6.4.: Statistik des Vergleichs der mittleren Dichte aller getesteten Ameisenarten (Kruskal-Wallis-H-Test mit Dunn-Post-Hoc-Tests; Holm-Korrektur für Mehrfachvergleiche; nur Vergleiche mit p -Werten $< 0,05$ gelistet)

Vergleich	p_{koriert}
<i>Polyrhachis illaudata intermedia</i> vs. <i>Diacama spec.</i>	$< 0,001$
<i>Polyrhachis illaudata intermedia</i> vs. <i>Polyrhachis hector</i>	$< 0,001$
<i>Polyrhachis illaudata intermedia</i> vs. <i>Camponotus schmitzi</i>	$< 0,001$
<i>Polyrhachis illaudata intermedia</i> vs. <i>Camponotus spec. 1</i>	$< 0,001$
<i>Polyrhachis illaudata intermedia</i> vs. <i>Crematogaster inflata</i>	$< 0,001$
<i>Polyrhachis illaudata intermedia</i> vs. <i>Camponotus spec. 2</i>	$< 0,05$
<i>Crematogaster inflata</i> vs. <i>Polyrhachis hector</i>	$< 0,05$
<i>Camponotus schmitzi</i> vs. <i>Polyrhachis hector</i>	$< 0,05$

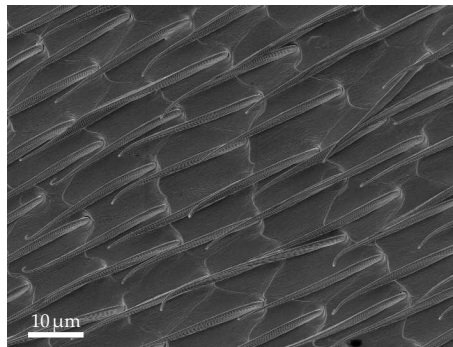


Abbildung 6.11.: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Gasteroberseite von *Polyrhachis illaudata intermedia*. Man beachte die dichte, regelmäßige Behaarung. Die Haare könnten eventuell dazu beitragen, dass beim Untertauchen Luft am Körper hängenbleibt. Damit ließe sich die geringe mittlere Dichte der *Polyrhachis illaudata intermedia* erklären.

einem unter Wasser befindlichen Kraftsensor hängte. Aus den gemessenen Kräften berechnete ich mit Hilfe des Körpergewichts der Ameisen anschließend ihre mittlere Dichte. In [Abbildung 6.10](#) sind die mittleren Dichten der getesteten Ameisenarten dargestellt. Die einzelnen Arten sind dabei nach zunehmendem Körpergewicht angeordnet. Die Abbildung macht zwei überraschende Ergebnisse deutlich.

Zum einen hatten entgegen den Erwartungen nicht die *C. schmitzi*- sondern die *P. illaudata intermedia*-Ameisen die geringste mittlere Dichte (siehe [Tabelle 6.4](#)). Eine denkbare Ursache für die ungewöhnlich hohen Auftriebskräfte der *P. illaudata intermedia*-Ameisen war, dass die dichte Behaarung der Ameisen eventuell dazu führte, dass kleine Luftblasen an der Körperoberfläche hängen blieben und den Tieren zusätzlichen Auftrieb verliehen (siehe [Abb. 6.11](#)).

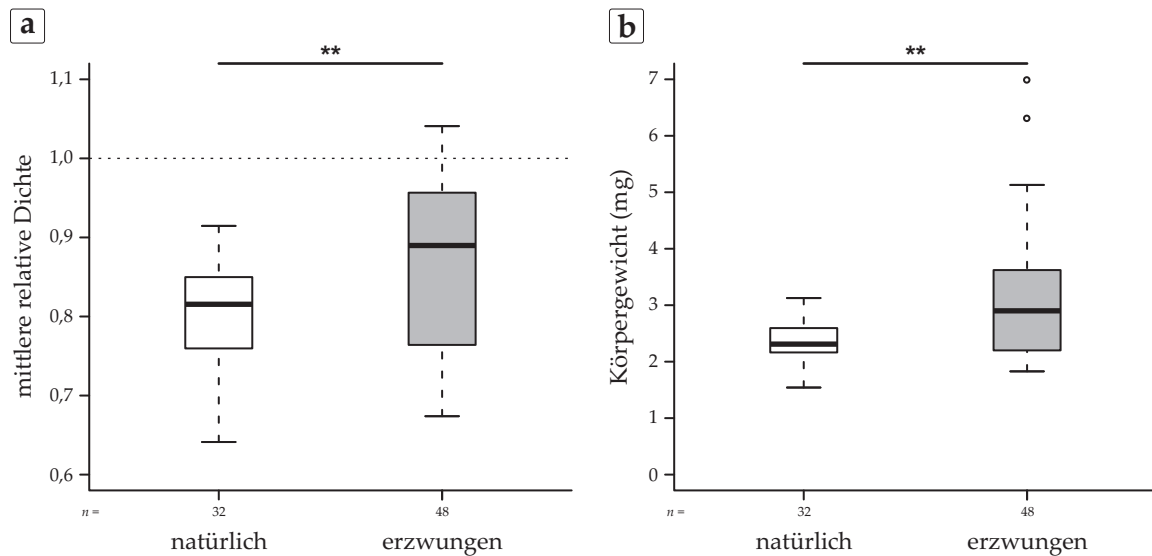


Abbildung 6.12.: (a) Vergleich der mittleren Dichte von im Freiland während des Tauchens gefangenen und zwangsweise untergetauchten *Camponotus schmitzi*-Ameisen. (b) Körpergewichte der im Freiland gefangenen und der zufällig für den Versuch ausgewählten Ameisen. Die Sterne geben das Signifikanzniveau der statistischen Tests an (Details siehe Text).

Das zweite unerwartete Ergebnis ist, dass 14,6% der getesteten *C. schmitzi*-Ameisen eine mittlere Dichte $\geq 1 \text{ g/cm}^3$ und damit keinen Auftrieb hatten. Dieses Ergebnis stand im völligen Gegensatz zu meinen bisherigen Freilandbeobachtungen. Um diesen Widerspruch zu klären, verglich ich in einem weiterführenden Versuch die mittlere Dichte der zufällig ausgewählten, erzwungen untergetauchten *C. schmitzi*-Ameisen mit der von natürlich im Freiland schwimmenden Tieren.

Dazu fing ich die natürlich schwimmenden Ameisen unter Wasser und hielt sie bis zur Messung permanent untergetaucht. Die in Abbildung 6.12 a dargestellten Ergebnisse zeigen, dass die mittlere Dichte bei den im Freiland gesammelten Tieren geringer war und keines der Versuchstiere Abtrieb hatte (Mann-Whitney-U-Test, $U = 486$, $p < 0,01$). Darüber hinaus variierte die mittlere Dichte der natürlich schwimmenden Ameisen in geringerem Maße.

Ein möglicher Grund für diese Unterschiede ist, dass ich beim ursprünglichen Versuch zufällig auch Tiere ausgewählt hatte, die unter natürlichen Bedingungen nicht in die Kannenflüssigkeit gegangen wären (z. B. Tiere, die gerade größere Mengen Nahrung aufgenommen hatten). Ein interessanter Aspekt in diesem Zusammenhang ist, dass die natürlich schwimmenden Tiere signifikant leichter waren und

insgesamt zu einem engeren Körpergewichtsbereich gehörten als die zufällig ausgewählten Ameisen (Mann-Whitney-U-Test, $U = 474,5$, $p < 0,01$; siehe Abb. 6.12 b). Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass nur Tiere einer bestimmten Größen- oder genauer gesagt Gewichtsklasse in der Kannenflüssigkeit furagieren.

6.2.2.2. Auftauchen von Körperteilen

Unter natürlichen Bedingungen tauchten die *C. schmitzi*-Ameisen in über 96% der Fälle so auf, dass sie anschließend ein normales Oberflächenschwimmen zeigten. Ähnlich wie bei den im vorherigen Abschnitt beschriebenen Auftriebskraftmessungen war die Situation bei Ameisen, die ich zum Schwimmen gezwungen hatte eine andere. Tauchte ich auf einem Korkstück sitzende Ameisen in einer Kanne unter, so kam es im Zuge des Auftauchvorgangs dieser Ameisen häufig vor, dass ein Teil der Beine entnetzte und die Tiere anschließend kein natürliches Schwimmen mehr zeigen konnten. Besonders häufig und stark trat dieser Effekt auf, wenn ich Ameisen in einem mit Regenwasser gefüllten Glasbassin untertauchte. Hier schien es als würden die Tiere insgesamt weiter aus der Flüssigkeit auftauchen und sie konnten in 100% der Fälle kein natürliches Schwimmverhalten zeigen.

Mögliche Faktoren die den Auftauchvorgang der Ameisen beeinflussen können sind, das Verhalten der Ameisen, die Benetzungseigenschaften ihres Körpers und die physikalischen Eigenschaften der Flüssigkeit, insbesondere die Oberflächenspannung. Auch eine kombinierte Wirkung mehrerer Faktoren ist denkbar.

Oberflächenspannung der Kannenflüssigkeit

Mit diesem Versuch wollte ich untersuchen, ob sich die Oberflächenspannung der Kannenflüssigkeit von *N. bicalcarata* von der von Wasser unterscheidet. Wäre dies der Fall, so ließe sich damit die Entnetzung der Beine von in einem Glasbassin schwimmenden *C. schmitzi*-Ameisen zumindest teilweise erklären. In mehreren unabhängigen Teilversuchen maß ich die Oberflächenspannung von 23 *N. bicalcarata*-Bodenkannen mit Hilfe der Kapillarsteigmethode und verglich die Werte anschließend mit den Ergebnissen von parallel durchgeführten Kontrollmessungen an Wasser. Die Ergebnisse der teilweise im Freiland und teilweise unter kontrollierten Laborbedingungen durchgeführten Messungen sind in Abbildung 6.13 dargestellt. Auffällig ist, dass die Oberflächenspannungen der Wasserproben durchweg deutlich geringer als

6. Ergebnisse

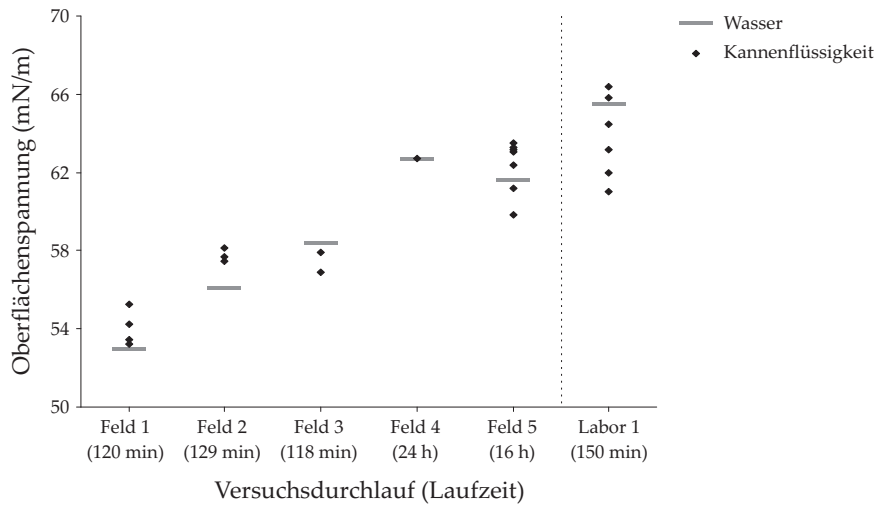


Abbildung 6.13.: Mit der Kapillarsteighöhen-Methode gemessene Oberflächenspannung der Kannenflüssigkeit von *Nepenthes bicalcarata*. Verschiedene Versuche mit jeweils 1–7 unterschiedlichen Kannen und Wasser als Referenz (grauer Querstrich: Mittelwert aus 1–4 parallelen Wassermessungen). Für die Messungen wurden die Kapillaren bis knapp unterhalb der Flüssigkeitsoberfläche abgesenkt, und nach der angegebenen Laufzeit die Steighöhe abgelesen.

der Literaturwert von ca. 72 mN/m waren. Dabei lieferten die Versuche mit langer Laufzeit im Gelände und der unter standardisierten Bedingungen („professionelle“ Kapillarenhalterung) durchgeführte Laborversuch noch die realistischsten Werte. Dementsprechend scheint die Laufzeit des Versuches einen wesentlichen Einfluss auf die Messgenauigkeit zu haben. Ein weiterer Grund für die niedrigen Werte ist, dass ich die Kapillaren für die Messungen nur ganz wenig in die Flüssigkeit eingetauchte. Dadurch musste die Flüssigkeit die Kapillare zunächst benetzen, was zu einer weiteren Erniedrigung der Steiggeschwindigkeit führte.

Eine quantitative Auswertung der Ergebnisse war aufgrund der zu geringen Laufzeiten dementsprechend nicht möglich. Da innerhalb eines jeden Teilversuches jedoch vergleichbare Bedingungen herrschten, konnte ich die Messwerte von Kannenflüssigkeiten und Wasser vergleichen. Dabei zeigte sich, dass die Oberflächenspannung der Kannenflüssigkeitsproben im Allgemeinen nahe an oder sogar über den Werten der Wasserproben lag. Es gibt somit keine Anhaltspunkte dafür, dass die Oberflächenspannung der Kannenflüssigkeit von *N. bicalcarata* geringer als diejenige von Wasser ist.

6.2.3. Analyse des Oberflächenschwimmens

In bisherigen Arbeiten, die sich mit dem Schwimmen von terrestrischen Insekten befassten, berichteten die Autoren, dass die untersuchten Tiere zur Fortbewegung im Wasser andere Bewegungsmuster als an Land benutzen (Miller, 1972; Franklin et al., 1977; Pflüger und Burrows, 1978; Cline et al., 2002). Beim Schwimmen ist, im Gegensatz zum Laufen, das gleichzeitige Bewegen beider Extremitäten eines Beinpaars besonders verbreitet. Um zu untersuchen, wie sich die *C. schmitzi*-Ameisen in der Kannenflüssigkeit fortbewegen, filmte ich natürlich schwimmende Ameisen mit einer Hochgeschwindigkeitskamera und führte anhand der Aufnahmen anschließend eine kinematische Analyse durch.

6.2.3.1. Kinematische Analyse des natürlichen Schwimmens

Zur Auswertung der Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen digitalisierte ich zunächst in jedem Einzelbild die Tarsenpositionen und vier weitere Körperkoordinaten. Anhand dieser Daten berechnete ich zur Charakterisierung des Schwimmverhaltens verschiedene kinematische Parameter. Um zu untersuchen, nach welchem Muster die *C. schmitzi*-Ameisen ihre Beine während des Schwimmens bewegen, sah ich mir das Schritt-, oder genauer gesagt „Schwimmmuster“ der Ameisen näher an.

Das üblicherweise bei der Analyse des Laufens von Tieren verwendete Schrittmuster zeigt die zeitliche Abfolge und Länge der Boden- und Luftphasen der einzelnen Beine während eines bestimmten Zeitraums. Da bei der Fortbewegung in einer Flüssigkeit keine Boden- und Luftphase existiert, unterschied ich bei den schwimmenden Ameisen stattdessen die Phasen, in der sich ein Tarsus in Richtung Gaster (Schlagphase) und in der er sich in Richtung Kopf (Rückholphase) bewegt.⁴

In Abbildung 6.14 ist die zeitliche Abfolge der Schlag- und Rückholphasen für die einzelnen Beine einer schwimmenden Ameise exemplarisch dargestellt. Daraus geht deutlich hervor, dass *C. schmitzi*-Ameisen beim Schwimmen die Vorder- und

⁴Die Phasendefinitionen für beide Fortbewegungsarten sind jedoch so gut wie analog, da sich ein Tarsus beim Laufen in der Bodenphase, relativ zur Ameise betrachtet, ebenfalls in Richtung Gaster, und in der Luftphase in Richtung Kopf bewegt. Allerdings stimmen während des Laufens die Umkehrpunkte in der Bewegungsrichtung der Tarsen nicht notwendigerweise mit dem Übergang von der Luft- zur Bodenphase oder umgekehrt überein, weshalb die Phasendefinitionen eben nicht hundertprozentig vergleichbar sind.

6. Ergebnisse

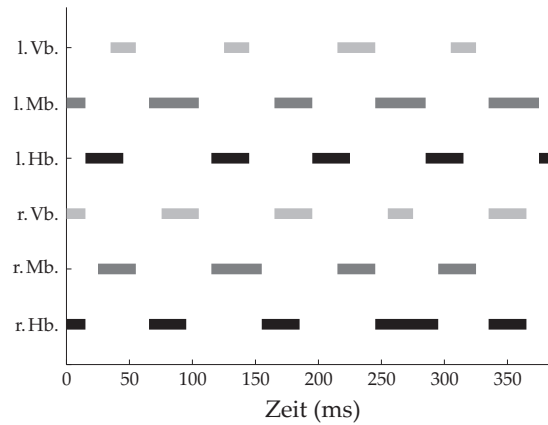


Abbildung 6.14.: „Schrittmuster“ einer schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameise. Die Balken stellen die Schlagphasen (Bewegung der Tarsen in Richtung Gaster) der einzelnen Beine dar. l. Vb. = linkes Vorderbein; l. Mb. = linkes Mittelbein; l. Hb. = linkes Hinterbein; r. Vb. = rechtes Vorderbein; r. Mb. = rechtes Mittelbein; r. Hb. = rechtes Hinterbein.

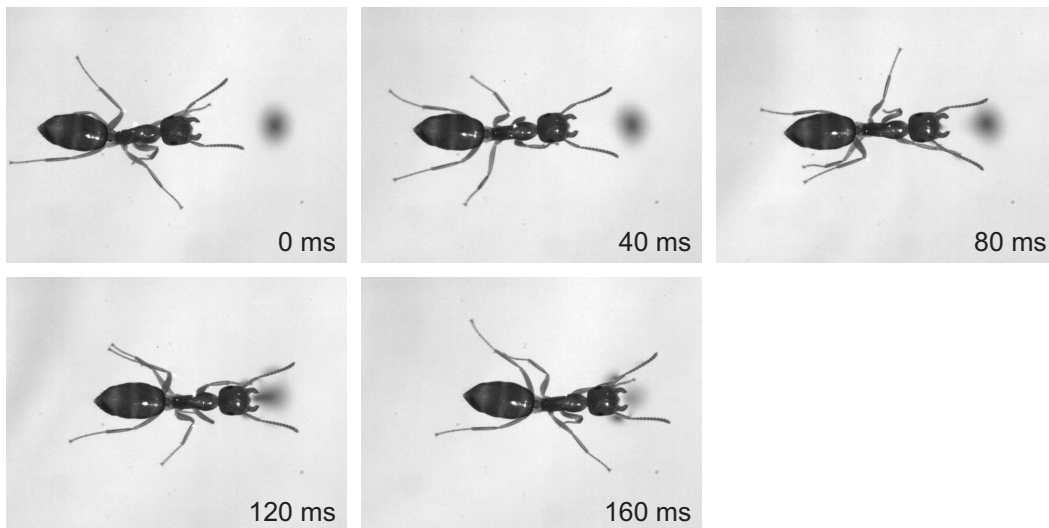


Abbildung 6.15.: Bildfolge einer schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameise. Dargestellt ist ein vollständiger Schrittzzyklus. Man beachte die Dreifußgang-typische Koordination der Beine. Bilder 1–3: Schlagphase linkes Vorder-, linkes Hinter- und rechtes Mittelbein; Bilder 3–5: Schlagphase der übrigen Beine.

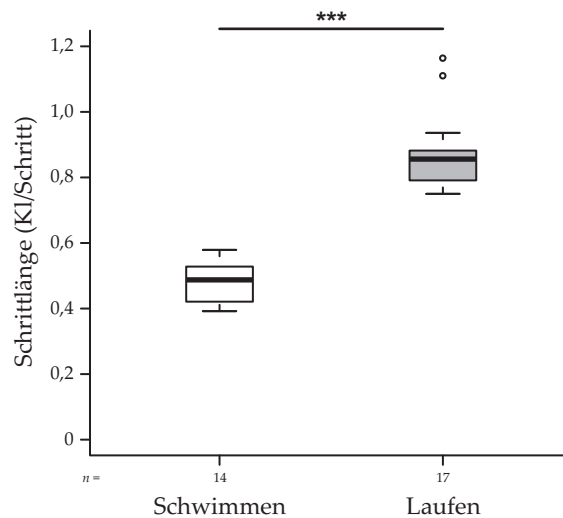


Abbildung 6.16.: Vergleich der Schrittlänge von natürlich schwimmenden und an Land laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Die Schrittlänge ist die pro Schritt zurückgelegte Entfernung und ist somit ein Maß für die Effizienz der Fortbewegungsart. Die Werte sind relative Längenangaben bezogen auf die Körperlänge (KI) der Ameisen. Die Sterne geben das Signifikanzniveau des statistischen Tests an (Details siehe Text).

Hinterbeine einer Körperseite simultan mit dem Mittelbein der anderen Seite bewegen (siehe Abb. 6.15). Damit ähnelt das Schwimmmuster prinzipiell dem für das Laufen von Ameisen typischen „Dreifußgang“. Um zu untersuchen, wie gleichartig die Bewegungsmuster von Schwimmen und Laufen bei *C. schmitzi* tatsächlich sind, führte ich anhand von verschiedenen kinematischen Parametern einen detaillierten Vergleich der beiden Fortbewegungsarten durch.

6.2.3.2. Kinematischer Vergleich von Schwimmen und Laufen

Für den Vergleich der beiden Fortbewegungsarten erfasste ich die Tarsen- und Körperkoordinaten von laufenden *C. schmitzi*-Ameisen analog zur Schwimm-Analyse durch Auswertung von Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen. In einem ersten Schritt stellte ich beide Fortbewegungsarten zunächst unabhängig von der Bewegungskoordination der einzelnen Beine einander gegenüber. Dabei zeigte sich, dass die schwimmenden Ameisen eine deutlich niedrigere Schrittlänge hatten (Mann-Whitney-U-Test, $U = 0$, $p < 0,001$; siehe Abb. 6.16). Die Schrittlänge gibt Auskunft darüber, welche Strecke ein Tier pro Schritt zurücklegt. Ein Schritt ist dabei als der Zeitraum definiert, den ein einzelnes Bein bei einer stereotypen Fortbewe-

6. Ergebnisse

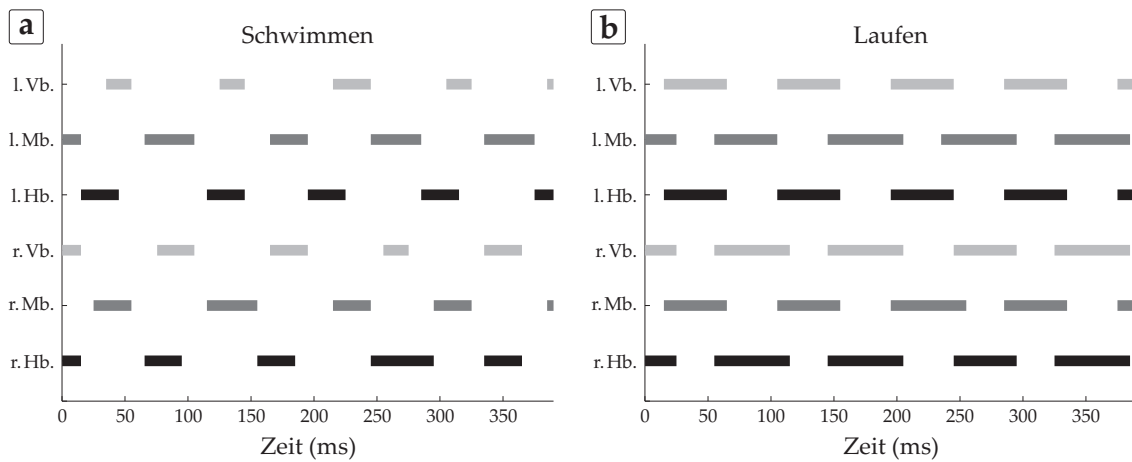


Abbildung 6.17.: Schrittmuster einer natürlich schwimmenden (a) und einer an Land laufenden (b) *Camponotus schmitzi*-Ameise. Die Balken stellen die Schlagphasen (Bewegung der Tarsen in Richtung Gaster) der einzelnen Beine dar. Man beachte die deutlich längeren Schlagphasen der Beine der laufenden Ameise (vgl. Abb. 6.18). l. Vb. = linkes Vorderbein; l. Mb. = linkes Mittelbein; l. Hb. = linkes Hinterbein; r. Vb. = rechtes Vorderbein; r. Mb. = rechtes Mittelbein; r. Hb. = rechtes Hinterbein.

gungsart benötigt, um wieder in eine bestimmte Stellung zurückzukehren. Die verringerte Schrittlänge der schwimmenden Ameisen war höchstwahrscheinlich eine Folge der höheren Viskosität des Mediums, in dem sich die Tiere fortbewegten und ist dementsprechend nicht als grundsätzlicher Unterschied zwischen beiden Fortbewegungsarten zu sehen. Generell bewegten sich die schwimmenden Ameisen mit einer durchschnittlichen Geschwindigkeit von $4,48 \pm 0,89$ Kl/s ($\bar{x}_{\text{Körperlänge}} = 5,44 \pm 0,44$ mm) und die laufenden mit durchschnittlich $12,09 \pm 3,47$ Kl/s ($\bar{x}_{\text{Körperlänge}} = 5,66 \pm 0,36$ mm) fort.

Entscheidend für die Beurteilung der Ähnlichkeit von Schwimmen und Laufen ist die vergleichende Analyse der Bewegungskoordination. Als Einstieg in diese sind in Abbildung 6.17 die charakteristischen Schrittmuster beider Fortbewegungsarten grafisch dargestellt. Dabei habe ich zur Gewährleistung der Vergleichbarkeit die Bewegungsphasen der einzelnen Tarsen für die Schwimm- und Laufdaten über die Umkehrpunkte der Bewegungsrichtung der Tarsen definiert (vgl. Abschn. 5.2.4.2). Aus der Abbildung geht hervor, dass die *C. schmitzi*-Ameisen, wie im vorherigen Abschnitt bereits postuliert, während des Laufens einen „Dreifußgang“ benutzen. Darüber hinaus zeigt die Abbildung, dass die Perioden, in der sich die Tarsen relativ zum Körper gasterwärts bewegen, beim Schwimmen kürzer zu sein scheinen als

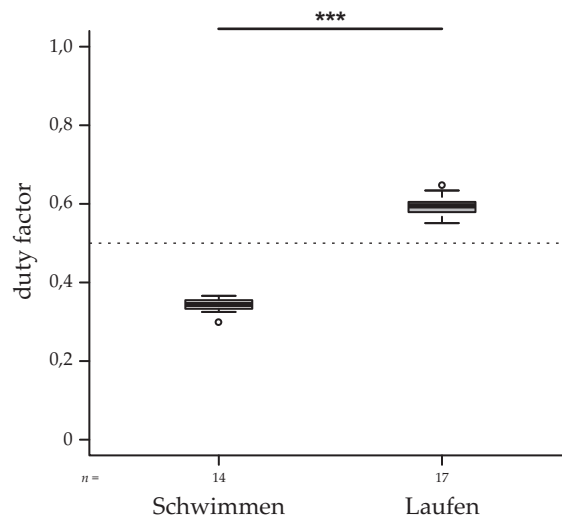


Abbildung 6.18.: Vergleich des mittleren „duty factor“ aller Beine von natürlich schwimmenden und and Land laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Der „duty factor“ gibt an, welchen zeitlichen Anteil die Schlagphase an der Gesamtdauer eines Schrittes hat. Die Sterne geben das Signifikanzniveau des statistischen Tests an (Details siehe Text).

beim Laufen. Um diese Frage quantitativ zu analysieren, bestimmte ich das zeitliche Verhältnis der Bewegungsphasen pro Schrittzyklus, den so genannten „duty factor“, für beide Fortbewegungsarten.

In [Abbildung 6.18](#) ist der „duty factor“ als Gesamtmittel aller Beine und aller Schrittzyklen dargestellt. Die statistische Analyse der Daten bestätigt den subjektiven Eindruck, dass sich die mittlere Länge der gasterwärtigen Tarsenbewegung zwischen beiden Fortbewegungsarten unterscheidet (T-Test, $t = -33,694$, $df = 29$, $p < 0,001$). So dauerte bei den schwimmenden *C. schmitzi*-Ameisen die Tarsenbewegung in Richtung Gaster im Mittel deutlich weniger als die halbe Zykluszeit an ($\bar{x} = 0,342$), während sie bei den laufenden Tieren immer mehr als 50% der Zykluszeit betrug ($\bar{x} = 0,595$). Dieser Unterschied zwischen den beiden Fortbewegungsarten beruht vermutlich darauf, dass beim Oberflächenschwimmen bestimmte Einschränkungen des „klassischen Dreifußgang“ wegfallen.

Für einen stabilen „Dreifußgang“ beim Laufen an Land ist es notwendig, dass der Schwerpunkt einer Ameise ständig innerhalb eines durch drei am Boden befindliche Tarsi aufgespannten Dreiecks liegt. Dementsprechend muss jedes einzelne Bein

6. Ergebnisse

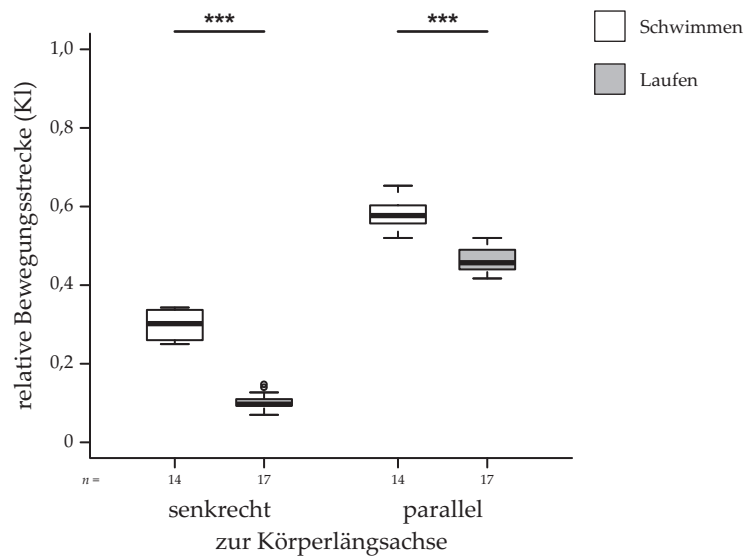


Abbildung 6.19.: Vergleich der mittleren Bewegungsstrecken der Tarsen aller Beine während eines Schrittes von natürlich schwimmenden und laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Die Bewegungsstrecken sind ein Maß für die Variation des senkrechten Abstandes der Tarsen zur Körperlängsachse und für die Amplitude der Schlag- bzw. Rückholbewegungen. Die Werte sind relative Längenangaben bezogen auf die Körperlänge (KI) der Ameisen. Die Sterne geben das Signifikanzniveau der statistischen Tests an (Details siehe Text).

mindestens die halbe Zykluszeit in Bodenkontakt⁵ sein bzw. einen „duty factor“ von mindestens 0,5 besitzen (Nishii, 2006). Im Gegensatz dazu werden die Ameisen beim Oberflächenschwimmen vom Wasser getragen und in ihrer Lage stabilisiert, weshalb keine Notwendigkeit mehr besteht, den klassischen „Dreifußgang“ mit „duty factor“ $\geq 0,5$ beizubehalten.

Der Wegfall der Interaktion mit dem Untergrund eröffnet den schwimmenden Ameisen auch eine größere Bewegungsfreiheit der Tarsen während eines Schrittes. Um zu untersuchen, ob die Ameisen diese Freiheit beim Schwimmen nutzen, verglich ich die Bewegungsstrecken der Tarsen beider Fortbewegungsarten. Zur Charakterisierung der Bewegungsstrecken berechnete ich die Variation des Tarsenabstandes senkrecht zur Körperlängsachse (x-Richtung, vgl. Abb. 5.6 b) und die Variation der Amplitude der Schlag- bzw. Rückholbewegung parallel zur Körperlängsachse (y-Richtung, vgl. Abb. 5.6 b) während eines Schrittes (siehe Abb. 6.19). Da ich

⁵Die Tatsache, dass ich die Bewegungsphasen der Tarsen für die Laufdaten anhand der Umkehrpunkte der longitudinalen Tarsenbewegung definiert habe, führt zu einer geringen Überschätzung dieses Effektes.

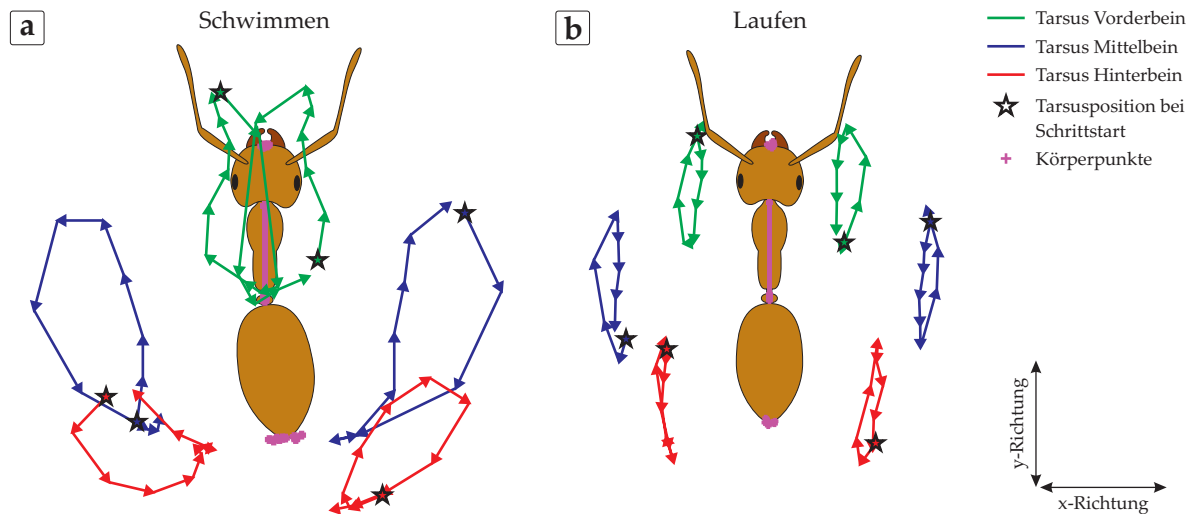


Abbildung 6.20.: Schematische Darstellung der typischen Bewegungsspuren der Tarsen während eines Schrittes bei natürlich schwimmenden (a) und laufenden (b) *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Zur Erstellung der Darstellungen wurden die Tarsen und vier weitere Körperpunkte aus Hochgeschwindigkeitsvideoaufnahmen digitalisiert und in ein Ameisenkoordinatensystem transformiert (mit Koordinatenursprung am Pronotum). Die Sterne markieren die Position der Tarsen zu Beginn des Schrittes. Die Pfeile zeigen die Richtungen und Entfernungen an, die die Tarsen innerhalb von 10 ms zurückgelegt haben. Beide Ameisen sind auf die gleiche Thoraxlänge skaliert.

sowohl die natürlich schwimmenden als auch die laufenden Ameisen nur mit einer Kamera von oben bzw. von unten filmte, handelt es sich bei den Bewegungsstrecken lediglich um eine zweidimensionale Projektion der dreidimensionalen Bewegung. Dementsprechend kann ich keine Aussage über Unterschiede der Tarsenbewegung in z-Richtung zwischen beiden Fortbewegungsarten treffen.

Die statistische Analyse der Daten zeigt, dass die Bewegungsstrecken der Tarsen bei den schwimmenden Ameisen in beiden Richtungen im Mittel signifikant größer als bei den laufenden Tieren waren (senkrecht: Welch-Test, $t = 18,153$, $df = 19,942$, $p < 0,001$; parallel: t-Test, $t = 9,482$, $df = 29$, $p < 0,001$). Die Unterschiede zwischen beiden Fortbewegungsarten waren dabei senkrecht zur Körperachse wesentlich größer als in paralleler Richtung. Um dies zu veranschaulichen, sind in [Abbildung 6.20](#) exemplarisch die Bewegungsmuster der Tarsen während eines Schrittzklus bei einer schwimmenden und einer laufenden *C. schmitzi*-Ameise einander gegenübergestellt. Die Abbildung zeigt, dass beim Laufen der senkrechte Abstand der Tarsen zur Körperlängsachse (x-Richtung) zwischen der Schlag- und der Rückholphase nur leicht variiert (siehe [Abbildung 6.20 b](#)). Demgegenüber verändert sich der senkrechte

6. Ergebnisse

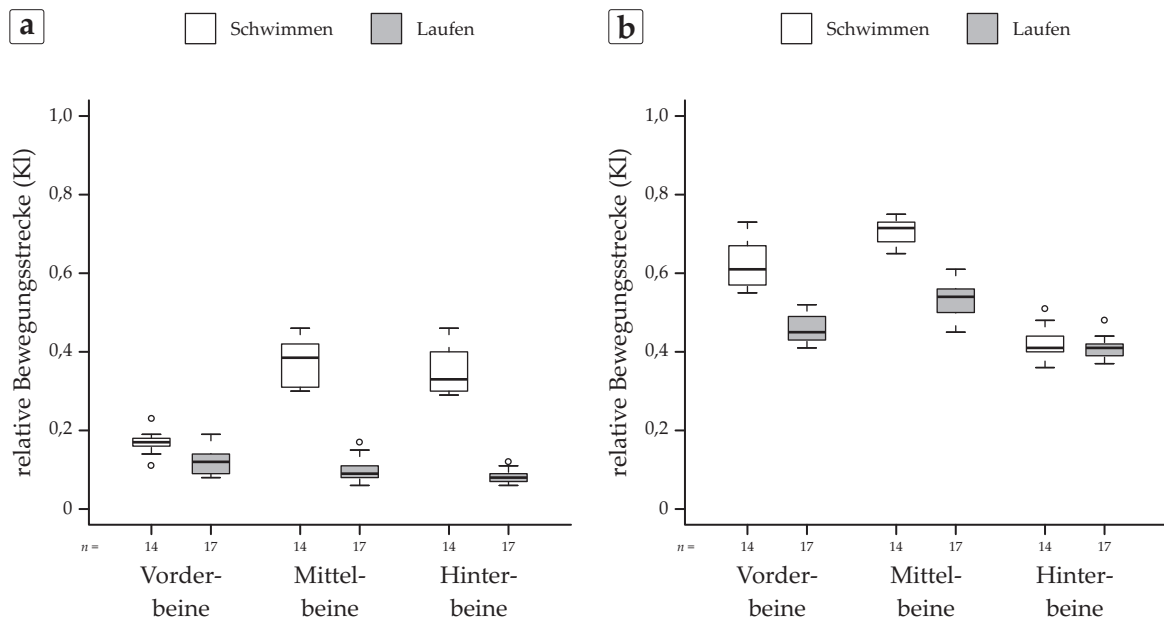


Abbildung 6.21.: Vergleich der Bewegungsstrecken der Tarsen der einzelnen Beinpaare während eines Schrittes von natürlich schwimmenden und laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. (a) Variation des senkrechten Abstandes der Tarsen zur Körperlängsachse der Ameisen. (b) Höhe der Amplitude der Tarsenbewegung parallel zur Körperlängsachse der Ameisen. Die Werte sind relative Längenangaben bezogen auf die Körperlänge (Kl) der Ameisen.

Abstand der Tarsen in Abhängigkeit von den Bewegungsphasen vor allem bei den Mittel- und Hinterbeinen schwimmender Ameisen während eines Schrittes deutlich (siehe Abbildung 6.20 a). Parallel zur Körperlängsachse (y-Richtung) basieren die signifikanten Unterschiede zwischen den Fortbewegungsarten vor allem auf den größeren Bewegungsstrecken der Vorder- und Mittelbeine bei den schwimmenden Ameisen (siehe Abb. 6.20).

Zur Stützung der Allgemeingültigkeit dieser Aussagen sind in Abbildung 6.21 die senkrechten und parallelen Tarsenbewegungen nach Beinpaaren getrennt für beide Fortbewegungsarten dargestellt. Insgesamt deuten die gefundenen Unterschiede darauf hin, dass beim Schwimmen neben den für den Vortrieb wichtigen Beinbewegungen entlang der Körperlängsachse, auch die Variation des senkrechten Abstandes der Tarsen zur Körperachse eine wichtige Rolle spielt.

Um die Auswirkungen der Unterschiede beim „duty factor“ und den Bewegungsstrecken der Tarsen auf die Schrittcharakteristik der beiden Fortbewegungsarten zu analysieren, berechnete ich die mittlere Bewegungsgeschwindigkeit der Tarsen wäh-

6. Ergebnisse

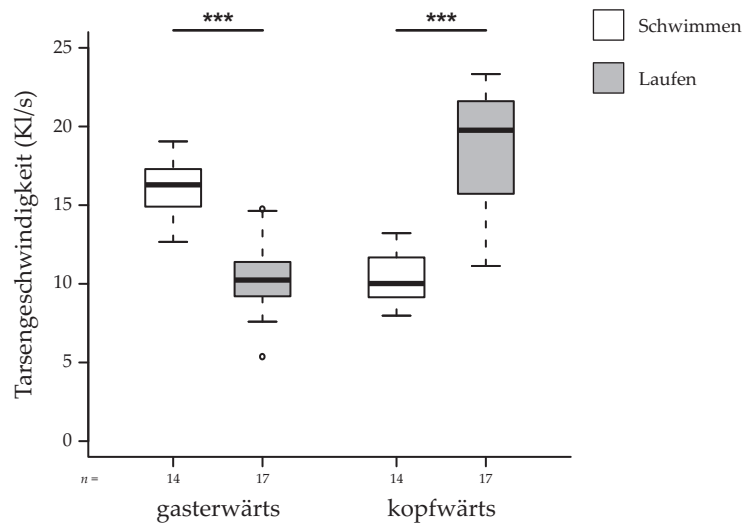


Abbildung 6.22.: Vergleich der mittleren Bewegungsgeschwindigkeiten der Tarsen aller Beine parallel zur Körperlängsachse von natürlich schwimmenden und laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Die Geschwindigkeiten sind nach Bewegungsrichtung der Tarsen getrennt. Die Sterne geben das Signifikanzniveau der statistischen Tests an (Details siehe Text). Die Werte sind relative Längenangaben bezogen auf die Körperlänge (KI) der Ameisen.

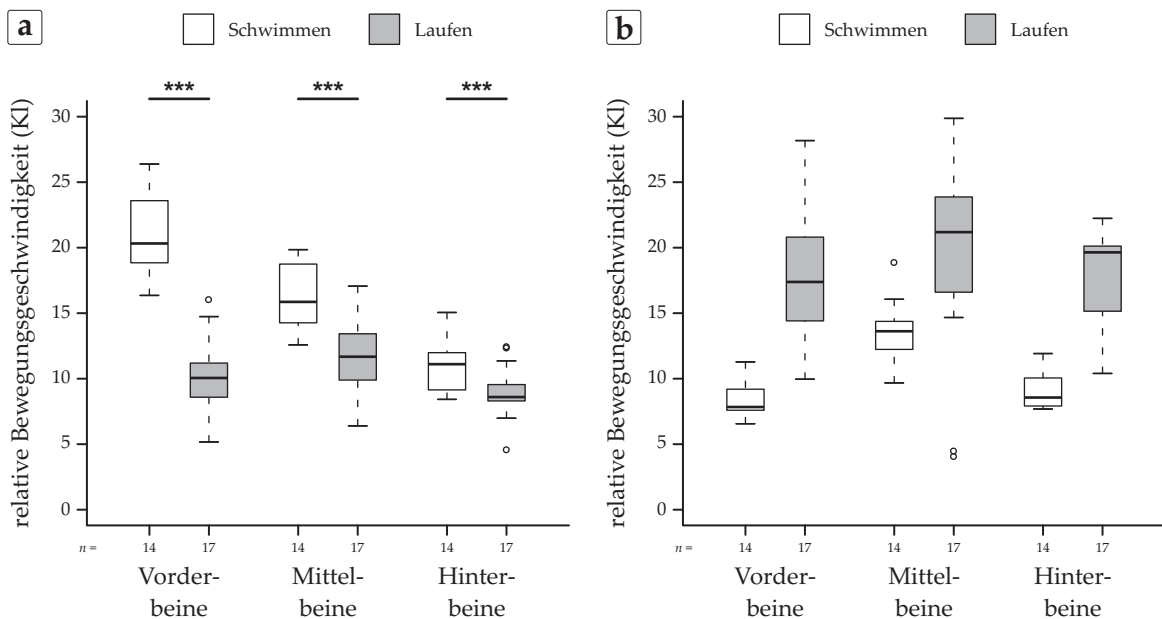


Abbildung 6.23.: Vergleich der nach Beinpaaren getrennt aufgetragenen Bewegungsgeschwindigkeit der Tarsen parallel zur Körperlängsachse von natürlich schwimmenden und laufenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Die Geschwindigkeiten sind nach Bewegungsrichtung der Tarsen getrennt: (a) Gasterwärtige Tarsenbewegung. (b) Kopfwärtige Tarsenbewegung. Die Sterne geben das Signifikanzniveau der statistischen Tests an (Details siehe Text). Die Werte sind relative Längenangaben bezogen auf die Körperlänge (KI) der Ameisen.

rend der beiden Bewegungsphasen eines Schrittes (siehe Abb. 6.22). Der Vergleich der Daten zeigt, dass die durchschnittliche Geschwindigkeit der gasterwärtigen Tarsenbewegung bei den schwimmenden Ameisen ($\bar{x} = 16,178$ Kl/s) über 50 % höher als bei den laufenden Tieren ($\bar{x} = 10,311$ Kl/s) war (t-Test, $t = 7,278$, $df = 29$, $p < 0,001$). Als Folge davon war die mittlere Geschwindigkeit der kopfwärtigen Tarsenbewegung bei den laufenden Ameisen deutlich höher ($\bar{x}_{\text{Schwimmen}} = 10,337$ Kl/s, $\bar{x}_{\text{Laufen}} = 18,474$ Kl/s; Welch-Test, $t = -8,642$, $df = 21,964$, $p < 0,001$).

Bei einer nach Beinpaaren getrennten Darstellung der Bewegungsgeschwindigkeiten (siehe Abb. 6.23) wird deutlich, dass sich die Tarsen der schwimmenden Ameisen während der Schlagphase mit ganz unterschiedlichen Geschwindigkeiten bewegten (einfaktorielle Varianzanalyse mit Messwiederholungen, $F_{2,26} = 82,184$, $p < 0,001$; Paarvergleiche (korrigiert nach Bonferroni) der einzelnen Beine: vorder vs. mittel: $p < 0,001$, vorder vs. hinter: $p < 0,001$, mittel vs. hinter: $p < 0,001$; siehe Abb. 6.23 a). Dabei war die Bewegungsgeschwindigkeit aller Beinpaare während der Schlagphase signifikant höher als während der Rückholphase (Einstichproben-t-Tests, Vorderbeine: $t = 15,613$, $p < 0,001$; Mittelbeine: $t = 3,298$, $p < 0,01$; Hinterbeine: $t = 3,853$, $p < 0,01$). Im Gegensatz dazu entsprach die Geschwindigkeit der gasterwärtigen Tarsenbewegung bei den laufenden Ameisen der Fortbewegungsgeschwindigkeit. Dies ist eine Folge des Bodenkontaktes der Tarsen während der Schlagphase. Bei den schwimmenden Ameisen fand also sowohl eine Entkopplung der Beinbewegung von der Fortbewegungsgeschwindigkeit, als auch eine Entkopplung der einzelnen Beine voneinander statt.

Insgesamt zeigen die durchgeführten Analysen, dass die Kinematik von Schwimmen und Laufen insbesondere im Hinblick auf das beiden Fortbewegungsarten zugrunde liegende Schrittmuster sehr ähnlich ist. Im Detail gibt es jedoch einige entscheidende Unterschiede, welche offensichtlich darauf beruhen, dass beim Schwimmen das Wasser eine stabile Lage der Ameisen gewährleistet und die Beinbewegungen dementsprechend zeitlich und räumlich viel flexibler sein können. Diese Unterschiede in der Charakteristik der Beinbewegungen, insbesondere die gegenüber dem Laufen erhöhte Bewegungsgeschwindigkeit der Tarsen während der Schlagphase, spielen für den Antrieb der schwimmenden Ameisen wahrscheinlich eine entscheidende Rolle. Um die Erzeugung von Vortrieb während des Schwimmens genauer zu untersuchen, analysierte ich das anhand von simultanen Hochgeschwindigkeits-

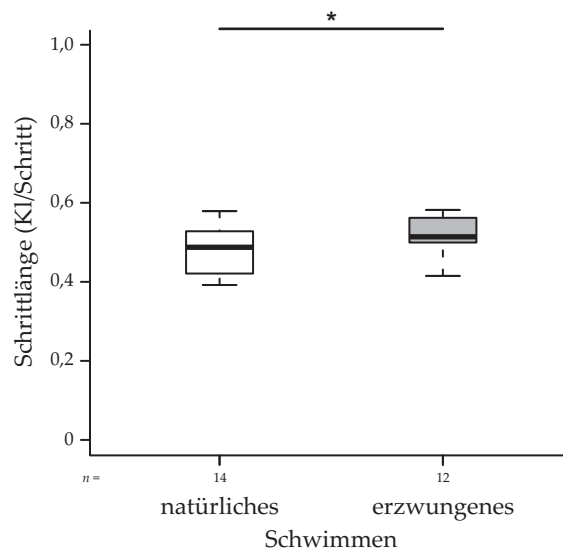


Abbildung 6.24.: Vergleich der Schrittlänge von natürlich und unter Zwang schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Die Sterne geben das Signifikanzniveau des statistischen Tests an (Details siehe Text). Die Werte sind relative Längenangaben bezogen auf die Körperlänge (KI) der Ameisen.

Videoaufnahmen aus mehreren Perspektiven rekonstruierte räumliche Bewegungsmuster der Tarsen schwimmender Ameisen.

6.2.3.3. 3D-Analyse der Schwimmbewegung

Für die 3D-Analyse der Schwimmbewegung filmte ich schwimmende Ameisen simultan aus zwei Perspektiven mit Hochgeschwindigkeitskameras und digitalisierte anhand der Videoaufnahmen die 2D-Koordinaten der Tarsen und vier weiterer Körperpunkte. Aus den Daten beider Perspektiven rekonstruierte ich anschließend mit Hilfe der DLT-Methode die 3D-Koordinaten der erfassten Punkte für jedes Einzelbild. Wie in Abschnitt 5.2.3.2 bereits ausführlich beschrieben, war es mir nicht gelungen, natürlich schwimmende Ameisen aus zwei Perspektiven zu filmen. Stattdessen ließ ich für die Analyse Ameisen in einem mit Regenwasser gefüllten Glasbassin schwimmen und filmte sie von unten und schräg seitlich. Um zu überprüfen, ob die Tiere unter diesen artifiziellen Bedingungen ein natürliches Schwimmverhalten zeigten, führte ich zunächst eine vergleichende kinematische Analyse vom erzwungenen und natürlichen Schwimmen durch.

6. Ergebnisse

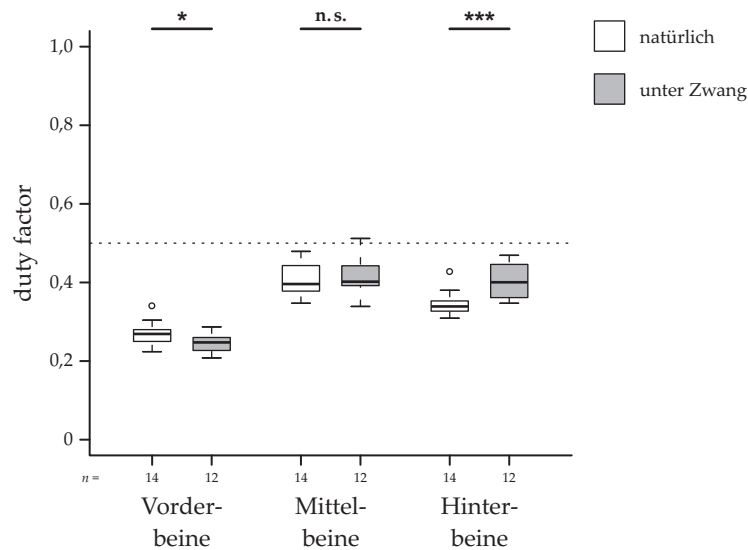


Abbildung 6.25.: Vergleich des nach Beinpaaren getrennt aufgetragenen „duty factor“ von natürlich und unter Zwang schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Der „duty factor“ gibt an, welchen zeitlichen Anteil die Schlagphase an der Gesamtdauer eines Schrittes hat. Man beachte, dass der „duty factor“ unabhängig von den Rahmenbedingungen (natürlich oder unter Zwang schwimmend) im allgemeinen deutlich niedriger als 0,5 ist (beim Laufen immer $\geq 0,5$; vgl. Abb. 6.18). Die Sterne geben das Signifikanzniveau der statistischen Tests an, n. s. steht für nicht signifikant (Details siehe Text).

Kinematischer Vergleich von erzwungenem und natürlichem Schwimmen

Für einen generellen Vergleich der Effizienz des Schwimmverhaltens in Abhängigkeit von den Versuchsbedingungen stellte ich zunächst die mittleren Schrittlängen der schwimmenden Ameisen einander gegenüber (siehe Abb. 6.24). Dabei stellte sich heraus, dass die unter Zwang schwimmenden Ameisen pro Schritt signifikant mehr Strecke zurücklegten als die natürlich schwimmenden (t-Test, $t = -2,0841$, $df = 24$, $p < 0,05$). Dieses Ergebnis zeigt, dass die Ameisen im Glasbassin nicht weniger effizient schwammen als unter natürlichen Bedingungen.

Ein weiterer für den Vergleich der beiden Bedingungen wichtiger Parameter ist der „duty factor“. Dieser gibt Auskunft über die zeitliche Koordination der Tarsenbewegungen während eines Schrittes. In Abbildung 6.25 ist der mittlere „duty factor“ für die einzelnen Beinpaare dargestellt. Die statistische Analyse zeigt, dass es bei der mittleren Länge der Schlagphase der Vorder- und Hinterbeine signifikante Unterschiede zwischen beiden Versuchsbedingungen gab (Vorderbeine: t-Test, $t = 2,222$, $df = 24$, $p < 0,05$, Mittelbeine: t-Test, $t = -0,149$, $df = 24$, $p = 0,883$, Hinterbeine:

6. Ergebnisse

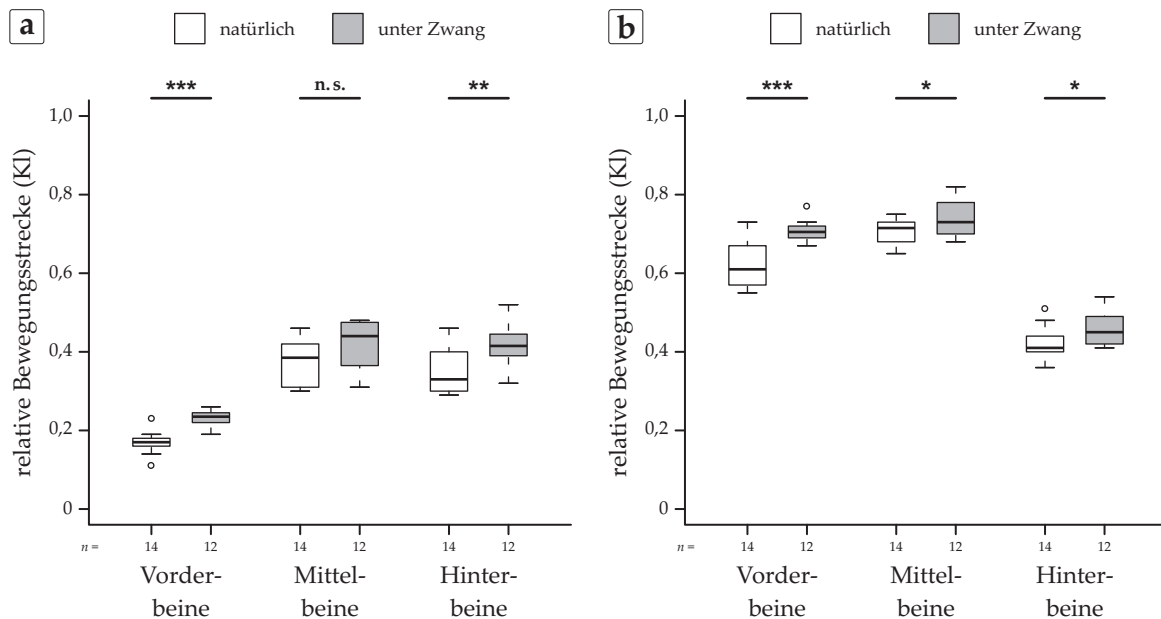


Abbildung 6.26.: Vergleich der Bewegungsstrecken der Tarsen der einzelnen Beinpaare während eines Schrittes von natürlich und unter Zwang schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. (a) Variation des senkrechten Abstandes der Tarsen zur Körperlängsachse der Ameisen. (b) Höhe der Amplitude der Tarsenbewegung parallel zur Körperlängsachse der Ameisen. Die Werte sind relative Längenangaben bezogen auf die Körperlänge (Kl) der Ameisen. Die Sterne geben das Signifikanzniveau der statistischen Tests an, n. s. steht für nicht signifikant (Details siehe Text, vgl. Tabelle 6.5).

Mann-Whitney-U-Test, $U = 18$, $p < 0,001$). Die Ursache für den Unterschied bei den Vorderbeinen liegt wahrscheinlich darin begründet, dass ich die natürlich schwimmenden Ameisen aus der Aufsicht und die unter Zwang schwimmenden Ameisen von unten filmte. Da sich die Tarsen der Vorderbeine während eines Schrittzklus beim Übergang von der Schlag- in die Rückholphase unterhalb des Thorax befanden, konnte ich diese in den Aufsicht-Videos nicht korrekt digitalisieren und überschätzte daher die Länge der Schlagphase bei den natürlich schwimmenden Ameisen. Bei den Hinterbeinen gab es diese Schwierigkeiten nicht, so dass der höhere „duty factor“ der unter Zwang schwimmenden Ameisen hier eventuell auf ein verändertes Verhältnis der Bewegungsphasen hindeutet.

Neben der zeitlichen Bewegungskoordination („duty factor“) ist für die 3D-Analyse der Schwimmbewegungen vor allem die räumliche Tarsenbewegung essentiell. Um zu untersuchen ob es diesbezüglich Unterschiede zwischen den beiden Versuchsbedingungen gab, verglich ich die zur Körperlängsachse senkrechten und

6. Ergebnisse

Tabelle 6.5.: Statistik des Vergleiches der Bewegungsstrecken der Tarsen von natürlich und unter Zwang schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Verglichen wurde die mittlere Variation des Abstandes der Tarsen senkrecht zur Körperlängsachse und die mittlere Amplitude der Tarsenbewegung parallel zur Körperlängsachse (Details siehe Text, vgl. Abb. 6.26). t = t-Test, W = Welch-Test, U = Mann-Whitney-U-Test.

Beinpaar	Bewegungsrichtung relativ zur Körperlängsachse					
	senkrecht			parallel		
	Test	Test-Parameter	<i>p</i>	Test	Test-Parameter	<i>p</i>
Vorderes	t	t = -6,429, df = 24	< 0,001	W	t = -5,205, df = 19,112	< 0,001
Mittleres	U	U = 46,5	0,0562	t	t = -2,247, df = 24	< 0,05
Hinteres	t	t = -2,88, df = 24	< 0,01	t	t = -2,229, df = 24	< 0,05

Tabelle 6.6.: Statistik des Vergleiches der mittleren Bewegungsgeschwindigkeiten der Tarsen von natürlich und unter Zwang schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Der Vergleich wurde getrennt nach Schlag- und Rückholphase für die einzelnen Beinpaare durchgeführt (Details siehe Text, vgl. Abb. 6.27). t = t-Test, W = Welch-Test, U = Mann-Whitney-U-Test.

Beinpaar	Bewegungsphase					
	Schlagphase			Rückholphase		
	Test	Test-Parameter	<i>p</i>	Test	Test-Parameter	<i>p</i>
Vorderes	t	t = -4,892, df = 24	< 0,001	U	U = 28	< 0,01
Mittleres	t	t = -0,916, df = 24	0,369	t	t = -0,993, df = 24	0,331
Hinteres	t	t = 1,0137, df = 24	0,321	t	t = -0,2014, df = 24	0,842

parallelen Bewegungsstrecken der Tarsen von natürlich und unter Zwang schwimmenden Ameisen.⁶ In Abbildung 6.26 sind die mittleren Bewegungsstrecken für die einzelnen Beinpaare dargestellt. Aus der Abbildung geht deutlich hervor, dass die Tarsen der unter Zwang schwimmenden Ameisen während eines Schrittes im Allgemeinen sowohl senkrecht als auch parallel zur Körperlängsachse größere Strecken zurücklegten (Statistik siehe Tabelle 6.5). Die durchweg positiven Veränderungen der Bewegungsstrecken deuten darauf hin, dass die unter Zwang schwimmenden Ameisen keine reduzierten oder bei einzelnen Beinpaaren modifizierten Tarsenbewegungen ausführten.

Ob die Unterschiede beim „duty factor“ und bei den Bewegungsstrecken der

⁶Wie beim Vergleich zwischen Laufen und Schwimmen handelt es sich wiederum nur um eine 2D-Projektion der Bewegungsstrecken. Dementsprechend kann ich eventuelle Unterschiede der Beinbewegungen senkrecht zur Bildebene (z-Richtung) nicht identifizieren.

6. Ergebnisse

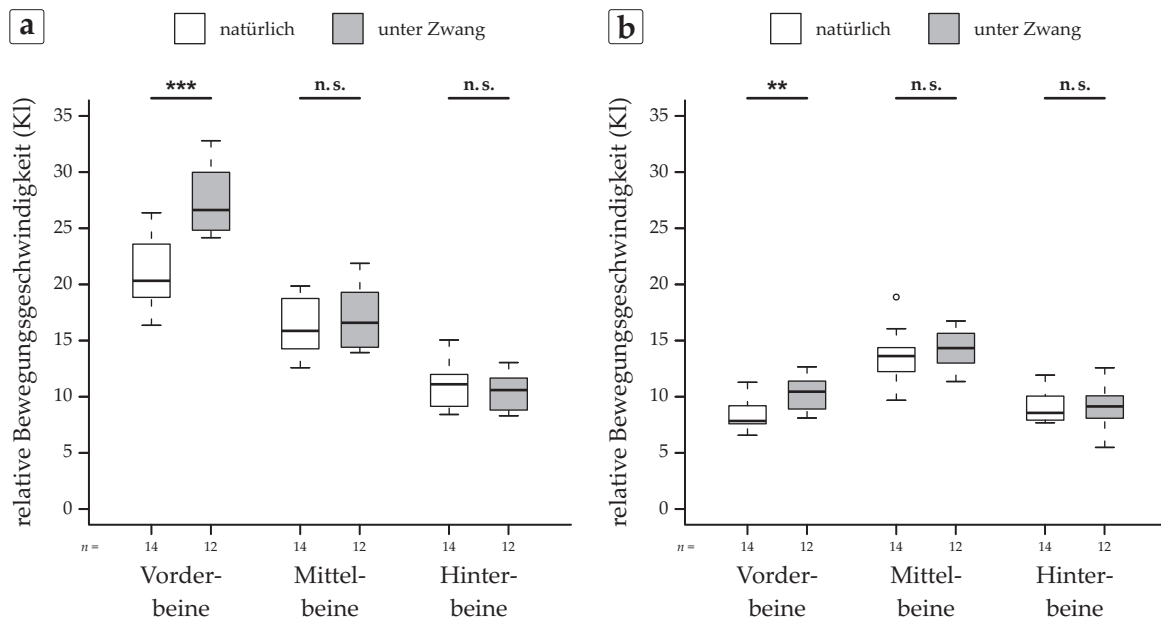


Abbildung 6.27.: Vergleich der nach Beinpaaren getrennt aufgetragenen Bewegungsgeschwindigkeit der Tarsen parallel zur Körperlängsachse von natürlich und unter Zwang schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen. Die Geschwindigkeiten sind nach der Bewegungsrichtung der Tarsen getrennt: (a) Gasterwärtige Tarsenbewegung. (b) Kopfwärtige Tarsenbewegung. Die Werte sind relative Längenangaben bezogen auf die Körperlänge (KI) der Ameisen. Die Sterne geben das Signifikanzniveau der statistischen Tests an, n. s. steht für nicht signifikant (Details siehe Text, vgl. Tabelle 6.5).

Tarsen einen Einfluss auf die Dynamik des Schwimmverhaltens der unter Zwang schwimmenden Ameisen hatte, untersuchte ich anhand der Bewegungsgeschwindigkeit der Tarsen während der Schlag- und der Rückholphase (siehe Abb. 6.27). Die statistische Analyse der Daten zeigt, dass sich lediglich die Tarsen der Vorderbeine bei den im Glasbassin schwimmenden Ameisen signifikant schneller als bei den natürlich schwimmenden Tieren bewegten (Statistik siehe Tabelle 6.6). Ein Teil dieses Effektes ist auf die weiter oben beschriebenen Schwierigkeiten bei der Digitalisierung der Vordertarsen der in den Kannen schwimmenden Ameisen zurückzuführen.

Die vergleichende Analyse hat gezeigt, dass es in Abhängigkeit von den Versuchsbedingungen einige Veränderungen bei den kinematischen Parametern gab. Die Richtung und Stärke dieser Unterschiede geben jedoch keinen Hinweis auf ein durch die artifizialen Bedingungen gestörtes Schwimmverhalten der *C. schmitzi*-Ameisen. Viel mehr scheint bei den Ameisen ein festgelegtes Schwimmprogramm

abzulaufen, dessen Kinematik lediglich durch die physikalischen Eigenschaften der Flüssigkeit, in der die Ameisen schwimmen, beeinflusst wird. Ich gehe daher davon aus, dass auch die im Glasbassin untersuchten Ameisen ein natürliches Schwimmverhalten zeigten und ich dementsprechend allgemeingültige Aussagen auf Basis der 3D-Analyse treffen kann.

3D-Bewegungsmuster der Tarsen

Neben der Frage, welche Bewegungen die Beine der *C. schmitzi*-Ameisen während des Schwimmens ausführen, wollte ich mit Hilfe der 3D-Analyse vor allem herausfinden, wie sie dabei Vortrieb erzeugen. Um dies zu untersuchen generierte ich durch Transformation aus den globalen Raumkoordinaten der digitalisierten Körperpunkte die 3D-Bewegungsmuster der Tarsen relativ zum Ameisenkörper. Für die Analyse verwendete ich die 3D-Tarsenbewegung während eines Schrittes von drei Ameisen und die 2D-Tarsenbewegungen (Unteransicht) über mehrere Schrittzyklen von 12 Ameisen.

In Abbildung 6.28 ist die Tarsenbewegung einer schwimmenden Ameise während eines Schrittzklus in der Aufsicht und Seitenansicht exemplarisch dargestellt. Jeder Pfeil repräsentiert die Bewegungsrichtung und Geschwindigkeit des jeweiligen Tarsus zwischen zwei Einzelbildern (Zeitabstand: 10 ms). Zur besseren Übersichtlichkeit ist in der Seitenansicht nur ein halber Schrittzklus, also die Bewegung der Tarsen von Vorder- und Hinterbein der einen und des Mittelbeins der anderen Körperseite dargestellt.

Für Aussagen über die Erzeugung von Vortrieb bei schwimmenden *C. schmitzi*-Ameisen ist neben der Position und Bewegungsgeschwindigkeit der Tarsen auch die Information über die jeweiligen Beinstellungen relevant. Um entsprechende Informationen in die Analyse der 3D-Bewegungsmuster einbeziehen zu können, filmte ich zusätzlich noch schwimmende Ameisen aus der Seiten- und Ventralansicht mit zwei Hochgeschwindigkeitskameras. Zur Veranschaulichung der charakteristischen Beinbewegung ist in Abbildung 6.29 beispielhaft die Einzelbildsequenz eines Schrittzklus einer schwimmenden Ameise dargestellt. Ich werde im Folgenden die Ergebnisse der 3D-Analyse des Oberflächenschwimmens anhand der Abbildungen 6.28 und 6.29 im Detail erläutern.

Wie bereits im Freiland beobachtet (vgl. Abschn. 6.2.1), verblieb der Körper der

6. Ergebnisse

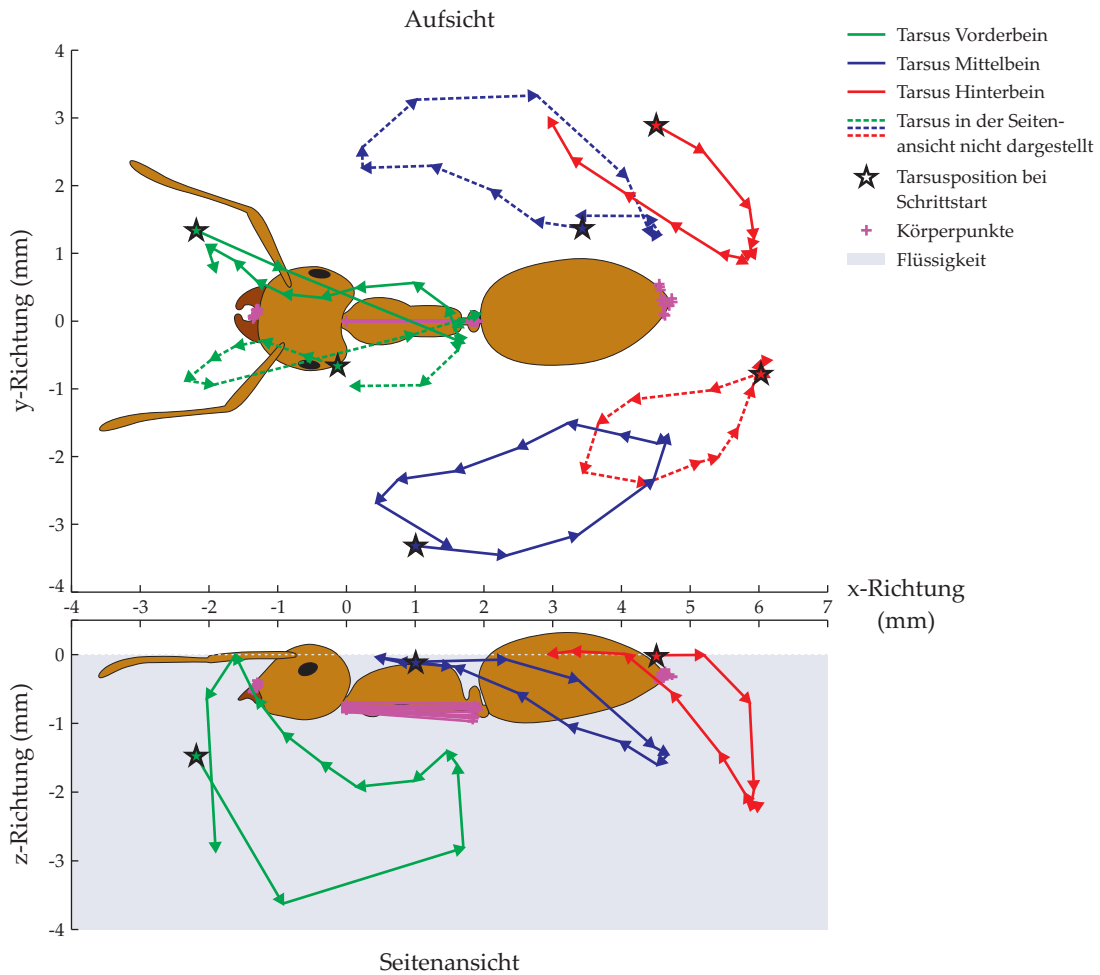


Abbildung 6.28.: Schematische Darstellung der typischen Bewegungsspuren der Tarsen während eines Schrittes bei schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameisen aus der Auf- und Seitenansicht. In der Seitenansicht ist die Wasseroberfläche durch die gestrichelte Linie symbolisiert. Die Darstellung ist das Ergebnis der DLT-gestützten Rekonstruktion der dreidimensionalen Tarsenbewegungen aus simultan aus zwei Kameraperspektiven aufgezeichneten Hochgeschwindigkeitsvideoaufnahmen. Die Sterne markieren die Position der Tarsen zu Beginn des Schrittes. Die Pfeile zeigen die Richtungen und Entfernungen an, die die Tarsen innerhalb von 10 ms zurückgelegt haben.

6. Ergebnisse

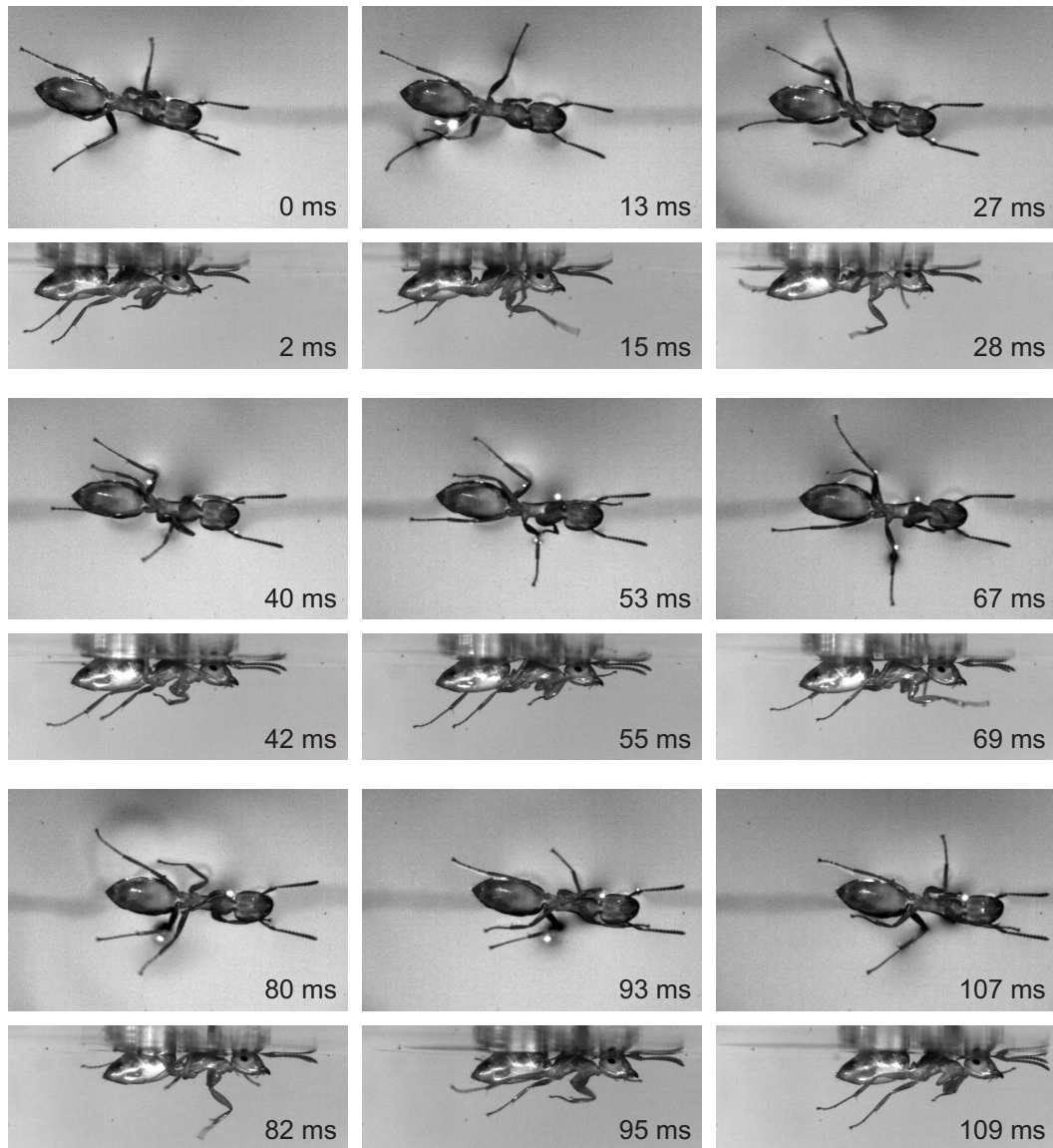


Abbildung 6.29.: Bildfolge des Oberflächenschwimmens einer unter Zwang schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameise aus zwei Kameraperspektiven (Aufsicht und Seitenansicht). Man beachte, dass die beiden Kameras nicht perfekt synchron waren und einen konstanten zeitlichen Versatz von 2 ms hatten.

Ameisen während des Schwimmens größtenteils unterhalb der Flüssigkeitsoberfläche (vgl. Abb. 6.28 und 6.29). Auch die Antennen und Beine blieben, wenn teilweise auch nur knapp, unterhalb des Oberflächenfilms. Dass sich in der schematischen Seitenansicht ein Tarsus einmal knapp oberhalb der Flüssigkeitsoberfläche befindet, ist auf Ungenauigkeiten bei der Digitalisierung und/oder Kalibrierung zurückzuführen. Die Schwimmbewegungen der Beine waren je nach Beinpaar unterschiedlich. Im Folgenden stelle ich die charakteristischen Bewegungsabläufe daher für jedes Beinpaar im einzelnen vor.

Die Tarsen der Vorderbeine bewegten sich während der Schlagphase schnell auf einer, aus der Aufsicht betrachtet, geraden Linie in Richtung Petiolus und tauchten dabei tief in die Flüssigkeit ein. Dabei überschritten die Tarsen die Körpermittellinie. Diese Bewegung ist der Schlagphase beim menschlichen Kraulschwimmen sehr ähnlich. Während der Rückholphase wurden die Tarsen in einer deutlich langsameren Bewegung auf einer, von oben betrachtet, s-förmigen Bahn wieder nach vorne geführt (vgl. Abb. 6.28). Dabei waren die Beingelenke weitestgehend angewinkelt (vgl. Abb. 6.29), so dass die Tarsen bei einer deutlich verringerten Eintauchtiefe auf einer in der Seitenansicht sichelförmigen Bahn zurückgeführt wurden.

Die Tarsen der Mittelbeine bewegten sich von oben gesehen auf einer eher „bananenförmigen“ Bahn. Der Grund hierfür war, dass die Beine während der Schlagphase voll gestreckt waren, wohingegen die Rückholbewegung mit angewinkelter Femur und rückwärtig gebogenen Tarsalsegmenten erfolgte (vgl. Abb. 6.29). Dabei war der Geschwindigkeitsunterschied zwischen beiden Phasen jedoch nicht so ausgeprägt wie bei den Tarsen der Vorderbeine. Von der Seite gesehen befanden sich die Tarsen der Mittelbeine zu Beginn der Schlagphase knapp unterhalb des Flüssigkeitsfilms und bewegten sich während des Schlages zunächst parallel zur Flüssigkeitsoberfläche und dann schräg abwärts. Während dieser Bewegung waren die Mittelbeine gestreckt und es fand eine Rotation um das Coxa-Femur-Gelenk statt. Die nach schräg unten gerichtete Bewegung der Mittelbeine während der Schlagphase ist notwendig, da es sonst zu Konflikten mit den in der Rückholphase befindlichen Hinterbeinen kommen würde. Dementsprechend „tauchten“ die Mittelbeine quasi unter den Hinterbeinen durch.

Die Tarsen der Hinterbeine bewegten sich von oben gesehen auf einer mehr oder weniger elliptischen Bahn (vgl. Abb. 6.28). Dabei unterschieden sich wie bei den

Mittelbein die Bewegungsgeschwindigkeiten der Tarsen zwischen den Schrittphasen kaum (vgl. Abschn. 6.2.3.3). Auffällig war jedoch, dass die Tarsen beim Übergang von der Schlag- in die Rückholphase für eine gewisse Zeit in der Maximalposition verweilten. Der durchschnittlich kürzere „duty factor“ der Hinterbeine bei natürlich schwimmenden Ameisen deutet darauf hin, dass dieser Effekt eventuell ein Artefakt war (vgl. Abschn. 6.2.3.3). Aus der seitlichen Perspektive betrachtet war die Tarsenbewegung von Hinter- und Mittelbeinen ähnlich, wobei die Tarsen der Hinterbeine steiler abtauchten.

Diskussion

Im ersten Teil meiner Arbeit habe ich gezeigt, dass die Kannen von *Nepenthes bicalcarata* funktionstüchtige und unter bestimmten Bedingungen sehr effiziente Insektenfallen sind. Im Gegensatz zu anderen Ameisen, die sich auf der Suche nach Nahrung nur gelegentlich auf den Kannen aufhalten, verbringen die *Camponotus schmitzi*-Ameisen ihr gesamtes Leben im Umfeld der Kannen. Jedes Mal, wenn die Ameisen unter das Peristom laufen oder an den zahnförmigen Nektarien unterhalb des Deckels und in der Kannenflüssigkeit furagieren, müssen sie die, dem Fang und/oder der Retention von Beutetieren dienenden Mechanismen der Kannen überwinden. Ziel der im zweiten Teil meiner Arbeit durchgeführten Untersuchungen war es daher herauszufinden, welche mechanischen Anpassungen die *C. schmitzi*-Ameisen für das Leben auf *N. bicalcarata* besitzen. Ich konzentrierte mich dabei auf die Fragen, wie es den Ameisen gelingt den Peristom-Fangmechanismus zu umgehen und welche Anpassungen sie besitzen um in der Kannenflüssigkeit tauchend und schwimmend nach Nahrung zu suchen.

7.1. Peristomlauffähigkeit

Die *C. schmitzi*-Ameisen halten sich meist in den Domatien oder innerhalb der Kannen auf, so dass sie das Peristom immer wieder in der einen oder anderen Richtung überqueren müssen. Dabei sind die Ameisen besonders nachts und während Regenfällen aktiv (eigene Beobachtungen), also in Zeiten, in denen die Peristome nass und dementsprechend rutschig sind.

Meine Untersuchungen haben gezeigt, dass die *C. schmitzi*-Ameisen im Gegensatz

zu generalistischen Ameisen ohne Schwierigkeiten über das nasse Peristom laufen können ohne abzustürzen. Gründe für die gute Peristomlauffähigkeit der Ameisen sind entweder ein speziell angepasstes Laufverhalten oder eine verbesserte Leistung ihrer Haftstrukturen auf der nassen Peristomoberfläche, oder eine Kombination aus beidem.

Die Analyse der Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen von auf nassen Peristomen laufenden *C. schmitzi*-Ameisen ergab, dass die *C. schmitzi*-Ameisen während des Laufens auf dem nassen Peristom prinzipiell einen typischen „Dreifußgang“ zeigen. Wenn ihre Beine stark rutschen wechseln die Ameisen allerdings in einen „Vier“- oder „Fünfußgang“ bis sie wieder besseren Halt finden. Abgesehen von der Gangart könnten für die Peristomlauffähigkeit der Ameisen jedoch auch andere Verhaltensparameter wie Körper- und Beinhaltung eine wichtige Rolle spielen. Um dies zu untersuchen wäre eine vergleichende kinematische Analyse von *C. schmitzi*-Ameisen, die auf trockenen und nassen Peristomen und auf einer ebenen Kontrolloberfläche laufen, notwendig. Da ich bisher keine solche Analyse durchgeführt habe, kann ich lediglich sagen, dass ich bisher keine deutlichen Hinweise für ein spezialisiertes Laufverhalten finden konnte.

Im Hinblick auf die Leistung der Haftstrukturen deuten die Ergebnisse der Laufversuche (Peristomlaufen mit manipulierten Tarsen, und Laufen auf einer benetzten Glasoberfläche) darauf hin, dass die Arolien der *C. schmitzi*-Ameisen eine entscheidende Rolle für ihre herausragende Lauffähigkeit auf flüssigkeitsbenetzten Oberflächen spielen. Insbesondere die Ergebnisse der Laufversuche auf einer vertikalen, flüssigkeitsbenetzten Glasoberfläche, auf der ein Einsatz der Krallen nicht möglich war, stützen diese Annahme. Die Tatsache, dass die *C. schmitzi*-Ameisen gut auf einer nassen Oberfläche laufen können, deren Struktur sich stark von der des Peristoms unterscheidet, lässt darüber hinaus den Schluss zu, dass die Peristomlauffähigkeit der Ameisen nicht auf einer speziell an das Peristom angepassten Kinematik basiert. Worauf beruht die besondere Leistungsfähigkeit der Arolien der *C. schmitzi*-Ameisen?

Eine mögliche Antwort auf diese Frage ist, dass die *C. schmitzi*-Ameisen ihre Arolien geschickter einsetzen können als generalistische Ameisen. Wie in Abschnitt 4.1 beschrieben ist die generelle Voraussetzung für einen erfolgreichen Einsatz der Arolien, dass diese sehr nah an die Peristomoberfläche gebracht werden. Im Fall ei-

nes nassen Peristoms oder einer benetzten Glasoberfläche bedeutet dies, dass beim Aufsetzen eines Tarsus zunächst die Flüssigkeit zwischen Tarsus und Oberfläche verdrängt werden muss. Das heißt, je länger eine Ameise für diesen Prozess benötigt, desto länger kann sie auf dem nassen Untergrund keine nennenswerte Reibung (und vermutlich auch Adhäsion) erzeugen. Dementsprechend wäre es denkbar, dass die *C. schmitzi*-Ameisen eine Anpassung besitzen, die es ihnen ermöglicht, ihre Tarsen schneller als andere Ameisenarten an den Untergrund anzunähern. Sofern der Flüssigkeitsfilm zwischen Tarsus und Oberfläche dick ist, wäre für eine schnelle Annäherung eine möglichst kleine Stirnfläche, eine hohe Annäherungsgeschwindigkeit und ein hoher Druck vorteilhaft. Im Nahbereich spielt darüber hinaus auch die Topografie der Fläche, die in Kontakt gebracht werden soll, eine wichtige Rolle (siehe [Persson, 2007](#)). Für ein schnelles Abfließen der Flüssigkeit wäre z. B. ein Arolium mit Rillen oder einer gewissen Oberflächenrauigkeit günstig (vgl. [Federle et al., 2006](#)). Rasterelektronenmikroskopische Analysen der Arolien von *C. schmitzi*-Ameisen haben jedoch bisher keine Hinweise auf das Vorhandensein einer speziellen Oberflächenstruktur geliefert.

Abgesehen von einer optimierten Annäherung könnten auch die physikalischen Haftfähigkeiten der Arolien von *C. schmitzi* für nasse Oberflächen optimiert sein. Als mögliche Mechanismen hierfür wären beispielsweise veränderte Materialeigenschaften der Arolien (Viskoelastizität, Oberflächenenergie) oder modifizierte mechanische Eigenschaften der Haftflüssigkeit (Viskosität, Oberflächenspannung, Verhältnis hydrophiler und hydrophober Komponenten) denkbar ([Federle und Endlein, 2004](#)).

Ein alternativer Erklärungsansatz basiert auf den speziellen Eigenschaften der Arolien von Hymenopteren. Ameisen können beim Laufen auf einer glatten Oberfläche die Kontaktfläche ihrer Arolien und damit ihre Anhaftung je nach Situation anpassen. Dies geschieht entweder passiv oder aktiv mit Hilfe des Krallenziehermuskels ([Federle et al., 2001](#); [Federle und Endlein, 2004](#)). Voraussetzung für die passive Entfaltung eines Aroliums ist, dass ein Teil dieses bereits mit der Oberfläche in Kontakt ist. Durch Zug am Tarsus kommt es dann zu einer Entfaltung des Aroliums und damit zu einer Zunahme der Kontaktfläche. Es wäre nun denkbar, dass Flüssigkeitsfilme auf dem Peristom bzw. einer Glasoberfläche aufgrund ihrer Gleitwirkung eine passive Entfaltung der Arolien verhindern. Ich habe festgestellt, dass *C. schmitzi*-Ameisen im Gegensatz zu anderen Hymenopteren (vgl. [Federle et al., 2001](#))

beim Sitzen auf einer horizontalen Oberfläche ihre Arolien meistens vollständig entfaltet haben. Möglicherweise sind ihre Arolien auch während des Laufens generell mehr entfaltet als bei anderen Ameisen. Für das Laufen auf einer flüssigkeitsbenetzten Oberfläche hätte dies zwei Auswirkungen. Einerseits würde durch die größere Gesamtfläche der Tarsen die Verdrängung der Flüssigkeit erschwert. Andererseits könnten die Ameisen eine größere Fläche ihrer Arolien mit der Oberfläche in Kontakt bringen ohne das dafür zunächst eine Entfaltung stattfinden müsste.

Welche der genannten Möglichkeiten für die gute Peristomlauffähigkeit der *C. schmitzi*-Ameisen relevant sind ist momentan nicht bekannt. Ein erster Ansatz zur Beantwortung dieser Frage wäre, eine vergleichende Messung der Unterwasserhaftkräfte (Reibung und Adhäsion) von *C. schmitzi* und generalistischen Ameisenarten. Würde man bei diesem Versuch keinen Unterschied zwischen *C. schmitzi* und anderen Ameisenarten finden, so wäre dies ein Hinweis darauf, dass die effektive Verdrängung der Flüssigkeit eher entscheidend ist.

Neben den bisher diskutierten Faktoren weist die Tatsache, dass beim Laufversuch auf dem nassen Peristom die Hälfte der *C. schmitzi*-Ameisen mit vollständig amputierten Haftstrukturen nicht abstürzte, darauf hin, dass zusätzlich auch ein durch den Flüssigkeitsfilm verursachter Kapillareffekt für die Lauffähigkeit eine Rolle spielt. Gestützt wird diese Annahme durch den Sachverhalt, dass auch die kleinen (günstigeres Oberflächen-zu-Volumen-Verhältnis) *Crematogaster inflata*-Ameisen sowohl bei den Laufversuchen auf den befeuchteten Peristomen, als auch auf der benetzten Glasoberfläche seltener abstürzten als größere generalistische Arten. Dabei bildeten sich zumindest im letztgenannten Versuch nicht nur zwischen den Tarsen und der Oberfläche, sondern auch zwischen den übrigen Körperteilen und dem Untergrund Wasserbrücken aus. Die Ausbildung derartiger Wasserbrücken (hier zwischen Gasterspitze und Oberflächenfilm) konnte ich in einigen Fällen auch bei auf einem nassen Peristom laufenden *C. schmitzi*-Ameisen beobachten. Da ich diese Beobachtung jedoch hauptsächlich bei Tieren mit manipulierten Haftstrukturen machte, spielt dieser Effekt unter natürlichen Bedingungen vermutlich keine Rolle.

7.2. Tauchen und Schwimmen in der Kannenflüssigkeit

Nach derzeitigem Kenntnisstand verlassen *Camponotus schmitzi*-Ameisen ihre Wirtspflanze nicht und müssen dementsprechend ihren gesamten Nahrungsbedarf auf der Pflanze decken. Als Quelle für Kohlenhydrate nutzen sie die zahlreichen Nektarien ihrer Wirtspflanze, wobei sie offensichtlich die für andere Besucher schwer erreichbaren zahnförmigen Nektarien unterhalb des Deckels präferieren (Merbach et al., 1999). Da *C. schmitzi*-Ameisen anderen Kannenbesuchern gegenüber im Allgemeinen (mit Ausnahme einer Rüsselkäferart, siehe Merbach et al., 2007) kein aggressives Verhalten zeigen, beziehen sie vermutlich ihre gesamte proteinhaltige Nahrung aus der Kannenflüssigkeit. Die Ameisen haben dabei die Wahl, entweder Kannenbeute zu verzehren, oder Jagd auf die in den Kannen lebende Infauna zu machen. Zu diesem Zweck verfügen die *C. schmitzi*-Ameisen über ein sich wiederholendes, stereotypes Verhaltensmuster welches aus einer Unterwasserlauf- und einer Oberflächenschwimmphase besteht.

7.2.1. Unterwasserlaufen

Das Beeindruckende am Unterwasserlaufen der *C. schmitzi*-Ameisen ist, dass sie in einem ca. 50-mal viskoserem Medium als Luft Geschwindigkeiten erreichen, die in etwa der Hälfte ihrer maximalen Laufgeschwindigkeit an der Luft entsprechen. Es stellt sich damit die Frage, wie schwierig das Unterwasserlaufen für die Ameisen ist? Ein Maß für die Schwierigkeit der Fortbewegung durch ein Medium ist der Strömungswiderstand (F_W):

$$F_W = \frac{1}{2} \cdot \rho \cdot v^2 \cdot A \cdot c_w \quad (7.1)$$

Dabei ist ρ die Dichte des Mediums, v die Relativgeschwindigkeit zwischen Körper und Medium, A der größte der Strömung entgegenstehende Querschnitt und c_w der Widerstandsbeiwert, welcher von der Form des umströmten Körpers abhängt. Für unter Wasser laufende Ameisen ($v \approx 6,65 \text{ cm/s}$, $A \approx 4 \text{ mm}^2$) ergibt sich damit ein Strömungswiderstand von ca. $35,35 \cdot c_w \text{ }\mu\text{N}$. Für an der Luft laufende Ameisen

($v \approx 13,6 \text{ cm/s}$, $A \approx 4 \text{ mm}^2$) beträgt F_W lediglich ca. $0,275 \cdot c_w \mu\text{N}$.

Der Widerstandsbeiwert c_w wird normalerweise durch eine Messung bestimmt. Für diese Überschlagsrechnung nehme ich für die Ameisen eine Zylinderform an, die senkrecht zur Stirnfläche angeströmt wird. Der c_w -Wert einer solchen Form ist in der Literatur mit 0,9–1,0 angegeben (Kuchling, 1996). Abgesehen von der Form hängt der c_w -Wert von der Reynoldszahl ab, welche bei an der Luft laufenden Ameisen 5–10-mal kleiner als bei den unter Wasser laufenden Ameisen ist. Auch ohne Kenntnis des genauen c_w -Wertes zeigt die Überschlagsrechnung, dass der Strömungswiderstand, den die unter Wasser laufenden *C. schmitzi*-Ameisen überwinden müssen, ca. 100-mal größer als an der Luft ist.

Full und Koehl (1993) zeigen in ihrer Arbeit, dass die Schabe *Periplaneta americana* (Gewicht 800 mg, Geschwindigkeit ca. 1 m/s) während des Laufens an der Luft ca. 20 % ihrer Leistung in die Überwindung des Luftwiderstandes investieren muss. An der Luft laufende *C. schmitzi*-Ameisen bewegen sich zwar deutlich langsamer ($\approx 0,14 \text{ m/s}$), sind dafür aber auch deutlich kleiner ($\approx 3,5 \text{ mg}$) als die Schaben. Dies lässt den Schluss zu, dass die Leistungsverluste durch den Luftwiderstand bei den Ameisen vermutlich in einem ähnlichen Bereich liegen. Dementsprechend müssen unter Wasser laufende *C. schmitzi*-Ameisen aufgrund des ca. 100-mal höheren Strömungswiderstandes noch deutlich mehr Energie für die Fortbewegung aufwenden.

Der hohe Strömungswiderstand stellt nicht nur energetisch, sondern auch im Bezug auf die Haftung besondere Ansprüche an die Ameisen. Grundvoraussetzung für erfolgreiches Unterwasserlaufen ist, dass die Tarsen ausreichend hohe Reibungskräfte zur Überwindung des Strömungswiderstandes erzeugen können.

Welche ihrer Haftstrukturen die Ameisen dafür einsetzen können, hängt zunächst einmal von der Oberflächenbeschaffenheit des Untergrundes ab. Die Drüsenzzone von *N. bicalcarata*-Kannen zeichnet sich durch eine glatte Kutikula aus, die dicht (Abstand ca. 150 μm) mit Drüsen besetzt ist. Die Drüsen besitzen im senkrechten Teil der Kanneninnenwand dachartige Überhänge (siehe Abb. 7.1). Zum Kannenboden hin nimmt die Ausprägung dieser Überhänge allerdings ab (Gorb et al., 2004). Dementsprechend können die Krallen der Ameisen an den senkrechten Wänden nur beim Nach-unten-Laufen inserieren, während sie am Kannengrund vermutlich in allen Richtungen an den Drüsen Halt finden können. Da die Ameisen beim Unterwasserlaufen jedoch auch an der Kanneninnenwand emporklettern, z. B. wenn

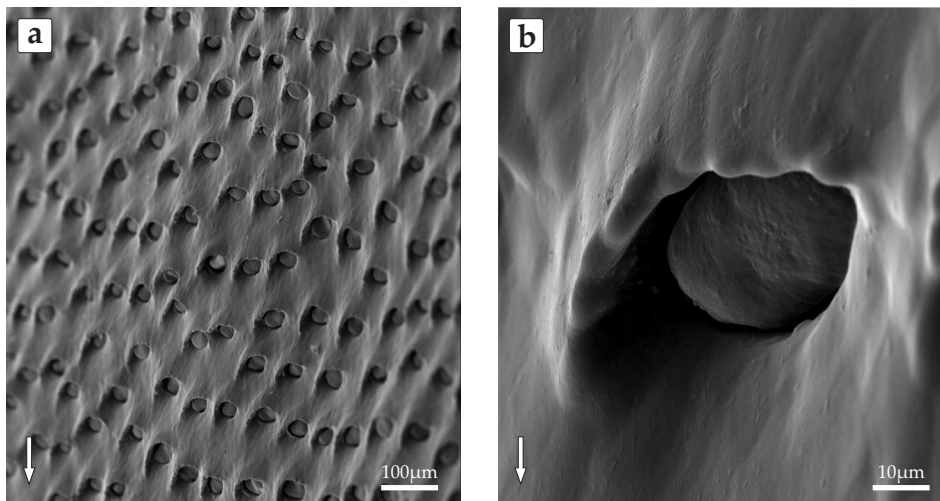


Abbildung 7.1.: (a+b) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen der Drüsenzzone einer *Nepenthes bicalcarata*-Kanne. Der Pfeil zeigt in Richtung zum Boden der Kanne.

sie die Kannenflüssigkeit verlassen, und die Krallen in diesem Fall wegen der dachartigen Überhänge vermutlich nicht an den Drüsen inserieren können, dürften die Arolien für die Fortbewegung unter Wasser ebenfalls eine wichtige Rolle spielen. Die Rahmenbedingungen für die Erzeugung von Adhäsions- bzw. Reibungskräften sind dabei wahrscheinlich mit der Situation auf dem nassen Peristom vergleichbar. Dementsprechend müssen die Ameisen unter Wasser vermutlich mit deutlich geringeren Haftkräften auskommen. Unter der Annahme, dass die *C. schmitzi*-Ameisen am Kannengrund ähnlich hohe Reibungskräfte wie auf dem nassen Peristom (ca. $200 \mu\text{N}$ pro Bein; siehe Abschn. 6.1.2.1) erzeugen können, sollten sie keine Schwierigkeiten haben den Strömungswiderstand zu überwinden.

Abgesehen von der Reibung spielt für die unter Wasser laufenden *C. schmitzi*-Ameisen auch die Adhäsion eine wichtige Rolle. Da die Ameisen grundsätzlich Auftrieb besitzen, müssen die von ihren Tarsen erzeugten Adhäsionskräfte ausreichend groß sein, um die Tiere während des Laufens am Boden zu halten. Bei den von mir durchgeführten Auftriebskraftmessungen (vgl. Abschn. 6.2.2.1) hatten die *C. schmitzi*-Ameisen eine durchschnittliche Auftriebskraft von ca. $6 \mu\text{N}$. Dementsprechend sind die für das Unterwasserlaufen benötigten Adhäsionskräfte deutlich niedriger als wenn die Ameisen beispielsweise an der Unterseite eines Blattes laufen, wo ihre Haftstrukturen Adhäsionskräfte in der Höhe ihres Körpergewichts erzeugen müssen

($\approx 35 \mu\text{N}$).

Ob die Ameisen dafür ihre Krallen benutzen können, oder ob sie die Adhäsionskräfte mit ihren Arolien erzeugen müssen ist bisher nicht bekannt. Da die Ameisen jedoch auch auf dem Boden eines wassergefüllten Gefäßes mit glatten Wänden problemlos laufen können, ist davon auszugehen, dass die Arolien trotz der fehlenden bzw. stark verringerten Kapillaradhäsion unter Wasser Adhäsionskräfte in dieser Größenordnung erzeugen können. Ob dies auch für das Unterwasserlaufen in der Kanne zutrifft, könnte man überprüfen, indem man Ameisen mit amputierten Krallenspitzen in einer Kanne testet.

7.2.2. Auftauchvorgang

Am Ende der Unterwasserlaufphase steigen die *C. schmitzi*-Ameisen mit Hilfe ihrer Auftriebskräfte an die Oberfläche der Flüssigkeit auf. Natürlich schwimmende *C. schmitzi*-Ameisen besitzen immer Auftrieb (vgl. Abb. 6.9 und eigene Beobachtungen) und können somit problemlos zur Oberfläche der Kannenflüssigkeit gelangen. Meine Auftriebskraftmessungen an zufällig ausgewählten *C. schmitzi*-Ameisen haben jedoch gezeigt, dass diese nicht generell eine geringere mittlere Dichte als die Kannenflüssigkeit besitzen. Dies lässt den Schluss zu, dass entweder nur Ameisen eines bestimmten Typs, z. B. eines bestimmten Körpergewichtsbereiches (vgl. Abb. 6.9), in der Kannenflüssigkeit furagieren, oder dass die Tiere vor dem Eintauchen in die Flüssigkeit ihren Auftrieb aktiv verändern. Letzteres könnten die Ameisen durch eine Erhöhung des trachealen Luftvolumens, z. B. durch Füllen der großen abdominalen Luftsäcke erreichen.

Insekten besitzen verschiedene Mechanismen, mit denen sie ihre Atmung aktiv regulieren können. Eine Möglichkeit ist das abdominale Pumpen, bei dem durch Kompression und Expansion des Hinterleibs Luft durch die Stigmen zunächst herausgepresst und dann wieder eingesogen wird (Harrison, 1997). Des Weiteren kann ein durch Herzschläge angetriebener Vor- und Rücktransport von Hämolymphe zwischen den vorderen Körperteilen und dem Abdomen durch Veränderung des Innendrucks ebenfalls eine Zu- oder Abnahme des Luftvolumens in einzelnen Körperteilen sorgen (Miller, 1981; Wasserthal, 1981, 1996). Eine weitere Möglichkeit ist die so genannte Autoventilation, bei der Bewegungen einzelner Körperteile, z. B. der

Beine, das Volumen von trachealen Röhren oder Luftsäcken beeinflussen (Sláma, 1999). Auch eine Kompression und Expandierung der Tracheen ist möglich (Westneat et al., 2003). Abgesehen von einem stärkeren Auftrieb, hätte eine aktive Vergrößerung des Luftvolumens auch einen Einfluss auf die Zeitspanne, die die Ameisen untergetaucht bleiben könnten.

Sobald die *C. schmitzi*-Ameisen einmal in die Kannenflüssigkeit eingetaucht sind, kann es teilweise 30 bis > 60 Minuten dauern, bis sie ihre abwechselnden Schwimm- und Tauchgänge wieder einstellen und die Flüssigkeit verlassen. Dies wirft die Frage auf, wie die Ameisen in diesem Zeitraum eine ausreichende Sauerstoffversorgung sicherstellen? Da *C. schmitzi*-Ameisen wie alle terrestrischen Insekten ein offenes Tracheensystem besitzen, gibt es prinzipiell zwei Möglichkeiten, wie sie während des Aufenthaltes in der Kannenflüssigkeit Gasaustausch betreiben können. Entweder müssen die Ameisen ihre Stigmen immer wieder mit der Flüssigkeitsoberfläche in Kontakt bringen, um frischen Sauerstoff aus der Luft aufzunehmen, oder sie besitzen unter Wasser an Teilen ihres Körpers eine Lufthülle, welche als Luftvorrat dient und sie darüber hinaus zum Gasaustausch mit dem Wasser befähigt (Diffusion von Sauerstoff aus dem Wasser in die Luftblase).

Bei diesen so genannten physikalischen Kiemen werden zwei Typen unterschieden. Die kompressiblen Gaskiemen, welche meist durch Haare oder bei aquatischen Käfern im Raum unterhalb der Elytren gehalten werden, verlieren mit der Zeit an Volumen, da Stickstoff in das Wasser diffundiert, und müssen dementsprechend nach einiger Zeit an der Oberfläche erneuert werden (Mill, 1974). Bei den inkompressiblen Gaskiemen (Plastron) verhindern wasserabweisende, in hoher Dichte stehende Haare oder wasserabweisende, poröse kutikuläre Netzwerke, dass das Wasser an die Körperoberfläche gelangt, wodurch in diesen Bereichen ein permanenter Gasfilm erhalten bleibt (Eriksen et al., 1996). Viele Insekten mit Plastrons müssen ihren Luftvorrat nie erneuern.

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen haben gezeigt, dass *C. schmitzi*-Ameisen keine Haare oder andere Strukturen besitzen, die zum Halten einer Lufthülle geeignet wären (siehe Abb. 7.2). Darüber hinaus ist bei untergetauchten Ameisen keine Lufthülle sichtbar¹, und wenn man die Ameisen an der Rückkehr zur

¹Lufthüllen an der Körperoberfläche erscheinen als silbrig glänzender Belag

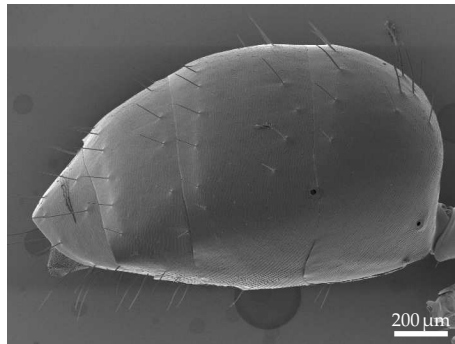


Abbildung 7.2.: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen des Gasters einer *Camponotus schmitzi*-Ameise.

Oberfläche hindert, hören sie nach wenigen Minuten auf, sich zu bewegen. Dies lässt den Schluss zu, dass die *C. schmitzi*-Ameisen darauf angewiesen sind, in regelmäßigen Abständen frischen Sauerstoff aus der Luft aufzunehmen.

Die einzige Gelegenheit, bei der ein solcher Gasaustausch stattfinden kann, sind die wenigen Sekunden, die die Ameisen an der Oberfläche der Kannenflüssigkeit schwimmen. Da die Diffusion von Sauerstoff durch Wasser 324000-mal langsamer erfolgt als an Luft (Eriksen et al., 1996), ist davon auszugehen, dass das Auftauchen des Gasters (vgl. Abb. 6.8) Grundvoraussetzung für die Aufnahme einer ausreichenden Menge Sauerstoffs ist. Ob die Stigmen dabei direkten Kontakt zur Luft haben, ist momentan unklar. Es gibt allerdings erste Hinweise, dass die Stigmen am 2. und 3. Gastersegment bei den *C. schmitzi*-Ameisen weit dorsal liegen, was den Gasaustausch erleichtern könnte (eigene Beobachtungen). Ob es sich hierbei wirklich um eine morphologische Anpassung von *C. schmitzi* handelt, muss noch durch einen Vergleich mit anderen *Camponotus*-Arten überprüft werden.

Das für die Atmung notwendige teilweise Auftauchen der Ameisen birgt auf der anderen Seite das Risiko, dass auch die Beine mit dem Oberflächenfilm in Kontakt kommen bzw. entnetzen. Meine Beobachtungen an natürlich schwimmenden Ameisen haben gezeigt, dass bei ca. 4 % der Auftauchvorgänge tatsächlich eine Entnetzung der Beine stattfindet und die Ameisen daraufhin nicht richtig schwimmen können. Besonders häufig fand ein Entnetzen der Beine statt, wenn ich zufällig ausgewählte Ameisen aktiv in einer Kanne oder einem mit Regenwasser gefüllten Behälter untertauchte. Eine mögliche Erklärung für diesen Effekt ist, dass die unter

Zwang untergetauchten Ameisen beim Auftauchen kein natürliches Verhalten zeigten und deshalb falsch an die Oberfläche kamen.

Abgesehen davon wäre es möglich, dass die *C. schmitzi*-Ameisen die Entnetzeigenschaften von Körperteilen aktiv verändern können. So produzieren beispielsweise die Abdominaldrüsen der Wasserkäfer (Hydradephaga) Substanzen, die die Benetzbarkeit von Chitin stark erhöhen. Es wurde beschrieben, dass die Käfer das Drüsensekret nach längerem Aufenthalt außerhalb des Wassers mit den Beinen auf ihrem Körper verteilen und daraufhin viel leichter den Oberflächenfilm des Wassers durchdringen können (Dettner und Schwinger, 1980; Dettner, 1985). Es wäre folglich denkbar, dass die *C. schmitzi*-Ameisen ebenfalls Substanzen sezernieren, mit denen sie die Benetzbarkeit von Körperteilen, z. B. der Beine, verbessern können. Um zu überprüfen, ob die Ameisen sich tatsächlich auf das Furagieren in der Kannenflüssigkeit vorbereiten, könnte man einen Versuch durchführen, bei dem man natürlich schwimmende und zwangsuntergetauchte Ameisen am Auftauchen hindert und wartet, bis sie sich nicht mehr bewegen. Ließe man die Ameisen anschließend zur Oberfläche aufsteigen und vergliche das Maß und die Art der Entnetzung, so könnte dies Hinweise auf Unterschiede in den Benetzungseigenschaften liefern.

7.2.3. Oberflächenschwimmen

Sofern keine Schwierigkeiten bei der Entnetzung auftraten, schwammen *C. schmitzi*-Ameisen nach dem Auftauchen mit Hilfe von stereotypen Beinbewegungen an der Oberfläche der Kannenflüssigkeit, bis sie die Kannenwand erreichten. Die Analyse der Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen schwimmender Ameisen hat gezeigt, dass die Bewegungskoordination ihrer Beine dem bei Ameisen für die Fortbewegung an Land typischen Dreifußgang ähnelt. Trotz des vergleichbaren Grundmusters gibt es zwischen schwimmenden und laufenden *C. schmitzi*-Ameisen entscheidende Unterschiede beim zeitlichen Verhältnis von Schlag- und Rückholphase und den Trajektorien der Beine. Diese Veränderungen sind möglich, da beim Schwimmen gegenüber dem Laufen an Land einige Beschränkungen wegfallen.

Entscheidend ist dabei, dass der Körper der Ameisen während des Schwimmens von der Flüssigkeit getragen wird und diese Aufgabe damit, im Gegensatz zum Laufen, nicht mehr von den Beinen erfüllt werden muss. Dies und der nicht vorhandene

Untergrund sorgen dafür, dass sich die Beine, lediglich durch die Freiheitsgrade der Beingelenke beschränkt, theoretisch vollkommen frei im Raum bewegen können. Welche Rolle spielen die gefundenen Unterschiede für das Schwimmen der *C. schmitzi*-Ameisen?

Generell bewegt sich eine Ameise vorwärts, indem ihre Beine in der Schlagphase größere Vortriebskräfte erzeugen, als in der Rückholphase durch den Strömungswiderstand der Beine (und des Ameisenkörpers) kompensiert werden. Beim Laufen an Land sind die während der Rückholphase auftretenden Strömungswiderstände aufgrund der geringen Viskosität der Luft viel kleiner als die während der Schlagphase von den in Bodenkontakt befindlichen Beinen erzeugten Schubkräfte. Im Gegensatz dazu bewegen sich die Beine der Ameisen während des Schwimmens in beiden Bewegungsphasen durch das gleiche Medium. Eine Ameise schwimmt dementsprechend nur dann vorwärts, wenn der von den Beinen verursachte Widerstand, das heißt die Kraft, die auf das Wasser übertragen wird, in der Schlagphase größer als in der Rückholphase ist. Da die schwimmenden *C. schmitzi*-Ameisen eine Reynoldszahl von ca. 50^2 besitzen, spielt die Trägheit bei der Fortbewegung der Ameisen eine größere Rolle als die Zähigkeit. Dementsprechend kann man annäherungsweise³ annehmen, dass der Widerstand W eines Beines etwa proportional zu dessen Fläche A und dem Quadrat der Geschwindigkeit v ist entsprechend dieser Formel:

$$W \sim A \cdot v^2 \quad (7.3)$$

Die effektive Fläche A ist die Fläche, die das Bein aufweist, wenn man es aus der Strömungsrichtung betrachtet. Da die Geschwindigkeit v dem Produkt der Winkelgeschwindigkeit ω und dem Radius r eines Flächenelements $dA = dr \cdot b$ (b ist die

²Die Reynoldszahl charakterisiert das Verhältnis der Trägheitskräfte (T) und Zähigkeitskräfte (Z), die auf einen sich durch ein Medium bewegenden Körper wirken:

$$Re = \frac{T}{Z} = \frac{v \cdot l}{\nu} \quad (7.2)$$

(v = relative Geschwindigkeit, l = charakteristische Länge, ν = kinematische Viskosität). Für *C. schmitzi*-Ameisen (Durchmesser Stirnfläche ca. 2 mm), die mit einer Geschwindigkeit von ca. 25 mm/s durch das Wasser ($\nu = 1 \text{ mm}^2/\text{s}$) schwimmen, ergibt sich eine Reynoldszahl von 50. Damit sind die Trägheitskräfte 50-mal größer als die Zähigkeitskräfte.

³Die Reynoldszahl der Ameisen liegt in einem Übergangsbereich ($1 < Re < 1000$), in dem sowohl die Trägheits- als auch die Zähigkeitskräfte eine Rolle spielen (Jordan, 1992; McHenry et al., 2003), und somit sind die Zusammenhänge nicht eindeutig definiert.

Breite des Beins) entspricht, folgt:

$$W \sim dA \cdot r^2 \cdot \omega^2 \quad (7.4)$$

hieraus folgt:

$$W \sim \int_0^R b \cdot r^2 \cdot \omega^2 \cdot dr = \frac{b}{3} \cdot R^3 \cdot \omega^2 \quad (7.5)$$

Unter der Annahme, dass ein Bein in beiden Bewegungsphasen mit konstanter Winkelgeschwindigkeit ω schwingt, bewegt sich die Ameise vorwärts, wenn die Fläche A und der Radius R des Beines während der Schlagphase groß und während der Rückholphase klein sind.

Hochspezialisierte aquatische Insekten wie z. B. der Gelbrandkäfer (*Dytiscus marginalis*) besitzen daher abgeflachte Beinelemente und/oder spezielle Schwimmbaare, die es ihnen erlauben die effektive Fläche (d. h. die Breite b) ihrer Beine in der Schlagphase zu vergrößern (Hughes, 1958). Derartige morphologische Anpassungen konnte ich bei *C. schmitzi* nicht finden.

Tabelle 7.1.: Einfluss der Bewegungsphase auf den Radius R und die Winkelgeschwindigkeit ω der Beine einer schwimmenden *Camponotus schmitzi*-Ameise. Basis für die Daten war ein mittels der DLT-Methode aus zwei simultan aufgenommenen Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen errechnetes 3D-Modell einer schwimmenden Ameise.

Beine	Schlagphase		Rückholphase	
	R (mm)	ω (°/10 ms)	R (mm)	ω (°/10 ms)
Vorderbeine	2,9	59,5	1,6	35,9
Mittelbeine	3,3	24,2	2,7	16,7
Hinterbeine	3,8	13,2	3,7	13,7

Im Hinblick auf den Radius der Beine gibt es bei schwimmenden *C. schmitzi*-Ameisen jedoch deutliche Unterschiede zwischen den beiden Bewegungsphasen (siehe Tabelle 7.1). Über weite Teile der Schlagphase sind insbesondere die Vorder- und Mittelbeine gestreckt und besitzen damit einen großen Radius. Während der Rückholphase knicken die Ameisen die Beine ab und verkleinern damit die Radien. Ob diese Veränderung der Radien ausreichend ist, um den beobachteten Vortrieb zu erklären, ist allerdings unklar.

Darüber hinaus ist Erzeugung von Vortrieb über eine Variation der Winkelgeschwindigkeit möglich. Die exemplarische Berechnung der Winkelgeschwindigkeiten der einzelnen Beine einer schwimmenden *C. schmitzi*-Ameise zeigt, dass vor allem die Vorder-, aber auch die Mittelbeine in der Schlagphase eine höhere Winkelgeschwindigkeit besitzen (siehe Tabelle 7.1). Dies lässt den Schluss zu, dass die Ameisen sowohl über eine Veränderung der Beinradien als auch über eine Variation der Winkelgeschwindigkeit Vortrieb generieren. Dabei scheinen die Vorderbeine den größten Beitrag zu leisten, während die Hinterbeine vermutlich überhaupt nicht zum Vortrieb beitragen.

Es ist allerdings nicht klar, ob die kinematischen Unterschiede zwischen Laufen und Schwimmen auf den veränderten Umgebungsbedingungen oder auf der Verwendung von verschiedenen motorischen Programmen basieren. Möglicherweise sind die veränderten Bewegungsradien und -geschwindigkeiten der Beine lediglich eine Folge der erhöhten Bewegungsfreiheit der Beine und der physikalischen Eigenschaften der Flüssigkeit, in der die Ameisen schwimmen.

Eine kinematische Analyse von in der Luft „laufenden“ Ameisen könnte diesbezüglich weiteren Aufschluss liefern. Würden die Beinbewegungen (insbesondere die Bewegungsradien) der Tiere bei fehlender Interaktion mit dem Boden denjenigen während des Schwimmens ähneln, dann wäre das ein Hinweis darauf, dass kein spezielles motorisches Programm für das Schwimmen existiert. Um weitere Aussagen über den Spezialisierungsgrad des Schwimmverhaltens der *C. schmitzi*-Ameisen machen zu können, verglich ich dieses mit dem Schwimmen von anderen aquatischen, semiaquatischen und terrestrischen Insekten.

Die meisten hochspezialisierten, schnell schwimmenden aquatischen Insekten wie Wasserwanzen (*Corixidae*, *Notonectidae*), Schwimmkäfer (*Dytiscidae*) und Taumelkäfer (*Gyrinidae*) bewegen sich fort, indem sie ihre kontralateralen Beine gleichzeitig bewegen (Hughes, 1958; Nachtigall, 1961, 1964; Schenke, 1965; Chapman, 1998). Sie benutzen dabei entweder nur die Hinterbeine oder sowohl Mittel- als auch Hinterbeine. Darüber hinaus besitzen sie einen stromlinienförmigen Körper und morphologische Anpassungen der für die Vortriebserzeugung zuständigen Ruderbeine. Auch einige langsam schwimmende aquatische, semiaquatische und terrestrische Insekten schwimmen mit Hilfe von synchroner Bewegung der einzelnen Beinpaar-

re (Miller, 1972; Pflüger und Burrows, 1978; Caltabiano et al., 1979a, 1983; Wendler et al., 1985; de Sousa et al., 2007). Sie besitzen meist keine, oder nur gering ausgeprägte morphologische Anpassungen für die Fortbewegung im Wasser.

Viele andere Insekten verwenden zur Fortbewegung im Wasser eine alternierende Bewegungskoordination der Beine wie beim Laufen an Land, wobei nicht immer alle drei Beinpaare involviert sind (Nachtigall, 1962; Costa und Petralia, 1979; Caltabiano et al., 1979b). *Hydrous piceus* ist der einzige bekannte Vertreter dieser Gruppe, der ausgeprägte morphologische Anpassungen für das Schwimmen besitzt (Hughes, 1958).

Die von Nachtigall (1962) untersuchten Larven des Schwimmkäfers *Acilius sulcatus* bewegen ihre drei Beinpaare gemäß dem Grundmuster des Laufens. Wie *C. schmitzi* bewegen sie ihre Beine in der Rückholphase langsamer und leicht abgeknickt. Die *Acilius*-Larven erreichen bei einer Schrittfrequenz von 4–5 Hz eine Geschwindigkeit von 0,6–2 Kl/s. Die daraus resultierende Schrittlänge von 0,29 Kl/Schritt ist damit lediglich halb so groß wie die der *C. schmitzi*-Ameisen (0,48 Kl/Schritt). Absolut betrachtet sind die *Acilius*-Larven mit ≈ 30 mm Körperlänge allerdings deutlich größer als die Ameisen. Insgesamt lässt sich folgern, dass die Ameisen entweder mehr Vortrieb in der Schlagphase generieren, oder während der Rückholphase einen geringeren Strömungswiderstand erzeugen.

Alle Hymenopteren, deren Schwimmverhalten bisher näher untersucht wurde, benutzen ebenfalls eine alternierende Bewegungskoordination der Beine. Shumakova et al. (2003) stellten bei der Untersuchung des Schwimmverhaltens der aquatischen Wespe *Prestwichia aquatica* fest, dass sich diese unter Wasser mit Hilfe eines mit dem Laufen vergleichbaren „Dreifußgangs“ bewegt. Die 0,9 mm langen Wespen schwimmen mit einer Schrittfrequenz von ≈ 7 Hz und erreichen dabei Geschwindigkeiten von 5,56–7,78 Kl/s. Im Gegensatz zu *C. schmitzi* ist die Schrittfrequenz der Wespen beim Schwimmen höher als beim Laufen und ihre Schrittlänge ist mit 0,95 Kl/Schritt praktisch doppelt so groß wie die der Ameisen (0,48 Kl/s). Dies deutet darauf hin, dass das Schwimmverhalten der Wespen effizienter als das der Ameisen ist.

Ein Grund hierfür könnte sein, dass die Schwimmbewegungen der Hinterbeine bei den Wespen deutlich ausgeprägter sind als bei den Ameisen. Während das Femur-Tibia-Gelenk an den Hinterbeinen von *C. schmitzi* zu Beginn der Schlagphase angewinkelt ist, ist es bei den Wespen gestreckt und die Hinterbeine stehen dement-

sprechend praktisch senkrecht von der Körperlängsachse ab. Demzufolge dürften sowohl Radius als auch Winkelgeschwindigkeit bei den Hinterbeinen der Wespen deutlich höher als bei *C. schmitzi* sein. Die Bewegungen der Vorder- und Mittelbeine scheinen bei beiden Arten vergleichbar zu sein. Allerdings schwimmen die Ameisen im Gegensatz zu den Wespen an der Wasseroberfläche. Die daraus resultierende Wellenbildung während des Schwimmens kompensiert einen Teil des von den Ameisen generierten Vortriebs.

[Shumakova et al. \(2003\)](#) kommen zu dem Schluss, dass *Prestwichia aquatica* spezielle Anpassungen für das Schwimmen besitzt und begründen dies mit den folgenden Argumenten:

1. Die Mittel- und Hinterbeine sind verlängert und tragen lange Borsten an der Tibia (die Autoren machen jedoch keine Angabe, ob dies ein Unterschied zu anderen, nicht aquatischen *Prestwichia*-Arten ist)
2. Die Schrittfrequenz der Wespen ist beim Schwimmen deutlich höher als beim Laufen
3. Die Trajektorien der Mittel- und Hinterbeine haben beim Schwimmen einen großen Radius und liegen in unterschiedlicher Höhe (Hinterbeine über den Vorderbeinen)

Die Gültigkeit des ersten Arguments bleibt unklar, das zweite Argument deutet tatsächlich auf eine Anpassung hin und trifft für die *C. schmitzi*-Ameisen definitiv nicht zu, das letzte Argument deutet ebenfalls auf ein speziell angepasstes Schwimmverhalten hin und ist teilweise auch auf die Ameisen übertragbar. Neben diesen Argumenten für eine spezielle Anpassung weisen [Shumakova et al. \(2003\)](#) allerdings darauf hin, dass der Einsatz der Vorderbeine eher für weniger spezialisierte Schwimmer typisch ist.

Insgesamt scheint *Prestwichia aquatica* etwas besser an die Fortbewegung im Wasser angepasst zu sein als *C. schmitzi*. Da *Prestwichia aquatica* eine aquatische Wespe ist, die Eier anderer aquatischer Insektenarten parasitiert ([Fursov, 1995](#)), ist der Evolutionsdruck auf die Effizienz ihrer Fortbewegung unter Wasser vermutlich höher als bei den semiaquatischen *C. schmitzi*-Ameisen. Sofern die Ameisen das Schwimmverhalten hauptsächlich für die Rückkehr zur Kannenwand (nach dem Auftauchen)

oder das Auffinden von Beutestücken an der Kannenflüssigkeitsoberfläche benötigen, ist die Effizienz des Schwimmens eher zweitrangig. Anders wäre es, wenn das von [Clarke und Kitching \(1995\)](#) beschriebene „Jagdschwimmen“ auf Mosquito- und Fliegenlarven tatsächlich ein wichtiger Teil der Lebensweise von *C. schmitzi* wäre. In diesem Fall würde die Effizienz des Schwimmens eine wichtigere Rolle spielen. Um dies zu beurteilen ist allerdings noch zu wenig über die Hauptfunktion des Oberflächenschwimmens der *C. schmitzi*-Ameisen bekannt.

Obwohl Oberflächenschwimmen in der Familie der Formicidae bereits häufiger beobachtet wurde ([Adis, 1982](#); [Nielsen, 1997](#)), gibt es bisher nur eine Veröffentlichung, in der näher auf diese Fortbewegungsform eingegangen wird. [DuBois und Jander \(1985\)](#) untersuchten darin die Kinematik des Oberflächenschwimmens von *Camponotus americanus*-Ameisen. Nach der Darstellung der Autoren handelt es sich bei dem untersuchten Verhalten jedoch lediglich um ein „Rettungsschwimmen“, das die Ameisen einsetzen, wenn sie zufällig ins Wasser fallen. Ihre Untersuchungen zeigen, dass die Ameisen ausschließlich durch eine alternierende Bewegung der Vorderbeine Vortrieb erzeugen. Die Vorderbeine sind dabei zu Beginn der Schlagphase wie bei den *C. schmitzi*-Ameisen direkt unterhalb der Flüssigkeitsoberfläche nach vorne ausgestreckt und tauchen während des Schlages tief ein. Dabei bewegen sich die Tarsen bei *C. americanus*, von oben betrachtet, parallel zur Körperlängsachse nach hinten, während sie im Gegensatz dazu bei *C. schmitzi* unter den Thorax geführt werden. Auch die Rückführung der Tarsen erfolgt bei *C. americanus* in etwa gleichem Abstand neben der Körperlängsachse, womit sich die Gesamtbewegung, von oben betrachtet, kaum von der beim Laufen unterscheidet.

Die Schrittfrequenz während des Schwimmens ist bei *C. americanus* mit 1,32 Hz deutlich geringer als bei *C. schmitzi* (9,35 Hz) und dürfte damit deutlich niedriger als die Schrittfrequenz der *C. americanus*-Ameisen während des Laufens sein. Darüber hinaus ist die Schlagphase der Vorderbeine mit 42 % der Zykluszeit vermutlich nur unwesentlich kürzer als während des Laufens (ca. 50 % der Zykluszeit), wohingegen die Schlagphase bei den Vorderbeinen von *C. schmitzi* nur etwa ein Drittel eines Zyklus dauert (27 % der Zykluszeit).

Prinzipiell scheint sich bei *C. americanus* die Kinematik der Vorderbeine beim Schwimmen nicht wesentlich von derjenigen beim Laufen zu unterscheiden, während die sich beim Schwimmen nicht bewegenden Mittel- und Hinterbeine eher

darauf hindeuten, dass die Ameisen ein spezielles motorisches Programm für die Fortbewegung im Wasser besitzen. Es ist jedoch auch möglich, dass bei den Mittel- und Hinterbeinen während des Versuchs eine Entnetzung stattfand und diese daher keine Schwimmbewegungen ausführen konnten. Einen solchen Effekt konnte ich bei *C. schmitzi*-Ameisen beobachten, wenn ich sie in Wasser mit unveränderter Oberflächenspannung zum Schwimmen zwang. DuBois und Jander (1985) machen diesbezüglich in ihrer Arbeit jedoch keine Angaben. Selbst wenn die *C. americanus*-Ameisen ein spezielles Schwimmprogramm besitzen sollten, wirkt das Schwimmverhalten der *C. schmitzi*-Ameisen im Vergleich dazu wesentlich ausgereifter und effizienter.

DuBois und Jander (1985) berichten in ihrer Arbeit auch, dass sie die Fähigkeit zum „Rettungsschwimmen“ bei verschiedenen Ameisenarten beobachten konnten. Zusammen mit den Beobachtungen anderer Autoren (Adis, 1982; Nielsen, 1997) und eigenen Observationen (*Camponotus* spec. und *Polyrhachis illaudata intermedia*) schließe ich daraus, dass eine grundlegende Schwimmfähigkeit (mit einem oder zwei Beinpaaren) bei vielen Ameisenarten vorhanden ist. Ob die Ameisen ihre Schwimmfähigkeit allerdings effektiv nutzen können, hängt maßgeblich davon ab, wie sie in die Flüssigkeit gelangen und welche physikalischen Eigenschaften diese hat. Das heißt, wenn der Körper der Ameisen und insbesondere die Beine z. B. aufgrund zu hoher oder zu niedriger Oberflächenspannung nicht in der richtigen Lage sind, ist kein zielgerichtetes Schwimmen möglich.

Diesbezüglich sind die *C. schmitzi*-Ameisen definitiv sehr gut angepasst, denn sie haben eine Strategie entwickelt, mit der sie dafür sorgen, dass sie unter natürlichen Bedingungen (fast) immer so am Oberflächenfilm der Kannenflüssigkeit zu liegen kommen, dass sie problemlos schwimmen können. Fällt eine *C. schmitzi*-Ameise versehentlich in die Kannenflüssigkeit, so bleiben ihre Beine im Normalfall am Oberflächenfilm hängen und sie ist nicht in der Lage, ein natürliches Schwimmverhalten zu zeigen (eigene Beobachtungen). Allerdings stellt dies für die *C. schmitzi*-Ameisen kein gravierendes Problem dar. Auch wenn ihre Beinbewegungen unter derartigen Umständen keine koordinierte Fortbewegung erlauben, gelangen sie doch früher oder später zur Kannenwand, an der sie problemlos Halt finden und die Flüssigkeit verlassen können.

Teil III.

Übergreifende Diskussion und
Zusammenfassung

Übergreifende Diskussion

Die Ergebnisse meiner Arbeit zeigen, dass mechanische Faktoren bei der Interaktion von *Nepenthes*-Kannenpflanzen und Insekten eine entscheidende Rolle spielen. Dies gilt sowohl für den Beutefang der Kannen als auch für die Symbiose zwischen *Nepenthes bicalcarata* und *Camponotus schmitzi*-Ameisen.

Das besondere am *Nepenthes*-System ist, dass zahlreiche Faktoren, insbesondere mechanische, aber auch chemische und optische, in komplexer Weise miteinander verknüpft sind. Der Beutefang der Kannen ist ein dreigliedriger Prozess, der sich aus der Anlockung, dem Fang und der Retention von Tieren zusammensetzt. Während bei der Anlockung hauptsächlich chemische und optische Faktoren eine Rolle spielen, sind für den Fang und die Retention besonders mechanische Faktoren wichtig. Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang, dass die einzelnen Kannenstrukturen zum Teil mehrere Funktionen besitzen, die auf unterschiedlichen Faktoren basieren. Beispielsweise dienen beim Peristom spezielle UV-Reflektions-Muster (Moran et al., 1999) und der von den Peristomnektarien sezernierte Nektar der Anlockung von Beutetieren (Ratsirarson und Silander, 1996; Merbach et al., 2001), während seine besonderen Oberflächeneigenschaften (Mikrostruktur, Benetzbarkeit) eine zentrale Rolle beim Beutefang spielen.

Die funktionale Komplexität der Kannen wird nochmals dadurch gesteigert, dass nicht nur die einzelnen Kannenstrukturen, sondern auch Teile dieser Strukturen unterschiedliche Funktionen besitzen, die wiederum auf verschiedenen Faktoren basieren können. So dient der Peristomnektar nicht nur der Anlockung von potentiellen Beutetieren, sondern ist infolge seiner hygroskopischen Eigenschaften auch maßgeblich am „Aquaplaning“-Fangmechanismus des Peristoms beteiligt (siehe Abschn.

3.2.2.3). Ein weiteres Beispiel für ein mehrfunktionales Kannenelement stellt das Sekret der Drüsen der Verdauungszone dar. Dieses dient einerseits dem Aufschließen der Beute, scheint andererseits aber auch, angesichts der guten Benetzungseigenschaften der Drüsenzzone (Gorb und Gorb, 2006), bei der Retention gefangener Tiere eine wichtige Rolle zu spielen (Gaume et al., 2002; Gorb et al., 2004).

Für die Entstehung dieser vielschichtigen Mechanismen spielt sicher auch die Tatsache, dass alle *Nepenthes*-Arten eine einheitliche Chromosomenzahl ($2n = 80$, siehe Heubl und Wistuba, 1997) besitzen und häufig natürliche Hybride bilden, eine wichtige Rolle. Die Kannen der Hybriden zeichnen sich meist durch eine Kombination der Strukturen ihrer Ursprungsarten aus (eigene Beobachtungen). Durch diese Rekombination der für den Fang relevanten Strukturen können entweder neue (mechanische) Faktoren entstehen, oder bereits vorhandene auf neue Art verknüpft werden.

Das komplexe Zusammenspiel von zahlreichen unterschiedlichen Faktoren und die hohe Variabilität der Fallen dürfte zwar dem Beutefang der Kannen zuträglich sein, die Entstehung von Symbiosen zwischen *Nepenthes*-Kannenpflanzen und Insekten jedoch erschweren. Um so erstaunlicher ist es, dass sich dennoch eine Lebensgemeinschaft zwischen *Nepenthes bicalcarata* und *Camponotus schmitzi* entwickeln konnte. Obwohl die Fangeffizienz der *N. bicalcarata*-Kannen – auf einen längeren Zeitraum bezogen – eher gering ist, ist davon auszugehen, dass es für die Entstehung dieser Lebensgemeinschaft Grundvoraussetzung war, dass die *C. schmitzi*-Ameisen bzw. ihre Vorfahren bereits Präadaptationen besaßen, aufgrund derer sie von den Kannen nicht gefangen wurden. Entweder sie waren bereits in der Lage, auf dem nassen Peristom zu laufen, und fielen dementsprechend nicht in die Kannen, oder sie besaßen schon eine besondere Schwimmfähigkeit, so dass sie immer wieder aus der Kannenflüssigkeit entkommen konnten (vgl. Abschn. 4.3.1). Auf dieser Grundlage erwies es sich zumindest für die Ameisen und wahrscheinlich auch für die Pflanzen (z. B. effizienterer Herbivorieschutz durch spezifische Partnerameisen, siehe Janzen, 1966; Heil et al., 2001) als vorteilhaft, eine Lebensgemeinschaft einzugehen.

Für diesen Schritt war insbesondere auf Seiten der Ameisen, aber auch auf Seiten der Pflanzen die Entwicklung weiterer Anpassungen notwendig. So müssen gründende *C. schmitzi*-Königinnen in der Lage sein ihre Wirtspflanzen zu finden und anschließend Einstiegslöcher als Zugang zu den hohlen Kannenstielen (Domatien)

zu bohren. Für letzteres ist natürlich Voraussetzung, dass die Pflanzen Nistraum in Form von Domatien zur Verfügung stellen, womit dies eine für die Entstehung der Lebensgemeinschaft notwendige Anpassung auf Seiten von *N. bicalcarata* darstellt.

Auch wenn die Ameisen einen Teil ihrer besonderen Fähigkeiten wahrscheinlich bereits vor Entstehung der Symbiose besaßen, haben sich andere Adaptationen sicher erst später entwickelt. So war das Schwimmverhalten der *C. schmitzi*-Ameisen ursprünglich höchstwahrscheinlich wie bei anderen Ameisenarten (vgl. Abschn. 4.3.1 und 7.2.3) als Fähigkeit zum Überqueren von Wasserflächen oder als Rettungsschwimmen ausgebildet. Es erwies sich für die Ameisen jedoch als vorteilhaft, die Beute der Kannen als Nahrung zu nutzen, statt selbst andere Insekten zu jagen und dabei hohe Risiken einzugehen. Die Verfeinerung der Schwimmfähigkeiten gestattete es den *C. schmitzi*-Ameisen dann, sämtlicher Beutestücke in der Kannenflüssigkeit habhaft zu werden.

Zusammenfassend war die Entwicklung der Symbiose zwischen *N. bicalcarata* und *C. schmitzi* vermutlich ein mehrstufiger Prozess, an dessen Anfang eine mechanische Anpassung der Ameisen zur Umgehung des Fangmechanismus der Kannen stand. Dadurch war es den *C. schmitzi*-Ameisen möglich, einen neuen Lebensraum zu erschließen, an den sie sich zunehmend anpassten. Im Zuge dieser Entwicklung spielten sowohl weitere Adaptationen an die mechanischen Faktoren der Kannen als auch für Pflanzenameisen allgemein typische Anpassungen für die Koloniegründung eine wichtige Rolle.

Ein vergleichbares Beispiel für eine Ameisen-Pflanzen-Gemeinschaft, in der mechanische Faktoren eine Schlüsselrolle spielen, findet sich bei den Ameisenpflanzen der Gattung *Macaranga* (Euphorbiaceae). 29 *Macaranga*-Arten (von insgesamt ca. 280 Arten) sind obligat mit spezialisierten Ameisen der Gattungen *Crematogaster* und *Campnotus* assoziiert, die ausschließlich in den hohlen (oder ausgehöhlten) Stängeln der Pflanzen nisten (Federle und Brüning, 2006). Bei 14 *Macaranga*-Ameisenpflanzenarten sind die Sprossoberflächen dicht mit einer epikutikulären Wachskristallschicht überzogen. Diese Wachsflächen sind für die meisten Insektenarten extrem rutschig und folglich nicht begehbar. Dieser Abwehreffekt basiert ausschließlich auf einer Reduktion der physikalischen Anhaftung und ist nicht auf chemische Faktoren zurückzuführen (Federle et al., 1997). Im Gegensatz zu generalistischen Ameisen

8. Übergreifende Diskussion

Tabelle 8.1.: Vergleich der Ameisen-Pflanzen-Mutualismen *Nepenthes bicalcarata* – *Camponotus schmitzi* und *Macaranga* – *Crematogaster* (*Decacrema*). EFN = extraflorale Nektarien (extra floral nectaries).

	<i>Nepenthes</i> – <i>Camponotus</i>	<i>Macaranga</i> – <i>Crematogaster</i>
Lebensgemeinschaft	für Ameisen obligatorisch	für Ameisen und Pflanzen obligatorisch
Entstehung der Assoziation	hauptsächlich Präadaptation, wenig Koadaptation	Präadaptation und/oder Koadaptation
Leistungen – Pflanzen		
○ Nistraum	ja	ja
○ Futterquellen	(EFN und Beutetiere)	EFN und Futterkörperchen
○ Schutz	ja (Peristomunterseite)	ja (Wachsschicht)
Leistungen – Ameisen		
○ Herbivorieschutz	ja	ja
○ andere	evtl. Verdauungshilfe	Rankenbeißen
Für die Peristom- bzw. Wachslauffähigkeit relevante Haftstruktur	Arolien	Krallen

können die spezialisierten Partnerameisen von wachsbereiften *Macaranga*-Pflanzen ohne Schwierigkeiten auf den rutschigen Sprossachsen laufen. Aufgrund ihrer herausragenden Wachslauffähigkeit entziehen sich die spezialisierten Ameisen somit der Konkurrenz mit generalistischen Ameisen und vermeiden darüber hinaus die Prädation durch diese (Federle und Brüning, 2006).

Vergleicht man die *Nepenthes* – *Camponotus*- und *Macaranga* – *Crematogaster*-Systeme miteinander, so wird deutlich, dass es sowohl Parallelen als auch Unterschiede gibt (siehe Tabelle 8.1). Ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Systemen besteht darin, dass die *Macaranga*-Pflanzen zum Überleben auf ihre Partnerameisen angewiesen sind, während *Nepenthes bicalcarata*-Kannenpflanzen auch ohne die *C. schmitzi*-Ameisen existieren können. Dies lässt den Schluss zu, dass beim *Macaranga* – *Crematogaster*-System eine engere Beziehung zwischen den Symbiose-Partnern besteht und Koadaptationen hier vermutlich ein wichtiger Teil des Mutualismus sind. Dennoch waren die Anfänge der Symbiosen bei beiden Systemen wahrscheinlich vergleichbar. Nach derzeitigem Kenntnisstand geht man nämlich davon aus, dass die Wachsbereifung der *Macaranga*-Pflanzen und die Wachslauffähigkeit der *Crematogaster*-Ameisen ursprüngliche Merkmale sind (Feldhaar et al., 2003; Quek

et al., 2004). Dementsprechend dürfte auch beim *Macaranga*–*Crematogaster*-System eine Präadaptation bzw. Gegenanpassung gegen mechanische Faktoren der Pflanzen Grundlage für die Entstehung der Symbiose gewesen sein.

Im Laufe der Zeit fand beim *Macaranga*–*Crematogaster*-System eine stärkere Spezialisierung beider Partner aufeinander statt als beim *Nepenthes*–*Camponotus*-System. So bieten die *Macaranga*-Pflanzen ihren Partnerameisen neben Nistraum und Schutz auch Nahrung in Form von extrafloralem Nektar und Futterkörperchen. Ferner können die Pflanzen über die Menge der produzierten Nahrung sogar Einfluss auf die Fitness der Ameisenkolonien nehmen (Federle und Brüning, 2006). Die *Crematogaster*-Ameisen tragen andererseits neben dem Vertreiben von Herbivoren durch ihr Rankenbeißverhalten dazu bei, dass die Pflanzen unbehindert wachsen können (Federle et al., 2002).

Die Symbiose zwischen *N. bicalcarata* und *C. schmitzi* ist demgegenüber wesentlich unspezifischer. So bieten die Pflanzen ihren Partnerameisen zwar Nistraum und vermutlich auch Schutz (für andere Tiere schwer erreichbare Peristomunterseite), wohingegen die zur Verfügung gestellte Nahrung nicht speziell auf die Ameisen angepasst ist. Der von den Pflanzen produzierte extraflorale Nektar dient allgemein der Anlockung von Insekten (evtl. mit Ausnahme der verlängerten Peristomnektarien, siehe Merbach et al., 1999) und die von den Kannen gefangenen Beutetiere sollen in erster Linie der Pflanze und nicht den Ameisen als Nahrung dienen. In welchem Maße *N. bicalcarata* von den *C. schmitzi*-Ameisen profitiert ist nach derzeitigem Kenntnisstand noch nicht eindeutig geklärt. Merbach et al. (2007) konnten zeigen, dass die Ameisen die Pflanzen gezielt vor einem Herbivoren schützen und Clarke und Kitching (1995) haben postuliert, dass die Ameisen eine Verdauungshilfe leisten und damit die Lebensdauer der Kannen verlängern, aber in welchem Maße sich dies auf die Fitness der Pflanzen auswirkt ist bisher nicht bekannt.

Mit dem Peristomlaufen und dem Wachslaufen spielen in beiden Insekten-Pflanzen-Systemen Anpassungen der Ameisen für die Lokomotion auf spezialisierten pflanzlichen Oberflächen, die auf die Unterbindung der Anhaftung von Insekten optimiert sind, eine wichtige Rolle. Da die rutschigen Oberflächen, also das nasse Peristom und die wachsbereifte Sprossoberfläche, auf denen die spezialisierten Ameisen laufen können, sehr unterschiedliche physikalische Eigenschaften besitzen, ist ein di-

rekter Vergleich der Anpassungen nicht möglich. Dennoch lässt sich nach aktuellem Kenntnisstand sagen, dass sowohl für die Peristom- als auch für die Wachslauffähigkeit ein Teil der tarsalen Haftstrukturen entscheidend ist. Allerdings sind bei den *C. schmitzi*-Ameisen die Arolien essentiell (siehe Abschn. 6.1.2.2), während die Wachslauffähigkeit der *Crematogaster*-Ameisen von den Krallen abhängt und die Arolien dabei keine Rolle spielen (Brüning, 2006).

Die besondere Lauffähigkeit der *Crematogaster*-Ameisen auf den Wachskristallschichten scheint jedoch weniger von einer morphologischen Spezialisierung der Krallen selbst, als vielmehr von speziellen Verhaltensweisen der Ameisen und eventuell anderen morphologischen Anpassungen, z. B. längeren Beinen, abzuhängen (Brüning, 2006). Bezüglich der Peristomlauffähigkeit der *C. schmitzi*-Ameisen konnte ich im Rahmen meiner Arbeit weder für morphologische Adaptationen der Arolien, noch für eine spezielle Laufkinematik eindeutige Hinweise finden. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass das besondere Laufvermögen der *C. schmitzi*-Ameisen ebenfalls auf einer Kombination von morphologischen und kinematischen Anpassungen basiert. Würde sich dies durch weitere Untersuchungen bestätigen, so könnte man daraus schließen, dass tierische Gegenanpassungen gegen pflanzliche mechanische Faktoren häufig auf einer Verknüpfung von morphologischen Spezialisierungen und der Entwicklung besonderer Verhaltensweisen beruhen.

Zusammenfassung

Interaktionen zwischen Insekten und Pflanzen können auf chemischen oder mechanischen Faktoren beruhen. Mechanische Faktoren spielen eine besonders wichtige Rolle bei den Fallen karnivorer Pflanzen. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Rolle mechanischer Faktoren bei der Interaktion zwischen der Kannenpflanze *Nepenthes bicalcarata* und der Ameise *Camponotus schmitzi* aufzuklären, bei welcher Ameisen Gegenanpassungen zu spezialisierten pflanzlichen Fangstrukturen entwickelt haben.

Im Rahmen meiner Arbeit habe ich mich mit den Fragen beschäftigt, 1) welche Kannenstrukturen und welche Mechanismen für den Fang von Arthropoden wichtig sind und 2) welche speziellen Anpassungen die *C. schmitzi*-Ameisen für das Leben auf ihrer karnivoren Wirtspflanze besitzen.

Die Untersuchungen zum Fangmechanismus von *Nepenthes*-Kannen wurden an den Arten *N. bicalcarata* und *N. rafflesiana* var. *typica* durchgeführt. Nach bisherigem Kenntnisstand wurde angenommen, dass die *Nepenthes*-Kannen Tiere mit Hilfe von rutschigen Wachskristallschichten fangen. Im Rahmen meiner Arbeit konnte ich zeigen, dass ein weiterer, bislang unbekannter Fangmechanismus existiert, welcher auf speziellen Oberflächeneigenschaften des Kannenrandes (Peristom) und „Insekten-Aquaplaning“ basiert. Das Peristom ist durch eine regelmäßige Mikrostruktur mit radialen Rippen aus glatten, dachziegelartig überlappenden Epidermiszellen charakterisiert. Diese Oberfläche ist vollständig mit Wasser benetzbar, so dass sie bei feuchter Witterung von homogenen Flüssigkeitsfilmen überzogen ist. Solange das Peristom trocken ist, können Ameisen ungehindert darauf umherlaufen und Nektar von den am inneren Peristomrand gelegenen Nektarien ernten. Sobald die Ober-

fläche beispielsweise durch Regen nass wird, rutschen die meisten Tiere ab und stürzen in die Kanne. Messungen der Reibungskräfte von Weberameisen (*Oecophylla smaragdina*) auf dem Peristom von *N. bicalcarata* zeigten, dass Flüssigkeitsfilme auf der Oberfläche die Anhaftung der Haftorgane (Arolien) verhindern, und dass die stufenartig zum Kanneninneren abfallenden Epidermiszellen auch keinen effektiven Einsatz der Krallen ermöglichen. Versuche an *Nepenthes alata* zeigten darüber hinaus, dass dieser Fangmechanismus des Peristoms auch für *Nepenthes*-Arten mit wachsbe-reifter Kanneninnenwand essentiell, und die Wachsschicht wahrscheinlich eher für die Retention gefangener Tiere wichtig ist.

Zur Analyse der ökologischen Auswirkungen des „Aquaplaning“-Fangmechanismus habe ich die Peristomfeuchte von *Nepenthes rafflesiana* var. *typica*-Kannen zeitgleich mit meteorologischen Daten im Feld kontinuierlich aufgezeichnet und mit Experimenten zur Beurteilung der Fangeffizienz der Kannen kombiniert. Die Ergebnisse dieser Versuche zeigen, dass die Kannen hoch effiziente Fallen mit Fangraten von über 80 % sein können, während sie zu anderen Zeiten praktisch keine Tiere erbeuten. Diese dramatischen Unterschiede sind vom Befeuchtungsgrad des Peristoms abhängig. Die Variation der Peristomfeuchte und damit die Variation der Fangeffizienz wird durch Regen, Kondensation und von den Peristomnektarien sezerniertem Nektar verursacht. Auf dem Peristom vorhandener Nektar verursachte eine in erster Linie indirekte Zunahme der Peristomfeuchte, bedingt durch seine kondensationsfördernden hygroskopischen Eigenschaften. Meine Versuche bestätigten, dass Peristome mit entfernten Nektarien generell trockener blieben und eine geringere Fangeffizienz als nicht manipulierte Kontrollperistome besaßen. Es ist zu vermuten, dass die nur zeitweise und unvorhersehbare Aktivierung der *Nepenthes*-Kannenfallen durch Nässe das Rekrutierungsverhalten von Ameisen fördert und damit eine Strategie zur Beutemaximierung darstellt.

Im Rahmen der Untersuchungen, welche mechanischen Anpassungen die *Camponotus schmitzi*-Ameisen für das Leben auf *Nepenthes bicalcarata* besitzen habe ich mich auf die Fragen konzentriert, wie es den Ameisen gelingt den Peristom-Fangmechanismus zu umgehen und welche Anpassungen sie besitzen um in der Kannenflüssigkeit tauchend und schwimmend nach Nahrung zu suchen. Im Gegensatz zu generalistischen Ameisen sind *C. schmitzi*-Ameisen ohne Schwierigkeiten in der Lage, über das nasse Peristom zu laufen ohne abzustürzen. Gründe für die gute Peristomlauffä-

higkeit der Ameisen sind entweder ein speziell angepasstes Laufverhalten oder eine verbesserte Leistung ihrer Haftstrukturen auf der nassen Peristomoberfläche, oder eine Kombination aus beidem. Durch selektive Manipulation der tarsalen Haftstrukturen konnte ich demonstrieren, dass die Arolien für die Peristomlauffähigkeit der *C. schmitzi*-Ameisen eine wesentliche Rolle spielen, während der Beitrag der Krallen vernachlässigbar ist. Anhand von Laufversuchen auf nassen Glasoberflächen konnte ich ferner zeigen, dass *C. schmitzi*-Ameisen generell besser auf flüssigkeitsbenetzten Oberflächen laufen können als generalistische Ameisen.

Für das Furagieren in der Kannenflüssigkeit verfügen die *C. schmitzi*-Ameisen über ein sich wiederholendes, stereotypes Verhaltensmuster, welches aus einer Unterwasserlauf- und einer Oberflächenschwimmphase besteht. Meine Untersuchungen dieses Verhaltensmusters zeigen, dass die Ameisen nach dem Eintauchen in die Kannenflüssigkeit zunächst mit zum Teil sehr hohen Geschwindigkeiten von mehr als 12 Körperlängen pro Sekunde am Grund der Kannen umherlaufen und sich anschließend mit Hilfe ihres stets vorhandenen Auftriebs und unterstützt von Beinbewegungen zur Flüssigkeitsoberfläche aufsteigen lassen. Bei Erreichen des Oberflächenfilms tauchten Teile des Hinterleibs (Gaster) und des Kopfes der Ameisen aus der Kannenflüssigkeit auf. Ich konnte zeigen, dass das Auftauchen des Hinterleibs für die Atmung der in der Kannenflüssigkeit furagierenden Ameisen von entscheidender Bedeutung ist. Ferner wird der Gasaustausch wahrscheinlich durch eine weit dorsale Lage der Stigmenpaare am 2. und 3. Gastersegment begünstigt. In seltenen Fällen kam es vor, dass beim Auftauchen der Ameisen neben Gaster und Kopf auch Teile der Beine entnetzten und die Ameisen daraufhin kein koordiniertes Oberflächenschwimmverhalten mehr zeigen konnten. Besonders häufig trat dieser Effekt auf, wenn ich zufällig ausgewählte *C. schmitzi*-Ameisen zum Schwimmen zwang. Dies deutet darauf hin, dass die Ameisen das Maß der Entnetzung kontrollieren können, entweder durch ihr Bewegungsmuster und/oder durch Veränderung der Benetzungseigenschaften ihres Körpers (z. B. mit Hilfe eines Sekrets).

Die kinematische Analyse von Hochgeschwindigkeits-Videoaufnahmen hat gezeigt, dass die *C. schmitzi*-Ameisen nach dem Auftauchen mittels schneller Beinbewegungen (ca. 9 Schläge pro Sekunde) mit Geschwindigkeiten von ca. 4,5 Körperlängen pro Sekunde an der Oberfläche der Kannenflüssigkeit umherschwimmen. Dabei ähnelt die Bewegungskoordination ihrer Beine dem bei Ameisen für die Fortbewe-

gung an Land typischen Dreifußgang. Ein Vergleich der Kinematik von schwimmenden und laufenden *C. schmitzi*-Ameisen hat gezeigt, dass die schwimmenden Ameisen ihre Beine in der Schlagphase mit einer höheren Winkelgeschwindigkeit als in der Rückholphase bewegen, während dies bei den laufenden Tieren genau umgekehrt ist. Ferner strecken die schwimmenden Ameisen ihre Beine während der Schlagphase weiter aus als in der Rückholphase, wohingegen die laufenden Ameisen in beiden Bewegungsphasen vergleichbare Beinradien aufweisen. Dies lässt den Schluss zu, dass die Schwimmkinematik der *C. schmitzi*-Ameisen eine abgewandelte Form ihrer Laufkinematik darstellt, welche für die Erzeugung von Vortrieb im Wasser optimiert wurde.

Die Ergebnisse meiner Arbeit zeigen, dass ein komplexes Zusammenspiel zahlreicher mechanischer Faktoren die Grundlage sowohl für den Beutefang der *Nepenthes*-Kannenpflanzen als auch für die (Gegen-)Anpassungen der *C. schmitzi*-Ameisen bilden.

Summary

Insect-plant interactions based on either chemical or mechanical factors, play a key role in nature. Mechanical factors are of particular importance for the animal traps of carnivorous plants. The aim of this study is to clarify the role of mechanical factors in the interaction between the pitcher plant *Nepenthes bicalcarata* and its ant partner, *Camponotus schmitzi* which has evolved counter adaptations against the specialised capture structures of the plant.

This study investigates two questions, firstly, which of the pitchers' structures and which mechanisms are important for the capture of arthropods and secondly, what are the special adaptations that enable the *C. schmitzi* ants to live on their carnivorous host plant.

The analysis on the capture mechanism of *Nepenthes* pitchers was carried out on *N. bicalcarata* and *N. rafflesiana* var. *typica*. It has so far been suggested, that *Nepenthes* pitchers capture prey by means of slippery epicuticular wax crystals. I was however able to show, that another, yet unknown capture mechanism exists. It is based on the special surface properties of the pitcher rim (peristome) and on the phenomenon of insect "aquaplaning". The peristome is characterized by a regular microstructure with radial ridges of smooth overlapping epidermal cells, which form a series of steps toward the pitcher interior. This surface is completely wettable by water, so that under humid weather conditions it is covered by homogenous liquid films. If the peristome is dry, ants can run freely on it and harvest nectar from the nectaries at the inner margin of the peristome. As soon as the peristome surface is wetted, for example by rain, it becomes extremely slippery for insects, so that most of the ant visitors are trapped. By measuring the friction forces of weaver ants (*Oecophylla sma-*

ragdina) on the peristome of *N. bicalcarata*, I was able to show that the liquid films on the surface disrupt attachment for the soft adhesive pads (arolia) and that the surface topography impedes the use of claws. Experiments on *Nepenthes alata* demonstrated that the trapping mechanism of the peristome is also essential in *Nepenthes* species with waxy inner pitcher walls, indicating that the waxy surfaces are more important for the retention rather than the capture of prey.

I investigated the ecological implications of the “aquaplaning” capture mechanism in *Nepenthes rafflesiana* var. *typica* by combining meteorological data and continuous field measurements of peristome wetness with experimental assessments of the pitchers’ capture efficiency. My results demonstrate that pitchers can be highly effective traps with capture rates as high as 80% but are completely ineffective at other times. These dramatic changes are due to the wetting conditions of the peristome. Variation of peristome wetness and thus the variation of capture efficiency is caused by rain, condensation, and nectar secreted from the peristome nectaries. The presence of nectar on the peristome increased surface wetness, mainly indirectly, as a result of its hygroscopic properties. Experiments confirmed that pitchers with their peristome nectaries removed remained generally drier and were less efficient at prey capture than untreated controls. I propose that the intermittent and unpredictable activation of *Nepenthes* pitcher traps facilitates ant recruitment and constitutes a strategy to maximise prey capture.

In the second part of my study I investigated the mechanical adaptations that the *C. schmitzi* possess in order to live on *N. bicalcarata*. I focused on two principal questions, how are the ants able to circumvent the peristome capture mechanism and what adaptations do they need in order to swim and dive in the digestive fluid.

In contrast to generalist ants, *C. schmitzi* ants are capable of running on the wet peristome without difficulties. This ability is based either on a specially adapted running behaviour, a superior performance of their attachment structures, or a combination of both. Through selective manipulation of tarsal attachment structures I was able to demonstrate, that the arolia are essential for the ants’ capability to run on the wet peristome, whereas the contribution of the claws is negligible. Running experiments on wet glass surfaces furthermore showed that *C. schmitzi* ants generally perform better on fluid covered surfaces than generalist ant species.

Whilst foraging in the pitcher fluid *C. schmitzi* ants show a repetitive stereotyped

behaviour pattern, consisting of an underwater running and surface swimming phase. My analysis of this behaviour pattern showed that after immersing into the fluid, the ants run on the ground of the pitcher sometimes reaching speeds of more than 12 body lengths per second. After several seconds they advance to the fluid surface with the aid of buoyancy, supported by leg movements. When reaching the surface film parts of the ants' gaster and head emerge. I was able to show that while foraging in the pitcher fluid the emerging of the gaster is crucial for the respiration of the ants. Apart from that the far dorsal location of the spiracles on the 2nd and 3rd gaster segment probably also enhances the gaseous exchange. Sometimes the ants were not able to perform normal surface swimming because in addition to their gaster and head, parts of their legs had emerged. Very often this effect occurred if the *C. schmitzi* ants were forced to swim. This indicates that the ants are able to control the proportion of dewetting, either through their movement pattern and/or by altering the wetting properties of their body, for example with a lubricating secretion.

After emersion the ants swim with speeds of approximately 4.5 body lengths per seconds at the surface of the pitcher fluid using fast leg movements (approximately 9 strokes per second). Hence the leg coordination is similar to a tripod gait which is typical for their locomotion on land. A comparison between the kinematics of swimming and running *C. schmitzi* ants showed that whilst swimming, the angular velocity of their legs is higher in the stroke than in the recovery, whereas the opposite is true whilst running. Furthermore the swimming ants stretch their legs further in the stroke than in the recovery whereas the leg radius of running ants does not vary much throughout a step. It can be concluded that the swimming kinematics of *C. schmitzi* ants derives from the kinematics of their running and has been optimized for generating thrust in water.

My results show that a complex interaction between numerous mechanical factors forms the basis for both the prey capture of *Nepenthes* pitcher plants and the (counter) adaptations of the *C. schmitzi* ants.

Literaturverzeichnis

- ADAM, J.H. (1997): Prey spectra of Bornean *Nepenthes* species (Nepenthaceae) in relation to their habitat. *Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science* **20**(2-3): 121–134. (Zitiert auf Seiten [3](#), [4](#), und [6](#).)
- ADAMS, R. M., I. UND SMITH, G.W. (1977): An S.E.M. survey of the five carnivorous pitcher plant genera. *American Journal of Botany* **64**(3): 265–272. (Zitiert auf Seite [73](#).)
- ADIS, J. (1982): Eco-entomological observations from the Amazon: III. How do leaf-cutting ants of inundation forests survive flooding? *Acta Amazonica* **12**(4): 839–840. (Zitiert auf Seiten [117](#), [165](#), und [166](#).)
- AMAGASE, S., NAKAYAMA, S. UND TSUGITA, A. (1969): Acid protease in *Nepenthes*: II. study on the specificity of nepenthesin. *Journal of Biochemistry* **66**: 431–439. (Zitiert auf Seite [6](#).)
- BARGEL, H., BARTHLOTT, W., KOCH, K., SCHREIBER, L. UND NEINHUIS, C. (2003): Plant cuticles: multifunctional interfaces between plant and environment. In: A. Hemsley und I. Poole (Hg.), *Evolution of Plant Physiology*, Academic Press, London, S. 171–194. (Zitiert auf Seite [63](#).)
- BARTHLOTT, W. UND NEINHUIS, C. (1997): Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces. *Planta* **202**(1): 1–8. (Zitiert auf Seite [63](#).)
- BEATTIE, A.J. (1985): *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge. (Zitiert auf Seite [1](#).)

- BEAVER, R. (1983): The community living in *Nepenthes* pitcher plants: fauna and food webs. In: J.H. Frank und L. Lounibos (Hg.), *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*, Plexus, Medford, NJ, S. 129–154. (Zitiert auf Seite 6.)
- BENTLEY, B.L. (1977): Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 407–427. (Zitiert auf Seite 70.)
- BEUTEL, R.G. UND GORB, S.N. (2001): Ultrastructure of attachment specializations of hexapods (Arthropoda): evolutionary patterns inferred from a revised ordinal phylogeny. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 39(4): 177–207. (Zitiert auf Seiten 5 und 65.)
- BICO, J., THIELE, U. UND QUERE, D. (2002): Wetting of textured surfaces. *Colloids and Surfaces A* 206: 41–46. (Zitiert auf Seite 63.)
- BRADSHAW, W.E. UND CREELMAN, R.A. (1984): Mutualism between the carnivorous purple pitcher plant and its inhabitants. *American Midland Naturalist* 112: 294–304. (Zitiert auf Seiten 7 und 71.)
- BROWNE, C.A. (1922): Moisture absorptive power of different sugars and carbohydrates under varying conditions of atmospheric humidity. *Journal of Industrial and Engineering Chemistry* 14(8): 712–714. (Zitiert auf Seite 70.)
- BRÜNING, T. (2006): *Biomechanik des Wachslaufens bei Crematogaster (Decacrema)-Partnerameisen von Macaranga-Bäumen*. Dissertation, Universität Würzburg, Würzburg. (Zitiert auf Seite 173.)
- BUTLER, C.G. (1945): The influence of various physical and biological factors of the environment on honeybee activity. An examination of the relationship between activity and nectar concentration and abundance. *Journal of Experimental Biology* 21: 5–12. (Zitiert auf Seite 70.)
- CALTABIANO, A., COSTA, G. UND PETRALIA, A. (1979a): Ricerche sulla locomozione negli Insetti. II. Il nuoto dei Blattodei. *Animalia* 6: 11–17. (Zitiert auf Seite 163.)
- CALTABIANO, A., COSTA, G. UND PETRALIA, A. (1979b): Ricerche sulla locomozione negli Insetti. III. Il nuoto dei Dermatteri. *Animalia* 6: 67–70. (Zitiert auf Seite 163.)

- CALTABIANO, A., COSTA, G. UND PETRALIA, A. (1983): Ricerche sulla locomozione negli Insetti. VII. Il nuoto in alcune specie di Mantodei. *Animalia* **10**: 273–282. (Zitiert auf Seite **163**.)
- CHAPMAN, R.F. (1998): *The Insects: Structure and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, vierte Aufl. (Zitiert auf Seite **162**.)
- CLARKE, C.M. (1992): *The ecology of metazoan communities in Nepenthes pitcher plants in Borneo, with special reference to the community of Nepenthes bicalcarata Hook. f.* Dissertation, University of New England, Armidale. (Zitiert auf Seiten **7, 8, und 9**.)
- CLARKE, C.M. (1997): The effects of pitcher dimorphism on the metazoan community of the carnivorous plant *Nepenthes bicalcarata* Hook. f. *Malayan Nature Journal* **50**(3): 149–157. (Zitiert auf Seiten **4, 5, 6, 7, und 9**.)
- CLARKE, C.M. (1998): Initial colonisation and prey capture in *Nepenthes bicalcarata* (Nepenthaceae) pitchers in Brunei. *Sandakania* **12**: 27–36. (Zitiert auf Seiten **4 und 62**.)
- CLARKE, C.M. UND KITCHING, R.L. (1993): The Metazoan food webs from six Bornean *Nepenthes* species. *Ecological Entomology* **18**: 7–16. (Zitiert auf Seite **6**.)
- CLARKE, C.M. UND KITCHING, R.L. (1995): Swimming ants and pitcher plants: a unique ant-plant interaction from Borneo. *Journal of Tropical Ecology* **11**(4): 589–602. (Zitiert auf Seiten **9, 10, 71, 120, 165, und 172**.)
- CLINE, A.R., SHOCKLEY, F.W. UND PUTTLER, B. (2002): Description of surface swimming by *Hypera eximia* LeConte (Coleoptera: Curculionidae): behavioral, morphological, and phylogenetic implications. *Annals of the Entomological Society of America* **95**(5): 637–645. (Zitiert auf Seite **129**.)
- COSTA, G. UND PETRALIA, A. (1979): Ricerche sulla locomozione negli Insetti. I. Il nuoto in *Gryllotalpa quindecim* Baccetti e Capra (Insecta, Orthoptera). *Animalia* **6**: 5–9. (Zitiert auf Seite **163**.)
- CRESSWELL, J.E. (1998): Morphological correlates of necromass accumulation in the traps of an Eastern tropical pitcher plant, *Nepenthes ampullaria* Jack, and observati-

- ons on the pitcher infauna and its reconstitution following experimental removal. *Oecologia* **113**(3): 383–390. (Zitiert auf Seite 62.)
- DAI, Z., GORB, S.N. UND SCHWARZ, U. (2002): Roughness-dependent friction force of the tarsal claw system in the beetle *Pachnoda marginata* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Experimental Biology* **205**(16): 2479–2488. (Zitiert auf Seite 64.)
- DAVIDSON, D.W. UND MCKEY, D. (1993): The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research* **2**: 13–83. (Zitiert auf Seite 9.)
- DE SOUSA, W.O., MARQUES, M.I., ROSADO-NETO, G.H. UND ADIS, J. (2007): Surface swimming behavior of the curculionid *Ochetina uniformis* Pascoe (Eirrhiniinae, Stenopelmini) and *Ludovix fasciatus* (Gyllenhal) (Curculioninae, Erodiscini). *Revista Brasileira de Entomologia* **51**: 87–92. (Zitiert auf Seite 163.)
- DEPPE, J.L., DRESS, W.J., NASTASE, A.J., NEWELL, S.J. UND LUCIANO, C.S. (2000): Diel Variation of Sugar Amount in Nectar from Pitchers of *Sarracenia purpurea* L. with and without Insect Visitors. *American Midland Naturalist* **144**: 123–132. (Zitiert auf Seite 70.)
- DETTNER, K. (1985): Ecological and phylogenetic significance of defensive compounds from pygidial glands of Hydradephaga (Coleoptera). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* **137**: 156–171. (Zitiert auf Seite 159.)
- DETTNER, K. UND SCHWINGER, G. (1980): Defensive substances from pygidial glands of water beetles. *Biochemical Systematics and Ecology* **8**(1): 89–95. (Zitiert auf Seite 159.)
- DRIVER, P.M. UND HUMPHRIES, D.A. (1988): *Protean behaviour: the biology of unpredictability*. Clarendon Press, Oxford. (Zitiert auf Seite 72.)
- DUBOIS, M. UND JANDER, R. (1985): Leg coordination and swimming in an ant, *Camponotus americanus*. *Physiological Entomology* **10**: 267–270. (Zitiert auf Seiten 117, 165, und 166.)
- ELLISON, A.M. UND GOTELLI, N.J. (2001): Evolutionary ecology of carnivorous plants. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(11): 623–629. (Zitiert auf Seite 3.)

- ERIKSEN, C., LAMBERTI, G. UND RESH, V. (1996): Aquatic insect respiration. In: R. Merritt und K. Cummins (Hg.), *An introduction to the aquatic insects of North America*, Kap. 4, Kendall/Hunt Publishing, Dubuque, S. 29–40. (Zitiert auf Seiten 157 und 158.)
- FEDERLE, W., BARNES, W.J.P., BAUMGARTNER, W., DRECHSLER, P. UND SMITH, J.M. (2006): Wet but not slippery: boundary friction in tree frog adhesive toe pads. *Journal of the Royal Society Interface* 3(10): 689–697. (Zitiert auf Seiten 67 und 151.)
- FEDERLE, W., BRAINERD, E.L., MCMAHON, T.A. UND HÖLLDOBLER, B. (2001): Biomechanics of the movable pretarsal adhesive organ in ants and bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98(11): 6215–6220. (Zitiert auf Seiten 17 und 151.)
- FEDERLE, W. UND BRÜNING, T. (2006): Ecology and biomechanics of slippery wax barriers and waxrunning in *Macaranga*-ant mutualisms. In: A. Herrel, T. Speck und N.P. Rowe (Hg.), *Ecology and biomechanics: a mechanical approach to the ecology of animals and plants*, Kap. 8, CRC Press, Boca Raton, FL, S. 163–185. (Zitiert auf Seiten 170, 171, und 172.)
- FEDERLE, W. UND ENDLEIN, T. (2004): Locomotion and adhesion: dynamic control of adhesive surface contact in ants. *Arthropod Structure and Development* 33(1): 67–75. (Zitiert auf Seiten 65 und 151.)
- FEDERLE, W., ROHRSEITZ, K. UND HÖLLDOBLER, B. (2000): Attachment forces of ants measured with a centrifuge: better 'wax-runners' have a poorer attachment to a smooth surface. *Journal of Experimental Biology* 203(3): 505–512. (Zitiert auf Seite 109.)
- FEDERLE, W. (2006): Why are so many adhesive pads hairy? *Journal of Experimental Biology* 209(14): 2611–2621. (Zitiert auf Seite 2.)
- FEDERLE, W., BAUMGARTNER, W. UND HÖLLDOBLER, B. (2004): Biomechanics of ant adhesive pads: frictional forces are rate- and temperature-dependent. *Journal of Experimental Biology* 207(1): 67–74. (Zitiert auf Seite 110.)

- FEDERLE, W., MASCHWITZ, U., FIALA, B., RIEDERER, M. UND HÖLLDOBLER, B. (1997): Slippery ant-plants and skilful climbers: selection and protection of specific ant partners by epicuticular wax blooms in *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Oecologia* **112**(2): 217–224. (Zitiert auf Seiten **2** und **170**.)
- FEDERLE, W., MASCHWITZ, U. UND 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**(2): 264–270. (Zitiert auf Seite **172**.)
- FELDHAAR, H., FIALA, B., GADAU, J., MOHAMED, M. UND MASCHWITZ, U. (2003): Molecular phylogeny of *Crematogaster* subgenus *Decacrema* ants (Hymenoptera: Formicidae) and the colonization of *Macaranga* (Euphorbiaceae) trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **27**(3): 441–452. (Zitiert auf Seite **171**.)
- FRANKLIN, R., JANDER, R. UND ELE, K. (1977): The coordination, mechanics and evolution of swimming by a grasshopper, *Melanoplus differentialis* (Orthoptera: Acrididae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **50**: 189–199. (Zitiert auf Seite **129**.)
- FULL, R.J. UND KOEHL, M. (1993): Drag and lift on running insects. *Journal of Experimental Biology* **176**(1): 89–101. (Zitiert auf Seite **154**.)
- FURSOV, V. (1995): A review of European Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitizing the eggs of aquatic insects. *Bulletin of the Irish Biogeographical Society* **18**(1): 2–12. (Zitiert auf Seite **164**.)
- GAUME, L., GORB, S. UND ROWE, N. (2002): Function of epidermal surfaces in the trapping efficiency of *Nepenthes alata* pitchers. *New Phytologist* **156**(3): 479–489. (Zitiert auf Seiten **5**, **6**, **59**, **62**, und **169**.)
- GAUME, L., PERRET, P., GORB, E., GORB, S., LABAT, J.J. UND ROWE, N. (2004): How do plant waxes cause flies to slide? Experimental tests of wax-based trapping mechanisms in three pitfall carnivorous plants. *Arthropod Structure and Development* **33**(1): 103–111. (Zitiert auf Seite **5**.)
- GORB, E., HAAS, K., HENRICH, A., ENDERS, S., BARBAKADZE, N. UND GORB, S. (2005): Composite structure of the crystalline epicuticular wax layer of the slippery zone

- in the pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes alata* and its effect on insect attachment. *Journal of Experimental Biology* **208**(Pt 24): 4651–4662. (Zitiert auf Seite 5.)
- GORB, E., KASTNER, V., PERESSADKO, A., ARZT, E., GAUME, L., ROWE, N. UND GORB, S. (2004): Structure and properties of the glandular surface in the digestive zone of the pitcher in the carnivorous plant *Nepenthes ventrata* and its role in insect trapping and retention. *Journal of Experimental Biology* **207**(17): 2947–2963. (Zitiert auf Seiten 6, 62, 74, 154, und 169.)
- GORB, E.V. UND GORB, S.N. (2006): Physicochemical properties of functional surfaces in pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes alata* Blanco (Nepenthaceae). *Plant Biology* **8**(6): 841–848. (Zitiert auf Seiten 6, 64, 74, und 169.)
- HARRISON, J.F. (1997): Ventilatory mechanism and control in grasshoppers. *American Zoologist* **37**: 73–81. (Zitiert auf Seite 156.)
- HEIL, M., FIALA, B., MASCHWITZ, U. UND LINSENMAIR, K.E. (2001): On benefits of indirect defence: short- and long-term studies of antiherbivore protection via mutualistic ants. *Oecologia* **126**(3): 395–403. (Zitiert auf Seite 169.)
- HEPBURN, J.S. (1918): Biochemical studies of the pitcher liquor of *Nepenthes*. *Proceedings of the American Philosophical Society* **57**: 112–129. (Zitiert auf Seite 6.)
- HERRERA, C.M. UND PELLMYR, O. (Hg.) (2002): *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford. (Zitiert auf Seite 71.)
- HEUBL, G. UND WISTUBA, A. (1997): A cytological study of the genus *Nepenthes* L. (Nepenthaceae). *Sendtnera* **4**: 169–174. (Zitiert auf Seite 169.)
- HÖLLDOBLER, B. UND WILSON, E.O. (1990): *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA. (Zitiert auf Seiten 4 und 72.)
- HOOKE, J.D. (1874): The carnivorous habits of plants. *Nature* **10**: 366–372. (Zitiert auf Seiten 4, 5, 34, und 74.)
- HUGHES, G.M. (1958): The co-ordination of insect movements: III. swimming in *Dytiscus*, *Hydrophilus* and a dragonfly nymph. *Journal of Experimental Biology* **35**(3): 567–583. (Zitiert auf Seiten 161, 162, und 163.)

- JANZEN, D.H. (1966): Coevolution of Mutualism Between Ants and Acacias in Central America. *Evolution* **20**(3): 249–275. (Zitiert auf Seite 169.)
- JEBB, M. (1991): An account of *Nepenthes* in New Guinea. *Science in New Guinea* **17**: 7–54. (Zitiert auf Seiten 3 und 72.)
- JOLIVET, P. (1998): *Interrelationship Between Insects and Plants*. CRC Press, Boca Raton, FL. (Zitiert auf Seite 1.)
- JORDAN, C.E. (1992): A model of rapid-start swimming at intermediate Reynolds number: undulatory locomotion in the chaetognath *Sagitta elegans*. *Journal of Experimental Biology* **163**(1): 119–137. (Zitiert auf Seite 160.)
- JUNIPER, B.E. UND BURRAS, J.K. (1962): How pitcher plants trap insects. *New Scientist* **13**: 75–77. (Zitiert auf Seiten 4, 5, 35, und 62.)
- JUNIPER, B.E. UND JEFFREE, C.E. (1983): *Plant surfaces*. Edward Arnold Ltd., London. (Zitiert auf Seite 63.)
- JUNIPER, B.E., ROBINS, R.J. UND JOEL, D.M. (1989): *The carnivorous plants*. Academic Press, London. (Zitiert auf Seiten 2, 5, 6, 34, 62, und 73.)
- KATO, M. (1993): Floral biology of *Nepenthes gracilis* (Nepenthaceae) in Sumatra. *American Journal of Botany* **80**(8): 924–927. (Zitiert auf Seiten 4 und 62.)
- KATO, M., HOTTA, M., TAMIN, R. UND ITINO, T. (1993): Inter- and intra-specific variation in prey assemblages and inhabitant communities in *Nepenthes* pitchers in Sumatra. *Tropical Zoology* **6**(1): 11–25. (Zitiert auf Seite 4.)
- KEELER, K.H. (1989): Ant-plant interactions. In: W.G. Abrahamson (Hg.), *Plant-animal interactions*, McGraw-Hill Publishing, New York, S. 207–242. (Zitiert auf Seiten 1 und 8.)
- KIRCHNER, W. (2001): *Die Ameisen: Biologie und Verhalten*. C. H. Beck, München. (Zitiert auf Seite 92.)

- KLEMM, O., MILFORD, C., SUTTON, M.A., SPINDLER, G. UND VAN PUTTEN, E. (2002): A climatology of leaf surface wetness. *Theoretical and Applied Climatology* **71**(1): 107–117. (Zitiert auf Seite 26.)
- KNOLL, F. (1914): Über die Ursache des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbedeckten Pflanzenteilen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* **54**: 448–497. (Zitiert auf Seiten 5, 62, und 74.)
- KUCHLING, H. (1996): *Taschenbuch der Physik*. Hanser Fachbuchverlag, München, 16. Aufl. (Zitiert auf Seite 154.)
- LLOYD, F.E. (1942): *The carnivorous plants*. Chronica Botanica, Waltham, MA. (Zitiert auf Seiten 4, 5, 7, 34, 35, und 62.)
- LUCAS, P.W., TURNER, I.M., DOMINY, N.J. UND YAMASHITA, N. (2000): Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany* **86**(5): 913–920. (Zitiert auf Seite 2.)
- LÜTTGE, U. (1971): Structure and function of plant glands. *Annual Review of Plant Physiology* **22**(1): 23–44. (Zitiert auf Seite 6.)
- MARTIN, A., BUGUIN, A. UND BROCHARD-WYART, F. (2001): Dewetting nucleation centers at soft interfaces. *Langmuir* **17**(21): 6553–6559. (Zitiert auf Seite 67.)
- MARTIN, P. UND BROCHARD-WYART, F. (1998): Dewetting at soft interfaces. *Physical Review Letters* **80**(15): 3296–3299. (Zitiert auf Seite 68.)
- McHENRY, M.J., AZIZI, E. UND STROTHER, J.A. (2003): The hydrodynamics of locomotion at intermediate Reynolds numbers: undulatory swimming in ascidian larvae (*Botrylloides* sp.). *Journal of Experimental Biology* **206**(2): 327–343. (Zitiert auf Seite 160.)
- MEIMBERG, H., WISTUBA, A., DITTRICH, P. UND HEUBL, G. (2001): Molecular phylogeny of Nepenthaceae based on cladistic analysis of plastid trnk intron sequence data. *Plant Biology* **3**(2): 164–175. (Zitiert auf Seite 2.)
- MERBACH, M.A., MERBACH, D.J., MASCHWITZ, U., BOOTH, W.E., FIALA, B. UND ZIZKA, G. (2002): Mass march of termites into the deadly trap. *Nature* **415**(6867): 36–7. (Zitiert auf Seite 4.)

- MERBACH, M.A., ZIZKA, G., FIALA, B., MASCHWITZ, U. UND BOOTH, W.E. (2001): Patterns of nectar secretion in five *Nepenthes* species from Brunei Darussalam, Northwest Borneo, and implications for ant-plant relationships. *Flora* **196**(2): 153–160. (Zitiert auf Seiten [5](#), [7](#), [8](#), [29](#), [62](#), und [168](#).)
- MERBACH, M.A., ZIZKA, G., FIALA, B., MERBACH, D. UND MASCHWITZ, U. (1999): Giant nectaries in the peristome thorns of the pitcher plant *Nepenthes bicalcarata* Hooker f. (Nepenthaceae): anatomy and functional aspects. *Ecotropica* **5**: 45–50. (Zitiert auf Seiten [8](#), [9](#), [29](#), [153](#), und [172](#).)
- MERBACH, M.A., ZIZKA, G., FIALA, B., MERBACH, D., BOOTH, W.E. UND MASCHWITZ, U. (2007): Why a carnivorous plant cooperates with an ant – Selective defense against pitcher-destroying weevils in the myrmecophytic pitcher plant *Nepenthes Bicalcarata* Hook. f. *Ecotropica* **13**: 45–56. (Zitiert auf Seiten [7](#), [8](#), [10](#), [153](#), und [172](#).)
- MILL, P.J. (1974): Respiration: Aquatic Insects. In: M. Rockstein (Hg.), *The physiology of Insecta*, Bd. 6, Kap. 6, Academic Press, New York, zweite Aufl., S. 403–476. (Zitiert auf Seite [157](#).)
- MILLER, P.L. (1981): Ventilation in active and inactive insects. In: C.F. Herreid und C.R. Fourtner (Hg.), *Locomotion and Energetics in Arthropods*, Plenum Press, New York, S. 367–390. (Zitiert auf Seite [156](#).)
- MILLER, P. (1972): Swimming in mantids. *Journal of Entomology A* **46**(2): 91–97. (Zitiert auf Seiten [129](#) und [163](#).)
- MOGI, M. UND YONG, H.S. (1992): Aquatic arthropod communities in *Nepenthes* pitchers: the role of niche differentiation, aggregation, predation and competition in community organization. *Oecologia* **90**: 172–184. (Zitiert auf Seite [6](#).)
- MORAN, J.A. (1996): Pitcher dimorphism, prey composition and the mechanism of prey attraction in pitcher plant *Nepenthes rafflesiana* in Borneo. *Journal of Ecology* **84**(4): 515–525. (Zitiert auf Seiten [3](#), [4](#), [34](#), [62](#), und [72](#).)
- MORAN, J.A., BOOTH, W.E. UND CHARLES, J.K. (1999): Aspects of pitcher morphology and spectral characteristics of six bornean *Nepenthes* pitcher plant species: impli-

- cations for prey capture. *Annals of Botany* **83**(5): 521–528. (Zitiert auf Seiten **4**, **35**, und **168**.)
- MORAN, J.A., CLARKE, C.M. UND HAWKINS, B.J. (2003): From carnivore to detritivore? isotopic evidence for leaf litter utilization by the tropical pitcher plant *Nepenthes ampullaria*. *International Journal of Plant Sciences* **164**(4): 635–639. (Zitiert auf Seite **62**.)
- MORAN, J.A., MERBACH, M.A., LIVINGSTON, N.J., CLARKE, C.M. UND BOOTH, W.E. (2001): Termite prey specialization in the pitcher plant *Nepenthes albomarginata*—evidence from stable isotope analysis. *Annals of Botany* **88**(2): 307–311. (Zitiert auf Seite **4**.)
- MÜLLER, C. UND RIEDERER, M. (2005): Plant surface properties in chemical ecology. *Journal of Chemical Ecology* **31**(11): 2621–2651. (Zitiert auf Seite **63**.)
- NACHTIGALL, W. (1962): Die Mechanik der Schwimmbewegungen bei der *Acilius*-Larve (Coleoptera, Dytiscidae). *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* **47**(3): 413–430. (Zitiert auf Seite **163**.)
- NACHTIGALL, W. (1964): Wie schwimmen die Wasserkäfer? *Die Umschau in Wissenschaft und Technik* **15**: 467–470. (Zitiert auf Seite **162**.)
- NACHTIGALL, W. (1961): Funktionelle Morphologie, Kinematik und Hydromechanik des Ruderapparates von *Gyrinus*. *Journal of Comparative Physiology A* **45**(2): 193–226. (Zitiert auf Seite **162**.)
- NEINHUIS, C. UND BARTHLOTT, W. (1997): Characterization and distribution of water-repellent, self-cleaning plant surfaces. *Annals of Botany* **79**(6): 667–677. (Zitiert auf Seite **63**.)
- NIELSEN, M. (1997): Nesting biology of the mangrove mud-nesting ant *Polyrhachis sokolova* Forel (Hymenoptera, Formicidae) in northern Australia. *Insectes Sociaux* **44**(1): 15–21. (Zitiert auf Seiten **76**, **117**, **165**, und **166**.)
- NISHII, J. (2006): An analytical estimation of the energy cost for legged locomotion. *Journal of Theoretical Biology* **238**(3): 636–645. (Zitiert auf Seite **134**.)

- NOBEL, P. (1983): *Biophysical plant physiology and ecology*. WH Freeman, San Francisco. (Zitiert auf Seite 63.)
- OTTEN, A. UND HERMINGHAUS, S. (2004): How plants keep dry: a physicist's point of view. *Langmuir* 20(6): 2405–2408. (Zitiert auf Seite 63.)
- OWEN, T. P., J., LENNON, K.A., SANTO, M.J. UND ANDERSON, A.N. (1999): Pathways for nutrient transport in the pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes alata*. *Annals of Botany* 84(4): 459–466. (Zitiert auf Seite 6.)
- PEETERS, P.J., SANSON, G. UND READ, J. (2007): Leaf biomechanical properties and the densities of herbivorous insect guilds. *Functional Ecology* 21(2): 246–255. (Zitiert auf Seite 2.)
- PERSSON, B.N.J. (2007): Wet adhesion with application to tree frog adhesive toe pads and tires. *Journal of Physics* 19(37): 376110. (Zitiert auf Seiten 65, 67, und 151.)
- PFLÜGER, H.J. UND BURROWS, M. (1978): Locusts use the same basic motor pattern in swimming as in jumping and kicking. *Journal of Experimental Biology* 75(1): 81–93. (Zitiert auf Seiten 129 und 163.)
- PROCTOR, M.C.F., YEO, P.F. UND LACK, A.J. (1996): *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Portland, OR. (Zitiert auf Seite 2.)
- QUEK, S.P., DAVIES, S.J., ITINO, T. UND PIERCE, N.E. (2004): Codiversification in an ant-plant mutualism: stem texture and the evolution of host use in *Crematogaster* (Formicidae: Myrmicinae) inhabitants of *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Evolution* 58(3): 554–570. (Zitiert auf Seite 171.)
- RATSIRARSON, J. UND SILANDER, J.A. (1996): Structure and dynamics in *Nepenthes madagascariensis* pitcher plant micro-communities. *Biotropica* 28(2): 218–227. (Zitiert auf Seiten 34 und 168.)
- REITH, M., CLASSEN-BOCKHOFF, R. UND SPECK, T. (2006): Biomechanics of *Salvia* flowers: the role of lever and flower tube in spezialisation on pollinators. In: A. Herrel, T. Speck und N. Rowe (Hg.), *Ecology and biomechanics: a mechanical approach to*

- the ecology of animals and plants*, Kap. 6, CRC Press, Boca Raton, FL, S. 123–145. (Zitiert auf Seite 2.)
- RICHARDS, J.H. (2001): Bladder function in *Utricularia purpurea* (Lentibulariaceae): is carnivory important? *American Journal of Botany* 88(1): 170–176. (Zitiert auf Seite 7.)
- ROSENTHAL, G.A. UND BERENBAUM, M.R. (Hg.) (1991): *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites, Vol. 1: the chemical participants*. Academic Press, San Diego, CA, zweite Aufl. (Zitiert auf Seite 1.)
- SANSON, G., READ, J., ARANWELA, N., CLISSOLD, F. UND PEETERS, P. (2001): Measurement of leaf biomechanical properties in studies of herbivory: opportunities, problems and procedures. *Austral Ecology* 26(5): 535–546. (Zitiert auf Seite 2.)
- SCHENKE, G. (1965): Schwimmhaarsystem und rudern von *Notonecta glauca*. *Zoomorphology* 55(5): 631–640. (Zitiert auf Seite 162.)
- SCHOONHOVEN, L.M., VAN LOON, J.J.A. UND DICKE, M. (2005): *Insect-plant biology*. Oxford University Press, Oxford, zweite Aufl. (Zitiert auf Seite 1.)
- SCHUITEMAKER, J.P. UND STÄRCKE, A. (1933): Contributions à l'étude de la faune Nepenthicole. Art. III. Un nouveau *Camponotus* de Borneo, habitant les tiges creuses de *Nepenthes*. *Overdruk uit het Natuurhistorisch Maandblad* 22(3): 29–31. (Zitiert auf Seite 7.)
- SHUMAKOVA, I., FURSOV, V., GLADUN, D. UND FRANTSEVICH, L. (2003): Swimming in the diving wasp *Prestwichia aquatica* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Entomologia generalis* 23(4): 225–234. (Zitiert auf Seiten 163 und 164.)
- SLÁMA, K. (1999): Active regulation of insect respiration. *Annals of the Entomological Society of America* 92: 916–929. (Zitiert auf Seite 157.)
- STOWE, M.K., TUMLINSON, J.H. UND ROBERT, R.H. (1987): Chemical mimicry: Bolas spiders emit components of moth prey species sex pheromones. *Science* 236: 964–967. (Zitiert auf Seite 72.)
- TAN, H.T.W. (1997): *A guide to the carnivorous plants of Singapore*. Singapore Science Centre, Singapore. (Zitiert auf Seite 72.)

- WÄCKERS, F.L., VAN RIJN, P.C.J. UND BRUIN, J. (Hg.) (2005): *Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications*. Cambridge University Press, Cambridge. (Zitiert auf Seite 71.)
- WARD, T.M. UND HUMPHREYS, W.F. (1981): The effect of filming speed on the interpretation of arthropod locomotion. *Journal of Experimental Biology* 92(1): 323–331. (Zitiert auf Seiten 104 und 105.)
- WASSERTHAL, L.T. (1996): Interaction of circulation and tracheal ventilation in holometabolous insects. *Advances in Insect Physiology* 26: 297–351. (Zitiert auf Seite 156.)
- WASSERTHAL, L.T. (1981): Oscillating haemolymph 'circulation' and discontinuous tracheal ventilation in the giant silk moth *Attacus atlas* L. *Journal of Comparative Physiology B* 145(1): 1–15. (Zitiert auf Seite 156.)
- WENDLER, G., TEUBER, H. UND JANDER, J.P. (1985): Walking, swimming and intermediate locomotion in *Nepa rubra*. In: M. Gewecke und J.P. Jander (Hg.), *Insect Locomotion*, Paul Parey-Verlag, Berlin, S. 103–110. (Zitiert auf Seite 163.)
- WESTNEAT, M.W., BETZ, O., BLOB, R.W., FEZZAA, K., COOPER, W.J. UND LEE, W.K. (2003): Tracheal respiration in insects visualized with synchrotron x-ray imaging. *Science* 299(5606): 558–560. (Zitiert auf Seite 157.)
- WITHERS, P. (1993): Cutaneous water acquisition by the thorny devil (*Moloch horridus*: Agamidae). *Journal of Herpetology* 27(3): 265–270. (Zitiert auf Seite 63.)
- WOJTUSIAK, J., GODZINSKA, E. UND DEJEAN, A. (1995): Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* (Latreille 1802). *Tropical Zoology* 8(2): 309–318. (Zitiert auf Seite 109.)

Anhang

Lebenslauf

PERSÖNLICHE ANGABEN

Name: Holger Florian Bohn
Geburtsdatum: 13. April 1977
Geburtsort: Bonn-Beuel
Staatsangehörigkeit: deutsch

SCHULAUSSBILDUNG

1983 – 1987	Schnitzenbusch-Grundschule, Königswinter-Oberdollendorf
1987 – 1996	privates Ernst-Kalkuhl-Gymnasium, Bonn-Oberkassel

HOCHSCHULAUSSBILDUNG

10/1997 – 06/2003	Studium der Biologie an der Universität des Saarlandes, Saarbrücken Hauptfach: Technische Biologie und Bionik Nebenfächer: Botanik, Biophysik und Konstruktionstechnik/CAD
07/2002 – 06/2003	Diplomarbeit: „Rastersondenmikroskopische Charakterisierung biologischer Partnersysteme“ (Betreuer: B. Möhl, U. Hartmann)
10/2003 – 09/2005	Promotion an der Bayerischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg bei Dr. Walter Federle
seit 10/2005	Fortsetzung der Promotion an der University of Cambridge (Großbritannien) bei Dr. Walter Federle

Publikationen

BAUER, U., BOHN, H.F. UND FEDERLE, W. (2008): Harmless nectar source or deadly trap: *Nepenthes* pitchers are activated by rain, condensation and nectar. *Proceedings of the Royal Society B* **275**: 259–265.

BOHN, H.F., UND FEDERLE, W. (2004): Insect aquaplaning: *Nepenthes* pitcher plants capture prey with the peristome, a fully wettable water-lubricated anisotropic surface. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* **101**: 14138–14143.

Konferenzbeiträge

BOHN, H.F., UND FEDERLE, W. (2005): Biomechanics of pitcher plants: Mechanisms of prey capture in *Nepenthes bicalcarata*. *Comparative Biochemistry and Physiology A* **141**: S152, (Poster).

FEDERLE, W., BRÜNING, T., UND BOHN, H.F. (2005): Slippery ant-plants and skillful climbers. *Comparative Biochemistry and Physiology A* **141**: S144, (Vortrag).

Vorträge

BOHN, H.F. (10/2006): Perilous traps and skilful circumventors - A biomechanical approach to a unique insect-plant interaction. *Ökologisches Seminar, University of Cambridge*.

BOHN, H.F. (04/2006): Biomechanics of insect-plant interactions: *Nepenthes* pitcher traps and skilful circumventors. *Brunei Nature Society*.

BOHN, H.F. (04/2006): Biomechanics of insect-plant interactions: *Nepenthes* pitcher traps and skilful circumventors. *Panaga Natural History Society (Brunei)*.

BOHN, H.F. (03/2006): Biomechanics of insect-plant interactions: *Nepenthes* pitcher traps and skilful circumventors. *Kolloquium des Lehrstuhls für Biologie, Universiti Brunei Darussalam*.

BOHN, H.F. (10/2005): Biomechanics of insect-plant interactions: *Nepenthes* pitcher traps and skilful circumventors. *SFB Symposium, Würzburg*.

BOHN, H.F. (12/2004): Biomechanics of pitcher plants & ants. *Mitarbeiterseminar des Lehrstuhls für Zoologie II, Universität Würzburg*.

Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Dr. Walter Federle, der mir die Möglichkeit gegeben hat, an diesem facettenreichen und „sexy“ Thema zu arbeiten. Besonders dafür, dass er engagiert die Rolle des Doktorvaters übernommen hat und mir immer mit Rat und Tat beiseite stand.

Ich möchte mich bei Prof. Dr. Werner Baumgartner für die Begutachtung meiner Arbeit bedanken.

Bei den aktiven und ehemaligen Mitgliedern der „Insect Biomechanics Workgroup“, Tanja Brüning, James Bullock, Christopher Clemente, Jan-Henning Dirks, Patrick Drechsler, Thomas Endlein und Nanna Evers möchte ich mich für die wertvollen Diskussionen, die kreativen Ideen bei kniffligen Experimenten und natürlich die zahlreichen, geselligen Stunden fernab der Biomechanik bedanken. Mein besonderer Dank gilt Nanna Evers für die Versorgung des „Ameisenhaufens“ in meiner Abwesenheit und Patrick Drechsler für die Beantwortung zahlloser Fragen zu Matlab[®] und L^AT_EX.

Vielen Dank an Konrad Öchsner und Gerhard Eisenmann für die Investition zahlreicher Arbeitsstunden und viel technischen Geschicks in die Realisierung der „Datenlogger-Kisten“ zur Messung des Peristomleitwerts.

Mein Dank gilt auch den Mitarbeitern der botanischen Gärten von Würzburg und Cambridge für die Pflege der *Nepenthes*-Pflanzen.

Ein großes Dankeschön an Marlis und Dennis Merbach für die wertvolle Einführung in das Leben und Forschen in Brunei Darussalam und die vielen anregenden wissenschaftlichen Diskussionen.

Bei den Mitgliedern des Department of Biology der Universiti Brunei Darussalam, Ulmar Grafe, Olusegun Osunkoya und David Marshall möchte ich mich für die große Unterstützung bei meiner Forschungstätigkeit und der Überwindung bürokratischer Hürden bedanken. Ferner gilt mein Dank Helen für ihre Hilfe bei allen technischen Fragen.

Für die Ermöglichung der Forschung und die Erlaubnis zur Ausfuhr von Pflanzen und Tieren möchte ich mich bei der Universiti Brunei Darussalam, dem Brunei Museum, dem Forestry Department und dem Agriculture Department bedanken. Für die tatkräftige Unterstützung in allen Fragen der Ausfuhr möchte ich mich speziell bei Awang Samhan bin Nyawa bedanken.

Vielen Dank an Jenja Kronenbitter, Juliane Mooz und Joachim Moog für die unermüdliche Hilfe bei der Freilandarbeit.

Mein herzlicher Dank gilt Simone Dalbert für die gemeinsame Zeit in Würzburg und den unermüdlichen Beistand während der ersten Hälfte meiner Dissertation.

Von Herzen danke ich Ulrike Bauer, die mir eine unersetzliche Kollegin und Begleiterin während dieser Arbeit war und die immer an mich und meine Fähigkeiten geglaubt hat.

Zuletzt möchte ich mich ganz herzlich bei meinen Eltern, Margarete und Udo Bohn bedanken, die mich auf meinem Bildungs- und Lebensweg stets nach Kräften unterstützt haben. Zudem besonders meinem Vater für die intensive Durchsicht dieses Manuskripts und die hilfreichen Kommentare.

Ehrenwörtliche Erklärung

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

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

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

Würzburg, 4. Januar 2008