

# Partnerschaften von Pflanzen und Ameisen

## Ameisenbäume im malaysischen Regenwald

Die tropischen Regionen der Erde sind reich an Symbiosen zweier grundverschiedener Organismen: Ameisen und Pflanzen. Ameisen sind in den terrestrischen Lebensräumen wahrscheinlich weiter verbreitet und zahlreicher als jede andere Tiergruppe. Vor allem in den Baumkronen der Tropen sind Ameisen an Biomasse und Individuenzahl dominant. Der große biologische Erfolg der Ameisen beruht sicherlich zum guten Teil auf ihrer Kooperation mit anderen Tieren und Pflanzen [3]. Ameisen können zwar auch Schädlinge von Pflanzen sein, die Mehrzahl ihrer Beziehungen kann jedoch als mutualistisch verstanden werden, das heißt zum Vorteil für beide Seiten. Besonders spektakulär sind die eigentlichen Ameisenpflanzen – die Myrmekophyten, die hier im Vordergrund stehen sollen.

Viele Tiere stehen in Beziehung zu Pflanzen (unter anderem als Bestäuber, Samenverbreiter, aber auch als phytophage Schädlinge). Nur wenige Organismen weisen jedoch so vielgestaltige Wechselwirkungen zu Pflanzen auf wie die Ameisen. Dieser Aufsatz kann lediglich einen Eindruck von der Vielgestaltigkeit der Interaktionen geben [Übersichtsarbeiten 4–8].

### Ameisen als Pflanzenschädlinge

Ameisen können pflanzliches Material nicht direkt als Nahrung nutzen, also auch keine Blätter fressen. Direkt phytophag sind nur die „Ernteameisen“, die sich von Pflanzensamen ernähren. Ameisen haben sich aber trotzdem den Zugang zur Primärproduktion gesichert. Ein Weg, pflanzliche Nährstoffe zu erhalten, läuft indirekt über Pilzzüchtung auf Pflanzenblättern, wie dies beispielsweise bei *Atta*-Ameisen vorkommt. Die Ameisen ernähren sich von dem Pilz, der die Pflanzennährstoffe aufschließt. Indirekten Zugang zu pflanzlicher Nahrung erhalten Ameisen auch durch den Besuch pflanzensaftsaugender Homopteren (Abbildung 1). Die Ameisen nehmen die nährstoffreichen Darmausscheidungen der Pflanzensauger, den „Ho-

nigtau“ auf. Ameisenansammlungen an Blattläusen sind auch bei uns ein vertrautes Phänomen.

### Beispiele mutualistischer Beziehungen

#### Samenverbreitung

Eine ganz wichtige Rolle, auch in unseren gemäßigten Breiten, spielt die Myrmekochorie – die Samen- oder Fruchtverbreitung durch Ameisen [9]. Bei uns gehören viele krautige Frühjahrsblüher zu den Myrmekochoren, darunter der Hohle Lerchensporn (*Corydalis bulbosa*). Ameisen nutzen lipidreiche Anhängsel der Samen (Elaiosomen) als Nahrung und verschleppen dabei die Samen.

#### Bestäubung

Diese sonst so vorherrschende wichtige Funktion im Wechselspiel zwischen Tieren und Pflanzen ist bei Ameisen nur von sehr untergeordneter Bedeutung. Ameisen eignen sich aus verschiedenen Gründen nur schlecht als Bestäuber (beispielsweise geringe Behaarung, Flugunfähigkeit der Arbeiterinnen, Ausscheidung antibakterieller Stoffe, die auch keimhemmend auf Pollen wirken [3]). Es gibt aber auch Nachweise ungewöhnlicher Ameisenbestäubung, wie bei der australischen Orchidee *Leporella fimbriata*, die von Ameisenmännchen besucht wird [1].

#### Ameisengärten

Darunter versteht man meist lockere Beziehungen von epiphytischen Pflanzen mit Ameisen, die in deren Wurzelgeflecht nisten. Das Wurzelnetz der Pflanzen bietet ein ideales Gerüst zum Bau der Nester, die Pflanzen verankern sich wiederum besser im Erdreich, das die Ameisen eintragen, und erhalten Mineralstoffe aus dem Nestbereich. Diese Assoziationen sind in der Regel nicht obligat, das heißt die Partner können auch getrennt voneinander existieren, erreichen durch die Gemeinschaft aber einen Konkurrenzvorteil [10].

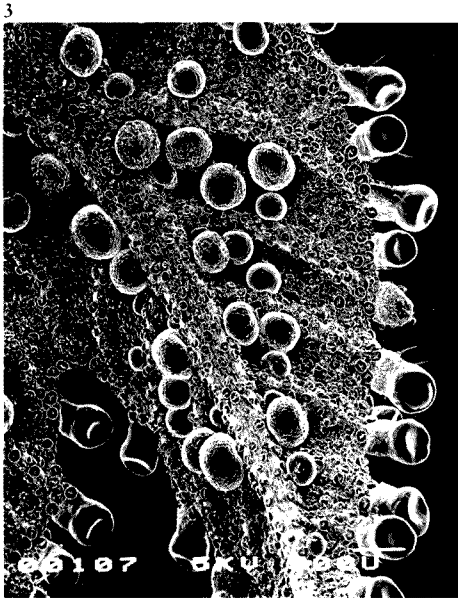
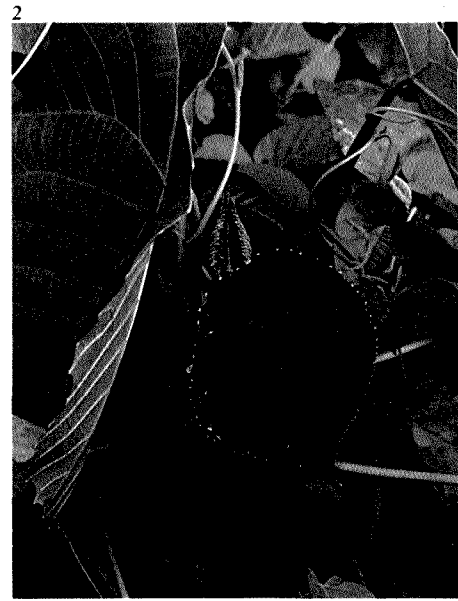
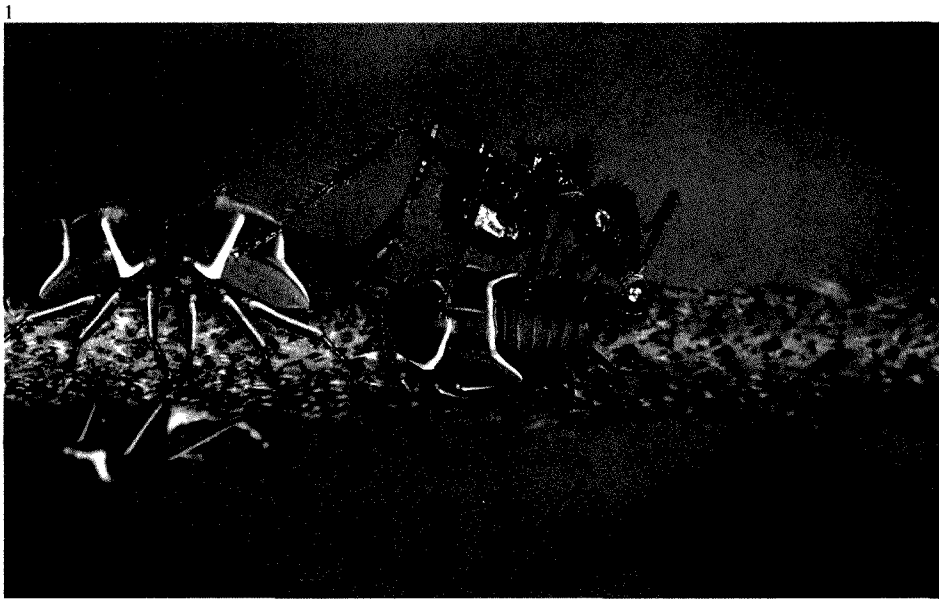


Abb. 1. Honigtauabgabe einer südostasiatischen Zikadenlarve (Foto: U. Maschwitz).

Abb. 2. Extraflorale Nektarien (EFN) am Blattrand vom *Macaranga diepenhorstii*.

Abb. 3. *Macaranga*-Blattunterseite mit EFN (Blattrand) und Nährkörperchen (Mitte) (Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme).

Abb. 4. Nährkörperchen auf Stipeln von *Macaranga hosei*.

Abb. 5. Von Ameisen bewohnte Domatien im Innern der aufgeschnittenen Knolle von *Myrmecodia* sp. (Foto: U. Maschwitz).

Abb. 6. Regenwald in Malaysia.

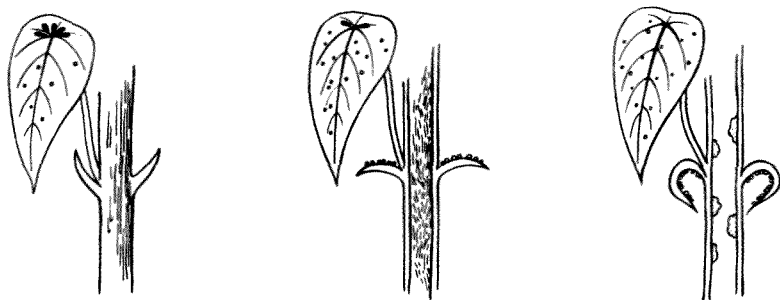
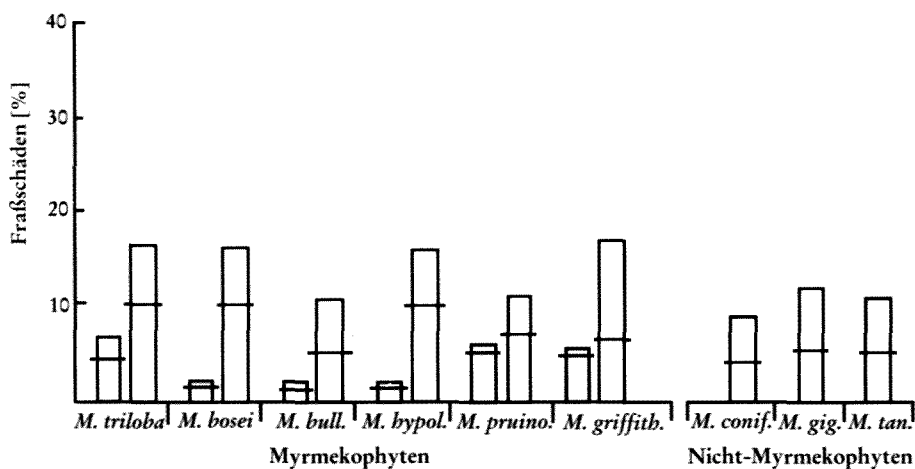


Abb. 7. Entwicklungsstadien der Interaktion mit Ameisen in der Gattung *Macaranga*. Nichtmyrmekophytische Arten (links). Die Pflanze hat EFN und produziert Nährkörper. Die Sprossachse ist massiv. Übergangsarten (Mitte). Zunehmende Konzen-

tration der Nährkörper auf Stipel, EFN werden reduziert, Sprossachse weist lockeres aushöhlbares Mark auf. Echte Myrmekophyten (rechts). Nährkörper auf Stipel konzentriert, EFN fehlen, Stamm ist hohl.



8



9

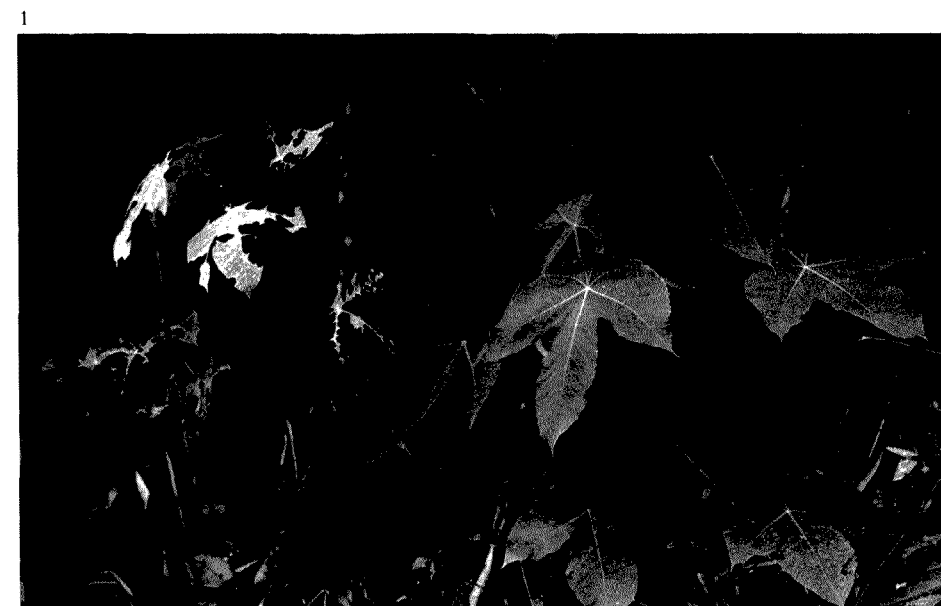


Abb. 8. Blick in einen Stipel von *M. triloba*: *C. borneensis*-Arbeiterinnen beim Sammeln der Nährkörper.

Abb. 9. Innere der aufgeschnittenen Sprossachse von *M. triloba* mit Schildläusen (Pfeil).

Abb. 10. Unterschiede in Blattschäden durch Herbivore zwischen besiedelten und unbesiedelten (offene Säulen) myrmekophytischen *Macaranga*-Pflanzen. Zum Vergleich auch prinzipiell unbesiedelte Arten.

Abb. 11. Unterschiede in der Fraßschädigung einer besiedelten (rechts) und unbesiedelten (links) *M. triloba*.



Es haben sich aber auch sehr enge Beziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen entwickelt, bei denen beide Partner nicht mehr ohne einander existieren können: besonders faszinierend sind die eigentlichen Ameisenpflanzen (Myrmekophyten).

### Ein Höhepunkt von Lebensgemeinschaft: die Myrmekophyten

Den Begriff Ameisenpflanze oder Myrmekophyt verwendet man nur für Pflanzen, die Ameisen permanent eng an sich binden, indem sie ihnen speziellen Wohnraum bieten – oft zusätzlich zu Nahrung in Form von extrafloralen Nektarien und speziellen Nährkörperchen. Solche oft spektakulären Nistraumstrukturen, Domatien genannt, können von verschiedenen hohlen Organen der Pflanze gebildet werden (beispielsweise von Sprossen, Blättern oder Wurzelknollen). Bisher wurden Myrmekophyten von mindestens 103 Pflanzengenera aus 36 Familien beschrieben [7]. Bei derartigen Interaktionen kann es sich um wenig spezialisierte Gemeinschaften handeln oder auch um obligatorische Assoziationen mit nur einem spezifischen Ameisenpartner. Die hochentwickelten und besonders engen Beziehungen finden sich ausschließlich in tropischen Regionen und sind damit auch Ausdruck der Einzigartigkeit und des Formenreichtums dieses Lebensraumes.

Diese Gemeinschaften zwischen zwei derartig verschiedenen Lebensformen haben schon seit langer Zeit Biologen fasziniert. Die Funktion myrmekophytischer Beziehungen war allerdings lange Zeit umstritten und wurde äußerst kontrovers diskutiert. Der Nutzen für die Ameisen war wohl immer offensichtlich, ein Vorteil für die Pflanze zunächst jedoch unklar. Die Spanne der Hypothesen reichte vom Eintreten für eine adaptive Bedeutung der Ameisen für die Pflanze bis hin zur Einschätzung, daß „die Pflanzen ihre Ameisen nicht mehr bräuchten als ein Hund seine Flöhe“ [2]. Erst in den sechziger Jahren unseres Jahrhunderts haben experimentelle Feldstudien die Rolle dieser Assoziationen nachgewiesen [3–8].

### Kooperation zwischen Ameisen und Pflanzen

#### ● Nährstoffgewinn

Eine Form der „Ernährungspartnerschaft“ sind die bereits vorgestellten Ameisengärten. Besonders effektiv ist der Nährstofftransfer, wenn Ameisen direkt in speziellen Hohlräu-

men im Inneren der Pflanze nisten (Abbildung 5). Die Pflanze erhält dann wichtige Nährstoffe durch die Ameisen, die sie besiedeln, die organische Material in die Hohlräume der Pflanze einbringen, wo Abbauprodukte und Exkrete absorbiert werden. Dies findet sich vor allem bei epiphytischen Pflanzen, die an ihren Standorten besonders unter Nährstoffmangel leiden [10]. Verbreitet ist diese Form des Zusammenlebens vor allem in Südostasien, während die erwähnten Ameisengärten hauptsächlich in der Neotropis vorkommen.

#### ● Schutzfunktion

In verschiedenen Verwandtschaftskreisen von Pflanzen übernehmen die Ameisenbesiedler die Rolle von Beschützern der Pflanze. Eine Verteidigungsfunktion von Ameisen wurde bereits bei solchen Pflanzen nachgewiesen, die keinen Nistraum bereitstellen, sondern diese Insekten nur mit Nahrungsangebot auf sich locken. Dies erfolgt beispielsweise durch extraflorale Nektarien – Nektardrüsen außerhalb von Blüten, die nicht in Bestäubungsprozesse involviert sind, sich meist auf den Blättern befinden (Abbildungen 2, 3) und eine zucker- bzw. aminosäurereiche Flüssigkeit sezernieren. Eine andere hochwertige pflanzliche Nahrungsquelle sind die Nährkörperchen, kleine epidermale protein-, fett- und/oder stärkereiche Emergenzen (Abbildungen 3, 4). Bei permanenter Bindung der Ameisen an die Pflanze durch Nistraum wird jedoch die Schutzwirkung erhöht [4–6]. Diese Schutzbeziehungen treten besonders bei baumförmigen Myrmekophyten auf, wie sie Janzen in Mittelamerika (*Cecropia*, *Acacia*) und Afrika (*Barteria*) untersucht hat. Auch die südostasiatischen Regenwälder sind reich an Ameisen-Pflanzen-Gemeinschaften verschiedener Form. Häufig sind die daran beteiligten Ameisenarten noch unbekannt und müssen erst beschrieben werden.

Die Bedeutung der Ameisen als „Schutztruppe“ soll im folgenden an einer besonders engen Gemeinschaft aus dieser Region exemplarisch dargestellt werden: es handelt sich um eine Assoziation, die Arten der Baumgattung *Macaranga* (Euphorbiaceae) mit Ameisen eingegangen sind [11–14].

### Ameisenbäume in Südostasien: das Beispiel *Macaranga*

Die Gattung *Macaranga* ist paläotropisch verbreitet, mit Zentrum in der Regenwaldregion um Borneo, Malaysia und Sumatra. Die

meisten Arten dieser Baumgattung besiedeln offene lichtreiche Habitats, wie Waldränder oder Lichtungen im Primärwald. *Macaranga* ist eine art- und formenreiche Gattung mit weitem Verbreitungsspektrum von Tiefland sumpfbis Bergwäldern (Abbildung 6). Sie umfaßt die gesamte Spanne von Arten, die nicht regelmäßig mit Ameisen assoziiert sind bis hin zu obligaten Myrmekophyten, die mit einer spezifischen Ameisenart leben (*Crematogaster borneensis*, Unterfamilie Myrmicinae).

Die Stadien der myrmekophytischen Anpassungen bei verschiedenen *Macaranga*-Arten umfassen verschiedene Entwicklungsstufen (Abbildung 7):

#### ● Nichtmyrmekophytische Arten

Beim einfachsten Typ der Interaktion zwischen Ameisen und *Macaranga*-Pflanzen lockt die Pflanze die Ameisen durch das Angebot von Nahrung auf die Blätter. Dies erfolgt in Form extrafloraler Nektarien, und zusätzlich werden Nährkörperchen produziert (Abbildungen 2–4), die bei *Macaranga* vor allem Lipide enthalten. Sie sind über Blätter und Sproßachse verteilt. Bei diesen *Macaranga*-Arten sind die Interaktionen mit Ameisen unspezifisch und wenig ausgeprägt. Die Pflanzen werden von vielen Ameisenarten aufgesucht, die jedoch nicht auf den Pflanzen siedeln, sondern nur das Nahrungsangebot nutzen. Nistraum ist nicht vorhanden, der Stamm ist massiv, markerfüllt und enthält viele Harzgänge, die bei Verletzung eine klebrige, gummiartige Flüssigkeit sezernieren.

#### ● Übergangsarten

Die Produktion von Nährkörperchen ist deutlich verstärkt, und es findet eine gewisse Konzentration auf bestimmte Bereiche der Pflanze statt (Abbildung 4). Die Ausfüllung der Sproßachse mit Mark ist reduziert, das Mark ist leicht und locker und kann von Ameisen ausgehöhlt werden.

#### ● Die obligat myrmekophytischen Arten

In der Regel werden die Nährkörperchen geschützt unter umgebogenen Stipeln produziert (Abbildung 8), die produzierte Menge ist bei den Myrmekophyten am höchsten. Das Mark der Sproßachse degeneriert von selbst, so daß ein leicht besiedelbarer Hohlraum entsteht. Insgesamt 18 von 44 der malaysischen *Macaranga*-Arten werden von Ameisen besiedelt. Auf der malaysischen Halbinsel dominiert dabei die Ameisenart *Crematogaster borneensis*.

## Biologie der Lebensgemeinschaft

Die Koloniegründung erfolgt stets durch eine einzelne begattete Königin: diese sucht eine noch kleine, unbesiedelte Pflanze, beißt ein Loch in eines der Internodien und legt im Sproßachseninneren ihre Eier ab. Mit dem Wachstum der jungen Pflanze wandert die sich ebenfalls vergrößernde Ameisenkolonie in der Baumkrone nach oben. Zu dieser Lebensgemeinschaft gehören als dritte Gruppe obligatorischer Partner mehrere, nur hier zu findende honigtauliefernde Schildlausarten, die von den Ameisen im Sproßachseninneren kultiviert werden (Abbildung 9).

Die Vorteile dieser Assoziation für die Ameisen sind offenkundig – ihnen wird Nahrung und Nistraum geboten. Tatsächlich haben die Ameisen eine derart extreme Abhängigkeit vom Pflanzenpartner entwickelt, daß sie ohne ihn nicht mehr lebensfähig sind. Welche Funktion haben aber die Ameisen für die Pflanze? Handelt es sich um eine echte Symbiose? Welchen Nutzen bringen die Ameisen ihrer Pflanze? Ein Nährstoffgewinn durch die besiedelnden Ameisen, wie dies für einige Epiphyten nachgewiesen wurde, spielt bei *Macaranga* an ihren licht- und nährstoffreichen Standorten wahrscheinlich keine Rolle.

## Bedeutung der Ameisen für die *Macaranga*-Pflanze

### Schutz vor Fraßschädlingen

● *Crematogaster borneensis*-Arbeiterinnen schützen ihre Wohnpflanzen vor phytophagen Insekten. Obwohl die Ameisen mit ihrer geringen Größe (durchschnittlich 3,5 mm lang) und dem Fehlen eines funktionsfähigen Stachels zunächst relativ wehrlos erscheinen, sind sie sehr aggressiv. Infolge einer effektiven Massenrekrutierung sind sie fähig, Schadinsekten mit Hilfe ihrer Mandibeln und dem Einsatz von Wehrsekreten anzugreifen, zu vertreiben oder sogar zu töten. Besonders interessant ist dabei, daß alle diese Aktionen allein dem Schutz des Wohnbaumes zu dienen scheinen, denn eine Nutzung der überwältigten Insekten als Nahrung findet nicht statt. Diese werden nur von der Pflanze entfernt! Ameisenbesiedelte *Macaranga*-Pflanzen hatten eine signifikant niedrigere Fraßschädigung als unbesiedelte Exemplare (Abbildungen 10, 11). Weiteren Schutz bewirkt eine besondere Eigenschaft der Ameisen: sie patrouillieren permanent die Oberfläche ihrer Pflanze und entfernen alle fremden Partikel (Abbildung 12). Dabei fallen ihnen auch Insekteneier zum Opfer, und so-

mit wird das Heranwachsen potentieller Fraßschädlinge (beispielsweise Raupen) auf der Pflanze bereits frühzeitig verhindert.

### Schutz vor Schlingpflanzen

An den lichtreichen Habitaten von *Macaranga*-Pflanzen herrscht starker Kletterpflanzenwuchs. Besiedelte Pflanzen genießen hier einen enormen Konkurrenzvorteil: ihre Ameisenpartner beißen jegliches fremde Pflanzengewebe ab, das in Kontakt mit ihrer Wirtspflanze gerät (Abbildung 13). Auf diese Weise halten die Ameisen ihre Pflanzen frei von Ranken, die mit den *Macaranga*-Bäumchen um Licht, Raum und Nährstoffe konkurrieren. Ameisenfreie Pflanzen hatten einen signifikant höheren Bewuchs an Kletterpflanzen als besiedelte (Abbildungen 14, 15). Das Abbeißen von Kletterpflanzen ist natürlich besonders wichtig für Jungpflanzen, die sonst sehr leicht in Gefahr geraten, unter dem dichten Teppich von Ranken sozusagen begraben zu werden.

Die mit *Macaranga* assoziierten Ameisenarten – obwohl mit die kleinsten bisher aus Myrmekophytie-Systemen bekannten Formen – bieten ihrer Partnerpflanze trotzdem einen effektiven Schutz. Dies gilt sowohl gegen herbivore Tiere als auch gegen pflanzliche Konkurrenz, und sie sind in ihrer Wirkung durchaus vergleichbar mit den viel größeren, stachelbewehrten Ameisen der Myrmekophyten in Mittelamerika und Afrika. Die Gemeinschaft von *Macaranga* mit ihren Ameisen kann als ebenbürtige konvergente Entwicklung in Südostasien betrachtet werden. Geradezu frappierend ist die Ähnlichkeit zu der neotropischen Assoziation von *Cecropia*-Bäumen mit *Azteca*-Ameisen, obwohl an dieser Ameisen und Pflanzen aus anderen systematischen Gruppen beteiligt sind.

### Unbesiedelte *Macaranga*-Arten

Einige unbesiedelte Arten kommen ausschließlich in Regionen vor, in denen pflanzlicher Konkurrenz- und Herbivorendruck geringer sind als in den offenen Wuchsorten, wie z. B. im Gebirge. Unbesiedelte Arten, die an ähnlichen Standorten wie Myrmekophyten wachsen, weisen zum Teil andere Wuchsformen auf: die myrmekophytischen *Macaranga*-Arten haben eine relativ offene und verzweigte Architektur; die unbesiedelten Arten hingegen weisen meist einen geringeren Verzweigungsgrad auf und haben eine breite, dachförmige Krone mit oftmals sehr

großen Blättern (Abbildungen 16, 17). Diese Eigenschaften resultieren in einer Beschattung der umgebenden Vegetation und können das Wachstum benachbarter Pflanzen beeinflussen. So haben Jungpflanzen von *M. gigantea* bei nur 30 cm Höhe Blätter, deren Spreiten bis 40 cm lang sind. In Zusammenarbeit mit der Chemischen Fakultät der Universität von Kuala Lumpur, Malaysia, untersuchen wir zur Zeit mögliche Unterschiede in der Ausstattung an sekundären Pflanzeninhaltsstoffen zwischen myrmekophytischen und nicht-myrmekophytischen Arten. Erste Ergebnisse weisen darauf hin, daß chemische Abwehrstoffe wie Saponine, die einer Schädigung durch Fraßschädlinge entgegenwirken können, vermehrt bei unbesiedelten Arten auftreten.

Wie erfolgreich die Assoziation mit Ameisen ist, zeigt sich daran, daß die myrmekophytischen *Macaranga*-Arten in Malaysia die wichtigsten Pionierbaumarten überhaupt stellen. Durch ihre enge Beziehung mit Ameisen eröffnen sich neue Lebensräume, da diese Interaktion ein Wachstum auch an Standorten schärfster pflanzlicher Konkurrenz erleichtert. Möglicherweise ist die Myrmekophytie eine der herausragenden Eigenschaften für die erfolgreiche Besiedlung neuer Habitate geworden, denn *Macaranga* ist eine der wenigen Pflanzengruppen, die erfolgreich den Übergang von Regenwaldhabitaten, wie Lichtungen und Flußufeln, zu anthropogen entstandenen Sekundärhabitaten vollzogen haben. Dies ist nur ein Beispiel dafür, daß die Entwicklung mutualistischer Beziehungen zu Ameisen weitreichende Konsequenzen für die Evolution von Pflanzeigenschaften haben kann. *Macaranga* tritt als Pionierbaum früh im Verlauf der Sekundärsukzession auf und bildet damit eine notwendige Voraussetzung für eine Regeneration des Primärwaldes. Ameisen-Pflanzen-Lebensgemeinschaften stellen also nicht bloß ein kurioses Beispiel für symbiotische Wechselbeziehungen in der Natur dar, sondern erweisen sich als ein wichtiger ökologischer Faktor, der für die Erhaltung tropischer Waldsysteme von großer Bedeutung ist.

### Ausblick

Trotz detaillierter Studien einiger weniger Ameisen-Pflanzen-Interaktionen ist die überwiegende Mehrzahl dieser Beziehungen nie untersucht worden. Viele Fragen sind noch offen, einige Systeme sind noch völlig unverstanden, darunter etwa die Beziehungen zwi-

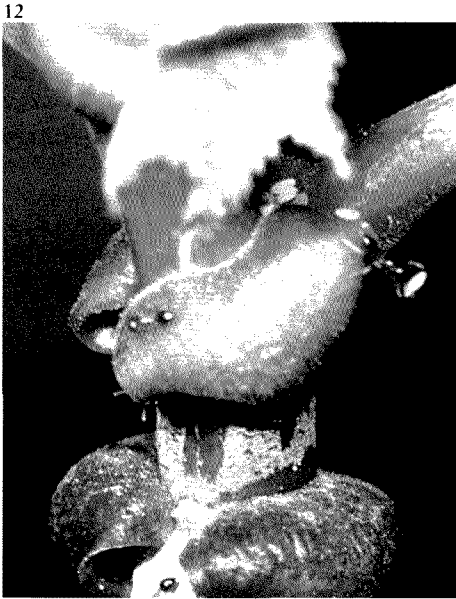


Abb. 12. Eine Ameise beim Entfernen eine Insekteneis von ihrer Wohnpflanze.

Abb. 13. Von *C. borneensis*-Arbeiterinnen angenagte Ranke.

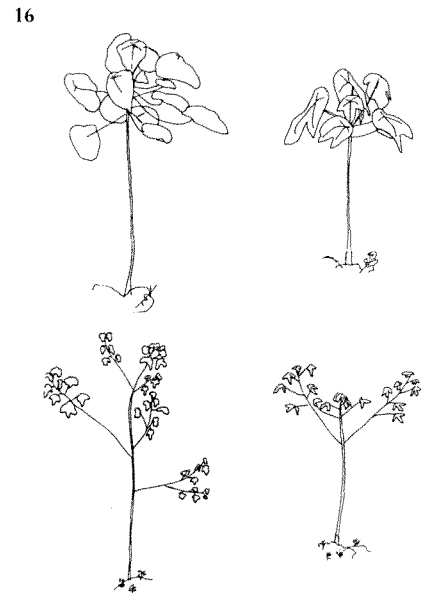
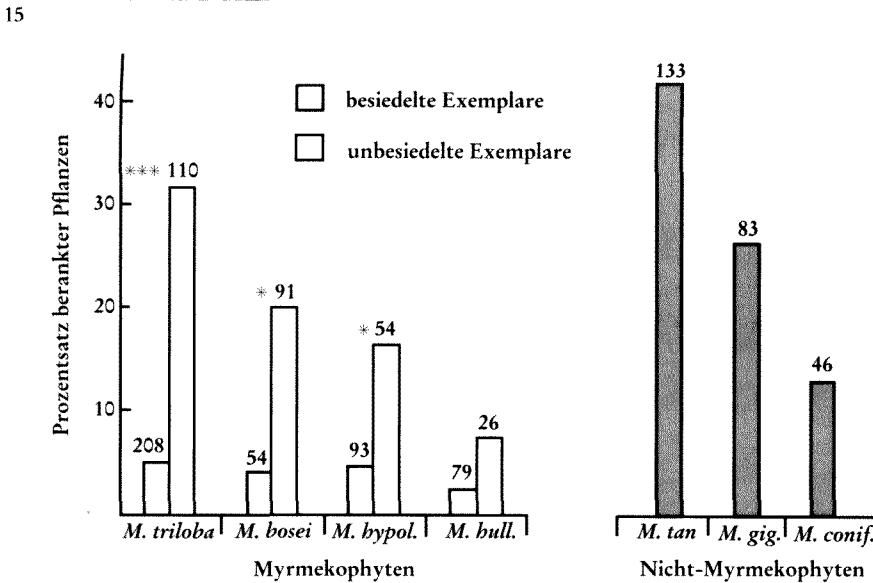
Abb. 14. Unterschiede in der Berankung rechts besiedelte, links unbesiedelte *M. triloba*.

Abb. 15. Prozentsatz berankter Pflanze bei myrmekophytischen (links) und nicht myrmekophytischen Arten. Die myrmekophytischen Arten sind in besiedelte und unbesiedelte Exemplare differenziert.

Abb. 16. Wuchsformen bei verschiedener *Macaranga*-Arten: oben Nichtmyrmekophyten, unten Myrmekophyten.

Abb. 17. *M. gigantea*.

Abb. 18. Kartonbauten von Ameisen an *Daemonorops*-Kletterpalmen.





17



schen Ameisen und Lianen oder Kletterpalmen (Unterfamilie Calamoideae, Abbildung 18). Da diese Kletterpflanzen für ihr Gedeihen auf andere Pflanzen angewiesen sind, kann in diesem Fall die Abwehr pflanzlicher Konkurrenz keine Rolle spielen. Vermutet wird ebenfalls eine Schutzwirkung der besiedelnden Ameisen gegen Fraßschädlinge, die sich aber nicht gegen Insekten, sondern vor allem gegen große Vertebraten (beispielsweise auch Elefanten) richten soll, die gerne die Sproßspitzen der Pflanzen fressen. Allerdings fehlen bis jetzt sogar noch fundamentale Daten über die Ameisenbesiedler. Erst in den letzten Jahren haben wir in Malaysia begonnen, diese Systeme funktionell zu bearbeiten.

Das Verständnis der vielen komplizierten biotischen Wechselwirkungen, der zahlreichen symbiotischen Abhängigkeiten im komplexen System des Regenwaldes ist eine Voraussetzung für den Schutz dieses so bedrohten Lebensraumes. Nur auf der Grundlage ausreichender wissenschaftlicher Basiskennnisse können wir sinnvolle Konzepte für die Erhaltung der tropischen Lebensräume entwickeln. Nur so können auch diese faszinierenden Beispiele der Koevolution zwischen Tieren und Pflanzen überleben, die einige der höchstentwickelten Anpassungen hervorgebracht haben, die aus der Natur bekannt sind.

### Danksagung

Die Untersuchungen wurden dankenswerterweise von der Deutschen Forschungsgemeinschaft und dem Deutschen Akademischen Austauschdienst gefördert. Prof. Maschwitz danke ich für die Überlassung von zwei Dias.

18



### Literatur

- [1] R. Peakall (1989) The unique pollination of *Leporella fimbriata* (Orchidaceae): pollination by pseudocopulating male ants (*Myrmica urens*, Formicidae). *Pl. Syst. Evol.* **167**, 137–148.
- [2] W. M. Wheeler (1913) Observations of the Central American *Acacia* ants. *Trans. 2nd. Int. Entomol. Congr. Oxford* **2**, 109–132.
- [3] B. Hölldobler, E. O. Wilson (1990) *The ants*. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- [4] A. J. Beattie (1989) *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- [5] C. R. Huxley (1986) Evolution of benevolent ant-plant relationships. In: B. Juniper, R. Southwood: *Insects and the plant surface*, E. Arnold, London, 255–282.
- [6] K. H. Keeler (1989) Ant-plant interactions. In: W. G. Abrahamson: *Plant-animal interactions*, McGraw-Hill, New York, 207–242.
- [7] P. Jolivet (1986) *Les fourmis et les plantes*. Singer-Polignac, Paris.
- [8] *Der Palmengarten, Sonderheft 5* (1990) *Pflanzen und Ameisen*. Frankfurt.
- [9] A. J. Beattie (1983) Distribution of ant-dispersed plants. *Sonderbd. naturwiss. Ver. Hamburg* **7**, 249–270.

[10] A. J. Beattie (1989) Myrmecotrophy: feeding of plants by ants. *Trends Ecol. Evol.* **4**(6), 172–176.

[11] B. Fiala, U. Maschwitz, Y. P. Tho, A. J. Helbig (1989) Studies of a South East Asian ant-plant association: protection of *Macaranga* trees by *Crematogaster borneensis*. *Oecologia* **79**, 463–470.

[12] B. Fiala, U. Maschwitz (1990) Studies on the South East Asian ant-plant association *Crematogaster borneensis*-*Macaranga*: Adaptations of the ant-partner. *Ins. Soc.* **37**(3), 212–231.

[13] B. Fiala, U. Maschwitz, Y. P. Tho (1991) The association between *Macaranga* and ants in South East Asia. In: R. Cutler, C. R. Huxley: *Interactions between ants and plants*, Oxford Univ. Press, Oxford, 263–270.

[14] B. Fiala, U. Maschwitz (1991) Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia. *Biol. J. Linn. Soc.*, im Druck.



Brigitte Fiala, geb. 1955, Studium der Biologie, Geographie mit Hauptfach Botanik in Frankfurt, 1985–1988 wissenschaftliche Mitarbeiterin am Zoologischen Institut in Frankfurt, dort 1988 Promotion, seit 1988 wiss. Mitarb. an der Universität Würzburg, Lehrstuhl für Tierökologie, Arbeitsbereich Tropenökologie, speziell Tier-Pflanzen-Interaktionen.

Anschrift:

Dr. Brigitte Fiala, Zoologisches Institut III, Univ. Würzburg, Röntgenring 10, W-8700 Würzburg.