

BONNER UNIVERSITÄTS BLÄTTER

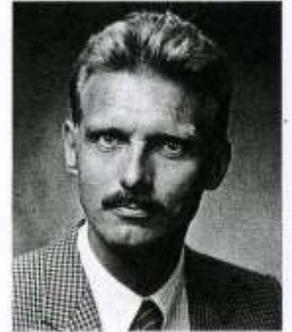
75 JAHRE GEFRRUB

Sonderdruck



1992

Mimikry: Nachahmung und Täuschung im Pflanzenreich



Wilhelm Barthlott

Einleitung

Ein faszinierendes Kapitel der Evolutionsbiologie beschäftigt sich mit den „Signalkopien“, mit Mimikry und Mimese. Wenn sich unterschiedliche Tier- oder Pflanzenarten sehr ähnlich sehen, kann dies drei grundlegend verschiedene Ursachen haben. Der trivialste Fall ist die Tatsache, daß die Ähnlichkeit auf naher Verwandtschaft beruht: zum Beispiel bei den schwer unterscheidbaren häufigsten heimischen Eichen-Arten. Eine andere Art der Ähnlichkeit beruht auf einer Anpassung von nicht verwandten Arten an gleiche Lebensbedingungen (die sog. Konvergenz oder Parallelismus): ein Wal-„Fisch“ (Säugetier) ähnelt einem Hai-Fisch (Knorpelfisch); ein Kaktus aus den amerikanischen Wüsten kann einer Wolfsmilch aus den afrikanischen Trockengebieten verblüffend gleichen. Bei unserer folgenden Betrachtung interessiert jedoch ausschließlich eine dritte, ganz anders begründete Form der Ähnlichkeit, die gewissermaßen als „Maske“ zur Täuschung eines Signalempfängers entstanden ist – Mimikry und Mimese.

Das Phänomen als solches wurde erstmals von dem englischen Zoologen Henry W. Bates 1862 beschrieben: bei seinen Studien an brasilianischen Schmetterlingen fand er Arten aus zwei nichtverwandten Gruppen der Heliconiiden und Pieriden (Weißlinge), die sich verblüffend in Form, Farbe und Flugverhalten ähnelten. Die Heliconius-Schmetterlinge sind für Feinde ungenießbar – die genießbaren Weißlinge interpretierte er als „Nachahmer“ zur Täuschung der Freßfeinde (Vögel) und schuf dafür den neuen Begriff „Mimicry“. Der von Bates beschriebene Fall enthält bereits die drei Grundelemente der Signalkopien: ein **Vorbild** (Heliconiide), einen **Nachahmer** (Pieride) und einen **Signalempfänger** (Vogel). Vorteile in diesem System hat üblicherweise der Nachahmer.

Mimikry hat seitdem mehrere Generationen von Biologen fasziniert – ein erstaunliches Kapitel der Evolutionsbiologie. 1963 – also einhundert Jahre nach der Formulierung des Mimikry-Konzeptes durch Bates – waren rund 1500 wissenschaftliche Arbeiten zu diesem

Thema veröffentlicht, es wurde auch literarisch unter anderen Gesichtspunkten als der biologischen Zweckmäßigkeit von Roger Caillois („Der Komplex Medusa“, 1960) verarbeitet. Die unübertroffene Einführung bleibt das hervorragend illustrierte und grundlegende Buch „Mimikry“ von Wolfgang Wickler (1968). Trotzdem sind viele der Phänomene bis heute nicht voll verstanden, die meisten als „Mimikry“ bezeichneten Ähnlichkeiten sind experimentell nicht bestätigt und damit spekulativ. Zudem konzentriert sich die Forschung auf Tiere; es liegen vergleichsweise wenige zusammenfassende Arbeiten zum Problem von Mimikry und Signalkopien bei Pflanzen vor (vor allem Wiens 1978, Osche 1983, Dafni 1984; als populärwissenschaftliche Einführung Barrett 1987). Mimikry ist nicht immer „augenfällig“: neben dem Aussehen können auch andere Signale (z. B. Duft und andere chemische Signale; Stowe 1988) imitiert werden. Der Nachahmer kopiert sein Vorbild nicht „aktiv“, sondern die am besten gelungenen und damit lebensfähigeren Kopien werden im Wechselspiel zwischen Mutation und Selektion „herausgezüchtet“. Dies wird gerade auch bei Pflanzen verständlich, da sie keinerlei Sinnesorgane (Augen) besitzen, um ihr „Vorbild“ zu erkennen.

Im folgenden soll versucht werden, eine kurze Einführung in die Phänomene von Mimikry und Signalkopien bei Pflanzen zu geben.

Die Problematik ist recht komplex (vgl. die Artikelserie im Biol. Journ. Linn. Soc. 16: 1-54, 1981; Pasteur 1982; Osche 1983; Dafni 1984), die Darstellung kann auch nicht entfernt einen Anspruch auf Vollständigkeit erheben. Jedoch können basierend auf den eigenen Beobachtungen des Autors auf zahlreichen Forschungsreisen nach Afrika und Südamerika auch einige neue Beispiele dargestellt und erstmals abgebildet werden.

Unsichtbare Pflanzen – Mimese oder Krypsis

Seit über 150 Jahren sind aus den Wüsten Südafrikas die „Lebenden Steine“ bekannt: Vertreter der Mittagsblumengewächse (Aizoaceae),

Abb. 1–4: UNSICHTBARE PFLANZEN – MIMESE ODER KRYPTISIS



▲ Abb. 1

▼ Abb. 3



▲ Abb. 2

▼ Abb. 4





Abb. 5–7: ABWEHR DURCH AUFFÄLLIGKEIT

Abb. 1: Steinwüste in der südlichen Namib. Zwei Dickblattgewächse imitieren unterschiedliche Strukturen des Hintergrundes: die weiße *Crassula deception* (Mitte rechts) ahmt die Quarzsteine nach, die rötliche *Crassula columnaris* (Mitte links) die gleichfarbigen sandigen Zwischenräume.

Abb. 2: Nur durch seine Blüten ist der „Papierstachelkaktus“ (*Sclerocactus papyracanthus*) in einer nordamerikanischen Prairie erkennbar. Im nichtblühenden Zustand unterscheidet er sich kaum von den trockenen Büscheln des umgebenden Prairie-Grases (*Bouteloua gracilis*)

Abb. 3: *Psammophora modesta*, ein winziges Mittagsblumengewächs (Aizoaceae) der Wüste Namib, wird mit Sandkörnern aus der Umgebung beklebt und damit auf größere Entfernungen beinahe unsichtbar.

Abb. 4: *Bokkeweldia watermeyeri*, ein Zwiebelgewächs (Amaryllidaceae) der Südafrikanischen Wüsten, tarnt sich ebenfalls durch aufgeklebten Sand.

Abb. 5 (links): Die Blätter mancher Passionsblumen (hier *Passiflora helleri* aus Zentralamerika) tragen in Reihen angeordnete Punkte. Es ist eine „Luftabwehr“ gegen anfliegende legebereite Weibchen von *Heliconius*-Schmetterlingen: ihnen wird vorgetauscht, daß bereits Eier abgelegt seien und damit das Nahrungsangebot für die eigenen Raupen nicht mehr ausreichen würde.

Abb. 6 (Mitte): Viele Weinrebengewächse (hier *Cissus* sp.) produzieren an jungen Blättern farbige Sekretkügelchen, die in Form, Farbe und Anordnung verblüffend an Schmetterlingsgelege erinnern. Es ist zu vermuten, daß es sich wie im Falle der Passionsblumen um eine Insektenabwehr handelt.

Abb. 7 (rechts): Bei den extrem bunten Blattezeichnungen vieler Tropenpflanzen — hier *Calathea bachelmiana* aus Brasilien — handelt es sich möglicherweise ebenfalls um eine optische Abwehr gegen pflanzenfressende Insekten, die durch ein die Konturen verwischendes (somatolytisches) Muster die Blätter als solche nicht erkennen.

die Felsstückchen oder Quarzkieseln ähneln (z. B. *Lithops*). Sie sind tatsächlich beinahe „unsichtbar“ und dadurch vermutlich vor Freßfeinden (z. B. Straußenvögeln) geschützt – ein experimenteller Nachweis steht bis heute aus. Eine solche Imitation eines Hintergrundes (Übersicht bei Wiens 1978) ist eine Sonderform der Mimikry und wird als Mimese, Krypsis oder Camouflage bezeichnet: der Nachahmer kopiert detailgenau den Hintergrund, der den Signalempfänger **nicht** (!) interessiert. Die Abb. 1 zeigt ein besonders eindrucksvolles Beispiel einer solchen Mimese aus dem südlichsten Bereich der Wüste Namib: die weiße *Crassula deformis* ahmt die Quarzkiesel nach, die rötliche *Crassula columnaris* den gleichfarbigen sandigen Hintergrund zwischen den Steinen. Einen simplen und doch erfolgreichen Trick in denselben südafrikanischen Wüstengebieten wenden die „Sandpflanzen“ (Abb. 3 u. 4) an: sie bekleben sich passiv mit dem Sand der Umgebung (Eukrypsis). Bekannt ist hier vor allem das Mittagstlumengewächs *Psammophora* (Abb. 3), aber auch bei Einkeimblättrigen gibt es dieses Phänomen (*Bokkeweldia*, Abb. 4). Dagegen imitiert der „Papierstachelkaktus“ (*Sclerocactus papyracanthus*, Abb. 2) in den nordamerikanischen Prairien die trockenen Büschel des umgebenden Grasses (*Bouteloua gracilis*): nur im blühenden Zustand ist er zu erkennen! Weitere Beispiele für solche „Phytomimesen“ sind vor allem die Kopien von trockenen Zweigen von vielen Schwalbenwurzgewächsen (z. B. *Ceropegia* und *Cynanchum* in Madagascar und Afrika) und einigen Orchideen (z. B. *Prasopphyllum* in Australien; Bates 1984). Recht rätselhaft bleibt das Beispiel der parasitischen Misteln der australischen Trockengebiete, die kaum von ihren Wirtsbäumen zu unterscheiden sind (Barlow & Wiens 1978). Das Phänomen der Krypsis ist beinahe vollständig auf trockene Lebensräume mit spärlichem Pflanzenwuchs beschränkt. Die meisten cryptischen Pflanzen zeigen wie viele Mimeten (z. B. Ragwurz-Orchideen) eine grobe Variabilität: ein „Tarn-Polymorphismus“, der dem Signalempfänger das Erkennen eines Suchbildes erschwert.

Abwehr durch Auffälligkeit

Die Blätter mancher Pflanzen aus Regenwaldgebieten zeigen sehr auffällige Zeichnungen und Strukturen, die Botaniker seit langem beschäftigen. Dazu gehören vor allem bestimmte buntblättrige – und deshalb als Zierpflanzen beliebte – Aronstab- und Pfeilwurzgewächse. Aus der letztgenannten Familie stammt *Catathra bachemiana* (Abb. 7) aus Brasilien. Möglicherweise handelt es sich in diesen Fällen (vgl. Givnish 1990) um „somatolytische“ Zeichnungen, die der Abwehr von Freßfeinden dienen: ein fliegendes Insekt kann auf der Suche nach Nahrung oder Eiablage-Pflanzen das Blatt nicht erkennen, da es nicht seinem Suchbild entspricht. Dies gilt vielleicht auch für die schlaff herabhängenden und auffällig bunten Blätter beim Laubaustrieb (Laubschütten) mancher Bäume. Dies ist durchaus physiologisch erklärbar, möglicherweise schützt es aber auch die besonders empfindlichen jungen Blätter vor Freßfeinden (z. B. Blattläuse), die sie aufgrund der „falschen“ Farbe und Form nicht erkennen. In diesem Zusammenhang werden die auffälligen Flecken-Zeichnungen der Blattstiele bestimmter *Amorphophallus*-Arten verstanden (z. B. *A. prainii*, Abb. 9), deren entwicklungsphysiologisch höchst komplexe, sich überlappende Muster kaum erklärbar sind. Der Durchmesser der gewaltigen Blattstiele entspricht dem kleiner Baumstämme (Abb. 8) im Unterwuchs der Regenwälder ihrer Standorte. Die Bäume tragen die gleiche „Zeichnung“ – nur sind es hier Krustenflechten aus verschiedenen Gattungen (z. B. *Chiodacton mycelloides*, *Dicyonema*- und *Leptaria*-Arten). Die empfindlichen fleischigen *Amorphophallus*-Stiele scheinen somit einen Flechtenbewuchs in allen Details (z. B. Wachstumszonen, Überlappungen) und damit einen stabilen Holzigen Baumstamm zu imitieren – vermutlich ebenfalls ein Schutz vor Freßfeinden.

Das einzige experimentell bestätigte Beispiel (Gilbert 1975, Williams & Gilbert 1981) für eine optische Insektenabwehr durch Mimikry sind die Ei-Attrappen auf den Blättern bestimmter amerikanischer Passionsblumen (Abb. 5): legebereite Weibchen von *Heliconius*-Schmetterlingen halten die Zeichnungen für bereits abgelegte Eier einer Art-

genossin und fliegen weiter. Vermutlich ist das Phänomen weiter verbreitet. Es sei nur an die sogenannten „Perzellen“ am Neutrieb vieler Weinrebengewächse (*Cissus*, Abb. 6) erinnert: erhärtende Sekret-Tropfchen, die in Größe, Form, Farbe und Anordnung verblüffend an die Eigelege bestimmter Schmetterlinge erinnern.

Angriffsmimikry der fleischfressenden Pflanzen

Die in den ersten drei Abschnitten beschriebenen und illustrierten (Abb. 1-9) Fälle haben eine Gemeinsamkeit: es sind Signalkopien, die als Abwehrmechanismen zum Schutz vor Freßfeinden entstanden sind. Mit diesem Abschnitt und den folgenden Abbildungen (Abb. 10-22) dagegen werden Signale beschrieben, die den Signalempfänger anlocken.

Carnivore Pflanzen fangen Insekten mit umgebildeten Blättern und verdauen sie. Die Opfer müssen zunächst angelockt werden – und dies geschieht zumindest in einigen Gruppen durch Signalkopien (Übersicht bei Barthlott 1988). Durch Form, Färbung und sogar die Produktion von Nektar-Tropfchen am Rande der tödlichen Fangblätter imitieren die Becherpflanzen (*Sarracenia*, Abb. 10) Blumen. Dies gilt vermutlich auch für auffällig gefärbte Blätter anderer Carnivoren. Wickler (1968) hat darauf verwiesen, daß dies vergleichbar ist mit der Angriffsmimikry (Peckhamsche Mimikry) der Angler-Fische und bestimmter blumenartig aussehender tropischer Gottesanbeterinnen.

Mimikry von Samen und Früchten

Viele Samen und Früchte werden durch Tiere, vor allem Vögel, verbreitet. Solche „ornithochoren“ Verbreitungseinheiten locken fruchtfressende Vögel vor allem durch auffällige Farben (häufig rot und schwarz) an. Sie sind essbar, dies ist der Grund für den Besuch der Tiere. Die keimfähigen Samen werden dabei verschleppt.

L. van der Pijl (1969) hat als erster die Fälle zusammengestellt, bei denen eine mimetische Täuschung vorliegt: ungenießbare Samen, die meist durch extrem auffällige schwarz-rote Zeichnungen ebbarer Beeren vortäuschen. Sie werden aufgepickt und später weggeworfen – die Ausbreitung ist erreicht. Besonders häufig scheint das Phänomen bei bestimmten Leguminosen zu sein (vgl. auch Wiens 1978), das bekannteste Beispiel ist die grellfarbige „Paternosterbse“ (*Abrus precatorius*). Möglicherweise gibt es auch auf Insektenfresser gemünzte Käterattrappen (z. B. Samen von *Cnidocolus*).

Ein ganz anders gelagerter Fall ist die Samen-Mimikry bestimmter Kulturpflanzen (Barrett 1983), die erstmals zu Beginn des Jahrhunderts von russischen Botanikern beschrieben wurde. So ist in Feldern des Leins (*Linum usitatissimum*) ein Unkraut verbreitet, der Leindotter (*Carmelina sativa* var. *linicola*). Im Verlauf der langen Kultur wurden hier unbeabsichtigt Formen herausgezüchtet, deren Samen in Größe und Gewicht vollkommen mit denen des Leines übereinstimmen. Dies geschah unbeabsichtigt beim Dreschen und Worfeln – nicht ähnliche Samen wurden eliminiert. Signalempfänger ist dabei der Mensch beziehungsweise die Wortelmaschine, heute sogar die Mährescher bei der Getreideernte! Es wird vermutet, daß einige unserer heutigen Getreide (z. B. Roggen) als „sekundäre Nutzpflanzen“ (Vavilow 1951) aus kleinsamigen Unkräutern selektiert wurden („Vavilovsche Mimikry“). Eine solche „Kulturpflanzen-Mimikry“ kann nicht nur Samen, sondern sogar ganze Pflanzen betreffen, wie die Beispiele von Reis-Unkräutern zeigen (Barrett 1983).

Täuschblumen

Die unbeweglichen Pflanzen brauchen zur Übertragung ihrer Pollen bewegliche Vektoren – neben dem Wind sind dies bei den Blütenpflanzen im engeren Sinne (Angiospermen) vorwiegend Insekten und andere Tiere. Die durch Formen, Farben und Düfte angelockten Bestäuber besuchen die Blüten allerdings aus einem anderen Grund – weil ihnen dort Nahrung (Pollen, Nektar) angeboten wird. Erwar-

Abb. 8–9: FLECHTEN UND FLECHTEN-ATTRAPPEN



Abb. 8 (links): Die kleinen Baumstämme im Uferwuchs von Regenwäldern tragen durch Krustenflechten (*Chiodacton*, *Dicyonema*- oder *Leparia*-Arten) ein auffälliges Muster.

Abb. 9 (rechts): Kein flechtenbewachsener holziger Baumstamm, sondern im gleichen Lebensraum der Blattstiel eines gewaltigen Aronstabgewächses (*Amorphophallus prainii*). Der Durchmesser entspricht etwa dem abgebildeten Baumstamm – allerdings handelt es sich bei dem Blattstiel um ein sehr empfindliches fleischiges Gebilde. Durch die Oberflächenstruktur wird ein stabiler Baumstamm vorgetäuscht, und der Flechtenbewuchs ist in allen komplizierten Details (inclusive Überlappungen) durch eine Zeichnung imitiert.

tungsgemäß sind auch hier im Verlauf der langen Evolution mimetische „Betrüger“ entstanden, Täuschblumen, die ohne Entlohnung Bestäuber anlocken (Übersicht bei Dafni 1984). Dies ist ein besonders faszinierendes Kapitel der Blütenökologie, aus dem drei Beispiele vorgestellt werden.

KOT- und AAS-BLUMEN. Diese meist am Erdboden erscheinenden „Ekelblumen“ locken durch ihren widerwärtigen Geruch, Form und Farbe Kot- und Aasfliegen (Sapromyophilie: Abb. 14) oder Dungkäfer (Coprocanthophilie: Abb. 13) an. Sie finden sich gehäuft in den

Familien der Araceen, Aristolochiaceen, Asclepiadaceen und Orchideen; die größten Blumen des Pflanzenreiches gehören hierzu (*Amorphophallus titanum* und *Rafflesia arnoldii*). Oftmals sind es perfekte Attrappen von Kotballen (z. B. *Amorphophallus paeoniifolius*: Abb. 12), Dungfladen (Abb. 13) oder behaarten Säugtier-Kadavern (Abb. 14). Die Insekten fliegen die Ekelblumen auf der Suche nach geeigneten Brutsubstraten zur Eiablage an; die Maden sollen sich in Kot oder Aas entwickeln. Die Besucher werden oft so vollständig getäuscht, daß es sogar zur Eiablage kommt (Abb. 14 an *Stapelia*):

Abb. 10 (links): Die Fallen einer fleischfressenden Becherpflanze (*Sarracenia leucophylla*) locken Insekten an, indem sie Blumen gleichen (z. B. von Aronstabgewächsen). Am Rand der Falle wird sogar Nektar abgeschieden, um das Opfer in Sicherheit zu wiegen (Angriffs-Mimikry).



Abb. 11 (rechts): Signalkopien bei Blüten sind weit verbreitet. Oftmals wird der von Bienen begehrte Blütenstaub signalisiert, wie hier bei dem südafrikanischen Iris-Gewächs *Dieles grandiflora*: die drei Staubgefäße sind nicht sichtbar im Zentrum versteckt. Dafür werden drei überdimensionale Kopien in gelber Farbe aufgemalt, der angelockte Besucher wird mit einem „billigen“ Blütenstaubersatz (Nektar) abg gespeist.

tödlich für die Nachkommenschaft der Fliege – die Maden gehen selbstverständlich auf einer Blüte zugrunde. Nur die Pflanze hat einen Vorteil: sie wird beim Besuch des Fliegenweibchens bestäubt (die Pollenpakete sind am Vorderbein des Fliegenweibchens auf Abb. 14 sichtbar).

PLIZMÜCKENBLUMEN. Pilzmücken (Mycetophiliden) besuchen im Rahmen ihrer Brutfürsorge Pilze, um dort Eier abzulegen; die Maden entwickeln sich bis zur Verpuppung im Pilz. Jeder Pilzsammler kennt die „madigen“ Exemplare. Der führende Mainzer Blütenökologe Ste-

fan Vogel (1978b) konnte zeigen, daß es in verschiedenen Verwandtschaftskreisen Pflanzen gibt, die sich dieses Verhalten ebenfalls betrügerisch zunutze machen. Sie imitieren mit ihren auf dem Erdboden liegenden Blumen in Form, Farbe und Geruch Pilze und locken Pilzmückenweibchen an (Mycetophilie). Auch hier kommt es oft zur Etlage – tödlich für die ganze Brut dieser Pilzmücke. Aber die Pflanze hat ihr Ziel – die Übertragung von Pollen – erreicht. Es sind vor allem bestimmte Araceen, Aristolochiaceen, Balanophoraceen und Orchideen, die Pilzmückenblumen ausbilden. Ein schönes Beispiel

Abb. 12 – 14: EKELBLUMEN



Ist ein kleiner Regenwaldbaum aus Zentralamerika (*Aristolochia arboorea*; Abb. 15): hier entstehen die Blüten im Falllaub an der Stammbasis, sie enthalten im Zentrum eine dreidimensionale Hutpilz-Attrappe (vermutlich werden laubbauende Pilze der Gattung *Marasmius* imitiert). Noch perfekter sind die Pilz-Kopien der Orchideen aus der Gattung *Dracula*. Hier wird ein Hutpilz einschließlich seiner Lamellenstruktur durch das zentrale Blütenblatt gebildet: die Abb. 16 (*Dracula sibundoyensis* aus den Nebelwäldern von Kolumbien) gibt davon einen Eindruck. Selbst in der Krautschicht unserer heimischen Wälder gibt es eine Pilzblume: die Haselwurz (*Asarum europaeum*). — Es bleibt anzufügen, daß auch Pilze auffällige und überlebenswichtige Fruchtkörper zur Anlockung von Kot- und Aasfliegen produzieren können: z. B. die einheimische Stinkmorchel (*Phallus impudicus*).

Abb. 12 (links): *Amorphophallus paeonifolius*, ein Aronstabgewächs aus Südostasien, imitiert mit seinem aufgeschwollenen Blüten-Kolben und Fäkalgeruch einen Koballen. Dungkäfer und Kotfliegen werden angelockt.

Abb. 13 (Mitte): Das Aronstabgewächs *Biarum bovei* aus der Türkei imitiert mit seinen auf dem Erdboden liegenden Blumen in Form, Farbe und penetrantem Geruch einen Kuhladen. Die Detailaufnahme in das halbgeöffnete Innere zeigt, daß sich eine ganze Gesellschaft von für Kuhmist typischen Dung-Käfern eingefunden hat.

Abb. 14 (rechts): Die überlebenswichtigen behaarten Blüten der Aasblume *Staphylea hirsuta* imitieren Tierleichen. Die Detailaufnahme zeigt eine auf der Suche nach Aas angelockte Schmeißfliege, die ihre Eier ablegt und dabei die Blüten bestäubt (die im Bild sichtbaren Pollen-Pakete wurden mit dem Vorderbein aus den Staubgefäßen gezogen). Das System ist tödlich für die gesamte Nachkommenschaft der geläuterten Fliege: die schlüpfenden Maden werden auf der Blütenoberfläche zugrunde gehen.

Abb. 15 – 17: PILZBLUMEN UND BLUMENPILZE

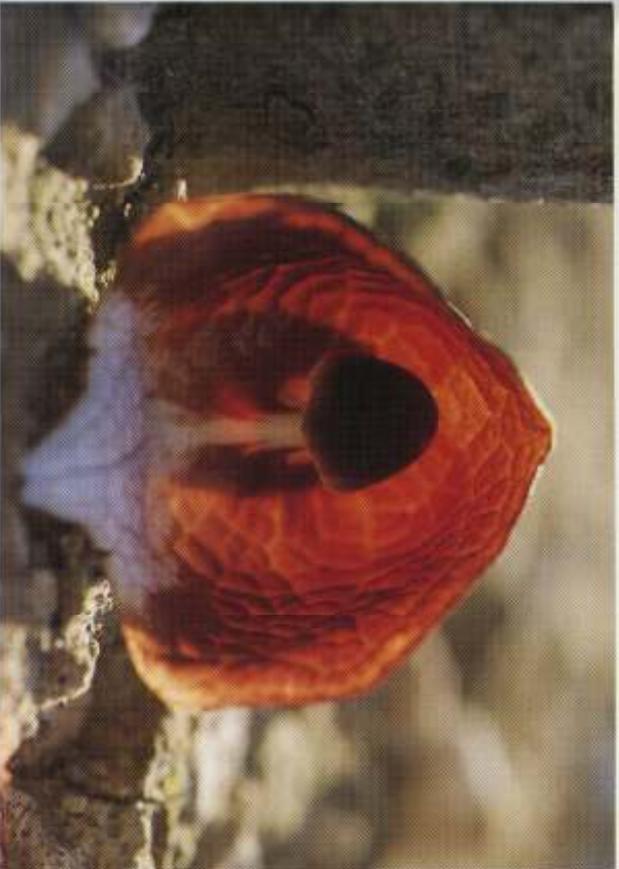


Abb. 15 (oben): Die Blüten des kleinen Regenwaldbaumes *Aristolochia arboorea* aus Zentralamerika erscheinen an der Stammbasis im Falllaub: im Inneren ist ein leibhaftiger kleiner Hupfils ausgebildet, der Pilzmücken anlockt.

Abb. 16 (rechts oben): Nach dem gleichen Prinzip funktionieren die Blüten der Orchidee *Dracula sibundoyensis* aus Kolumbien. Der falsche Pilz – sogar die Lamellenstruktur des Hutes ist imitiert – ist ein umgebildetes Blütenblatt.

Abb. 17 (rechts unten): Ursprünglich stammt der Tintenfischpilz (*Anthurus archeri*) aus Australien. Er ist in unsere Wälder eingeschleppt und lockt durch Farbe und starken Verwesungsgeruch Aasfliegen an.

cus) oder gar die sogenannten „Blumenpilze“ der Tropen und Subtropen, von denen ein australischer Vertreter (*Anthurus archeri*, Abb. 17) in unsere Wälder eingeschleppt ist.

SEXUALTÄUSCHBLUMEN imitieren die Weibchen bestimmter Insektenarten: die Pflanzen blühen, wenn die Männchen auf Partnersuche sind, sie versuchen mit der Blüte zu kopulieren (Pseudokopulations-



Abb. 18 – 19: BLÜTEN ALS INSEKTEN-ATTRAPPEN



Abb. 18 (links): Die „Schmetterlingsorchidee“ *Psychopsis papilio* trägt ihren Namen zu Recht. Sie hängt ihre Blüte an meterlangen Stielen schaukelnd im Kronenbereich der Regenwälder Kolumbiens auf und wird von Schmetterlingen attackiert (und dabei bestäubt), die sie für einen Eindringling in ihr Revier halten.

Abb. 19 (rechts): Die Ragwurz-Orchideen (hier die heimische *Ophrys insectifera*) sind das am besten untersuchte Beispiel von Sexual-Täuschblumen. Sie imitieren die Weibchen bestimmter Bienen-Arten und werden von den kopulationsbereiten Männchen besucht. Bienen fliegen sie davon – die Pollenübertragung der Orchidee wird dabei vollzogen.

Blumen) und übertragen dabei die Pollenpakete. Das Phänomen ist beinahe ausschließlich auf die Familie der Orchideen beschränkt. Das bekannteste Beispiel sind die mediterranen Ragwurz-Arten (*Ophrys*), die mit vier Arten auch noch auf unseren Trockenrasen vorkommen (z. B. die Fliegenragwurz: Abb. 19). Obwohl die Insektenähnlichkeit bereits Carl von Linné in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts aufgefallen war, wurde der Bestäubungsvorgang durch die Männchen bestimmter Bienen nach Einzelbeobachtungen zu Beginn dieses Jahrhunderts (Pouyane 1917) erst in jüngerer Zeit (Kullen-

berg 1961) aufgeklärt und ist heute in vielen Details hervorragend untersucht (z. B. Paulus & Gack 1986, 1990). Pseudokopulation mit verschiedenen Insektenordnungen (Hautflüglern und Fliegen) ist mindestens dreimal parallel innerhalb der riesigen Familie der Orchideen entstanden: bei den europäischen **Orchideae** (*Ophrys*), bei den australischen **Diurideae** (Beardsell & Bernhard 1982; hier sogar Pseudokopulation mit Ameisen: Peakall 1989), bei den südamerikanischen **Oncidliinae** (Pijl & Dodson 1969) und vermutlich auch bei einigen asiatischen **Vandeae**, die teilweise extrem insektenähnliche Blü-

ten aufweisen (z. B. *Cottonia*: Senghas 1967). Bei den südamerikanischen „Schmetterlingsorchideen“ (Oncidiinae) läßt sich die Evolution eines Pseudokopulations-Systemes erahnen: vielleicht läßt es sich von aggressionsauslösenden Insekentrappen ableiten wie bei *Psychorhis papilio* (Abb. 18), die von Schmetterlingen attackiert wird, die sie als Eindringlinge in ihr Revier ansehen.

Nachahmung bei Blumen ohne und mit Betrug: Signalkopien und das Problem der Müller'schen Ringe

Bei den bisher geschilderten Fällen aus der Blütenbiologie handelt es sich immer um Täuschblumen, bei denen der Besucher betrogen wird. Weiterbreitet sind aber Signalkopien anderer Art, bei denen der Besucher nicht betrogen wird und die keine Mimikry im engsten Sinne darstellen. Stefan Vogel (1978a) und der Freiburger Zoologe Günther Osche (1983) haben darauf aufmerksam gemacht, daß die Signalkopie von Staubgefäßen und Pollen („Sattmale“), eine zentrale Rolle bei der Evolution der Farbenvielfalt von Blüten spielt. Osche geht davon aus, daß die altertümlichsten Blüten Pollen angeboten haben und von collensuchenden Insekten bestäubt wurden. Später wurde der „teure“ Pollen durch „billiges“ Zuckernasser (Nektar) ersetzt — das dem Besucher bekannte Stammesgeschichtlich alle Werbe-Signal „gelbe Staubgefäße“ in Form von Sattmalen jedoch beibehalten. Dies läßt sich bei einer sehr großen Zahl von Pflanzenarten beobachten. Ein besonders schönes Beispiel zeigt die Abb. 11: das Schwertliliegewächs *Diets grandiflora* bietet Nektar an — als Werbe-Signet hat es jedoch drei falsche überdimensionale Staubgefäße auf die Blütenblätter aufgemalt. Eine Täuschung liegt somit letztlich nicht vor.

Die Ähnlichkeit vieler Blumen miteinander könnte durch das Phänomen der Signalkopien erklärt werden, die der deutsche Biologe Fritz Müller 1878 erstmals an brasilianischen Schmetterlingen beschrieb. Er beobachtete, daß sich mitunter verwandte ungenießbare Arten außerordentlich ähnlich sehen und erklärte es damit, daß der Fäuber

nur eine Sorte kennenlernen müsse. Dies hätte einen evolutionsbiologischen Vorteil für die Schmetterlinge: die Zahl der dem Räuber zum Opfer fallenden Individuen wird verkleinert, da er schon an einer Art die ungenießbaren gleich aussehenden Verwandten kenntlernt. Das Phänomen wird seitdem als „Müllersche Mimikry“ oder „Müllersche Konvergenz“ bezeichnet: viele Arten können sich gleich aussehend zu „Müllerschen Ringen“ zusammenschließen.

Blüten dagegen sind auf Kontraste abgestimmt: nahe verwandte Arten müssen sich meist erheblich unterscheiden, um eine Kreuzbestäubung zu vermeiden. Dies kann jedoch häufiger werden, wenn sich entfernt verwandte und nicht-kreuzbare Arten unter einem gemeinsamen Werbe-Signet vereinen. Dies ist gewissermaßen eine Version des von F. Müller beschriebenen Falles unter vertauschten Vorzeichen: keine gemeinsame Warn-, sondern eine gemeinsame Locktracht. Man kann das Phänomen — um die nicht ganz zutreffenden Begriffe „Mimikry“ und „Konvergenz“ zu vermeiden — neutral als „Müllersche Signalkopien“ bezeichnen. Vielleicht ist die Ähnlichkeit vieler roter Kolbrblumen oder gelber Körchenblütler (vgl. Abb. 21) so zu verstehen. Offensichtlich sind die Grenzen zu rein funktional bedingten Konvergenzen auf der einen und täuschenden Mimikry-Systemen auf der anderen Seite fließend. Hier können sehr komplizierte Fälle auftreten, so etwa das Vorkommen von drei sehr ähnlichen gelbrot blühenden, aber nicht näher verwandten Pflanzen mit gemeinsamen Bestäubern (u. a. dem Monarch-Schmetterling *Danaus*) in Südamerika (Boyden 1980): der Schwalbenwurz (*Asclepias curassawica*), des Wandelröschens (*Lantana camara*) und einer Orchidee (*Epidendrum secundum*; Abb. 20). Die ersten beiden Arten bieten Nektar an und ähneln sich vermutlich durch eine Müllersche Signalkopie — die Orchidee dagegen ist eine nektarlose Täuschblume und hat sich gewissermaßen in „Batescher Mimikry“ in das Ringsystem zur „kostenlosen Mit-Bestäubung“ eingeschmuggelt. Bereits der geniale Begründer der Blütenbiologie C. K. Sprengel hat 1793 in seinem „Entdeckten Geheimnis der Natur“ solche nektarlosen Blüten von Orchideen beobachtet: er nannte sie „Scheinsaftblumen“.



Abb. 20 (links oben): Das altbekannte Wandelröschen (*Lantana camara*) in Südbrazilien. Ein genaues Betrachtum des Bildes zeigt jedoch in der Mitte eine Orchidee (*Epidendrum cf. secundum*). Die Orchidee bietet keinen Nektar, wächst jedoch in großen Populationen des Wandelröschens und einer ebenso aussehenden Schwalbenwurz (*Asclepias curassavica*) und wird „kostenlos“ bei deren Besuch mit bestäubt.

Abb. 21 (rechts oben): Zwei südafrikanische Körbchenblüter aus Namaqualand. Sie werden von Käfern bestäubt und ähneln sich täuschend, obwohl sie nicht näher miteinander verwandt sind: links *Gazania tenuifolia*; rechts *Gorteria diffusa*, die mit ihrer plastisch-erhabenen Zeichnung bereits einen Besuch von Käfern vortäuscht.

Abb. 22 (links unten): Blütenstand (rechts) und Fruchtstand (links) eines tropischen Flegelgewächses (*Psychotria sp.*) in Ecuador. Für Form und Farben sind vermutlich auch hier komplizierte Signalkopien (siehe Text) verantwortlich.



Wir stehen erst am Anfang der Erforschung Müllerscher Signalkopien und verwandter Phänomene (z. B. Nilsson 1983, Bernhard & Burns-Balogh 1986). Vermutlich spielten sie eine viel größere Rolle bei der Evolution der Vielfalt von Blüten, als man bisher angenommen hat. Und möglicherweise ist dies nicht einmal auf Blüten beschränkt, wie die Abb. 22 aus dem amazonischen Tiefland von Ecuador vermuten läßt. Dort findet sich bei Blüten und Blütenständen sehr häufig die bekannte Farbkombination rot-gelb, die Kolibris und Schmetterlinge anlockt. Dies gilt für das abgebildete Rötlegewächs *Psychotria*, aber auch für eine Vielzahl im gleichen Lebensraum wachsender anderer Arten (z. B. *Heliconia*). Sind nach der Bestäubung die Früchte von *Psychotria* oder *Heliconia* herangereift, präsentieren sie sich in leuchtendem Blau: einer Farbe, die bei Früchten häufiger, aber bei tropischen Blüten sehr selten ist (Gottsberger & Gottlieb 1981). Vermutlich handelt es sich wiederum um ein Doppelsystem von Müllerschen Signalkopien: rot-gelb signalisiert dem Bestäuber die Nektarquelle, rot-blau dagegen fruchtretressenden Vögeln (z. B. Tangaren) ein Futterangebot. Das System hat für alle Beteiligten nur Vorteile, keine Täuschung ist involviert: Blütenbesucher sparen Zeit und Energie und gewähren eine effiziente Bestäubung, da sie ihre einheitlich markierten Ziele sofort erkennen. Und umgekehrt gilt das gleiche für die Verbreiter der Früchte, die nur ein von den Blüten deutlich kontrastiertes Suchbild kennenlernen müssen.

Danksagung und Bildnachweis

Ich schulde einer Reihe von Kollegen für Hinweise und Bestimmungen Dank. Prof. G. Follmann (Köln) für Daten zu den Krustentflechten auf tropischen Baumstämmen, Dr. K. Senghas (Heidelberg) für manigfaltige Auskünfte zu tropischen Orchideen, Dr. U. Müller-Doblies und Prof. D. Müller-Doblies (Berlin) für Hinweise auf „sandtragende“ Pflanzen. Dr. C. Westerkamp (Bonn) verdanke ich kritische Diskussionspunkte und zahlreiche Literatur-Hinweise. Ohne die bewährten Standortkenntnisse von J. Lavranos (Pretoria), Prof. W. Rauh (Heidelberg) und D. Supthut (Zürich) hätte der Verfasser niemals die Vielzahl von „lebenden Steinen“ und anderen Mimeten in Madagaskar, Namibia und Südafrika und den amerikanischen Trockengebieten kennenlernen können. Dank gilt A. Donikyan (Zürich) für die Abb. 2 (Sclerocactus) und Dr. G. Barad (New Jersey), der die Abb. 14 (Stapelia) zur Verfügung stellte. Alle übrigen Bilder sind Originale des Verfassers.

U. Müller-Doblies
Barhad

Literatur

- Barlow, B. A., Wiens, D. 1977: Host-parasite resemblance in Australian mistletoes: the case for cryptic mimicry. — *Evolution* **31**: 69-84
- Barrett, S. C. H. 1983: Crop mimicry in weeds. — *Economic Bot.* **37**: 255-282
- Barrett, S. C. H. 1987: Mimikry bei Pflanzen. — *Spektrum d. Wiss.* Nov. 1988: 100-107.
- Barthlott, W. 1988: Meisterwerke der Evolution — Fleischfressende Pflanzen. — *Bonner Universitätsblätter* 1988: 14-29
- Bates, R. 1984: Pollination of *Prasophyllum elatum* R. B., with notes on associated biology. — *J. Austr. Native Orchid. Soc.* **8**: 14-17
- Beardseil, D., Bernhardt, P. 1982: Pollination biology of Australian terrestrial orchids. — In: E. G. Williams, R. B. Knox, J. H. Gilbert, P. Bernhardt (Eds.), *Pollination '82* — Melbourne.
- Bernhardt, P., Burns-Balogh, P. 1986: Floral mimesis in *Thelymitra nuda* (Orchidaceae). — *Plant Syst. Evol.* **151**: 187-202
- Boyden, T. C. 1980: Floral mimicry by *Epidendrum ibaguense* (Orchidaceae) in Panama. — *Evolution* **34**: 135-136
- Dafni, A. 1984: Mimicry and deception in pollination. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 259-278
- Gallois, R. 1960: Der Komplex *Medusa*. — In: *Antaios* **1**: 527-555
- Ender, J. A. 1961: An overview of the relationships between mimicry and crypsis. — *Biol. J. Linn. Soc.* **16**: 25-31
- Gilbert, L. E. 1975: Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: L. E. Gilbert, P. H. Raven (Eds.), *Coevolution of animals and plants*, 210-240, Austin, London
- Givnish, T. 1990: Leaf mottling: relation to growths form and leaf phenology and possible role as camouflage. — *Functional Ecology* **4**: 463-474
- Gottberger, G., Gottlieb, O. 1981: Blue flower pigmentation and evolutionary advancement. — *Biochem. Syst. Ecol.* **9**: 13-18
- Kullenberg, B. 1961: Studies in *Ophrys* pollination. — *Zool. Bidr. Uppsala* **34**: 1-340
- Nilsson, L. A. 1983: Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthus rubra*. — *Nature* **305**: 799-800
- Nilsson, L. A. 1992: Orchid pollination biology (Review). — *Trends Ecol. Evol.* **7**: 274-276
- Osche, G. 1983: Optische Signale in der Coevolution von Pflanze und Tier. — *Ber. Dt. Bot. Ges.* **96**: 1-27
- Paulus, H. F., Gack, C. 1986: Neue Befunde zur Pseudokopulation und Bestäuberspezifität in der Orchideengattung *Ophrys*. — *Die Orchidee* (Sonderheft): 48-86
- Paulus, H. F., Gack, C. 1990: Pollinators as prepollinating isolation factors: evolution and speciation in *Ophrys* (Orchidaceae). — In: A. Dafni, D. Eisikowitch (Eds.), *Advances in pollination ecology*, 43-79. — Jerusalem
- Peakall, R. 1989: The unique pollination of *Leporella fimbriata* (Orchidaceae). — *Plant Syst. Evol.* **167**: 137-148
- Pasteur, G. 1982: A classificatory review of mimicry systems. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **13**: 169-199
- Pijl, L. van der 1969: Principles of dispersal in higher plants. — Berlin, Heidelberg, New York
- Pijl, L. van der, Dodson, C. H. 1969: Orchid flowers — their pollination and evolution. — Coral Gables, Florida
- Pouyarde, M. 1917: La fécondation des *Ophrys* par les insectes. — *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* **8**: 1-2
- Senghas, K. 1967: Eine epiphytische *Ophrys*? *Coltonia peduncularis*. — *Die Orchidee* **18**: 17-21
- Sprengel, C. K. 1793: Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Braunschweig (Nachdruck: Lehre 1972).
- Stowe, M. K. 1988: Chemical mimicry. — In: K. C. Spencer (Ed.), *Chemical mediation of coevolution*, 513-525. — San Diego, New York, Berkeley.
- Vavilov, N. I. 1951: The origin, variation, immunity, and breeding of cultivated plants (transl. from Russian). — *Chron. Bot.* **13**: 1-366
- Vogel, S. 1978a: Evolutionary shifts from reward to deception in pollen flowers. — In: A. J. Richards (Ed.), *The pollination of flowers by insects* (Linn. Soc. Symp. Series 6), 89-96
- Vogel, S. 1978b: Pilzmückenblumen als Pilzminimaten. — *Flora* **167**: 329-398
- Wickler, W. 1968: *Mimikry*. — München
- Wiens, D. 1978: Mimicry in plants. — *Evolutionary Biology* **11**: 365-403
- Williams, K. S., Gilbert, L. E. 1981: Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies. — *Science* **212**: 467-469
- Williamson, G. B. 1982: Plant mimicry: evolutionary constraints. — *Biol. J. Linn. Soc.* **18**: 49-58