

# Zur Ökologie der karnivoren *Nepenthes madagascariensis*

**Diplomarbeit**

zur

Erlangung des Grades einer Diplombiologin

an der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität

Bonn



Vorgelegt

von

Katja Rembold

Bonn, im Juni 2006

Referent: Prof. Dr. Wilhelm Barthlott

Korreferent: Prof. Dr. Eberhard Fischer

---

## Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung.....	1
1.1. Madagaskar .....	1
1.2. Die Gattung <i>Nepenthes</i> .....	2
1.2.1. <i>Nepenthes</i> auf Madagaskar .....	6
1.2.2. Die Rolle der <i>Nepenthes</i> für die Bevölkerung Madagaskars .....	8
1.3. Stand der Forschung.....	9
1.4. Zielsetzung der Arbeit .....	12
2. Untersuchungsgebiete.....	13
2.1. Mandena (Südostküste) .....	14
2.2. Sainte Luce (Südostküste) .....	15
2.3. Ankanin´ny Nofy (Ostküste) .....	17
3. Methoden.....	19
3.1. Transektmethoden .....	19
3.2. Aufnahme der Plots in feuergestörter Vegetation .....	20
3.3. Bearbeitung der <i>Nepenthes</i> -Kannen.....	21
3.4. Sammeln der Kanneninhalte zur Erfassung des Beutespektrums .....	23
3.5. Erfassung der Kommensalen.....	23
3.6. Untersuchung auf eine mögliche Ameisensymbiose.....	24
3.7. Bestimmung des gesammelten Materials .....	25
3.7.1. Bestimmung der Pflanzen .....	25
3.7.2. Bestimmung der Beutetiere und Kommensalen .....	26
4. Ergebnisse.....	28
4.1. Ergebnisse der Vegetationsaufnahmen .....	28
4.2. Auswirkungen von Feuern .....	43
4.2.1. Sainte Luce (Südostküste) .....	45
4.2.2. Mandena (Südostküste) .....	49
4.2.2. Mandena (Südostküste) .....	50
4.3. <i>Nepenthes</i> -Kannen .....	53
4.4. Beutespektrum.....	56
4.4.1. Übersicht über die gesammelten Beutetiere.....	58
4.4.2. Hymenoptera (Hautflügler) .....	59
4.4.3. Coleoptera (Käfer) .....	62
4.4.4. Diptera (Zweiflügler) .....	63

4.4.5. Lepidoptera (Schmetterlinge) .....	65
4.4.6. Diplopoda (Tausendfüßler) .....	66
4.4.7. Araneae (Webspinnen).....	67
4.4.8. Rhynchota (Schnabelkerfe) .....	69
4.4.9. Orthoptera (Heuschrecken) .....	70
4.4.10. Blattodea (Schaben).....	71
4.4.11. Mantodea (Gottesanbeterinnen).....	72
4.4.12. Collembola (Springschwänze).....	73
4.4.13. Acari (Milben) .....	73
4.4.14. Planipennia (Netzflügler) .....	73
4.4.15. Thysanoptera (Fransenflügler) .....	74
4.4.16. Trichoptera (Köcherfliegen) .....	74
4.4.17. Opiliones (Weberknechte) .....	74
4.4.18. Dermaptera (Ohrwürmer) .....	74
4.4.19. Pseudoscorpiones (Pseudoskorpione) .....	75
4.4.20. Phasmatodea (Stabheuschrecken) .....	75
4.4.21. Gastropoda (Schnecken).....	75
4.5. Kommensalen .....	76
4.5.1. Übersicht über die gesammelten Kommensalen .....	76
4.5.2. Mantodea (Gottesanbeterinnen).....	76
4.5.3. Araneae (Webspinnen).....	77
4.5.4. Acari (Milben) .....	85
4.5.5. Diptera (Zweiflügler) .....	87
4.6. Die Beziehung zwischen Ameisen und <i>Nepenthes</i> .....	89
4.7. Weitere Tierbeobachtungen.....	90
4.7.1. Bestäuber: .....	90
4.7.2. Fraßfeinde: .....	91
4.7.3. Wirbeltiere: .....	92
5. Diskussion .....	93
5.1. Einfluss des Störungsgrades .....	93
5.1.2. Auswirkungen von Feuer.....	96
5.2. Eigenschaften der <i>Nepenthes</i> -Kannen .....	98
5.2.1. UV-Musterung von <i>Nepenthes madagascariensis</i> .....	98
5.2.2. Standortabhängigkeit der Kannengrößen .....	99

5.3. Beutespektrum .....	101
5.3.1. Das Beutespektrum von <i>Nepenthes madagascariensis</i> .....	101
5.3.2. Insektenlarven als Beutetiere .....	113
5.3.3. Unterschiede der Beutespektren beider Kannentypen .....	117
5.3.4. Unterschiede der Beutespektren beider Untersuchungsgebiete .....	121
5.3.5. Vergleich mit den Beutespektren asiatischer <i>Nepenthes</i> -Arten.....	125
5.3.6. Vergleich mit dem Beutespektrum der Gattung <i>Sarracenia</i> .....	129
5.4. Kommensalen .....	134
5.4.1. Die Kommensalen von <i>Nepenthes madagascariensis</i> .....	134
5.4.2. Milben als Kommensalen .....	140
5.4.3. Unterschiede der Kommensalenspektren beider Untersuchungsgebiete .....	142
5.5. Die Beziehung zwischen Ameisen und <i>Nepenthes</i> .....	145
5.6. Weitere Tierbeobachtungen .....	147
6. Zusammenfassung .....	152
7. Danksagung .....	154
8. Literaturverzeichnis .....	157
9. Anhang .....	I
9.1. Systematische Gliederung der Beutetiere .....	I
9.2. Systematische Gliederung der Kommensalen .....	VII

# 1. Einleitung

## 1.1. Madagaskar

Madagaskar ist mit 587.000 km<sup>2</sup> Fläche die viertgrößte Insel der Erde. Bereits vor 270 Mio. Jahren begann sie sich vom afrikanischen Festland zu lösen. Laut McNEELY et al. (1990) zählt Madagaskar zu den 12 Ländern der Erde, welche über eine Megadiversität verfügen. Sowohl Flora, als auch Fauna weisen Beziehungen zu Afrika, Asien, Australien sowie Süd- und Mittelamerika auf. Mit diesen Gebieten hat Madagaskar jedoch nur wenige Arten gemeinsam. Auf Grund der frühen Isolation haben sich auf Madagaskar viele endemische Arten entwickelt. So sind über 80 % der Pflanzenarten, rund 20 % der Gattungen auf Madagaskar endemisch (RAUH 1973).

Auf dem 800 – 1600 m hohen Zentralplateau Madagaskars erheben sich Inselberge, erloschene Vulkane und Gebirgszüge mit bis zu 2000 m Höhe. Im Osten fällt das Gebirge steil ab, während im Westen die 300 – 600 m hohe mesozoische Schichtstufenlandschaft nur langsam abfällt. Abhängig vom Relief der Insel und den vorherrschenden Luftströmungen lässt sich Madagaskar in vier großräumige Klimazonen einteilen:

- Ostküste mit perhumidem Tageszeitenklima (Jahresdurchschnittstemperatur: 25 °C, jährliche Niederschlagsrate: 3500 – 5000 mm)
- Humide Hochebene (1000 – 2000 mm/Jahr bei 3 – 6 Monaten Trockenzeit)
- Semiarider Westen mit Sommerregen (7 – 9 Monate trocken, 500 – 900 mm)
- Arider Südwesten (26 – 40 °C, 40 – 350 mm)

Die Untersuchungsgebiete liegen an der Südost- und Ostküste Madagaskars. Da der Südostpassat von Tolagnaro (Fort Dauphin) im Süden bis Vohémar im Norden ganzjährig Niederschläge bringt, gibt es in diesen Gebieten keine ausgeprägte Trockenzeit (RAUH 1973).

Obwohl Madagaskar das am spätesten von Menschen besiedelte Großgebiet ist, sind heute über 90 % der ursprünglichen Vegetation durch die als Sakova bezeichnete Sekundärvegetation ersetzt. 4/5 der Gesamtfläche Madagaskars sind mit artenarmen Savannen bedeckt. Hauptgründe für die Versteppung sind der ausgeprägte „Ochsenkult“ der madagassischen Bevölkerung, sowie anthropogen verursachte Brände und Holzschlag. Folgen der Zerstörung der Primärvegetation sind vor allem eine Änderung der Mikroklimata, Erosion und eine Verarmung der

Böden (RAUH 1973). Neben der Zerstörung der einheimischen Vegetation, stellt die Konkurrenz durch Neophyten ein weiteres Problem für die Flora Madagaskars dar. Besonders die amerikanischen Gattungen *Agave* und *Opuntia*, sowie die australischen Gattungen *Eucalyptus* und *Melaleuca* sind gebietsweise bestandsbildend.

## 1.2. Die Gattung *Nepenthes*

Die karnivore Familie der Nepenthaceae gehört zur Ordnung der Caryophyllales (Nelkenartige). In dieser Ordnung befinden sich auch die ebenfalls karnivoren Familien der Dioncophyllaceae (Hakenblattgewächse) und Droseraceae (Sonnentaugewächse) (BARTHLOTT et al. 2004). Die Gattung *Nepenthes* ist die einzige Gattung dieser Familie und weist laut der CITES-Auflistung von ARX et al. (2002) 98 Arten und 11 Naturhybride auf. Insgesamt wurden nach JEBB & CHEEK (1997) 280 Hybride namentlich publiziert.

Die Gattung *Nepenthes* wurde 1658 von Etienne de Flacourt, dem damaligen Gouverneur von Madagaskar unter dem Namen „Amramitico“ beschrieben. Der schwedische Botaniker Carl von Linné prägte 1753 den Namen *Nepenthes*. Dieser Name bedeutet im Griechischen soviel wie „Kummer lindernd“ und bezieht sich auf Homer. Im vierten Gesang der Odyssee reicht Helena ihren in Schwermut verfallenen Gästen einen Becher mit nepenths, einen Trank „gegen Kummer und Groll und aller Leiden Gedächtnis“. „Dann benetzt den Tag ihm keine Träne die Wangen“. Zusätzlich ähneln die flüssigkeitsgefüllten Kannenblätter einem griechischem Trinkhorn (JUNIPER et al. 1989).

Das Verbreitungsgebiet der Gattung *Nepenthes* beschränkt sich auf die Paläotropis, wobei sie auf dem afrikanischen Kontinent nicht vorkommt. Das Hauptverbreitungsgebiet der Familie ist der Malayische Archipel, in welchem sich Borneo und besonders der Mount Kina-Balu mit 28 Arten als Diversitätszentrum hervorheben. Im Osten reicht das Verbreitungsgebiet bis nach Neu Guinea und Neukaledonien, im Norden bis nach Südost-China. Weiter westlich treten fünf von diesem Hauptverbreitungsgebiet isolierte Arten auf, welche von SCHMID-HOLLINGER (1979) als die westlichen *Nepenthes*-Arten zusammengefasst werden. Die

nördlichste von ihnen ist *N. khasiana* aus den Khasia Bergen in Assam. Weiter südlich folgen *N. distillatoria* auf Sri Lanka, *N. pervillei* auf den Seychellen und schließlich *N. madagascariensis* und *N. masoalensis* auf Madagaskar (JUNIPER et al. 1989).

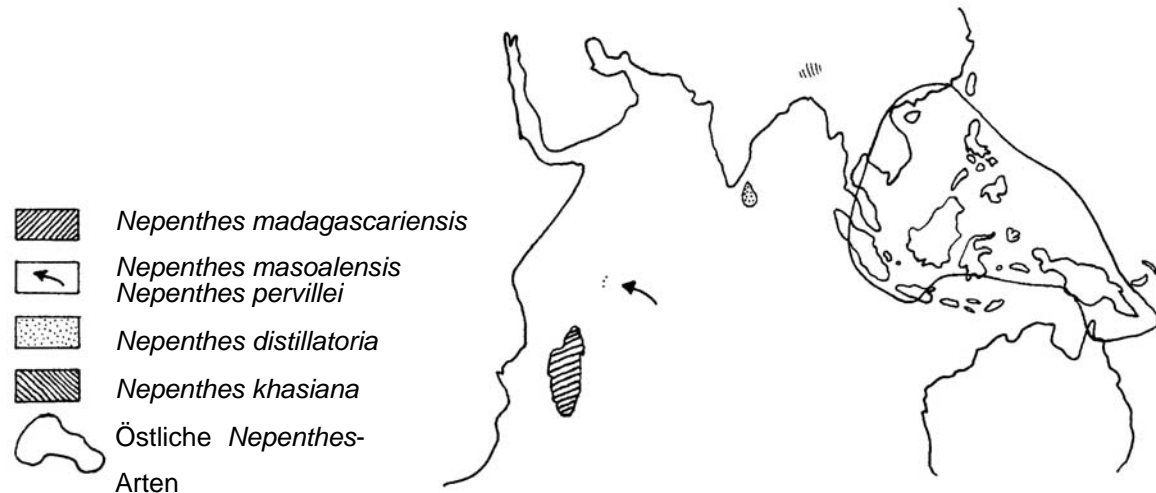


Abb. 1: Verbreitungskarte der Gattung *Nepenthes*, nach JUNIPER et al. (1989)

Die Gattung *Nepenthes* ist zweihäusig und bringt somit männliche und weibliche Blüten an getrennten Pflanzen hervor. Außerhalb der Blütezeit sind die weiblichen Pflanzen teilweise an den Fruchtständen zu erkennen. Ansonsten unterscheiden sich die männlichen und weiblichen Pflanzen nicht voneinander. Die trauben- oder rispenförmigen Infloreszenzen können eine Länge von bis zu 1 m (*N. rajah*) erreichen. Die Einzelblüten haben in der Regel vier Blütenblätter, welche auf ihrer Innenseite mit zahlreichen Nektardrüsen besetzt sind. Aus den bestäubten weiblichen Blüten entwickelt sich eine Kapselfrucht, welche hunderte länglicher Samen freisetzt. Diese sind ausgesprochen leicht und werden vom Wind verbreitet (JUNIPER et al. 1989; BARTHLOTT et al. 2004).

Die Blätter der Gattung *Nepenthes* sind zu Fangorganen modifiziert. Sie lassen sich in drei Abschnitte unterteilen:

- laubblattförmiger Basalteil des Blattes. Dieser entspricht dem normalerweise unauffälligen Blattgrund. Seine Aufgabe besteht in der Photosyntheseleistung.
- rundlicher Kannenstiel. Er entspricht dem Blattstiel und ist in der Lage, sich als Ranke um benachbarte Pflanzen zu legen und den Kannen so eine stabile und günstige Position zu verschaffen.



- Kannenfalle. Diese bildet sich aus der Blattspreite und kann je nach Art unterschiedliche Größen, Formen und Farben annehmen. Sie besitzen einen krugförmigen Anteil mit einem auffälligen Rand (Peristom), einen Deckel und dahinter eine Spitze, welche als eigentliche Blattspitze anzusehen ist. Bei den Kannen handelt es sich um passive Gleitfallen, welche ihre Beute vor allem durch die Produktion von Nektar, aber auch durch Färbung und teilweise durch Duft anlocken. Die Kannenfallen lassen sich in Anlockungszone, Gleitzzone und Verdauungszone unterteilen.

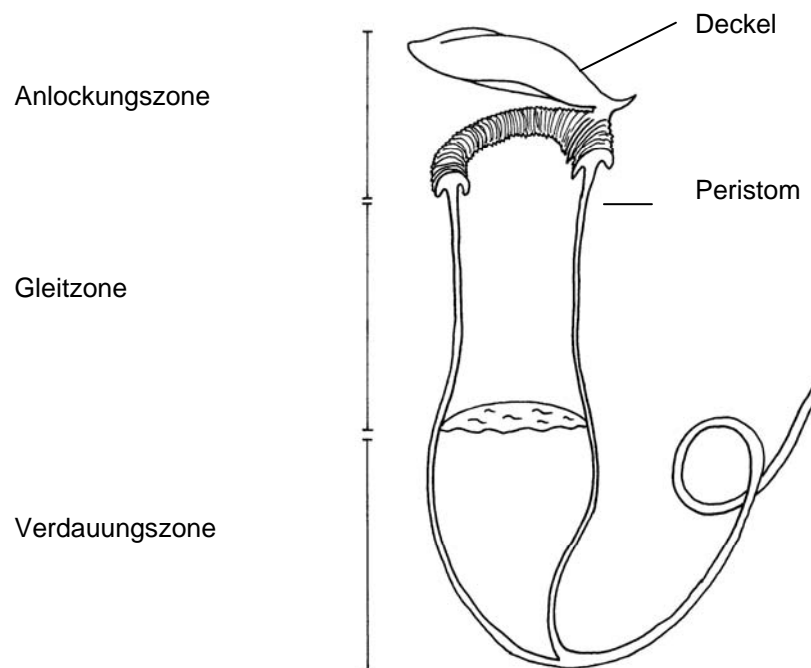


Abb. 2: Aufbau einer *Nepenthes*-Kanne

Die Anlockungszone setzt sich aus Deckel und Peristom zusammen. An Beiden befinden sich zahlreiche Nektardrüsen deren Anordnung von Art zu Art unterschiedlich ist und als Bestimmungsmerkmal dient. Das Peristom hat eine gerippte Oberfläche welche sich in der Regel in das Kanneninnere krümmt und dort in Zähnen endet, zwischen denen die Nektardrüsen liegen. Tiere, welche vom Peristom aus an den Nektar zu gelangen versuchen, rutschen häufig ab und fallen in das Kanneninnere. *N. lowii* hat an der Deckelunterseite abwärtsgerichtete Haare, die vermutlich dazu beitragen, die Beutetiere ins Kanneninnere zu leiten. In seltenen Fällen geht ein süßlicher oder unangenehmer Duft von der Deckelunterseite aus.

Zusätzlich kann sich die Anlockungszone farblich von den anderen Kannenabschnitten unterscheiden (JUNIPER et al. 1989; BARTHLOTT et al. 2004).

Die Gleitzone beginnt unterhalb des Peristoms und endet oberhalb des Flüssigkeitsspiegels. Die Oberfläche dieses Kannenabschnittes ist mit zwei Wachsschichten bedeckt. Die obere Wachsschicht liegt nur lose auf der unteren auf. Versucht ein Tier sich auf der Oberfläche der Gleitzone fortzubewegen, lösen sich die Kristalle der oberen Schicht und es fällt in die Kannenflüssigkeit. Da auch die untere Wachsschicht rutschig ist, funktioniert die Gleitzone auch wenn die obere Schicht bereits zerstört wurde (JUNIPER et al. 1989; GORB et al. 2005).

Die Verdauungszone liegt unterhalb des Flüssigkeitspegels. Die Kannenflüssigkeit enthält Substanzen, welche die Oberflächenspannung verringern, wodurch auch Tiere, die in der Regel auf Wasseroberflächen laufen können, in der Kannenflüssigkeit ertrinken. Die Wand dieses Kannenabschnittes trägt zahlreiche eingesenkte Verdauungsdrüsen, welche meist von einem dachartigen Rand überdeckt werden, um den Beutetieren keinen Halt zum Heraufklettern zu geben. Die Verdauungsdrüsen produzieren verschiedene Enzyme, welche zu den folgenden Gruppen gehören: Esterasen, Phosphatasen, Proteasen, Aminopeptidasen, Peroxidasen und Ribonucleasen (JUNIPER et al. 1989; BARTHLOTT et al. 2004).

In der Regel werden zwei verschiedene Blatttypen ausgebildet (Blattdimorphismus). Junge *Nepenthes*-Pflanzen wachsen zunächst rosettenförmig. Ihre Kannenöffnungen sind meist dem nicht rankenden Kannenstiel zugewendet und besitzen auf der Bauchseite zwei Flügelleisten. Oftmals sind diese Kannen von breiter, gedrungener Form und von rötlicher bis dunkler Färbung. Diese Kannenform wird als Bodenkanne bezeichnet. Mit der Zeit wächst die Pflanze zu einem Langtrieb aus, welcher meist als Liane an anderen Pflanzen hochwächst. Nichtkletternde Arten wachsen als kleine, aufrechte Sträucher oder kriechen am Boden. Die Kannen der Langtriebe wenden ihre Öffnung in der Regel vom Kannenstiel ab und haben oftmals keine Flügelleisten. Ihr Kannenstiel vollzieht in der Regel eine Drehung und kann dabei andere Pflanzen umranken, was den *Nepenthes* das Klettern erleichtert. Die Kanne ist von eher schlankem, zylindrischem bis trichterförmigem Wuchs (BARTHLOTT et al. 2004). Im Deutschen gibt es je nach Autor unterschiedliche Namen für diesen Kannentyp, wie z.B. Hängekanne (THIENEMANN 1932), Langtriebkanne (SCHMID-HOLLINGER 1977), etc. In dieser Arbeit werden deshalb die Begriffe Bodenkanne oder basale Kanne (B-Kanne) und distale Kanne (D-Kanne) für die obere Kannenform verwendet. Bei

einigen Arten sind die beiden Kannentypen so unterschiedlich ausgebildet, dass sie als verschiedene Arten beschrieben wurden. Andere Arten wie *N. ampullaria* bilden in der Regel nur einen Kannentyp aus, in diesem Falle die B-Kanne.



Abb. 3: Kannentypen von *Nepenthes madagascariensis*, links: B-Kanne, rechts: D-Kanne

Nur selten spezialisieren sich Vertreter der Gattung *Nepenthes* auf bestimmte Beutetiere (MERBACH et al. 2002). Durch den sezernierten Nektar und teilweise durch Düfte und Färbung der Kannen wird ein breites Spektrum an Beutetieren angelockt. Manche karnivoren Tiere lassen sich wiederum von den Beutetieren in der Kanne locken oder sie fallen versehentlich in die Kannen.

### 1.2.1. *Nepenthes* auf Madagaskar

Auf Madagaskar kommen zwei Arten der Gattung *Nepenthes* vor: *N. madagascariensis* POIR., 1797 und *N. masoalensis* SCHMID-HOLLINGER, 1977. Beide sind endemisch für Madagaskar. Letztere hat ihr Verbreitungsgebiet auf der Halbinsel Masoala, wo sie in Höhen von 30 – 400 m vorkommt (SCHMID-HOLLINGER 1977).

Bei *N. madagascariensis* POIR. handelt es sich um die bereits 1658 von Flacourt beschriebene Pflanze. Jean Louis Marie Poiret gab ihr 1797 ihren heutigen Namen.

Das Verbreitungsgebiet dieser Art erstreckt sich von der Südostküste Madagaskars entlang der Ostküste bis auf die Höhe der Halbinsel Masoala, wo sie entlang von Sümpfen und auf sandigen Böden wächst (JEBB & CHEEK 1997). Besonders an der Südostküste in der Umgebung von Tolagnaro (Fort Dauphin) ist *N. madagascariensis* weitläufig verbreitet und bildet Massenbestände (SCHMID-HOLLINGER 1982).

Laut MEIMBERG et al. (2001) bilden die beiden madagassischen *Nepenthes*-Arten zusammen mit *N. pervillei* (Seychellen) und *N. distillatoria* (Sri Lanka) die basale Gruppe der Gattung *Nepenthes*. Innerhalb der basalen Gruppe stehen sich *N. madagascariensis* und *N. masoalensis* am nächsten. DANSER hat diese westlichen *Nepenthes*-Arten bereits 1928 dieser Gruppe zugeordnet. SCHMID-HOLLINGER kam zu demselben Schluss, als er 1979 die vier westlichen *Nepenthes*-Arten bearbeitete. Als Gemeinsamkeit nannte er eine Reihe morphologischer Merkmale, welche bei den asiatischen Arten in dieser Kombination nicht vorkommen. Zu diesen Merkmalen gehören vor allem die rispigen Infloreszenzen und Einfachhaare.

*Nepenthes madagascariensis* wächst entweder in ca. 1 - 2 m hohen Büschen oder sie klettert an anderen Pflanzen empor, wodurch sie in Höhen von bis zu ca. 6 m vordringen kann. Die B-Kannen von *N. madagascariensis* sind im oberen Teil zylindrisch und im unteren Teil rundlich geformt. Sie haben eine Höhe von etwa 1 bis 13 cm und an der Vorderseite zwei parallele Flügelleisten. In der Regel sind sie von rötlicher Färbung, können jedoch auch grün gefärbt sein. Die D-Kannen sind trichterförmig und haben an Stelle der Flügelleisten zwei Ventralnerven. Ihre Höhe beträgt zwischen 8 und 17 cm. Sie sind von einer gelbgrünen Färbung, wobei Peristom und Deckel teilweise leuchtend rot gefärbt sein können (SCHMID-HOLLINGER 1982). Die D-Kannen von *N. madagascariensis* bilden keine Gleitzzone mit wächserner Oberfläche aus. Stattdessen sind die Kanneninnenwände meist bis zum Peristom mit Drüsen bedeckt (SCHMID-HOLLINGER 1979; LÖSCH 1990). Was an diesen Drüsen sezerniert wird ist noch unklar. Möglicherweise handelt es sich um Öle oder eine andere Substanz, welche die Kannenwände rutschig macht. Vereinzelte Kannen von *N. madagascariensis* unterscheiden sich von den beiden Kannentypen. Sie sind im oberen Teil zylindrisch und im unteren Teil bauchig wie die B-Kanne, jedoch schmaler und langgestreckter als diese. Sie bilden eine bewachste Gleitzzone aus, besitzen jedoch die gelb-grüne Färbung der D-Kanne. Diese Kannen stellen eine Übergangsform der beiden Kannentypen dar (SCHMID-HOLLINGER 1979).

Die Kannen von *N. madagascariensis* haben eine Lebensdauer von drei Monaten und bilden einen kurzzeitlichen Lebensraum für verschiedene Arthropoden (RATSIRASON & SILANDER 1996).

### **1.2.2. Die Rolle der *Nepenthes* für die Bevölkerung Madagaskars**

Der madagassische Name der *Nepenthes madagascariensis* lautet entweder Takotra oder Oranitako. Takotra ist das madagassische Wort für Deckel, während Orana Regen bedeutet. Die Übersetzung des zweiten Namens lautet somit in etwa „Regendeckel“. Der Ursprung dieses Namens liegt in dem Glauben, dass es zu regnen beginnt, wenn eine *Nepenthes*-Kanne umgedreht und ihre Flüssigkeit verschüttet wird. Eine andere Variante dieser Geschichte besagt, dass es den Regen herbeiruft, wenn eine abgeschnittene *Nepenthes*-Pflanze im Haus aufgehängt wird.

Da ein Großteil der madagassischen Bevölkerung von der Landwirtschaft und somit von den klimatischen Gegebenheiten abhängig ist, gibt es viele Gerüchte über Methoden, welche den Regen herbeirufen. Eine besonders schwerwiegende Vorgehensweise ist es, ein Feuer zu legen, in der Hoffnung, dass der aufsteigende Rauch Wolken bildet, welche sich anschließend abregnen. Auf diese Methode wird besonders dann zurückgegriffen, wenn die Regenzeit verspätet einsetzt. Da es früher oder später jahreszeitlich bedingt tatsächlich anfängt zu regnen, ist die Landesbevölkerung schwer davon zu überzeugen, dass sie den Regen nicht dem gelegten Feuer verdanken (persönliche Mitteilung der Mitarbeiter der Organisation Azafady).

Besonders im Süden Madagaskars spielen die *Nepenthes* eine Rolle als Medizinalpflanze. Die Pflanzen werden von der Bevölkerung jedoch nur für die Behandlung harmloser Leiden eingesetzt. So wurde berichtet, dass *Nepenthes* gesäubert, kleingehackt und zu einem Tee verarbeitet gegen Seitenstiche helfe. Auf einem von der madagassischen Nationalparkverwaltung ANGAP (Assoziation Nationale pour les Gestions des Aires Protégées) produzierten Poster wird die *Nepenthes* ebenfalls als Medizinalpflanze aufgeführt. Über die Anwendungsmöglichkeiten konnten die Mitarbeiter jedoch keinerlei Auskunft geben.

---

### 1.3. Stand der Forschung

„The study of the predators and commensals of most of the other carnivorous plants (except *Sarracenia*) is, with a few exceptions such as certain *Nepenthes* species, little more than a list of species.” (JUNIPER et al. 1989).

Tatsächlich wurden nur an sehr wenigen *Nepenthes*-Arten Arbeiten zum Beutespektrum durchgeführt. Es gibt in einigen Arbeiten zu *Nepenthes* mit einem anderen Themenschwerpunkt Hinweise auf bestimmte Beutetiere, wobei es sich um Insekten, Spinnentiere und vereinzelt sogar kleine Wirbeltiere handelt (JENSEN 1910; JUNIPER et al. 1989; LÖSCH 1990). GUENTHER (1913) macht darauf aufmerksam, dass Untersuchungen des Beutespektrums von *Nepenthes* durchaus lohnend sind, liefert jedoch keine vollständige Analyse. 1979 bearbeitet ERBER das Beutespektrum von *N. reinwardtiana* und findet Vertreter aus neun Tierordnungen unter den Beutetieren. 80 % der von ihm gesammelten Beutetiere gehören zu der Familie der Formicidae (Ameisen). JUNIPER et al. (1989) schreibt, dass auch Schnecken zu den üblichen Beutetieren von *Nepenthes* gehören. Gut untersucht ist das Beutespektrum von *Nepenthes albomarginata*, welches sich hauptsächlich aus Termiten (Isoptera) zusammensetzt (MORAN et al. 2001). Die Kannen dieser Art haben an der Außenseite unterhalb des Peristoms einen weißen Ring aus Trichomen, welcher von den Termiten gefressen wird (MERBACH et al. 2002).

Besser als das Beutespektrum sind hingegen die Kommensalen untersucht, welche innerhalb und außerhalb der *Nepenthes*-Kannen leben. Laut THIENEMANN (THIENEMANN 1932) stammt die erste Notiz über lebende Tiere in *Nepenthes*-Kannen von G. E. Rumphius, welcher diese Beobachtungen 1747 in den Kannen von *N. mirabilis* machte. Nach BEEKMAN (2004) berichtete er neben Würmern und anderen Kriechtieren auch von Krebsen (Crustacea), welche in den *Nepenthes*-Kannen leben. Auch THIENEMANN (1933) fand Krebse der Familie Harpacticidae in den Kannen asiatischer *Nepenthes*-Arten. 1898 untersuchte POCOCK die in den *Nepenthes*-Kannen lebende Krabbenspinne *Misumena nepenthicola*, welche in der Lage ist, bei Gefahr in die Kannenflüssigkeit abzutauchen. In seiner Arbeit über die Tierwelt der *Nepenthes*-Kannen berichtet THIENEMANN (1932) von Diptera (Zweiflügler), Lepidoptera (Schmetterlinge), Araneae (Webspinnen) und Acari (Milben), sowie einigen Mikroorganismen, welche in den Kannen verschiedener *Nepenthes*-Arten leben. BERT et al. (2003) berichtet von Nematoda (Fadenwürmer) aus *Nepenthes*-

Kannen. Weitere Arbeiten zu diesem Thema stammen von: DE MEIJERE (1910), JENSEN (1910), SCHMITZ (1931), ADDICOTT (1974), REISKIND (1978), BEAVER (1979; BEAVER 1979; BEAVER 1985), GRJEBINE (1979), KURASHI & BEAVER (1979), MATILE (1979), SHINONAGA & BEAVER (1979), WIRTH & BEAVER (1979), KITCHING & SCHOFIELD (1986), MOGI & YOUNG (1992), MOGI & CHAN (1996), RATSIRASON & SILANDER (1996), CRESSWELL (1998), KITCHING (2000), FASHING (2002).

Neben den Kommensalen berichtet HERING (1930) von einer in *Nepenthes tobaica* minierenden *Phyllocnistis*-Art (Lepidoptera). Er beschreibt sie unter dem Namen *Phyllocnistis nepenthae* und stellt fest, dass sie ihr Larvalstadium unterhalb der Cuticula an den Innenwänden der *Nepenthes*-Kannen verbringen, wo sie sich ausschließlich von Epidermiszellen ernähren. Darüber hinaus beschreibt er eine Diptere aus der Familie der Cecidomyidae (Gallmücken), welche in den Larven von *P. nepenthae* parasitiert.

Es ist bekannt, dass *N. bicalcarata* eine symbiontische Beziehung mit Ameisen (Formicidae) der Gattung *Campanotus* führt (CLARKE 1992; CLARKE & KITCHING 1995; CLARKE 1997; CLARKE 1998). Wie andere typische Ameisenpflanzen (*Myrmecodia*, *Hydnophyllum*, ...) bildet *N. bicalcarata* Hohlräume aus, welche den Ameisen als Behausung dienen.

1985 wurde von JOEL et al. die UV-Musterung von *Nepenthes* an einer nicht näher bestimmten Art untersucht. Sie kamen zu dem Ergebnis, dass keine UV-spezifische Musterung vorliegt. GLOßNER (1992) wiederholte diesen Versuch an *N. alata* und stellte fest, dass die Kannenaußenseite UV-Licht absorbiert, während die Innenseite unterhalb des Peristoms reflektiert. Zusätzlich zu den Kannen machte sie ebenfalls bei *N. alata* UV-Aufnahmen von weiblichen Blüten. Die Stigmata reflektierten das UV-Licht, während die übrigen Blütenabschnitte absorbierten.

Obwohl *Nepenthes madagascariensis* bereits seit langer Zeit bekannt ist, wissen wir kaum etwas über ihre Ökologie (RATSIRASON & SILANDER 1996). SCHMID-HOLLINGER (1970; SCHMID-HOLLINGER 1977; SCHMID-HOLLINGER 1979; SCHMID-HOLLINGER 1982) beschäftigte sich intensiv mit dieser Art, wobei sein Interesse eher den morphologischen und biogeographischen Eigenschaften dieser Pflanze galt.

FAGE beschreibt bereits 1930 *Theridion decaryi*, eine Spinne aus der Familie der Theridiidae (Kugelspinnen), welche an der Kannenöffnung von *Nepenthes madagascariensis* ihre Netze spinnt.

Gut untersucht sind inzwischen die Mückenlarven der Gattung *Uranotaenia* aus der Familie der Culicidae (Stechmücken), welche ihr Larvalstadium in der Kannenflüssigkeit von *N. madagascariensis* verbringen. Bereits 1948 entdeckte PAULIAN die Gattung *Uranotaenia* in den Kannen von *N. madagascariensis*. In seiner Veröffentlichung von 1950 vermutet er jedoch, dass es sich um *U. nepenthes* handelt, welche in den Kannen von *Nepenthes pervillei* auf den Seychellen vorkommt. Zusätzlich erwähnt er in seiner Arbeit von 1961 Milben (*Creutzeria tobaica*, OUDEMANS) sowie Larven der Dipterenfamilie Chloropidae (Halmfliegen), welche ebenfalls in den Kannen leben. MATTLING & BROWN (1955) merken an, dass sich die von PAULIAN auf Madagaskar gesammelten *Uranotaenia*-Larven von denen der Seychellen unterscheiden.

GRJEBINE beschreibt 1979 vier neue Arten der Gattung *Uranotaenia* aus den Kannen von *N. madagascariensis*. Dabei handelt es sich um die Arten *U. bosseri*, *U. brunhesi*, *U. blekini* und *U. damasei*. Auch er erwähnt den hohen Anteil von aquatischen Milben in den *Nepenthes*-Kannen.

BEAVER (1985) untersucht die geographischen Unterschiede der Struktur der Nahrungsketten der Mikrofauna innerhalb von *Nepenthes*-Kannen. In diesem Zusammenhang bearbeitete er auch *N. madagascariensis*. Er kommt zu dem Schluss, dass die westlichen *Nepenthes*-Arten eine weniger komplizierte Nahrungskette aufweisen als die asiatischen. In seiner Arbeit nennt er Mückenlarven, Milben und Spinnen als Kommensalen von *N. madagascariensis*.

Anknüpfend an die Arbeit von BEAVER untersuchen RATSIRASON & SILANDER (1996) gezielt die Mikrofauna von *N. madagascariensis*. Von den vier durch GRJEBINE beschriebenen Mückenlarven finden sie nur die beiden Arten *U. bosseri* und *U. belkini*. Diesen gilt in ihrer Arbeit die meiste Beachtung, aber auch andere Kommensalen wie weitere Dipterenlarven, Milben, Gottesanbeterinnen, Ameisen und Spinnen werden beschrieben. Sie erwähnen zum ersten mal eine nicht näher bestimmte Krabbenspinne in den Kannen dieser *Nepenthes*-Art, welche sich bei Gefahr in die Kannenflüssigkeit flüchtet und dort einige Minuten untertaucht. Zusätzlich wurden eine Reihe von Beutetieren genannt und festgestellt, dass ein Großteil der Beute aus Ameisen besteht. Dieses Thema wird jedoch nicht weiter bearbeitet. Schließlich stellen sie dar, dass die Struktur der Nahrungskette in den Kannen von *N. madagascariensis* komplizierter ist, als BEAVER (1985) sie beschrieben hat.



Es liegen keinerlei Arbeiten vor, welche sich primär mit dem Beutespektrum von *N. madagascariensis* beschäftigen.

#### 1.4. Zielsetzung der Arbeit

Die vorliegende Arbeit untersucht verschiedene Aspekte zur Ökologie der karnivoren Pflanzenart *Nepenthes madagascariensis*. Der Schwerpunkt liegt erstmalig auf der Analyse des Beutespektrums. Grundlage dieser Arbeit ist ein viermonatiger Feldaufenthalt auf Madagaskar.

Schlüsselfragen, welche in diesem Zusammenhang bearbeitet werden sollen, sind:

- Wie setzt sich das Beutespektrum von *Nepenthes madagascariensis* zusammen?
- Welche Tiere können als Kommensalen beobachtet werden und wie eng ist ihre Beziehung zu der Pflanze? (In der Kannenflüssigkeit lebende Mikroorganismen sind von den Untersuchungen ausgeschlossen)
- Liegt eine Symbiose mit Ameisen vor, wie es bei einigen asiatischen Vertretern der Gattung *Nepenthes* der Fall ist? Wenn ja, worin besteht sie?
- Welche Auswirkung hat ein Feuer auf die *Nepenthes*-Bestände? Wie viele der Pflanzen überleben ein Feuer und wie schnell regenerieren sich die überlebenden Pflanzen?

Neben den oben genannten Themenschwerpunkten wurden Untersuchungen zur Begleitvegetation, zur Abhängigkeit der Kannengrößen von den Standortgegebenheiten und zur UV-Reflexion der *Nepenthes*-Pflanzen durchgeführt.

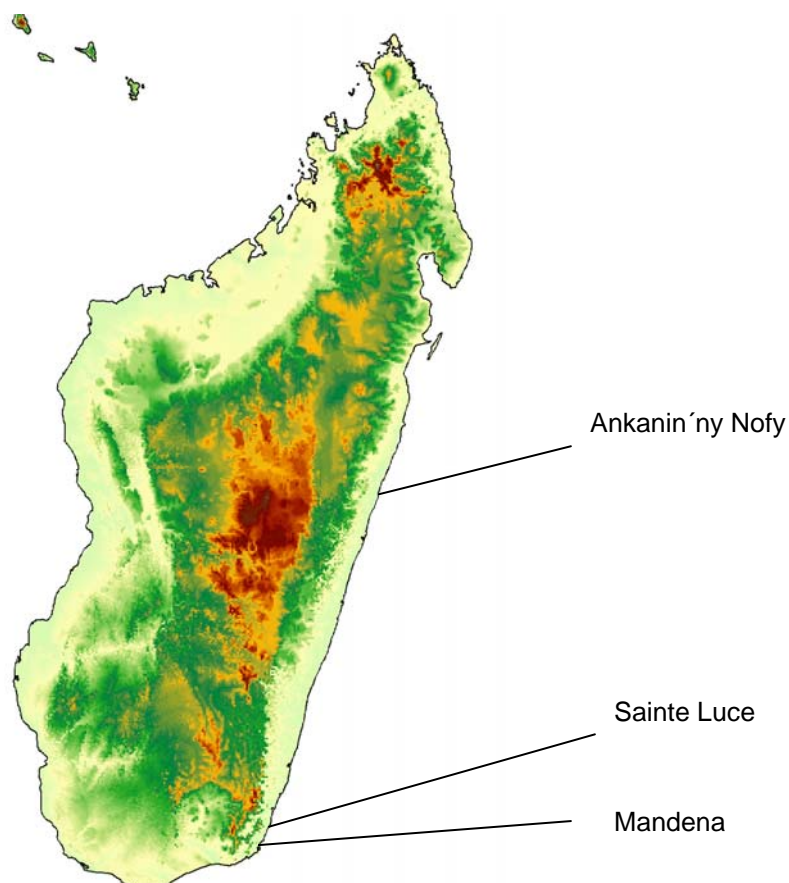
Zum Zwecke eines biogeographischen Vergleichs wurden, mit Ausnahme des Feueraspektes, alle Fragestellungen an zwei Untersuchungsgebieten in Madagaskar bearbeitet. Entsprechend des Verbreitungsgebietes von *N. madagascariensis* liegt das Hauptuntersuchungsgebiet an der Südostküste Madagaskars, während das Vergleichsgebiet 870 km weiter nördlich an der Ostküste des Landes liegt.

## 2. Untersuchungsgebiete

Entsprechend des Verbreitungsgebietes von *Nepenthes madagascariensis*, wurde an insgesamt drei Untersuchungsgebieten entlang der Südost- und Ostküste gearbeitet. Ein Großteil der Feldarbeit wurde an der Südostküste Madagaskars, in der Umgebung von Tolagnaro (Fort Dauphin) durchgeführt. Ursprünglich sollte das Gebiet Mandena als Hauptuntersuchungsgebiet dieser Arbeit dienen. Durch ein großes Feuer vom 04. - 12.11.2005, wurde die Vegetation in diesem Gebiet jedoch großflächig zerstört. Aufgrund dieser Zerstörung konnten in Mandena später die Auswirkungen des Feuers auf die *Nepenthes*-Pflanzen untersucht werden. Zur Bearbeitung der übrigen Fragestellungen dieser Arbeit eignete sich dieses Gebiet jedoch nicht mehr.

Alternativ fiel die Wahl des Hauptuntersuchungsgebietes auf die Umgebung von Sainte Luce, ca. 30 km weiter nördlich.

Als Vergleichsgebiet wurde die Region Ankanin'ny Nofy an der Ostküste Madagaskars ausgewählt. Aus dieser Region sind größere Bestände von *N. madagascariensis* bekannt (pers. Mitt. D. SUBTHUT, S. RANARIVELO 2005).



## 2.1. Mandena (Südostküste)

Das Gebiet Mandena liegt ca. 20 km nördlich von Tolagnaro (Fort Dauphin) nahe der Südostküste Madagaskars (24°56'S, 47°1'E). Bei der ausgewählten Untersuchungsfläche handelt es sich um einen ca. 1 km<sup>2</sup> großen Küstensumpf, welcher sich entlang der Straße nach Sainte Luce erstreckt.

Mandena liegt im Einflussgebiet des Südostpassats, wodurch es das ganze Jahr über mit Niederschlägen versorgt wird. Eine ausgeprägte Trockenzeit bleibt aus. Die durchschnittlichen Jahresniederschläge betragen 1800 mm bei einer Durchschnittstemperatur von 22 °C (RATSIRASON & SILANDER 1996).

Die Vegetation in Mandena ist hochgradig anthropogen überformt und weist eine starke Zuwanderung von Neophyten auf. Unter natürlichen Bedingungen würde sich die Vegetation in Mandena aus Küstenwäldern und vereinzelt Küstensümpfen zusammensetzen. Die Küstenwälder sind durch Holzschlag, Beweidung, Brandrodung und landwirtschaftliche Nutzung weitgehend zerstört. Tatsächlich sind heute die australischen Gattungen *Melaleuca* und *Eucalyptus* gebietsweise bestandsbildend. Bei den angebauten Kulturpflanzen handelt es sich vor allem um Reis, Mango, Litchi und Maniok.

Innerhalb der Küstensümpfe bildet *Nepenthes madagascariensis* große Bestände. In der Regel wird das Erscheinungsbild dieser Standorte durch das Vorkommen von *Ravenala madagascariensis*, *Typhonodorum lindleyanum* und *Pandanus spec.* geprägt. Die Gattung *Melaleuca* ist auch innerhalb der Küstensümpfe häufig vertreten. Vom 04. – 12.11.2005 wütete in Mandena ein großes Feuer, welches die Vegetation großräumig zerstörte

## 2.2. Sainte Luce (Südostküste)

Sainte Luce ist eine Ortschaft ca. 50 km nördlich von Tolagnaro (Fort Dauphin) in unmittelbarer Nähe zur Südostküste Madagaskars. Gleichzeitig dient der Name als Bezeichnung für das umliegende Gebiet. Das Klima in Sainte Luce entspricht dem von Mandena.

Die Vegetation in Sainte Luce ist ebenfalls starken anthropogenen Einflüssen unterworfen. Die natürlichen Küstenwälder sind besonders durch Holzschlag zur Holzkohlegewinnung stark zurückgegangen. Vereinzelt gibt es noch zusammenhängende Küstenwaldgebiete, bei denen es sich größtenteils jedoch nicht um Primärwälder handelt. Die Vegetation setzt sich im Gegensatz zu Mandena überwiegend aus heimischen Pflanzenarten zusammen. Da die Bevölkerung hauptsächlich vom Fischfang lebt, spielen Landwirtschaft und Beweidung hier nur eine untergeordnete Rolle. In der Umgebung von Siedlungen werden Reis, Maniok, Ananas, Litchi und Mango angebaut.

Zwischen den Küstenwaldgebieten erstrecken sich weitläufige Heidelandschaften (*Erica floribunda*) und Küstensümpfe. Letztere sind durch das Vorkommen von *Ravenala madagascariensis*, *Typhonodorum lindleyanum* und *Pandanus spec.* geprägt. *Nepenthes madagascariensis* besiedelt hier vor allem die Übergänge zwischen Wald und Sumpf, Heide und Sumpf oder zwischen Wald und Heidelandschaft.

Durch ein Feuer vom 24. – 26.10.2005 erlitt die Vegetation auch hier großflächige Schäden, welche jedoch nicht so flächendeckend waren, wie in Mandena.

2 km westlich von Sainte Luce liegt das Dorf Ambandrika. In unmittelbarer Umgebung dieses Dorfes wurden vier Untersuchungsflächen als Arbeitsgebiete ausgewählt.

### Untersuchungsfläche 1 (24° 47' S, 47° 10' E):

Ca. 300 m<sup>2</sup> großer Küstensumpf am Rande eines Waldfragmentes, welches durch Holzschlag bereits gelichtet wurde. Starke Feuerschäden im Übergangsbereich zwischen Sumpf und Waldrand.

### Untersuchungsfläche 2 (24° 47' S, 47° 10' E):

Ca. 100 m<sup>2</sup> großes Übergangsgebiet zwischen einem Waldfragment und einer Heidelandschaft. Der Wald wurde durch Holzschlag bereits stark gelichtet. In dem

Übergangsbereich wächst *Nepenthes madagascariensis* auf Moospolstern der Gattung *Sphagnum*. Die Zwischenräume der *Sphagnum*-Polster bleiben oft unbewachsen, wodurch der quarzsandige Untergrund sichtbar wird. Die Heidelandschaft wurde durch das Feuer nahezu vollständig zerstört. Teilweise erlitten die *Nepenthes*-Bestände ebenfalls Feuerschäden, der Wald blieb jedoch unversehrt.

Untersuchungsfläche 3 (24° 47' S, 47° 9' E):

Ca. 1 km<sup>2</sup> großer Küstensumpf am Rande eines nahezu intakten Küstenwaldgebietes. Der Sumpf wird von einem Bachlauf durchzogen. Diese Untersuchungsfläche erlitt keinerlei Schäden durch das oben genannte Feuer. Einige Pflanzen wiesen jedoch Spuren eines lange zurückliegenden Feuers auf.

Untersuchungsfläche 4 (24° 47' S, 47° 11' E):

Ca. 1,5 km<sup>2</sup> großer Bestand von *N. madagascariensis* im Übergangsbereich zwischen Küstensumpf und Heidelandschaft. Das Feuer zerstörte einen Teil der Heidelandschaft und griff auch auf den Sumpf und die entsprechende Übergangsvegetation über. Große Flächen von Untersuchungsfläche 4 sind jedoch unbeschadet.

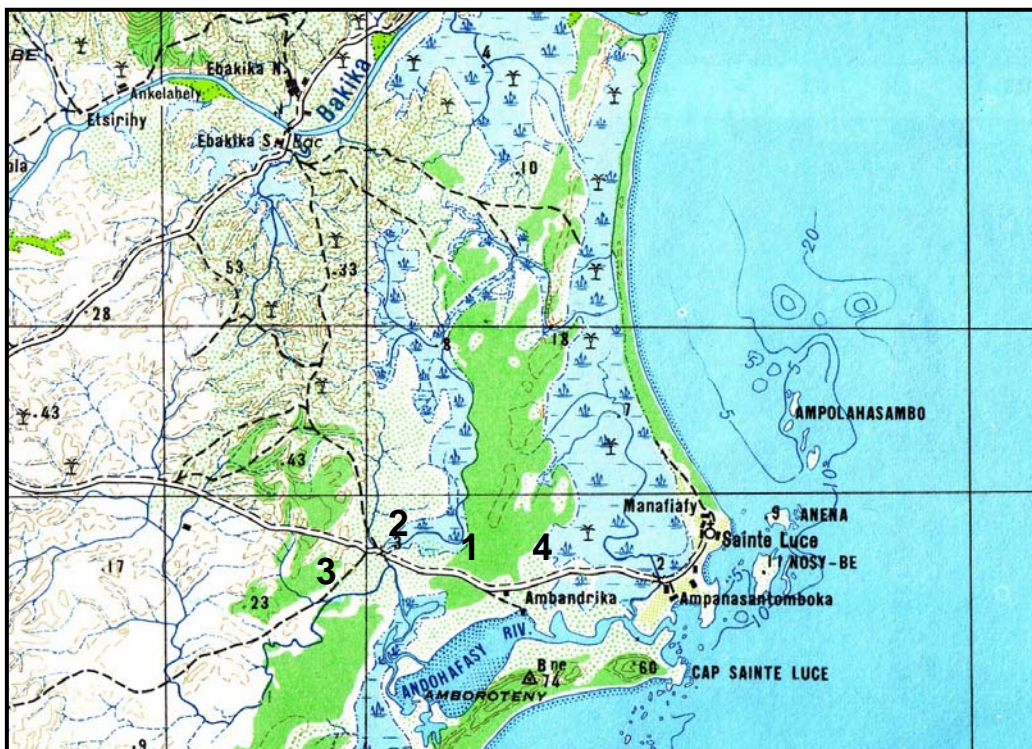


Abb. 4: Sainte Luce (Südostküste), die Zahlen markieren die Untersuchungsflächen 1 - 4

### 2.3. Ankanin'ny Nofy (Ostküste)

Südlich der Hafenstadt Toamasina (Tamatave) erstreckt sich entlang der Ostküste Madagaskars über 660 km der Canal des Pangalanes. Ursprünglich handelte es sich hierbei um eine Vielzahl von Seen entlang der Küste, welche ab 1896 durch einen Kanal miteinander verbunden wurden. Seither dient dieser Kanal als einer der wichtigsten Transportwege in diesem Teil des Landes. Ca. 60 km südlich von Toamasina liegt das Gebiet Ankanin'ny Nofy (zu deutsch „Nest des Traumes“). Das Untersuchungsgebiet liegt an dem ca. 4 km<sup>2</sup> großen See Antsangira, dessen Ufer durchgehend von *N. madagascariensis* gesäumt sind. Einen Vormittag wurde zusätzlich in einem ca. 500 m<sup>2</sup> großen Gebiet innerhalb des Reserve d'Ankanin'ny Nofy gearbeitet. Hierbei handelt es sich um ein privates Schutzgebiet am Ufer des Sees Antsangira.

Da Ankanin'ny Nofy ebenfalls im Einflussbereich des SO-Passats liegt, ähnelt das Klima dem der beiden oben genannten. Mit einer jährlichen Niederschlagsmenge von 3362 mm, ist Ankanin'ny Nofy niederschlagsreicher als die Südostküste Madagaskars. Eine ausgeprägte Trockenzeit bleibt aus. Die Jahresdurchschnittstemperatur beträgt 23,5 °C.

Die Vegetation in Ankanin'ny Nofy ist wie in den beiden anderen Untersuchungsgebieten anthropogen überformt. Besonders durch Holzschlag sind die natürlichen Küstenwälder heute nur noch in kleinen Fragmenten erhalten. An ihrer Stelle bilden die australischen Gattungen *Melaleuca* und *Grevillea* oftmals Reinbestände. Die Gattung *Eucalyptus* spielt hier eine geringere Rolle als im Südosten des Landes. Aus der Entfernung konnten mehrere Feuer beobachtet werden, welche vermutlich anthropogenen Ursprungs waren. Innerhalb des eigentlichen Untersuchungsgebietes hat es in näherer Vergangenheit nicht gebrannt. Einzelne verkohlte Baumstümpfe weisen jedoch auf ein weiter zurückliegendes Feuer hin. Selbst das Untersuchungsgebiet innerhalb des Reserve d'Ankanin'ny Nofy zeigte deutliche Störungen durch Beweidung.

An den Ufern einiger Seen des Canal des Pangalanes gibt es große Bestände von *Nepenthes madagascariensis*. Ähnlich den Küstensümpfen an der Südostküste wird auch das Erscheinungsbild der Ufervegetation durch *Ravenala madagascariensis*,

*Typhonodorum lindleyanum* und *Pandanus spec.* geprägt. In der Ufervegetation ist die Gattung *Melaleuca* ebenfalls vertreten. Das Vorkommen von Kosmopoliten wie *Pteridium aquilinum* und *Cyperus esculentus* verdeutlicht, dass es sich um gestörte Gebiete handelt.

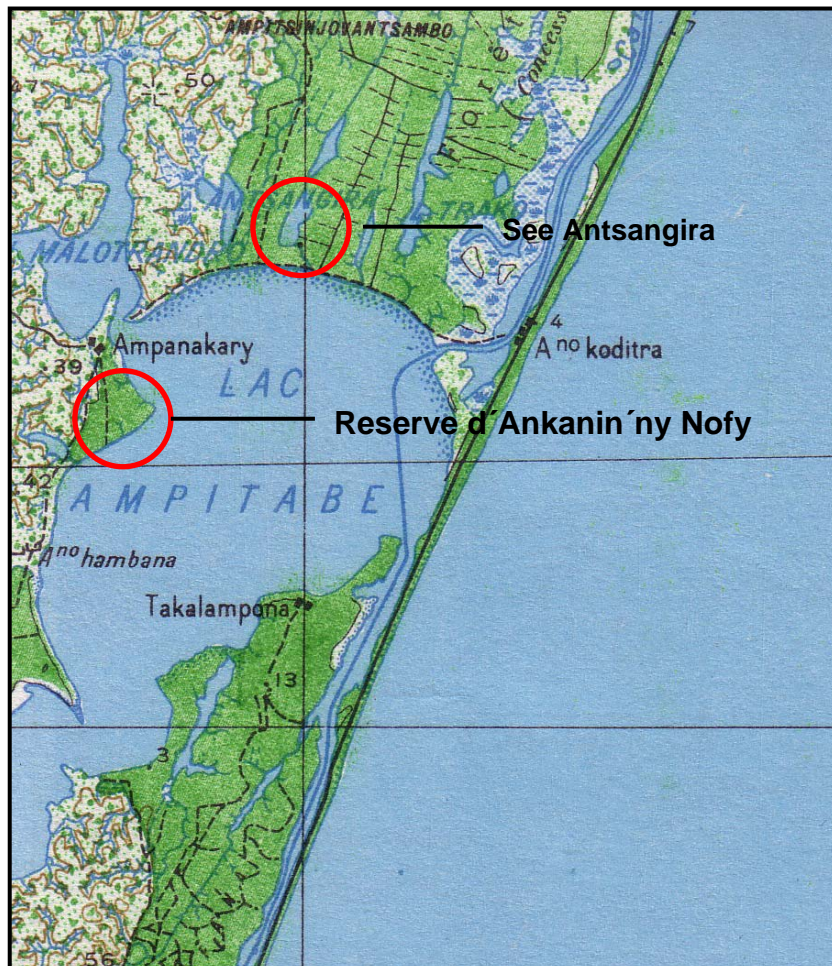


Abb. 5: Ankanin'ny Nofy (Ostküste)

---

## 3. Methoden

Grundlage dieser Diplomarbeit ist ein viermonatiger Feldaufenthalt auf Madagaskar vom 07.10.2005 bis zum 13.02.2006.

### 3.1. Transektmethoden

Es wurden insgesamt sechs Transekte aufgenommen. Zwei 15 m lange Transekte wurden an der Ostküste (Ankanin'ny Nofy) aufgenommen und vier 20 m lange Transekte an der Südostküste (Sainte Luce). Die Transektmethode richtet sich nicht nach einem der gängigen Vorgehensweisen, sondern wurde entsprechend der Vegetationslage modifiziert. Die Aufnahmen beinhalten alle holzigen Pflanzen, welche innerhalb eines Meters Abstand zu beiden Seiten eines 15, bzw. 20 m langen Maßbandes wuchsen. Gemessen wurden der Abstand der Pflanze vom Nullpunkt (Anfang und Ende der Pflanze), ebenso der Abstand zum Maßband und die Höhe der Pflanze.

Zusätzlich wurden die Umrisse der Pflanzen innerhalb der Transektflächen skizzenhaft in der Aufsicht dargestellt. Diese Skizzen waren bei der späteren graphischen Darstellung der Transekte sehr hilfreich. Drei der Transektflächen an der Südostküste wiesen deutliche Spuren eines Feuers auf. Die verbrannten Pflanzen wurden nach einem, sowie nach zwei Monaten mit Hilfe der Skizzen wieder gefunden und auf Neuaustriebe kontrolliert (siehe 3.2. Aufnahme der verbrannten Plots).

Zum Teil standen Pflanzen einer Art so dicht beieinander, dass es nicht möglich war, die Anzahl der Individuen zu bestimmen. Gelegentlich wurden deshalb Pflanzen der gleichen Art zu Gruppen zusammengefasst.

Alle Transekte wurden an Hand der ausgemessenen Werte graphisch dargestellt. Auf Grund des dichten Wuchses war es nicht möglich, den Transekt in der Seitenansicht darzustellen. Stattdessen wurde eine Aufsicht gewählt, welche die Umrisse aller Pflanzen zeigt. Jeder Transekt wird drei mal abgebildet. Abbildung a zeigt die Gesamtvegetation der Transektfläche. Bei den anderen beiden Abbildungen sind bestimmte Pflanzenarten farblich hervorgehoben. Abbildung b zeigt *Nepenthes madagascariensis* in grün und Abbildung c zeigt fünf verschiedene Arten, welche in einem oder mehreren Transekten sehr häufig vorkamen. Hierbei handelt es



sich um die Arten *Erica floribunda*, *Hibbertia coriacea*, *Tristemma virusanum*, *Ravenala madagascariensis* und *Pandanus spec.*

Zur Bestimmung der Pflanzen siehe Kapitel 3.7. Bestimmung der Begleitvegetation.

### 3.2. Aufnahme der Plots in feuergestörter Vegetation

Da im Südosten Madagaskars die meisten *Nepenthes*-Standorte Schäden durch Feuer erlitten hatten, sollten die Auswirkungen des Feuers auf die *Nepenthes*-Pflanzen näher untersucht werden.

Zu diesem Zwecke wurden zunächst an den Untersuchungsflächen 1, 2 und 4 in Sainte Luce, verbrannte Flächen von 10 x 20 m abgesteckt. Innerhalb dieser Flächen wurde die Position aller *Nepenthes*-Pflanzen genau ausgemessen, notiert und in einer Zeichnung eingetragen. Das Ausmessen der Positionen erfolgte mit Hilfe von zwei 10m- und einem 20m-Maßband. Alle verbrannten Pflanzen wurden auf Neuaustriebe kontrolliert und diese gegebenenfalls gezählt und ausgemessen. Da die Neuaustriebe zunächst aus einer Blattrosette bestehen, wurde die Länge des größten Blattes gemessen. Darüber hinaus wurde der Zustand der Pflanze notiert. Es wurden vier Zustände unterschieden:

- Vollständig verbrannt ohne Neuaustrieb
- Vollständig verbrannt mit Neuaustrieb
- Teilweise verbrannt, jedoch weiterwachsend
- Unbeschädigt

Diese Messungen wurden zweimal, jeweils mit einem Abstand von einem Monat, wiederholt. Mit Hilfe der Flächenmarkierungen, der Positionswerte und der Zeichnungen konnten die einzelnen Pflanzen wieder gefunden und erneut auf Neuaustriebe kontrolliert werden. Wiederum wurden alle Neuaustriebe gezählt und ausgemessen.

Zum Vergleich wurde diese Untersuchung in Mandena zwei Monate nach dem Feuer wiederholt. Auch hier wurde in dem Küstensumpf, welcher ursprünglich als Hauptarbeitsgebiet dienen sollte, eine Fläche von 10 x 20 m abgesteckt. Genau wie in Sainte Luce wurden alle *Nepenthes*-Pflanzen innerhalb dieser Fläche ausgemessen, auf Neuaustriebe kontrolliert und ihr Zustand wurde notiert.



Abb. 6: *Nepenthes*-Pflanzen nach einem Feuer: verbrannt mit Neuaustrieb (links) und teilweise verbrannt jedoch weiterwachsend, Sainte Luce (Südostküste)

### 3.3. Bearbeitung der *Nepenthes*-Kannen

Sowohl von den Kannen, als auch von anderen Abschnitten der *Nepenthes*-Pflanzen wurden Ultraviolett-Fotos angefertigt. Diese wurden mit einer digitalen Nikon D70s Kamera und einem speziellen, UV-durchlässigen Quarzobjektiv (Typ: Mikro Nikkor,  $f = 55 \text{ mm}$ ) aufgenommen. Jedes Bild wurde zweimal angefertigt, einmal ohne Filter und anschließend mit einem UV-Transmissionsfilter (U-360, Firma Hoya), sowie einem Infrarotsperfilter (Heliopan BG 23). Durch den UV-Transmissionsfilter tritt nur UV-Licht (330 – 390 nm) in das Objektiv ein. Die Aufnahmen wurden von einem Stativ aus mit Blende 8 bei unterschiedlichen Belichtungszeiten aufgenommen.

Die durchschnittliche Größe der Kannenblätter schien auf den verschiedenen Untersuchungsflächen zu variieren. Deshalb wurden auf insgesamt 6 Untersuchungsflächen jeweils 50 B- und 50 D-Kannen ausgemessen. Bei den Untersuchungsflächen 1 – 4 handelt es sich um die in Kapitel 2.2. beschriebenen Habitate in Sainte Luce (Südostküste). Der Einfachheit halber wurde diese

Nummerierung in Ankanin'ny Nofy (Ostküste) fortgesetzt. Dadurch stimmt sie jedoch nicht mehr mit der Nummerierung der Transektflächen an der Ostküste überein. Die Untersuchungsflächen 5 und 6 liegen beide am Ufer des Sees Antsangira und sind ca. 500m voneinander entfernt.

Gemessen wurden jeweils Höhe und Durchmesser der Kannen. Die Höhe wurde vom Kannengrund bis zur Blattspitze gemessen. Der Durchmesser wurde jeweils am breitesten Punkt der Kanne gemessen. Dieser Punkt unterschied sich bei den zwei Kannenformen. Bei B-Kannen wurde der Durchmesser an der bauchigen Verdickung der unteren Kannenhälfte gemessen, während bei den trichterförmigen D-Kannen kurz unterhalb des Peristoms gemessen wurde.

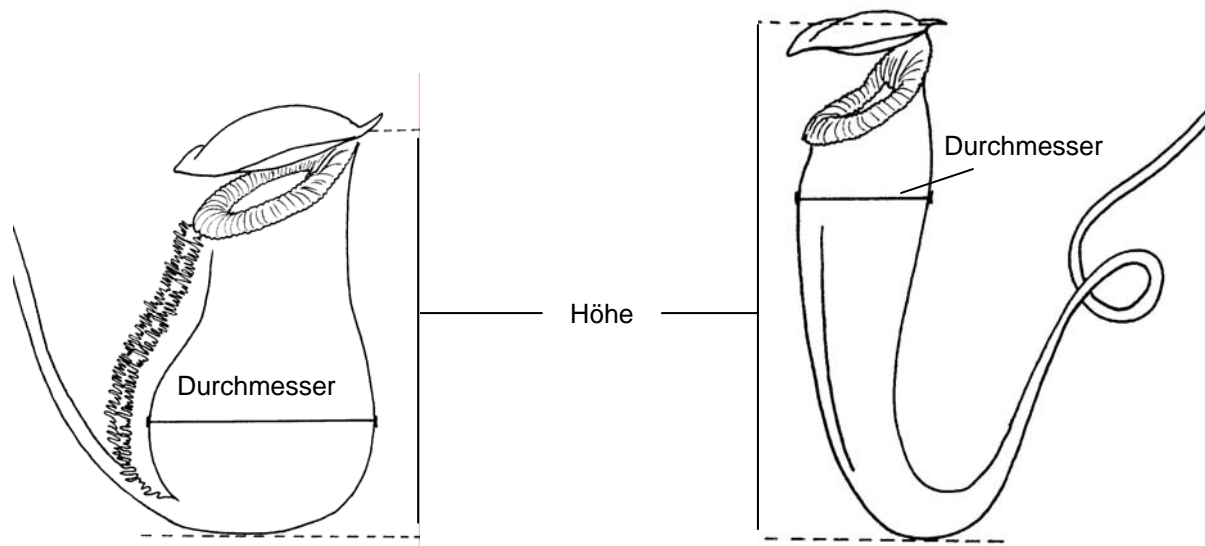


Abb. 7: links: B-Kanne, rechts: D-Kanne

Zusätzlich zu den Kannen wurden die blattförmigen Blattbasen der Kannenblätter ausgemessen. Die Länge wurde vom Ansatzpunkt an den Spross bis zum Übergang in den Blattstiel gemessen. Die Messung der Breite erfolgte an der breitesten Stelle in der Mitte der Blattbasis.

Es bestand ein deutlicher Unterschied im Verhältnis Blattbasis zu Kannengröße bei den Blättern der Neuaustriebe nach einem Feuer, im Vergleich zu den Blättern unbeschadeter junger Blätter gleicher Größe. Deshalb wurden an Standort 1 an der Südostküste 60 neuausgetriebene Blätter und 60 junge Blätter unbeschadeter Pflanzen ausgemessen. Gemessen wurde jeweils Länge und Breite der Blattbasen und Höhe und Durchmesser der Kannen. Die Messung erfolgte wie oben beschrieben.

---

### 3.4. Sammeln der Kanneninhalte zur Erfassung des Beutespektrums

Es wurden insgesamt 642 Kanneninhalte gesammelt. Die Inhalte beider Kannentypen und Untersuchungsgebiete wurden jeweils in getrennte Gefäße gefüllt.

Um die Pflanzen so wenig wie möglich zu schädigen, wurde der Kanneninhalt wenn möglich in einen Becher ausgeleert, über den zuvor ein Nylonstrumpf gespannt wurde. Auf diese Weise konnte die aufgefangene Flüssigkeit wieder in die Kanne zurück geschüttet werden. Die Beutetiere dagegen konnten mit Hilfe eines Spatels oder einer Pinzette aus dem Strumpf gesammelt werden. Dieses Verfahren war jedoch bei den D-Kannen nicht anwendbar, da sich ein Großteil der Beutetiere in der spitz zulaufenden, gebogenen Kannenbasis verfangen. Die oberen Kannenformen wurden deshalb mit einer Rasierklinge an einer Seite aufgeschnitten, wodurch die Kannenflüssigkeit durch den Schnitt ablaufen konnte. Daraufhin wurde die Kanne weiter geöffnet und die Beutetiere konnten, wiederum mit Hilfe eines Spatels oder einer Pinzette, direkt aus der Kanne entnommen werden.

Meist wurden die Inhalte mehrerer Kannen in Sammelbehälter gefüllt, wobei nach Standort und Kannenform getrennt wurde. Zusätzlich zu den Sammelgefäßen wurden insgesamt 80 Kanneninhalte einzeln gesammelt. Als Gefäße dienten hierfür Eppendorf Caps mit einem Volumen von 1,5 ml. In jedes Eppendorf Cap wurde der Inhalt einer Kanne gefüllt. Gesammelt wurden die Inhalte von 20 B-Kannen und 20 höheren Kannen an der Ostküste Madagaskars. Im Südosten des Landes wurden 20 Inhalte von Kannen gesammelt, welche von Spinnen bewohnt waren und zum Vergleich 20 Inhalte von Kannen ohne Spinnenbewohner (siehe 3.5. Erfassung der Kommensalen).

### 3.5. Erfassung der Kommensalen

Alle beobachteten Kommensalen wurden fotografiert. Nach Möglichkeit wurden von allen Vertretern bis zu 20 Exemplare gefangen und in 70 %igem Ethanol konserviert.

Eine Krabbenspinnenart lebt innerhalb der *Nepenthes*-Kannen und ist in der Lage, bei Gefahr in die Kannenflüssigkeit abzutauchen. Um herauszufinden, ob diese

Spinnen sich von den Beutetieren der *Nepenthes* ernähren, wurden 20 Inhalte von höheren Kannen gesammelt, welche von dieser Spinnenart bewohnt waren. Die Kannen wurden zunächst nummeriert und vermessen und ihre Kanneninhalte in einzelne Eppendorf Caps mit einem Volumen von 1,5 ml gefüllt. Zum Vergleich wurden 20 Kannen gesammelt, welche nicht von Spinnen bewohnt waren. Diese wurden ebenfalls nummeriert, vermessen und ihre Kanneninhalte in 20 Eppendorf Caps gefüllt. Gearbeitet wurde im Zusammenhang mit diesen Spinnen immer mit den D-Kannen, da diese Tiere in den B-Kannen nicht beobachtet werden konnten.

Um eine Aussage treffen zu können, wie groß der Anteil der Kannen ist, welche von diesen Spinnen bewohnt werden, wurden 30 *Nepenthes*-Pflanzen unterschiedlicher Größe zufällig ausgewählt. Zunächst wurden die Kannen dieser Pflanzen gezählt und danach in jede Kanne hinein gesehen. Da die Spinnen in der Regel an den Innenwänden der Kannen sitzen, ließen sie sich auf diese Weise gut zählen. Die Anzahl der Kannen und der Spinnen pro Pflanze wurde notiert. Zur Minimierung der tageszeitlichen und klimatischen Einflüsse, wurden diese Auszählungen zu drei unterschiedlichen Tageszeiten und Witterungsbedingungen durchgeführt.

Des Weiteren sollte herausgefunden werden, ob die Spinnen tatsächlich immer in derselben Kanne bleiben oder ob sie zwischen den Kannen wandern. Zu diesem Zwecke wurden 10 *Nepenthes*-Pflanzen ausgewählt, nummeriert und die Anzahl ihrer Kannen notiert. Diese Pflanzen wurden zu fünf verschiedenen Tageszeiten und bei unterschiedlichen Witterungsbedingungen auf Spinnen kontrolliert. Die Anzahl der Spinnen pro Pflanze wurde notiert. Die Kannen, welche eine Spinne enthielten, wurden jedes Mal markiert.

Wurden bei den Auszählungen der Spinnen pro Pflanze Spinnen einer anderen Art oder Spinnennetze gefunden, so wurde diese Information ebenfalls notiert.

### **3.6. Untersuchung auf eine mögliche Ameisensymbiose**

Zunächst wurden die Ameisen, welche sich an *Nepenthes*-Pflanzen aufhielten, beobachtet und fotografiert. Von sechs offensichtlich verschiedenen Arten wurden nach Möglichkeit 20 Vertreter gefangen und in 70 %igem Ethanol konserviert.

Um die Pflanzen auf möglicherweise gebildete Hohlräume zu überprüfen, welche den Ameisen als Behausung dienen könnten, wurden verschiedene Sprossabschnitte quer und längs geschnitten. Zusätzlich wurden an der Südostküste 15 und an der Ostküste acht *Nepenthes*-Pflanzen bis auf die Erde zurückgeschnitten, um einen Einblick in das Innere der *Nepenthes*-Büsche zu erlangen. Einige Vertreter der Ameisenkolonien, welche hierbei zum Vorschein kamen, wurden separat gesammelt und in Alkohol konserviert.

### **3.7. Bestimmung des gesammelten Materials**

#### **3.7.1. Bestimmung der Pflanzen**

Pflanzen der Begleitvegetation, die nicht auf Anrieb bestimmt werden konnten, bekamen zunächst provisorische Kürzel und wurden mit entsprechenden Namensschildern fotografiert.

Von allen Begleitpflanzen wurde ein Beleg gesammelt (nach Möglichkeit mit Blüte oder Frucht). Die Pflanzenbelege wurden zunächst mit Vertretern der einheimischen Bevölkerung durchgesprochen. Oftmals konnten diese bereits den Trivialnamen der Pflanze nennen. Danach wurden von den gesammelten Pflanzen Herbarbelege angefertigt.

Herr J. Rabenantoandro, der Leiter der Botanischen Abteilung der Minengesellschaft QIT Madagacsar Minerals (QMM) war so freundlich, Listen zur Verfügung zu stellen, welche die madagassischen Trivialnamen den entsprechenden wissenschaftlichen Namen gegenüberstellen. Mit Hilfe dieser Listen konnten bereits einige Pflanzen vorbestimmt werden.

Darüber hinaus war Herr F. Randriantafika so freundlich, die gesammelten Herbarbelege durchzusehen und größtenteils mit wissenschaftlichen Namen vorzubestimmen. Herr Randriantafika ist ebenfalls Botaniker der Minengesellschaft QMM.

Im Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza (PBZT) in Antananarivo wurden die Herbarbelege mit den Mitarbeitern des Department Flore besprochen. Mit ihrer Hilfe konnten die Pflanzen größtenteils mindestens auf Gattungsebene bestimmt werden.

Alle vorbestimmten Pflanzen wurden anschließend an Hand der Belege im Herbarium des PBZT überprüft und die Angaben nach Möglichkeit vervollständigt oder gegebenenfalls korrigiert. Die gesammelten Herbarbelege wurden im PBZT hinterlegt.

Zusätzlich wurden einige Bände der Flore de Madagascar et des Comores, sowie das Dictionnaire des noms malagaches de végétaux (BOITEAU 1999) zur Bestimmung verwendet.

### **3.7.2. Bestimmung der Beutetiere und Kommensalen**

Da die Kommensalen in separate Gefäßen aufbewahrt wurden und es sich um eine überschaubare Anzahl von Tieren handelte, konnten die Spinnen und Ameisen bereits auf Madagaskar durch Mitarbeiter des Department Faune des PBZT auf Familien-, bzw. Gattungsebene vorbestimmt werden. Im Falle der gesammelten Beutetiere war dies jedoch aus Zeitgründen nicht möglich.

Zur Bestimmung der Beutetiere wurden die gesammelten Exemplare zunächst am Binokular nach Tierordnungen auseinandersortiert. Die Ameisen wurden zusätzlich nach Morphospezies sortiert. Anschließend wurden die Individuen der verschiedenen Tiergruppen ebenfalls mit Hilfe des Binokulars gezählt, wobei beim Auszählen der sehr zahlreich vertretenen Ameisen (Formicidae) teilweise ein Raster zu Hilfe gezogen wurden. Durch das Raster brauchte nur ein Viertel, bzw. ein Zehntel der Tiere gezählt und das Ergebnis anschließend entsprechend aufmultipliziert werden. Die Ermittlung der Individuenzahl war dadurch erschwert, dass ein Teil der Tiere, in Folge der Zersetzungswirkung der Kannenflüssigkeit, in Einzelteile zerfallen war. Um zu vermeiden, dass ein Tier, welches in mehreren Teilen in der Probe enthalten ist entsprechend oft gezählt wird, wurden bei unvollständigen Tieren nur Köpfe gezählt. Nach dem Sortieren der Beutetiere blieb ein Rest undefinierbarer Chitinreste zurück. Diese Reste gingen nicht in die Auswertung mit ein.

In einer Probe, welche die Inhalte von 105 B-Kannen von der Südostküste Madagaskars enthielt, waren so viele Ameisenreste enthalten, dass es nicht möglich war, diese mit einem Raster zu zählen. Das Ergebnis hätte zu stark aufmultipliziert werden müssen und der Wert wäre nicht aussagekräftig gewesen. Diese Tiere wurden in einer Trockenkammer getrocknet und anschließend gewogen. Zusätzlich wurden 20 intakte Ameisen vergleichbarer Größe getrocknet und gewogen. Mit Hilfe dieser Ergebnisse war es möglich auszurechnen, wie viel eine Ameise dieser

Größenordnung wiegt und wie viele Tiere in etwa in der Probe enthalten waren. Diese Arbeiten erfolgten am Nees-Institut für Biodiversität der Pflanzen in Bonn.

Die sortierten Beutetiere wurden daraufhin zusammen mit den gesammelten Kommensalen, Ameisen, Fraßfeinden und Bestäubern an die entsprechenden Spezialisten im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK) weitergeleitet. Hierbei handelte es sich um folgende Ansprechpartner:

- Dr. K.-H. Lampe (Hymenoptera), besonders durch seine Mitarbeiter Dr. I. Bischoff (Apoidea) und P. Hita (Formicidae)
- Prof. Dr. M. Schmitt (Coleoptera)
- Dr. B. Sinclair (Diptera)
- Dr. B. Huber (Araneae)
- Dr. D. Stüning (Lepidoptera)
- Dr. K. Riede und Dr. S. Ingrisch (Orthoptera)
- Herr T. Wesener (Diplopoda)

Für einige Tierordnungen gab es keinen Ansprechpartner im ZFMK, deshalb wurden Spezialisten aus anderen Institutionen per e-Mail angeschrieben. Bei einer Zusage wurden ihnen die Tiere zugeschickt. Folgende Herren haben sich freundlicherweise bereit erklärt die entsprechenden Tiere zu bestimmen:

- Dr. Ch. Fischer, Freie Universität Berlin (Heteroptera)
- Dr. M. Maraun, Technische Universität Darmstadt (Acari)
- Herr R. Ehrmann, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe (Mantodea)
- Herr I. Fritzsche, Max Plank Institut in Plön (Blattodea)

Einige Beutetiere, welche nur sehr selten aus den *Nepenthes*-Kannen gesammelt wurden, und für die keine Ansprechpartner zur Verfügung standen, wurden meist nur auf Ordnungsebene bestimmt. Als Nachschlagewerke dienten hierbei die Werke von, DIPPENAAR-SCHOENMAN (1997), GOULET & HUBER (1993), STICHMANN (1996), Novak & SERVA (1983) STORCH & WELSCH (2004) und WESTHEIDE & RIEGER (1996).



## 4. Ergebnisse

### 4.1. Ergebnisse der Vegetationsaufnahmen

Die Vegetationszusammenstellung innerhalb der sechs Transektflächen ist sehr unterschiedlich. Allen gemeinsam ist das Vorkommen von *Nepenthes madagascariensis*, welche mit Moosen der Gattung *Sphagnum* vergesellschaftet ist. Die Moose konnten nur auf Gattungsebene bestimmt werden. RATSIRASON & SILANDER (1996) geben an, dass *N. madagascariensis* in Mandena auf Polstern von *Sphagnum magellanicum* wächst. Möglicherweise handelt es sich in den anderen beiden Untersuchungsgebieten um dieselbe Art. Die Familie der Cyperaceae ist auf allen Untersuchungsflächen sehr häufig vertreten. Auffällig ist, dass kosmopolitische Arten wie *Cyperus esculentus* und *Pteridium aquilinum* (Trivialname: Apanga) ebenfalls häufig vertreten sind. Daran wird deutlich, dass es sich bei allen Untersuchungsflächen um gestörte Gebiete handelt. Weitere Vertreter der Cyperaceae sind *Cyperus pseudovestitus* (Trivialname: Vendroana), *Fimbristylis longiculmis* (Trivialname: Forombato) und *Lepiromia mucronata* (Trivialname: Mahampy).

Die insgesamt sechs Vegetationsaufnahmen von verholzten Pflanzen ergeben folgende Liste mit 25 Arten aus 19 verschiedenen Familien. Bei den eingeklammerten Namen handelt es sich um die madagassischen Trivialnamen der Pflanze.

1. Aphloiaceae: *Aphloia theiformis* var. *dillirdes*
2. Arecaceae: *Dypsis scetiana* (Amboza, Fandramana)
3. Asclepiadaceae: *Secamone varia* (Hela)
4. Asteraceae: *Helichrysum leucocladum* (Akatafotsy, Fifiran´olomba)
5. *Vernoniopsis caudata* (Fitobiasiry)
6. Capparidaceae: *Crataeva excelsa* (Belataky)
7. Clusiaceae: *Psorospermum discolor* (Harongam\_paniky)
8. *Psorospermum spec.*
9. Cunoniaceae: *Weinmannia madagascariensis* (Laló)
10. Dilleniaceae: *Hibbertia coriacea* (Laló\_sisitsy, Akatafotsy)

- 
11. Ericaceae: *Erica floribunda* (Anjavidy)
  12. Erythroxylaceae: *Erythroxylum ferrugineum* (Fangora)
  13. *Erythroxylum spec.*
  14. Melastomataceae: *Tristemma virusanum* (Voatrotroky)
  15. Monimiaceae: *Tambourissa purpurea* (Ambora)
  16. Myrtaceae: *Eugenia emirnensis*
  17. *Eugenia spec.*
  18. Pandanaceae : *Pandanus spec. I* (Fandranabe)
  19. *Pandanus spec. II*
  20. Pteridiaceae: *Pteridium aquilinum* (Apanga)
  21. Rubiaceae: *Coptosperma spec.*
  22. *Schismatoclada verticillata* (Rotry)
  23. Ruscaceae: *Dracaena spec. cf. reflexa* (Falin'andro)
  24. Strelitziaceae: *Ravenala madagascariensis*
  25. Indet.

Eine Pflanze (Nr. 25) konnte nicht bestimmt werden. Es handelte sich um den Jungwuchs einer baumförmigen Angiosperme welche ausschließlich in dem Transekt auf Untersuchungsfläche 1 an der Ostküste vorkommt. Die Krautschicht, welche in den Transekten nicht berücksichtigt wurde, setzt sich größtenteils aus den Gattungen *Sphagnum* und *Lycopodium*, sowie den Familien Cyperaceae und Poaceae zusammen. An der Ostküste kommen zusätzlich Vertreter der Familie Eriocaulaceae vor.

Innerhalb der vier 20 m langen Transekte in Sainte Luce (Südostküste) setzt sich die Begleitvegetation aus 22 holzigen Pflanzenarten zusammen. Durchschnittlich sind in jedem Transekt der Südostküste neun bis zehn Pflanzenarten vertreten. Insgesamt wurden in Sainte Luce acht Pflanzen aufgenommen, welche sich in keinem der anderen Transekte wiederholen (*Dracaena spec. cf. reflexa*, *Erythroxylum ferrugineum*, *Dypsis scetiana*, *Aphloia theiformis*, *Secamone varia*, *Tambourissa purpurea*, *Psorospermum spec.* und *Eugenia emirnensis*).

*Pteridium aquilinum*, *Tristemma virusanum* und die Gattung *Pandanus* sind in Sainte Luce (Südostküste) nur auf einer der vier Untersuchungsflächen vertreten, kommen jedoch in dem Untersuchungsgebiet an der Ostküste ebenfalls vor.

Die Arten *Hibbertia coreacea*, *Weinmannia madagascariensis* und *Erica floribunda* kommen in jedem der vier Transekte in Sainte Luce vor. Einige Arten wie *Ravenala madagascariensis* und *Helichrysum leucocladum* kommen ebenfalls an allen Untersuchungsflächen vor, liegen jedoch nicht immer innerhalb des Transektes.

In Ankanin'ny Nofy (Ostküste) setzt sich die Begleitvegetation innerhalb der beiden 15 m langen Transekte aus je fünf verschiedenen Pflanzenarten zusammen. Die geringere Artenzahl als in Sainte Luce (Südostküste) erklärt sich zumindest teilweise durch die kürzeren Transektstrecken. Zudem enthalten beide Transektflächen an der Ostküste einen vegetationslosen Abschnitt. Durch den Transekt an Untersuchungsfläche 1 fließt ein Bach mit einer Breite von 1,50 m. Die aufgenommene Ufervegetation an Untersuchungsfläche 2 endete in einem 2,50 m breiten Sandstrand und schließlich in dem See Antsangira. Ca. 3 m der Transektfläche sind somit vegetationslos.

Die Arten *Ravenala madagascariensis*, *Hibbertia coriacea* und *Tristemma virusanum* kommen jeweils nur in einem der Transekte vor, sind jedoch an beiden Untersuchungsflächen vertreten.

Im Gegensatz zu Sainte Luce (Südostküste) kommen in keinem der beiden Transekte an der Ostküste die Arten *Weinmannia madagascariensis* und *Erica floribunda* vor. Erstere ist in dem Gebiet von Ankanin'ny Nofy tatsächlich nicht oder nur sehr selten vertreten. *Erica floribunda* dominiert an der Ostküste, ebenso wie in Sainte Luce, kleinere Heidelandschaften. Auch nahe des Uferbereichs des Sees Antsangira befindet sich ein *Erica*-Bestand. Er hat jedoch mit einer Fläche von ca. 100 m<sup>2</sup> wesentlich geringere Ausmaße, als die landschaftsbildenden *Erica*-Heiden in Sainte Luce (Südostküste).

Im folgenden Text wird genauer auf die einzelnen Transekte eingegangen. Die entsprechenden Abbildungen zeigen die Transektflächen in der Aufsicht. Die linke Abbildung zeigt jeweils die Gesamtvegetation, während in der mittleren *Nepenthes madagascariensis* farblich hervorgehoben ist. Die rechte Abbildung hebt *Erica floribunda*, *Hibbertia coriacea*, *Ravenala madagascariensis*, *Tristemma virusanum* und die Gattung *Pandanus* farblich hervor.

Untersuchungsfläche 1, Sainte Luce (Südostküste):

Aphloiaceae:	<i>Aphloia theiformis</i> var. <i>dillirdes</i>
Arecaceae:	<i>Dypsis scetiana</i> (Amboza, Fandramana)
Asclepiadaceae:	<i>Secamone varia</i> (Hela)
Asteraceae:	<i>Helichrysum leuocladum</i> (Akatafotsy, Fifiran´olomba) <i>Vernoniopsis caudata</i> (Fitobiasiry)
Clusiaceae:	<i>Psorospermum discolor</i> (Harongam_paniky)
Cunoniaceae:	<i>Weinmannia madagascariensis</i> (Laló)
Dilleniaceae:	<i>Hibbertia coriacea</i> (Laló_sisitsy, Akatafotsy)
Ericaceae:	<i>Erica floribunda</i> (Anjavidy)
Erythroxyllaceae:	<i>Erythroxyllum ferrugineum</i> (Fangora)
Rubiaceae:	<i>Coptosperma spec.</i>
Ruscaceae:	<i>Dracaena spec. cf. reflexa</i> (Falin´andro)

Der Transekt auf Untersuchungsfläche 1 ist mit 12 Arten der artenreichste (Abb. 8). Da er im Wald beginnt, wurden auf den ersten drei Metern vier Waldpflanzen aufgenommen, welche sich in keinem der anderen Transekte wiederholen. Hierbei handelt es sich um die Arten *Dracaena spec. cf. reflexa*, *Erythroxyllum ferrugineum*, *Dypsis scetiana* und *Aphloia theiformis*. Im weiteren Verlauf des Transektes kommt außerdem die Liane *Secamone varia* vor, welche ebenfalls nicht an einer der anderen Untersuchungsflächen vertreten ist.

Innerhalb des Waldes werden anthropogen verursachte Schäden in Form von Holzschlag deutlich. Das Feuer (24.-26.10.05), welches an Untersuchungsfläche 1 großen Schaden verursachte, konnte nicht auf den Wald übergreifen.

*Nepenthes madagascariensis* und *Hibbertia coriacea* sind auf der gesamten Fläche des Transektes vertreten, wobei erstere im oberen Bereich und zum unteren Ende des Transektes häufiger vorkommt. Insgesamt bedeckt *N. madagascariensis* eine Fläche von ca. 7,6 m<sup>2</sup>, was 38 % der Transektfläche entspricht. *Erica floribunda* kommt erst außerhalb des Waldrandes vor und nimmt im unteren Bereich des Transektes wieder ab. Sie ist somit im mittleren Bereich am häufigsten vertreten.

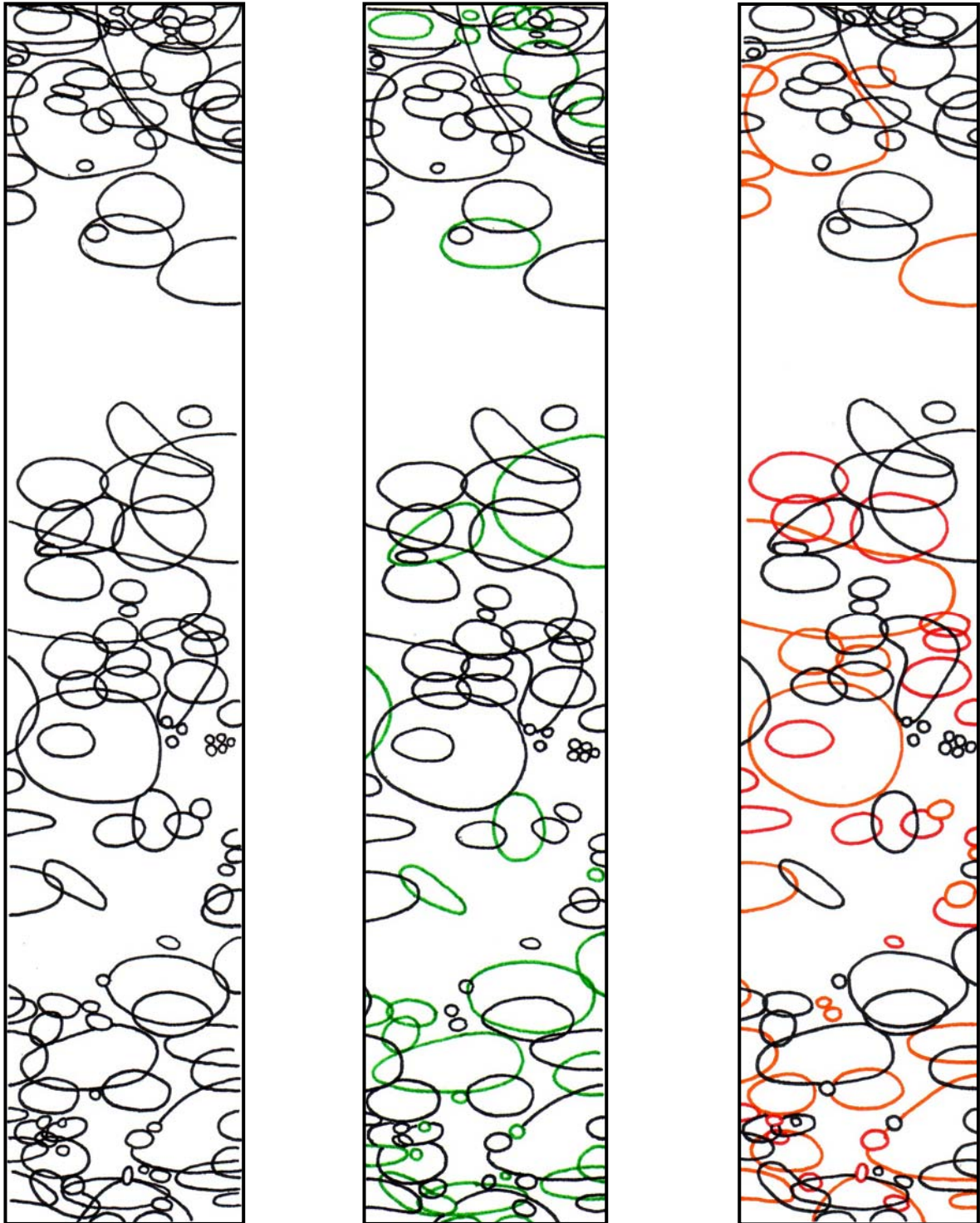


Abb. 8: Transekt an Untersuchungsfläche 1 in Sainte Luce (Südostküste), 2 x 20 m

- = *Nepenthes madagascariensis*
- = *Erica floribunda*
- = *Hibbertia coreatea*

---

Untersuchungsfläche 2, Sainte Luce (Südostküste):

1. Asteraceae: *Vernoniopsis caudata* (Fitobiasiry)
2. Capparidaceae: *Crataeva excelsa* (Belataky)
3. Cunoniaceae: *Weinmannia madagascariensis* (Laló)
4. Dilleniaceae: *Hibbertia coriacea* (Laló\_sisitsy, Akatafotsy)
5. Ericaceae: *Erica floribunda* (Anjavidy)
6. Myrtaceae: *Eugenia emirnensis*
7. Strelitziaceae: *Ravenala madagascariensis*

Der obere Bereich des Transektes an Untersuchungsfläche 2 liegt in unmittelbarer Nähe zu einem bereits stark degradierten Waldfragment (Abb. 9). In diesem Bereich sind *Eugenia emirnensis* und *Ravenala madagascariensis* vertreten, zusammen mit den ersten Vertretern von *Erica floribunda*. Letztere dominiert die gesamte Transektfläche. In mittleren Bereich der bearbeiteten Fläche treten vermehrt *Nepenthes madagascariensis* und *Hibbertia coriacea* auf, sowie einige kleinere Vertreter von *Vernoniopsis caudata* und *Crataeva excelsa*. Im unteren Bereich des Transektes nimmt die Anzahl dieser Arten wieder ab und die Vegetation geht in eine Heidelandschaft über, welche sich fast ausschließlich aus *E. floribunda* zusammensetzt. *Eugenia emirnensis* kommt in keinem der anderen Transekte vor.

*N. madagascariensis* bedeckt innerhalb der Transektfläche 3,5 m<sup>2</sup>, was 17,5 % der Gesamtfläche entspricht.

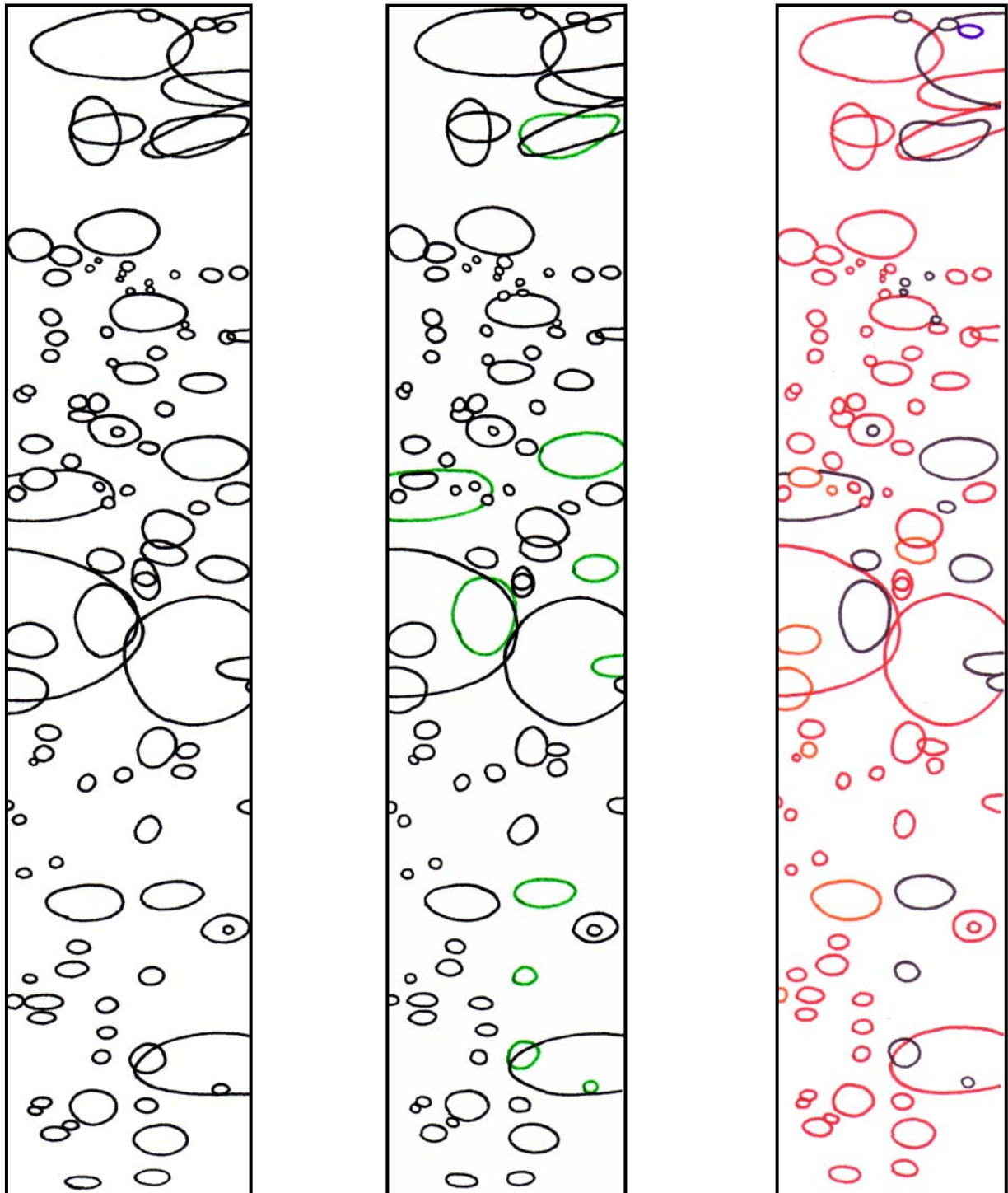


Abb. 9: Transekt an Untersuchungsfläche 2 in Sainte Luce (Südostküste), 2 x 20 m

- = *Nepenthes madagascariensis*
- = *Erica floribunda*
- = *Hibbertia coriacea*
- = *Ravenala madagascariensis*

Untersuchungsfläche 3, Sainte Luce (Südostküste):

Asteraceae:	<i>Helichrysum leucocladum</i> (Akatafotsy, Fifiran´olomba) <i>Vernoniopsis caudata</i> (Fitobiasiry)
Capparidaceae:	<i>Crataeva excelsa</i> (Belataky)
Cunoniaceae:	<i>Weinmannia madagascariensis</i> (Laló)
Dilleniaceae:	<i>Hibbertia coriacea</i> (Laló_sisitsy, Akatafotsy)
Ericaceae:	<i>Erica floribunda</i> (Anjavidy)
Melastomataceae:	<i>Tristemma virusanum</i> (Voatrotroky)
Monimiaceae:	<i>Tamboursissa purpurea</i> (Ambora)
Pteridiaceae:	<i>Pteridium aquilinum</i> (Apanga)
Rubiaceae:	<i>Schismatoclada verticillata</i> (Rotry)
Strelitziaceae:	<i>Ravenala madagascariensis</i>

Der Transekt an Untersuchungsfläche 3 stellt den Übergang einer Heidelandschaft zu einem Küstensumpf dar (Abb. 10.). Der obere Bereich wird von *Erica floribunda* und *Pteridium aquilinum* dominiert. Die gestrichelte Linie stellt die Grenze des *Sphagnum*-Polsters dar, welches den untern Bereich der Transektfläche vollständig bedeckt. Mit dem Beginn des Moospolsters ändert sich die Vegetationszusammenstellung. Gleichzeitig mit der äußeren Grenze der Gattung *Sphagnum* tritt auch *Nepenthes madagascariensis* sehr häufig auf, wobei ihre Häufigkeit im unteren Bereich des Transektes wieder abnimmt. Insgesamt bedeckt sie 6,8 m<sup>2</sup>, was 34 % der Transektfläche entspricht. Auch *Hibbertia coriacea* und *Ravenala madagascariensis* sind in diesem Teil des Transektes vertreten. *E. floribunda* kommt im Bereich des *Sphagnum*-Polsters nicht vor.

Dieser Transekt unterscheidet sich von denen der anderen Untersuchungsflächen in Sainte Luce (Südostküste) durch das Vorkommen von *Tristemma virusanum* und *Pteridium aquilinum*. Beide sind innerhalb der Transektflächen in Ankanin´ny Nofy (Ostküste) ebenfalls vertreten sind. *Tambourissa purpurea* wurde ausschließlich in diesem Transekt aufgenommen.



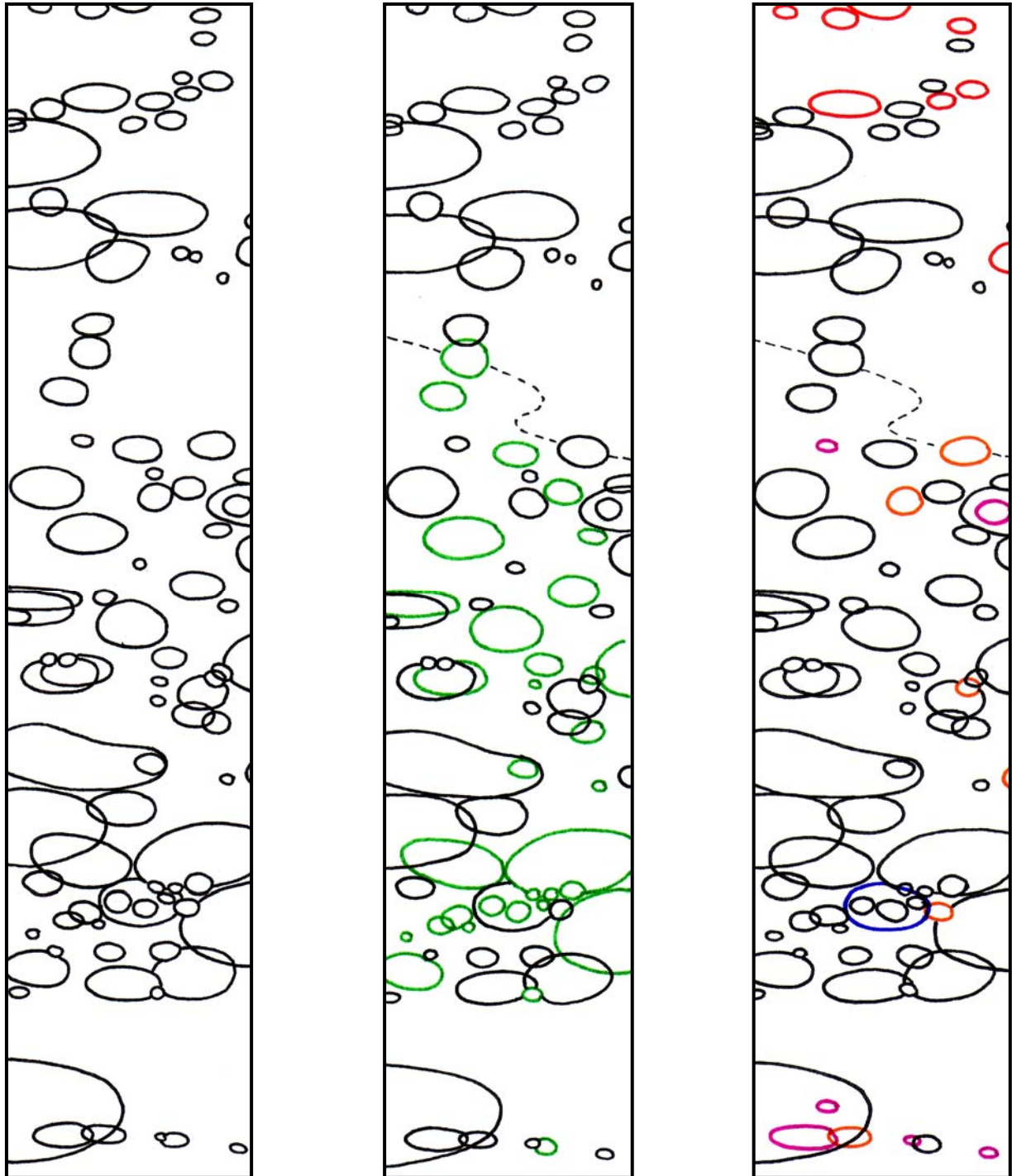


Abb. 10: Transekt an Untersuchungsfläche 3 in Sainte Luce (Südostküste), 2 x 20 m

- = *Nepenthes madagascariensis*
- = *Erica floribunda*
- = *Hibbertia coriacea*
- = *Ravenala madagascariensis*
- = *Tristemma virusanum*
- = Grenze des *Sphagnum*-Polsters

Untersuchungsfläche 4, Sainte Luce (Südostküste):

Clusiaceae:	<i>Psorospermum discolor</i> (Harongam_paniky) <i>Psorospermum spec.</i>
Cunoniaceae:	<i>Weinmannia madagascariensis</i> (Laló)
Dilleniaceae:	<i>Hibbertia coriacea</i> (Laló_sisitsy, Akatafotsy)
Ericaceae:	<i>Erica floribunda</i> (Anjavidy)
Pandanaceae :	<i>Pandanus spec.</i> (Fandranabe)
Rubiaceae:	<i>Coptosperma spec.</i> <i>Schismatoclada verticillata</i> (Rotry)
Strelitziaceae:	<i>Ravenala madagascariensis</i>

Der Transekt an Untersuchungsfläche 4 zeigt den Übergang von einem Küstensumpf zu einer Heidelandschaft. Der obere Bereich des Transektes stellt den äußeren Rand des Küstensumpfes dar, welcher von *Ravenala madagascariensis* dominiert wird (Abb. 11). Auch die Gattung *Pandanus* ist in diesem Bereich vertreten. Im weiteren Verlauf des Transektes folgt zunächst eine Übergangsvegetation, in der *Nepenthes madagascariensis* und *Hibbertia coriacea* häufig vertreten sind. Erstere bedeckt eine Fläche von ca. 5,6 m<sup>2</sup>, was 28 % der Transektfläche entspricht.

Neben diesen Arten kommen die ersten Vertreter von *Erica floribunda* vor. Im unteren Bereich des Transektes geht die Übergangsvegetation in eine artenarme Heidelandschaft über, welche von *Erica floribunda* dominiert wird.

*Psorospermum spec.* und die Gattung *Pandanus* kommen auf den anderen drei Transektflächen der Südostküste nicht vor. Letztere tritt jedoch an der Ostküste wieder auf.

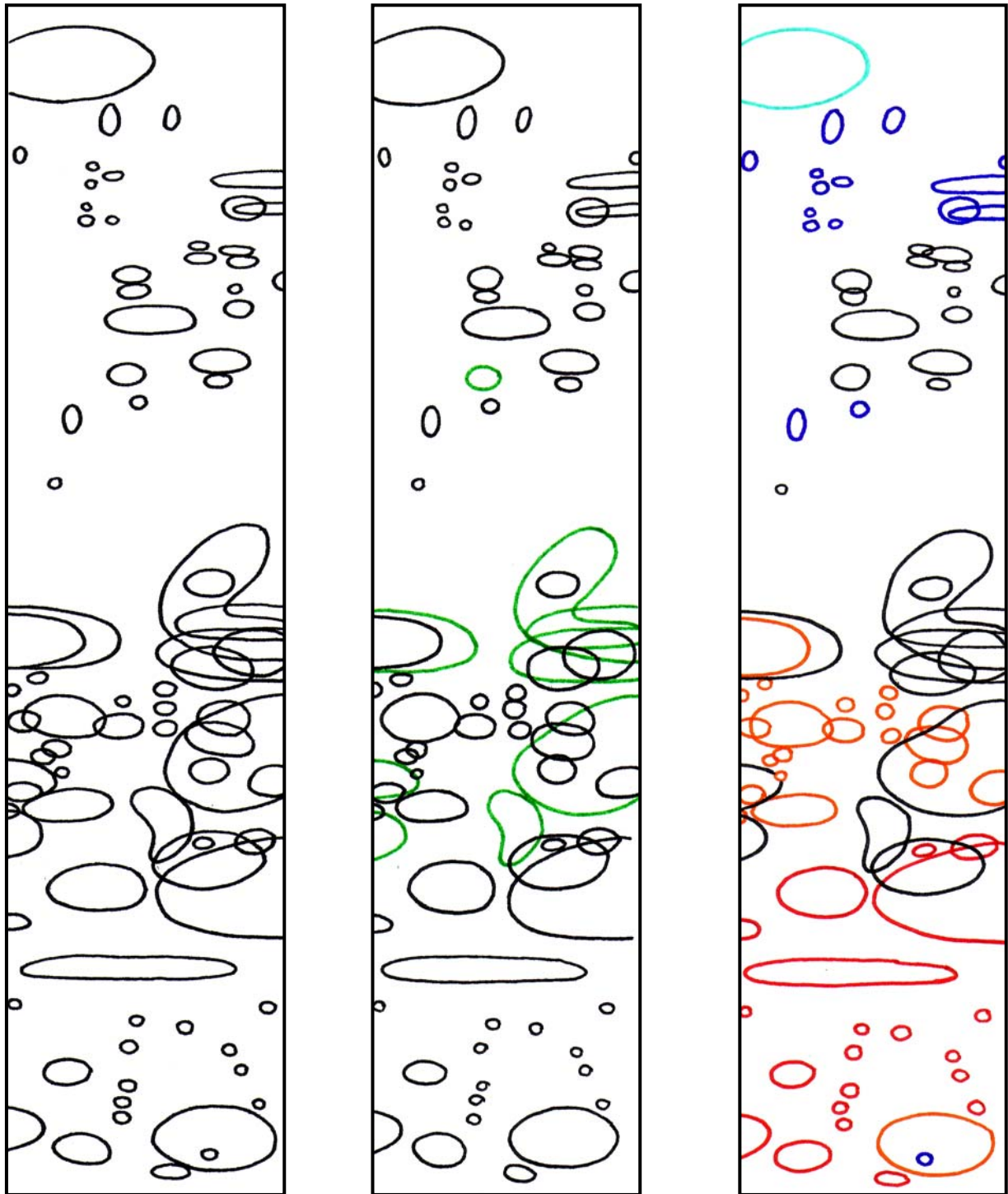


Abb. 11: Transekt an Untersuchungsfläche 4 in Sainte Luce (Südostküste), 2 x 20 m

- = *Nepenthes madagascariensis*
- = *Erica floribunda*
- = *Hibbertia coriacea*
- = *Ravenala madagascariensis*
- = *Pandanus spec.*

---

Untersuchungsfläche 1, Ankanin'ny Nofy (Ostküste):

Melastomataceae: *Tristemma virusanum*

Pandanaceae: *Pandanus spec. I* (Fandranabe)

*Pandanus spec. II*

Strelitiaceae: *Ravenala madagascariensis*

Indet.

Der Transekt auf Untersuchungsfläche 1 an der Ostküste Madagaskars stellt den Uferbereich zu beiden Seiten eines ca. 1,50 m breiten Baches dar. Diese Untersuchungsfläche liegt innerhalb des Reserve d'Ankanin'ny Nofy. Dennoch war sichtbar, dass dieses Gelände zeitweise als Weidefläche für Zebu-Rinder dient. Dieser Transekt unterscheidet sich von den anderen durch das vermehrte Vorkommen von *Tristemma virusanum*, dem Jungwuchs der Gattung *Pandanus* und dem einer weiteren Pflanzenart, welche nicht bestimmt werden konnte.

*Nepenthes madagascariensis* ist innerhalb dieser Transektfläche durch sechs Pflanzen vertreten. Sie bedeckt mit ca. 1,4 m<sup>2</sup> nur 9,5 % der Transektfläche.

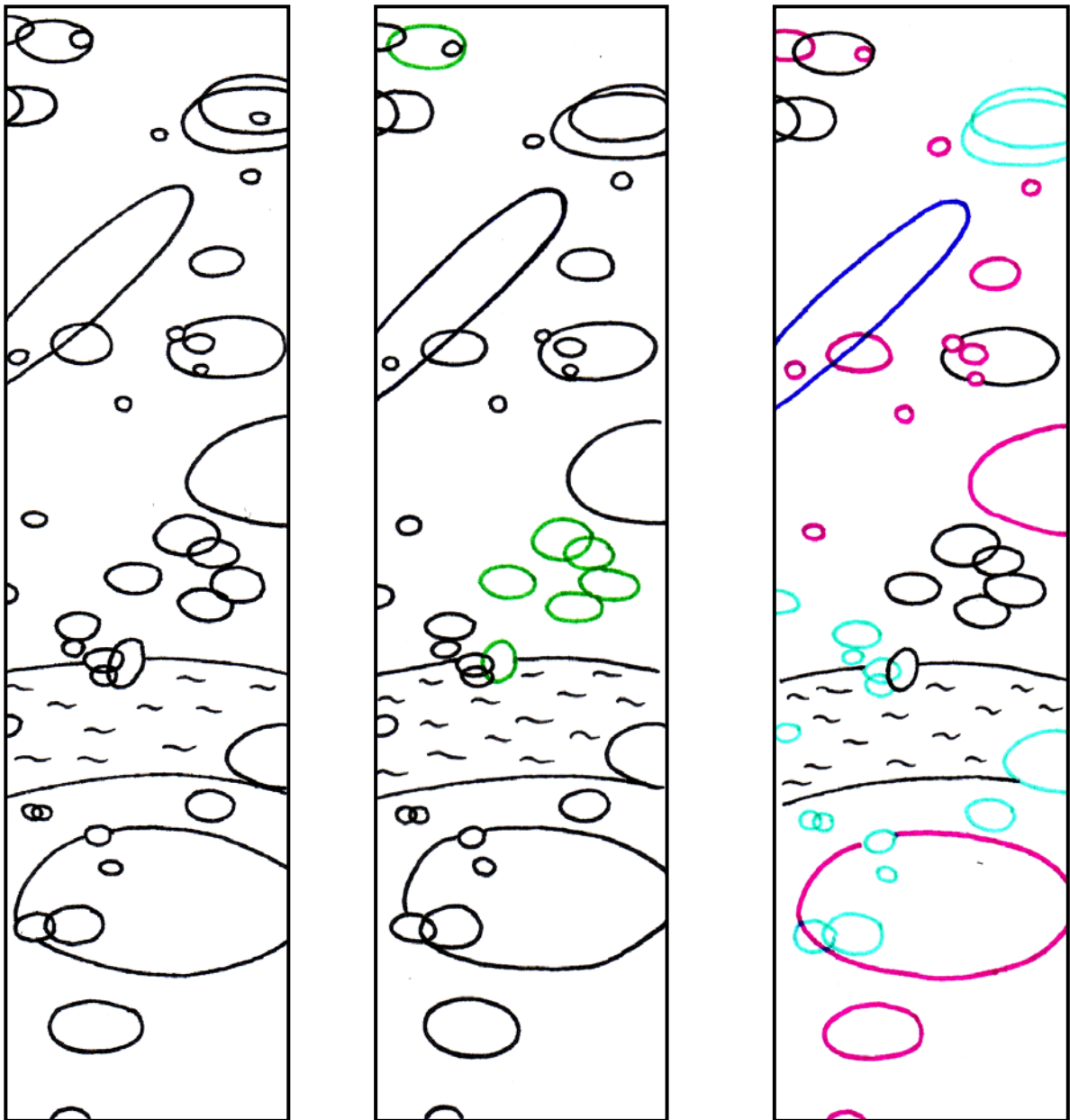


Abb. 12: Transekt an Untersuchungsfläche 1 in Ankanin'ny Nofy (Ostküste), 2 x 15 m

- = *Nepenthes madagascariensis*
- = *Ravenala madagascariensis*
- = *Pandanus spec.*
- = *Tristemma virusanum*

---

Untersuchungsfläche 2, Ankanin'ny Nofy (Ostküste)

Erythroxylaceae: *Erythroxylum spec.*

Dilleniaceae: *Hibbertia coriacea*

Myrtaceae: *Eugenia spec.*

Pandanaceae : *Pandanus spec.*

Pteridiaceae : *Pteridium aquilinum*

Untersuchungsfläche 2 an der Ostküste liegt am Ufer des Sees Antsangira. Der Transekt führt durch einen *Nepenthes*-Bestand, welcher nahezu die gesamte Uferzone säumt. Die Transektfläche wird, wie ein Großteil der Ufervegetation, von *Nepenthes madagascariensis* dominiert. Innerhalb des Transektes bedeckt sie eine Fläche von 10,9 m<sup>2</sup>, was 73 % der Transektfläche entspricht.

Zwischen der Ufervegetation und dem See liegt im unteren Bereich des Transektes ein ca. 2,5 m breiter, vegetationsloser Sandstrand. Im Februar 2006 (ca. 4 Monate nach der Transektaufnahme) war diese Fläche durch einen Anstieg des Seespiegels überflutet. An dieser Untersuchungsfläche kommen im krautigen Unterwuchs die beiden ebenfalls karnivoren Arten *Utricularia livida* und *U. subulata* hinzu.

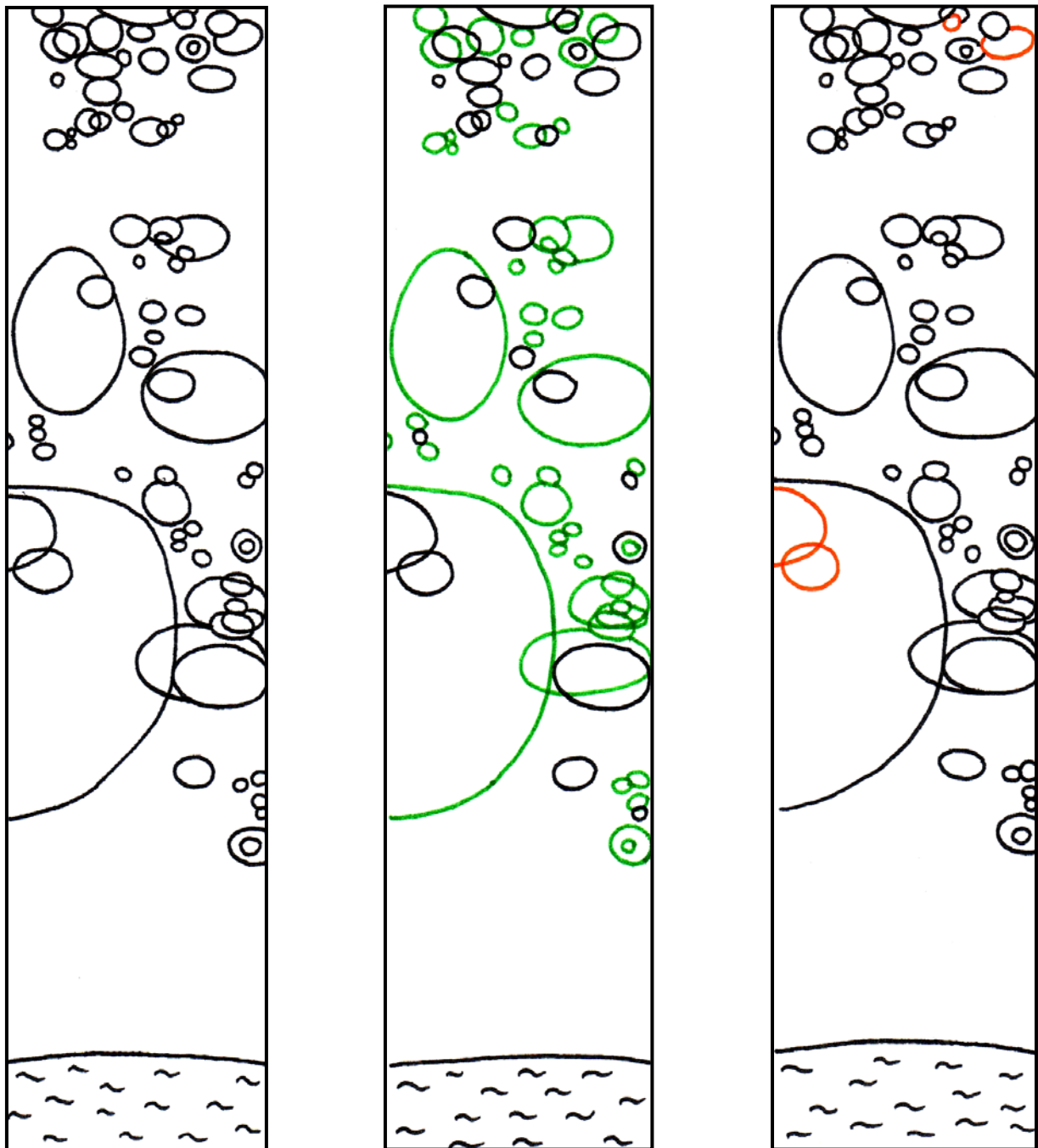


Abb. 13: Transekt an Untersuchungsfläche 2 in Ankanin'ny Nofy (Ostküste), 2 x 15 m

○ = *Nepenthes madagascariensis*

○ = *Hibbertia coriacea*

## 4.2. Auswirkungen von Feuern

Am stärksten von einem Feuer betroffen waren die Gebiete, welche von *Erica floribunda* dominiert wurden. An vollständig verbrannten *Erica*-Pflanzen wurde während des gesamten Aufenthaltes in der Provinz Sainte Luce kein Neuaustrieb sichtbar. An diesen Untersuchungsflächen kam der weiße Quarzsanduntergrund deutlich zum Vorschein und von den holzigen Pflanzen waren meist nur schwarz verkohlte Sprossabschnitte übrig. Der krautige Unterwuchs, sowie die *Sphagnum*-Polster auf denen die *Nepenthes* wuchsen, waren nicht mehr vorhanden.

Die Übergangsvegetation zu den Küstensümpfen war ähnlich stark geschädigt. Teilweise waren hier noch verkohlte Blätter an den Pflanzen erhalten, wodurch sie sich besser voneinander unterscheiden ließen. Auch an einigen weniger stark vom Feuer betroffenen *Nepenthes*-Pflanzen waren die Kannenblätter erhalten. Sie waren jedoch vollständig vertrocknet und hatten an der Oberfläche Blasen geworfen. In den vom Feuer betroffenen *Nepenthes*-Kannen schien die Kannenflüssigkeit gekocht zu haben, denn die teilweise erhaltenen Beutetiere befanden sich nahe der Öffnung der Kannen. Kannenflüssigkeit war nicht mehr vorhanden.



Abb. 14: Gut erhaltenes Beutetier in einer verbrannten Kanne von *Nepenthes madagascariensis*

An einigen Stellen war noch etwas vom Unterwuchs erhalten. Hier wurde deutlich, dass das Feuer im näheren Umfeld von Büschen wesentlich stärker gebrannt haben muss, denn um die Gebüsche herum waren die Unterwuchspflanzen stärker vom Feuer betroffen als in den Zwischenräumen.

Innerhalb der Sümpfe richteten die Feuer nur einen oberflächlichen Schaden an. Die Oberfläche des *Sphagnum*-Polsters färbte sich braun, darunter schien es jedoch intakt zu sein. Nach wie vor enthielt der Untergrund viel Wasser. Die verschiedenen



Cyperaceen verbrannten oberflächlich, trieben jedoch schnell wieder aus. Große Pflanzen wie *Ravenala*, *Typhonodorum* und *Pandanus* zeigten deutliche Spuren des Feuers, bildeten jedoch ebenfalls sehr schnell neue Blätter.



Abb. 15: Ausschnitt von Untersuchungsfläche 4 in Sainte Luce (Südostküste)

Die meisten von dem Feuer betroffenen *Nepenthes*-Pflanzen sahen zunächst vollkommen abgestorben aus. Das Wurzelwerk der Pflanzen war nur sehr schwach ausgebildet und es waren keinerlei Überdauerungsorgane vorhanden. Dennoch hatten nach ein bis zwei Wochen bereits über 70 % der Pflanzen Neuaustriebe von wenigen mm Größe gebildet. Drei Monate nach dem Feuer waren über 90 % der untersuchten *Nepenthes*-Pflanzen entweder neu austreibend oder von dem Feuer nicht oder nur teilweise beschädigt. Unter den vollständig verbrannten *Nepenthes*-Pflanzen gab es einige besser erhaltene Exemplare, an denen die Blätter noch vorhanden waren. Diese Pflanzen trieben oftmals auch in den Blattachseln neu aus. Somit müssen auch die oberen Sprossabschnitte dieser Pflanzen noch lebendig gewesen sein. Bei den schwarz verkohlten Pflanzen entsprangen die Neuaustriebe meist an der Basis der Pflanze. Die quer und längs geschnittenen Sprossabschnitte waren im Inneren abgestorben.

Die Neuaustriebe bestanden aus einer Blattrosette von bis zu 14,5 cm Länge (im Januar 2006). In diesem Stadium bildeten die Blätter keinen Blattstiel aus, die Kanne saß somit direkt an der Blattbasis und war zum Teil mit dieser verschmolzen.



Abb. 16: Die selbe *Nepenthes*-Pflanze, rechts: im November 2005, drei Wochen nach dem Feuer, links im Januar 2006

Die Transekte auf den Untersuchungsflächen 1,2 und 4 in Sainte Luce (Ostküste) wurden ebenfalls durch das Feuer (24.10 – 26.10.05) teilweise beschädigt. Die betroffenen *Nepenthes* zeigten nach drei Monaten alle Neuaustriebe. *Ravenala madagascariensis* und *Pandanus spec.* an Untersuchungsfläche 4 bildeten ebenfalls neue Blätter aus. Da sie weiter im Sumpf standen, waren sie von dem Feuer nicht so stark betroffen, was an der besser erhaltenen Krautschicht deutlich wird. Die verbrannten *Hibbertia coriacea* trieben zu 85 % wieder aus, *Erica floribunda* jedoch nur zu 0,1 %.

#### 4.2.1. Sainte Luce (Südostküste)

Die an den Untersuchungsflächen 1 und 4 aufgenommenen Flächen enthielten insgesamt 165 *Nepenthes*-Pflanzen. Sehr viele der verbrannten Pflanzen wiesen bereits zu Beginn der Untersuchung im November 2005 Neuaustriebe auf.

An Untersuchungsfläche 1 wurden 115 Pflanzen aufgenommen, von denen 14 % gar nicht oder nur teilweise durch das Feuer geschädigt wurden. Von den 99 verbrannten Pflanzen waren im November bereits 71 % wieder ausgetrieben. Einige dieser Pflanzen konnten im Dezember und Januar trotz genauer Koordinaten und Zeichnung nicht wiedergefunden werden. Es handelte sich jedoch ausschließlich um Pflanzen, welche bereits im November neuausgetrieben waren. Somit müssen die

sieben „verlorenen“ Pflanzen zu den verbrannten Pflanzen mit Neuaustrieben gezählt werden. Dadurch beläuft sich die Anzahl der neuaustreibenden Pflanzen im Januar 2006 auf 81 %. Nur 6 der 115 *Nepenthes*-Pflanzen waren auch zu diesem Zeitpunkt ohne Neuaustrieb.

	28. November 2005		21. Dezember 2005		20. Januar 2006	
	Anzahl <i>Nepenthes</i>	Anzahl in %	Anzahl <i>Nepenthes</i>	Anzahl in %	Anzahl <i>Nepenthes</i>	Anzahl in %
<b>verbrannt ohne Neuaustrieb</b>	17	15 %	6	5 %	6	5 %
<b>verbrannt mit Neuaustrieb</b>	82	71 %	90	78 %	86	75 %
<b>Nicht wiedergefunden</b>			3	3 %	7	6 %
<b>teilweise verbrannt, weiterwachsend</b>	8	7 %	8	7 %	8	7 %
<b>unbeschädigt</b>	8	7 %	8	7 %	8	7 %

Tab. 1: Untersuchungsfläche 1 Sainte Luce (Südostküste), insgesamt 115 *Nepenthes*-Pflanzen

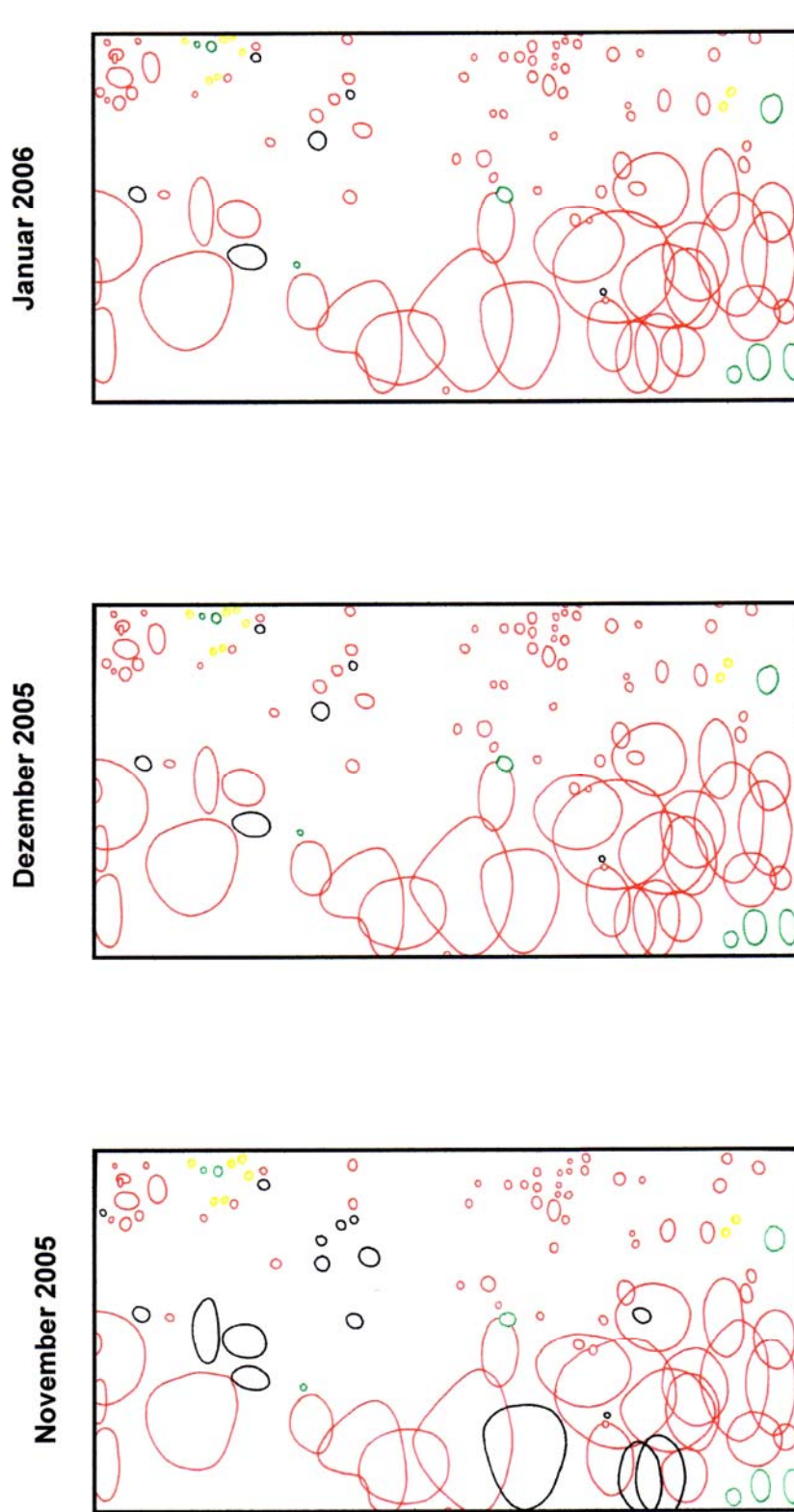


Abb. 17: Verbrannte Fläche an Standort 1, Sainte Luce (Südostküste): Die Kreise stellen die *Nephentes*-Pflanzen aus der Vogelperspektive dar

- = verbrannt ohne Neuaustrieb
- = verbrannt mit Neuaustrieb
- = teilweise verbrannt, weiterwachsend
- = unbeschadet

An Untersuchungsfläche 4 enthielt die aufgenommene Fläche 50 *Nepenthes*-Pflanzen. Unter diesen Pflanzen gab es keine, welche von dem Feuer nur teilweise beschädigt wurde. 6 % der Pflanzen überstanden das Feuer unbeschadet und zu Beginn der Untersuchung waren bereits 78 % der verbrannten Pflanzen neu austreibend. Die verbleibenden 16 % der verbrannten Pflanzen ohne Neuaustrieb bildeten bis zum Januar 2006 ebenfalls junge Triebe aus. Somit hatten 100 % der Pflanzen überlebt.

	29. November 2005		22. Dezember 2005		20. Januar 2006	
	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl	Anzahl
	<i>Nepenthes</i>	in %	<i>Nepenthes</i>	in %	<i>Nepenthes</i>	in %
<b>verbrannt ohne Neuaustrieb</b>	8	16 %	2	4 %	0	0 %
<b>verbrannt mit Neuaustrieb</b>	39	78 %	45	90 %	47	94 %
<b>teilweise verbrannt, weiterwachsend</b>	0	0 %	0	0 %	0	0 %
<b>unbeschädigt</b>	3	6 %	3	6 %	3	6 %

Tab. 2: Untersuchungsfläche 4 Sainte Luce (Südostküste), insgesamt 50 *Nepenthes*-Pflanzen



Abb. 18: Verbrannte Fläche an Standort 4, Sainte Luce (Südostküste): Die Kreise stellen die *Nephenthes*-Pflanzen aus der Vogelperspektive dar

- = verbrannt ohne Neuaustrieb
- = verbrannt mit Neuaustrieb
- = teilweise verbrannt, weiterwachsend
- = unbeschadet

#### 4.2.2. Mandena (Südostküste)

In Mandena enthielt die aufgenommene Fläche 109 *Nepenthes*-Pflanzen. Fünf der Pflanzen überstanden das Feuer unbeschadet und eine Pflanze wurde nur teilweise beschädigt. Im Januar 2006, ca. 2 Monate nach dem Feuer waren 85,3 % der verbrannten Pflanzen neuaustreibend. Zehn *Nepenthes*-Pflanzen zeigten keinerlei Anzeichen auf Neuaustriebe

	<b>Anzahl <i>Nepenthes</i>- Pflanzen</b>	<b>Anzahl der Pflanzen in %</b>
<b>verbrannt ohne Neuaustrieb</b>	10	9,2 %
<b>verbrannt mit Neuaustrieb</b>	93	85,3 %
<b>teilweise verbrannt, weiterwachsend</b>	1	0,9 %
<b>Unbeschädigt</b>	5	4,6 %
<b>gesamt</b>	109	100 %

Tab. 3: Mandena (Südostküste), 18. Januar 2006 Insgesamt 109 *Nepenthes*-Pflanzen

Januar 2006

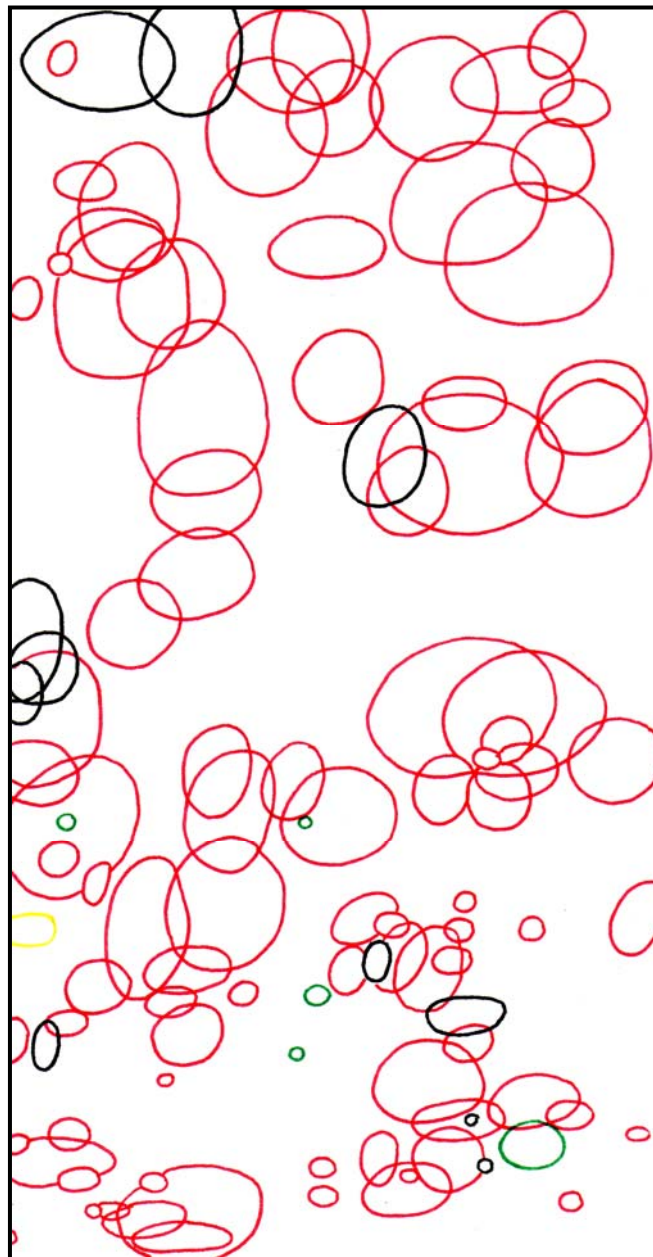


Abb. 19: Verbrannte Fläche (10 x 20 m) in Mandena (Südostküste), die Kreise stellen *Nepenthes*-Pflanzen in der Aufsicht dar

- = verbrannt ohne Neuaustrieb
- = verbrannt mit Neuaustrieb
- = teilweise verbrannt, weiterwachsend
- = unbeschadet



Der Vergleich der Größenverhältnisse von Blattbasis zu Kanne an neu austreibenden Pflanzen und an Jungpflanzen vergleichbarer Größe, ergab, dass die Blattbasen der neu austreibenden Blätter überdurchschnittlich groß, bzw. die Kannen überdurchschnittlich klein waren. Bei allen 120 ausgemessenen Blättern von jungen und neu austreibenden Pflanzen, betrug die Größe der Blattbasis durchschnittlich 3,5 cm Länge x 1,2 cm Breite.

Die Blätter der Jungpflanzen waren bereits in Blattbasis, Blattstiel und Kanne unterteilt. Alle ausgemessenen Jungpflanzen befanden sich in dem Blattrosettenstadium und hatten ausschließlich Bodenkannen ausgebildet. Die Blätter wiesen eine typische Färbung mit grüner Blattbasis und meist rötlich, seltener hellgrün gefärbter Kanne auf. Alle Abschnitte der Jungpflanzenblätter waren überaus stabil, wie es auch für ältere *Nepenthes*-Pflanzen typisch ist.

Die Blätter der neu austreibenden, verbrannten Pflanzen waren nur in Blattbasis und Kanne gegliedert. Bei den ausgebildeten Kannen handelte es sich ebenfalls um Bodenkannen, da sie eine Flügelleiste aufwiesen und sich der Blattbasis zuwendeten. Alle Abschnitte der neu austreibenden Blätter waren grün gefärbt und ungewöhnlich fragil. Viele dieser Blätter waren angefressen (siehe Kapitel 4.7.2. Fraßfeinde).



Abb. 20: Kannenblätter von *Nepenthes madagascariensis*, links: Jungpflanze, rechts: Neuaustrieb

Bei gleicher Blattbasisgröße wiesen die Kannen der Jungpflanzen durchschnittlich eine Länge von 2,3 cm und eine Breite von 1 cm auf, während die Kannen der nachwachsenden Pflanzen durchschnittlich eine Länge von 0,31 cm und eine Breite von 0,14 cm hatten. Die Kannengrößen von Jungpflanzen und Neuaustrieben stehen demnach annähernd in einem Verhältnis von 10 : 1.

### 4.3. *Nepenthes*-Kannen

#### 4.3.1. UV-Musterung

Die UV-Aufnahmen zeigen, dass die Kannen von *Nepenthes madagascariensis* eine UV-Musterung aufweisen. Während die Außenseite der Kannen UV-Licht absorbieren, sind die Kanneninnenwände im Bereich der Gleitzzone reflektierend. Das Peristom absorbiert UV-Licht ebenfalls, weist jedoch einen UV-Glanz auf.



Abb. 21 : oben: B-Kanne, links: Normalaufnahme, rechts: Aufnahme im UV  
unten: D.Kanne, links: Normalaufnahme, rechts: Aufnahme im UV

Die rotgefärbten B-Kannen wirken auf einem Schwarz-Weiß-Bild auch in dem für Menschen sichtbaren Lichtspektrum dunkel. Sie unterscheiden sich von der UV-Aufnahme vor allem im Bereich des Peristoms. Während die B-Kanne auf der Normalaufnahme gut zu erkennen ist, hebt sie sich auf der UV-Aufnahme kaum vom

Hintergrund ab. Die Kanneninnenwand im Bereich der Öffnung hebt sich dagegen sehr deutlich hervor. Bei den gelb-grün gefärbten D-Kannen ist der Unterschied zwischen den beiden Aufnahmen noch größer. Für das menschliche Auge heben sich die Kannen durch ihre helle Färbung klar von der Umgebung ab. Da sie UV-Licht absorbieren wirken sie in diesem Lichtbereich fast schwarz und sind dadurch sehr unauffällig. Einzige UV-reflektierende Kanneninnenseite ist gut sichtbar.

Die Blüten scheinen vollständig UV-absorbierend zu sein, was jedoch auf die mangelnde Schärfe der Fotos zurückzuführen sein kann. Die männlichen Blüten scheinen das UV-Licht im Bereich der verwachsenen Filamente leicht zu reflektieren. Die übrigen Abschnitte der *Nepenthes*-Pflanze absorbieren UV-Licht, wobei die Blattbasen einen UV-Glanz aufweisen.



Abb. 22: oben: Weibliche Blüten, links: Normalaufnahme, rechts: Aufnahme im UV  
unten: Männliche Blüten, links: Normalaufnahme, rechts: Aufnahme im UV

#### 4.3.2. Kannengrößen

An allen Untersuchungsflächen sind die D-Kannen durchschnittlich höher als die B-Kannen. An der Südostküste weisen sie zusätzlich einen größeren Durchmesser auf, während an der Ostküste der Durchmesser der B-Kannen größer ist.

Es konnte ein Zusammenhang zwischen den Standortbedingungen und den Größen der *Nepenthes*-Kannen festgestellt werden. Die Untersuchungsflächen 1 und 3, 5 sind sich sehr ähnlich. Alle drei Untersuchungsflächen zeichnen sich durch eine dichte Vegetation und reichlich Wasserreserven aus. An der Südküste liegen die Wasserreserven in Form eines Küstensumpfes vor, während Untersuchungsfläche 5 an der Ostküste im Uferbereich eines Sees liegt. Auch die Untersuchungsflächen 2, 4 und 6 gleichen sich. Bei diesen drei Gebieten handelt es sich um Quarzsandflächen mit vereinzelt *Sphagnum*-Polstern, auf welchen *Nepenthes* und andere Pflanzen wachsen. An der Südküste wächst *Erica floribunda* in den Zwischenräumen der Moospolster. Neben den *Sphagnum*-Polstern stehen keinerlei Wasserreserven zur Verfügung. An Untersuchungsfläche 2 an der Ostküste sind die Zwischenräume der Moospolster mit Ausnahme der ebenfalls karnivoren Gattungen *Utricularia* und *Drosera* nahezu vegetationslos. Auch dieses Gebiet befindet sich im Uferbereich eines Sees und kann zur Regenzeit zumindest einige cm überflutet werden. Zur Trockenzeit fällt die Untersuchungsfläche trocken.

Untersuchungsfläche	Kannentyp	Höhe (cm)	Durchmesser (cm)
<b>Untersuchungsfläche 1</b>	B-Kannen	8,9	2,5
	Sainte Luce	D-Kannen	15,2
<b>Untersuchungsfläche 2</b>	B-Kannen	7,0	1,9
	Sainte Luce	D-Kannen	9,3
<b>Untersuchungsfläche 3</b>	B-Kannen	9,2	2,7
	Sainte Luce	D-Kannen	14,8
<b>Untersuchungsfläche 4</b>	B-Kannen	5,7	1,9
	Sainte Luce	D-Kannen	9,1
<b>Untersuchungsfläche 5</b>	B-Kannen	11,5	5,2
	Ankanin'ny Nofy	D-Kannen	13,9
<b>Untersuchungsfläche 6</b>	B-Kannen	6,8	2,5
	Ankanin'ny Nofy	D-Kannen	8,6

Tab. 4: Durchschnittliche Messwerte der beiden Kannentypen an insgesamt 6 Untersuchungsflächen, von denen 4 an der Südküste (Sainte Luce) und 2 an der Ostküste (Ankanin'ny Nofy) Madagaskars liegen. An jeder Untersuchungsfläche wurden 50 Kannen beider Typen vermessen.

Die Ähnlichkeit der Untersuchungsflächen spiegelt sich in den Kannengrößen der *Nepenthes* wieder. Die B-Kannen der Untersuchungsflächen 1, 3 und 5 sind durchschnittlich 9,9 cm hoch und 3,5 cm im Durchmesser. Die D-Kannen haben eine

durchschnittliche Höhe von 14,6 cm und einen Durchmesser von 3,6 cm. An den Untersuchungsflächen 2, 4 und 6 sind die B-Kannen mit einer durchschnittlichen Höhe von 6,5 cm und einem Durchmesser von 2,1 cm wesentlich kleiner als an den vorher genannten Gebieten. Auch die D-Kannen sind mit 9 cm Höhe und einem Durchmesser von durchschnittlich 2,1 cm kleiner.

#### 4.4. Beutespektrum

In den 642 gesammelten Kanneninhalten sind insgesamt ca. 49.000 Beutetiere enthalten. Diese gehören zu 21 verschiedenen Tierordnungen. 99 % der Beutetiere gehören zur Klasse der Insecta (Hexapoda, Insekten) und davon wiederum 92 % zur Familie der Formicidae (Ameisen). Die übrigen Beutetiere verteilen sich auf die Klassen der Arachnida (Spinnentiere), Diplopoda (Tausendfüßler) und Gastropoda (Schnecken). Bei letzterer handelt es sich um ein Einzeltier, welches nicht auf Ordnungsebene bestimmt werden konnte. Der Einfachheit halber wird die Klasse der Gastropoda in dieser Arbeit den Ordnungen der übrigen Tiergruppen gleichgestellt.

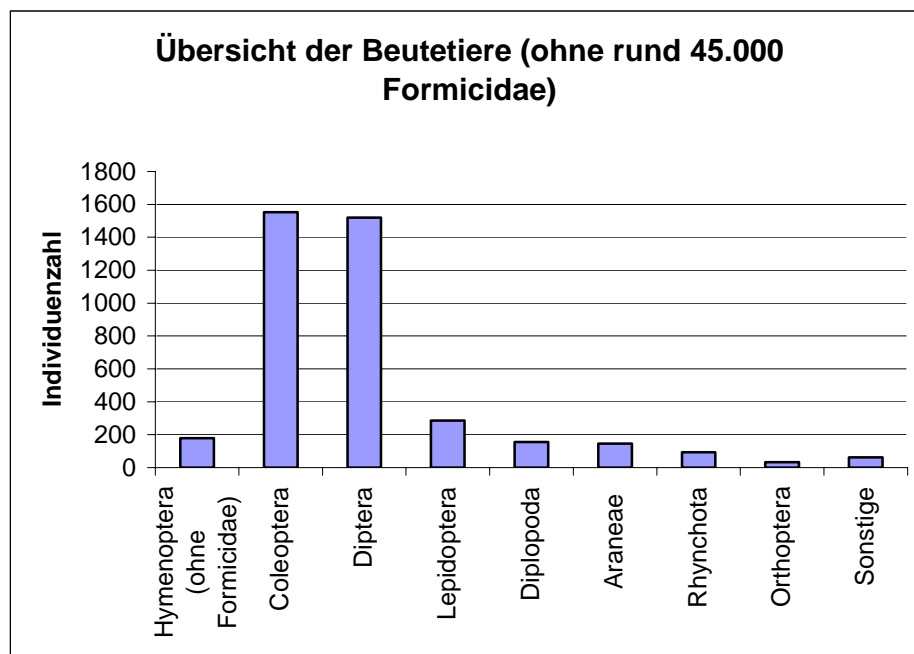


Abb. 23: Verteilung der Beutetiere (ohne Formicidae) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis* an Hand der Individuenzahlen

Die systematische Gliederung richtet sich größtenteils nach STORCH & WELSCH (2004). Ausnahmen bilden die Diplopoda (Tausendfüßler) und die Orthoptera (Heuschrecken). Erstere werden von STORCH & WELSCH als Ordnung innerhalb der Klasse Progoneata behandelt. Die Bestimmung der Tausendfüßler erfolgte jedoch an Hand der klassischen Einteilung, nach welcher die erbeuteten Tausendfüßler in die Ordnungen Polydesmida und Spirostreptida innerhalb der Klasse Diplopoda gehören (KAESTNER et al. 1993). Da sich dies nicht mit dem System von STORCH & WELSCH vereinbaren lässt, werden die Diplopoda in dieser Arbeit als Klasse behandelt. Der Einfachheit halber werden die beiden Ordnungen Polydesmida und Spirostreptida, welche sich unter den Beutetieren befanden, im Text als Diplopoda zusammengefasst. Die Orthoptera teilen sich nach Storch & Welsch in die beiden Ordnungen Ensifera und Caelifera. Da sich insgesamt nur 33 Heuschrecken unter den Beutetieren befanden, wurden diese auf Empfehlung von Dr. S. Ingrisch nach dem System von OSF online zur Ordnung Orthoptera zusammengefasst.

Es wurden eindeutige Unterschiede im Beutespektrum der Bodenkannen im Vergleich zu dem der oberen Kannentypen festgestellt. Darüber hinaus konnten Unterschiede zwischen den Beutetieren an der Ostküste (Ankanin'ny Nofy) und denen an der Südküste (Sainte Luce) beobachtet werden.

#### 4.4.1. Übersicht über die gesammelten Beutetiere

Die folgende Tabelle zeigt die Verteilung der Beutetiere aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*. Es wird sowohl zwischen den beiden Kannentypen als auch zwischen dem Untersuchungsgebiet an der Ostküste (Ankanin'ny Nofy) und dem an der Südostküste (Sainte Luce) unterschieden. Dabei muss berücksichtigt werden, dass nicht gleich viele Kanneninhalte von beiden Kannentypen und beiden Untersuchungsgebieten gesammelt wurden. Je 100 Kanneninhalte beider Typen stammen aus Ankanin'ny Nofy (Ostküste). In Sainte Luce wurden 185 Inhalte von B-Kannen und 257 von D-Kannen gesammelt.

Tierordnung	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
	B-Kannen	D-Kannen	B-Kannen	D-Kannen	
Hymenoptera	11.348	3.169	22.915	7.692	45.124
Coleoptera	23	32	29	1.468	1.552
Diptera	81	217	93	1.129	1.520
Lepidoptera	4	116	7	159	286
Diplopoda	144	12	0	0	156
Araneae	52	19	33	42	146
Rhynchota	13	8	43	30	94
Orthoptera	8	3	14	8	33
Blattodea	2	4	3	5	14
Mantodea	4	2	1	3	10
Collembola	0	0	0	8	8
Acari	7 (60)	0 (4)	0 (10)	0 (2)	7 (83)
Planipennia	0	6	1	0	7
Thysanoptera	0	0	0	6	6
Trichoptera	4	0	0	0	4
Opiliones	0	0	0	2	2
Dermaptera	1	0	0	0	1
Pseudoscorpiones	0	0	1	0	1
Phasmatodea	1	0	0	0	1
Gastropoda	1	0	0	0	1
<b>gesamt</b>	<b>11.693</b>	<b>3.588</b>	<b>23.140</b>	<b>10.3552</b>	<b>48.973</b>

Tab. 5: Verteilung der Beutetiere aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

Im Folgenden werden die Ergebnisse zu jeder Tierordnung näher erläutert. Die Reihenfolge ergibt sich aus der Häufigkeit, mit der die einzelnen Ordnungen unter den Beutetieren vertreten sind, wobei mit der häufigsten Tierordnung begonnen wird.

#### 4.4.2. Hymenoptera (Hautflügler)

Die Ordnung der Hymenoptera ist mit über 45.000 Individuen mit Abstand am häufigsten unter den gesammelten Beutetieren vertreten. Die Vertreter der Hymenoptera verteilen sich auf vier Überfamilien und 22 Familien. Alle Vertreter gehören in die Unterordnung der Apocrita (Taillienwespen). Diese teilt sich wiederum in die paraphyletische Gruppe der Parasitica (Legeimmen) und die monophyletische Gruppe der Aculeata (Stechimmen). Die Parasitica sind in den gesammelten Proben durch 22 Tiere aus den Überfamilien Chalcidoidea, Platygastroidea und Ichneumonoidea vertreten. Alle übrigen Hymenopteren gehören zu den Aculeata und verteilen sich auf die Überfamilien der Chrysidoidea, der Vespoidea und der Apoidea. Da ca. 44.950 der Individuen zur Familie der Formicidae (Ameisen) gehören, werden diese im folgenden Text getrennt von den übrigen Hymenopteren behandelt.

Von den Hymenoptera ohne Formicidae konnten fünf Unterfamilien und 13 Gattungen bestimmt werden. Die Vespoidea, welche die Familie der Formicidae (Ameisen) beinhalten, sind mit Abstand am häufigsten vertreten. Neben den Formicidae sind sieben weitere Familien der Vespoidea mit insgesamt 59 Tieren in den gesammelten Proben enthalten. Mit 75 Individuen sind die Apoidea die zweithäufigste Unterfamilie. Sie lassen sich weiter unterteilen in die Spheciformes (Grabwespen) und die Apiformes (Bienen). Erstere machen mit 55 Vertretern einen Großteil der Apoidea aus.



Abb. 24: Zwei Vertreter der Gattung *Sphecius* in einer D-Kanne von *Nepenthes madagascariensis*



Die Familie der Pompilidae ist mit 31 Individuen am häufigsten vertreten. Mit Ausnahme der Bembicidae sind alle sind alle Familien mit mehr als fünf Vertretern an beiden Untersuchungsgebieten und in beiden Kannentypen vertreten. Die Bembicidae wurden ausschließlich aus *Nepenthes*-Kannen an der Ostküste gesammelt. Alle Vertreter dieser Familie gehören zur Gattung *Sphecius*, welche mit einer Körperlänge von bis zu 5 cm der größte Vertreter der Hymenoptera ist. Die D-Kannen enthielten in beiden Untersuchungsgebieten ca. doppelt so viele Hymenoptera (ohne Formicidae) wie die B-Kannen.

	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
	B-Kannen	D-Kannen	B-Kannen	D-Kannen	
Pompilidae	7	5	12	7	31
Bembicidae	3	18	0	0	21
Crabronidae	1	5	7	7	20
Apidae	0	5	0	8	13
Tiphiidae	0	3	2	7	12
Sphecidae	3	5	1	2	11
Chalcididae	0	1	1	8	10
Vespidae	1	5	0	2	8
Andrenidae	0	0	0	5	5
Scoliidae	0	2	0	1	3
Scelionidae	0	0	1	2	3
Chrysididae	1	1	0	1	3
Bethylidae	0	0	1	2	3
Mutillidae	0	0	2	1	3
Dryinidae	2	0	0	0	2
Nyssonidae	0	0	2	0	2
Pemphridonidae	0	1	0	0	1
Melittidae	0	1	0	0	1
Halictidae	0	0	0	1	1
Eumenidae	0	0	1	0	1
Bradynobaenidae	0	0	0	1	1
indet.	3	3	6	13	25
<b>gesamt</b>	<b>21</b>	<b>55</b>	<b>36</b>	<b>68</b>	<b>180</b>

Tab. 6: Verteilung der erbeuteten Hymenoptera (mit Ausnahme der Formicidae) aus 642 *Kannen* von *Nepenthes madagascariensis*

Die Familie der Formicidae (Ameisen) ist mit 44.944 Individuen mit Abstand am häufigsten unter den gesammelten Beutetieren vertreten. Innerhalb dieser Familie lassen sich 18 Arten unterscheiden, welche größtenteils auf Gattungsebene bestimmt werden konnten. Auf Grund der hohen Ähnlichkeit einiger Arten und dem oftmals fortgeschrittenen Verdauungszustand der Tiere konnten nicht alle Arten klar voneinander getrennt und bestimmt werden. Bei den zwei erstgenannten Arten in Tabelle 7 (10542 Individuen) handelt es sich um eine Morphospezies mit zwei Arten aus zwei verschiedenen Gattungen. Drei Arten konnten nicht auf Gattungsebene bestimmt werden. Indet. I gehört zur Unterfamilie Dolichoderinae, indet. II und III zu den Myrmicinae.

Arten	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
	B-Kanne	D-Kanne	B-Kanne	D-Kanne	
( <i>Cardicondyla spec.</i> II)					
<i>Technomyrmex spec.</i> II)	3444	2377	2094	2627	10542
<i>Pheidole spec.</i>	38	0	4778	426	5242
<i>Leptothorax spec.</i>	2315	97	1412	28	3852
<i>Crematogaster spec.</i>	460	317	344	339	1460
<i>Technomyrmex spec.</i> I	752	0	0	1	753
<i>Tetraponera spec.</i>	146	110	143	238	637
<i>Campanotus spec.</i> III	28	52	64	79	223
<i>Campanotus spec.</i> II	29	64	32	6	131
<i>Aphaenogaster spec.</i>	0	0	109	17	126
<i>Campanotus spec.</i> I	0	0	10	17	27
<i>Cardycondyla spec.</i>	0	21	0	0	21
<i>Odontomachus spec.</i>	11	2	0	0	13
<i>Meranoplus spec.</i>	0	0	8	0	8
<i>Anochatus spec.</i>	0	0	8	0	8
<i>Catalaucus spec.</i>	0	0	1	0	1
indet. I	999	74	1417	966	3456
indet. II	10	0	0	0	10
indet. III	0	0	3	0	3
indet.	3095	0	12455	2881	18431
<b>gesamt</b>	<b>11327</b>	<b>3114</b>	<b>22878</b>	<b>7625</b>	<b>44944</b>

Tab. 7: Verteilung der erbeuteten Formicidae (Ameisen) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

Die Verteilung der Arten auf die Kannentypen und Untersuchungsgebiete ist sehr unterschiedlich (Tabelle 7). Insgesamt sind in beiden Untersuchungsgebieten jedoch etwa gleich viele Ameisen in beiden Kannentypen enthalten. Umgerechnet auf die Anzahl der Ameisen pro *Nepenthes*-Kanne enthalten die B-Kannen an der Ostküste durchschnittlich 113 und die D-Kannen 31 Ameisen. An der Südküste enthalten die B-Kannen durchschnittlich 123 Ameisen und die D-Kannen 30. In beiden Untersuchungsgebieten wurden somit deutlich mehr Ameisen von B-Kannen erbeutet.

#### 4.4.3. Coleoptera (Käfer)

Die ausgeleerten Kannen enthielten insgesamt ca. 1.740 Vertreter der Ordnung Coleoptera (Käfer). Diese lassen sich auf sechs Überfamilien und 15 Familien verteilen. Mit Abstand am häufigsten vertreten waren die Unterfamilien der Alticinae (Erdflöhe) und der Chrysomelinae. Zusammen kommen beide Unterfamilien auf 1.360 (78,6 %) Individuen, welche sich teilweise auf Grund des fortgeschrittenen Verdauungsstadiums nur schwer unterscheiden lassen. Beide gehören zur Familie der Chrysomelidae (Blattkäfer) und kamen sowohl an der Ost-, als auch an der Südküste vor.

Im Gegensatz zu den Ameisen wurden mehr Käfer in D-Kannen gefunden als in B-Kannen. Die jeweils 80 Kanneninhalte von Boden- und D-Kannen an der Ost- und Südküste enthielten zusammen 94 Käfer. Davon waren in Ankanin'ny Nofy (Ostküste) 18 Käfer in Bodekannen und 33 Käfer in den D-Kannen zu finden. An der Südküste enthielten die Bodenkannen 19 Käfer und die D-Kannen 24. Deutlicher wird der Unterschied zwischen den beiden Kannentypen bei den jeweils 105 gesammelten Kanneninhalten in Sainte Luce (Südküste). Hier enthielten die Bodenkannen 10 und die D-Kannen 1077



Abb. 25: Vertreter der Unterfamilie Alticinae

Käfer. Ebenfalls in Sainte Luce wurden weitere 40 Kanneninhalte von D-Kannen mit und ohne Spinnenbewohner gesammelt (siehe 4.5. Kommensalen). In diesen 40 Kannen waren weitere 521 Käfer enthalten. In diesem Fall wurden keine Bodenkanneninhalte zum Vergleich gesammelt, aber die Anzahl der Käfer in 40 D-Kannen übertrifft die Anzahl der Käfer in allen Bodenkannen zusammen bei weitem.

Familien	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
	B-Kannen	D-Kannen	B-Kannen	D-Kannen	
Chrysomelidae	7	13	14	1364	1398
Elateridae	2	7	5	47	61
Scarabaeidae	0	1	0	25	26
Staphylinidae	2	1	0	5	8
Carabidae	1	3	3	0	7
Anthicidae	2	0	1	3	6
Cerambycidae	1	3	0	1	5
Curculionidae	0	1	2	1	4
Cryptophagidae	0	0	0	4	4
Tenebrionidae	0	0	2	1	3
Languriidae	0	2	0	1	3
Coccinellidae	0	0	1	1	2
Mordelidae	0	1	0	0	1
Hispidae	1	0	0	0	1
Antribidae	0	1	0	0	1
Dryoptheridae	0	0	1	0	1
Nitidulidae	0	0	0	1	1
indet.	6	0	0	14	20
gesamt	22	33	29	1468	1552

Tab. 8: Verteilung der erbeuteten Coleoptera (Käfer) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

#### 4.4.4. Diptera (Zweiflügler)

Unter den Beutetieren befanden sich 1520 Dipteren. Diese lassen sich in die zwei Unterordnungen Nematocera (Mücken) und Brachycera (Fliegen) aufteilen. Erstere enthält neun Familien und macht 67 % der erbeuteten Dipteren aus. Zu dieser Unterordnung gehört die mit Abstand am häufigsten vertretene Familie der Chironomidae (Zuckmücken) mit 624 Vertretern, sowie die ebenfalls sehr häufigen Familien der Ceratopogonidae (Gnitzen) und Culicidae (Stechmücken). Die Brachycera enthalten 18 Familien, machen jedoch nur 33 % der erbeuteten Dipteren aus. Innerhalb dieser Unterordnung sind die Familien der Phoridae (Buckelfliegen) und Muscidae (echte Fliegen) am häufigsten vertreten.

Mit Ausnahme der Phoridae sind die Vertreter aller Familien zahlreicher in den D-Kannen enthalten. Insgesamt befanden sich 88,5 % der Dipteren in D-Kannen und 11,5 % in B-Kannen. Aus der Familie der Phoridae wurden an der Ostküste 45 Vertreter aus B-Kannen gesammelt und 10 aus D-Kannen. Von beiden Kannentypen wurden je 100 Kanneninhalte gesammelt. In einer Probe von gleich vielen Inhalten beider Kannentypen an der Südostküste, befanden sich 10 Phoriden in den B- und eine in D-Kannen.

Während in Sainte Luce (Südostküste) insgesamt 442 Kanneninhalte gesammelt wurden, waren es in Ankanin'ny Nofy (Ostküste) mit 200 Kanneninhalten knapp die Hälfte. Somit können die Zahlen der gesammelten Individuen aus den beiden Untersuchungsgebieten nicht direkt miteinander verglichen werden. Da mit 1222 Individuen über die Hälfte der Dipteren von der Südostküste stammen, steht fest, dass sie dort deutlich häufiger von den *Nepenthes* erbeutet wurden, als an der Ostküste mit 298 Individuen. 62 % der Dipteren aus Sainte Luce (Südostküste) stammen aus den 40 einzeln abgefüllten



Abb. 26: Diptere aus der Unterordnung Brachycera in einer D-Kanne von *Nepenthes madagascariensis*

Kannen mit und ohne Spinnenbewohner (siehe Kapitel Kommensalen). Während die meisten Familien in den Kannen der Südostküste häufiger vertreten waren, wurden die Sciaridae (Trauermücken), Ephydridae (Salzfliegen) und Drosophilidae (Taufliegen) an der Ostküste häufiger erbeutet. Die Familien der Phoridae (Buckelfliegen), Muscidae (echte Fliegen), Sarcophagidae (Fleischfliegen) und Ulidiidae (Schmuckfliegen) sind an beiden Untersuchungsgebieten annähernd gleich häufig erbeutet worden. Bei gleicher Anzahl gesammelter Kanneninhalte in beiden Gebieten wären diese Familien an der Ostküste vermutlich häufiger vertreten gewesen.

Vier Familien wurden ausschließlich in Sainte Luce (Südostküste) erbeutet, während drei Familien nur in den Kanneninhalten aus Ankanin'ny Nofy (Ostküste) vorkamen. Alle sieben Familien sind jedoch mit weniger als 10 Individuen vertreten (siehe Tab. 9).

Familien	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
	B-Kannen	D-Kannen	B-Kannen	D-Kannen	
Chironomidae	2	16	16	608	642
Ceratopogonidae	0	19	15	142	176
Culicidae	4	19	16	99	138
Phoridae	45	10	27	44	126
Muscidae	4	28	1	66	99
Sarcophagidae	2	29	2	34	67
Ephydriidae	7	38	0	13	58
Chloropidae	3	4	10	24	41
Drosophilidae	9	13	0	14	36
Calliphoridae	0	12	1	15	28
Tipulidae	2	0	2	22	26
Cecidomyiidae	0	4	2	12	18
Sciaridae	2	8	0	6	16
Sepsidae	0	3	0	6	9
Syrphidae	0	0	0	8	8
Ulidiidae	0	3	0	3	6
Tabanidae	0	0	0	4	4
Scatopsidae	1	1	0	1	3
Mycetophilidae	0	1	0	2	3
Tachinidae	0	1	0	2	3
Dolichopodidae	0	1	0	1	2
Tephritidae	0	1	0	1	2
Lauxaniidae	0	2	0	0	2
Lonchaeidae	0	2	0	0	2
Agromycidae	0	0	1	1	2
Milichiidae	0	2	0	0	2
Simuliidae	0	0	0	1	1
<b>gesamt</b>	<b>81</b>	<b>217</b>	<b>93</b>	<b>1129</b>	<b>1520</b>

Tab. 9: Verteilung der erbeuteten Diptera (Zweiflügler) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

#### 4.4.5. Lepidoptera (Schmetterlinge)

Unter den gesammelten Kanneninhalten sind 286 Vertreter der Lepidoptera (Schmetterlinge) enthalten. Die Schmetterlinge wurden durch die

Verdauungsflüssigkeit in den *Nepenthes*-Kannen besonders schnell zersetzt, wodurch knapp die Hälfte der erbeuteten Tiere dieser Ordnung nicht bestimmt werden konnten. Von den bestimmten Tieren gehören 62 % zur Familie der Noctuidae (Eulenfalter) und ca. 31 % zu den Pyralidae (Zünsler). Beide Familien sind an Ost- und Südküste etwa gleich häufig vertreten und stammen fast ausschließlich aus D-Kannen.

Familien	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
	B-Kannen	D-Kannen	B-Kannen	D-Kannen	
Noctuidae	3	41	1	51	96
Pyralidae	0	18	0	29	47
Arctiidae	1	0	0	2	3
Danaiidae	0	0	0	3	3
Satyridae ?	0	0	3	0	3
Sphingidae	0	0	0	1	1
Gelechiidae?	0	0	0	1	1
indet.	0	57	3	72	132
<b>gesamt</b>	<b>4</b>	<b>116</b>	<b>7</b>	<b>159</b>	<b>286</b>

Tab. 10: Verteilung der erbeuteten Lepidoptera (Schmetterlinge) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

#### 4.4.6. Diplopoda (Tausendfüßler)

Die Klasse der Diplopoda war ausschließlich in den Kanneninhalten von Ankanin'ny Nofy (Ostküste) enthalten. Insgesamt waren 156 Tausendfüßler unter den gesammelten Beutetieren, wovon 143 (92 %) zur Ordnung der Polydesmida gehören. Die übrigen 13 Tiere entspringen der Ordnung der Spirostreptida. Bei den Vertretern der Polydesmida handelt sich um eine Art. Die Tiere sind bis zu 1 cm lang und ca. 1 mm breit. Mit Ausnahme von zwei Tieren wurden alle Vertreter dieser Art in Bodenkannen gefunden. Die erbeuteten Spirostreptida gehören zur Familie der Spirostreptidae und lassen sich in mindestens drei Arten unterteilen. Zur näheren Bestimmung wäre ein männliches Tier nötig gewesen. Bei den vorliegenden Beutetieren handelt es sich jedoch ausschließlich um Weibchen. Die Vertreter dieser Familie sind mit ca. 8 cm Länge und ca. 8 mm Breite erheblich größer als die Polydesmida. 10 der 13 Tiere wurden in den Inhalten der D-Kannen gefunden.

Ordnungen	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
	B-Kannen	D-Kannen	B-Kannen	D-Kannen	
Polydesmida	141	2	0	0	143
Spirotreptida	3	10	0	0	13
<b>gesamt</b>	<b>144</b>	<b>12</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>156</b>

Tab. 11: Verteilung der erbeuteten Diplopoda (Tausendfüßler) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

#### 4.4.7. Araneae (Webspinnen)

Insgesamt waren unter den gesammelten Beutetieren 145 Vertreter der Ordnung Araneae enthalten. Diese gehören alle in die Unterordnung der Opisthothelae und weiter in die Gruppe der Arancomorphae (Labidognatha). Es wurden 15 Familien unterschieden, von denen die Lycosidae (Wolfsspinnen) mit 28 Exemplaren am häufigsten unter den Beutetieren vertreten waren. Ebenfalls häufig vertreten sind die Familien der Salticidae (Springspinnen), Oonopidae, Thomisidae (Krabbenspinnen) und der Clubionidae (Sackspinnen).

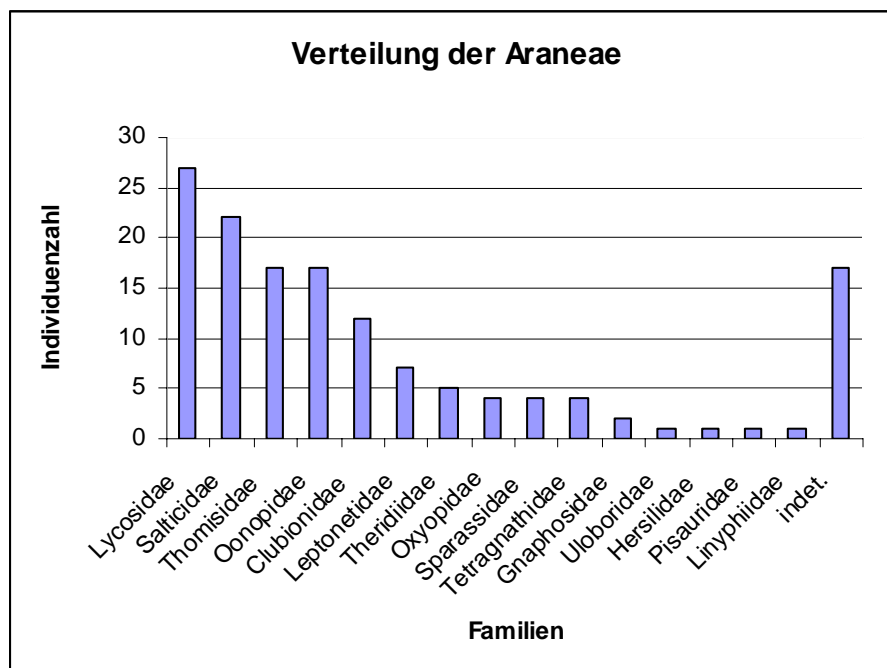


Abb. 27: Verteilung der erbeuteten Araneae (Webspinnen) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

71 Spinnen wurden aus Kannen an der Ostküste gesammelt und 75 Spinnen aus denen der Südostküste, wobei beachtet werden muss, dass an der Südostküste die Inhalte von mehr als doppelt so vielen Kannen gesammelt wurde. Umgerechnet auf



die Anzahl der gesammelten Kanneninhalte waren an der Ostküste somit mehr Spinnen unter den Beutetieren. Ebenso wurden mehr Spinnen in den B-Kannen gefunden. In den jeweils 80 Kanneninhalten beider Untersuchungsflächen und beider Kannentypen waren insgesamt 54 Spinnen enthalten. In Ankanin'ny Nofy (Ostküste) wurden 18 Tiere aus Bodenkannen und neun Tiere aus D-Kannen gesammelt. An der Südostküste waren es 17 Tiere in Boden- und 10 Tiere in D-Kannen. Deutlicher wird der Unterschied zwischen den Kannentypen in den je 20 einzeln abgefüllten Kanneninhalten beider Typen an der Ostküste. Hier waren in den Bodenkannen 35 und in den D-Kannen neun Spinnen unter den Beutetieren. In den je 105 Inhalten beider Kannentypen der Südostküste wurden in beiden Fällen fünf Spinnen gefunden. Auch in den je 20 Kanneninhalten mit und ohne Spinnenbewohner (siehe Kapitel 4.5 Kommensalen) waren Spinnen unter den Beutetieren. In den bewohnten Kannen wurden 12 Spinnen gefunden und in den unbewohnten Kannen sieben Spinnen. Keine der in diesen 40 Kannen erbeuteten Spinnen gehört zur Gattung *Synema*, welche die Kannen bewohnt.

Die Familien Uloboridae (Kräuselradnetzspinnen) und Linyphiidae (Baldachinspinnen) wurden mit je einem Vertreter ausschließlich in den *Nepenthes*-Kannen in Ankanin'ny Nofy gefunden, während die Familien Oxypodidae (Luchsspinnen), Hersilidae und Pisauridae (Jagdspinnen) mit insgesamt sechs Vertretern ausschließlich in Sainte Luce (Südostküste) vorkamen. Die meisten Spinnenfamilien waren jedoch an beiden Untersuchungsflächen vertreten. Die Familien der Lycosidae (Wolfsspinnen) und der Oonopidae waren in den Kannen der Ostküste deutlich häufiger vertreten als an der Südostküste (Tabelle 12). Im Gegenzug waren in den Kannen der Südostküste mehr Vertreter der Thomisidae (Krabbenspinnen) und der Clubionidae (Sackspinnen) enthalten. Die übrigen Familien waren an beiden Untersuchungsflächen in etwa gleich häufig unter den Beutetieren der *Nepenthes* vertreten.

Familie	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
	B-Kannen	D-Kannen	B-Kannen	D-Kannen	
Lycosidae	19	2	6	0	27
Salticidae	5	4	3	10	22
Thomisidae	0	2	8	7	17
Oonopidae	10	3	3	1	17
Clubionidae	1	1	4	6	12
Theridiidae	1	1	0	3	5
Leptonetidae	3	0	4	0	7
Oxyopidae	0	0	0	4	4
Sparassidae	0	2	0	2	4
Tetragnathidae	0	1	2	1	4
Gnaphosidae	1	0	1	0	2
Uloboridae	0	0	0	1	1
Hersilidae	0	0	0	1	1
Pisauridae	0	0	1	0	1
Linyphiidae	1	0	0	0	1
indet.	9	3	1	8	21
<b>gesamt</b>	<b>50</b>	<b>19</b>	<b>33</b>	<b>44</b>	<b>146</b>

Tab. 12: Verteilung der erbeuteten Araneae (Webspinnen) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

#### 4.4.8. Rhynchota (Schnabelkerfe)

Die Ordnung der Rhynchota ist mit 94 Exemplaren unter den gesammelten Beutetieren vertreten. 49 dieser Vertreter gehören zur Unterordnung der Heteroptera (Wanzen) und 41 zur Unterordnung der Auchenorrhyncha (Zikaden). Weitere vier Rhynchota gehören zur Unterordnung der Sternorrhyncha (Pflanzensauger) und stammen ausschließlich aus Bodenkannen an der Südküste. In den 200 Kanneninhalten aus Ankanin'ny Nofy (Ostküste) befanden sich 20 Rhynchota, während in den 442 Kanneninhalten aus Sainte Luce (Südküste) 74 Vertreter dieser Ordnung enthalten waren. Es wurden mehr Tiere in Bodenkannen gefunden als in D-Kannen.

12 Vertreter der Heteroptera konnten nicht bestimmt werden. Die übrigen verteilen sich auf die vier Familien der Miridae (Weichwanzen), Anthocoridae (Blumenwanzen), Reduviidae (Raubwanzen) und Pentatomidae (Baumwanzen). Von diesen vier

Familien kommen nur die Reduviidae an beiden Untersuchungsgebieten vor. An der Südküste waren die Heteroptera mit 28 Individuen häufiger in B-Kannen enthalten als in D-Kannen mit 17 Individuen. In den Kanneninhalten aus Ankanin'ny Nofy (Ostküste) scheint die Verteilung auf beide Kannentypen umgekehrt zu sein. Dies lässt sich jedoch auf Grund der geringen Anzahl erbeuteter Heteroptera in diesem Untersuchungsgebiet nicht eindeutig feststellen.

Die Auchenorrhyncha sind in den Kannen aus Sainte Luce (Südküste) mit 25 Exemplaren ebenfalls häufiger vertreten, als in den Kannen der Ostküste mit 16. Die unterschiedliche Verteilung auf die beiden Untersuchungsgebiete ist jedoch darauf zurückzuführen, dass im Südosten mehr Kanneninhalte gesammelt wurden. Umgerechnet auf die Anzahl der Zikaden pro Kanne enthalten die der Ostküste durchschnittlich 0,8 und die der Südküste 0,6 Vertreter dieser Unterordnung. Die Verteilung auf beide Kannentypen unterscheidet sich in den beiden Untersuchungsgebieten. In Ankanin'ny Nofy (Ostküste) stammen fast 70 % der Zikaden aus B-Kannen, während in Sainte Luce (Südküste) beider Kannentypen etwa gleich viele Vertreter enthielten.

Unterordnungen	Familien	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
		B-Kannen	D-Kannen	B-Kannen	D-Kannen	
Heteroptera	Anthocoridae	0	0	13	3	16
	Reduviidae	1	1	7	1	10
	Miridae	0	0	0	8	8
	Pentatomidae	0	0	3	0	3
	indet.	0	2	5	5	12
Auchenorrhyncha		11	5	10	15	41
Sternorrhyncha	cf. Aphididae	0	0	4	0	4
<b>gesamt</b>		<b>12</b>	<b>8</b>	<b>42</b>	<b>32</b>	<b>94</b>

Tab. 13: Verteilung der erbeuteten Rhynchota (Schnabelkerfe) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

#### 4.4.9. Orthoptera (Heuschrecken)

Insgesamt waren in den 642 gesammelten Kanneninhalten 33 Orthoptera enthalten. Von diesen Tieren stammen 22 aus Bodenkannen und 12 aus D-Kannen. Dieser Unterschied zwischen den beiden Kannentypen wird dadurch noch verstärkt, dass

insgesamt mehr Inhalte von D-Kannen gesammelt wurden als von den Bodenkannen. 11 der Heuschrecken wurden in Ankanin'ny Nofy (Ostküste) gesammelt und 23 in Sainte Luce (Südostküste). In beiden Untersuchungsgebieten wurde ebenfalls eine unterschiedliche Anzahl an Kanneninhalten gesammelt. Umgerechnet auf die Anzahl der Heuschrecken pro Kanne enthält in beiden Untersuchungsgebieten jede Kanne 0,05 Vertreter dieser Ordnung. Die Familie der Tettigoniidae ist am häufigsten unter den erbeuteten Orthoptera vertreten.

Familien	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
	B-Kannen	D-Kannen	B-Kannen	D-Kannen	
Tettigoniidae	1	1	4	6	12
Gryllidae	4	0	1	0	5
Acrididae	2	1	2	0	5
Eumastacidae	0	0	1	2	3
indet.	1	1	6	0	8
<b>gesamt</b>					<b>33</b>

Tab. 14: Verteilung der erbeuteten Orthoptera (Heuschrecken) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

#### 4.4.10. Blattodea (Schaben)

Die Blattodea sind mit 13 Exemplaren unter den gesammelten Beutetieren vertreten. Sechs der Tiere stammen aus den Kannen der Ostküste und sieben aus denen der Südostküste. In den Bodenkannen befanden fünf Schaben, die übrigen acht Tiere stammen aus D-Kannen. Die Unterschieden in der Verteilung auf die beiden Untersuchungsflächen und beide Kannentypen sind somit gering. Sieben der 13 Schaben konnten bestimmt werden. Dabei handelt es sich um sechs Vertreter der Familie Blattellidae und die Art *Pycnoscelus surinamensis*, aus der Familie der Blaberidae. Unter diesen Tieren ist die Gattung *Blattella* (Familie: Blattellidae) mit vier Individuen am häufigsten vertreten.

Familie	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
	B-Kannen	D-Kannen	B-Kannen	D-Kannen	
Blattellidae	0	3	2	1	6
Blaberidae	0	0	0	1	1
indet.	2	1	1	2	6
<b>gesamt</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>13</b>

Tab. 15: Verteilung der erbeuteten Blattodea (Schaben) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

#### 4.4.11. Mantodea (Gottesanbeterinnen)

Unter den gesammelten Kanneninhalten wurden insgesamt zehn Vertreter der Mantodea gefunden. Fünf von ihnen befanden sich in Bodenkannen und die anderen fünf in D-Kannen. Ebenso wurden fünf Tiere aus Kannen in Ankanin'ny Nofy (Ostküste) und vier Tiere in Sainte Luce (Südostküste) gesammelt. Die beiden Gattungen *Tarachnomantis* und *Tenodera* gehören zur Familie der Mantidae. Mit neun von zehn Vertretern macht diese Familie den Großteil der erbeuteten Gottesanbeterinnen aus. *Idolomorpha madagascariensis* ist nur mit einem Exemplar unter den Beutetieren vertreten und gehört zur Familie der Empusidae. Neben den gesammelten Beutetieren wurden zahlreiche Vertreter der Mantodea als Kommensalen an den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet.

Arten	Ankanin'ny Nofy		Sainte Luce		gesamt
	B-Kannen	D-Kannen	B-Kannen	D-Kannen	
<i>Tarachomantis spec.</i>	1	2	0	3	6
<i>Tenodera spec.</i>	2	0	1	0	3
<i>Idolomorpha madagascariensis</i>	1	0	0	0	1
<b>gesamt</b>	<b>4</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>10</b>

Tab. 16: Verteilung der erbeuteten Mantodea (Gottesanbeterinnen) aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

#### 4.4.12. Collembola (Springschwänze)

Die Collembola sind unter den Beutetieren der *Nepenthes* durch acht Exemplare vertreten. Sie wurden ausschließlich in den D-Kannen an der Südküste (Sainte Luce) gefunden, wobei sich bis zu drei Tiere in einer Kanne befanden.

#### 4.4.13. Acari (Milben)

Im Falle der Milben kann teilweise nicht eindeutig unterschieden werden, ob es sich um Kommensalen oder Beutetiere handelt. Insgesamt wurden mindestens vier verschiedene Milbenarten in den *Nepenthes*-Kannen gefunden. Bei den 593 Vertretern der Gattung *Creutzeria* steht fest, dass sie in der Kannenflüssigkeit der *Nepenthes* leben und somit als Kommensalen bearbeitet werden müssen. Sie zeigen deutliche Anpassungen an eine aquatische Lebensweise und wurden lebendig in der Verdauungsflüssigkeit von *Nepenthes* beobachtet. Die mit 83 Individuen ebenfalls recht häufig vertretene Familie der Oribatidae (Hornmilben) zeigt keinerlei Anpassungen an eine aquatische Lebensweise. Ihre Verteilung auf die *Nepenthes*-kannen könnte jedoch ein Hinweis darauf sein, dass auch sie in der Kannenflüssigkeit leben (siehe Kapitel 5.4.2.). Zwei weitere Milbenarten waren nur sehr selten in den *Nepenthes*-Kannen enthalten. Eine rot gefärbte Art wurde drei- und eine braun gefärbte Art viermal in den Bodenkannen an der Ostküste Madagaskars gefunden. Bei beiden handelt es sich auf Grund ihrer Seltenheit vermutlich um Beutetiere, weshalb sie an dieser Stelle aufgeführt werden.

#### 4.4.14. Planipennia (Netzflügler)

In den gesammelten Kanneninhalten sind sieben Vertreter dieser Ordnung enthalten. Die Planipennia sind durch die beiden Familien Myrmeleontidae (Ameisenjungfern) und Chrysopidae (Florfliegen, Goldaugen) vertreten. Bei letzteren handelt es sich um fünf Imagines, welche als Beutetiere ausschließlich in den D-Kannen der Ostküste vorkamen. Die zwei Myrmeleontidae befanden sich im Larvenstadium, in welchem sie als Ameisenlöwen bezeichnet werden. Eines der Tiere hat eine Größe von ca. 5 mm und stammt aus



Abb. 28: Vertreter der Ordnung Planipennia in einer D-Kanne von *Nepenthes madagascariensis*

einer Bodenkanne in Sainte Luce (Südostküste). Das andere Tier hingegen ist mit ca. 1,5 cm deutlich größer und befand sich in einer D-Kanne in Ankanin'ny Nofy (Ostküste).

#### **4.4.15. Thysanoptera (Fransenflügler)**

Die insgesamt sechs Thysanoptera wurden ausschließlich in Kanneninhalten aus Saint Luce (Südostküste) gefunden. Sie befanden sich unter den 40 einzeln abgefüllten Inhalten von D-Kannen, von denen die Hälfte von einer Krabbenspinne bewohnt war (siehe Kapitel 4.5. Kommensalen). Je drei der Tiere wurden unter den Inhalten der bewohnten Kannen gefunden, drei weitere unter denen der unbewohnten Kannen. Insgesamt stammen sie aus fünf unterschiedlichen Kannen.

#### **4.4.16. Trichoptera (Köcherfliegen)**

In Ankanin'ny Nofy (Ostküste) wurden vier Köcherfliegenlarven in den Kanneninhalten von insgesamt 100 Bodenkanne gefunden. In den gesammelten Kanneninhalten der Südostküste kamen keine Köcherfliegenlarven vor. Drei der Tiere befanden sich in einem Sammelgefäß, in dem die Inhalte von 80 Bodenkanne aufbewahrt wurden. Die vierte Köcherfliegenlarve wurde zwischen den Beutetieren der einzeln abgefüllten Kanneninhalte gefunden. Die Tiere wurden alle im Februar 2006 gesammelt. Alle vier hatten einen auf die gleiche Art konstruierten, für ihre Ordnung typischen Köcher aus Pflanzenmaterial um sich herum gebaut. Alle vier Tiere wurden erst beim Auseinandersortieren der Beutetiere entdeckt. Zwei der Köcher wurden geöffnet. Einer war sehr stabil und die darin enthaltene Larve gut erhalten. Der zweite Köcher zerfiel beim Öffnen in seine Bestandteile. Im Inneren war keine Larve zu erkennen, nur ein leerer, chitinisierter Kopfpanzer war vorhanden.

#### **4.4.17. Opiliones (Weberknechte)**

In einer D-Kanne an der Ostküste Madagaskars befanden sich zwei Vertreter der Ordnung der Opiliones.

#### **4.4.18. Dermaptera (Ohrwürmer)**

Die Dermaptera waren nur durch die Überreste eines einzigen Vertreters unter den Beutetieren der *Nepenthes* zu finden. Dieses Tier befand sich in einer Bodenkanne an der Ostküste Madagaskars.

**4.4.19. Pseudoscorpiones (Pseudoskorpione)**

Bei dem einzigen Vertreter der Pseudoscorpiones handelt es sich mit höchster Wahrscheinlichkeit um einen so genannten Bücherskorpion (*Chelifer spec. cf. cancroides*) aus der Familie der Cheliferidae. Er wurde in einer Bodenkanne an der Südostküste Madagaskars gefunden.

**4.4.20. Phasmatodea (Stabheuschrecken)**

Von den Phasmatodea war ebenfalls nur ein einziges Exemplar unter den gesammelten Kanneninhalten. Es handelt sich hierbei um eine Stabheuschrecke mit einer Größe von ca. 5 cm. Sie wurde aus einer Bodenkanne in Ankanin'ny Nofy (Ostküste) gesammelt. An der selben Untersuchungsfläche wurde ein ca. 13 cm großes Tier derselben Ordnung an der Außenseite einer höheren Kanne beobachtet.

**4.4.21. Gastropoda (Schnecken)**

Eine einzige Gehäuseschnecke aus der Klasse der Gastropoda wurde in einer Bodenkanne an der Ostküste gefunden.



## 4.5. Kommensalen

Sowohl an der Ost-, als auch an der Südostküste konnten Kommensalen von *Nepenthes* beobachtet und gesammelt werden. Einige dieser Tiere wurden auch unter den Beutetieren gefunden.

### 4.5.1. Übersicht über die gesammelten Kommensalen

Die beobachteten und gesammelten Kommensalen gehören zu den vier Tierordnungen Mantodea (Gottesanbeterinnen), Araneae (Webspinnen), Acari (Milben) und Diptera (Zweiflügler). Einige von Ihnen wie Gottesanbeterinnen und die meisten Spinnen halten sich außerhalb der *Nepenthes*-Kannen oder an den Blütenständen auf, um herannahende Beutetiere oder Besucher zu fangen. Bei Bedrohung flüchten sie von den Kannen weg. Andere Kommensalen wie die Milben und die Dipterenlarven leben innerhalb der Kannenflüssigkeit. Dort ernähren sie sich von den bereits gestorbenen Beutetieren. THIENEMANN (1932) spricht in diesem Zusammenhang von terrestrischen und von aquatischen *Nepenthes*-Bewohnern. Die Spinnen der Gattung *Synema* bewohnen eine Art Übergangsbereich zwischen den beiden genannten Extremen. Sie leben an den Innenwänden der *Nepenthes*-Kannen und tauchen bei Bedrohung in die Kannenflüssigkeit ab.

### 4.5.2. Mantodea (Gottesanbeterinnen)

Gottesanbeterinnen verschiedener Altersgruppen wurden an allen Untersuchungsgebieten beobachtet. Sie waren sowohl an den *Nepenthes*-Kannen, als auch an den Blütenständen zu finden und wechselten die *Nepenthes*-Pflanzen nach Belieben. Obwohl die Tiere an allen Beständen zu finden waren, waren sie nicht besonders häufig und es wurden immer nur Einzeltiere gefunden. An einigen der Untersuchungsflächen waren Odotheken (Eiballen) von Gottesanbeterinnen an *Nepenthes*-Pflanzen befestigt.

Die beobachteten Tiere gehören fast ausschließlich zur Familie der Mantidae. Nur an Untersuchungsfläche 3 in Sainte Luce (Südostküste) wurde ein Vertreter der Familie Empusidae beobachtet. Das Tier verharrte still auf einem *Nepenthes*-Busch, jedoch nicht in der Nähe der Kannen oder Blüten. Ein Vertreter der selben Familie wurde als Beutetier aus einer Kanne an der Ostküste gesammelt.



Abb. 29: *Idolomorpha madagascariensis*, Sainte Luce (Südostküste)

#### 4.5.3. Araneae (Webspinnen)

Die Vertreter der Araneae weisen die höchste Artenzahl unter den Kommensalen auf. Es lassen sich acht Familien unterscheiden:

Die Familien Tetragnatidae (Streckerspinnen), Lycosidae, (Wolfsspinnen), Araneidae (Radnetzspinnen und Pholcidae (Zitterspinnen) wurden nur einmal in Sainte Luce (Ostküste) beobachtet und gesammelt. Bei letzterer handelt es sich um die Gattung *Leptopholcus*.

#### Oxyopidae (Luchsspinnen):

*Peucetia madagascariensis* ist durch Größe und Färbung ein auffälliger Vertreter der Oxyopidae. Nach den Krabben- und Springspinnen wurde sie am häufigsten auf den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet. Dennoch war sie auch auf anderen Pflanzen zu finden. *Peucetia* hielt sich sowohl an den einzelnen Blattabschnitten, als auch an den Blütenständen der Pflanzen auf. Zum Teil wurden die Bestäuber oder Beutetiere mit Hilfe von Spinnennetzen gefangen. So lauerte eine *Peucetia* in einem Netz, welches den gesamten Blütenstand einer *Nepenthes*-Pflanze bedeckte. An einer fast



Abb. 30: *Peucetia madagascariensis* Sainte Luce (Südostküste)

vollständig eingesponnenen Pflanze, befand sich ein Adulttier mit mindestens 20 Jungtieren. Ein etwas älteres Jungtier hatte sein Netz in die Öffnung einer Kanne gesponnen und fing dort offensichtlich Ameisen. Innerhalb dieser Kanne saß zudem eine Krabbenspinne der Gattung *Synema*.



Abb. 31: Kanne von *Nepenthes madagascariensis*, rechts: Jungtier von *Peuceptia madagascariensis* in einem Netz an der Kannenöffnung, links *Synema spec.* an der Kanneninnenwand

#### Salticidae (Springspinnen):

Ein schwarz-weiß gestreifter Vertreter der Salticidae gehört möglicherweise in die Gattung *Salticus*, konnte jedoch nicht eindeutig bestimmt werden. Diese Art ist an allen Untersuchungsflächen der Südost- und Ostküste anzutreffen. Sie ist nach den Thomisidae der Gattung *Synema* die am häufigsten beobachtete Spinne auf den *Nepenthes*-Pflanzen. Neben dieser Gattung wurden zwei weitere Springspinnen beobachtet, welche nicht genauer bestimmt werden konnten. Alle Vertreter der Springspinnen leben außerhalb der *Nepenthes*-Kannen und flüchten bei Gefahr von der Kanne weg. Sie sind auf allen Teilen der Pflanze zu finden und zeigen keine besondere Bindung zu einer bestimmten Kanne oder Pflanze.



Abb. 32: Häufiger Vertreter der Salticidae auf einer Kanne von *Nepenthes madagascariensis*

Unter den gesammelten Ameisen der Gattung *Tetraponera* befand sich eine Springspinne der Gattung *Myrmarachne*. Diese sieht den Ameisen so ähnlich, dass sie beim Sammeln fälschlicherweise für eine von ihnen gehalten wurde.

### Theridiidae (Kugelspinnen)

Vertreter dieser Familie wurden sowohl an der Ost-, als auch an der Südostküste beobachtet und gesammelt. Die weißen bis farblosen Tiere waren mit einer Körpergröße von ca. 3 – 5 mm nur schwer zu finden. Mit Sicherheit waren sie jedoch wesentlich seltener vertreten als Krabben- und Springspinnen. Die Kugelspinnen blockierten die Öffnungen der *Nepenthes*-Kannen teilweise mit ihren Netzen, welche sie zwischen Deckel und Peristom spannten. Oftmals trugen sie runde Eikokons mit sich. Bei Gefahr flüchteten die Kugelspinnen unter den Rand des Peristoms. Einige Tiere zeigten keinerlei Fluchtverhalten.



Abb. 33: Vertreter der Familie Theridiidae in einem Netz an der Kanneöffnung von *N. madagascariensis*

### Thomisidae (Krabbspinnen)

Krabbspinnen sind reine Lauerjäger, die keinerlei Gespinste anlegen. Ihren Namen verdanken sie der Fähigkeit sich seitwärts fortzubewegen (FOELIX 1992). Thomisidae waren die am häufigsten vertretenen Spinnen an den *Nepenthes*-Pflanzen. Vertreter dieser Familie konnten sowohl an Ost-, als auch an der Südostküste Madagaskars beobachtet und gesammelt werden. Im Südosten waren sie jedoch wesentlich häufiger und artenreicher vertreten. Hier wurde unter anderem eine dunkel gefärbte Thomisidae beobachtet, welche innerhalb der *Nepenthes*-Kannen zu leben scheint. Bei diesen Spinnen handelt es sich um die Gattung *Synema*. Besonders zahlreich waren sie an Untersuchungsfläche 4 in Sainte Luce vertreten. An den anderen drei Untersuchungsflächen kamen sie ebenfalls vor, jedoch weit weniger zahlreich. In Ankanin'ny Nofy (Ostküste) konnte diese Gattung nicht



Abb. 34: Thomisidae an einer Kanne von *Nepenthes madagascaiensis*

nachgewiesen werden. Stattdessen wurde hier eine grün gefärbte Krabbenspinne beobachtet, welche wiederum an der Südostküste nicht vorkam.

Mit Ausnahme der kannenbewohnenden Spinnen der Gattung *Synema* wurden all diese Spinnen an der Außenseite der Kannen beobachtet. Meist hielten sie sich in der Nähe der Kannenöffnung (Deckeloberseite, Peristom) auf. Bei Bedrohung flüchteten sie von der Kanne weg in das *Nepenthes*-Gebüsch.

Die Vertreter der Gattung *Synema* dagegen hielt sich ausschließlich an den Innenwänden der *Nepenthes*-Kannen auf. Bei Gefahr ließen sie sich in die Kannenflüssigkeit fallen und tauchten dort einige Minuten unter. Wenn die Gefahr vorüber war, nahmen sie ihren Platz an der Innenwand wieder ein. Wurde eine Kanne, welche von einer solchen Spinne bewohnt war, zerstört, so verließ diese die Kanne nur sehr zögernd und schlüpfte in eine neue Kanne. Meist wurde eine *Nepenthes*-Kanne von nur einer Spinne bewohnt. Selten wurden zwei bis drei Spinnen in einer Kanne beobachtet.

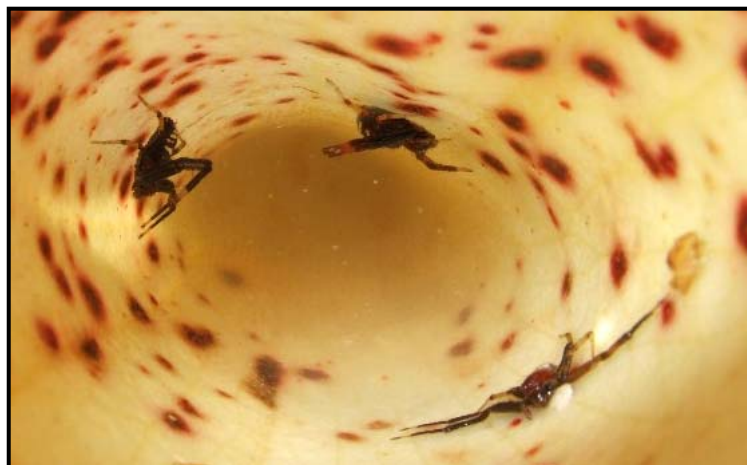


Abb. 35: Drei Spinnen der Gattung *Synema* in einer Kanne von *Nepenthes madagascariensis*

Es konnten keine Beobachtungen gemacht werden, welche zeigen, ob diese Spinnen die noch lebendigen Beutetiere abfangen oder ob sie sich von den toten Tieren in der Kannenflüssigkeit ernähren. Die Untersuchung von 20 Kanneninhalten, welche von Spinnen der Gattung *Synema* bewohnt waren, ergab jedoch, dass die besonders die erbeuteten Käfer dieser Kannen stärker zersetzt waren, als die der 20 Kontrollkannen ohne Spinnenbewohner. Das erhöhte Zersetzungsstadium kann dadurch herbeigeführt worden sein, dass die Spinnen die Beutetiere ausgesaugt haben.

Die Öffnung einiger *Nepenthes*-Kannen war durch ein sehr dichtes Spinnennetz vollständig verschlossen. Nach dem Aufschneiden einer solchen Kanne wurde

sichtbar, dass zwischen dem oberen Netz und der Oberfläche der Kannenflüssigkeit ein Eikokon über die gesamte Breite der Kanne gespannt war. Dieser wurde von einem Adulttier der Gattung *Synema* bewacht, welches sich beim Öffnen der Kanne unterhalb des Kokons befand. Trotz genauerer Untersuchung der geöffneten Kanne flüchtete das Tier nicht sondern blieb bis zum Ende der Untersuchung bei dem Kokon.

Eine dieser durch ein Netz verschlossenen Kannen wurde nicht geöffnet, sondern nach einem Monat noch einmal kontrolliert. Inzwischen waren die Jungtiere geschlüpft und das Netz an der Kannenöffnung zerstört. Das Adulttier war nicht mehr zu sehen, allerdings wurde die Kanne nicht aufgeschnitten. Sie wurde nun von mind. 5 Jungtieren bewohnt.



Abb. 36: Adulttier der Gattung *Synema* mit einem Eikokon im Inneren einer *Nepenthes*-Kanne

Die Beobachtung der kannenbewohnenden *Synema* in insgesamt 30 zufällig ausgewählten *Nepenthes*-Pflanzen ergab, dass 11 bis 12 % der Kannen bewohnt waren. Es wurden keine nennenswerten Unterschiede durch verschiedene Witterungsbedingungen und Tageszeiten festgestellt. Neben Spinnen der Gattung *Synema* wurden an 2 % der Kannen Springspinnen beobachtet. Diese befanden sich jedoch nicht an der Innenseite, sondern stets außerhalb der Kannen. Darüber hinaus war die Öffnung von 3 % der Kannen durch Spinnennetze zumindest teilweise blockiert. Diese Spinnennetze konnten keiner der beobachteten Spinnen eindeutig zugeordnet werden.

Datum	Anzahl der Kannen (je 10 Pflanzen)	Anzahl der <i>Synema</i>	Anzahl der Salticidae	Anzahl der Spinnennetze
22.12.05	198	20	4	4
23.12.05	214	30	6	5
24.12.05	230	23	3	9

Tab. 17: Zusammenfassung der drei Auszählungen von Spinnen und *Nepenthes*-Kannen pro Pflanze bei zufällig ausgewählten Pflanzen. Bei jeder Zählung wurden jeweils 10 Pflanzen bearbeitet.

Die zehn *Nepenthes*-Pflanzen, welche festgelegt, nummeriert und zu fünf verschiedenen Tageszeiten und Witterungen untersucht wurden, hatten zusammen 232 Kannen ausgebildet. Von diesen Kannen waren durchschnittlich 23 % von Spinnen der Gattung *Synema* bewohnt. Die Spinnen wurden immer in den selben Kannen wieder gefunden. Höchstwahrscheinlich handelte es sich dabei um die selben Individuen. Zum Teil war in normalerweise bewohnten Kannen keine Spinne aufzufinden. Die höchste Anzahl von Spinnen wurde bei sonnigem Wetter gezählt, die geringste dagegen bei einem aufziehenden Gewitter. Die Unterschiede sind jedoch nicht besonders groß und somit nicht aussagekräftig.



Abb. 37: Vertreter der Gattung *Synema* im Inneren einer *Nepenthes*-Kanne

Die ausgesprochen sonnenliebenden Springspinnen waren bei sonnigem Wetter zahlreicher anzutreffen, als bei bewölktem oder gewittrigem Wetter, bei welchem sie sich in ihre sackartigen Wohngespinnste zurückziehen (FOELIX 1992). An fünf der 232 Kannen wurde die Kannenöffnung teilweise durch ein Spinnennetz blockiert. Dies entspricht einem Anteil von 2 % der Kannen.

Die folgenden Tabellen geben die genauen Ergebnisse aus fünf Zählungen der *Synema* in den *Nepenthes*-Kannen wieder. Die Zählungen wurden jedesmal an den selben 10 *Nepenthes*-Pflanzen durchgeführt.

## 22.12.2005, 16:40 Uhr

<i>Nepenthes</i> Pflanzen	Anzahl der Kannen	Anzahl der <i>Synema</i>	Salticidae	Spinnennetze
1	32	15	0	0
2	29	9	1	2
3	24	2	0	2
4	9	0	1	0
5	10	2	0	1
6	20	2	0	0
7	25	2	0	0
8	12	4	0	0
9	21	2	0	0
10	50	3	0	0
<b>gesamt</b>	<b>232</b>	<b>41</b>	<b>2</b>	<b>5</b>

## 23.12.2005, 7:00 Uhr

<i>Nepenthes</i> Pflanzen	Anzahl der Kannen	Anzahl der <i>Synema</i>	Salticidae	Spinnennetze
1	32	18	0	0
2	29	11	1	2
3	24	3	2	2
4	9	1	0	0
5	10	3	1	1
6	20	2	0	0
7	25	1	1	0
8	12	4	0	0
9	21	3	1	0
10	50	6	1	0
<b>gesamt</b>	<b>232</b>	<b>52</b>	<b>7</b>	<b>5</b>



## 23.12.2005, 9:00 Uhr

<i>Nepenthes</i> Pflanzen	Anzahl der Kannen	Anzahl der <i>Synema</i>	Salticidae	Spinnennetze
1	32	23	0	0
2	29	13	4	2
3	24	4	1	2
4	9	1	2	0
5	10	3	0	1
6	20	2	0	0
7	25	2	0	0
8	12	4	3	0
9	21	3	1	0
10	50	4	3	0
<b>gesamt</b>	<b>232</b>	<b>59</b>	<b>14</b>	<b>5</b>

## 24. 12.2005, 8:00 Uhr

<i>Nepenthes</i> Pflanzen	Anzahl der Kannen	Anzahl der <i>Synema</i>	Salticidae	Spinnennetze
1	32	21	2	0
2	29	10	0	2
3	24	6	1	2
4	9	1	0	0
5	10	3	0	1
6	20	2	0	0
7	25	2	0	0
8	12	3	0	0
9	21	3	0	0
10	50	7	0	0
<b>gesamt</b>	<b>232</b>	<b>58</b>	<b>3</b>	<b>5</b>

24. 12. 2005, 10:00 Uhr					
<i>Nepenthes</i> Pflanzen	Anzahl der Kannen	Anzahl der <i>Synema</i>	Salticidae	Spinnennetze	
1	32	20	1	0	
2	29	11	3	2	
3	24	5	0	2	
4	9	1	0	0	
5	10	3	0	1	
6	20	2	1	0	
7	25	2	0	0	
8	12	4	0	0	
9	21	3	0	0	
10	50	7	3	0	
<b>gesamt</b>	<b>232</b>	<b>58</b>	<b>8</b>	<b>5</b>	

Tab. 18 - 22: Ergebnisse der fünf Auszählungen von Spinnen der Gattung *Synema* in den Kannen zuvor festgelegter *Nepenthes*-Pflanzen.

#### 4.5.4. Acari (Milben)

In den Kannenflüssigkeiten von *Nepenthes madagascariensis* wurde eine freischwimmende Milbenart beobachtet und gesammelt, welche offensichtlich in der Verdauungsflüssigkeit der *Nepenthes*-Kannen lebt. Die Tiere sind farblos bis weiß gefärbt und haben eine Größe von 0,5 bis 1 mm. Die Tarsen sind durch Schwimmfortsätze verlängert. Laut Dr. M. Maraun wären zur genaueren Bestimmung dieser Tiere molekulare Daten erforderlich. Helle aquatische Milben in den Kannen von *N. madagascariensis* wurden in anderen Arbeiten bereits als *Creutzeria spec.* behandelt (GRJEBINE 1979; RATSIRASON & SILANDER 1996). Auch aus den Kannen anderer *Nepenthes*-Arten sind Milben der Gattung *Creutzeria* bekannt (FASHING 2002). Da die Beschreibungen dieser Gattung auf die



Abb. 38: cf. *Creutzeria spec.* Aus den Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

gesammelten Tiere zutrifft, werden sie im folgenden Text als *Creutzeria spec.* innerhalb der Familie Histiostomatidae behandelt.

In den Kanneninhalten wurden mindestens 4 verschiedene Milben gefunden, welche sich durch Farbe und Größe voneinander unterscheiden. Neben den weißen



Abb. 39: Vertreter der Familie Oribatidae aus einer Kanne von *Nepenthes madagascariensis*

Milben war eine schwarze Milbenart der Familie Oribatidae mit 83 Individuen recht häufig vertreten. Die Oribatidae haben eine Körperlänge von ca. 2 mm. Bei den anderen beiden Vertretern der Ordnung Acari handelt es sich um eine rote und eine braune Milbenart, beide mit einer Größe von ca. 1 mm. Diese beiden Arten waren jedoch ausgesprochen selten in den gesammelten Kanneninhalten vertreten. Mit Ausnahme der

weißen Milben konnte keine der vier Arten lebendig beobachtet werden. Es bleibt somit unklar, ob es sich bei den drei farbigen Arten um Tiere handelt, die in der Kannenflüssigkeit leben, oder ob sie als Beutetiere in die Kannenflüssigkeit gelangt sind.

In den 80 einzeln abgefüllten Kanneninhalten an der Südost- und Ostküste waren insgesamt 430 Exemplare der Gattung *Creutzeria* enthalten. In Ankanin'ny Nofy (Ostküste) wurden jeweils 20 Kanneninhalte von Bodenkannen und 20 Inhalte der D-Kannentypen gesammelt. An diesen Proben wurde deutlich, dass mehr Tiere in den D-Kannen, als in den Bodenkannen enthalten sind. Zwei der 20 B-Kannen enthielten insgesamt sechs Vertreter dieser Gattung, während in neun der D-Kannen insgesamt 139 weiße Milben enthalten waren. In den von dieser Milbenart seltener besiedelten Bodenkannen war dafür eine große Anzahl der schwarzen Oribatidae vertreten. In 13 der 20 Bodenkanneninhalte konnten insgesamt 59 schwarze Milben gefunden werden. In den Inhalten der D-Kannen dagegen, welche zahlreich von *Creutzeria* bewohnt werden, war in zwei Kannen jeweils eine schwarze Milbe enthalten. In keiner Kanne kamen Vertreter der weißen und der schwarzen Milben gemeinsam vor. In den zwei Bodenkannen aus Ankanin'ny Nofy, welche von sechs *Creutzeria* bewohnt wurden, waren zusätzlich insgesamt 4 braune Milben enthalten. In zwei der

13 Bodenkannen, welche schwarze Milben enthielten, wurden insgesamt drei rote Milben gefunden.

In Sainte Luce (Südostküste) wurden 40 Kanneninhalte der D-Kannen einzeln abgefüllt, von denen die Hälfte der Kannen von einer Krabbenspinne bewohnt war (siehe 4.5.3.). 208 Vertreter der Gattung *Creutzeria* stammen aus den Kannen, welche von einer Spinne bewohnt waren. Die Kannen ohne Spinnenbewohner enthielten insgesamt 77 *Creutzeria*. Keine dieser Kannen enthielt eine der anderen Milbenarten. Insgesamt wurden in Sainte Luce (Südostküste) 15 Oribatidae gesammelt. Zwei von ihnen stammen aus D-Kannen, die übrigen aus B-Kannen.

#### 4.5.5. Diptera (Zweiflügler)

Es wurden 5 Dipterenarten beobachtet und gesammelt, deren Larven in der Verdauungsflüssigkeit der *Nepenthes*-Kannen leben. Die am häufigsten vertretenen Larven gehören zur Unterordnung der Nematocera (Mücken). Bei den anderen Vertretern der Dipterenlarven handelt es sich um die Unterordnung der Brachycera (Fliegen).



Abb. 40: Dipterenlarven in unterschiedlichen Entwicklungsstadien aus den Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

Die Vertreter der Nematocera gehören zur Familie der Culicidae (Stechmücken). Innerhalb dieser Familie lassen sich bei den gesammelten Mückenlarven die drei Arten *Uranotaenia bosseri*, *U. damasei* und *U. belkini* unterscheiden.

Mückenlarven, welche in der Kannenflüssigkeit von *Nepenthes madagascariensis* leben, wurden vor allen Dingen an der Ostküste Madagaskars beobachtet. Am Ufer des Sees Antsangira konnten sogenannte „Schiffchen“ von Mückeneiern auf der Oberfläche der Kannenflüssigkeit beobachtet werden. In den Kannen lebten zahlreiche Mückenlarven in verschiedenen Entwicklungsstadien und es wurden leere

Häute von geschlüpften Mücken in den Kannenflüssigkeiten gefunden. In den einzeln abgefüllten Kanneninhalten von 20 Bodenkannen und 20 D-Kannen waren insgesamt 419 Mückenlarven enthalten. Von diesen befanden sich 160 Mückenlarven in den Bodenkannen mit bis zu 53 Larven innerhalb einer Kanne. Durchschnittlich waren in den 20 entleerten Bodenkannen 8 Mückenlarven pro Kanne. Die 20 D-Kannen enthielten insgesamt 259 Mückenlarven mit bis zu 112 Larven pro Kanne. Durchschnittlich waren hier ca. 13 Mückenlarven in einer Kanne. In den Sammelgefäßen mit jeweils 80 Inhalten von Bodenkannen und von D-Kannen waren weitere 573 Mückenlarven enthalten. 422 von ihnen befanden sich in Bodenkannen und 151 in den D-Kannen.

An der Südostküste waren Mückenlarven nur sehr selten in den *Nepenthes*-Kannen vertreten. In den insgesamt 40 einzeln abgefüllten Kanneninhalten der oberen Kannentypen mit und ohne Spinnenbewohner wurde keine einzige Mückenlarve gefunden. In den Sammelgefäßen, in welchen die Inhalte von mehreren Kannen aufbewahrt wurden, waren in Bodenkannen 34 und in den D-Kannen vier Mückenlarven enthalten. Die in den Bodenkannen enthaltenen Mückenlarven befanden sich zum Teil in einem sehr weit fortgeschrittenen Larvenstadium. Zusätzlich zu den Larven waren in den Bodenkannen 47 Häute von bereits geschlüpften Mücken enthalten.

Bei den Larven der Unterordnung Brachycera handelt es sich um zwei Arten der Familie Chloropidae (Halmfliegen). Im Gegensatz zu den Nematocera sind die Brachycera an der Südostküste Madagaskars häufiger in den *Nepenthes*-Kannen anzutreffen. Die gesammelten Kanneninhalte aus diesem Untersuchungsgebiet enthielten 189 Larven, wobei 92 % der Tiere aus B-Kannen stammen. Umgerechnet auf ihre Anzahl pro *Nepenthes*-Kanne enthielt jede Kanne durchschnittlich 0,4 Larven. Die Kannen der Ostküste enthielten mit



Abb. 41: Larven der Familie Chloropidae aus den Kannen von *Nepenthes madagascariensis*

durchschnittlich 0,2 Chloropidenlarven nur halb so viele Vertreter. In diesem Untersuchungsgebiet stammen 69 % der Larven aus D-Kannen.

#### 4.6. Die Beziehung zwischen Ameisen und *Nepenthes*

Bei den Ameisen (Familie: Formicidae), welche an den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet wurden, handelte es sich um folgende sechs Gattungen:

- *Aphaenogaster*
- *Camponotus* (2 Arten)
- *Crematogaster*
- *Paratrechine*
- *Pheidole*
- *Tetraponera*

Mit Ausnahme der *Paratrechine* wurden von allen Gattungen zahlreiche Vertreter als Beutetiere im Inneren der Kannenfallen gefunden. Von den *Paratrechine* konnten nur acht Vertreter gesammelt werden. Da nicht alle der erbeuteten Ameisen auf



Abb. 42: Ameise der Gattung *Aphaenogaster* an einer Kanne von *Nepenthes madagascariensis*

Gattungsebene bestimmte werden konnten, ist es möglich, dass die *Paratrechine* sich als unbestimmte Arte unter den Beutetieren befinden.

In den lebendigen Sprossabschnitten von *N. madagascariensis* wurden keinerlei Hohlräume gefunden, welche Ameisen als Behausung dienen könnten. Auch an Blättern oder Wurzeln gab es keinerlei Anzeichen dafür, dass die Pflanzen Ameisen beherbergen.

An der Südostküste wurden jedoch in 11 der 15 zurückgeschnittenen *Nepenthes*-Büsche Ameisenkolonien der Gattung *Pheidole* vorgefunden. Die Bauten der Ameisen befanden sich im Erdreich unterhalb der *Nepenthes*-Pflanzen, aber auch in abgestorbenen Pflanzenteilen. So wurden z.B. hohle, vermoderte Sprossabschnitte,

oder vertrocknete Kannen von den Ameisen bewohnt. In dem Untersuchungsgebiet an der Ostküste wiesen die acht zurückgeschnittenen *Nepenthes*-Pflanzen keine Anzeichen auf eine Ameisenkolonie auf.

## 4.7. Weitere Tierbeobachtungen

Neben den Kommensalen und den Ameisen wurden weitere Tiere an den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet, welche sich wie folgt unterteilen lassen:

### 4.7.1. Bestäuber:

Zu Beginn der durchgeführten Untersuchungen begannen die *Nepenthes* gerade zu blühen, während sie am Ende des Feldaufenthaltes kurz vor der Fruchtreife standen. Die *Nepenthes*-Blüten wurden nur selten von Bestäubern besucht. Zwei mutmaßliche Bestäuber wurden beobachtet, von den Blüten abgesammelt und in Alkohol konserviert. Bei diesen Tieren handelt es sich um eine Coleoptere aus der Familie Oedemeridae (Scheinbockkäfer) und um eine Diptere der Familie Calliphoridae (Schmeißfliegen). Darüber hinaus wurden Ameisen der Gattung *Crematogaster* an den Blüten der *Nepenthes* beobachtet. Diese wurden jedoch höchstwahrscheinlich von Nektar und Pollen der Blüten angelockt, ohne zur Bestäubung beizutragen. Die Bestäuber von *N. madagascariensis* wurden im Rahmen dieser Diplomarbeit nicht näher bearbeitet.



Abb. 43: Calliphoridae an männlichen Blüten von *Nepenthes madagascariensis*

#### 4.7.2. Fraßfeinde:

In der Region um Sainte Luce (Südostküste) wurden zwei Arten von Fraßfeinden der *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet. Zwei Käfer der Unterfamilie Eumolpinae, fraßen an den Blütenknospen der *Nepenthes*. Es wurden jedoch nur selten angefressene Blüten gefunden.

Bei der zweiten Art von Fraßfeinden handelt es sich um Schmetterlingsraupen, welche an den neu ausgetriebenen Blättern der verbrannten *Nepenthes*-Pflanzen fraßen. Die Neuaustriebe waren sehr zart und somit für Raupen leicht zu fressen. Tatsächlich waren an Untersuchungsfläche 4 in Sainte Luce 22 % der Neuaustriebe angefressen. Die härteren Blätter der Pflanzen, welche nicht durch das Feuer beschädigt worden waren, blieben dagegen unversehrt.

Im Gegensatz zu Sainte Luce gab es in Ankanin'ny Nofy (Ostküste) viele angefressene Kannenblätter. Meist waren große Löcher in den unteren Bereich der Kannen, wo sich die Kannenflüssigkeit und die Beutetiere befinden, gefressen. Diese Kannen enthielten keinerlei Verdauungsflüssigkeit mehr. Die Beutetiere waren dagegen meist noch vorhanden. Es konnte nicht festgestellt werden, welches Tier diese Schäden verursacht hat. Zum Teil wurden größere Ansammlungen von Ameisen an diesen Fraßlöchern beobachtet. Da die Lochränder zu diesem Zeitpunkt bereits eingetrocknet waren, kommen die Ameisen als Verursacher vermutlich nicht in Frage. In der Regel wiesen die oberen Kannentypen diese Fraßlöcher auf, während die Bodenkannen meist unversehrt waren. Ebenso blieben die Blattbasen unversehrt. An derselben Untersuchungsfläche waren einige der heranreifenden Früchte ebenfalls angefressen. Möglicherweise handelte es sich um den gleichen Verursacher.

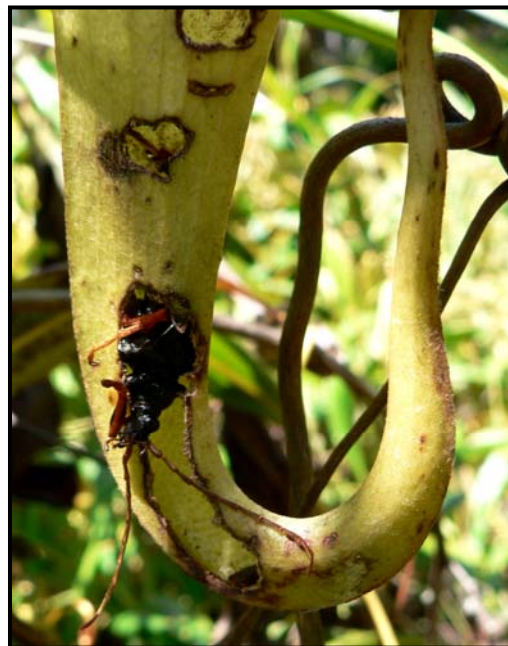


Abb. 44: Angefressene Kanne von *N. madagsacariensis* mit Beutetier



#### 4.7.3. Wirbeltiere:

Neben den Wirbellosen (Invertebrata), wurden auch einige Wirbeltiere (Vertebrata) an den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet. Besonders an der Ostküste konnten Taggeckos der Gattung *Phelsuma* oft dabei beobachtet werden, wie sie den Nektar von Peristom und Deckelunterseite der *Nepenthes*-Kannen leckten. Geckos wurden jedoch nicht unter den gesammelten Kanneninhalten gefunden und zählen somit nicht zu den Beutetieren der *Nepenthes*.

An der Südostküste dagegen wurden mehrfach Frösche der Art *Heterixalus boettgeri* (pers. Mitt. Dr. F. Glaw) an den *Nepenthes*-Kannen beobachtet. Eine direkte Verbindung zwischen Frosch und Pflanze konnte nicht beobachtet werden.

In beiden Gebieten wurden Schlangen gesichtet, welche sich innerhalb und außerhalb der *Nepenthes*-Büsche aufhielten. Auch hier konnte kein direkter Bezug zu den *Nepenthes* beobachtet werden.



Abb. 45: *Heterixalus boettgeri* an einer D-Kanne von *N. madagascariensis*

---

## 5. Diskussion

### 5.1. Einfluss des Störungsgrades

Bei keinem der Untersuchungsgebiete handelt es sich um ein ungestörtes Habitat. Selbst auf der Untersuchungsfläche innerhalb des Reserve d'Ankanin'ny Nofy an der Ostküste Madagaskars wird der anthropogene Einfluss in Form von Beweidung deutlich. Auch die anderen Untersuchungsflächen zeigten Spuren von Holzschlag, Beweidung und anthropogen verursachten Feuern. Darüber hinaus wird der Störungsgrad der Untersuchungsflächen in der Zusammensetzung der Vegetation deutlich. Sowohl in Mandena (Südostküste), als auch an der Ostküste ist die australische Gattung *Melaleuca* weit verbreitet. Der kosmopolitische Farn *Pteridium aquilinum* gilt nach RAUH (1973) als „typische Kahlschlagpflanze“. Er ist sowohl in Sainte Luce (Südostküste), als auch in Ankanin'ny Nofy (Ostküste) vertreten. In beiden Untersuchungsgebieten ist die ebenfalls kosmopolitische Art *Cyperus esculentus* präsent. Ob die beiden letztgenannten Arten auch in Mandena vorkamen, ließ sich nach dem Feuer (04.-12.11. 2005) nicht mehr feststellen.

Die Küstenwälder, welche natürlicherweise die gesamte Ostküste Madagaskars säumen würden, stocken auf sandigen Ebenen. Nach der Zerstörung dieser Wälder werden sie durch Grasebenen oder niedriges *Erica*-Gebüsch ersetzt (RAUH 1973). Auch die weitläufigen *Erica*-Heiden in Sainte Luce (Südostküste) sind höchstwahrscheinlich auf das Verschwinden der natürlichen Wälder zurückzuführen. Besonders zur Brennholzgewinnung werden in diesem Gebiet zahlreiche Bäume gefällt, so dass heute nur vereinzelte Waldfragmente erhalten sind. Durch eine Mykorrhiza-Symbiose ist die Gattung *Erica* in der Lage, die zurückbleibenden, nährstoffarmen Quarzsandebenen zu besiedeln. In den Übergangsbereichen am Rande einer *Erica*-Heide bildet *Nepenthes madagascariensis* oftmals große Bestände aus. Innerhalb der Heiden kommt *Nepenthes* jedoch nicht vor. Die Transekte an den vier Untersuchungsflächen an der Südostküste zeigen, dass *N. madagascariensis* innerhalb der Transektflächen einen anderen Bereich besiedelt, als *E. floribunda* (siehe unten). In dem Transekt auf Untersuchungsfläche 2, welcher von *E. floribunda* dominiert wird, erreicht *N. madagascariensis* den geringsten Deckungsgrad in diesem Untersuchungsgebiet. Andererseits wächst *N.*

*madagascariensis* auch nicht innerhalb der Wälder, sondern in der Regel auf offenen Sumpfflächen. Teilweise grenzen diese an Waldränder, wo sie an den Bäumen empor klettert. Die Zerstörung der Wälder betrifft somit nicht unmittelbar den Lebensraum der *Nepenthes*. Langfristig betrachtet würde sich die Abwesenheit der Wälder jedoch sicherlich auch auf die Küstensümpfe und somit auf die *Nepenthes*-Bestände auswirken. Folgt den Wäldern eine reine *Erica*-Heide, wäre dies zum Nachteil der *Nepenthes*.

An der Ostküste bildet die Gattung *Erica* ebenfalls Reinbestände, jedoch von weitaus geringeren Ausmaßen. An ihrer Stelle werden die gerodeten Flächen in diesem Gebiet durch die neophytischen Gattungen *Melaleuca* und *Grevillea* besiedelt.

Beweidung, wie sie auf Untersuchungsfläche 1 an der Ostküste vorkam, scheint ebenfalls einen negativen Effekt auf die *Nepenthes*-Bestände zu haben. Auf dieser Untersuchungsfläche erreicht *N. madagascariensis* den geringsten Deckungsgrad innerhalb der sechs Transektflächen. Durch die Karnivorie hat *N. madagascariensis* in oligotrophen Habitaten einen Vorteil gegenüber anderen Pflanzen, da ihr eine zusätzliche Nährstoffquelle in Form der erbeuteten Tiere zur Verfügung steht. Bei einer Eutrophierung des Untergrundes durch Beweidung, ist sie möglicherweise nicht konkurrenzfähig.

Im Gegensatz zu den vorher genannten Störungen, könnte Feuer einen positiven Effekt auf die *Nepenthes*-Bestände haben. Die Untersuchungen zeigten, dass über 90 % der bearbeiteten *Nepenthes*-Pflanzen drei Monate nach dem Feuer wieder ausgetrieben waren. Andere Pflanzenarten (z.B. *E. floribunda*) schienen das Feuer oftmals nicht überlebt zu haben (siehe Kapitel 5.1.1. Auswirkungen von Feuer).

### 5.1.1. Transektflächen

Im folgenden Text wird auf einzelne Arten genauer eingegangen, welche sich durch ihr häufiges Auftreten in einem oder mehreren Transekten hervorgehoben haben.

Unter den holzigen Begleitarten von *Nepenthes madagascariensis* ist die auf Madagaskar endemische *Hibbertia coriacea* die einzige, welche an allen Untersuchungsflächen innerhalb der *Nepenthes*-Bestände vorkam. Sie ist in fünf von sechs Transekten vertreten. Auf Untersuchungsfläche 1 an der Ostküste befand sie sich nicht innerhalb der Transektfläche, war jedoch auch in diesem Gebiet präsent. Auf der selben Untersuchungsfläche ist auch *N. madagascariensis* weit seltener

vertreten und weist den geringsten Deckungsgrad im Vergleich zu den anderen Transekten auf.

*Erica floribunda* kommt in Sainte Luce (Südostküste) ebenfalls sehr häufig zusammen mit *N. madagascariensis* vor. Das gemeinsame Vorkommen der beiden Arten erklärt sich dadurch, dass beide in der Lage sind, nährstoffarme Böden zu besiedeln (erstere durch Mykotrophie und *Nepenthes* durch Karnivorie). Dennoch deutet ihre Verteilung innerhalb der Transekte auf unterschiedliche Optima der Standortbedingungen hin. Auf Untersuchungsfläche 1 (Südostküste) besiedelt *E. floribunda* besonders den mittleren Teil des Transektes, während *N. madagascariensis* sowohl im oberen Bereich (Waldrand), als auch im unteren Abschnitt (Beginn eines Küstensumpfes) besonders häufig vertreten ist. Der Transekt auf Untersuchungsfläche 2 (Südostküste) ist vollständig von *E. floribunda* besiedelt. An diesem Untersuchungsgebiet bedeckt *N. madagascariensis* nur 17,5 % der Transektfläche, was dem zweitgeringsten Deckungsgrad innerhalb der sechs Transekte entspricht. Auf den Untersuchungsflächen 3 und 4 (Südostküste) wachsen beide Arten eher neben- als miteinander. In einem Bereich des Transektes ist die eine Art häufig vertreten, in einem angrenzenden Abschnitt die andere. An der Ostküste ist *E. floribunda* nicht auf den Transektflächen vertreten. Im Umfeld der Untersuchungsflächen befinden sich ebenfalls Bestände dieser Art, welche sich jedoch nicht mit den *Nepenthes*-Beständen vermischen. Vielmehr grenzen sie an die *Nepenthes*-Bestände, wie es auch auf den Untersuchungsflächen 3 und 4 (Südostküste) der Fall ist.

*Ravenala madagascariensis* und die Gattung *Pandanus* sind in beiden Untersuchungsgebieten häufig vertreten. Ihre geringe Präsenz innerhalb der Transekte lässt sich wie bei *E. floribunda* durch abweichende Standortoptima erklären. Alle drei besiedeln die Küstensümpfe bei Sainte Luce (Südostküste), wobei erstere im Inneren der Sümpfe häufiger vertreten sind, während *N. madagascariensis* eher in den Randgebiete der Sümpfe auftritt. Dies wird besonders an Untersuchungsfläche 4 (Südostküste) deutlich. Während der obere Bereich des Transektes (Sumpf) von *R. madagascariensis* dominiert wird, besiedelt *N. madagascariensis* den angrenzenden Bereich im mittleren Abschnitt des Transektes, welcher den Übergang zu einer Heidelandschaft darstellt. Erstere kommt in drei

weiteren Transekten durch je einen Vertreter zusammen mit *N. madagascariensis* vor. Obwohl weder *R. madagascariensis*, noch die Gattung *Pandanus* in dem Transekt an Untersuchungsfläche 2 (Ostküste) vertreten sind, wird gerade diese Untersuchungsfläche am Ufer des Sees Antsangira von allen dreien sehr zahlreich besiedelt. Die stärkere Durchmischung der drei Gattungen in diesem Gebiet lässt sich darauf zurückführen, dass die schmalere Ufervegetation eine Zonierung, wie sie in den quadratkilometergroßen Sümpfen vorliegt, nicht zulässt.

Die Gattung *Pandanus* ist an der Südostküste ausschließlich in dem Transekt auf Untersuchungsfläche 4 vertreten, wo sie im oberen Teil des Transektes zusammen mit *R. madagascariensis* vorkommt. Während die Gattung *Pandanus* in diesem Transekt nur durch ein Exemplar vertreten ist, kommt sie auf Untersuchungsfläche 1 an der Ostküste mit 16 Exemplaren sehr häufig vor. Diese Untersuchungsfläche unterscheidet sich von den anderen zusätzlich durch das vermehrte Auftreten von *Tristemma virusanum* und dem geringen Anteil der *Nepenthes* an der Gesamtvegetation. *N. madagascariensis* bedeckt 9,5 % dieser Transektfläche, was dem geringsten Deckungsgrad dieser Art innerhalb der sechs Transekte entspricht. Da in diesem Habitat Spuren der Beweidung sichtbar waren, was auf eine Eutrophierung des Untergrundes schließen lässt, sind unterschiedliche Nährstoffansprüche der Pflanzen eine mögliche Erklärung für ihre ungleiche Verteilung innerhalb der Untersuchungsgebiete.

Die Begleitvegetation wurde in dieser Arbeit nur nebensächlich bearbeitet. Um genaue Aussagen über die Zusammenhänge der Vegetationsverteilung machen zu können sind weiterführende Untersuchungen notwendig.

### **5.1.2. Auswirkungen von Feuer**

Auf Untersuchungsfläche 4 waren nach drei Monaten alle verbrannten *Nepenthes* wieder ausgetrieben, während an Untersuchungsfläche 1 sechs Pflanzen keine Neuaustriebe aufwiesen. Es ist anzunehmen, dass diese sechs Pflanzen tatsächlich in Folge des Feuers abgestorben sind. Gleichzeitig kann noch nicht ausgeschlossen werden, dass sie nur etwas mehr Zeit brauchen um sich von dem Feuer zu erholen und neu auszutreiben.

Die Blätter der Neuaustriebe befinden sich in einem ähnlichen Entwicklungsstadium wie Folgeblätter, kurz nach der Keimung. Auch bei diesen sehr jungen Blättern wird noch kein Blattstiel ausgebildet und sie sind fragiler als die älteren Blätter. Allerdings ist bei den Folgeblättern, die Kanne ist im Verhältnis zur Blattbasis größer. Somit würden sich die Blätter der Neuaustriebe in einem niederen Entwicklungsstadium befinden, als sind die Blätter vergleichbarer Größe von unbeschädigten Jungpflanzen.

Auf Untersuchungsfläche 3 weisen die Pflanzen Spuren eines lange zurückliegenden Feuers auf. Die Blätter der völlig erholten *Nepenthes*-Pflanzen unterscheiden sich nicht von denen unbeschädigter Pflanzen. Diese Beobachtung legt nahe, dass sich auch die zukünftigen Blätter der neuaustreibenden Pflanzen in den gewohnten Größenverhältnissen entwickeln werden.

Die Funktion der blattförmigen Basis der *Nepenthes*-Blätter ist die Betreibung der Photosynthese. Die zur Kannenfalle umgebildete Blattlamina hat dagegen zur Aufgabe, Insekten zu fangen. Durch diese zusätzliche Nährstoffquelle ist es der Pflanze möglich, an Standorten zu wachsen, die für viele andere Pflanzen zu nährstoffarm sind. Nach einem Feuer wird der Boden durch die freigesetzten Nährstoffe der verbrannten Pflanzen kurzfristig angereichert. Die *Nepenthes*-Pflanzen haben kurz nach dem Feuer somit keine Nährstoffprobleme und können es sich leisten, die Ausbildung der Kannen zu vernachlässigen. Umso wichtiger ist es jedoch, Photosynthese zu betreiben. Durch Assimilation werden Zucker produziert, welche Energie für die Regeneration nach dem Feuer liefern. Dieser Prozess wird durch das verstärkte Wachstum der Blattbasis gefördert. Dabei wird weniger Wert auf die Ausbildung von Strukturfasern gelegt, was die neuen Blätter wiederum schutzloser gegen Fraßfeinde macht (siehe 5.5. Weitere Tierbeobachtungen).



Abb. 46: *Erica floribunda* ca. 1 Monat nach einem Feuer

Die Kontrolle der verbrannten Pflanzen innerhalb der Transekte an den Untersuchungsflächen 1, 2 und 4 an der Südküste hat gezeigt, dass drei Monate nach dem Feuer alle *Nepenthes* neu ausgetrieben sind, während *Erica floribunda* das Feuer meist nicht überlebt hat. Die Fähigkeit der *Nepenthes*, sich nach einem Feuer schnell wieder zu regenerieren, könnte ein Grund dafür sein, weshalb *N. madagascariensis* Massenbestände bildet, während die meisten asiatischen Arten eher vereinzelt vorkommen.

## 5.2. Eigenschaften der *Nepenthes*-Kannen

### 5.2.1. UV-Musterung von *Nepenthes madagascariensis*

Durch die UV-Absorption des Kannenäußeren hebt sich ein Großteil der Kannen von *Nepenthes madagascariensis* im ultravioletten Lichtbereich kaum von ihrer Umgebung ab. Der Bereich der Kannenöffnung wird durch den Glanz des Peristoms und die UV-reflektierende Innenseite der Kannen jedoch deutlich hervorgehoben. Die Aufmerksamkeit von Beutetieren, welche UV-Licht wahrnehmen, wird somit direkt auf die Fallenöffnung gelenkt. Gleichzeitig sind die Ausmaße der Kanne in diesem Lichtbereich schwer zu erkennen. Indem sich die Öffnung durch UV-Reflexion hervorhebt und in diesem Bereich zusätzlich Nektar produziert wird, macht sich die Kanne dieselben Anlockungsmethoden zu Nutze, wie viele Blüten. Der untere Bereich der Kanne, welcher einen Großteil der *Nepenthes*-Falle ausmacht, ist im UV-Licht schlecht zu erkennen. Möglicherweise übersehen potentielle Beutetiere den unteren Bereich der *Nepenthes*-Kannen, während sie den oberen als Blüte wahrnehmen.

Die UV-Musterung der Kannen von *N. madagascariensis* entspricht laut GLOßNER der von *N. alata* (GLOßNER 1992). JOEL et al. (1985) stellten dagegen bei einer nicht näher bestimmten *Nepenthes*-Art keinerlei UV-Musterungen fest. Die UV-Musterung der *Nepenthes*-Kannen scheint somit zwischen den verschiedenen Arten zu variieren.

GLOßNER (1992) stellte fest, dass sich die Stigmata weiblicher Blüten von *N. alata* durch UV-Reflexion von den absorbierenden Tepalen abheben. Die unterschiedlichen Größenverhältnisse von Stigmata und der ebenfalls reflektierenden Fallenöffnung könnten zum Schutz der Bestäuber dienen, welche Blüten und Fallen

auf diese Weise besser unterscheiden können. Die Blüten von *N. madagascariensis* scheinen nur ein schwaches bis gar kein UV-Muster aufzuweisen. In Folge von starkem Wind und langer Belichtungszeit wurden die Aufnahmen der Blüten unscharf. Möglicherweise wurde das UV-Muster der Blüten auf Grund der eingeschränkten Qualität der Bilder undeutlich.

### 5.2.2. Standortabhängigkeit der Kannengrößen

Die Kannengrößen an den sechs verschiedenen Untersuchungsflächen lassen sich in zwei Gruppen einteilen. Da sich die Untersuchungsflächen, an denen die Kannen der gleichen Größenordnung gemessen wurden, sehr ähnlich sind, scheint ein Zusammenhang zwischen den Größen der *Nepenthes*-Kannen und den Standortbedingungen zu bestehen. Mögliche Ursachen, welche Auswirkungen auf die Kannengrößen haben könnten, sind der Nährstoffgehalt des Bodens und die zur Verfügung stehende Wassermenge.

Da keine Bodenanalysen durchgeführt wurden, kann der Nährstoffgehalt des Untergrundes nur an Hand des Vorkommens bestimmter Zeigerarten abgeschätzt werden. Die Vertreter der Familie Ericaceae sind dank ihrer Mykorrhizie zur Besiedelung extrem nährstoffarmer Böden fähig (SITTE et al. 2002). Der Pilz vergrößert die Wurzeloberfläche, was eine erhöhte Nährstoffaufnahme aus dem Boden ermöglicht. Zudem versorgt er die Pflanze mit zusätzlichem Stickstoff, während er von der Pflanze Assimilate erhält. Auch die Karnivorie ermöglicht es den Pflanzen an Standorten zu wachsen, welche für andere Pflanzen zu nährstoffarm sind. Begleitarten auf den drei Untersuchungsflächen mit kleinerkannigen *Nepenthes* waren hauptsächlich typische Anzeiger nährstoffarmer Verhältnisse aus den Gattungen *Drosera* und *Utricularia*, während die Phytozönose der drei anderen Flächen auf eutrophere Verhältnisse hinweist.

Es wäre ebenfalls anzunehmen, dass die *Nepenthes*-Bestände kleinere Kannen ausbilden, wenn sie auf nährstoffreicheren Böden wachsen, da sie weniger auf zusätzliche Nährstoffe durch Beutetiere angewiesen wären. In diesem Fall müssten ausschließlich die Kannen kleiner werden, während die Photosynthese betreibenden Blattbasen gleich groß bleiben. Die *Nepenthes* an den Untersuchungsflächen 2, 4 und 6 bilden jedoch nicht nur kleinere Kannen, sondern auch kleinere Blattbasen aus, was gegen einen höheren Nährstoffgehalt des Bodens spricht.



Ein weiterer Faktor, welcher die Kannengröße beeinflussen könnte, ist die der Pflanze zur Verfügung stehende Wassermenge. Da kleinere Kannen nur mit einer geringeren Flüssigkeitsmenge befüllt werden brauchen, würden sich diese an trockenen Standorten anbieten. Auf den Untersuchungsflächen 2, 4 und 6 wachsen die *Nepenthes* mit kleineren Kannen in vereinzelt, kleinen *Sphagnum*-Polstern auf einer Quarzsandfläche. Auf dem sandigen Untergrund läuft das Regenwasser sehr schnell ab und die *Nepenthes* verfügen nicht über ein ausgedehntes Wurzelsystem, mit dem sie in größere Tiefen bis zum Grundwasser vordringen könnten. Bei den anderen drei Untersuchungsflächen, auf denen die *Nepenthes* größere Kannen ausbilden, handelt es sich um Küstensümpfe oder sumpfige Ufervegetation (Ostküste). Auf diesen Flächen wachsen die *Nepenthes* in einem großen zusammenhängenden *Sphagnum*-Polster. Dieses sorgt dafür, dass den Pflanzen auch in niederschlagsärmeren Jahreszeiten ausreichend Wasser zur Verfügung steht. Zusätzlich ist die Vegetation an diesen drei Untersuchungsflächen üppiger, wodurch der Untergrund beschattet und die Verdunstung gehemmt wird.



Abb. 47: Eine B-Kanne von *Nepenthes madagascariensis* zusammen mit *Drosera spec.* und *Urticularia spec.*

Wahrscheinlich korreliert die Größe der *Nepenthes*-Kannen mit dem Nährstoffgehalt des Bodens und der zur Verfügung stehenden Wassermenge. Um diesbezüglich eindeutige Aussagen treffen zu können sind genauere Untersuchungen der Standortbedingungen notwendig.

## 5.3. Beutespektrum

### 5.3.1. Das Beutespektrum von *Nepenthes madagascariensis*

Die Inhalte der 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis* enthielten Beutetiere aus 21 Tierordnungen. Das Beutespektrum dieser madagassischen *Nepenthes*-Art ist somit sehr breit gefächert. Rund 98 % der Beutetiere gehören zu den drei Ordnungen Hymenoptera (Hautflügler), Coleoptera (Käfer) und Diptera (Zweiflügler).

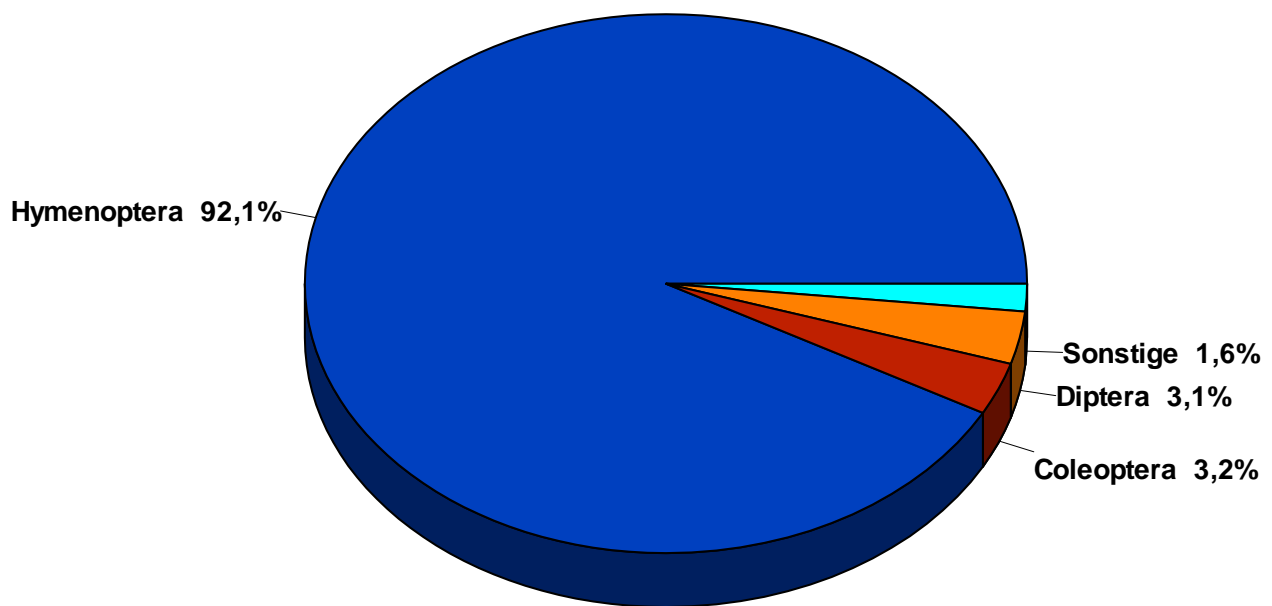


Abb. 48: Prozentualer Anteil der Tierordnungen an der Gesamtbeute aus 642 Kannen von *Nepenthes madagascariensis* nach Individuenzahlen

Auf Grund ihrer Häufigkeit und demzufolge ihrer Bedeutung für die *Nepenthes*, lassen sich die Beutetiere in drei Gruppen unterteilen:

- |    |                        |  |
|----|------------------------|--|
| 1. | > 1.000 Individuen:    | Hymenoptera (Hautflügler)<br>Coleoptera (Käfer)<br>Diptera (Zweiflügler)                                       |
| 2. | 10 – 1.000 Individuen: | Lepidoptera (Schmetterlinge)<br>Diplopoda (Tausendfüßler)<br>Araneae (Webspinnen)<br>Rhynchota (Schnabelkerfe) |

## 3. 1 – 10 Individuen:

Orthoptera (Heuschrecken)  
 Blattodea (Schaben)  
 Mantodea (Gottesanbeterinnen)  
 Collembola (Springschwänze)  
 Acari (Milben)  
 Planipennia (Netzflügler)  
 Thysanoptera (Fransenflügler)  
 Trichoptera (Köcherfliegen)  
 Opiliones (Weberknechte)  
 Dermaptera (Ohrwürmer)  
 Pseudoscorpiones (Pseudoskorpione)  
 Phasmatodea (Stabheuschrecken)  
 Gastropoda (Schnecken)

Gruppe 1 stellt wie bereits erwähnt 99 % der gesammelten Beutetiere. Innerhalb dieser Gruppe gehören 94 % der Beutetiere zur Ordnung der Hymenoptera, wobei innerhalb dieser Ordnung wiederum 99,6 % in die Familie der Formicidae (Ameisen) gehören. Ohne die Formicidae wären die Hymenoptera mit 180 Individuen unter den Beutetieren vertreten und würden somit in Gruppe 2 fallen. Es ist anzunehmen, dass die Vertreter von Gruppe 1 sich gezielt den *Nepenthes*-Kannen nähern, weil sie durch den Nektar, oder die Tiere in den Kannen angelockt werden.

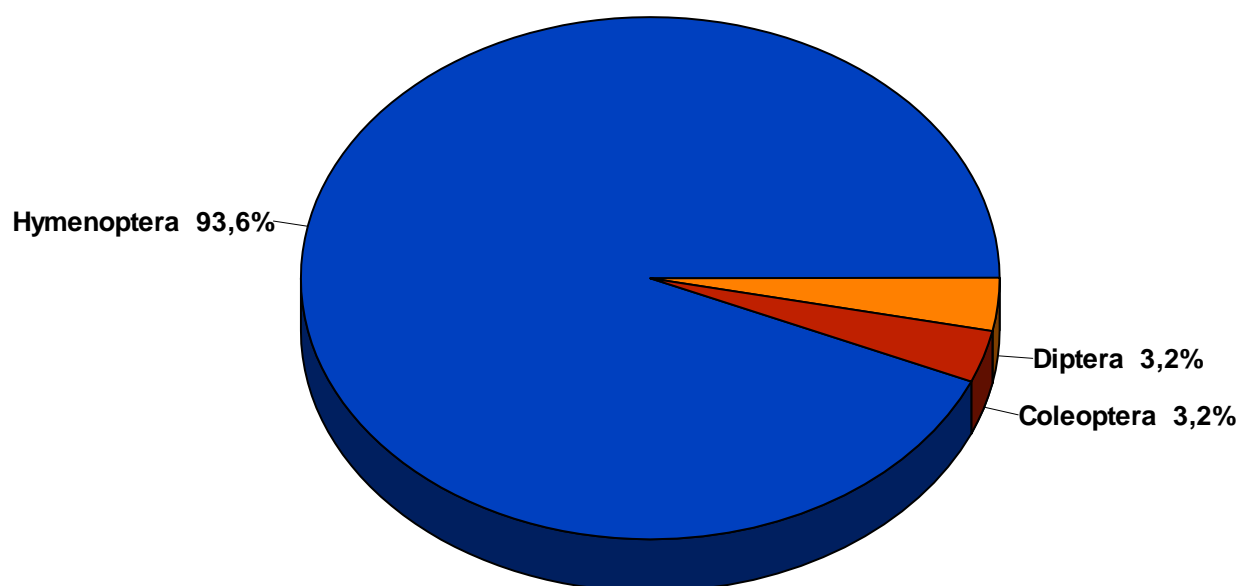


Abb. 49: Gruppe 1: Prozentualer Anteil der Tierordnungen nach Individuenzahlen

Die Vertreter von Gruppe 2 sind ebenfalls relativ häufig in den *Nepenthes*-Kannen vertreten. Sie wurden in beiden Kannentypen und mit Ausnahme der Diplopoda an beiden Untersuchungsgebieten erbeutet, wodurch sie zu einem festen Bestandteil des Beutespektrums von *N. madagascariensis* werden. Zusammen machen sie jedoch nur 1 % der Gesamtbeute aus. Die meisten der Vertreter dieser Ordnungen nähern sich den Fallen vermutlich gezielt, weil sie von den Kannen (Nektar) oder ihrem Inhalt angelockt werden. Andere Vertreter wie die bodenlebenden Polydesmida (innerhalb der Diplopoda) können versehentlich in die Kannen gefallen sein.

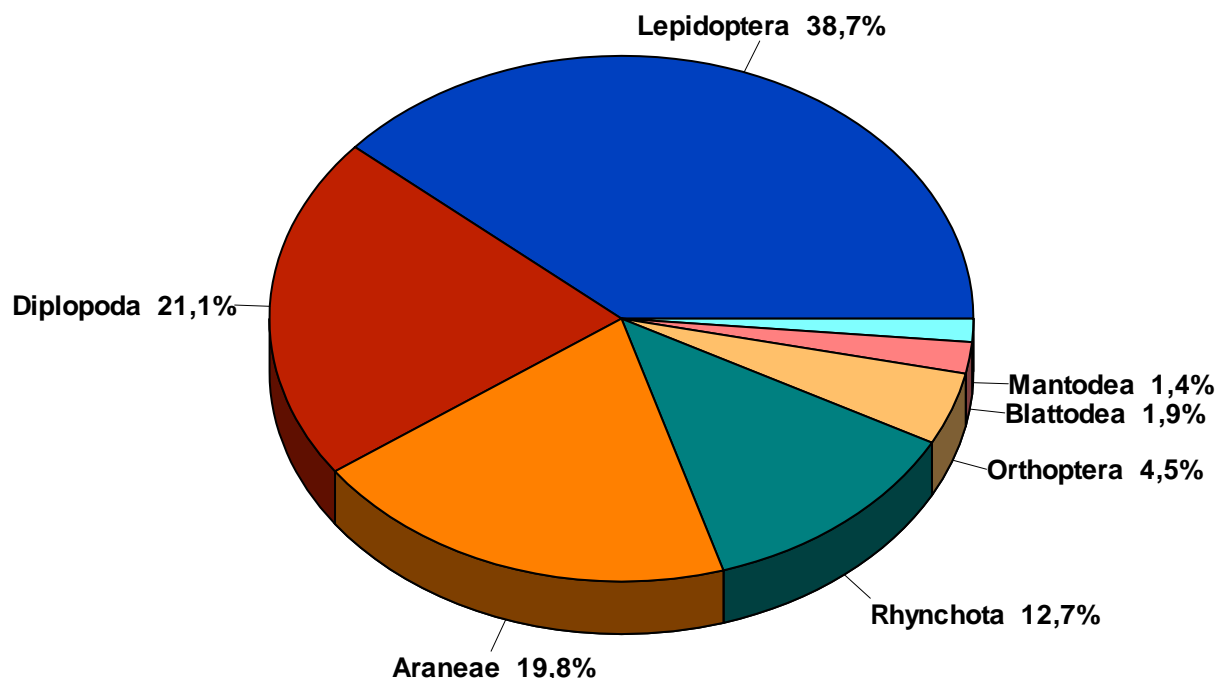


Abb. 50: Gruppe 2: Prozentualer Anteil der Tierordnungen nach Individuenzahlen

Gruppe 3 enthält die Ordnungen deren Vertreter weniger als 10-mal unter den Beutetieren vertreten sind. Alle dieser Ordnungen sind nur in einem der beiden Kannentypen und / oder der beiden Untersuchungsgebiete vertreten. Die meisten Beutetiere aus Gruppe 3 sind wahrscheinlich versehentlich in die Kannen geraten und machen rund 0,01 Prozent an der Gesamtbeute aus.

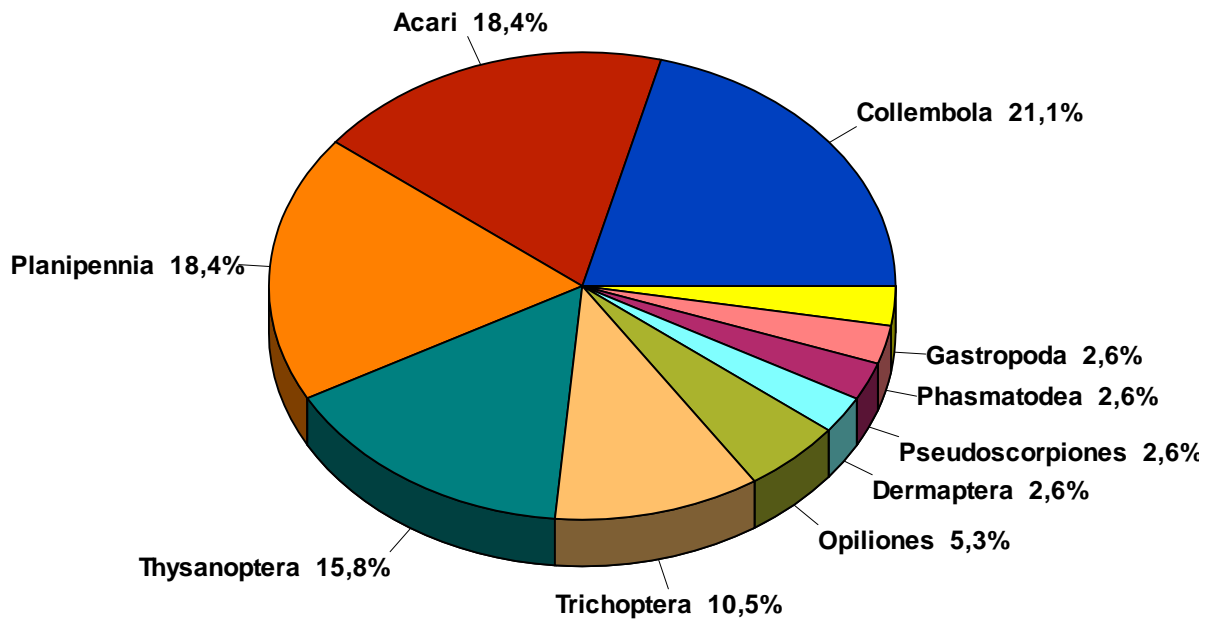


Abb. 51: Gruppe 3: Prozentualer Anteil der Tierordnungen nach Individuenzahlen

Bei diesen und allen folgenden Angaben muss berücksichtigt werden, dass ausschließlich mit der Individuenzahl der Beutetiere gearbeitet wurde. Exakterweise müsste zwischen der absoluten Individuenzahl und dem Anteil der Tiergruppen an der Gesamtmasse der Beute unterschieden werden. So ist die Familie der Formicidae (Ameisen) mit Abstand am häufigsten in den *Nepenthes*-Kannen enthalten, zählt jedoch gleichzeitig zu den kleinsten Beutetieren. Andere Beutetiere sind meist größer, dafür jedoch seltener vertreten. Einige besonders große Exemplare, mit einer Körperlänge von ca. 5 cm oder größer, gehören zu den Ordnungen der Hymenoptera, Coleoptera und Diplopoda. Diese Tiere machen einen größeren Anteil an der Gesamtmasse der Beutetiere aus als eine entsprechende Anzahl von Ameisen, waren jedoch seltener vertreten.

Insgesamt entspricht das Verhältnis der Individuenzahlen der Beutetiere annähernd dem ihres Anteils an der Gesamtmasse. Der größte Unterschied besteht im Verhältnis der Formicidae zu den übrigen Beutetieren. Sie machen zwar entsprechend ihrer Individuenzahl auch den größten Anteil an der Biomasse aus, aber der Abstand zu den anderen Tierordnungen ist deutlich geringer.

Die Beutetiere der *Nepenthes* wurden in einer Zeitspanne von drei Monaten gesammelt (Nov. 2005 – Feb. 2006). Es ist zu berücksichtigen, dass die Emergenz-Periode vieler Arten auch in den Tropen auf eine bestimmte Zeitspanne beschränkt

ist. Möglicherweise überschneidet sich der Sammelzeitraum mit dem Emergenz-Peak verschiedener Arten, weshalb sie in diesem „Zeitfenster“ besonders häufig von den *Nepenthes*-Kannen erbeutet wurden. Umgekehrt könnten einige Arten, welche sich nur sehr selten unter den Beutetieren befanden, zu einer anderen Jahreszeit öfter erbeutet werden. Um jahreszeitliche Differenzen im Beutespektrum von *N. madagascariensis* minimieren zu können, müsste somit über ein ganzes Jahr verteilt gesammelt werden.

Den *Nepenthes* stehen verschiedene Möglichkeiten zur Verfügung, Beutetiere in ihre Fallen zu locken. Die meisten Beutetiere wurden mit Sicherheit von dem an den Kannen sezernierten Nektar angelockt. Eine Vielzahl von Tieren konnte dabei beobachtet werden, wie sie sich gezielt den Nektardrüsen an Peristom und Deckel, seltener im Bereich der Flügelleisten, zuwandten. Bei den beobachteten Tieren handelt es sich um Vertreter der Ordnungen Hymenoptera (inkl. Formicidae), Coleoptera, Diptera, Lepidoptera und Diplopoda. RATSIRASON & SILANDER (1996) stellen fest, dass *N. madagascariensis* Alkaloide und ätherische Öle produziert, welche sich in Blattgewebe, Nektar und Kannenflüssigkeit befinden. Diese Stoffe dienen dazu die angelockten Tiere zu desorientieren und so dazu zu bringen, in die Fallen zu stürzen. In dem Nektar stellten RATSIRASON & SILANDER jedoch keinen signifikanten Ethanolgehalt fest. Zusätzlich geht von den Pflanzen ein typischer Geruch aus (RATSIRASON & SILANDER 1996), welcher vermutlich ebenfalls der Anlockung von Beutetieren dient. JOEL (1988) schreibt, die Anlockungsstrategie der Gattung *Nepenthes* besteht darin, eine Blüte zu imitieren. Tatsächlich weisen auch die gelbgrünen D-Kannen von *N. madagascariensis* in Verbindung mit Duft und Nektar eine gewisse Ähnlichkeit zu Blüten auf.

Bei vielen Beutetieren handelt es sich um karnivore Arten, so z.B. bei den Ordnungen Araneae und Mantodea, sowie bei einigen Vertretern der Formicidae, Coleoptera, Rhynchota. Diese werden entweder von den Beutetieren in der Kanne angelockt oder durch Tiere, welche sich auf Nektarsuche an der Kanne aufhalten. Bei der Jagd auf diese Tiere sind sie vermutlich ins Kanneninnere abgerutscht. Eine weitere Möglichkeit ist, dass sie die aquatischen *Nepenthes*-Bewohner (Milben, Dipterenlarven) jagten. RATSIRASON & SILANDER (1996) schreiben, dass besonders Ameisen Jagd auf aquatische Organismen in der Kannenflüssigkeit machen.

Einige Beutetiere wurden vermutlich weder durch die Kannen, noch durch deren Inhalt angelockt worden. Stattdessen nähern sie sich ihnen zufällig und rutschen ins Kanneninnere ab. Teilweise sind die Bodenkannen bis kurz unterhalb des Peristoms in ein Moospolster eingelassen. Dieser Umstand könnte dazu beitragen, dass die Tiere in die *Nepenthes*-Kannen fallen, während die sich über den Untergrund fortbewegen. Diese Begründung trifft vermutlich besonders auf die flugunfähigen



Abb. 52: Zwei Bodenkannen von *N. madagascariensis* in einem *Sphagnum*-Polster

Beutetiere aus den B-Kannen zu. Besonders die Anwesenheit selten erbeuteter Tiere wie die Ordnungen der Dermaptera, Pseudoscorpiones und Phasmatodea lässt sich so erklären. Bodenkannen könnten für eine Höhle gehalten werden, so dass einige Tiere auf der Suche nach einem geeigneten Unterschlupf in das Kanneninnere gelangen.

An der Ostküste besteht zusätzlich die Möglichkeit, dass einige Tiere in die Kannen gespült werden, wenn die Pflanze vom ansteigenden Seespiegel überflutet wird (siehe 5.2.2. Insektenlarven als Beutetiere). Dies war vermutlich bei den erbeuteten Köcherfliegenlarven der Fall. Der Vertreter der Klasse Gastropoda konnte leider nicht näher bestimmt werden. Handelt es sich um ein aquatisch lebendes Tier, so könnte seine Anwesenheit in der Kanne ebenfalls mit einem Anstieg des Seespiegels begründet werden.

Im folgenden Text werden die sieben häufigsten Beutetierordnungen genauer erörtert.

Mit rund 93 % ist die Ordnung der Hymenoptera mit Abstand am häufigsten unter den gesammelten Beutetieren vertreten. Innerhalb der Hymenoptera sind die einzelnen Familien sehr ungleich vertreten. Wie bereits erwähnt gehören 99,6 % der Hymenoptera zur Familie der Formicidae (Ameisen). Die Ameisen können sehr zahlreich an den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet werden. Meist halten sie sich im

Bereich der Nektardrüsen an Peristom und Kannendeckel auf. An beschädigten Kannen, welche über keinerlei Kannenflüssigkeit mehr verfügen, wurden oftmals große Ansammlungen der Gattung *Crematogaster* beobachtet. Diese Tiere ernährten sich offensichtlich teilweise von den Beutetieren der beschädigten Kanne. Dieselbe Gattung wurde zusammen mit der Gattung *Campanotus* auch an männlichen *Nepenthes*-Blüten beobachtet, wo sie sich vermutlich am Pollen gütlich tat. Auch andere karnivore Ameisengattungen waren unter den gesammelten Beutetieren vertreten. Die Gattung *Pheidole* weist eine besonders enge Beziehung zu den *Nepenthes* auf, da sie ihre Nester bevorzugt unterhalb der *Nepenthes* errichtet und teilweise abgestorbenen Pflanzenteile bewohnt. Gleichzeitig zählt sie jedoch zu den häufigsten Beutetieren der *Nepenthes*. Trotz ihrer geringen Größe von durchschnittlich etwa 4 mm machen die Ameisen auch auf Grund ihrer Masse einen Großteil der Beutetiere aus. In Bezug auf die Biomasse der Beutetiere ist der Abstand zwischen Ameisen und den übrigen Hymenopteren jedoch geringer als an Hand der Individuenzahlen.

Die übrigen Hymenoptera, welche nicht zur Familie der Formicidae gehören, machen mit 0,4 % der Gesamtbeute einen wesentlich geringeren Anteil an den Beutetieren aus. Zahlreiche Vertreter der Hymenoptera konnten beobachtet werden, wie sie gezielt die Nektarquellen der *Nepenthes*-Kannen aufsuchten. Obwohl die Hymenoptera (ohne Formicidae) im Vergleich zu den Coleoptera oder Diptera relativ selten erbeutet wurden, können sie sich in Bezug auf ihre Biomasse durchaus mit diesen Ordnungen messen. Die Grabwespen der Gattung *Sphecius* gehören mit einer Körperlänge von ca.

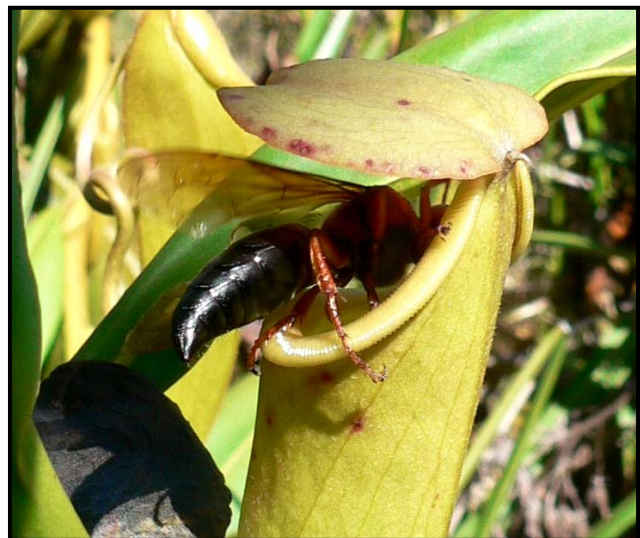


Abb. 53: *Sphecius spec.* an einer Kanne von *N. madagascariensis*

5 cm und einer Breite von ca. 1 cm zu den größten Beutetieren. Diese sind in den Kannen der Ostküste mit 21 Tieren vertreten. Auch andere Gattungen der Hymenoptera erreichten eine Länge von bis zu 5 cm, sind jedoch filigraner gebaut.



Die Ordnung der Coleoptera (Käfer) macht 3 % der Beutetiere aus und ist damit die zweithäufigste Tierordnung unter den Beutetieren (1552 Individuen). 79 % der Käfer gehören zur Familie der Chrysomelidae, somit ist der Anteil der verschiedenen Käferfamilien am Beutespektrum der *Nepenthes* sehr unterschiedlich. Erstaunlich ist, dass 70 % der erbeuteten Käfer aus einer Probe stammen, welche im November 2005 in Sainte Luce (Südostküste) gesammelt wurde. Diese Probe enthält die Inhalte von 105 D-Kannen. Durchschnittlich befinden sich in jeder dieser Kannen 10,3 Käfer. Weitere 22 % der Käfer wurden im Dezember 2005 aus 40 D-Kannen im selben Untersuchungsgebiet gesammelt, wobei jede Kanne durchschnittlich 8,6 Käfer enthielt. Anfang Januar 2006 wurden in diesem Gebiet ein drittes Mal Kanneninhalte gesammelt. Dabei befanden sich in 80 D-Kannen jedoch nur 25 Käfer, was 1,6 % der erbeuteten Käfer ausmacht. 3,5 % der Käfer wurde im Februar 2006 aus 200 Kannen beider Typen an der Ostküste gesammelt. Bei den beiden letztgenannten Sammlungen enthielt jede Kanne durchschnittlich 0,3 Käfer. Eine mögliche Erklärung für diese ungleiche Verteilung der Käfer in den verschiedenen Proben ist eine saisonale Abhängigkeit. Die ersten Sammlungen vom November und Dezember wurden zu Beginn der Regenzeit durchgeführt. Zu dieser Jahreszeit beginnen viele Pflanzen zu blühen, was zu einem Massenauftreten einiger nectarivorer Käferarten führen könnte. So gehören 95 % der Käfer, welche im November gesammelt wurden, zu den beiden Unterfamilien Chrysomelinae und Alticinae. Beiden sind hauptsächlich durch je eine Art vertreten. Im Dezember waren es nur noch 87,5 % und im Januar sank der Anteil der beiden Unterfamilien auf 60 %. In den im Februar gesammelten Proben von der Ostküste machen die beiden Unterfamilien 25 % der erbeuteten Käfer aus. Der Anteil dieser beiden Unterfamilien nimmt also mit fortschreitender Zeit ab. Da die Proben vom Februar jedoch von einem weiter nördlich gelegenen Untersuchungsgebiet stammen, ist es sehr wahrscheinlich, dass die Verbreitungsgebiete der erbeuteten Käfer zumindest teilweise nicht beide Gebiete abdecken.

Unter den erbeuteten Coleoptera waren sowohl nectarivore als auch phytophage, karnivore und fungivore Vertreter. Bei den Nektarfressern ist nahe liegend, dass sie von dem an den Kannen sezernierten Nektar angelockt wurden. Dies kann durch Beobachtungen einiger Cetoniinae (Rosenkäfer) und Lepturinae, welche den Nektar unterhalb des Peristoms fraßen, bestätigt werden. Staphylinidae (Kurzflügelkäfer), welche sich ebenfalls unter den Beutetieren befanden, sind oft Beutegreifer. In ihrem

Fall wäre es möglich, dass sie nicht von dem sezernierten Nektar in die Fallen gelockt wurden, sondern entweder durch die Beutetiere der Pflanze oder durch die Milben und Dipterenlarven, welche in der Kannenflüssigkeit leben. Einige Vertreter der Coleoptera gehören zur Familie der Cryptophagidae. Diese Familie ernährt sich



Abb. 54: *Mastododera spec.*  
(Unterfamilie Lepturinae) an einer  
Kanne von *N. madagascariensis*

meist fungivor. Da alternde Kannen teilweise im Bereich des Peristoms von einem Schimmelpilz befallen wurden, könnten die betreffenden Käfer durch den Pilz angelockt worden sein.

Ein Großteil der Käfer setzt sich aus den ca. 5 mm großen Vertretern der Alticinae und Chrysomelinae zusammen. Auch die anderen Vertreter dieser Ordnung sind meist nicht größer als 1 – 1,5 cm. Drei Vertreter der Gattung *Mastododera* befanden sich unter den Beutetieren. Mit einer Körperlänge von bis zu 6 cm und einer Breite von ca. 1 cm gehören sie zu den größten Beutetieren der *Nepenthes*. Diese Käfer konnten an der Ostküste mehrfach an den Nektardrüsen der *Nepenthes* beobachtet werden. Oft entkamen sie nach dem Nektargenuß, ohne erbeutet zu werden. In einem Fall rutschte ein Vertreter dieser

Gattung ins Kanneninnere, war jedoch in der Lage, sich anschließend aus der Kanne zu befreien. Nur einer der beobachteten *Mastododera* verendete nach kurzen Befreiungsversuchen in einer Kanne.

Die Ordnung der Diptera (Zweiflügler) macht ebenfalls rund 3 % der Gesamtbeute aus und ist mit 1520 Individuen etwas seltener vertreten, als die Coleoptera. 42 % der Diptera gehören zur Familie der Chironomidae (Zuckmücken) und diese wiederum stammen zu 93,8 % aus den 40 Kanneninhalten, welche im Dezember 2005 in Sainte Luce (Südostküste) gesammelt wurden. Eine dieser Kannen enthielt alleine ca. 350 Exemplare dieser Familie. Auch die Vertreter der Ceratopogonidae (Gnitzen), der zweithäufigsten Dipterenfamilie, stammen zu 73 % aus den 40 Kannen, welche im Dezember gesammelt wurden. Die Culicidae (Stechmücken) stammen immerhin zu 38 % aus diesen 40 Kannen und die Phoridae (Buckelfliegen) zu 40 %.

Die vier am häufigsten vertretenen Dipterenfamilien wurden somit zu 80 % aus den 40 Kannen der Südostküste gesammelt. Wie bei den Coleoptera ist auch bei den Diptera in Betracht zu ziehen, dass die spezifische zeitliche Phänologie der einzelnen Insekten-Arten der Grund für das kurzzeitig gehäufte Auftreten in den Kannen und für das ebenso schnelle Ausbleiben gegen Ende des Emergenz-Peaks ist (siehe Coleoptera). Die Vertreter der Familien mit weniger als 10 Exemplaren wurden vermutlich versehentlich Opfer der *Nepenthes*-Fallen.

Die erbeuteten Dipteren erreichten Größen von bis zu ca. 1,5 cm, wobei die der am häufigsten vertretenen Familie der Chironomidae meist nur ca. 3 mm betrug. Die Dipteren machen im Vergleich zu den Coleoptera einen geringeren Anteil an der Biomasse der Beutetiere aus.

Innerhalb der zweiten Gruppe sind die Lepidoptera (Schmetterlinge) mit 286 Individuen am häufigsten vertreten. Mindestens 50 % dieser Ordnung gehören zu den beiden Familien Noctuidae (Eulenfalter) und Pyralidae (Zünsler). Genauere Angaben zu den Familien der erbeuteten Lepidopteren lassen sich auf Grund des hohen Anteils unbestimmter Tiere nicht machen.

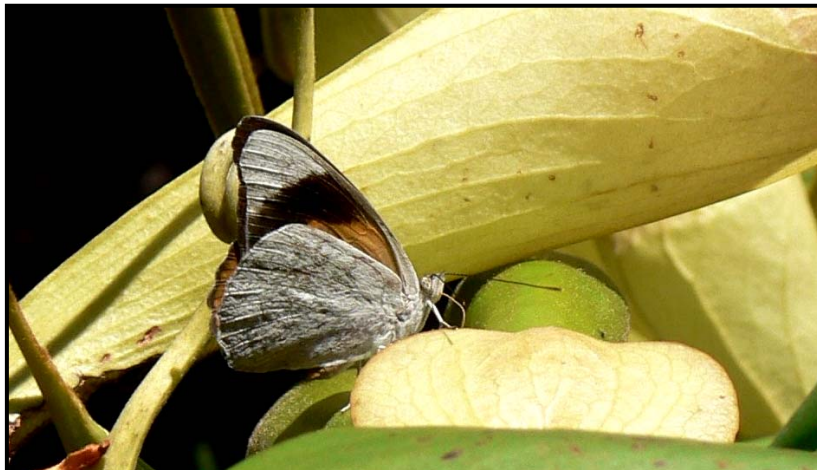


Abb. 55: Tagfalter an einer Kanne von *N. madagascariensis*

Es ist anzunehmen, dass ein Großteil der Lepidoptera von dem Nektar der *Nepenthes*-Kannen angelockt wurden. An der Ostküste konnten einige Schmetterlinge dabei beobachtet werden, wie sie mit ihrem Rüssel nach den Nektardrüsen unterhalb des Peristoms tasteten. Fünf der erbeuteten Schmetterlinge befanden sich jedoch im Larvalstadium (Raupe). Diese Tiere stammen ausschließlich aus Bodenkannen, somit ist anzunehmen, dass sie nicht angelockt wurden, sondern versehentlich in die Kannen gelangten.

Von vielen Schmetterlingen waren nur noch die Köpfe erhalten, wodurch sich ihre ursprüngliche Masse schwer abschätzen lässt. Da unter den besser erhaltenen Tieren einige eine Körperlänge von ca. 4 cm aufwiesen, ist es möglich, dass sich ihr Anteil an der Gesamtmasse der Beutetiere dem der Diptera annähert.

Da die Diplopoda (Tausendfüßler) auf Madagaskar bisher nur sehr unzureichend untersucht sind, ist es schwer zu sagen, weshalb sie ausschließlich in den Kannen der Ostküste gefunden wurden. Auf Madagaskar weisen die Diplopoda in der Regel sehr kleinräumige Verbreitungsgebiete auf (WESENER & SIERWAL 2005) und es ist möglich, dass die entsprechenden Unterordnungen an der Südostküste nicht vorkommen.

Die Ordnung der Spirostreptida ernährt sich in der Regel frugivor. Einige Vertreter



Abb. 56: Vertreter der Ordnung Spirostreptida an einer Kanne von *N. madagascariensis*

dieser Ordnung konnten dabei beobachtet werden, wie sie die Nektardrüsen unterhalb des Peristoms aufsuchten. Somit ist anzunehmen, dass die erbeuteten Tiere der Pflanze zum Opfer fielen, als sie sich auf Nahrungssuche befanden. Dass die Tiere überwiegend in den D-Kannen gefunden wurden, passt zu ihrer mobilen, kletternden Lebensweise (pers. Mitt. T. WESENER).

Die Polydesmida sind in der Regel bodenbewohnend und ernähren sich xylovor. Sie wurden fast ausschließlich in Bodenkannen gefunden. Auf Grund ihrer Lebensweise könnten sie zufällig in die Kannen gefallen sein. Die große Anzahl an Individuen (143) macht einen Zufall

jedoch sehr unwahrscheinlich. Möglicherweise handelt es sich bei den genannten Exemplaren ausnahmsweise um nectarivor Vertreter dieser Ordnung. Um explizite Aussagen zur Ursache der hohen Opferzahl unter den Polydesmida treffen zu können, wären genauere Kenntnisse über die Lebensweise dieser Art erforderlich.

Die Spirostreptida gehören mit einer Körperlänge von ca. 8 cm und einer Breite von ca. 0,8 cm zu den größten Beutetieren. 92 % der Diplopoda gehören jedoch zur wesentlich kleineren Ordnung der Polydesmida (ca. 1 cm). Der Anteil der Diplopoda

---

an der Biomasse der Gesamtbeute entspricht in etwa dem der Araneae, obwohl sie häufiger vertreten sind.

Im Falle der Araneae (Webspinnen) ist auszuschließen, dass sie von dem Nektar der *Nepenthes* angelockt wurden. Vielmehr befanden sie sich auf der Jagd nach Tieren, welche sich ihrerseits durch den Nektar anlocken ließen. Viele der erbeuteten Spinnenfamilien wurden auch tagsüber an den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet. Bei den Familien, welche nicht beobachtet werden konnten, handelt es sich möglicherweise um nachtaktive Tiere. Die Vertreter der Familie der Lycosidae (Wolfsspinnen) z.B. sind nachtaktiv und leben als vagabundierende Jäger (FOELIX 1992). Obwohl sie die häufigste Spinnenfamilie unter den Beutetieren sind, wurden sie tagsüber nur einmal beobachtet und gesammelt. Da ausschließlich tagsüber gearbeitet wurde, ist es möglich, dass die Lycosidae und andere Spinnenfamilien eine größere Rolle als Kommensalen der *Nepenthes* spielen, als ihnen bisher beigemessen wurde. Da ein Großteil der Spinnen in B-Kannen erbeutet wurde, ist anzunehmen, dass einige der Tiere versehentlich in die Fallen geraten sind, während sie sich über den Untergrund fortbewegten.

Mindestens ein Vertreter der Gattung *Synema* befand sich ebenfalls unter den Beutetieren. Dies ist darauf zurückzuführen, dass sich diese Tiere scheinbar ausschließlich in den *Nepenthes*-Kannen aufhalten. Sterben sie eines natürlichen Todes, fallen sie notgedrungen in die Kannenflüssigkeit. Die Häufigkeit, mit der andere Spinnenfamilien von den *Nepenthes* erbeutet werden, verdeutlicht die besondere Stellung der Gattung *Synema*.

Die erbeuteten Spinnen weisen eine durchschnittliche Körpergröße von ca. 1 cm und eine Breite von ca. 0,5 cm auf. Ihr Anteil an der Biomasse der Beutetiere entspricht etwa dem der Diplopoda.

Unter den Vertretern der Ordnung Rhynchota befinden sich sowohl nectarivore, als auch phytophage (Pentatomidae) und karnivore (Reduviidae) Familien. Mit 0,2 % an der Gesamtbeute machen sie nur einen geringen Anteil an den Beutetieren aus. Auch waren die meisten Vertreter nicht größer als 1 cm. Da sie mit 94 Beutetieren sowohl in beiden Kannentypen, als auch an beiden Untersuchungsgebieten vertreten waren, stellen sie einen regelmäßigen Bestandteil des Beutespektrums von *N. madagascariensis* dar.

Ein Großteil der beobachteten Tiere, welche auf ihrer Nahrungssuche die Kannen der *Nepenthes* aufsuchten, entfernten sich anschließend, ohne einen Schaden durch die Fallen zu nehmen. BÜNNING (1947) beobachtet auf Sumatra wie eine einzelne Ameise an einer *Nepenthes*-Kanne Futter vorfindet und daraufhin mit einer großen Anzahl von Ameisen wiederkehrt. Während der Nahrungsaufnahme stürzen viele der Ameisen ins Kanneninnere und verenden dort. Die erbeuteten Tiere könne die Information über die Gefahr der reichhaltigen Futterquelle nicht mehr weitergeben (JUNIPER et al. 1989). Erst als es einem der Tiere, welches in die Kanne gefallen war gelingt, dieser zu entkommen, verlassen die Ameisen die Kanne. Würde die *Nepenthes*-Falle 100 % der Tiere erbeuten, welche sich von ihr anlocken lassen, so hätte auch die erste Ameise nicht mit weiteren Tieren zurückkehren können (ERBER 1979).

Obwohl die meisten Tiere entkommen, enthalten nahezu alle Kannen Beutetiere. Wären alle Kannenbesucher erbeutet worden, wären die Kannen schnell überfüllt und die produzierte Säure würde nicht ausreicht um Schäden durch Fäulnis zu verhindern (THIENEMANN 1932).

In beiden Fällen profitieren die *Nepenthes* gewissermaßen von der Ineffizienz ihrer Fallen.

*Nepenthes madagascariensis* verfügt über ein breites Spektrum an Beutetieren, wobei 99 % der Beutetiere zu den drei Ordnungen Hymenoptera, Coleoptera und Diptera gehören. Unter diesen drei Ordnungen ist die Familie der Formicidae mit Abstand am häufigsten vertreten. Die bearbeiteten Beutetiere gelangen aus unterschiedlichen Gründen in die Fallen der Pflanze. Unter den Beutetieren befanden sich auch Vertreter der Kommensalen von *N. madagascariensis* (siehe Kap. 5.3. Kommensalen). Nicht alle Tiere, welche an den *Nepenthes*-Kannen Nahrung finden, werden von der Pflanze erbeutet. Ein Großteil der der Tiere entkommt, was der Pflanze jedoch nicht schadet, sondern besonders im Falle der Ameisen zur Effektivität der Fallen beiträgt.

### 5.3.2. Insektenlarven als Beutetiere

Unter den Beutetieren befinden sich die Larven aus den drei Tierordnungen Planipennia (Netzflügler), Trichoptera (Köcherfliegen) und Diptera (Zweiflügler).

Im Falle der Planipennia handelt es sich um zwei Vertreter der Familie Myrmeleontidae (Ameisenjungfern), welche sich noch im Larvenstadium befinden. In diesem Entwicklungsstadium werden sie als Ameisenlöwen bezeichnet. Sie jagen frei am Boden lebende Insekten oder lauern an der Basis eines selbst gefertigten Sandtrichters, in den Ameisen und andere kleine Insekten hineinrutschen (STORCH & WELSCH 2004). Das kleinere Exemplar, welches in einer Bodenkanne in Sainte Luce (Südostküste) gefunden wurde, könnte auf der Jagd versehentlich in die Kanne gefallen sein. Fraglich bleibt, wie das größere Tier in die D-Kanne an der Ostküste gelangt ist. Möglicherweise wurde der Ameisenlöwe durch ein anderes Tier in die Kanne transportiert oder er kletterte selbst an der Pflanze hoch. Auf den *Nepenthes*-Pflanzen wurden unzählige Ameisen beobachtet, besonders im Bereich der Kannenöffnungen. Mit der Aussicht auf eine große Beute könnte er demnach sein gewohntes Umfeld am Boden verlassen haben und zu den Kannen empor geklettert sein, wo er abrutschte und ins Kanneninere gelangte.

Die Eier von Köcherfliegen werden selten einzeln, meist in arttypischen Gelegen in Wassernähe oder direkt ins Wasser abgelegt. Die sich daraus entwickelnden Larven weisen mit wenigen Ausnahmen eine aquatische Lebensweise auf und ernähren sich als Räuber, Plankton- oder Pflanzenfresser. Die meisten Köcherfliegenlarven leben in einem selbst konstruierten Köcher, welcher aus Sekret der Labialdrüsen und Fremdkörpern besteht (STORCH & WELSCH 2004).



Abb. 57: Köcherfliegenlarve aus einer Kanne von *N. madagascariensis*, links: Köcher, rechts: Larve ohne Köcher

Die beschriebene Lebensweise der Köcherfliegenlarven schließt nicht aus, dass die gesammelten Tiere bereits als Eier in die Kannenflüssigkeit abgelegt wurden. So könnten sie sich auf natürliche Weise dort entwickelt und sich einen Köcher aus in den Kannen enthaltenen Materialien gebaut haben. In den *Nepenthes*-Kannen können sie sich entweder von den Beutetieren, von in den Kannenflüssigkeiten

lebenden Kleinstlebewesen oder von hineingefallenen Pflanzenteilen ernähren. In als Kommensalen der *Nepenthes* aufzuführen.

Insgesamt wurden an der Ostküste 100 Kanneninhalte von Bodenkannen gesammelt, in denen nur vier Köcherfliegenlarven gefunden wurden. Eine Spezialisierung auf *Nepenthes*-Kannen als Eiablageplatz ist somit auszuschließen. Es konnten keine Beobachtungen gemacht werden, welche belegen würden, dass die Köcherfliegenlarven in den Kannen lebten. Auch die geöffneten Köcher gaben keine Auskunft darüber, ob die Larven als Kommensalen oder als Beutetiere anzusehen sind. Der gute Zustand der ersten Larve könnte entweder darauf hinweisen, dass die Verdauungsflüssigkeit ihr nichts anhaben kann oder, dass die Larve noch nicht lange der Kannenflüssigkeit ausgesetzt war. Der Köcher könnte die Verdauung der Larve verlangsamt haben. Der schlechte Zustand des anderen Köchers wiederum könnte zum einen eine Folge der fortgeschrittenen Verdauung sein, oder die Larve könnte bereits geschlüpft sein. In diesem Fall wäre die Kopfpanzerung beim Schlüpfen zurückgeblieben und der Köcher hätte an Stabilität verloren, weil er nicht in Stand gehalten wurde.

Wahrscheinlicher ist, dass die Larven durch einen Anstieg des Wasserspiegels des angrenzenden Sees in die Kannen gelangt sind. Die gesammelten Kanneninhalte stammen von *Nepenthes*-Pflanzen am Ufer des Sees Antsangira. Im Vergleich zum



Abb. 58: Überschwemmte *Nepenthes*-Pflanze am Ufer des Sees Antsangira

Oktober 2005 war der Wasserspiegel des Sees zur Regenzeit im Februar 2006 um ca. 40 cm angestiegen. Einige der *Nepenthes*-Pflanzen standen zu dieser Zeit im Wasser und besonders ihre Bodenkannen wurden vom Seewasser überflutet. Die Tiere wurden ausschließlich in Bodenkannen gefunden. Bei

dieser Gelegenheit könnten Köcherfliegenlarven, welche in dem See lebten, in die *Nepenthes*-Kannen gelangt sein. Wenn sie sich dort noch aufhielten, als der Wasserspiegel wieder sank, würden sie so in den Kannen gefangen werden. Fraglich



bleibt, ob sie in diesem Fall in der Lage wären, ihr Larvenstadium in der Kanne fortzusetzen, oder ob sie von der Pflanze verdaut würden. Die gesammelten Kanneninhalte stammen von Pflanzen, welche nicht überschwemmt waren. Möglicherweise war der Seespiegel jedoch zu diesem Zeitpunkt bereits wieder gesunken.

Die Materialien, welche zum Bau des Köchers verwendet wurden sowie die geringe Anzahl von Köcherfliegenlarven in *Nepenthes*-Kannen sprechen gegen eine Lebensweise der Larven als Kommensalen. Alle vier Köcher bestehen ausschließlich aus schilfähnlichen, pflanzlichen Materialien, welche auf die gleiche Art und Weise zu einem Köcher verarbeitet sind. Pflanzenteile sind zwar hin und wieder in den Kannen zu finden, dennoch ist es unwahrscheinlich, dass in allen Kannen ausreichend Material der gleichen Art enthalten war, um vier nahezu identische Köcher daraus zu bauen. Wenn die Larven in der Kannenflüssigkeit leben würden, beständen ihre Köcher vermutlich aus Resten von Beutetieren.

In den gesammelten Kanneninhalten von Sainte Luce an der Südostküste Madagaskars waren keine Köcherfliegenlarven enthalten. Hier wuchsen die *Nepenthes* nicht am Ufer eines Sees. Die Möglichkeit, dass Larven bei Hochwasser in die überfluteten Kannen gelangten ist somit nicht gegeben.

Obwohl nicht ausgeschlossen werden kann, dass die Larven der Trichoptera in den *Nepenthes*-Kannen leben, sprechen die oben genannten Gründe dafür, dass sie durch einen Anstieg des Seespiegels in die Kannen gelangten.

Neben den Dipterenlarven, welche in der Kannenflüssigkeit der *Nepenthes* leben (siehe Kapitel 4.5 Kommensalen), wurden einige Larven der Familie Sarcophagidae (Fleischfliegen) in den Kannen gefunden, welche sich in einem halbverdauten Zustand befanden. Einige Vertreter dieser Familie sind ovovivipar. Das bedeutet, dass die Eier nicht gelegt, sondern im Mutterleib ausgebrütet werden. Die Jungtiere schlüpfen noch im Mutterleib oder während der Eiablage (SHEWELL 1987). Da sich 58 Imagines dieser Familie unter den gesammelten Beutetieren befanden, ist anzunehmen, dass sich diese Larven noch im Mutterleib befanden, als dieses der *Nepenthes*-Kanne zum Opfer fiel. Im Laufe des Verdauungsprozesses könnten die Larven aus dem Mutterleib in die Kannenflüssigkeit gelangt sein. Dagegen ist es unwahrscheinlich, dass die Larven in der Kannenflüssigkeit leben und ihre Entwicklung vollenden können.

### 5.3.3. Unterschiede der Beutespektren beider Kannentypen

In der Verteilung der Beutetiere auf die beiden Kannentypen von *Nepenthes madagascariensis* konnten einige Unterschiede festgestellt werden. Von den gesammelten Inhalten aus 642 *Nepenthes*-Kannen stammen 285 Inhalte von B- und 357 von D-Kannen. Es wurden somit mehr D-Kanneninhalte gesammelt, wodurch sich die Werte nicht direkt vergleichen lassen.

Durchschnittlich enthält jede B-Kanne 122 Beutetiere, während die D-Kannen rund 39 Beutetiere pro Kanne beinhalten. Dies entspricht einem Verhältnis von 3 : 1. Wird die Familie der Formicidae (Ameisen) nicht in diese Rechnung mit einbezogen, so enthalten die B-Kannen durchschnittlich nur 2, die D-Kannen dagegen rund 9 Beutetiere pro Kanne. Bei dieser Betrachtung entspricht die Verteilung B-Kannen : D-Kannen einem Verhältnis von 1 : 4,5.

Die B-Kannen enthalten mit 17 Tierordnungen ein breiteres Beutespektrum als die D-Kannen mit 14 Ordnungen. Die Verteilung der Ordnungen, welche nur in einem der beiden Kannentypen vertreten sind, entspricht meist dem Lebensraum der Beutetiere. So enthalten ausschließlich die B-Kannen die drei in der Regel bodenlebende Tierordnungen, Dermaptera (Ohrwürmer), Phasmatodea (Stabheuschrecken) und Pseudoscorpiones (Pseudoskorpione), sowie die Klasse der Gastropoda (Schnecken). Die Anwesenheit von Larven der Ordnung Trichoptera (Köcherfliegen) wird in dem Kapitel „5.2.2. Insektenlarven als Beutetiere“ erörtert. Die flugfähigen Thysanoptera (Fransenflügler) kommen dagegen ausschließlich in den Kannen der D-Form vor. Zusätzlich enthielten diese Kannen Vertreter der Opiliones (Weberknechte) und Collembola (Springschwänze), welche in den B-Kannen nicht vorkamen. Alle der aufgeführten Ordnungen (sowie die Klasse der Gastropoda) sind in den *Nepenthes*-Kannen mit weniger als 10 Individuen vertreten und machen somit nur einen geringen Anteil an den Beutetieren aus.

Wie bereits festgestellt wurde, muss bei der Verteilung der Hymenoptera auf die beiden Kannentypen der *Nepenthes* zwischen Hymenoptera (ohne Formicidae) und Ameisen unterschieden werden. 92 % der gesammelten Beutetiere gehören zur Familie der Formicidae (Ameisen). Da Ameisen weit häufiger in B-Kannen vertreten waren, führt ihr hoher Anteil an der Gesamtbeute dazu, dass die Bodenkannen durchschnittlich mehr Beutetiere enthalten. Andere Tierordnungen, wie die

Coleoptera und Diptera, sowie die Hymenoptera (ohne Formicidae), stammen jedoch weit häufiger aus D-Kannen.

76 % der Formicidae wurden von B-Kannen erbeutet. Umgerechnet auf die Individuen pro Kanne enthielten die B-Kannen durchschnittlich je 120 Ameisen. Die D-Kannen enthielten mit durchschnittlich 30 Ameisen pro Kanne nur ein Viertel der von den B-Kannen erbeuteten Ameisen. Die übrigen Hymenoptera stammen zu 68 % aus D-Kannen. Während die meist flugunfähigen Ameisen überwiegend in B-Kannen enthalten waren, stammt ein Großteil der flugfähigen Hymenopteren aus D-Kannen. Letztere können von flugfähigen Tieren besser erreicht werden. Unter den gesammelten Formicidae stammen 33 geflügelte Exemplare aus D-Kannen stammen.

	<b>B-Kannen</b>	<b>D-Kannen</b>	<b>gesamt</b>
Hymenoptera (ohne Formicidae)	58	122	180
Formicidae	34.205	10.739	44.944
<b>gesamt</b>	<b>34.263</b>	<b>10.861</b>	<b>45.124</b>

Tab. 23: Verteilung der Hymenoptera (Hautflügler) aus 642 Kannen von *N. madagascariensis* auf die beiden Kannentypen

Die erbeuteten Coleoptera (Käfer) stammen zu 96 % aus den Kannen der D-Form. 79 % der Käfer gehören zu den beiden Unterfamilien Alticinae und Chrysomelinae. Im Gegensatz zu den Hymenoptera ändert sich die Verteilung auf die beiden Kannentypen ohne diese Unterfamilien kaum, da in diesem Falle immer noch 80 % der erbeuteten Käfer aus D-Kannen stammen.

Werden die Beutespektren der beiden Kannentypen getrennt voneinander betrachtet, so ändert sich der Anteil der Coleoptera an der Gesamtbeute. Insgesamt sind sie mit 1552 Individuen die zweithäufigste Tierordnung unter den gesammelten Beutetieren. Unter den Beutetieren der B-Kannen befinden sich jedoch wesentlich weniger Käfer als in den D-Kannen. Neben der Ordnung der Hymenoptera sind in den Bodenkannen die der Diptera, Diplopoda (Tausendfüßler), Araneae (Webspinnen) und Rhynchota (Schnabelkerfe) häufiger vertreten, als die Coleoptera. Letztere stehen somit in den Bodenkannen erst an sechster Stelle.

Die Ordnung der Diptera (Zweiflügler) ist mit 1348 Individuen (88,5 %) in den D-Kannen fast achtmal so häufig vertreten wie in den B-Kannen mit 175 Individuen

(11,5 %). Auch ohne die Familie der Chironomidae (Zuckmücken), welche 41 % der erbeuteten Dipteren angehören, wurden 82 % der übrigen Dipterenfamilien von D-Kannen erbeutet. Im Vergleich zu den Coleoptera ist sie jedoch in beiden Kannentypen die dritt häufigste Ordnung. Ihr vermehrtes Vorkommen in den D-Kannen ist Folge ihrer fliegenden Fortbewegungsweise.

Ähnlich wie bei den beiden vorher genannten Ordnungen sind auch die Lepidoptera (Schmetterlinge) weit häufiger in den D-Kannen enthalten. 96 % der erbeuteten Schmetterlinge stammen aus D-Kannen. Bei diesen Tieren handelt es sich ausschließlich um flugfähige Imagines, während sich unter den 4 %, welche in B-Kannen enthalten waren, vier Raupen befanden. Durch ihre geringe Präsenz in den B-Kannen machen die Lepidoptera in diesen Kannen einen geringeren Anteil an der Gesamtbeute aus. Während sie insgesamt die vierthäufigste Tierordnung sind, stehen sie in den Bodenkannen erst an achter Stelle.

Die Verteilung der Diplopoda (Tausendfüßler) auf die beiden Kannentypen der *Nepenthes* stimmt in etwa mit ihrer Verteilung auf die Ordnungen Polydesmida und Spirostreptida überein. Erstere leben am Boden und sind fast ausschließlich in den B-Kannen zu finden. Die Spirostreptida dagegen sind mobile Kletterer und kommen hauptsächlich in den Kannen der D-Form vor.

Die Ordnungen Araneae (Webspinnen), Rhynchota (Schnabelkerfe) und Orthoptera (Heuschrecken) sind umgerechnet auf die Anzahl der Individuen pro Kanne etwa doppelt so häufig in den B-Kannen vertreten als in den D-Kannen. Die Ordnungen Blattodea (Schaben) und Mantodea (Gottesanbeterinnen) sind in beiden Kannentypen etwa gleich häufig enthalten. Im Falle der Mantodea ist ihre relative Häufigkeit in den Bodenkannen bemerkenswert, da sie ausschließlich an D-Kannen beobachtet wurde.

Im Falle der Ordnung Acari (Milben) konnte nicht eindeutig geklärt werden, ob die Familie der Oribatida als Beutetiere oder als Kommensalen bearbeitet werden muss. Lebt sie in der Kannenflüssigkeit und zählt somit zu den Kommensalen der *Nepenthes*, so waren die erbeuteten Milben ausschließlich in den B-Kannen

---

enthalten. Sind die Oribatidae als Beutetiere der *Nepenthes* zu behandeln, so waren sie in beiden Kannentypen enthalten, jedoch zu 95 % in den B-Kannen.

MORAN (1996) stellt fest, dass sich das Beutespektrum von *N. rafflesiana* in Bezug auf die beiden Kannentypen ebenfalls unterscheidet. Bei *N. bicalcarata* ist dies jedoch nicht der Fall (CLARKE 1998). Somit scheinen die Eigenschaften der beiden Kannentypen bei den verschiedenen *Nepenthes*-Arten unterschiedliche Auswirkungen auf die Beutespektren zu haben.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass sich die Beutespektren der beiden Kannentypen besonders in Bezug auf die Ordnungen der Hymenoptera, Coleoptera, Diptera und Lepidoptera unterscheiden. Insgesamt wurden flugunfähige Tiere öfter von B-Kannen erbeutet, während flugfähige Tiere sich öfter in den Kannen der D-Form befanden. Diese Beobachtung stimmt mit der Aussage von NEGER (1914) überein, dass sich die B-Kannen wie „Erdfallen“ oder „Wolfsgruben“ verhalten, während die D-Kannen für flugfähige Beutetiere bestimmt sind.

In der folgenden Tabelle sind die Individuenzahlen der verschiedenen Ordnungen der Beutetiere und ihre Verteilung auf die beiden Kannentypen dargestellt.

<b>Tierordnung</b>	<b>B-Kannen</b>	<b>D-Kannen</b>	<b>gesamt</b>
Hymenoptera	34.263	10.861	45.124
Coleoptera	52	1.500	1.552
Diptera	174	1.346	1.520
Lepidoptera	11	275	286
Diplopoda	144	12	156
Araneae	85	61	146
Rhynchota	56	38	94
Orthoptera	22	11	33
Blattodea	5	9	14
Mantodea	5	5	10
Collembola	0	8	8
Acari	7	0	7
	(inkl. Oribatidae 79)	(inkl. Oribatidae 4)	(inkl. Oribatidae 83)
Planipennia	1	6	7
Thysanoptera	0	6	6
Trichoptera	4	0	4
Opiliones	0	2	2
Dermaptera	1	0	1
Pseudoscorpiones	1	0	1
Phasmatodea	1	0	1
Gastropoda	1	0	1
<b>gesamt</b>	<b>34.833</b>	<b>14.140</b>	<b>48.973</b>

Tab. 24: Verteilung der Beutetiere aus 642 Kannen von *N. madagascariensis* auf die beiden Kannentypen

#### 5.3.4. Unterschiede der Beutespektren beider Untersuchungsgebiete

Da die Anzahl der gesammelten Kanneninhalte in den beiden Untersuchungsgebieten nicht identisch ist, lassen sich die Werte nicht direkt vergleichen. In Ankanin'ny Nofy (Ostküste) wurden 200 Kanneninhalte gesammelt, in Sainte Luce (Südostküste) dagegen mit 442 mehr als doppelt so viele. Umgerechnet auf die Anzahl der Beutetiere pro *Nepenthes*-Kanne, enthalten die Kannen der beiden Untersuchungsgebiete gleich viele Beutetiere. In beiden Fällen befinden sich durchschnittlich 76 Beutetiere in jeder Kanne.

Die Verteilung der Beutetiere auf die beiden Kannentypen ist mit Ausnahme der Mantodea in beiden Untersuchungsgebieten etwa gleich. Die Mantodea (Gottesanbeterinnen) sind in beiden Untersuchungsgebieten etwa gleich häufig vertreten, werden in Ankanin´ny Nofy (Ostküste) jedoch öfter aus B-Kannen und in Sainte Luce (Südostküste) häufiger aus D-Kannen gesammelt.

Obwohl an der Ostküste weniger Kanneninhalte gesammelt wurden, enthalten sie mit 17 Tierordnungen ein größeres Spektrum an Beutetieren als die der Südostküste mit 14 Ordnungen. Mit Ausnahme der Diplopoda (Tausendfüßler) sind alle Tierordnungen, welche nur an einem der beiden Untersuchungsgebiete von den *Nepenthes*-Kannen erbeutet wurden, durch weniger als 10 Individuen in den Kannen enthalten. Zusammen machen diese Tiere rund 0,06 % an der Gesamtbeute aus und spielen somit eine verschwindend geringe Rolle unter den Beutetieren. Vermutlich wurden sie zufällig Opfer der *Nepenthes*-Kannen ohne gezielt angelockt worden zu sein. Bedeutender ist die Abwesenheit der Diplopoda an der Südostküste, während sie an der Ostküste mit 156 Individuen vertreten sind. Möglicherweise ist die ungleiche Verteilung der Diplopoda auf die beiden Untersuchungsgebiete ihre kleinräumigen Verbreitungsgebiete dieser Ordnung zurückzuführen (siehe 5.2.1. Die Kommensalen von *Nepenthes madagascariensis*).

In beiden Untersuchungsgebieten sind die Hymenoptera (Hautflügler), besonders durch die Familie der Formicidae (Ameisen), am weitaus häufigsten vertreten. Umgerechnet auf die Anzahl der Kanneninhalte sind an der Ostküste etwa eben so viele Hymenopteren enthalten, wie an der Südostküste. Durchschnittlich enthält jede Kanne in Ankanin´ny Nofy (Ostküste) 72 Ameisen, während die Kannen aus Sainte Luce (Südostküste) durchschnittlich 69 Ameisen pro Kanne enthalten. Auf Grund der hohen Anzahl der Ameisen entspricht dies etwa der Gesamtverteilung der Hymenoptera auf die einzelnen Kannen der beiden Untersuchungsgebiete. Die übrigen Hymenopteren sind mit rund 0,4 Individuen pro Kanne an der Ostküste etwa doppelt so oft unter den Beutetieren vertreten, als an der Südostküste mit rund 0,2 Individuen pro Kanne.

	<b>Ankanin´ny Nofy</b>	<b>Sainte Luce</b>	<b>gesamt</b>
Hymenoptera (ohne Formicidae)	76	104	180
Formicidae	14.441	30.503	44.944
<b>gesamt</b>	<b>14.517</b>	<b>30.607</b>	<b>45.124</b>

Tab. 25: Verteilung der Hymenoptera (Hautflügler) aus 642 Kannen von *N. madagascariensis* auf die beiden Untersuchungsgebiete Ankanin´ny Nofy (Ostküste) und Sainte Luce (Südostküste)

Die Exemplare der Ordnung Coleoptera (Käfer) stammen zu 96 % aus den Kanneninhalten, welche in Sainte Luce (Südostküste) gesammelt wurden. Selbst ohne Berücksichtigung der beiden Unterfamilien Alticinae und Chrysomelinae, welche zusammen rund 79 % der der Käfer ausmachen, wurden an der Südostküste mehr Coleopteren erbeutet. Die Käfer, welche nicht zu diesen beiden Unterfamilien gehören, stammen zu 73 % aus den Kannen von der Südostküste.

In den Kannen aus Ankanin´ny Nofy (Ostküste) waren nur 55 Käfer enthalten. Während die Gesamtzahl der Coleoptera sie zu den zweithäufigsten Beutetieren der *Nepenthes* der der der der der der küste erst an sechster Stelle. Neben den Hymenoptera sind die Ordnungen Diptera (Zweiflügler), Lepidoptera (Schmetterlinge), Diplopoda (Tausendfüßler) und Araneae (Webspinnen) in Ankanin´ny Nofy häufiger in den *Nepenthes*-Kannen enthalten, als die Coleoptera.

Die gesammelten Diptera (Zweiflügler) stammen zu 80 % aus Sainte Luce (Südostküste). Auch die meisten Familien innerhalb dieser Ordnung wurden häufiger aus den Kannen der Südostküste gesammelt. Drei Dipterenfamilien stammen ausschließlich aus Kanneninhalten von Ankanin´ny Nofy (Ostküste), während vier Familien nur in den Kannen der Südostküste vorkommen. Diese sieben Familien sind jedoch jeweils mit weniger als 10 Individuen vertreten und machen daher nur einen geringen Anteil der erbeuteten Dipteren aus.

Im Gegensatz zu den Coleoptera sind die Diptera an beiden Untersuchungsgebieten die dritthäufigste Tierordnung unter den Beutetieren.

Umgerechnet auf die erbeuteten Lepidoptera pro Kanne waren in denen aus Ankanin´ny Nofy (Ostküste) durchschnittlich 0,8 und in Sainte Luce (Südostküste) 0,6



Tiere enthalten. An der Südküste wurden somit durchschnittlich etwas weniger Schmetterlinge erbeutet, dafür weisen sie in diesem Untersuchungsgebiet eine höhere Diversität auf. Von den sieben Familien, welche bestimmt werden konnten, stammen vier ausschließlich aus den Kannen der Südküste. Die anderen drei Familien, unter welchen sich auch die häufig vertretenen Noctuidae und Pyralidae befinden, sind in beiden Untersuchungsgebieten vertreten.

Die Araneae (Webspinnen), Blattodea (Schaben) und Mantodea (Gottesanbeterinnen) sind in den gesammelten Kanneninhalten der beiden Untersuchungsgebiete etwa gleich häufig vertreten. Umgerechnet auf die Vertreter pro Kanne wurden sie jedoch an der Ostküste nahezu doppelt so oft erbeutet. Die Ordnung der Rhynchota (Schnabelkerfe) ist in den Kannen aus Sainte Luce mit 0,16 Vertretern pro Kanne etwas häufiger enthalten als in denen der Ostküste mit 0,10 Individuen pro Kanne. Die Orthoptera (Heuschrecken) sind in beiden Untersuchungsgebieten gleich häufig vertreten.

Obwohl in Bezug auf die Ordnung Acari (Milben) nicht eindeutig geklärt werden konnte, welche der verschiedenen Familien als Kommensalen und welche als Beutetiere zu bearbeiten sind, sind sie in den Kannen aus Ankanin'ny Nofy (Ostküste) häufiger vertreten. In dem Falle, dass die Familie der Oribatidae innerhalb der Kannenflüssigkeit lebt und somit nicht zu den Beutetieren zählt, wurden Milben ausschließlich an der Ostküste erbeutet. Sind die Oribatidae ebenfalls als Beutetiere zu bearbeiten, so sind sie in beiden Untersuchungsgebieten vertreten.

Es lässt sich zusammenfassen, dass an beiden Untersuchungsgebieten gleich viele Beutetiere in den *Nepenthes*-Kannen enthalten sind. Unterschiede bestehen besonders in Bezug auf die Verteilung der Ordnungen Coleoptera, Diptera und Diplopoda. Die beiden erstgenannten Ordnungen sind in Sainte Luce (Südküste) deutlich häufiger in den *Nepenthes*-Kannen vertreten, während die Diplopoda ausschließlich in Ankanin'ny Nofy (Ostküste) erbeutet werden. In der folgenden Tabelle sind die Individuenzahlen der verschiedenen Beutetiere und ihre Verteilung auf die beiden Untersuchungsgebiete dargestellt.

<b>Tierordnung</b>	<b>Ankanin'ny Nofy</b>	<b>Sainte Luce</b>	<b>gesamt</b>
Hymenoptera	14.517	30.607	45.124
Coleoptera	55	1.497	1.552
Diptera	298	1.222	1.520
Lepidoptera	120	166	286
Diplopoda	156	0	156
Araneae	71	75	146
Rhynchota	21	73	94
Orthoptera	11	22	33
Blattodea	6	8	14
Mantodea	6	4	10
Collembola	0	8	8
Acari	7	0	7
	(inkl. Oribatidae 68)	(inkl. Oribatidae 15)	(inkl. Oribatidae 83)
Planipennia	6	1	7
Thysanoptera	0	6	6
Trichoptera	4	0	4
Opiliones	2	0	2
Dermaptera	1	0	1
Pseudoscorpiones	0	1	1
Phasmatodea	1	0	1
Gastropoda	1	0	1
<b>gesamt</b>	<b>15.283</b>	<b>33.690</b>	<b>48.973</b>

Tab. 26: Verteilung der Beutetiere aus 642 Kannen von *N. madagascariensis* auf die beiden Untersuchungsgebiete Ankanin'ny Nofy (Ostküste) und Sainte Luce (Südostküste)

### 5.3.5. Vergleich mit den Beutespektren asiatischer *Nepenthes*-Arten

GUENTHER bearbeitet 1913 die lebenden Bewohner von *Nepenthes destillatoria* und nennt in diesem Zusammenhang auch einige Beutetiere. Hierbei handelt es sich um die Ordnungen der Araneae (Webspinnen), Orthoptera (Heuschrecken), Thysanoptera (Fransenflügler), Coleoptera (Käfer) und Hymenoptera (Hautflügler), letztere vertreten durch die Familie der Formicidae (Ameisen). CLARKE (1998) nennt als Beutetiere von *N. bicalcarata* ebenfalls die Ordnungen Hymenoptera, Coleoptera, Araneae, Orthoptera und zusätzlich die Ordnung der Rhynchota (Schnabelkerfe). Alle aufgeführten Ordnungen wurden auch in den Kannen von *N. madagascariensis* gefunden.

MORAN (2001) erwähnt, dass ein Großteil der Beutetiere der Gattung *Nepenthes* zur Familie der Formicidae (Ameisen) gehört, was ebenfalls auf *N. madagascariensis* zutrifft.

Die ausführlichste Analyse der Beutespektren asiatischer *Nepenthes*-Arten stammt von ERBER (1979), welcher die Beutetiere von *N. reinwardtiana* bearbeitete. ERBER untersuchte die Kanneninhalte von 10 *Nepenthes*-Kannen, wobei nicht ersichtlich wird, ob es sich um B- oder D-Kannen handelte. Diese Kanneninhalte setzten sich aus 1294 Beutetieren zusammen, also durchschnittlich rund 130 Tiere pro Kanne. Die von ERBER gesammelten Beutetiere gehören 11 Ordnungen an und waren wie folgt in den Kannen vertreten (Auflistung nach Häufigkeit):

<b>Tierordnung</b>	<b>Individuenzahl</b>	<b>Prozentualer Anteil</b>
Hymenoptera	1069 (davon 1038 Formicidae)	80 %
Collembola	79	6 %
Diptera	43	3 %
Acari	37	3 %
Rhynchota	33	2,5 %
Coleoptera	13	1 %
Araneae	9	0,7 %
Thysanoptera	3	0,2 %
Orthoptera	2	0,15 %
Lepidoptera	2 (?)	0,15 %
Scorpiones	1	0,07 %
<b>gesamt</b>	<b>1291</b>	<b>100 %</b>

Tab. 26: Beutespektrum von *Nepenthes reinwardtiana* nach ERBER (1979)

80 % der Individuen gehören zur Familie der Formicidae (Ameisen) innerhalb der Ordnung Hymenoptera (Hautflügler). Im Falle der Lepidoptera (Schmetterlinge) fand er zwei lebendige Larven in je einem Gehäuse aus Pflanzenmaterial. In ihrem Fall ist nicht klar, ob sie in den Kannen leben oder gerade erst hineingefallen waren. Die Gehäuse bestehen aus grasähnlichen Pflanzenmaterialien, welche in den *Nepenthes*-Kannen nicht oder sehr selten zur Verfügung stehen. Somit ist anzunehmen, dass die Larven als Beutetiere zu betrachten sind (siehe 5.3.2. Insektenlarven als Beutetiere).

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden deutlich mehr Kanneninhalte gesammelt als von ERBER, weshalb sich die Werte nicht direkt vergleichen lassen. Dennoch wird deutlich, dass sich die Beutespektren von *N. reinwardtiana* und *N. madagascariensis* unterscheiden. So enthielten die Kannen von *N. madagascariensis* durchschnittlich nur rund 80 Beutetiere, die Kannen von *N. reinwardtiana* dagegen 130. Der geringere Beutetiergehalt der madagassischen Art kann darin begründet sein, dass sich die Beutetiere bei den Massenbeständen auf mehr Kannen verteilen, während im Falle von *N. reinwardtiana* alle angelockten Beutetiere in den wenigen vorhandenen Fallen verenden.

Bei beiden Arten sind die Hymenopteren mit Abstand am häufigsten vertreten, wobei in beiden Fällen über 95 % der Hymenopteren zur Familie der Formicidae gehören. Ebenso machen die Ordnungen Diptera, Araneae, Thysanoptera und Orthoptera in den Kannen der beiden *Nepenthes*-Arten einen vergleichbaren Anteil an den Beutetieren aus. Im Falle der Milben konnte bei *N. madagascariensis* nicht eindeutig geklärt werden, ob es sich bei der Familie der Oribatidae um Beutetiere handelt oder um Kommensalen. Im ersteren Fall wären auch die Milben in vergleichbaren Anteilen an den Beutetieren vertreten.

Käfer spielen bei den Beutetieren von *N. madagascariensis* eine größere Rolle. Ohne die beiden Unterfamilien Chrysonominae und Alticinae wären die Käfer jedoch bei beiden Arten in vergleichbarer Häufigkeit vertreten. Die Collembola hingegen sind bei der asiatischen Art mit 78 Individuen die zweithäufigste Tierordnung, während sie bei *N. madagascariensis* mit acht Vertretern eine untergeordnete Rolle spielen. Ebenso machen die Rhynchota bei *N. reinwardtiana* mit 2,5 % einen größeren Anteil an der Beute aus, als bei *N. madagascariensis* mit 0,2 %. Auffallend ist, dass in den Kannen von *N. reinwardtiana* mit Ausnahme der beiden Larven keine Lepidopteren enthalten waren, welche bei *N. madagascariensis* immerhin mit 286 Individuen vertreten sind. Ein weiterer Unterschied zwischen den Beutespektren der beiden *Nepenthes*-Arten stellen die Diplopoda (Tausendfüßler) dar, welche bei *N. madagascariensis* an fünfter Stelle stehen, während sie bei *N. reinwardtiana* nicht vorkommen. Ebenso fehlen die Ordnungen der Blattodea (Schaben) und Mantodea (Fangheuschrecken) unter den von ERBER gesammelten Beutetieren. Es muss jedoch beachtet werden, dass die Diplopoda auch auf Madagaskar nur in einem der beiden Untersuchungsgebiete gesammelt wurden und zudem weit mehr Kanneninhalte bearbeitet wurden, als von ERBER. Weitere Tiere, welche

ausschließlich in den Kannen einer der beiden *Nepenthes*-Arten gefunden wurden sind die Scorpiones bei *N. reinwardtiana*, sowie die Planipennia (Netzflügler), Trichoptera (Köcherfliegen), Phasmatodea (Stabheuschrecken), Dermaptera (Ohrwürmer) und die Klasse der Gastropoda (Schnecken) bei *N. madagascariensis*. Diese Tiere waren sehr selten unter den Beutetieren und sind wahrscheinlich versehentlich in die Kannen gefallen, ohne zuvor von der Pflanze angelockt worden zu sein.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass sich die Beutespektren von *N. madagascariensis* und *N. reinwardtiana* besonders in Bezug auf die Ordnung der Hymenopteren ähnlich sind. Unterschiede liegen bei den Anteilen der Ordnungen der Collembola, Lepidoptera, Diplopoda, Blattodea und Mantodea an der Gesamtbeute der beiden *Nepenthes*-Arten vor. Das Beutespektrum von *N. madagascariensis* enthält doppelt so viele Tierordnungen wie das von *N. reinwardtiana*. Dies liegt sicherlich teilweise daran, dass von letzterer weit weniger Kanneninhalte untersucht wurden. Die Ordnungen Diplopoda, Blattodea und Mantodea fehlen ebenfalls bei den von ERBER gesammelten Beutetieren. JENSEN (1910) dagegen fand in asiatischen *Nepenthes*-Kannen ebenfalls Tausendfüßler, Schaben und Schmetterlinge, lieferte jedoch keine Angaben zu ihrem Anteil an den Beutetieren. Es muss somit berücksichtigt werden, dass die Ergebnisse von ERBER nicht stellvertretend für alle asiatischen *Nepenthes*-Arten sind und auf Grund der geringen Anzahl gesammelter Kanneninhalte, stellen sie vermutlich nicht das vollständige Beutespektrum von *N. reinwardtiana* dar.

Obwohl über 90 % der Beutetiere zur Familie der Formicidae (Ameisen) gehören, kann im Falle von *Nepenthes madagascariensis* nicht von einer Spezialisierung auf bestimmte Beutetiere gesprochen werden, wie es bei *N. albomarginata* der Fall ist. Letztere bildet unterhalb des Peristoms einen Ring aus weißen Trichomen, welche speziell von Isoptera (Termiten) gefressen werden. Sind keine Termiten vorhanden, befinden sich nur wenig andere Beutetiere in den Kannen von *N. albomarginata* (MERBACH et al. 2002).

Bei *N. madagascariensis* kann neben dem sezernierten Nektar keinerlei Futter festgestellt werden, welches speziell zur Anlockung von Ameisen dient. Der Nektar wird eindeutig von verschiedenen Tieren gefressen. An den einzeln abgefüllten Kanneninhalten wird deutlich, dass zwar in nahezu jeder Kanne erbeutete Ameisen

enthalten waren, diese jedoch nicht immer den größten Anteil an der Biomasse der Beutetiere ausmachen. Besonders in den D-Kannen überwiegt oft der Anteil an Coleopteren und Dipteren. Darüber hinaus gehören die erbeuteten Ameisen insgesamt 14 verschiedenen Gattungen an, während es sich bei den von *N. albomarginata* erbeuteten Termiten größtenteils um eine Gattung (*Hospitalitermis*) handelt (MERBACH et al. 2002).

*N. ampullaria* verwertet neben Beutetieren vor allem pflanzliche Materialien, welche in die am Boden liegenden Kannen hineinfallen (MORAN et al. 2003). Da der Deckel bei *N. ampullaria* die Kannenöffnung nicht überdacht, sondern nach hinten geklappt ist, kann herabfallendes Pflanzenmaterial leicht in die Kannen gelangen. Bei *N. madagascariensis* wurde gelegentlich ebenfalls Pflanzenmaterial im Kanneninneren gefunden. Dies kam jedoch sehr selten vor und die Masse der Beutetiere überragt die des Pflanzenmaterials bei weitem. Ob die *Nepenthes*-Pflanze in der Lage ist das pflanzliche Material zu verwerten, bleibt unklar, aber selbst wenn, sind die Beutetiere von weitaus größerer Bedeutung für die *Nepenthes*.

Vereinzelt wurden in asiatischen *Nepenthes*-Kannen, besonders in den großen Kannen von *N. rajah*, kleine Vertebrata (Wirbeltiere) gefunden (CLARKE 1997). Diese konnten bei *N. madagascariensis* nicht nachgewiesen werden. Bei den gesammelten Beutetieren handelt es sich ausschließlich um Invertebrata (Wirbellose).

### 5.3.6. Vergleich mit dem Beutespektrum der Gattung *Sarracenia*

CRESSWELL arbeitete 1991 mit den Beutetieren von *Sarracenia purpurea*. Er sammelte 55 Tage nachdem sich die Schlauchblätter geöffnet haben, die Inhalte von 214 Fallenblättern. Diese enthielten 504 Beutetiere, was rund 2,4 Beutetieren pro Schlauchblatt entspricht. Einige der Fallen waren jedoch durch Spinnennetze verschlossen und somit ihrer Funktion beraubt. Das Beutespektrum der entleerten Blätter setzt sich aus 13 Ordnungen und 49 Familien zusammen, wobei die meisten Individuen aus der Ordnung der Diptera stammen.

JUNIPER et al. (1989) liefern genauere Angaben zu den Beutetieren der Gattung *Sarracenia*. Sie erstellten folgende Liste von Beutetieren, welche sich in einem sehr stark gefüllten Schlauchblatt der Gattung *Sarracenia* befanden (Auflistung nach Häufigkeit):

<b>Tierordnung</b>	<b>Individuenzahl</b>	<b>Prozentualer Anteil</b>
Diptera	107	52 %
Hymenoptera	42 (inkl. 7 Formicidae)	20,5 %
Acari	34	16,6 %
Coleoptera	15	7,3 %
Araneae	3	1,5 %
Trichoptera	2	1 %
Lepidoptera	1	0,5 %
Opiliones	1	0,5 %
<b>gesamt</b>	<b>205</b>	<b>100 %</b>

Tab. 27: Beutespektrum eines Schlauchblattes von *Sarracenia spec.* nach JUNIPER et al. (1989)

Die Daten erhielten JUNIPER et al. durch persönliche Mitteilung von C. Aldridge und M. Amphlett. Insgesamt wurden die Inhalte von sechs Schlauchblättern gesammelt. Das Beutespektrum des dargestellten Blattes unterscheidet sich nicht von den anderen, mit der Ausnahme, dass es die höchste Diversität an Beutetieren enthält (JUNIPER et al. 1989).

Da das dargestellte Beutespektrum von *Sarracenia* auf weitaus weniger Falleninhalten beruht, als das erarbeitete Beutespektrum von *Nepenthes madagascariensis*, lassen sich die Werte nicht direkt vergleichen. Auch Vergleiche der Diversität der beiden Beutespektren lassen sich nicht anstellen, da anzunehmen ist, dass das Spektrum von *Sarracenia* mehr Tierordnungen enthalten würde, wenn mehr Falleninhalte gesammelt worden wären. In den *Sarracenia*-Schläuchen wurden keine Tierordnungen gefunden, welche nicht auch in den Kannen von *N. madagascariensis* vorkommen. Umgekehrt fehlen bei *Sarracenia* die 11 Ordnungen Diplopoda (Tausendfüßler), Rhynchota (Schnabelkerfe), Orthoptera (Heuschrecken), Blattodea (Schaben), Mantodea (Fangheuschrecken), Thysanoptera (Fransenflügler), Collembola (Springschwänze), Planipennia (Netzflügler), Dermaptera (Ohrwürmer), Phasmatodea (Stabheuschrecken), Pseudoscorpiones (Pseudoskorpione) und die Klasse der Gastropoda (Schnecken).

Die Verteilung der Ordnungen, welche in den Fallen beider Gattungen vorkommen, unterscheidet sich besonders in Bezug auf die Hymenoptera sehr stark voneinander. Bei *N. madagascariensis* machen die Hymenoptera 91 % der Gesamtbeute aus,

wobei 99 % der Hymenoptera zur Familie der Formicidae (Ameisen) gehören. Ohne diese Familie würde diese Ordnung 6 % der Gesamtbeute ausmachen, stünde jedoch immer noch an dritter Stelle. Bei den vorliegenden Informationen zu Beutetieren von *Sarracenia* sind die Hymenopteren am zweithäufigsten vertreten. Sie machen mit 20,5 % der Beutetiere einen wesentlich geringeren Anteil an der Gesamtbeute aus, als bei *N. madagascariensis*. Bei ersterer gehören jedoch nur 16 % der Hymenopteren zur Familie der Ameisen.

Sowohl bei CRESSWELL (1991) als auch bei JUNIPER et al. (1989) sind die Dipteren bei *Sarracenia* die häufigsten Vertreter unter den Beutetieren. Da sie bei *N. madagascariensis* ebenfalls einen Großen Anteil an der Beute ausmachen spielen sie bei beiden Pflanzengattungen eine wichtige Rolle als Beutetiere. Ebenso lassen sich die Anteile an Spinnen und Weberknechten an den Beutespektren der beiden karnivoren Gattungen vergleichen. Milben machen dagegen bei *Sarracenia* einen höheren Prozentsatz der Beutetiere aus, während die Coleoptera und Lepidoptera in den Kannen von *N. madagascariensis* wesentlich häufiger vertreten sind. Bei den Köcherfliegen aus dem Schlauchblatt der *Sarracenia* handelt es sich, da nicht anders erwähnt, vermutlich um Imagines. Die Trichoptera aus den Kannen von *N. madagascariensis* befanden sich dagegen noch im Larvalstadium und sind vermutlich in die Kannen gespült worden, als die Pflanzen vom ansteigenden Seespiegel überflutet wurden (siehe 5.2.2. Insektenlarven als Beutetiere). Imagines dieser Ordnung wurden in den *Nepenthes*-Kannen nicht gefunden.

Die Ameisen, welche bei *N. madagascariensis* über 90 % der Beutetiere ausmachen, scheinen als Beute von *Sarracenia* eine verschwindend geringe Rolle zu spielen. Ebenso machen die bei *N. madagascariensis* sehr häufigen Ordnungen Coleoptera und Lepidoptera bei *Sarracenia* nur einen geringen Prozentsatz der Beutetiere aus, während die Diplopoda in den geleerten Fallen von *Sarracenia* überhaupt nicht vorkamen. Letztere war in den Kannen von *N. madagascariensis* relativ häufig enthalten, wobei beachtet werden muss, dass alle Vertreter an der Ostküste gesammelt wurden.

Bei CRESSWELL (1991) enthalten die entleerten Schlauchblätter der Gattung *Saraccenia* durchschnittlich rund 2,4 Beutetiere, während bei JUNIPER et al. (1989) 205 Beutetiere aus einem Blatt aufgelistet werden. Bei letzterem wird jedoch erwähnt, dass fünf weitere Schlauchblätter weniger Beutetiere enthielten. Bei *N. madagascariensis* wurden durchschnittlich 80 Beutetiere aus den Kannen gesammelt,



wobei einzelne Kannen 2 bis ca. 400 Beutetiere enthalten konnten. Bei beiden Gattungen scheint die Zahl der Beutetiere pro Falle somit starken Schwankungen unterlegen zu sein.

HEARD (1997) liefert ein von CRESSWELL und JUNIPER et al. abweichendes Beutespektrum für *Sarracenia purpurea*. Er schreibt, dass 69 % der Trockenmasse der von ihm gesammelten Beutetiere zu den Ordnungen Hymenoptera (hauptsächlich Ameisen), Coleoptera und zur Klasse der Gastropoda (Schnecken) gehören, wobei die Gastropoda 20 % ausmachen. KNEITETL & MILLER (2001) schreiben ebenfalls von toten Ameisen, welche der in den *Sarracenia*-Schläuchen lebenden Mückenlarve *Wyeomyia smithii* als Nahrung dienen. Es scheint sich somit nicht allgemein feststellen zu lassen, dass Ameisen einen geringen Anteil an der Beute von *Sarracenia* ausmachen. Dennoch spielen sie bei *N. madagascariensis* eine wichtigere Rolle. Hier wurden in nahezu allen 642 entleerten Kannen Ameisen gefunden und meist waren sie in größeren Mengen vertreten.

NEWELL & NASTASE (1998) filmten 70 Schlauchblätter von *Sarracenia purpurea* und verglichen die Anzahl der Besucher mit der der erbeuteten Tiere. Sie stellten fest, dass 74 % der Besucher Ameisen waren, von denen jedoch nur 0,37 % von der Pflanze erbeutet wurden. Die anderen Ameisen waren in der Lage sich in der Gleitzone der Pflanze fortzubewegen, ohne in die Verdauungsflüssigkeit zu fallen oder dieser zu entkommen, nachdem sie hineingefallen waren. Zwei der gefilmten Schlauchblätter waren stärker behaart. Diese Behaarung scheint die Ameisen behindert zu haben, denn es wurde beobachtet, wie die Ameisen bei diesen Schläuchen viel häufiger ins Kanneninnere fielen, als bei den weniger stark behaarten. Erstere enthielten jedoch keine Flüssigkeit, weshalb die Ameisen entkommen konnten. Möglicherweise sammelten die oben genannten Autoren die bearbeiteten Beutetiere aus unterschiedlich stark behaarten *Sarracenia*-Blättern und kamen deshalb zu unterschiedlichen Ergebnissen über die Rolle der Ameisen bei Beutespektrum der Gattung *Sarracenia*. Andere der von NEWELL & NASTASE gefilmten Besucher der *Sarracenia*-Schläuche gehören zu den Ordnungen Diptera, Orthoptera, Hymenoptera (ohne Ameisen), Araneae, Lepidoptera und Coleoptera. Es wird nicht erwähnt, wie oft Vertreter der einzelnen Ordnungen erbeutet wurden, aber die Effizienz in Bezug auf die erbeuteten Besucher ist bei den Nicht-Ameisen mehr als doppelt so hoch, als bei den Ameisen. Insgesamt werden 2,1 % der gefilmten *Sarracenia*-Besucher erbeutet.

Eine weitere Möglichkeit für die unterschiedlichen Angaben zum Beutespektrum von *Sarracenia* sind jahreszeitliche Differenzen. Während *N. madagascariensis* in tropischen Regionen wächst, in denen ein Tageszeitenklima vorherrscht, wächst *Sarracenia* in der gemäßigten Zone und ist somit jahreszeitlichen Schwankungen ebenso unterworfen, wie die Tierwelt um sie herum. Möglicherweise haben die oben genannten Autoren die bearbeiteten Falleninhalte zu unterschiedlichen Jahreszeiten gesammelt und sind deshalb zu verschiedenen Ergebnissen in Bezug auf das Beutespektrum gekommen.

Sowohl die Fallen der Gattung *Sarracenia*, als auch die der *Nepenthes madagascariensis*, locken durch Nektar und teilweise durch Färbung und Duft eine große Bandbreite von Beutetieren an. Während bei *N. madagascariensis* über 90 % der Beutetiere zur Familie der Formicidae gehören, scheinen Ameisen bei *Sarracenia* einen sehr stark variierenden Anteil der Beutetiere auszumachen.

## 5.4. Kommensalen

### 5.4.1. Die Kommensalen von *Nepenthes madagascariensis*

THIENEMANN beschäftigte sich 1932 sehr ausführlich mit „*Nepenthes*-Tieren“ an asiatischen *Nepenthes*-Arten und unterteilte diese auf Grund ihrer Beziehung zur Pflanze in drei Kategorien.

Nepenthexene *Nepenthes*-Bewohner: kommen nur selten bei *Nepenthes* vor, versprengte Glieder anderer Lebensgemeinschaften, Gäste

Nepenthephile *Nepenthes*-Bewohner: treten in größeren Mengen an bei *Nepenthes* auf, sind aber auch an anderen Lebensräumen zu finden

Nepenthebionte *Nepenthes*-Bewohner: kommen normalerweise ausschließlich bei *Nepenthes* vor, sind oftmals charakteristisch

Die Spinnenfamilien Araneidae (Radnetzspinnen), Lycosidae (Wolfsspinnen), Phlocidae (Zitterspinnen) und Teragnatidae wurden nur in Einzelfällen an den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet. Sie können nach der Unterteilung von THIENEMANN als nepenthexene *Nepenthes*-Bewohner bezeichnet werden. Die Familien der Thomisidae (Krabbenspinnen), Salticidae (Springspinnen), Theridiidae (Kugelspinnen) und Oxyopidae (Luchsspinnen) wurden häufig an den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet und fallen somit in die Kategorie nepenthephiele *Nepenthes*-Bewohner. Eine Ausnahme bilden die Krabbenspinnen der Gattung *Synema*. Sie wurden ausschließlich innerhalb der *Nepenthes*-Kannen beobachtet und verließen diese selbst wenn die Kanne zerstört wurde nur sehr zögernd. Zudem lässt ihre Fähigkeit sich an der Kanneninnenseite fortzubewegen und in die Verdauungsflüssigkeit abzutauchen auf spezielle Anpassungen an diesen Lebensraum schließen. Auf Grund dieser Beobachtungen sind die *Synema* als nepenthebionte *Nepenthes*-Bewohner zu betrachten. Die Mantodea (Gottesanbeterinnen) wurden relativ selten (insgesamt ca. 10 mal), dafür jedoch an allen Untersuchungsflächen auf den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet und fallen somit in die Kategorie nepenthephile Bewohner. Acari (Milben) und die Larven der Ordnung Diptera (Zweiflügler) waren sehr häufig in den *Nepenthes*-Kannen enthalten und sind vermutlich nepenthebionte Bewohner. Um auszuschließen, dass sie auch andere Gewässer oder Phytotelmata besiedeln, hätten auch Bewohner dieser Habitats gesammelt werden müssen. Mückenarven wurden z.B. auch in dem becherförmigen Fruchtkörper eines Pilzes beobachtet. Da diese Tiere nicht weiter bearbeitet wurden,

bleibt unklar, ob es sich um eine der Arten handelte, welche in den *Nepenthes*-Kannen lebt.

Neben diesen drei Kategorien unterteilt THIENEMANN (1932) die von ihm bearbeiteten Tiere in terrestrische und aquatische *Nepenthes*-Bewohner. Als aquatischen Lebensraum bezeichnet er die flüssigkeitsgefüllte Verdauungszone der *Nepenthes*-Kannen, während der terrestrische Lebensraum die Gleitzzone umfasst. Die bearbeiteten Kommensalen von *N. madagascariensis* lassen sich ebenfalls in aquatische und terrestrische *Nepenthes*-Bewohner aufteilen. Im vorliegenden Fall muss die Definition des terrestrischen Lebensraumes jedoch auf die gesamte *Nepenthes*-Pflanze ausgeweitet werden. Gottesanbeterinnen und Spinnen, welche außerhalb der Kannenflüssigkeit und mit einer Ausnahme (Gattung *Synema*, Thomisidae) außerhalb der *Nepenthes*-Kannen leben, sind somit terrestrische *Nepenthes*-Bewohner oder auch terrestrische Kommensalen. Sie wurden fast ausschließlich an den D-Kannen oder an den Infloreszenzen beobachtet. Milben und Dipterenlarven leben ausschließlich innerhalb der Verdauungsflüssigkeit und können somit als aquatische *Nepenthes*-Bewohner oder aquatische Kommensalen bezeichnet werden.



Abb. 59: Odothek einer Gottesanbeterin an einem Fruchtstand von *N. madagascariensis*

Gottesanbeterinnen sind von asiatischen *Nepenthes*-Arten weder als Kommensalen, noch als Beutetiere bekannt. Bei *N. madagascariensis* wurden sie zwar selten, jedoch an fast allen Untersuchungsflächen beobachtet. Zusätzlich befanden sich vereinzelt Odotheken (Eiballen) von Gottesanbeterinnen an den *Nepenthes*-Pflanzen, was ihren Bezug zur Pflanze verdeutlicht. Durch ihre vorteilhafte Positionierung im Bereich der Kannenöffnung oder an den Infloreszenzen, sowie durch die Beobachtung einer erfolgreichen Jagd auf einen potentiellen Bestäuber wird deutlich,

dass die Gottesanbeterinnen sich gezielt an den *Nepenthes*-Pflanzen aufhalten.

Neben dieser kommensalistischen Beziehung, von welcher zunächst nur die Mantodea profitieren, wurden Vertreter dieser Ordnung etwa ebenso oft unter den Beutetieren gefunden, wie sie außerhalb der Kannen beobachtet wurden. Da Gottesanbeterinnen sich räuberisch ernähren, ist anzunehmen, dass sie sich auf der Jagd nach potentiellen Beutetieren befanden. Bei dem Versuch die Tiere zu ergreifen können sie selbst in die Kannen gefallen und dort verendet sein. Bei allen neun erbeuteten Mantodea handelt es sich um juvinile Tiere und somit vermutlich um unerfahrene Jäger.

Bei den von Gottesanbeterinnen erbeuteten Tieren handelt es sich streng genommen nicht um Beutetiere der *Nepenthes*, da sie gefangen werden, bevor sie in den Fallen verendet sind. Zudem werden nicht alle Tiere, welche sich den *Nepenthes*-Kannen nähern von der Pflanze erbeutet. Vielmehr wurde beobachtet, viele Tiere von dem sezernierten Nektar fressen, ohne Opfer der Fallen zu werden. Die Gottesanbeterinnen profitieren somit von den *Nepenthes*, indem sie sich die Anlockungsmethoden der Pflanze zu Nutze machen, um einen größeren Jagderfolg zu erzielen. Dabei erbeuten sie auch einige Tiere, welche andernfalls Beutetiere der *Nepenthes* geworden wären, sowie einige potentielle Bestäuber der Pflanze. Umgekehrt erbeuten die *Nepenthes* einige Vertreter der Mantodea. Ähnlich wie im Falle



Abb. 60: Gottesanbeterin der Familie Mantidae mit Beutetier in einem männlichen Blütenstand von *N. madagascariensis*

der Ameisen (siehe 5.4. Beziehung zwischen Ameisen und *Nepenthes*) profitieren sowohl die Gottesanbeterinnen von den *Nepenthes* als auch umgekehrt. Somit kann die Beziehung zwischen beiden Partnern auch im Falle der Gottesanbeterinnen als mutualistisch bezeichnet werden. Im Gegensatz zu den Ameisen ist die Verlustrate der Gottesanbeterinnen in Bezug auf die beobachteten Tiere jedoch sehr hoch, was ein Grund dafür sein könnte, weshalb sie nicht öfter an den *Nepenthes* zu sehen sind.

Es wurde bereits ausgeführt, dass die beobachteten Spinnen unterschiedlich starke Beziehungen zu den *Nepenthes* aufweisen. THIENEMANN (1932) bezeichnet „die nepenthebionten bzw. nepenthephilen Spinnen als „Kommensalen der *Nepenthes*-Pflanzen in des Wortes wahrster Bedeutung“. Da alle dieser Spinnen auch unter den Beutetieren der *Nepenthes* enthalten sind, profitiert die Pflanze ihrerseits auch von der Anwesenheit der Spinnen. Den *Nepenthes* geht durch die Spinnen ein Teil ihrer Beute und zusätzlich einige der potentiellen Bestäuber verloren. Dafür erbeutet sie ihrerseits einen Teil der Spinnen. Somit kann das Verhältnis zwischen Spinnen und *Nepenthes* ebenso wie bei den Gottesanbeterinnen durchaus als fakultativer Mutualismus bezeichnet werden (siehe dazu auch 5.4. Beziehung zwischen Ameisen und *Nepenthes*).

Eine Ausnahme bilden wiederum die Spinnen der Gattung *Synema*. Die anderen Spinnen jagen die potentiellen Beutetiere der *Nepenthes*, von denen sich viele nur an dem Nektar der Pflanzen gütlich tun, ohne von ihr erbeutet zu werden. Die *Synema* dagegen ernähren sich ausschließlich von den Tieren, welche bereits in die *Nepenthes*-Kannen hineingefallen und somit als Beutetiere der Pflanze zu betrachten sind. Gleichzeitig werden diese Spinnen kaum unter den Beutetieren gefunden (siehe 5.2.1. Beutespektrum von *Nepenthes madagascariensis*). Im Gegensatz zu den anderen Spinnen gleichen die *Synema* somit den Beuteverlust der Pflanze nicht aus, indem sie ebenfalls erbeutet werden.

Es konnte nicht eindeutig festgestellt werden, ob die Spinnen der Gattung *Synema* die herabfallenden, noch lebendigen Beutetiere abfangen oder ob sie sich von den toten Tieren in der Kannenflüssigkeit ernähren. RATSIRASON & SILANDER (1996) gelang es jedoch zu beobachten, wie die Spinnen Beutetiere, welche gerade erst in die Kannenflüssigkeit gefallen sind, herausfischen und aussaugen. Diese Beobachtung entspricht der üblichen Verhaltensweise von Krabbenspinnen, ihre Beute noch lebendig auszusaugen, wodurch eine nahezu unversehrte Hülle zurückbleibt (FOELIX 1992). Die gesammelten Kanneninhalte aus je 20 D-Kannen mit und ohne Spinnenbewohner sind sich in der Zusammensetzung und Anzahl der Beutetiere sehr ähnlich. Die Anwesenheit der Spinnen scheint erwartungsgemäß keine Auswirkungen auf die Zusammensetzung des Beutespektrums zu haben, da die Spinnen im Inneren der Kanne verborgen sind und für die Beutetiere zunächst unsichtbar bleiben. Besonders die Käfer, welche sich in den von Spinnen bewohnten Kannen befanden, waren stärker zersetzt, als die der Kontrollkannen ohne

Spinnenbewohner. Dies deutet darauf hin, dass sie von den Spinnen bereits ausgesaugt wurden und nur die leere Hülle in die Kannenflüssigkeit gelangten. Ohne das Muskelgewebe zersetzten sie sich schneller in der Kannenflüssigkeit.

Zur besseren Fortbewegung innerhalb der Kanne scheint die Krabbenspinne kaum sichtbare Spinnfäden an der Kanneninnenwand angebracht zu haben.

Die mehrfache Kontrolle der *Nepenthes*-Kannen auf die Anwesenheit von Spinnen der Gattung *Synema* zeigte, dass sich die Tiere meist immer in derselben Kanne aufhalten, wobei es sich größtenteils um D-Kannen handelte. Selbst wenn die betreffende Kanne aufgeschnitten wurde, verließ die Spinne sie erst, wenn die Kanne völlig zerstört war. Bei den zwei Spinnen dieser Art, welche gleichzeitig in einer *Nepenthes*-Kanne beobachtet wurden, handelt es sich vermutlich um ein Pärchen (pers. Mitt. Dr. Huber). Zudem konnte mehrfach beobachtet werden, dass ein adultes Tier sich mit einem Eikokon in einer Kanne eingesponnen hatte. THIENEMANN (1932) beobachtete bei asiatischen *Nepenthes* einen Eikokon der Krabbenspinne *Thomisus nepenthiphilius*, welche ebenfalls in den Kannen lebt. Aus diesem schlüpfen an Stelle der Spinnen junge Schlupfwespen (Ichneumonidae). Das Verschließen der Kanne, in welcher die Jungen schlüpfen sollen, mit einem dichten Netz, könnte somit der Abwehr von Parasiten dienen. In einer der zugesponnenen Kannen konnten später einige Jungtiere der *Synema* beobachtet werden. Das Netz, welches die Kannenöffnung verschloss, war inzwischen zerstört und die Funktion der Kanne somit wieder hergestellt. Alle diese Beobachtungen machen deutlich, dass die Spinnen der Gattung *Synema* ihren gesamten Lebenszyklus in den Kannen von *N. madagascariensis* verbringen und dadurch auf die *Nepenthes* als Lebensraum angewiesen sind.

Unter den gesammelten Ameisen der Gattung *Tetraponera* befand sich eine Spinne der Gattung *Myrmarachne* aus der Familie der Salticidae (Springspinnen). Diese Spinne sah den Ameisen dieser Gattung so ähnlich, dass sie beim Sammeln fälschlicherweise für eine Ameise gehalten wurde. Dank dieser Ähnlichkeit zu bestimmten Ameisengattungen ist es den *Myrmarachne* möglich, sich unbemerkt zwischen den Ameisen aufzuhalten und bei Bedarf einzelne Tiere zu erbeuten. Diese Spinne ist streng genommen keine Kommensale der *Nepenthes*, da sie nicht durch die Pflanze profitiert, sondern durch ihr mimetisches Äußeres. Würden die Ameisen eine andere Pflanze aufsuchen, würde sie ihnen dorthin folgen.

Es ist bekannt, dass Milben häufig in den Kannen der Gattung *Nepenthes* leben (THIENEMANN 1932; BEAVER 1985; MOGI & YOUNG 1992; CLARKE & KITCHING 1993; RATSIRASON & SILANDER 1996). Heute sind vier in *Nepenthes*-Kannen lebende Milbenarten beschrieben: *Zwickia guentheri* OUDEMANS aus *N. distillatoria* (Sri Lanka), *Z. nepenthesiana* HIRST aus *N. ampularia* (Singapore), *Creutzeria tobaica* OUDEMANS aus *N. tobaica* (Java) und *C. seychellensis* NESBITT aus *N. pervillei* (Seychellen). Dennoch ist bis heute wenig über ihre Biologie bekannt und zweifellos gibt es in den Kannen vieler *Nepenthes*-Arten Milben, welche bisher noch nicht beschrieben wurden (FASHING 2002).

Auch in den Kannen von *N. madagascariensis* waren zahlreiche Milben enthalten, von denen zumindest *Creutzeria spec.* in der Verdauungsflüssigkeit lebt. Diese Milben wurden bereits von PAULIAN (1950) GRJEBINE (1979), BEAVER (1985) und RATSIRASON & SILANDER (1996) erwähnt, sind jedoch bisher nicht näher bestimmt. Sie wurden vielfach freischwimmend in der Kannenflüssigkeit beobachtet und sind durch ihre Schwimmtarsen hervorragend an eine aquatische Lebensweise angepasst. Nach BEAVER (1985) und RATSIRASON & SILANDER (1996) ernähren sie sich detritivor. Die *Nepenthes* bietet ihnen Lebensraum und Nahrung. Ob die Pflanze ihrerseits einen Nutzen durch die Milben erfährt bleibt ungewiss. Möglicherweise tragen sie dazu bei die Bakterienzahl niedrig zu halten und die Kanne somit vor Fäulnis zu bewahren.

Im Falle der anderen Milbenarten lässt sich nicht eindeutig feststellen, ob sie als Kommensalen oder Beutetiere bearbeitet werden müssen. Sie zeigen weder Spuren von Verdauung noch äußerliche Anpassungen an eine aquatische Lebensweise. Sowohl eine rote, als auch eine braun gefärbte Milbenart kamen ausgesprochen selten in den *Nepenthes*-Kannen vor und sind somit eher als Beutetiere einzuschätzen. Dagegen war die Familie der Oribatidae an der Ostküste in 13 von 20 einzeln abgefüllten B-Kannen vertreten und könnte die *Nepenthes*-Kannen somit ebenfalls als Lebensraum nutzen (siehe 5.3.4. Milben als Kommensalen).

Die Dipterenlarven aus den Kannen von *N. madagascariensis* wurden bereits ausführlich von PAULIAN (1950), GRJEBINE (1979) und RATSIRASON & SILANDER (1996) bearbeitet und sollen hier deshalb nicht näher behandelt werden. GRJEBINE beschreibt vier neue Arten der Gattung *Uranotaenia* aus den Kannen von *N. madagascariensis*. Dabei handelt es sich um die Arten *U. bosseri*, *U. brunhesi*, *U.*



*blekini* und *U. damasei*. RATSIRASON & SILANDER finden 1996 nur zwei dieser Arten wieder, *U. bosseri* und *U. belkini*. In der vorliegenden Arbeit konnte zusätzlich die Art *U. damaesei* aus den *Nepenthes*-Kannen gesammelt werden. Neben den Mückenlarven (Nematocera) berichten sowohl PAULIAN (1950) als auch RATSIRASON & SILANDER (1996) von Fliegenlarven (Brachycera) aus der Familie der Chloropidae (Halmfliegen), welche ihr Larvenstadium ebenfalls in den *Nepenthes*-Kannen verbringen. Bei den jüngst gesammelten Fliegenlarven handelt es sich ebenfalls um diese Familie und zwar um zwei verschiedene Arten.

RATSIRASON & SILANDER (1996) erwähnen auch Odonata (Libellen) als Kommensalen von *N. madagascariensis*. Diese Beobachtung konnte im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht gemacht werden. Es wurden jedoch Libellen an den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet und es ist durchaus anzunehmen, dass sie gelegentlich Tiere erbeuten, welche sich zur Nektaraufnahme an den Kannen befinden oder sich diesen nähern.

#### 5.4.2. Milben als Kommensalen

Die Verlängerungen an den Tarsen der weißen Milben der Gattung *Creutzeria* sind für ein Leben an Land nicht geeignet, da sie die Tiere beim Laufen behindern würden. Bei einer aquatischen Lebensweise dagegen dienen die Verlängerungen als Schwimmfortsätze und ermöglichen so eine bessere Fortbewegung in der Kannenflüssigkeit.

Fraglich bleibt, wie die Milben in die Kannen gelangen, wenn sie sich außerhalb der Flüssigkeit nicht fortbewegen können. Eine Möglichkeit wäre es, sich von Tieren transportieren zu lassen, welche von einer *Nepenthes*-Kanne zur nächsten ziehen. Bei den meisten Tieren, die in die Flüssigkeit der *Nepenthes*-Kannen gelangen, handelt es sich jedoch um Beutetiere. Sie verenden in der Kannenflüssigkeit und stellen somit keine Transportmöglichkeit mehr dar. RATSIRASON & SILANDER (1996) beobachteten zwei schlüpfende Dipteren, welche ihr Larvenstadium in den *Nepenthes*-Kannen verbracht haben. Auf beiden saß eine Milbe der Gattung *Creutzeria*. Damit die Milben in eine andere *Nepenthes*-Kanne gelangen, müssen die geschlüpften Fliegen sich in das Innere einer anderen Kanne begeben. Möglicherweise ist es ausreichend, wenn die Fliegen sich zur Nektaraufnahme an den Kannen absetzen, damit die Milben sich in die Flüssigkeit fallen lassen können.

Dennoch besteht die Möglichkeit, dass die Fliege sich von dem *Nepenthes*-Bestand entfernt. Da in 40 % der einzeln abgefüllten D-Kannen Milben enthalten waren, müssten sich frisch geschlüpfte Fliegen entsprechend oft in der Umgebung von *Nepenthes*-Kannen aufhalten.

Besser würden sich die Krabbenspinnen *Synema spec.* als Transporttiere eignen, die bei Gefahr in die Kannenflüssigkeit abtauchen und ausschließlich innerhalb von *Nepenthes*-Kannen beobachtet wurden. Diese Spinnen verlassen die von ihnen bewohnten Kannen selten, dennoch gibt es Situationen, in denen sie dazu gezwungen werden. So beispielsweise, wenn ihre Kanne zu alt ist, oder beschädigt wird, oder sie sich auf Partnersuche befinden. Für die Krabbenspinnen als Transporttiere der Milben spricht, dass die Milben in den von Spinnen bewohnten Kannen wesentlich häufiger (208 mal) vertreten waren, als in den von Spinnen unbewohnten Kannen (77 mal). Zusätzlich wurden die Krabbenspinnen fast ausschließlich in D-Kannen beobachtet, aus welchen auch 99 % der gesammelten *Creutzeria* stammen. In Ankanin'ny Nofy (Ostküste) konnten die Krabbenspinnen nicht in den Kannen von *N. madagascariensis* beobachtet werden. Selbst wenn sie an der Südostküste zur Verbreitung der Milben beitragen, scheint es für die Milben andere Möglichkeiten zu geben, neue *Nepenthes*-Kannen zu besiedeln.

Eine andere Möglichkeit, wie die Milben in die *Nepenthes*-Kannen gelangen könnten, stellen die Weibchen verschiedener Fliegen- und Mückenarten dar, welche ihre Eier in die Kannenflüssigkeit ablegen. Die entsprechenden Larven wurden an allen Untersuchungsflächen unter den Kanneninhalten gefunden. Um die Eier abzulegen, muss sich das Muttertier eine Weile nahe der Oberfläche der Kannenflüssigkeit aufhalten. In dieser Zeitspanne könnten die Milben sich dem Muttertier nähern und mit ihm zusammen die Kanne verlassen. Genau wie bei den frisch geschlüpfen Fliegen stellt sich auch hier das Problem, dass die Muttertiere sich nach der Eiablage einer anderen *Nepenthes*-Kanne nähern müssten, um die Milben erfolgreich zu verbreiten. Möglicherweise legen sie nicht alle Eier in einer Kanne ab, was sie veranlassen würde, sich erneut ins Innere einer *Nepenthes*-Kanne zu begeben.

Nicht alle Tiere, welche bei ihrer Nahrungssuche in die *Nepenthes*-Kannen fallen, verenden in der Verdauungsflüssigkeit. So konnte beobachtet werden, wie ein Käfer der Gattung *Mastododera* in eine Kanne hineinfiel und wieder herauskletterte. Bei einer solchen Gelegenheit könnten sich ebenfalls Milben auf ihm abgesetzt haben.

Sucht der Käfer anschließend an einer anderen Kanne nach Nektar, bräuchten sich die Milben nur ins Kanneninnere fallen zu lassen.

Den Milben der Gattung *Creutzeria* stehen offenbar mehrere Möglichkeiten zur Verfügung, neue *Nepenthes*-Kannen zu besiedeln. Es ist anzunehmen, dass nicht eine, sondern mehrere Möglichkeiten gleichzeitig für ihr häufiges Auftreten in den *Nepenthes*-Kannen verantwortlich sind.

Ob die schwarzen Milben aus der Familie der Oribatidae ebenfalls in der Kannenflüssigkeit leben oder ob sie als Beutetiere dort verendet sind, konnte nicht eindeutig festgestellt werden. Die Tiere weisen keinerlei äußere Anpassungen an eine aquatische Lebensweise auf und konnten im Gegensatz zu *Creutzeria spec.* nicht lebendig in den Kannenflüssigkeiten beobachtet werden. Aus den 20 Inhalten von Bodenkannen in Ankanin'ny Nofy (Ostküste), wurden insgesamt sechs *Creutzeria spec.* und 59 Oribatidae gesammelt. In den 20 Inhalten von D-Kannen waren insgesamt 139 *Creutzeria spec.* und nur zwei Oribatidae enthalten. Die 40 einzeln abgefüllten Inhalte von D-Kannen in Sainte Luce (Südostküste) enthielten insgesamt 285 *Creutzeria spec.* und zwei Oribatidae. Der Grund für das vermehrte Auftreten der Oribatidae in den Bodenkannen liegt vermutlich darin, dass sie für die flugunfähigen Milben besser zu erreichen sind.

In keinem der gesammelten Kanneninhalte kamen beide Familien zusammen vor. Es wäre durchaus denkbar, dass beide Familien in den Kannen leben und sich gegenseitig erbeuten. In diesem Fall erbeuten die größeren und besser gepanzerten Oribatidae vermutlich die Milben der Gattung *Creutzeria*. Dies würde erklären, weshalb *Creutzeria* in großen Mengen in den D-Kannen lebt, in den B-Kannen jedoch nur bei Abwesenheit der Oribatidae vertreten sind.

#### **5.4.3. Unterschiede der Kommensalenspektren beider Untersuchungsgebiete**

Die Kommensalen aller vier Tierordnungen wurden sowohl an der Ostküste, als auch an der Südostküste beobachtet.

Die Ordnung der Mantodea (Gottesanbeterinnen) ist an beiden Untersuchungsgebieten gleich häufig an den *Nepenthes*-Pflanzen vertreten. In beiden Fällen hielten sich die Gottesanbeterinnen entweder an den Kannen oder an

den Infloreszenzen der *Nepenthes* auf. Neben der Familie der Mantidae konnte in Sainte Luce (Südostküste) auch ein Vertreter der Familie Empusidae beobachtet werden.



Abb. 61: Vertreter der Familie Mantidae an einem weiblichen Blütenstand von *N. madagascariensis*

Der größte Unterschied in der Verbreitung der Kommensalen ist die Abwesenheit der Krabbenspinne der Gattung *Synema* an der Ostküste. Auch an der Südostküste war diese Spinne nicht an allen Untersuchungsflächen gleich häufig vertreten. Untersuchungsfläche 4 bot den größten zusammenhängenden Bestand von *N. madagascariensis* und gleichzeitig kamen die Krabbenspinnen hier am häufigsten vor. An den anderen drei Untersuchungsflächen konnte sie nur selten beobachtet werden. Die vielfache Kontrolle zuvor festgelegter *Nepenthes*-Kannen zeigte, dass die Spinnen immer in denselben Kannen zu finden waren. Selbst wenn die Kannen zerstört wurden, verließen die Spinnen die Kannen nur zögernd. Außerhalb der Kannen wurden sie nicht beobachtet. Diese enge Gebundenheit an die *Nepenthes*-Kannen könnte eine kleinräumige Verbreitung dieser Spinnenart zur Folge haben. RATSIRASON & SILANDER (1996) beobachteten in Mandena, ca. 30 km südlich von Sainte Luce ebenfalls eine Krabbenspinne, welche bei Gefahr in die Kannenflüssigkeit von *N. madagascariensis* flüchtet. Vermutlich handelt es sich um die selbe Art handelt, welche in Sainte Luce beobachtet wurde. Zwischen Mandena und Sainte Luce gibt es in regelmäßigen Abständen immer wieder Bestände von *N. madagascariensis*. Das Untersuchungsgebiet an der Ostküste liegt jedoch ca. 870 km weiter nördlich. Es ist anzunehmen, dass die *Nepenthes*-Bestände auf diese Entfernung größere Unterbrechungen aufweisen. Möglicherweise war die Spinne

nicht in der Lage, diese Unterbrechung zu überwinden und konnte deshalb in Ankanin'ny Nofy (Ostküste) nicht beobachtet werden. Andere Vertreter der Thomisidae (Krabbenspinnen) kamen auch an der Ostküste als Kommensalen von *N. madagascariensis* vor. Dort wurden sie in vergleichbarer Häufigkeit an der Außenseite der *Nepenthes*-Kannen beobachtet, wie im Südosten Madagaskars. Das



Abb. 62: Thomisidae an *N. madagascariensis* (Ostküste)

selbe gilt für die Familien der Salticidae (Springspinnen) und Theridiidae (Kugelspinnen).

Die Gattung *Peuceria* aus der Familie der Oxyopidae (Luchsspinnen) wurde an der Ostküste nicht an den *Nepenthes*-Pflanzen, dafür jedoch an anderen Pflanzen im angrenzenden Wald beobachtet. Somit war sie in diesem Gebiet durchaus vertreten,

allerdings nicht als Kommensale der *Nepenthes*.

Insgesamt wurden in Sainte Luce (Südostküste) sieben und in Ankanin'ny Nofy (Ostküste) drei Spinnenfamilien als Kommensalen von *N. madagascariensis* beobachtet. Die ungleiche Verteilung auf die beiden Untersuchungsgebiete liegt zumindest teilweise darin begründet, dass Sainte Luce (Südostküste) das Hauptuntersuchungsgebiet war, während an der Ostküste nur zwei Wochen gearbeitet wurde.

Die Acari (Milben) der Gattung *Creutzeria* sind in den Kannen der beiden Untersuchungsgebiete etwa gleich häufig vertreten. Auch ihre Verteilung auf die beiden Kannentypen unterschied sich in den beiden Untersuchungsgebieten nicht. Sowohl an der Südost-, als auch an der Ostküste stammen über 95 % der *Creutzeria spec.* aus D-Kannen. Die Familie der Oribatidae kam ebenfalls an beiden Untersuchungsgebieten vor, stammt jedoch zu 97 % aus Kanneninhalten an der Ostküste. Dort wiederum befanden sich rund 94 % der Tiere in den B-Kannen.

Sowohl die Anzahl, als auch die Zusammensetzung der Dipterenlarven, welche in den Kannenflüssigkeiten von *N. madagascariensis* leben, variieren zwischen den beiden Untersuchungsgebieten sehr stark. Insgesamt lebten in den 200 entleerten

Kannen der Ostküste 1512 Dipterenlarven. In Sainte Luce (Südostküste) wurden 442 Kanneninhalte gesammelt, in welchen sich nur 268 Dipterenlarven befanden. Während an der Ostküste nur halb so viele Kanneninhalte gesammelt wurden, enthielten diese mehr als fünfmal so viele Dipterenlarven.

Die Kannen aus Ankanin'ny Nofy (Ostküste) enthielten deutlich mehr Larven der Unterordnung Nematocera (Mücken), während in den Kannen aus Sainte Luce (Südostküste) mehr Vertreter der Unterordnung Brachycera (Fliegen) lebten.

Auch in Bezug auf die Verteilung der Dipterenlarven auf die zwei Kannentypen gibt es Unterschiede zwischen den Untersuchungsgebieten. An der Ostküste enthielten beide Kannentypen etwa gleich viele Dipterenlarven. In Sainte Luce (Südostküste) dagegen stammen 96 % der Dipterenlarven aus B-Kannen.

## 5.5. Die Beziehung zwischen Ameisen und *Nepenthes*

Viele Pflanzen gehen mutualistische Beziehungen zu Ameisen ein. Meist bilden sie Hohlräume aus, welche den Ameisen als Behausung dienen und oftmals stellen sie ihnen Futter zur Verfügung. Die Ameisen dagegen schützen die Pflanzen vor Fraßfeinden oder Konkurrenten und bringen im Falle epiphytischer Ameisenpflanzen meist organisches Material, welches den Pflanzen als Substrat dient. Typische Ameisenpflanzen sind z.B. die Gattungen *Myrmecodia* und *Hydnophyllum* (HUXLEY 1977; DAVIDSON & EPSTEIN 1989).

Bei der Gattung *Nepenthes* ist ein ähnlicher Fall bekannt. C. M. CLARKE hat sich sehr intensiv mit *N. bicalcarata* beschäftigt und bezeichnet sie als fakultative Ameisenpflanze (CLARKE 1992; CLARKE & KITCHING 1995; CLARKE 1997; CLARKE 1998). *N. bicalcarata* bildet Hohlräume an ihrem rankenförmigen Blattstiel, welche von Ameisen der Art *Campanotus schmitzi* bewohnt werden. Die Ameisen sind in der Lage in der Kannenflüssigkeit zu schwimmen, ohne Schaden durch die Verdauungsfunktion zu nehmen. Sie ernähren sich von den Beutetieren der *Nepenthes*. Bei Abwesenheit von toten Tieren erbeuten sie Mückenlarven, welche in der Kannenflüssigkeit leben. Die Pflanze profitiert von der Anwesenheit der Ameisen, indem diese ihr helfen, die Beutetiere zu zerkleinern und die Bakterienzahl in der

Kannenflüssigkeit niedrig halten. CLARKE spricht in diesem Zusammenhang von fakultativem Mutualismus.

*Nepenthes madagascariensis* produziert keinerlei Hohlräume, welche von Ameisen bewohnt werden. Mit Ausnahme der Gattung *Paratrechina* sind alle beobachteten Ameisen auch zahlreich unter den Beutetieren vertreten. Da einige der erbeuteten Ameisen nicht auf Gattungsebene bestimmte werden konnten, ist es möglich, dass sich diese Gattung ebenfalls unter den Beutetieren befindet.

Obwohl keine Beziehung zwischen *Nepenthes* und einer bestimmten Ameisenart festgestellt werden konnte, profitieren beide Seiten voneinander. Die *Nepenthes* stellt den Ameisen Futter in Form von Nektar oder teilweise überschüssigen Beutetieren zur Verfügung. Zudem errichtet die Gattung *Pheidole* ihre Bauten an der Südostküste bevorzugt unterhalb der *Nepenthes*-Pflanzen und bewohnt auch abgestorbene Pflanzenteile wie hohle Sprossabschnitte und vertrocknete Kannen. In dem Untersuchungsgebiet an der Ostküste konnte diese Beobachtung nicht gemacht werden. RATSIRASON & SILANDER (1996) beobachteten, dass Ameisen der Art *Tetraponera stahlbergi* ebenfalls in den Höhlen alternder Sprosse von *N. madagascariensis* leben. Vertreter dieser Gattung wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit ebenfalls zahlreich beobachtet und befanden sich auch unter den Beutetieren. Es ist somit gut möglich, dass unterschiedliche Ameisengattungen abgestorbene Pflanzenteile von *N. madagascariensis* bewohnen. Bei der Gattung *Sarracenia* werden ebenfalls oftmals abgestorbene Schlauchblätter von *Dolichoderus pustulatus* (Formicidae) bewohnt (JUNIPER et al. 1989).

Die *Nepenthes* wiederum profitiert von den Ameisen, indem ihr zahlreiche Tiere beim Nektar sammeln zum Opfer fallen. Immerhin setzt sich ihre Beute zu über 90 % aus Ameisen zusammen (siehe Kapitel Beutespektrum). Nach der Definition von BOUCHER et al. (1982) kann die vorliegende Beziehung zwischen *N. madagascariensis* und Ameisen durchaus als fakultativer Mutualismus bezeichnet werden, da beide Seiten voneinander profitieren. Ein derart spezialisiertes Verhältnis wie im Falle von *N. bicalcarata* liegt jedoch nicht vor.

JOEL (1988) kam ebenfalls zu dem Schluss, dass im Falle der Gattung *Nepenthes* ein mutualistisches Verhältnis zu Ameisen besteht. Die Ameisen bekommen Nektar von den Pflanzen und „bezahlen“ dafür mit kleinen Mengen von Mitgliedern ihrer Gemeinschaft, welche Opfer der Gleitfallen werden.

## 5.6. Weitere Tierbeobachtungen

Die Bestäubungsökologie von *Nepenthes* ist bisher kaum untersucht (JUNIPER et al. 1989). An den Tepalen befinden sich Nektardrüsen und scheinbar periodisch verströmen die Blüten einen fauligen Duft. An den Blüten von *N. madagascariensis* wurden verschiedene Tiere beobachtet. Als mögliche Bestäuber kommen jedoch nur die Vertreter der Coleoptera und Diptera in Frage. Neben diesen beiden Ordnungen wurden Ameisen (Formicidae), Spinnen (Araneae) und Gottesanbeterinnen (Mantodea) an den *Nepenthes*-Blüten beobachtet. Bei diesen Tieren handelt es sich jedoch sicherlich nicht um Bestäuber. Spinnen und Gottesanbeterinnen lauerten den eigentlichen Bestäubern zwischen den Blüten versteckt auf, während die Ameisen sich vermutlich an Nektar und Pollen bedienten, ohne zur Bestäubung der Blüten beizutragen. Es wurden keinerlei Blütenökologische Untersuchungen durchgeführt. Dennoch war es auffällig, dass nur sehr wenige Bestäuber an den *Nepenthes*-Blüten gesichtet wurden. Da fast alle weiblichen Blüten zu Früchten heranreiften, wurden diese möglicherweise nachts bestäubt.



Abb. 63: Zwei Vertreter der Familie Oedemeridae an männlichen Blüten von *N. madagascariensis*

In der Regel wiesen die *Nepenthes*-Pflanzen kaum Schäden durch Fraßfeinde auf, was zumindest teilweise auf ihren ausgesprochen festen Bau zurückzuführen ist. Dementsprechend wurden die Beobachtungen von Insekten, welche an den Pflanzen fressen, ausschließlich an jungen Pflanzenteilen wie den Blütenknospen oder neu austreibenden Blättern nach einem Feuerschaden beobachtet.

Obwohl die Wände der *Nepenthes*-Kannen sehr dünn sind, weisen sie ebenfalls eine erstaunliche Stabilität auf. Diese bewirken sie durch verdickte Zellwände der Epidermiszellen, stark verhärtete Blattadern und spezielle Zellen mit spiralig verdickten Zellwänden innerhalb der Kannenwand (BARTHLOTT et al. 2004). Diese Stabilität dient weniger dem Schutz vor Fraßfeinden, als vielmehr dazu, kräftige Beutetiere am Entkommen durch Beschädigung der Kanne zu hindern. JUNIPER et al. (1989) schreibt jedoch, dass z.B. Holzbienen der Gattung *Xylocopa* in der Lage sind, sich mit ihren kräftigen Mandibeln aus den Kannen herauszufressen.



Da sich die Fraßlöcher in den *Nepenthes*-Kannen an der Ostküste in der Regel auf Höhe der Verdauungszone befanden, liegt der Verdacht nahe, dass ein Tier die Kannen zerstört hat, um Beutetiere zu stehlen. Viele der angefressenen Kannen enthielten jedoch noch eine Große Menge an Beutetieren. Eine andere Möglichkeit wäre, dass die Löcher von entkommenden Beutetieren verursacht wurden. Dies würde erklären, weshalb die beschädigten Kannen noch Beutetiere enthielten. Holzbohlen der obengenannten Gattung waren nicht unter den Beutetieren zu finden. Wenn sie wirklich in der Lage sind, sich aus den Kannen herauszufressen, wäre es möglich, dass sie die Löcher in den Kannenwänden verursacht haben und entkommen sind. Andernfalls befanden sich unter den Beutetieren einige ca. 5 cm große Grabwespen der Gattung *Sphex*, welche laut persönlicher Mitteilung von

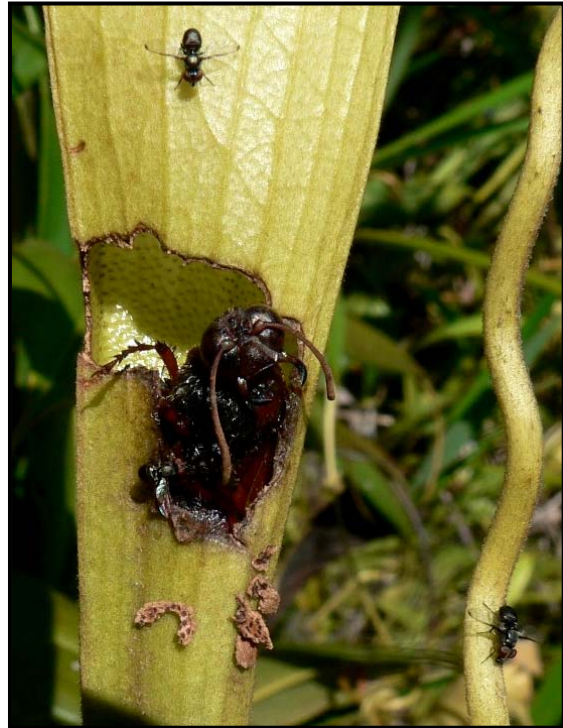


Abb. 64: Angefressene *Nepenthes*-Kanne mit Beutetier

Frau Dr. I. Bischoff ebenfalls in der Lage wären, sich durch die Kannenwände zu fressen. Diese wurden ausschließlich in den Kannen an der Ostküste gefunden und dort zu 86 % in den D-Kannen. Wenn sie die Verursacher dieser Schäden sind, würde das gleichzeitig erklären, weshalb die Löcher nur in den Kannen an der Ostküste zu finden waren und dort meist in den D-Kannen. Diese Grabwespen wurden sehr häufig an den *Nepenthes*-Kannen beobachtet. Es ist möglich, dass sich nicht alle aus den Kannen befreien und einige deshalb unter den Beutetieren zu finden waren.

Da die Wände der *Nepenthes*-Kannen sehr dünn sind, lässt sich schwer sagen, ob die Fraßlöcher von innen oder von außen verursacht wurden. Die Fraßränder deuten jedoch eher auf ein Nagetier hin, als auf ein Insekt.

Dass die Kannen beschädigt wurden, um zur Flüssigkeitsaufnahme an die Kannenflüssigkeit zu gelangen ist höchst unwahrscheinlich, denn die Pflanzen wuchsen in unmittelbarer Umgebung eines Sees. Dennoch enthielten die angefressenen Kannen auch unterhalb des Lochs oftmals keine Flüssigkeit mehr.

Dieser Umstand könnte darauf zurückzuführen sein, dass die *Nepenthes* den Flüssigkeitspegel in den Kannen regulieren können. Dies wird daran deutlich, dass auch die ungeöffneten Kannen bereits Flüssigkeit enthalten und der Flüssigkeitspegel in den Kannen auch bei Regen und Verdunstung immer auf der gleichen Höhe bleibt. Möglicherweise ist die Pflanze in der Lage zu registrieren, wenn eine Kanne beschädigt ist und sich nicht weiter für den Beutefang eignet, woraufhin diese Kanne nicht weiter mit Flüssigkeit versorgt wird.

JEBB (1997) beobachtet bei *N. mirabilis* auf Neu Guinea ebenfalls viele Kannen, welche unterhalb des Flüssigkeitsspiegels angefressen sind. Er schreibt diese Beschädigungen unbekanntem phytophagen Insekten zu.

An der Außenseite der angefressenen Kannen waren oftmals Pflanzenreste zu finden, welche vermutlich von den zerstörten Kannenwänden stammen. Dieselbe Art von Pflanzenresten war auch an den angefressenen *Nepenthes*-Früchten zu finden, was einen Hinweis darauf gibt, dass die Schäden von derselben Tierart verursacht



Abb. 65: Angefressene Früchte von *N. madagascariensis*

sein könnten. Die angefressenen Früchte enthielten oftmals noch ihre Samen und ein zum Verzehr geeignetes Gewebe wird bei *Nepenthes*-Früchten nicht ausgebildet. Keine Frucht wurde ganz aufgefressen, die Fraßlöcher hatten zumeist eine Größe von etwa 5 mm. Eine Möglichkeit wäre, dass ein Insekt seine Eier in den heranreifenden Früchten abgelegt hat, wo sich die Larven entwickeln können. Die geschlüpfte Imago frisst sich anschließend aus der Frucht heraus. Die Fraßspuren deuten jedoch eher darauf hin, dass die Schäden von außen verursacht wurden. Zudem entspricht das Fraßmuster eher dem eines Nagetieres, denn eines Insektes.

Sowohl im Falle der Früchte als auch in dem der Kannen lässt sich nur vermuten, welches Tier die Fraßschäden verursacht hat. Es konnten keine entsprechenden Beobachtungen gemacht werden. Da ausschließlich tagsüber gearbeitet wurde, ist es möglich, dass die Schäden nachts herbeigeführt wurden.



Abb. 66: Schmetterlingsraupe aus der Familie Arctiidae an den Neuaustrieben von *N. madagascariensis*

Die Wirbeltiere, welche an den *Nepenthes*-Pflanzen beobachtet wurden stehen in unterschiedlicher Beziehung zu den *Nepenthes*. Die Vertreter der Ordnung Anura (Froschlurche) wurden während des Feldaufenthaltes nur zweimal an den *Nepenthes* beobachtet. Dort hielten sie sich in der Nähe der Kannenöffnung auf. Es ist also nicht auszuschließen, dass sie dort den vom Nektar der Kannen angelockten Beutetieren auflauerten, zumal sie sich durch ihre Färbung nicht von den *Nepenthes*-Kannen unterschieden. In diesem Fall würden sie ebenfalls als Kommensalen gelten. Da die Frösche nur sehr selten an den Pflanzen beobachtet wurden, ist nicht anzunehmen, dass sie sich gezielt an den *Nepenthes*-Kannen aufhielten, um dort auf Beute zu warten.

Obwohl esinsecivore Schlangen gibt, ist es sehr unwahrscheinlich, dass die beobachteten Tiere, welche nicht näher bestimmte werden konnten, sich an den *Nepenthes* aufhielten, um auf Insekten zu lauern (pers. Mitt. Prof. Dr. W. BÖHME). Gesetzt den Fall, dass Frösche sich tatsächlich öfter an *Nepenthes*-Kannen aufhalten um dort auf Beute zu lauern, wäre es denkbar, dass die Schlangen ihrerseits die Frösche jagen. Da Schlangen an beiden Untersuchungsgebieten relativ

häufig vertreten waren, ist es wahrscheinlicher, dass sie sich zufällig an den *Nepenthes*-Pflanzen aufgehalten haben.

Die Geckos der Gattung *Phelsuma* konnten an der Ostküste mehrfach dabei beobachtet werden, wie sie den Nektar von Peristom und Deckelunterseite fraßen. Zusätzlich ist anzunehmen, dass sie auch einige der Tiere erbeuteten, welche sich den *Nepenthes*-Kannen näherten (RATSIRASON & SILANDER 1996). Laut einer persönlichen Mitteilung von Prof. Dr. W. Böhme entspricht es der Ernährungsweise dieser Gattung, sich sowohl von Nektar, als auch von Insekten zu ernähren. In diesem Falle wären die *Phelsuma* ebenfalls als Kommensalen zu behandeln. Entsprechende Beobachtungen konnten jedoch nicht gemacht werden. Hier liegt somit eine deutliche Beziehung zu den *Nepenthes* in Form einer Probiose vor. Hierbei handelt es sich um eine ökologische Interaktion von artfremden Organismen, bei der nur einer der Partner einen Vorteil genießt, der andere aber keinen Nachteil erfährt. Die Geckos wurden nicht unter den Beutetieren der gesammelten Kanneninhalte gefunden. Sie scheinen also in der Lage zu sein von dem Nektar zu fressen ohne in die Kannen abzurutschen, bzw. den Kannen wieder zu entkommen, wenn sie hineinfallen. Dank der Haftlamellen an ihren Zehenunterseiten sind Geckos in der Lage, sich selbst auf schwierigem Untergrund fortzubewegen (WESTHEIDE & RIEGER 2004). Dies könnte ihnen auch helfen, den *Nepenthes*-Fallen zu entkommen.



Abb. 67: Gecko der Gattung *Phelsuma* an einer Kanne von *N. madagascariensis*

## 6. Zusammenfassung

**Rembold, Katja, 2006:** Zur Ökologie der karnivoren *Nepenthes madagascariensis*.  
165 Seiten.

Diplomarbeit am Nees-Institut für Biodiversität der Pflanzen, Bonn

**Die vorliegende Arbeit behandelt die Ökologie der auf Madagaskar endemischen, karnivoren Pflanzenart *Nepenthes madagascariensis*. Von Oktober 2005 bis Februar 2006 wurden Feldarbeiten in zwei Untersuchungsgebieten der nördlichen und südlichen Verbreitungsgrenze von *N. madagascariensis* durchgeführt.**

**Im Rahmen dieser Arbeit wurden das Beutespektrum, die Kommensalen, sowie mögliche Ameisensymbiosen und die Auswirkung von Feuern auf die *Nepenthes*-Bestände untersucht. Zu diesem Zweck wurden Beutetiere aus 642 *Nepenthes*-Kannen, sowie zahlreiche Kommensalen und Ameisen beobachtet, gesammelt und bestimmt. Die Überlebensrate der *Nepenthes*-Pflanzen nach einem Feuer wurde auf drei verschiedenen Flächen untersucht, wobei zwei der Flächen nach einem und zwei Monaten kontrolliert wurden. Zusätzlich wurden in beiden Untersuchungsgebieten Transekte aufgenommen, die Kannen wurden vermessen und es wurden UV- Aufnahmen der *Nepenthes*-Pflanzen angefertigt.**

Das untersuchte Beutespektrum bestand aus rund 49.000 Beutetieren die 21 Tierordnungen zuzuordnen sind. Rund 92 % der Beutetiere gehören zur Familie der Formicidae (Ameisen) innerhalb der Ordnung Hymenoptera (Hautflügler). Weitere 7 % der Beutetiere gehören den Ordnungen Coleoptera (Käfer), Diptera (Zweiflügler), Lepidoptera (Schmetterlinge), Araneae (Webspinnen) und der Klasse der Diplopoda (Tausendfüßler) an. Das Beutespektrum der basalen Kannen (B-Kannen) unterschied sich unter anderem durch den höheren Gehalt an Ameisen von dem der distalen Kannen (D-Kannen). Ebenso konnten Unterschiede der Beutespektren an den beiden Untersuchungsgebieten festgestellt werden. Auf Grund der vorliegenden Datenbasis konnte das Beutespektrum dieser *Nepenthes*-Art erstmals hinreichend charakterisiert werden.

Die Kommensalen von *Nepenthes madagascariensis* gehören zu den vier Tierordnungen Mantodea (Gottesanbeterinnen), Araneae (Webspinnen), Acari (Milben) und Diptera (Zweiflügler). Letztere ist durch fünf Arten vertreten, welche ihr Larvenstadium innerhalb der Kannenflüssigkeit verbringen. Auf Grund ihres Lebensraumes lassen sich die Kommensalen in terrestrische (Mantodea, Araneae) und aquatische *Nepenthes*-Bewohner (Acari, Diptera) unterteilen. Die Krabbenspinnen der Gattung *Synema* leben an den Innenwänden der *Nepenthes*-Kannen und sind in der Lage, bei Gefahr in die Kannenflüssigkeit abzutauchen. Das Auftreten der Kommensalen in den zwei Untersuchungsgebieten unterscheidet unter anderem durch die Abwesenheit der Gattung *Synema* (Thomisidae) an der Ostküste.

Die *Nepenthes*-Pflanzen bilden keinerlei Hohlräume, welche Ameisen als Behausung dienen. An der Südostküste wurde jedoch beobachtet, dass abgestorbene Pflanzenteile (Spross, Kannen) vielfach von Ameisen der Gattung *Pheidole* bewohnt werden. Da sowohl die Ameisen, als auch die *Nepenthes* von der Anwesenheit des anderen profitieren, kann das Verhältnis zwischen beiden Partnern als fakultativer Mutualismus bezeichnet werden.

Drei Monate nach dem Feuer zeigten über 90 % der untersuchten *Nepenthes*-Pflanzen Neuaustriebe oder wurden von dem Feuer nicht oder nur teilweise beschädigt. Die Blätter der Neuaustriebe zeichnen sich durch eine starke Vergrößerung der Blattbasis sowie eine unzureichende Ausbildung der Kannen aus. Dieser Aufbau lässt darauf schließen, dass die Blätter auf eine möglichst hohe Photosyntheseleistung ausgelegt sind.

Es scheint ein Zusammenhang zwischen den Standortbedingungen und den Kannengrößen der *Nepenthes* vorzuliegen. Die UV- Aufnahmen der Kannen zeigen, dass die Kannenaußenseite UV-Licht absorbiert, während die Innenseite im Bereich der Öffnung reflektiert. Durch dieses UV-Muster werden Insekten auf die Kannenöffnung aufmerksam gemacht, während das Gesamtausmaß der Kannen und somit ihre Funktion als Gleitfallen für sie schwer erkennbar bleibt.

## 7. Danksagung

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Wilhelm Barthlott für seine Betreuung sowie für zahlreiche wertvolle Hinweise und sein Interesse an dieser Arbeit. Im Laufe meines Studiums haben seine außerordentlich interessanten Lehrveranstaltungen sehr dazu beigetragen, mein Interesse an der Botanik im Allgemeinen und der Ökologie der Tropen im Besonderen sowohl zu festigen, als auch zu steigern. Ihm verdanke ich ebenfalls meine Begeisterung für karnivore Pflanzen. Erst durch sein Engagement und seine Unterstützung wurde das Madagaskar Projekt ins Leben gerufen, wobei seine eigene Kenntnis des Landes von großem Wert war.

Herrn Prof. Dr. Eberhard Fischer danke ich für die freundliche Übernahme des Korreferats, sowie für Beratung und stete Hilfsbereitschaft. Erst durch Herrn Fischer kam die Kooperation mit dem PBZT zu Stande, welche für das Gelingen dieser Arbeit unverzichtbar war.

Ohne die freundliche und unkomplizierte Unterstützung des Parc Botanique et Zoologique de Tsimbazaza (PBZT) wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Ich möchte mich bei allen Mitarbeitern des PBZT und besonders bei meinen direkten Ansprechpartnern Marie Elisette Rahelivololona und Dr. Solo Hery Rapanarivo sehr herzlich bedanken.

Dem Ministerium d'Eaux et Forêt danke ich für die Erteilung der Sammel- und Ausfuhrgenehmigung.

Sehr herzlich bedanken möchte ich mich ebenfalls bei dem Generalkonsul der Republik Madagaskar, Herrn Dr. Hans Heil, für die problemlose Ausstellung eines viermonatigen Visums und für seine Gastfreundschaft.

Mein aufrichtiger Dank gilt auch dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) für die finanzielle Unterstützung durch die Zusage eines Stipendiums. Ebenso danke ich der Mainzer Akademie der Wissenschaften und der Literatur für die finanzielle Unterstützung im Rahmen des Projektes Biodiversität im Wandel.

Unverzichtbar für das Gelingen dieser Arbeit war die freundliche Unterstützung zahlreicher Mitarbeiter des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig (ZFMK). Besonders dankbar, für die Bestimmung der verschiedenen Tiere und das entgegengebrachte Interesse bin ich Prof. Dr. M. Schmitt, Dr. B. Huber, Dr. B. Sinclair, Dr. K.-H. Lampe, Dr. D. Stüning, Dr. I. Bischoff, Dr. K. Riede, Dr. S. Ingrisch, Paco Hita und Thomas Wesener. Weiterhin gilt mein Dank den Herren Dr. Ch. Fischer von der Freien Universität Berlin, Dr. M. Maraun, von der Technischen Universität Darmstadt, Herrn Reinhard Ehrmann vom staatlichen Museum für Naturkunde Karlsruhe und Herrn Ingo Fritzsche vom Max Plank Institut in Plön. Auch sie unterstützten mich tatkräftig bei der Bestimmung der Beutetiere und Kommensalen.

Bedanken möchte ich mich weiterhin bei den Mitarbeitern der Minengesellschaft QIT Madagacsar Minerals (QMM). Besonders Herrn Jhonny Rabenantoandro und seinem Mitarbeiter Herrn Faly Randriantafika möchte ich für die sowohl fachliche, als auch organisatorische Unterstützung danken. Ebenso gilt mein Dank den zahlreichen Fahrern, ohne die wir oftmals ernsthafte Transportprobleme gehabt hätten.

Herzlichen Dank außerdem an sämtliche Mitarbeiter des Nees-Instituts für Biodiversität der Pflanzen der Rheinischen Friedrich-Wilhelms- Universität Bonn. Die zahlreichen Tipps, Anregungen und das entgegengebrachte Interesse haben mir sehr weitergeholfen. Herrn R. Etabia u. Frau R. Haverkamp möchte ich zusätzlich für die wertvollen Übersetzungsarbeiten danken. Dr. Jens Mutke danke ich besonders für seine Rolle als Kontaktperson während des Madagaskaraufenthaltes und die unzähligen beantworteten Fragen.

Ebenso danke ich den Mitarbeitern der Botanischen Gärten Bonn. Besonders hervorheben möchte ich an dieser Stelle die Unterstützung von Michael Neumann und Anne Schulz, durch die Bereitstellung von Pflanzenmaterial, die Versorgung des mitgebrachten Pflanzen und die vielen, vielen interessanten Gespräche und Anregungen.



Für die freundliche und familiäre Unterbringung möchte ich vor allen Dingen Vivek Voora, Adrian und seiner Frau Chatié, Sonja Ranarivelo, Clement u. Rolande Bois, der Organisation Azafady und ihren Mitarbeitern danken.

Bei Herrn Dieder Supthut bedanke ich mich ganz herzlich für die wertvollen Informationen, die begeisterte Unterstützung und die vielen Kontakte, die er uns vermittelt hat. Sein Interesse an Madagaskar, uns und unsern Arbeiten, sowie etwas seelischer Beistand in den richtigen Augenblicken hat uns vor, während und nach unserer Reise sehr geholfen. Wir hätten ihn gerne dabei gehabt.

Ohne die wundervolle Zusammenarbeit mit meinen Kommilitonen Iris Kiefer und Arne Erpenbach wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Ihre Unterstützung und Beratung sowohl während des Madagaskaraufenthaltes, als auch nach unserer Rückkehr, waren für mich unverzichtbar. Vielen Dank für eure Hilfe, eure Rücksicht, das Ertragen all meiner Pläne und nebenbei, für eine echt gute Zeit!

Besonders wichtig war mir während meiner Arbeit die Unterstützung, Rücksichtnahme und gelegentliche Ablenkung durch meine Freunde. Herzlichen Dank an Claudia, die mir bei meiner Arbeit sehr geholfen hat, aber auch an Kerstin, Charlie, Dirk, Sven und viele andere.

Vor allem aber möchte ich mich bei meinen Eltern, Monika und Peter Rembold, für ihre uneingeschränkte Unterstützung in all den Jahren bedanken. Euer Interesse an meinem Studium und meiner Arbeit ist mir immer sehr wichtig gewesen und hat mir sehr dabei geholfen meine Interessen zu verwirklichen.

Abschließend danke ich Ralf Schröder, der diese Arbeit von Anfang bis Ende begleitet hat, mir jederzeit mit seinem Rat zur Seite stand und dessen Unterstützung mir sehr viel bedeutet. Danke.

## 8. Literaturverzeichnis

ADDICOTT, J. F. (1974): Predation and prey community structure: an experimental study of mosquito larvae on the protozoan communities of pitcher plants. *Ecology* 55: 475 - 49.

BARTHLOTT, W. et al. (2004): *Karnivoren - Biologie und Kultur Fleischfressender Pflanzen*. Stuttgart, Ulmer.

BEAVER, R. A. (1979): Biological studies of the fauna of pitcher plants (*Nepenthes*) in west Malaysia. *Annls Soc. ent. Fr.* 15(1): 3-17.

BEAVER, R. A. (1979): Description of the male and larva of *Endonepenthia schuitemakeri* SCHMITZ from *Nepenthes* pitchers (Diptera, Phoridae). *Annls Soc. ent. Fr.* 15(1): 19-24.

BEAVER, R. A. (1985): Geographical variation in food web structure in *Nepenthes* pitcher plants. *Ecol. Entomol.* 10: 241-248.

BEEKMAN, E. M. (2004): A note of the priority of Rumphius' observation of decapode crustaceae living in *Nepenthes*. *Crustaceana* 77: 1019-2021.

BERT, W. et al. (2003): *Baujardia mirabilis* gen. n., sp. n. from pitcher plants and its phylogenetic position within Panagrolaimidae (Nematoda: Rhabditida). *Nematology* 5(3): 405-420.

BOITEAU, P. (1999): *Dictionnaire des noms malagaches de végétaux*. Grenoble, Editions Alzieu.

BOUCHER, D. H. et al. (1982): The ecology of mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 315-345.

BÜNNING, E. (1947): *In den Wäldern Nord-Sumatras*. Bonn.

CLARKE, C. (1997): *Nepenthes* of Borneo. Kota Kinabalu, Natural History Publications (Borneo).

CLARKE, C. (1998): Initial colonisation and prey capture in *Nepenthes bicalcarata* (Nepenthaceae) pitchers in Brunei. *Sandakania* 12: 27-36.

CLARKE, C. and R. L. KITCHING (1995): Swimming ants and pitcher plants: a unique ant-plant interaction from Borneo. *J. Trop. Ecol.* 11: 589-602.

CLARKE, C. M. (1992): The ecology of metazoan communities in *Nepenthes* pitcher plants in Borneo, with special reference to the community of *Nepenthes bicalcarata*. Armidale, New South Wales, Australia, University of New England.

CLARKE, C. M. and R. L. KITCHING (1993): The metazoan food webs from six Bornean *Nepenthes* species. *Ecol. Entomol.* 18: 7-16.

CRESSWELL, J. E. (1991): Capture rates and composition of insect prey of the pitcher plant *Sarracenia purpurea*. *Am. Midl. Nat.* 125(1): 1-9.

CRESSWELL, J. E. (1998): Morphological correlates of necromass accumulation in the traps of an Eastern tropical pitcher plant, *Nepenthes ampullaria* Jack, and observations on the pitcher infauna and its reconstitution following experimental removal. *Oecologia* 113: 383-390.

DAVIDSON, D. W. and W. W. EPSTEIN (1989): *Vascular plants as epiphytes*, Springer Verlag.

DE MEIJERE, J. C. H. (1910): *Nepenthes*-Tiere I. *Annls J. Bot. Buit. Suppl.* 3: 917-940.

DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. and R. JOCWÉ (1997): *African spiders, An Identification Manual*. Pretoria, Plant Protection Research.

ERBER, D. (1979): Untersuchungen zur Biozönose und Nekrozönose in Kannenpflanzen auf Sumatra. *Arch. Hydrobiol.* 87: 37-48.

FASHING, N. J. (2002): *Nepenthacarus*, a new genus of Histiostomatidae (Acari: Astigmata) inhabiting the pitchers of *Nepenthes mirabilis* (Lour.) Druce in Far North Queensland, Australia. Aust. J. Entomol. 41: 7-17.

FOELIX, R. F. (1992): Biologie der Spinnen. Stuttgart, Thieme.

GLOBNER, F. (1992): Ultraviolet patterns in the traps and flowers of some carnivorous plants. Bot. Jahrb. Syst. 113(4): 577-587.

GORB, E. et al. (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 the insect attachment. J. Exp. Biol. 208: 4651 - 4662.

GOULET, H. and J. T. HUBER (1993): Hymenoptera of the world – An identification guide to families. Ottawa, Ontario, Centre for Land and Biological Resources Research.

GRJEBINE, A. (1979): Les moustiques des *Nepenthes* de Madagascar, Espèces nouvelles du genre *Uranotaenia* (Diptera, Culicidae). Anns Soc. ent. Fr. 15(1): 53-74.

GUENTHER, K. (1913): Die lebenden Bewohner der Kannen der insektenfressenden Pflanze *Nepenthes distillatoria* auf Ceylon. Z. wiss. Insektenbiol. 9: 122-130, 156-160, 198-207.

HEARD, S. B. (1997): Capture rates of invertebrate prey by the pitcher plant, *Sarracenia purpurea* L. Am. Midl. Nat. 139(1): 79-89.

HERING, M. (1930): Eine in den Kannen von *Nepenthes* minierende *Phyllocnistis* (Lepidopt.) und ihr Parasit, eine neue *Coprodiplosis* (Dipt. Cecidom.). Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd 8: 50-70.

HUXLEY, C. R. (1977): The ant-plants *Myrmecodia* and *Hydnophytum* (Rubiaceae), and the relations between their morphology, ant occupants, physiology and ecology. *New Phytol.* 80: 231-268.

JEBB, M. and M. CHEEK (1997): A skeletal revision of *Nepenthes* (Nepenthaceae). *Blumea* 42: 1-106.

JENSEN, H. (1910): *Nepenthes*-Tiere II. *Annls J. Bot. Buit. Suppl.* 3: 941-946.

JOEL, D. M. (1988): Mimicry and mutualism in carnivorous pitcher plants (Sarraceniaceae, Nepenthaceae, Cephalotaceae, Bromeliaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 35: 185-197.

JOEL, D. M. et al. (1985): Ultraviolet patterns in the traps of carnivorous plants. *New Phytol.* 101: 585-593.

JUNIPER, B. E. et al. (1989): *The carnivorous plants*. London, Academic press.

KAESTNER, A. et al. (1993): *Lehrbuch der speziellen Zoologie, Band 1, Teil 4 Wirbellose außer Insecta*. München, Spektrum, Gustav-Fischer Verlag.

KITCHING R., S. C. (1986): Every pitcher tells a story. *New Sci.* 109: 48-50.

KITCHING, R. L. (2000): *Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata*. New York, Cambridge Univ. Press.

KNEITEL, J. M. and T. E. MILLER (2001): Resource and top-predator regulation in the pitcher plant (*Sarracenia purpurea*) inquiline community. *Ecology* 83(3): 680-688.

KURAHSHI, H. and R. A. BEAVER (1979): *Nepenthomyia malayana* gen. nov., sp. n. a new calliphorid fly bred from pitchers of *Nepenthes ampullaria* in west Malaysia (Diptera, Calliphoridae). *Annls Soc. ent. Fr.* 15(1): 25-30.

LÖSCH, R. (1990): *Kannenpflanzen*. Weinheim, VCH Verlagsgesellschaft mbH.

MATILE, L. (1979): *Xenoplatura beaveri* n. sp. (Diptera, Mycetophiloidea), Keroplatidae nouveau de Malagasy inféodé aux urnes de *Nepenthes*. Anns Soc. ent. Fr. 15(1): 31-35.

MATTINGLY, P. F. and E. S. BROWN (1955): The mosquitoes (Diptera: Culicidae) of the Seychelles. Bull. ent. Res. 46: 69-110.

MCNEELY, J. A. et al. (1990): Conserving the world's biological diversity. Washington, DC IUCN. Gland, Switzerland, WIR, CI, WWF-US, World Bank.

MERBACH, M. A. et al. (2002): Mass march of termites into the deadly trap. Nature 415: 36-37.

MOGI, M. and K. L. CHAN (1996): Predatory habits of Dipteran larvae inhabiting *Nepenthes* pitchers. Raffles Bull. Zool. 44(1): 233-245.

MOGI, M. and H. S. YOUNG (1992): Aquatic arthropod communities in *Nepenthes* pitchers: the role of niche differentiation, aggregation, predation and competition in community organisation. Oecologia 90: 172-184.

MORAN, J. A. (1996): Pitcher dimorphism, prey consumption and the mechanism of prey capture in the pitcher plant *Nepenthes rafflesiana* in Borneo. J. Ecol. 84(3): 515-525.

MORAN, J. A. et al. (2001): Termite prey specialisation in the pitcher plant *Nepenthes albomarginata* - Evidence from stable isotope analysis. Ann. Bot. 88(2): 307-311.

NEGER, F. W. (1914): Insektivoren. Karnivoren. Insekten oder Fleischfressende Pflanzen. Jena, Handwörterbuch der Naturwissenschaften.

NEWELL, S. J. and A. J. NASTASE (1998): Efficiency of insect capture by *Sarracenia purpurea* (Sarraceniaceae), the northern pitcher plant. Am. J. Bot. 85(1): 88-91.

NOVÁK, I. and F. SERVA (1983): Der Kosmos-Schmetterlingsführer. Stuttgart, Franckh'sche Verlagshandlung.

PAULIAN, R. (1950): Les mousiques des *Nepenthes* á Madagascar. Nat. malgache 2: 119-121.

RATSIRASON, J. and J. A. SILANDER (1996): Structure and dynamics in *Nepenthes madagascariensis* pitcher plant micro-communities. Biotropica 28(2): 218-227.

RAUH, W. (1973): Über die Zonierung und Differenzierung der Vegetation Madagaskars. Mainz, Akademie der Wissenschaften und der Literatur.

REISKIND, J. (1978): A crab spider associate of *Nepenthes rafflesiana*. Carnivorous Plant Newsletter 7: 77 - 78.

ROTH, I. (1953): Zur Entwicklungsgeschichte und Histogenese der Schlauchblätter von *Nepenthes*. Planta 42: 177-208.

SCHMID-HOLLINGER, R. (1977): Eine neue *Nepenthes*-Art aus Madagaskar, *Nepenthes masoalensis*. Bot. Jahrb. Syst. 97(4): 575-585.

SCHMID-HOLLINGER, R. (1979): *Nepenthes*-Studien V, Die Kannenformen der westlichen *Nepenthes*-Arten. Bot. Jahrb. Syst. 100(3): 379-405.

SCHMID-HOLLINGER, R. (1982): Nepentaceae. Flore de Madagascar et des Comores 86: 41-51.

SCHMID, R. (1970): *Nepenthes*-Studien I, Homologien von Deckel (operculum, lid) und Spitzchen (calcar, spur). Bot. Jb. 90(3): 275-296.

SCHMITZ, H. (1931): *Nepenthes*-Phoriden. Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd. 9: 449-471.

SHEWELL, G. E. (1987): Sarcophagidae. Manual of Nearctic Diptera. J. F. MCALPINE et al. Ottawa, Research Branch Agriculture Canada. 2: 1159-1186.

SHINONAGA, S. and R. A. BEAVER (1979): *Pierretia urceola*: A new species of sarcophagid fly found living in *Nepenthes* pitcher plants in west Malaysia. *Annls Soc. ent. Fr.* 15(1): 37-40.

SITTE, P. et al. (2002): *Strasburger – Lehrbuch der Botanik*. Heidelberg, Berlin, Spektrum Akademischer Verlag GmbH.

STICHMANN, W. (1996): *Der große Kosmos Naturführer Tiere und Pflanzen*. Stuttgart, Franckh-Kosmos Verlags GmbH & Co.

STORCH, V. and U. WELSCH (2004): *Systematische Zoologie*. Heidelberg, Berlin, Spektrum Akademischer Verlag.

THIENEMANN, A. (1932): Die Tierwelt der *Nepenthes*-Kannen. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* Bd. 11: 1-54.

THIENEMANN, A. (1933): Die Tierwelt der tropischen Pflanzengewässer. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* Bd. 13: 1-91.

TROLL W., M. H. J. (1955): Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifazialer Blattstrukturen. *Planta* 46: 286-360.

VON ARX, B. et al. (2002): CITES carnivorous plant checklist: for the Genera *Dionea*, *Nepenthes* and *Sarracenia*, Royal Botanic Gardens Kew.

WESTHEIDE, W. and R. RIEGER (1996): *Spezielle Zoologie, Teil 1: Einzeller und wirbellose Tiere*. Stuttgart, Verlag Gustav Fischer.

WESTHEIDE, W. and R. RIEGER (2004): *Spezielle Zoologie Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere*. München, Spektrum Akademischer Verlag.



WIRTH, W. W. and R. A. BEAVER (1979): The *Dasyhelea* biting midges living in pitchers of *Nepenthes* in southeast Asia (Diptera, Ceratopogonidae). *Annls Soc. ent. Fr.* 15(1): 41-52.

## 9. Anhang

### 9.1. Systematische Gliederung der Beutetiere

Folgende Liste zeigt eine systematische Übersicht über die Beutetiere welche in den insgesamt 642 entleerten Kannen enthalten waren. Die Systematische Gliederung erfolgte größtenteils nach STORCH & WELSCH (2004). Ausnahmen bilden die Diplopoda (Tausendfüßler) und die Orthoptera (Heuschrecken). Erstere wurden nach dem System von KAESTNER et al. (1993) bearbeitet und die Orthoptera auf Anraten von Dr. S. Ingrisch nach der systematischen Gliederung von OFS online (siehe 4.4. Beutespektrum).

Klasse	Ordnung	Unterordnung	Familie	Art
Gastropoda				
Arachnida	Araneae	Ophisthothelae	Theridiidae	
			Linyphiidae	
			Tetragnathidae	
			Pisauridae	
			Lycosidae	
			Gnaphosidae	
			Thomisidae	
			Salticidae	
			Uloboridae	
			Clubionidae	
			Oonopidae	
			Oxyopidae	
				<i>Peuceria madagascariensis</i>
			Hersiliidae	
			Leptonetidae	
			Sparassidae	

Klasse	Ordnung	Unterordnung	Familie	Art
	Opiliones			
	Acari		Oribatidae *	
	Pseudoscorpiones		Cheliferidae	<i>Chelifer spec. cf. cancroides</i>
Diplopoda	Polydesmida (1 Art)			
	Spirostreptida		Spirostreptidae (3 Arten)	
Insecta	Collembola			
	Mantodea		Mantidae	<i>Tarachnomantis spec.</i> <i>Tenodera spec.</i>
			Empusidae	<i>Idolomorpha madagascariensis</i>
	Blattodea		Blattellidae	<i>Blattella spec.</i>
			Blaberidae	<i>Pycnostelus surinamensis</i>
	Phasmatodea			
	Orthoptera	Ensifera	Tettigoniidae	<i>Ruspolia</i>
			Gryllidae	
		Caelifera	Acrididae	
			Eumastacidae	
	Thysanoptera			
	Rhynchota			
		Heteroptera		

Klasse	Ordnung	Unterordnung	Familie	Art
			Miridae	
			Reduviidae	
			Pentatomidae	
			Anthocoridae	
		Auchenorrhyncha		
		Stenorrhyncha		
			cf. Aphididae	
	Coleoptera			
			Carabidae	
			Staphylinidae	
			Scarabaeidae	
			Elateridae	
			Cucujoidae	
			Nitidulidae	
			Cryptophagidae	
			Coccinellidae	
			Languriidae	
			Tenerionidae	
			Anthicidae	
			Mordellidae	
				<i>cf. Pogonobasis spec.</i>
			Tenebrionidae	
			Cerambycidae	
				<i>Derelophis vettei</i>
				<i>Mastododera nodicollis</i>
				<i>Mastododera lateralis</i>
			Chrysomelidae	
				<i>cf. Longitarsus spec.</i>
			Curculionidae	
			Antribidae	
			Dryophthoridae	
				<i>Eugnoristus monachus</i>
	Hymenoptera			
		Apocrita		
			Chalcididae	
			Scelioninae	

Klasse	Ordnung	Unterordnung	Familie	Art
			Chrysididae	
			Bethylidae	
			Dryinidae	
			Formicidae	
				<i>Technomyrmex spec. I</i>
				<i>Technomyrmex spec. II</i>
				<i>Campanotus spec. I</i>
				<i>Campanotus spec. II</i>
				<i>Campanotus spec. III</i>
				<i>Aphaenogaster spec.</i>
				<i>Cardicondyla spec. I</i>
				<i>Cardicondyla spec. II</i>
				<i>Leptothorax spec.</i>
				<i>Meranoplus spec.</i>
				<i>Pheidole spec.</i>
				<i>Tetramorium spec.</i>
				<i>Anochetus spec.</i>
				<i>Odontomachus spec.</i>
				<i>Pachycondyla spec.</i>
				<i>Tetraponera spec.</i>
			Vespidae	
			Thiphiidae	
			Bradynobaenidae	
			Scoliidae	
			Pompilidae	
			Eumenidae	
			Mutillidae	
			Apidae	
				<i>Apis spec.</i>
				<i>Nomada spec.</i>
			Halictidae	
			Andrenidae	
				<i>Andrena spec.</i>
			Melittidae	
				<i>Melitta spec</i>
			Sphecidae	
				<i>cf. Chalybion spec.</i>

Klasse	Ordnung	Unterordnung	Familie	Art
			Crambronidae	<i>Tachysphex spec.</i> <i>Tryphoxylon sec.</i> <i>Liris spec.</i> <i>Tachytes spec.</i> <i>Ectemnius spec.</i> <i>Oxybelus spec.</i> <i>Phlanthus</i>
			Pemphrydonidae	
			Nyssonidae	
			Bembicidae	<i>Sphecius spec.</i>
	Planipennia		Myrmeleontidae	
			Chrysopidae	
	Trichoptera			
	Lepidoptera		Noctuidae	
			Pyralidae	
			Arctiidae	
			Danaidae	<i>Danaus chrysippus</i>
			cf. Satyridae	
			Sphingidae	
			cf. Gelechiidae	
	Diptera			
		Nematocera	Tipulidae	
			Culicidae	
			Simuliidae	
			Ceratopogonidae	
			Chironomidae	
			Scatopsidae	
			Cecidomyliidae	
			Mycetophilidae	
			Sciaridae	

---

Klasse	Ordnung	Unterordnung	Familie	Art
		Brachycera		
			Tabanidae	
			Dolichopodidae	
			Phoridae	
			Syrphidae	
			Trphritidae	
			Agromyzidae	
			Ulidiidae	
			Sepsidae	
			Lauxaniidae	
			Lonchaeidae	
			Milichiidae	
			Drosophilidae	
			Ephydriidae	
			Chloropidae	
			Muscidae	
			Calliphoridae	
			Sacrophagidae	
			Tachiniidae	

---

\* Im Falle der Oribatidae konnte nicht eindeutig festgestellt werden, ob sie als Kommensalen oder als Beutetiere behandelt werden müssen

## 9.2. Systematische Gliederung der Kommensalen

Die folgende Liste zeigt eine systematische Übersicht über die Kommensalen von *N. madagascariensis*. Die systematische Gliederung richtet sich nach STORCH & WELSCH (2004).

Klasse	Ordnung	Unterordnung	Familie	Art
Arachnida	Araneae	Ophisthothelae	Theridiidae	
			Tetragnatidae	
			Pholcidae	<i>Leptopholcus spec.</i>
			Lycosidae	
			Thomisidae	<i>Synema spec.</i>
			Salticidae	<i>cf. Salticus spec.</i>
			Araneidae	
			Oxyopidae	
	Acari			<i>Peuceria madagascariensis</i>
			Oribatidae *	
			Histiostomatidae	<i>cf. Creutzeria spec.</i>

\* Im Falle der Oribatidae konnte nicht eindeutig festgestellt werden, ob sie als Kommensalen oder als Beutetiere behandelt werden müssen



---

Klasse	Ordnung	Unterordnung	Familie	Art
Insecta				
	Mantodea			
			Mantidae	<i>Tarachnomantis spec.</i>
			Empusidae	<i>Idolomorpha madagascariensis</i>
	Diptera			
		Nematocera		
			Culicidae	<i>Uranotaenia bosseri</i> <i>Uranotaenia damasei</i> <i>Uranotaenia belkini</i>
		Brachycera		
			Chloropidae	

---



Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die genannten Quellen und Hilfsmittel verwendet habe

**Bonn, Juni 2006**

.....