

Mikroevolutive Entstehung der Carnivorie bei der Bromeliacee *Brocchinia reducta* ?

Klaus Neuhaus, Lotzstr. 54, 65934 Frankfurt a.M.

Zusammenfassung: Die in Venezuela wachsende Bromeliacee *Brocchinia reducta* wird von einigen Wissenschaftlern als Carnivore („fleischfressende“ Pflanze) eingestuft. Da es sich um eine Gattung handelt, in der sonst nicht-carnivore Pflanzen vorkommen, kann die Entwicklung zur Carnivorie innerhalb der Gattung nachvollzogen werden. Alle zur Anlockung, zum Fang und zur Verdauung von Insekten benötigten Strukturen waren bereits vor der Entwicklung zur Carnivorie vorhanden. *Brocchinia* kann deshalb nicht als Modell für die Entstehung anderer carnivorer Pflanzen verwendet werden. Die Entstehung der Carnivorie ist in diesem Fall möglicherweise mikroevolutiv zu verstehen.

Brocchinia reducta

Brocchinia reducta (Abb. 1a, 1b) wächst in Venezuela in nährstoffarmen Mooren oder in feuchten Sandgebieten. Sie verschafft sich wohl durch Insekten zusätzliche stickstoff- und phosphorhaltige Nährstoffe sowie Mineralsalze. Im blühenden Zustand wird *B. reducta* etwa 50-60 cm hoch (sonst etwa 33 cm) und besitzt relativ kleine weiße Blüten (5 mm). Die Gattung *Brocchinia* ist endemisch (örtlich eng begrenzt) mit etwa 20 Arten im Guayana-Hochland vertreten. Im Guayana-Hochland gibt es noch weitere endemische Bromeliaceengattungen, einzelne kommen nur auf einem einzigen Berggipfel vor (SCHNEIDER 1994). Im Lebensraum von *Brocchinia* wachsen interessanterweise noch etliche andere Carnivoren: der Sonnentau (*Drosera*), der Sumpfkrug (*Heliamphora*), der Wasserschlauch (*Utricularia*) und die Reusenfalle (*Genlisea*).

wachsen als Epiphyten, andere auf Felsen (vgl. NEUHAUS 1995a). Die Blattscheiden vieler Bromeliaceae stehen so dicht, daß sich eine Menge Wasser in der Rosette ansammeln kann; man spricht dann von „Tank-“ oder auch „Zisternen-Bromelien“.

Die Saugschuppen der Bromeliaceae

Eine Besonderheit aller Bromeliaceae sind die Saugschuppen (NEUHAUS 1995b; Abb. 2 A-D). Es sind Haare (Trichome), die meistens schildförmig ausgebildet sind. Sie dienen der Wasser-, Nähr- und Mineralstoffaufnahme. Je nach Lebensraum und Wuchsform sind die Pflanzen mehr oder weniger dicht mit ihnen besetzt, wobei es viele verschiedene Typen gibt. Die epiphytischen Tillandsien können sogar ganz auf ihre Wurzeln verzichten, sie erhalten Wasser und Mineralsalze allein über ihre dichtsitzenden Trichome. Durch den Schuppenbesatz wirken diese Pflanzen grau. Wasser wird nun durch Kapillar- und Quellkräfte festgehalten und über die Fuß- bzw. Aufnahmezellen in das Blatt auf-



Abb. 1a: Fruchtende *Brocchinia reducta* am Standort im Guayana-Hochland. Foto: Julio SCHNEIDER.

Übersicht über die Familie

Die Familie Bromeliaceae (Ananasgewächse, kurz Bromelien) ist die einzige innerhalb der Ordnung Bromeliales (Unterklasse Liliidae, Klasse Monocotyledoneae). Es handelt sich um schmalblättrige Rosettenpflanzen der amerikanischen Tropen. Der Rosettendurchmesser kann einige mm bis zu 2m betragen. Die Blüten sind in der für Monocotylen typischen Dreizähligkeit radiär aufgebaut. Bekannteste Nutzpflanze aus dieser Familie ist die Ananas (*Ananas comosus*). Die Mitglieder der Familie besiedeln sehr verschiedene Lebensräume in der Neuen Welt. Viele



Abb. 1b: Blühende *Brocchinia reducta* aus dem Botanischen Garten der Universität Essen. Foto: Gislinde KUTZELNIGG.

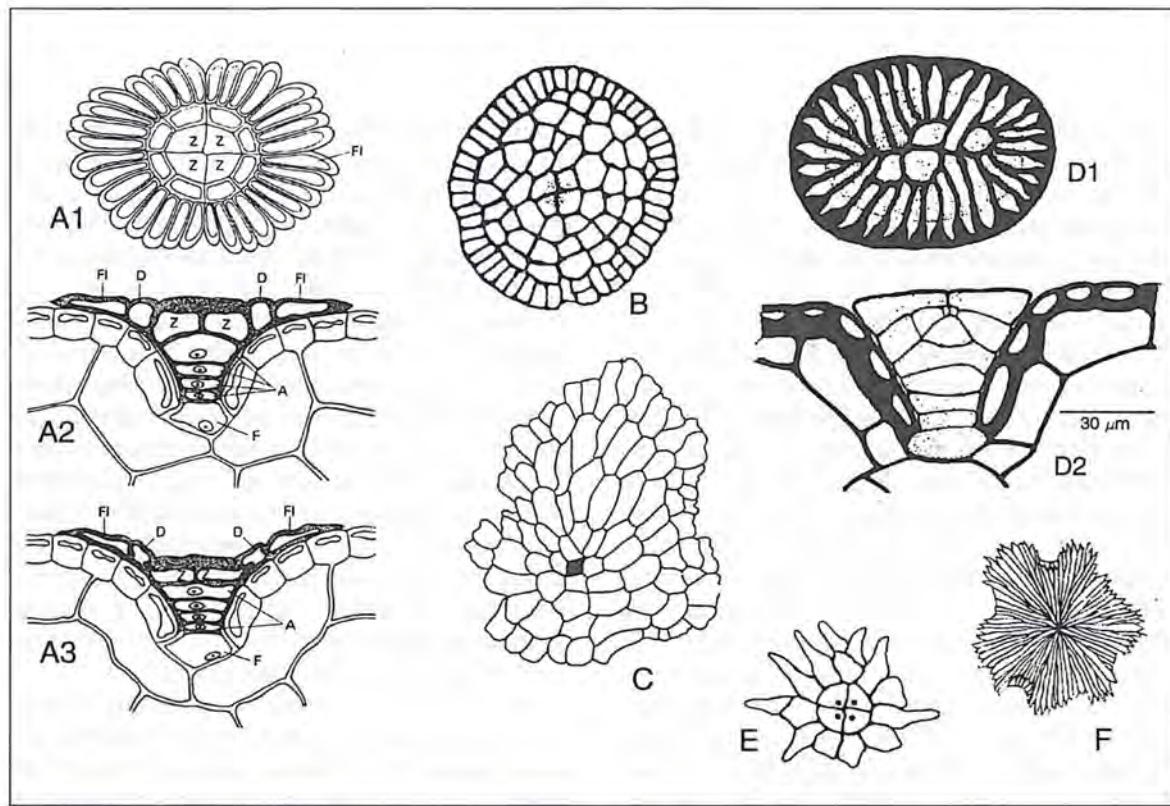


Abb. 2: Schuppen verschiedener Bromeliaceae, von *Statice pruinosa* und von *Hippophae rhamnoides*. A *Vriesea spec.* (Tillandsioideen-Typ), B *Canistrum fosterianum* (Bromelioideen-Typ), C *Hechtia tillandsioides* (Puyeen-Typ), D *Brocchinia reducta* (Brocchinieen-Typ), E *Statice pruinosa* (Strandflieder, Plumbaginaceae), F *Hippophae rhamnoides* (Sanddorn, Elaeagnaceae), A1 Schuppe in Aufsicht, A2 Längsschnitt durch eine Schuppe in nassem Zustand, A3 in trockenem Zustand, Z Zentral-, D Deckel-, FI Flügel-, A Wasseraufnahme-, F Fußzellen, D1 Schuppe in Aufsicht, D2 Schuppe im Längsschnitt (A, C nach RAUH 1990, B, D, E nach BENZING et al. 1985, F nach Herder-Lexikon der Biologie 1994)

genommen. Schon SCHIMPER (1888, nach RAUH 1990) hat diesen Vorgang beschrieben: „Wird ein kleiner Wassertropfen auf ein Blatt gelegt, so sieht man, ähnlich wie auf Fließpapier, rings um den Tropfen durch die Wasseraufnahme eine Veränderung der Farbe zu Reingrün auftreten und die feuchte Zone schnell an Breite zunehmen, während der Tropfen entsprechend abnimmt und in wenigen Sekunden ganz aufgesogen wird.“

Die Bromeliaceae teilen sich in drei Unterfamilien auf (SMITH & DOWNS 1974-1979, RAUH 1990). Dabei haben die Tillandsioideae die am höchsten spezialisierten Trichome (Abb. 2 A1-3). Die Saugschuppen der Bromelioideae sind nicht so kompliziert aufgebaut, erfüllen aber auch die Aufgabe der Wasseraufnahme (Abb. 2 B). Die Saugschuppen der Pitcairnioideae (zu denen *Brocchinia* gehört) sollen funktionslos sein, bzw. lediglich als Transpirationsschutz dienen (Abb. 2 C). Umso überraschender war die Feststellung, daß die Schuppen von *Brocchinia* durch Endocytose (OWEN & THOMSON 1991, s.u.) sogar komplette Proteine aufnehmen können (Abb. 2 D1-2, Abb. 3). Dieser Sachverhalt stellt nach Meinung von VARADARAJAN & GILMARTIN (1988a, b, c) eine Verbindung zwischen den Tillandsioideae und der Gattung *Brocchinia* her. Beide besitzen hochentwickelte Trichome, die zur Aufnahme von Stoffen fähig sind. Dies ist bei den Bromelioideae nicht so ausgeprägt und bei den meisten Pitcairnioideae normalerweise überhaupt nicht der Fall (s.o.). Deshalb wird ein verwandt-

schaftlicher Zusammenhang zwischen der Gattung *Brocchinia* und den Tillandsioideae diskutiert. Weil die Pflanzen innerhalb der Pitcairnioideae sich unter anderem durch ihre Schuppen unterscheiden, wurde sogar eine Aufteilung der Unterfamilie in die Triben Brocchinieae, Pitcairnieae und Puyeeae vorgeschlagen (VARADARAJAN & GILMARTIN 1988a, b, c).

Interessant ist das Vorkommen von Schuppenhaaren in anderen Pflanzenfamilien bzw. Gattungen. Bei *Statice*-Arten (Plumbaginaceae, Abb. 2 E) dienen sie nicht der Aufnahme von Substanzen, sondern der Abgabe von überschüssigem Salz (BENZING et al. 1985), denn Statice sind Halophyten (salzliebende Pflanzen). Des weiteren bilden Ölweidengewächse (Elaeagnaceae), wie z.B. der Sanddorn (*Hippophae rhamnoides*, Abb. 2 F), ebenfalls Schuppenhaare. Sie dienen hier aber nur als „Sonnenschirmchen“.

Historischer Hintergrund zur Carnivorie bei Bromeliaceae

PICADO (1913) vermutete, daß die meisten Tank-Bromelien Enzyme zur Verdauung von ertrunkenen Insekten abgeben. Solche Enzym-Sekretionen sollen auch bei Anwendung moderner Techniken nicht gefunden worden sein. Möglicherweise zeugen die tatsächlich festgestellten Proteasen (eiweißspaltende Enzyme) von bakterieller Tätigkeit (BENZING 1980). Demgegenüber schreibt RAUH

(1990): „Die in die Trichter fallenden Substanzen werden durch Enzyme, welche von den Blättern abgegeben werden, zersetzt und die Abbauprodukte zusammen mit dem Wasser von den Saugschuppen aufgenommen.“ Ein Nachweis für die Produktion von Verdauungsenzymen bei Bromelien steht allerdings aus (GROSS, pers. Mitt.).

Schließlich vermuteten REES & ROE (1980), daß *Puya raimondii* eventuell carnivor sein könnte. Diese ist die größte bekannte Bromelie und wächst in den Hochanden. Mit Blütenstand kann sie eine Höhe von 6 m erreichen. Oft bauen Vögel Nester in den dicht stehenden Blattbasen. Dabei werden sie nicht selten von den Blattstacheln durchbohrt. Wahrscheinlich dient die Bedornung der Blätter aber lediglich der Abwehr von Freßfeinden wie Bären, die gerne die Blütenstände verzehren.

McWILLIAMS (1974) fiel auf, daß die Rosetten von *Brocchinia*- und *Catopsis*-Arten eine Art Röhre bilden, wie man sie bei anderen carnivoren Pflanzen auch vorfindet (ähnlich wie bei den Kannen der Gattungen *Nepenthes* oder *Sarracenia*).

FISH (1976) konnte zeigen, daß bei *Catopsis berteroniana* die sehr steil stehenden Blätter mit einem rutschigen Wachsbelag versehen sind, der ein Entkommen von Insekten aus dem Tank unmöglich macht. Weitere Untersuchungen sind jedoch nicht gemacht worden. Vielleicht dient der Wachsbelag zusammen mit der Wuchsform lediglich dazu, die Transpiration der Pflanzen einzuschränken. Durch die hohen Blätter fällt weniger Licht auf die Pflanze, und die Wachsschicht reflektiert ebenfalls einen Teil. GIVNISH et al. (1984) bezeichnen diese Bromelie als „präcarnivor“. Interessant ist in diesem Zusammenhang der Hinweis von RAUH (pers. Mitt.), es gäbe viele Bromeliaceae (insbesondere in der Gattung *Aechmea* und *Billbergia*), die sich durch schlauchförmige Rosetten auszeichnen. In solchen Trichtern finden sich – neben Detritus – natürlich auch Insektenleichen, ohne daß diese Pflanzen als carnivor eingestuft werden.

Obwohl seit DARWIN (1875) ein großes Interesse an carnivoren Pflanzen besteht und sich viele Forscher damit beschäftigt haben, fehlte lange Zeit eine Definition, die solche „Zufälle“ oder mögliche „Vor-

läufer“ der Carnivorie wie *Catopsis berteroniana* von echten Carnivoren unterscheidet. SCHMUCKER & LINNEMANN (1959) geben eine erste Definition: „Als insectivor oder carnivor bezeichnet man Pflanzen, die mit Hilfe spezieller Einrichtungen Insekten oder ähnlich kleine Tiere nicht nur fangen, sondern sie als zusätzliche Nahrung verdauen.“ Diese Definition wird von GIVNISH et al. (1984) präzisiert (vgl. Kasten): Erstens muß die Pflanze fähig sein, Nährstoffe (und freigesetzte Mineralsalze) von toten, ihr aufliegenden Tieren aufzunehmen und daraus einen Konkurrenzvorteil ziehen, sei es in verstärktem Wachstum, besserer Überlebensfähigkeit, Pollen- oder Samenproduktion. Zweitens muß die Pflanze einige unzweifelhafte Einrichtungen für Carnivorie besitzen, die der Anlockung, dem Fang und der Verdauung der Beute dienen, wobei die „Verdauung“ das wichtigste Kriterium darstellt.

Der erste Teil der Definition soll solche Pflanzen ausschließen, die lediglich Freßfeinde ausschalten, ohne aus den Tieren Nutzen ziehen zu können. Der zweite Teil soll Pflanzen ausschließen, die lediglich zufällig in den Genuß von tierischen Nährstoffen kommen. Damit fallen die meisten Tank-Bromeliaceae wohl in die Kategorie von Saprophyten, d.h. diese Pflanzen können zwar Nährstoffe und Mineralsalze aus toten Organismen aufnehmen, aber es handelt sich um zufällige Fänge.¹

Brocchinia reducta als Carnivore

Mehrere Wissenschaftler und Forschergruppen untersuchten *Brocchinia*. Ein Teil der Arbeiten konzentriert sich vorwiegend auf die Trichome (Saughaare), die die Nährstoffe und Mineralsalze aus der Tank-Flüssigkeit aufnehmen (Abb. 3, 2D1-2). So zeigten BENZING et al. (1985), daß *Brocchinia* in der Lage ist, die Aminosäure Leucin aufzunehmen. OWEN & THOMSON (1988) untersuchten die Aufnahme weiterer Aminosäuren wie Arginin und Glycin. In allen Fällen nahm die Pflanze die angebotenen Stoffe über ihre Saugschuppen auf. Das Besondere an den *Brocchinia*-Schuppen ist, daß die Zellen noch leben (OWEN et al. 1988), während bei den meisten anderen Bromeliaceen die Schuppen im reifen Zustand abgestorbene Gebilde sind, die Wasser, Nährstoffe und Mineralsalze zuerst nur passiv aufnehmen. Erst die Fußzelle der Schuppe lebt (vgl. Abb. 2 A2-3) und ist in der Lage, die benötigten Stoffe in das Blatt zu befördern. OWEN & THOMSON (1991) entdeckten, daß sich in der Zellwand der *Brocchinia*-Trichome Poren befinden, die Proteine bis zu einer Größe von 6,6 nm durchlassen können. Die Aufnahme der Proteine erfolgt über Endocytose (vgl. OWEN & THOMSON 1991), d.h. sie werden von einer Membran umschlossen und gelangen als Verdauungsbläschen in die Zelle. Trocknen die Trichome aus, so kollabieren die Poren. Daß *Brocchinia* über ihre Saugschuppen Verdauungs-

Definition für Carnivorie

1. Fähigkeit, Nährstoffe und Mineralsalze von toten, der Pflanze aufliegenden Tieren aufzunehmen.

dadurch Konkurrenzvorteil:

- verstärktes Wachstum
- bessere Überlebensfähigkeit
- vermehrte Pollen- oder Samenproduktion

2. Einrichtungen

- zur Anlockung
- zum Fang
- zur Verdauung der Beute

enzyme ausscheidet, vermuten zwar OWEN et al. (1988), aber ein Nachweis fehlt bisher.

Untersuchungen, die sich nicht nur auf die Trichome beziehen, machten GIVNISH et al. (1984). Folgende Merkmale weisen ihrer Ansicht nach bei *Brocchinia reducta* auf Carnivorie hin (vgl. Kasten):

- Die Blätter sind hell gelbgrün (dadurch auffälliger) und stehen nahezu senkrecht, so daß die Rosette einen Zylinder formt, der die umgebende Vegetation überragt (Höhe etwa 33 cm). In diesen Zylinder können Insekten hineinfallen.

- Die innere Oberfläche jedes Blattes ist mit einer feinen pulvrigen Wachsschicht bedeckt, die leicht abblättert. Die Wachsschicht verhindert, daß Insekten den Zylinder wieder verlassen können. Versuche mit am Standort vorkommenden Ameisen ergaben, daß diese zwar in einem Marmeladenglas die Wände hochkrabbeln konnten, aber die Blätter von *Brocchinia reducta* für sie unbezwingbar waren. Wurde die Wachsauflage vorsichtig entfernt, so entkamen die Ameisen ohne Schwierigkeiten.

- Die Flüssigkeit in den Tanks ist extrem sauer (pH 2,8-3), die Ursache ist jedoch unklar. Es wurden bei *Brocchinia* keinerlei Drüsen gefunden, die Säure(n) absondern. Die Herkunft von Verdauungsenzymen ist ebenfalls unklar. Vielleicht werden die Leichen durch die Tätigkeit von Bakterien zersetzt, die dadurch Nährstoffe und Mineralsalze freisetzen.

- Die Tank-Flüssigkeit verströmt einen nektarähnlichen Duft, wie er für Bromeliaceae einmalig sein soll. Andere *Brocchinia*-Arten (*B. acuminata*, *B. micrantha*, *B. steyermarkii*, *B. tatei*) wiesen keinen oder nur sehr wenig Duft auf. (Möglicherweise tritt dieser Duft nur am natürlichen Standort auf. 1994 hatte ich kurz eine *Brocchinia reducta* zur Pflege und konnte keinen Duft feststellen.²⁾)

- Tatsächlich wurden in Zylindern von *Brocchinia* sehr viele ertrunkene Insekten gefunden. 90% der Tiere waren Ameisen. Allerdings leben im Tankwasser die Larven von zwei Mosquito-Arten als Kommensalen (Mitesser).

- Es kommen, wie schon erwähnt, Trichome vor, die der Nährstoff- und Mineralsalzaufnahme dienen.

Der zweite Teil der oben gegebenen Definition von carnivoren Pflanzen ist bei *Brocchinia reducta* höchstwahrscheinlich erfüllt. Der erste Teil, wonach

die aufgenommenen Nährstoffe und Mineralsalze das Überleben, Wachstum oder verstärkte Reproduktion von *Brocchinia* fördern, konnte bisher noch nicht nachgewiesen werden. Da die Pflanze aber auf nährstoffarmen Böden wächst, auf denen viele andere Carnivore vorkommen, dürfte sie mit großer Wahrscheinlichkeit Vorteile daraus ziehen.

Die Einstufung der *Brocchinia reducta* als Carnivore ist aber, wie schon mehrfach erwähnt, nicht unumstritten (RAUH 1990, pers. Mitt.).



Abb. 3: Saugschuppe einer *Brocchinia reducta* (REM-Aufnahme). Maßstab: 50µm. Foto: Manfred RUPPEL.

Die Entstehung der Carnivorie bei *Brocchinia reducta*

Die nächstverwandten Arten sind *B. hecetioides* und *B. tatei* (SMITH & DOWNS 1974). *B. tatei* wächst epiphytisch auf Bäumen und besitzt eine bromeliaceentypische Tankrosette. Die Blätter stehen fast waagrecht ausgebreitet und dienen dazu, im Wald genügend Licht einzufangen.

Folgende Präadaptation trugen dazu bei, daß in der Gattung *Brocchinia* Carnivore entstehen konnten:

- Setzt man *B. tatei* starkem Sonnenlicht aus, so wachsen die Blätter steiler nach oben, wodurch die beleuchtete Fläche reduziert wird. Auf diese Weise könnte sich der Zylinder von *B. reducta* formiert haben; sie wächst in der freien Landschaft und ist dem vollen Sonnenlicht ausgesetzt.

- Im Licht verstärkt *B. tatei* die Wachsauflage, möglicherweise um einen Teil des Sonnenlichts zu reflektieren, aber auch um die Transpiration einzuschränken. Diese Wachsauflage ist gleichzeitig rutschig für Insekten.

- Der sehr niedrige pH-Wert der Tankflüssigkeit gibt zur Zeit noch Rätsel auf. Er könnte mit der Verdauung im Zusammenhang stehen.

- Der nektarähnliche Geruch kann auch bei anderen *Brocchinia*-Arten festgestellt werden, wenn die Blätter zerbrochen werden. *Brocchinia reducta* setzt diesen Duft verstärkt frei.

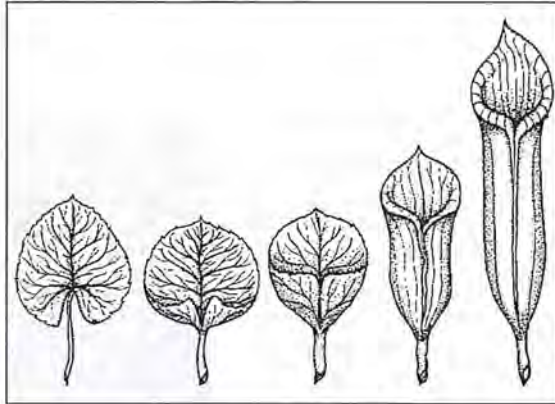
- Alle Bromeliaceae besitzen Trichome, die je nach Art mehr oder weniger der Nährstoff- und Mineralsalzaufnahme dienen.

Der Weg könnte, zusammenfassend, ungefähr so abgelaufen sein: Eine Vorläuferform, die im Wald siedelt, hat normale Rosetten, die Regenwasser auffangen. Eine leichte Wachsschicht schützt die Blätter. Trichome nehmen das Wasser und aus dem einfallenden Detritus Nährstoffe und Mineralsalze auf. Der *Brocchinia*-eigene Duft wird nur geringfügig freigesetzt. Die besagte Vorläuferform siedelt, mehr oder weniger zufällig, auf freien nähr-

Brocchinia reducta als Carnivore

- Blattrosette formt einen Zylinder.
- Oberfläche jedes Blattes ist mit einer feinen pulvrigen Wachsschicht bedeckt.
- Tankflüssigkeit ist extrem sauer.
- Tankflüssigkeit verströmt einen nektarähnlichen Duft.
- Tatsächlich wurden sehr viele ertrunkene Insekten gefunden.
- Trichome, die der Nährstoffaufnahme dienen.

Abb. 4: Mögliche Stadien in der mutmaßlichen Entwicklung vom „normalen“ zum Schlauchblatt (nach BRAEM 1992).



stoffarmen Flächen. Die Blätter werden steiler gestellt, die Wachsauflage verstärkt. Zufällig hereinfallende Insekten verstärken die Überlebenschancen von solchen Pflanzen, die die Blätter am steilsten stellen, am meisten Wachs auflagern, verstärkt den Duft abgeben und rasch freigesetzte Nährstoffe und Mineralsalze über die Trichome aus dem Tankwasser aufnehmen.

Brocchinia ist einmalig unter den Blütenpflanzen. Sie wurde erst in jüngster Zeit als wahrscheinlich fleischfressend erkannt und ist die einzige Carnivore, in deren Gattung (bzw. Familie) auch nicht-carnivore Arten vorkommen.³ Dies ist von Vorteil, wenn man über den Weg ihrer Entstehung spekulieren will. Kann nun die hypothetische Entwicklung Entwicklung von *Brocchinia reducta* die Entstehung von anderen Carnivoren erklären oder zumindest plausibel machen?

Brocchinia als Modell für die Entstehung anderer Carnivoren?

Die Eigenschaften, die die Gattung *Brocchinia* befähigten, Carnivorie auszubilden, waren schon vorher vorhanden. Das sind die anatomische Form, die Wachsauflage, der Duft und die Nährstoff- bzw. Mineralsalzaufnahme über Trichome. Damit handelt es sich um eine Optimierung und Spezialisierung vorhandener Strukturen und Fähigkeiten in Anpassung an spezielle Umweltgegebenheiten der *Brocchinia*, aber nicht um eine (Höher-)Entwicklung (=Makroevolution). Es kommen keine neuen Strukturen oder Eigenschaften hinzu, vorhandene werden nur mikroevolutiv modifiziert. Mikroevolution heißt Evolution innerhalb vorgegebener Organisationsmerkmale, also quantitative Veränderungen bereits vorhandener Organe, Strukturen oder Baupläne. Im Gegensatz dazu würde Makroevolution die Entstehung neuer, bisher nicht vorhandener Organe, Strukturen und Bauplantypen bedeuten. Damit verbunden ist die Entstehung qualitativ neuen genetischen Materials (JUNKER & SCHERER 1992). Jedoch liegt die Entstehung der o.g. Eigenschaften (Anatomie, Wachs, Duft, Trichome) weiterhin im Dunkeln.

Interessant ist, daß die Merkmale, durch die sich carnivore Pflanzen auszeichnen (wie Düfte, besonders geformte Blätter, Leitelemente, sekretorische und absorbierende Drüsen oder die Fähigkeit zur

schnellen Bewegung), für sich keine Besonderheit sind. Man denke an die schnellen Blattbewegungen bei der Mimose (*Mimosa pudica*), an die Nektar- und Duftdrüsen in vielen Blüten, urnenförmige Blätter bei *Dischidia* usw. Was den Carnivoren ihren einzigartigen Charakter verleiht, ist die Tatsache, daß eine Vielzahl derartiger Merkmale auf jeder einzelnen Pflanze als Gesamtheit auftritt (HESLOP-HARRISON 1980). Es überrascht nicht, wenn DARWIN diese Pflanzen als „Meister der Evolution“ bezeichnet (DARWIN 1875), jedoch ist die Frage der Entstehung von Carnivorie nach wie vor ein schwieriges, bisher nicht geklärtes Problem (BREIMHORST 1988).

Reicht ein hypothetischer Selektionsvorteil aus, um die Evolution einer Struktur zu belegen?

Nehmen wir an, eine Pflanze bilde einfache Rosetten (ohne Tank). Nur in den (kleinen) Blattachseln steht manchmal etwas Wasser. Die Pflanze vergrößert ihre Oberfläche durch Haare und kann das zeitweilig in ihren Blattachseln stehende Wasser dadurch nutzen. Es müßten nun Umweltbedingungen postuliert werden, die den Nutzern des Achselwassers eine höhere Überlebensrate (fitness) ermöglichen, als solchen, die das nicht tun. Sind solche Umweltbedingungen vorstellbar? Möglich wäre ein Wachstum auf Standorten, die sich durch eine gewisse Wasserarmut auszeichnen, es aber an Regen trotzdem nicht fehlt. Denkbar wäre ein Wachstum auf anderen Pflanzen (als Epiphyt) oder auf Felsen. Je besser es der Pflanze gelingt, das Wasser aufzufangen (=schrittweise anatomische Änderungen zur Tank-Bromelie) und es zu nutzen (=schrittweiser Ausbau der Haare), um so mehr kann sie sich in ihrer neuen Nische dauerhaft behaupten. Dies entspräche letztlich einer *Brocchinia tatei*. Der Weg zur Carnivoren *B. reducta* ist ja oben beschrieben. Ein anderes typisches Beispiel ist in Abb. 4 dargestellt. Hier soll die Entstehung von schlauchartigen Fangblättern (z. B. bei der Kannenpflanze *Nepenthes*) plausibel gemacht werden.

Es handelt sich hier um typische Evolutionsvorstellungen, die dadurch gekennzeichnet sind, daß mehrere hypothetische Stadien hintereinander gestellt werden, von denen jedes einen Selektionsvorteil gegenüber dem vorigen aufweist. Üblicherweise wird die Aneinanderreihung von selektionspositiven Stadien als ausreichend betrachtet, um die Plausibilität des evolutiven Vorganges zu belegen. Jedoch stellt eine solche Ableitung eine reine Hypothese dar. Sie beruht nicht auf direkten Beobachtungen. Damit kann diese Hypothese aber weder gestützt noch widerlegt werden.

Das Problem ist auf anatomischer Ebene nicht lösbar, denn denkbare Zwischenstufen können jeder-

zeit formuliert werden. Die Wurzel liegt in der Genetik: Kann ein *genetischer Mechanismus* gefunden werden, der die Entstehung neuer, selektionspositiver Strukturen ermöglicht? Es ist nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand nicht sicher, ob die bisher bekannten Evolutionsmechanismen (Mutation, Rekombination u.a.) dafür ausreichen (vgl. SCHERER 1995).

Dank: Den Herren Dr. Herfried KUTZELNIGG, Dr. Reinhard JUNKER und Prof. Dr. Siegfried SCHERER danke ich für konstruktive Kritik und wertvolle Hinweise. Herrn Julio SCHNEIDER und Frau Gislinde KUTZELNIGG danke ich für die Fotos. Dem Palmengarten Frankfurt a.M. danke ich für die Überlassung von Pflanzenmaterial und Herrn Manfred RUPPEL (Universität Frankfurt) für die Anfertigung der REM-Aufnahme.

Anmerkungen

- ¹ Auch die Insektenfänge der *Brocchinia reducta* führt RAUH (pers. Mitt.) auf zufällige Fänge zurück. Er selbst hat etliche Trichter von *Brocchinia reducta* untersucht und neben viel Detritus natürlich auch Ameisenleichen gefunden.
- ² Meiner Beobachtung nach sind duftende Bromeliaceae allerdings auch nicht einmalig, wie GIVNISH et al. (1984) meinen. Die Bromelioidee *Acanthostachys strobilacea* verströmt einen an Zitronen und Seife erinnernden Duft, wenn man die Blätter leicht reibt.
- ³ In einer Pflanzengattung (-familie) sind normalerweise entweder alle oder keine Mitglieder carnivor. Eine Ausnahme scheint eben *Brocchinia* zu machen. Nicht zuletzt deshalb ist ihre Einordnung als Carnivore nicht unumstritten. Die Bromeliaceen bilden ohnehin einen Komplex mit Eigenschaften, die nur bei ihnen vorkommen. Es gibt meines Wissens keine andere Pflanzenfamilie, die „Wasserbecken“ anlegt wie die Bromeliaceen. In den „Tümpelchen“ lebt eine oft spezialisierte Fauna und Flora. Bekanntestes Beispiel sind die Pfeilgift-Frösche, deren Kaulquappen in den Trichtern leben, oder bestimmte Pflanzen, die nur in den Trichtern von Bromeliaceen wachsen. Daß sich auch tote Tiere in den Zisternen finden lassen, dürfte nicht überraschen. Die Frage ist, ob *Brocchinia* gezielt oder zufällig Insekten fängt.

Literatur

- BENZING DH (1980) The biology of the bromeliads. Mad River Press, Eureka (California).
- BENZING DH, GIVNISH TJ & BERMUDEZ D (1985) Absorptive trichomes in *Brocchinia reducta* and their evolutionary and systematic significance. *Syst. Bot.* 10, 81-91.
- BRAEM CJ (1992) Fleischfressende Pflanzen. Arten und Kultur. Naturbuch, Augsburg.
- BREIMHORST D (1988). In: Stadt Frankfurt am Main (Hrsg.) Tierfangende Pflanzen. Palmengarten Sonderheft. S. 25-34.
- DARWIN C (1875) Insectivorous plants. Appleton, London.
- FISH D (1976) Structure and composition of the aquatic invertebrate community inhabiting bromeliads in South Florida and the discovery of an insectivorous bromeliad. Ph. D. Diss. University of Florida, Gainesville.
- GIVNISH TJ, BURKHARDT EL, HAPPEL RE & WEINTRAUB JD (1984) Carnivory in the bromeliad *Brocchinia reducta*, with a cost/benefit model for the general restriction of carnivorous plants to sunny, moist, nutrient-poor habitats. *Am. Nat.* 124, 479-497.
- Herder Lexikon der Biologie (1994), Red.: BECKER U, GANTER S, JUST C & SAUERMOST R (Projektleitung), Spektrum, Akad. Verl., Heidelberg, Berlin, Oxford.
- HESLOP-HARRISON Y (1980) Fleischfressende Pflanzen. In: Spektrum d. Wissensch., Erstedition, Weinheim.
- JUNKER R & SCHERER S (1992) Entwicklung und Geschichte der Lebewesen. 3. Auflage, Weyel, Gießen.
- MCWILLIAM EL (1974) Evolutionary ecology. In: SMITH & DOWNS (1974), pp. 40-55.
- NEUHAUS K (1995a) Die Familie der Bromeliaceae – ein oder mehrere Grundtypen? *Stud. Int. J.* 2, 15-19.
- NEUHAUS K (1995b) Alle Bromelien tragen Saugschuppen. *Bromelie* 1, 9-10.
- OWEN TP & THOMSON WW (1991) Structure and function of a specialized cell wall in the trichomes of the carnivorous bromeliad. *Can. J. Bot.* 69, 1700-1706.
- OWEN TP & THOMSON WW (1988) Sites of leucine, arginine and glycine accumulation in the absorptive trichomes of carnivorous bromeliad. *J. Ultrastruct. Mol. Struct. Res.* 101, 215-223.
- OWEN TP, BENZING DH & THOMSON WW (1988) Apoplastic and ultrastructural characterization of the trichomes from the carnivorous bromeliad *Brocchinia reducta*. *Can. J. Bot.* 66, 941-948.
- PICADO C (1913) Les Broméliacées epiphytes considérées comme milieu biologique. *Bull. Sci. France Belg. Ser. 7*(47), 216-360.
- RAUH W (1990) Bromelien. Tillandsien und andere kulturwürdige Bromelien. Ulmer, Stuttgart.
- REES WE & ROE NA (1980) *Puya raimondii* (Pitcairnioideae, Bromeliaceae) and birds: a hypothesis on nutrient relationships. *Can. J. Bot.* 58, 1262-1268.
- SCHERER S (1995) Höherentwicklung bei Bakterien: Ist ein molekularer Mechanismus bekannt? In: MEY J, SCHMIDT R & ZIBULLA S (Hg) Streitfall Evolution. Stuttgart, S. 85-104.
- SCHMUCKER T & LINNEMANN G (1959) Carnivorie. In: Ruhland Handbuch zur Pflanzenphysiologie, Band 11.
- SCHNEIDER J (1994) *Brocchinia reducta* – eine fleischfressende Bromelie aus dem Guayana-Hochland Venezuelas. *Palmengarten* 58, 54-59.
- SMITH LB & DOWNS RJ (1974) Flora Neotropica Monograph. 14(1): Pitcairnioideae. New York.
- SMITH LB & DOWNS RJ (1977) Flora Neotropica Monograph. 14(2): Tillandsioideae. New York.
- SMITH LB & DOWNS RJ (1979) Flora Neotropica Monograph. 14(3): Bromelioideae. New York.
- VARADARAJAN GS & GILMARTIN AJ (1988a) Phylogenetic relationships of groups of genera within the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Syst. Bot.* 13, 283-293.
- VARADARAJAN GS & GILMARTIN AJ (1988b) Taxonomic realignments within the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Syst. Bot.* 13, 294-299.
- VARADARAJAN GS & GILMARTIN AJ (1988c) Seed morphology of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and its systematic implications. *Am. J. Bot.* 75, 808-818.