

**Freinestbau von Ameisen (Hymenoptera: Formicidae) in der  
Kronenregion feuchttropischer Wälder Südostasiens**

Bestandsaufnahme und Phänologie, Ethoökologie und funktionelle Analyse des Nestbaus

Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Naturwissenschaften

vorgelegt im Fachbereich Biologie und Informatik  
der Johann Wolfgang Goethe-Universität  
in Frankfurt am Main

von  
Andreas Weißflog  
aus Niederissigheim in Hessen

Hanau am Main 2001

vom Fachbereich.....  
der Johann Wolfgang Goethe - Universität (Frankfurt am Main) angenommen.

Dekan:.....

Gutachter:.....

Datum der Disputation:.....

Was dann nachher so schön fliegt,  
wie lange ist darauf rumgebrütet worden.

Aus: Peter Rühmkorf. Drei Gedichte, Phönix voran!, Pavel Pán Presse Verlag.





---

|            |  |           |
|------------|--|-----------|
| <b>1</b>   | <b>EINLEITUNG</b>  | <b>1</b>  |
| <b>1.1</b> | <b>Das Nest</b>  | <b>2</b>  |
| <b>1.2</b> | <b>Freinistend (Definition)</b>  | <b>3</b>  |
| 1.2.1      | Biwaknester  | 3         |
| 1.2.2      | Seidennester   | 4         |
| 1.2.3      | Kartonnester   | 5         |
| <b>1.3</b> | <b>Zielsetzung und Fragestellung</b>   | <b>7</b>  |
| <br>       |  |           |
| <b>2</b>   | <b>MATERIAL UND GENERELLE METHODEN</b>   | <b>8</b>  |
| <b>2.1</b> | <b>Bestandsaufnahme der aktiv freinestbauenden Ameisen in der Kronenregion</b> | <b>8</b>  |
| 2.1.1      | Lokalisierung von Nestanlagen  | 9         |
| 2.1.2      | Sammeln der Tiere und der Nestanlagen  | 10        |
| 2.1.3      | Bestimmung der Ameisen   | 11        |
| 2.1.4      | Bestimmung der Trophobionten   | 11        |
| 2.1.5      | Bestimmung der Pflanzen  | 11        |
| <b>2.2</b> | <b>Vergleichende Auswertung arborealer Nestanlagen</b>                         | <b>12</b> |
| 2.2.1      | Nestposition und Nestsubstrat  | 12        |
| 2.2.2      | Nestarchitektur und Nestausmaße  | 13        |
| 2.2.3      | Funktionelle Aspekte   | 13        |
| 2.2.4      | Zusammensetzung und Qualität von Nestmaterialien                               | 15        |
| 2.2.4.1    | Klebetest  | 16        |
| <b>2.3</b> | <b>Nestbauverhalten</b>  | <b>18</b> |
| 2.3.1      | Beobachtungen und Versuche im Freiland   | 18        |
| <b>2.4</b> | <b>Untersuchungsgebiete</b>  | <b>20</b> |
| 2.4.1      | Malaiische Halbinsel   | 21        |
| 2.4.2      | Sumatra  | 22        |
| 2.4.3      | Borneo (Sabah und Sarawak)   | 23        |
| 2.4.4      | Philippinen (Palawan)  | 23        |
| <br>       |  |           |
| <b>3</b>   | <b>ERGEBNISSE UND SPEZIELLE METHODEN</b>                                       | <b>24</b> |
| <b>3.1</b> | <b>Gesamtübersicht der freinestbauenden Ameisen</b>                            | <b>24</b> |
| 3.1.1      | Kategorie Nestsubstrat   | 24        |
| 3.1.2      | Kategorie Nestfunktion   | 26        |
| 3.1.3      | Kategorie Nestmaterial   | 26        |
| <b>3.2</b> | <b>Andere arboreal nistende Ameisenarten</b>                                   | <b>27</b> |

|              |   |            |
|--------------|---|------------|
| <b>3.3</b>   | <b>Biologie und Nestbau ausgewählter Arten</b>                          | <b>30</b>  |
| <b>3.3.1</b> | <b><i>Polyrhachis</i></b>   | <b>31</b>  |
| 3.3.1.1      | Artenverteilung, Nistverhalten und Beschreibung ausgewählter Nestbauten | 31         |
| 3.3.1.2      | Koloniegründungen   | 35         |
| 3.3.1.3      | Beginn und Entwicklung eines Nestbaues                                  | 35         |
| <b>3.3.2</b> | <b><i>Camponotus (Karavaievia)</i></b>                                  | <b>40</b>  |
| 3.3.2.1      | Trophobionten   | 40         |
| 3.3.2.2      | Nestbeschreibungen ausgewählter <i>Karavaievia</i> -Arten               | 41         |
| 3.3.2.3      | Koloniegründungen   | 44         |
| <b>3.3.3</b> | <b><i>Camponotus (Myrmotarsus)</i></b>                                  | <b>48</b>  |
| 3.3.3.1      | Andere Formicinen in den Ameisengärten                                  | 49         |
| 3.3.3.2      | Epiphyten in den Ameisengärten  | 50         |
| 3.3.3.3      | Trophobionten   | 51         |
| 3.3.3.4      | Wie ein Ameisengarten entsteht  | 51         |
| 3.3.3.4.1    | Funktion der Pflanzen   | 51         |
| 3.3.3.4.2    | Eintragen stickstoffreicher Insektenfragmente                           | 54         |
| 3.3.3.4.3    | Eintragen von Pflanzensamen   | 56         |
| 3.3.3.4.4    | Nestbauverhalten  | 60         |
| 3.3.3.4.5    | Nestentwicklung   | 62         |
| <b>3.3.4</b> | <b><i>Technomyrmex</i></b>  | <b>68</b>  |
| 3.3.4.1      | Experimente zum Bauverhalten  | 73         |
| 3.3.4.1.1    | Spezielle Methoden  | 74         |
| 3.3.4.1.2    | Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität                       | 74         |
| 3.3.4.1.3    | Die Konstruktion eines neuen Nestes                                     | 75         |
| 3.3.4.2      | Materialeigenschaften   | 81         |
| 3.3.4.3      | Herkunft der Pilze und Pilzdüngung                                      | 81         |
| 3.3.4.4      | Koloniegründung von <i>Technomyrmex</i> sp. 9                           | 83         |
| <b>3.3.5</b> | <b><i>Dolichoderus</i></b>  | <b>87</b>  |
| 3.3.5.1      | Experimente zum Bauverhalten  | 91         |
| 3.3.5.1.1    | Spezielle Methoden  | 91         |
| 3.3.5.1.2    | Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität                       | 91         |
| 3.3.5.1.3    | Die Konstruktion eines neuen Nestes                                     | 93         |
| 3.3.5.2      | Materialeigenschaften   | 99         |
| <b>3.3.6</b> | <b><i>Myrmicaria</i></b>  | <b>102</b> |
| 3.3.6.1      | Experimente zum Bauverhalten  | 105        |
| 3.3.6.1.1    | Spezielle Methoden  | 105        |
| 3.3.6.1.2    | Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität                       | 106        |
| 3.3.6.1.3    | Die Konstruktion eines neuen Nestes                                     | 108        |
| 3.3.6.2      | Materialeigenschaften   | 111        |
| 3.3.6.3      | Koloniegründung   | 113        |
| 3.3.6.4      | Entwicklung unterschiedlicher Nesttypen                                 | 113        |
| <b>3.3.7</b> | <b><i>Monomorium</i></b>  | <b>118</b> |
| 3.3.7.1      | Experimente zum Bauverhalten  | 121        |
| 3.3.7.1.1    | Spezielle Methoden  | 122        |
| 3.3.7.1.2    | Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität                       | 122        |
| 3.3.7.1.3    | Die Konstruktion eines neuen Nestes                                     | 122        |
| 3.3.7.2      | Materialeigenschaften   | 126        |
| <b>3.3.8</b> | <b><i>Crematogaster</i></b>   | <b>129</b> |
| 3.3.8.1      | Experimente zum Bauverhalten  | 140        |
| 3.3.8.1.1    | Spezielle Methoden  | 143        |
| 3.3.8.2      | <i>Crematogaster</i> cf. <i>artifex</i> (Nesttyp I)                     | 144        |
| 3.3.8.2.1    | Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität                       | 144        |
| 3.3.8.2.2    | Die Konstruktion eines neuen Nestes                                     | 145        |
| 3.3.8.2.3    | Materialeigenschaften   | 150        |
| 3.3.8.3      | <i>Crematogaster</i> sp. 24 (Nesttyp II)                                | 155        |
| 3.3.8.3.1    | Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität                       | 155        |
| 3.3.8.3.2    | Die Konstruktion eines neuen Nestes                                     | 155        |
| 3.3.8.3.3    | Materialeigenschaften   | 159        |

---

|            |  |            |
|------------|--|------------|
| <b>4</b>   | <b>DISKUSSION</b>  | <b>163</b> |
| <b>4.1</b> | <b>Diversität, Abundanz und Struktur arborealer Ameisenzönosen</b> | <b>163</b> |
| 4.1.1      | Nahrungsressourcen   | 166        |
| 4.1.2      | Diversität von Nistressourcen                                      | 170        |
| 4.1.2.1    | Nestverteilung und Nestfunktion                                    | 171        |
| <b>4.2</b> | <b>Das Nest</b>  | <b>178</b> |
| 4.2.1      | Substrattypen arborealer Ameisennester                             | 181        |
| 4.2.1.1    | Oberflächen von Blättern als Substrat                              | 181        |
| 4.2.1.2    | Oberflächen von Stämmen und Ästen als Substrat                     | 184        |
| 4.2.2      | Materialtypen arborealer Ameisennester                             | 185        |
| 4.2.2.1    | Nester aus pflanzlichen Materialien („Kartonester“)                | 188        |
| 4.2.2.1.1  | <i>Myrmecaria arachnoides</i>                                      | 189        |
| 4.2.2.1.2  | <i>Crematogaster cf. artifex</i>                                   | 192        |
| 4.2.2.2    | Pilznester   | 196        |
| 4.2.2.2.1  | Pilznester unter Blättern (z. B. <i>Technomyrmex</i> sp. 9)        | 198        |
| 4.2.2.2.2  | Pilznester am Stamm (z. B. <i>Crematogaster</i> sp. 24)            | 202        |
| 4.2.2.3    | Seidennester   | 204        |
| 4.2.2.4    | Trichomnester  | 209        |
| 4.2.2.5    | Ameisengärten („Wurzelnester“)                                     | 211        |
| 4.2.2.5.1  | Ameisengärten im Vergleich   | 214        |
| 4.2.2.5.2  | Entstehung und Entwicklung eines Ameisengartens                    | 216        |
| 4.2.2.5.3  | Funktion der Pflanzen  | 218        |
| 4.2.2.5.4  | Funktion der Ameisen   | 220        |
| 4.2.3      | Nestarchitektur  | 222        |
| 4.2.4      | Bearbeitungsmechanismen  | 225        |
| <b>4.3</b> | <b>Evolutionsbiologische Überlegungen und Ausblick</b>             | <b>226</b> |
| <b>5</b>   | <b>ZUSAMMENFASSUNG</b>   | <b>230</b> |
| <b>6</b>   | <b>LITERATUR</b>   | <b>235</b> |
| <b>7</b>   | <b>ANHANG</b>  | <b>257</b> |
| <b>7.1</b> | <b>Abbildungsverzeichnis</b>                                       | <b>257</b> |
| <b>7.2</b> | <b>Tabellenverzeichnis</b>   | <b>259</b> |
| <b>7.3</b> | <b>Autoren- und Artenindex</b>                                     | <b>260</b> |
| <b>7.4</b> | <b>Eigene Publikationen</b>  | <b>265</b> |
| <b>7.5</b> | <b>Danksagung</b>  | <b>266</b> |
| <b>7.6</b> | <b>Lebenslauf</b>  | <b>267</b> |
| <b>7.7</b> | <b>Erklärung</b>   | <b>268</b> |



# 1 Einleitung

Tropische Regenwälder gelten als die komplexesten Ökosysteme unserer Erde. Das herausragende Merkmal tropischer Lebensgemeinschaften ist die ungeheure Vielfalt der Lebensformen und Arten. Obwohl die tropischen Regenwälder entlang des Äquators gegenwärtig nur sieben Prozent der Landfläche der Erde bedecken, schätzt man, dass sie mindestens 50 Prozent aller Tier- und Pflanzenarten beherbergen, wahrscheinlich sogar einen noch viel höheren Anteil (MAY 1988, LINSENMAIR 1990, WILSON 1992b). Auf einer 50 ha großen Aufnahme­fläche in Pasoh (West-Malaysia) wurden beispielsweise 830 verschiedene Baumarten gefunden. Diese Fläche repräsentiert 20–30 % der gesamten Baumflora des Landes (MANOKARAN et al. 1992). In ganz Europa nördlich der Alpen ist die Diversität der Bäume mit insgesamt 50 verschiedenen Arten dagegen vergleichsweise gering.

Die weitaus meisten Tiere, die auf oder von den vielen verschiedenen Pflanzen leben, sind bis heute weder systematisch erfasst, geschweige denn in ihren ökologischen Funktionen untersucht worden. In den letzten Jahren sind insbesondere die arborealen Lebensräume in den Tropen verstärkt in das Zentrum ökologischen Interesses gerückt. Hochrechnungen, die auf der Basis von Nebelungen mit Insektiziden in der Kronenregion unternommen wurden, kamen zu Schätzungen, dass zwischen 5 und 30 Millionen Tierarten auf der Erde leben, die größte Zahl davon Insekten (ERWIN 1982, ERWIN 1983b, WILSON 1992a).

Innerhalb der Insekten nehmen die Ameisen in vielerlei Hinsicht eine herausragende Stellung ein. In der Kronenregion feuchttropischer Tieflandregenwälder sind sie die nach Biomasse und Individuenzahl dominierende Tiergruppe (TOBIN 1995, FLOREN & LINSENMAIR 1997). Weltweit sind etwa 8 000 Arten beschrieben, dazu kommt wahrscheinlich noch einmal mehr als die doppelte Anzahl unbeschriebener Arten, vornehmlich aus den Tropenregionen (WILSON 1987b, BOLTON 1995). Die Vielfalt der bei den Ameisen realisierten Lebensformen ist enorm und übertrifft die jeder anderen sozialen Insektengruppe. Ameisen sind die wichtigsten Prädatoren in den Tropen, die den Bestand anderer Arthropoden regulieren (DARLINGTON 1971, VIEIRA & HÖFER 1994). Wie der Vergleich mit anderen, evolutiv weniger erfolgreichen staatenbildenden Insekten zeigt, ist ihr großer biologischer Erfolg nicht nur auf die für die meisten Ameisen charakteristische eusoziale Lebensweise zurückzuführen.

Insbesondere die mannigfaltigen nichtprädatatorischen Beziehungen, die Ameisen zu anderen Organismen unterhalten, sind verantwortlich für ihre herausragende ökologische Bedeutung. Durch enge Symbiosen mit Pflanzensaft saugenden Insekten konnten sich die ursprünglich rein karnivoren Ameisen neue Nahrungsressourcen erschließen. Honigtau, der Kot von Pflanzenläusen und Zikaden, liefert eine stark zuckerhaltige, energiereiche Nahrungsquelle. Dieser Honigtau wird von den Ameisen gesammelt und spielt für die Ernährung, vor allem bei Ameisen aus den Unterfamilien der Myrmicinae, Formicinae und Dolichoderinae, eine außerordentlich große Rolle (WAY 1963, KÖRNER 1981). Die Symbiosepartner erhalten im Gegenzug in vielen Fällen Schutz vor Prädatoren und Parasitoiden (MASCHWITZ 1992). Viele Pflanzen stellen Nahrung in Form von extrafloralem Nektar oder nährstoffreichen Futterkörperchen exklusiv für Ameisen zur Verfügung (FIALA & MASCHWITZ 1991, 1992).

In hoch entwickelten Systemen bieten die Ameisenpflanzen (Myrmekophyten) den Ameisen Wohnraum in hohlen Pflanzenorganen (Myrmekodomatien). Bei den Ameisenbäumen besteht der Vorteil für die Pflanze in erster Linie im Schutz vor Herbivoren und Rankenbewuchs. Dagegen beruhen Ameisen-Epiphyten-Beziehungen vornehmlich auf der Bereitstellung von Nährstoffen durch die in Myrmekodomatien oder im Wurzelsystem nistenden Ameisen (JOLIVET 1996, WEISSFLOG et al. 1999). Die außerhalb der Pflanze fouragierenden Ameisen deponieren sämtliche Abfälle im Nest und stellen auf diese Weise der Pflanze Nährstoffe, insbesondere Stickstoff, zur Verfügung. Bei den fortschrittlichsten Ameisen-Epiphyten-Systemen dienen die Ameisenpartner darüber hinaus als Saatguttransporteure. Sie spielen dadurch in allen tropischen Gebieten eine besondere und führende Rolle für die Ansiedlung und das Wachstum von Aufsitzerpflanzen in der Kronenregion.

## 1.1 Das Nest

Die staatenbildenden Gruppen spielen eine besondere Rolle innerhalb der Insekten. Nach FITTKAU & KLINGE (1973) stellen die eusozialen Insekten aus den Ordnungen Hymenoptera und Isoptera etwa 75 % der gesamten Insekten-Biomasse in den Tropen. Vorliegende Hypothesen, die versuchen, die Entstehung der staatenbildenden Formen zu erklären, sind recht unterschiedlich und teilweise kontrovers (z. B. HASKINS & HASKINS 1950, EVANS 1958, MALYSHEV 1968, WILSON 1971, LIN & MICHENER 1972, SAKAGAMI 1982, STARR 1991, HANSELL 1993a, THORNE 1997). Bei allen Überlegungen wird jedoch die Fähigkeit, einen gegen die Außenwelt geschützten Raum anlegen zu können, als eine wichtige Voraussetzung für die Evolution des eusozialen Verhaltens bei Insekten angesehen. Bis auf wenige Ausnahmen bauen alle sozialen Insekten Nester. Das Nest ist ein von den Tieren konstruierter Bau, in dem die Eier abgelegt werden und die Brut aufgezogen wird. Ebenso ist es der Ort, an dem die Adulten, zumindest die Weibchen, die meiste Zeit verbringen; es sei denn, sie sind unterwegs, um Nahrung oder Baumaterial zu sammeln. Das Nest bietet somit neben Schutz für Eier, Brut und Adulte auch einen Raum für die Entwicklung der vielfältigen sozialen Interaktionen, wie man sie bei den Sozietäten der staatenbildenden Isoptera und Hymenoptera findet.

Im Gegensatz zu den Arbeiterinnen der sozial lebenden Wespen und Bienen sind alle Ameisen flügellos. Die Flügellosigkeit der Ameisenarbeiterinnen bedingt, dass selbst kleinste Räume in der Erde oder in Holz von Kolonien besiedelt werden können. Sie war eine wichtige Voraussetzung für ihre Vorherrschaft auf dem Boden. Die Ameisen, die nach derzeitigem Kenntnisstand seit etwa 100 Millionen Jahren existieren (WILSON 1987c, GRIMALDI et al. 1997, RUST & MOLLER ANDERSEN 1999), waren wahrscheinlich die erste Gruppe eusozialer Insekten, die räuberisch auf und im Boden fouragierten und dabei ihre Nester in der Erde oder bodennah in verrottender Vegetation anlegten (MALYSHEV 1968, WILSON 1971, 1987b). Diese ursprüngliche Nistweise zeigen auch die rezenten Vertreter aus den Unterfamilien der Myrmeciinae und der Nothomyrmeciinae, die, sowohl was ihre Anatomie als auch was ihr Verhalten betrifft, als sehr urtümlich gelten. Diese Unterfamilien sind nur aus Neukaledonien bzw. Australien bekannt und leben in selbst gegrabenen Erdnestern

(HASKINS & HASKINS 1950, TAYLOR 1978, CONOLE 1993). Solche einfachen Nester, die durch aktives Aushöhlen entstehen, sind auch in den Tropen verbreitet und werden insbesondere von den Vertretern der Unterfamilien Ponerinae und Myrmicinae angelegt (DUMPERT 1994, ROSCISZEWSKI 1995). Die aus den gemäßigten Temperaturzonen bekannten großen, von *Formica* spp. erbauten Ameisenhöhlen fehlen jedoch im feucht-warmen Klima.

Der zentrale Faktor, der den Erfolg einer Ameisenkolonie bestimmt, ist die Wahl des Nistplatzes. Da die meisten Ameisenarten einen einmal ausgesuchten Nistplatz dauerhaft besetzen, bestimmt er nicht nur die Umgebung, in der sich die Brut entwickelt, sondern auch das Gebiet, in dem nach Nahrung gesucht wird. Erde als Baumaterial hat die Eigenschaft, dass starke Regenfälle die Stabilität der Bauwerke negativ beeinflussen. Deshalb, und weil Erde in den höheren Regionen des Laubdaches schwierig zu beschaffen ist, sind Erdnester für den Übergang zum Leben in den Baumkronen wenig geeignet. Die einfachste Form eines arboreal angelegten Nestes ist nach SUDD (1967) die Wahl eines Nistplatzes in toten Baumstämmen und Ästen. WILSON (1987a) vermutet, dass die Mehrzahl der tropischen Ameisen dieses Habitat bewohnt. Höhlungen in verrottendem Holz stehen jedoch aufgrund der schnellen Zersetzung in den Tropen nur für einen relativ kurzen Zeitraum und wenig regelhaft zur Verfügung. Der dadurch vorherrschende Mangel an Nistraum im tropischen Regenwald ist möglicherweise der wichtigste Faktor der Koloniegrößeregelung bei Ameisen (WILSON 1959, BROWN 1960, CARROLL 1979).

Die erfolgreiche Besiedlung der Kronenregion war den Ameisen nur durch veränderte und angepasste Nestkonstruktionen möglich. Erst mit dem Übergang zum aktiven Freinestbau ist es den Ameisen gelungen, sich (i) unabhängig von natürlichen Höhlen zu machen und dadurch große Kolonien zu etablieren, (ii) den Kronenraum als Habitat dauerhaft zu erschließen, (iii) negativen Witterungseinflüssen entgegenzuwirken und (iv) vorhandene Nahrungsressourcen in diesem Stratum permanent zu nutzen.

## 1.2 Freinistend (Definition)

Freinestbau bei Ameisen wird in der vorliegenden Untersuchung wie folgt definiert:

Aktive Freinister bauen ihre Nester nicht in die Erde oder in natürliche oder selbst „ausgeräumte“ Hohlräume von Bäumen hinein, sondern konstruieren aktiv frei in der Laubregion der Holzgewächse Nisträume bzw. Unterstände, indem sie Material zusammentragen oder herstellen, mit dem eine Abschottung des Brut- und Nahrungsraumes gegenüber der Umwelt erreicht wird.

Das kann auf verschiedene Arten geschehen:

### 1.2.1 Biwaknester

Bei den sogenannten Wanderhirten der Gattung *Dolichoderus* bilden die Arbeiterinnen mit ihren Körpern faust- bis kindskopfgroße Kugeln. Sie halten sich dabei mit ihren Tarsalklauen gegenseitig fest und schließen den Rest der Kolonie sowie ihre Trophobiosepartner (Pseudococciden, *Malaicoccus* spp.) ein (MASCHWITZ & HÄNEL 1986). Neue Futterplätze für die assoziierten Homopteren auf jungen, wachsenden Pflanzenteilen finden sich oft erst in

großer Entfernung zum Nest. Dies bedingt vergleichsweise häufige Wechsel des Nistplatzes der Kolonien. Der Verzicht auf eine aufwendige Nestkonstruktion kann als eine ökonomische Antwort auf diese ernährungsbiologischen Zwänge verstanden werden. Ähnliche temporäre Biwaknester aus den Körpern der Ameisen, die die Brut und die Königin einschließen, kennt man auch von den räuberisch lebenden Treiberameisen (Wanderjägern) aus den Unterfamilien der Dorylinae, Aenictinae und Ecitoninae (GOTWALD 1995) sowie aus der Ponerinen-Gattung *Leptogenys* (MASCHWITZ et al. 1989b). Wie bei den Wanderhirten, so ist auch die Lebensweise der Treiberameisen auf häufige den Nahrungsquellen folgende Umzüge der gesamten Kolonie ausgerichtet. Je nach Art finden sich solche Biwaks der Wanderhirten und Wanderjäger im oder auf dem Boden, in Baumhöhlungen, aber auch frei exponiert an Ästen und Blättern (RETTENMEYER 1963, SCHNEIRLA 1971, DILL 1996).

Auf eine aktive Bautätigkeit im Sinne der oben gegebenen Definition (**Kapitel 1.2**) wird bei beiden Gruppen in der Regel verzichtet, allenfalls sind geringfügige Erdarbeiten oder Modifikationen verbleibender Öffnungen der genutzten Hohlräume und Gangsysteme zu beobachten (WEISSFLOG et al. 2000). Diese spezielle, hoch abgeleitete Form des Freinestbaus bei den Wanderhirten und Wanderjägern wurde deshalb in der vorliegenden Arbeit nicht untersucht.

### 1.2.2 Seidennester

Unabhängig voneinander haben in der paläotropisch-australischen Region mehrere Arten der Formicinen-Gattungen *Polyrhachis* (OFER 1970, DOROW & MASCHWITZ 1990), *Camponotus* (MASCHWITZ et al. 1985, DUMPERT et al. 1995) und *Oecophylla* (DOFLEIN 1905, LEDOUX 1950, HÖLLDOBLER & WILSON 1977a) die Fähigkeit erlangt, mit Hilfe ihrer Seide produzierenden Larven Gespinstnester auf Blättern und Baumstämmen anzulegen. Da Seide dabei das überwiegend verwendete Material darstellt, fasst man diese Konstruktionen im Allgemeinen als Seidennester zusammen. Dagegen bezieht sich der Begriff Webenester auf das zu beobachtende Bauverhalten der Tiere (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Die beiden bekannten Arten der Gattung *Oecophylla* sind die am stärksten spezialisierten Weberameisen, sie gehören in Afrika und Australasien zu den häufigsten und erfolgreichsten arborealen Ameisen. Nur die *Oecophylla*-Arten sind in der Lage, die Abstände zwischen Blättern durch Ketten von Arbeiterinnen zu überbrücken (MÜHLENBERG & MASCHWITZ 1973). Dabei werden Nestgenossinnen am Petiolus gefasst und durch Rückwärtsbewegen benachbarte Blätter herangezogen. Während einige Arbeiterinnen die Blätter in Position halten, tragen andere die Larven herbei und verweben mit dem schnell erhärtenden Seidendrüsensekret die Blattränder. Auf diese Weise entstehen Nestkugeln aus einer Vielzahl einzelner Blätter, die mehrere tausend Arbeiterinnen beherbergen können (VANDERPLANK 1960).

### 1.2.3 Kartonnester

Neben den ohne festes Nest lebenden Wanderhirten und den Wanderjägern sowie den Seidennestbauern ist es auch einigen anderen Ameisenarten gelungen, unabhängig von vorhandenen Höhlungen aktiv die Baumkronenregion des tropischen Regenwaldes zu besiedeln. Diese bauen ihre Nester aus unterschiedlichsten Materialien und man fasst die Endprodukte gemeinhin als Kartonnester zusammen. Technisch wurde unter Karton (franz.: cartilage) ursprünglich das manuelle Verkleben mehrerer Papierbahnen zu einer festen Pappe verstanden. Heutzutage werden insbesondere in der Verpackungsindustrie mit speziellen Maschinen aus Papiermasse verschieden schwere Papierbahnen produziert. Ab 170 g/m<sup>2</sup> nennt man das Produkt Karton (TROBAS 1982).

Der Begriff Kartonnest ist in gewissem Maße angelehnt an die insbesondere von sozialen Faltenwespen bekannten Nestbauten (Papiernester, MATSUURA 1990). Diese Tiere verwenden dazu Materialien pflanzlicher Herkunft, die sie unter Zugabe von körpereigenen, proteinhaltigen Klebesubstanzen aus ihrer Labialdrüse (MASCHWITZ et al. 1990, KUDÔ et al. 2000) zu einer pappmachéartigen Masse gestalten, um daraus hexagonale Brutzellen und schützende Hüllen zu modellieren. Nach WENZEL (1998) definiert sich der Wespenkarton als ein Material aus zerkauten pflanzlichen Stoffen, das in einer Matrix aus getrocknetem Speichel eingebettet ist. Bei Ameisen ist die Verwendung von nachträglich eingebrachten körpereigenen Substanzen, die das Baumaterial zusammenhalten und es am Substrat fixieren, noch in keinem Fall nachgewiesen. Darüber hinaus sind die Kartonnester der Ameisen keinesfalls aus einheitlichen Materialien aufgebaut, sondern beinhalten die unterschiedlichsten Baustoffe (Erde, Detritus, zersetzte und lebende Pflanzenfasern etc.). Die Nester differieren deshalb deutlich in Qualität und Beschaffenheit je nach Anteil der verwendeten Materialien (WEISSFLOG 1991) und deren verschiedenartiger Bearbeitung durch die Ameisen. STRICKLAND (1951) weist z. B. darauf hin, dass es offensichtliche Unterschiede zwischen Nestern von *Crematogaster africana* und den von dieser Art ebenfalls angelegten Trophobiosestätten (Pavillons) gibt. Wie WHEELER (1906) benutzt er in Ermangelung eines treffenderen Ausdrucks für beide die Bezeichnung „Kartonbauten“, eine bis heute gängige Begriffsdefinition für alle von Ameisen aus den unterschiedlichsten Materialien zusammengesetzten Konstruktionen (z. B. LONGINO 1986, HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Lediglich bei den aus der Neotropis bekannten Assoziationen von Ameisen und einer taxonomisch diversen Gruppe von Angiospermen, die in arborealen Kartonnestern von Ameisen wachsen, wird die von ULE (1901) geprägte Definition „Ameisengärten“ verwendet. Dieser Begriff trägt der Tatsache Rechnung, dass hier die Nester von Epiphytenwurzeln stabilisiert werden und die Ameisen darüber hinaus den Samen der beteiligten Pflanzen ein geeignetes Nährsubstrat bereitstellen (ULE 1906b).

Die allgemein gebrauchte Definition „Kartonnest“ wird auch in der vorliegenden Dissertation als Überbegriff Anwendung finden, im Folgenden jedoch noch präzisiert werden.

Die Verwendung pflanzlicher Materialien zum Bau eines Nestes findet man auch in den gemäßigten Temperaturzonen. Die in Mitteleuropa verbreitete Glänzend-Schwarze Holzameise *Lasius fuliginosus* baut ihre aus unregelmäßigen Kammern bestehenden Nester in vorhandene Höhlungen hinein. Das Kartonmaterial besteht größtenteils aus feinem Holzmehl und Erde und ist mit zuckerhaltigen Ausscheidungen von Aphiden und anderen Homopteren durchsetzt. Diese Masse dient dem nur in den Nestern von *Lasius fuliginosus* vorkommenden Pilz *Cladosporium myrmecophilum* als Nährsubstanz. Diesem Pilz, der von den Ameisen offenbar nicht verzehrt wird, verdanken die Kartonnester ihre Stabilität (MASCHWITZ & HÖLLDOBLER 1970). Ähnliche Kartonnester findet man auch bei *Liometopum microcephalum* (WHEELER 1910). *Crematogaster scutellaris* aus dem Mittelmeergebiet nistet gewöhnlich in Holz, das sie mit einer Vielzahl von Gängen durchziehen. Sie zeigen aber auch die Fähigkeit, Hohlräume mit pflanzlichen Materialien zu unterteilen (SOULIÉ 1961).

Nur in den Tropen findet man dagegen Kartonnester außerhalb der Bäume, die bisweilen in beachtlicher Länge an Ästen und Stämmen hängen, wie es beispielsweise für *Azteca stalactitica* (WHEELER 1910) aus Südamerika, *Crematogaster depressa* (STRICKLAND 1951) aus Afrika und *Crematogaster skouensis* (SOULIÉ 1961) aus Kambodscha beschrieben wurde.

Erstaunlicherweise wurde diese Art der Feinestgestaltung bei Ameisen, obwohl sie entscheidend wichtig für das Verständnis der Kronenraumbesiedlung tropischer Regenwälder ist, bislang kaum bearbeitet. Während man beispielsweise die Nestkonstruktionen bei sozialen Faltenwespen z. T. recht genau kennt (JEANNE 1975, 1977, MATSUURA & YAMANE 1990, WENZEL 1991), ist die Feinestkonstruktion bei arborikolen Ameisen, beginnend von der basalen Fragestellung ihrer Verbreitung über phänologische Beschreibungen von Nesttypen bis zur soziobiologischen oder gar synökologischen Relevanz bisher weitgehend unbearbeitet geblieben. Abgesehen von einigen Arten mit spektakulärem Webenestbau wie beispielsweise *Oecophylla* (HÖLLDOBLER & WILSON 1977a) und ersten Erhebungen zur Verbreitung von Kartonnestbau in Südamerika (WHEELER 1910, BLACK 1987) fehlen in dieser Hinsicht bisher jede systematische Studien.

Aus Asien sind nur anekdotische Angaben zu einzelnen Arten aus der Zeit ihrer taxonomischen Beschreibung Ende des 19. und zu Beginn des 20. Jahrhunderts bekannt. Weitgehend auf die Architektur des Endprodukts beschränkte Nestbeschreibungen der südostasiatischen Ameisenarten existieren in erster Linie von den auffälligen Nestbauten der Gattung *Crematogaster* (Myrmicinae), z. B. von *Crematogaster physothorax* (KIRBY 1837), *Crematogaster rogenhoferi* (ROONWAL 1954), *Crematogaster dohrni artifex* (AYYAR 1937), *Crematogaster soror* (MUKERJI 1930) und *Crematogaster auberti* (SOULIÉ 1961). Darüber hinaus findet man vereinzelt Nestbeschreibungen von *Dolichoderus*-Arten (Dolichoderinae, z. B. FOREL 1892b, ROHE 1989).

Exakte und auf eingehenden Analysen beruhende Darstellungen, etwa des speziellen Nestbauverhaltens von Ameisen, sowie architektonischer und materialtechnischer Eigenheiten von Ameisennestern, die eine geeignete Datenbasis auch für weitere Arbeiten bieten könnten, stehen nicht zur Verfügung.

### 1.3 Zielsetzung und Fragestellung

Der erste Schritt einer Analyse der Freinestkonstruktionen von Ameisen in der Kronenregion bestand darin, die Vielfältigkeit der verwirklichten Nestformen zu erfassen und darzustellen, Unterschiede herauszuarbeiten und die beteiligten Ameisenarten zu identifizieren. Die Untersuchung umfasst u. a. folgende spezielle Fragestellungen:

- Welche Arten zeigen aktiven Freinestbau? Kann man taxonspezifische Unterschiede feststellen?
- Welche Nahrungsressourcen nutzen die beteiligten Ameisenarten und welchen Einfluss hat dies auf die Wahl des Nistplatzes?
- Welche Variationen gibt es hinsichtlich der Architektur, der Stabilität und Flexibilität von Nestbauten? Dies insbesondere unter Berücksichtigung der in den Baumkronenregionen vorherrschenden extremen Witterungsverhältnisse (starker Wind und Regen, intensive Sonneneinstrahlung).
- Werden verschiedenartige Substrattypen genutzt?
- Welche Baumaterialien kommen zum Einsatz?
- Haben die Bauten möglicherweise neben dem Schutz der Brut und der Sicherung von Nahrungsressourcen andere – sekundäre – funktionelle Bedeutungen?

Im zweiten Teil der Arbeit wurden intensiv die proximalen Mechanismen des aktiven Nest- und Pavillonbaus untersucht. Es sollte analysiert werden, **wie** die verschiedenen Ameisenarten im einzelnen ihre unterschiedlichen Freinester erbauen. Es wurden die folgenden Fragestellungen bearbeitet:

- Wie kann bei den verschiedenen Arten Bauverhalten ausgelöst werden? Gibt es Unterschiede?
- Wie entstehen zu Anfang die unterschiedlichen Nester und wie werden sie mit dem Wachstum der Kolonie ausgebaut?
- Welche Materialien werden gesammelt und zum Nestbau genutzt? Von wo stammt das Material (arboreal oder vom Boden)? Wirkt die beobachtete Auswahl von Baumaterialien und Substrattypen allgemein limitierend auf die Nistplatzwahl?
- Wie werden die Baustoffe von den Tieren bearbeitet? Gibt es unterschiedliche Verarbeitungstechniken und Arbeitsteilungen während des Nestbaus?
- Wie wird das Problem der Befestigung der Nestbauten am jeweiligen Substrat gelöst (z. B. durch Zusatz von Klebesubstanzen)?

Bei der großen Vielfalt der Arten mit Freinestbau musste ich mich notwendigerweise auf die Bearbeitung typischer Arten beschränken. Mein Hauptaugenmerk galt dabei den „Kartonnestbauern“. Allgemeine Einnischungsstrategien und Nesttypisierungen bei Weberameisen wurden ebenfalls untersucht. Bei dieser Gruppe wurde jedoch auf Verhaltensbeobachtungen und Experimente zum Bauverhalten verzichtet. Die Entstehung von neuen Nestern und artspezifische Unterschiede zur Nistweise wurden bei den Seidenwebern indirekt anhand neu gebauter (Koloniegründungen) und älterer Nester analysiert.

## 2 Material und generelle Methoden

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, zur Beschreibung und Analyse des „Lebenstyps“ freinestbauende Ameisen in Südostasien eine möglichst breite Datenbasis zu schaffen. Neben einer allgemeinen Übersicht sollten detaillierte Daten an ausgewählten Ameisenarten gewonnen werden. Dazu wurden eine Vielzahl verschiedener Aspekte der allgemeinen Biologie und Ethoökologie untersucht. Aus Gründen der besseren Übersichtlichkeit werden Teile der speziellen Methoden und die Experimente zum Nestbauverhalten (Initialbedingungen zum Auslösen von Bauverhalten, die Entstehung einer Nestkonstruktion etc.) bei der Darstellung der entsprechenden Ergebnisse gesondert vorgestellt.

### 2.1 Bestandsaufnahme der aktiv freinestbauenden Ameisen in der Kronenregion

In den tropischen immergrünen Regenwäldern wachsen Bäume von vielerlei Größe. Zur Vereinfachung unterteilt man das Waldprofil gewöhnlich in verschiedene Stockwerke, die sich im Laufe des Wachstumszyklus allerdings verwischen können (WHITMORE 1993). Die größten Bäume überragen als vereinzelt auftretende Emergenten mit bis zu 60 m Höhe deutlich das darunter liegende, unebene Kronendach (< 30 m), das in den südostasiatischen Regenwäldern überwiegend aus Bäumen der Familie Dipterocarpaceae besteht (WHITMORE & BURNHAM 1975). Darunter finden sich kleinwüchsige Pflanzenarten, Jungbäume und Individuen, die wegen ungünstiger Wachstumsbedingungen klein bleiben. Auf den Zweigen der Bäume siedeln charakteristische Epiphyten. Es gibt auch Hemiepiphyten, deren nach unten wachsende Luftwurzeln zu Stützpfeilern werden. An den Stämmen wachsen nach oben Lianen, deren schwaches mechanisches Gewebe eine feste Stütze braucht. Die Lichtverteilung im Waldesinneren hängt vom Baumwuchs ab. Nach RICHARDS (1983) kann man eine obere euphotische Region, die mehr oder weniger direkt dem Sonnenlicht ausgesetzt ist, von der darunter liegenden oligophotischen Etage unterscheiden. Das bedeutet auch mehr Wind und drastischere Wechsel von Temperatur und Luftfeuchte im oberen Kronenbereich. Wo Emergenten stürzen, entstehen Lichtungen von 100 m Länge und 50 m Breite, da andere Bäume mitgerissen werden (TISCHLER 1976). Entlang von Flüssen gibt es ähnliche Lichtverhältnisse wie an Waldrändern. Die Gliederung des Waldes in mehrere Stockwerke wirkt auch für die mit dem Regen eingebrachten Nährstoffe wie ein Filtersystem (KLINGE & FITTKAU 1972). Das Tropfwasser kommt dabei in Kontakt mit den Blättern und den auf ihnen lebenden Epiphyten (Pilze, Bakterien, Algen, Moose), mit den Epiphyten und dem Flechten- und Moosbewuchs am Stamm.

Bei einer umfassenden Bestandsaufnahme von arborealen Ameisennestern stößt man naturgemäß auf zwei besondere Schwierigkeiten. Die Nestanlagen sind (i) nicht leicht zu entdecken und (ii) sie entziehen sich zunächst einer genaueren Analyse, weil sie oft in den höheren Straten und damit weit entfernt vom Bearbeiter angelegt sind. Die wenigsten arborealen Nestbauten von Ameisen finden sich in exponierter Lage. Vielmehr sind sie meist gut getarnt, etwa durch die farbliche Angleichung des Nestmaterials an das Substrat, oder versteckt unter Blättern angelegt. Zur Erforschung der oberen Regenwaldstraten wurden in

den letzten Jahrzehnten unterschiedliche Methoden erprobt, meist mit erheblichem materiellen und finanziellen Aufwand. Beobachtungsplattformen wurden mittels Luftkissen, die von Hubschraubern auf das geschlossene Kronendach transportiert werden, langfristig installiert oder dauerhafte „Canopy Walk Ways“ wurden in verschiedenen tropischen Regenwäldern gebaut. Diese beiden Methoden bieten gute Voraussetzungen für die intensive Untersuchung eines begrenzten Kronendachausschnittes und haben sich bei speziellen Fragestellungen mehrfach bewährt. Die Nachteile dieser Methoden bestehen in den mehr oder weniger beschränkten Ausmaßen des Untersuchungsgebietes und der Konzentration auf die obersten Straten des Waldes. Eine verbesserte Methode, die diese Nachteile berücksichtigt, wird derzeit in Venezuela erprobt. Dabei können mit Hilfe eines Kransystems größere Gebiete und verschiedene Straten innerhalb des Waldes untersucht werden.

Für die Erfassung der Artenvielfalt in der Kronenregion eignet sich die von ERWIN (1983a, 1989) entwickelte „Insecticidal Fogging“-Methode. Hierbei werden die Kronen einzelner Bäume mit einem schnell wirksamen Insektizid (Pyrethrum) vom Boden aus besprüht. Man erhält dadurch eine Momentaufnahme der Arten- und Individuenzahl von Arthropoden auf einem ausgewählten Baum. Verschiedene Habitate können so mit vergleichsweise geringem Aufwand hinsichtlich ihrer Gildenstruktur und Artenzusammensetzung miteinander verglichen werden (STORK 1987, STORK 1991).

Für eine umfangreiche Bestandsaufnahme des „Lebenstyps“ freiestbauende Ameisen in Südostasien sind all die genannten Methoden des mittelbaren und unmittelbaren Zuganges zur Kronenregion aus dem einen oder anderen Grund unvorteilhaft. Sie bieten entweder (i) nur die Erforschung eines relativ begrenzten Ausschnittes des Kronendaches bzw. der verschiedenen Straten und können Habitatsunterschiede nicht berücksichtigen (Luftkissen, Canopy Walk Ways) und/oder (ii) die gesammelten Untersuchungstiere stehen einer ethoökologischen Untersuchung nicht zur Verfügung bzw. es lässt sich grundsätzlich kein Rückschluss auf die Lebensweise der Tiere ziehen, weil sie abgetötet werden (Insektizidnebeltechnik), und (iii) sie benötigen den Einsatz von vielen Mitarbeitern, was diese Methoden im Allgemeinen teuer und sehr zeitaufwendig macht.

### **2.1.1 Lokalisierung von Nestanlagen**

Zur Lokalisierung von Nestanlagen und für weitergehende Experimente zum Bauverhalten an den natürlichen Standorten wäre der Einsatz einer kleinen transportablen Hebebühne sehr hilfreich gewesen. Da diese nicht zur Verfügung stand, erfolgte die Lokalisation von Einzelnestern oder Nestansammlungen in der Kronenregion zunächst vom Boden aus, unter Zuhilfenahme eines besonders lichtstarken Fernglases (Fa. Bresser, 10 x 50). Auf diese Weise konnten Nester in Höhen bis zu 15 m entdeckt werden. In den jeweiligen Untersuchungsgebieten wurde zuerst entlang von gut begehbaren Pfaden und an Flussufern die Vegetation systematisch abgesucht. In unregelmäßigen Abständen wurden die leicht begehbaren Wege verlassen und gezielt die Vegetation im Waldesinneren weiträumig in die Untersuchungen einbezogen. Es war vorteilhaft, bei der Suche nach den Nestern auch auf Laufwege von Ameisen zu achten, welche an Baumstämmen und Ästen entlang in die Höhe

führten. Auf diese Weise konnten freinestbauende Ameisen entdeckt werden, deren Fouragiergebiet sich auch auf bodennahe Bereiche ausdehnte. Im besonderen Maße wurde nach „Neubauten“ (Koloniegründungen) gesucht, deren Vergleich mit fertigen Nestern Aufschluss über Veränderungen in der Materialzusammensetzung und über den sukzessiven Ausbau der allgemeinen Neststrukturen brachte.

Wichtig waren die jeweils herrschenden Lichtverhältnisse, insbesondere zur Entdeckung von Nestkonstruktionen auf den Blattunterseiten. Wenn die Sonne hoch steht und senkrecht auf die Bäume scheint, zeichnen sich Nester unter Blättern als Schattengebilde ab. Mit entsprechender Erfahrung kann man diese dunklen Stellen von übereinander liegendem Laub, Blattfraß, Blattkrankheiten oder Epiphyllen unterscheiden und gegebenenfalls mit dem Fernglas klären, ob es sich um Ameisennester handelt. Der umgekehrte Fall, nämlich Lichteinstrahlung von unten bzw. von seitlich, war von Vorteil, wenn der Beobachtungspunkt oberhalb des Baumbestandes lag. Wenn immer möglich, versuchte ich auf solche Übersichtspunkte, z. B. auf spärlich bewachsene Berghänge, zu gelangen, um das Kronendach von oben absuchen zu können.

In Poring (Sabah) und auf dem Gelände des Forest Research Institutes (FRIM) in Kepong (West-Malaysia) konnten die dortigen Canopy Walk Ways genutzt werden, um Nestanlagen in höheren Straten zu suchen. Vereinzelt schloss ich mich Holzfällern an; dabei wurden frisch gefällte Bäume in aller Eile auf Ameisenbesiedlung untersucht und Proben genommen.

### **2.1.2 Sammeln der Tiere und der Nestanlagen**

Zum Sammeln der entdeckten Nester wurden kleinere Nestbäume (Stammdurchmesser bis 30 cm) gefällt oder Äste in Höhen bis 12 m mit einer verlängerbaren Säge abgetrennt. Als hilfreich erwies sich ein langes Seil, welches über Zweige geworfen wurde. Damit konnten einzelne Zweige abgebrochen und dann nach unten gezogen werden. Wenn erforderlich, wurden die jeweiligen Nestbäume von mir oder von einheimischen Kletterern bestiegen (Klettergurt: Fa. Mammut, Speleo Seile: Fa. Edelrid, zur Klettertechnik siehe PERRY 1978). Oft genügte auch eine auf sechs Meter ausziehbare Aluminiumleiter.

Nisteten in einem enger umrissenen Gebiet mehrere Kolonien der gleichen Art, wurden die Koloniegrenzen durch Versetzungsversuche einzelner Individuen bestimmt. Handelt es sich bei dem versetzten Tier um eine koloniefremde Ameise, so wurde diese in der Regel mit sichtbarer Aggressivität von den Nestbesitzern attackiert.

Sofern keine weiteren Experimente vorgesehen waren (siehe **Kapitel 2.3.1**, S. 18), wurden anschließend Ameisen, Trophobionten sowie gegebenenfalls andere Arthropoden in den Nestern (Ameisengäste) mit Etylacetat abgetötet und in 75prozentigen Ethanol überführt. Komplette Nester oder Proben des Nestmaterials wurden mit dem jeweiligen Substrat getrocknet und für eine spätere Analyse mit Trockenmittel (Kieselgel) und dem Fungizid Timol in luftdichten Behältern eingelagert.

### 2.1.3 Bestimmung der Ameisen

Die verschiedenen Proben wurden nach BOLTON (1994) auf Gattungsniveau bestimmt. Die in der vorliegenden Arbeit häufig gebrauchte Bezeichnung „Art“ ist im Sinne einer Morphospezies zu verstehen. Die erfassbaren morphologischen Unterschiede zwischen den Tieren stellen die Grundlage der Einteilung dar. Einige Proben konnten bis zur Art bestimmt werden. Als Bestimmungshilfe diente dabei die folgende Literatur: MAYR 1872, 1878, EMERY 1887, FOREL 1902, BINGHAM 1903, FOREL 1911, DOROW 1995, DILL 1996. Der Vergleich von Proben wurde ausnahmslos an trockenem Material vorgenommen. Die Ameisen wurden präpariert, auf Dreiecksplättchen geklebt und bis zur Morphospezies differenziert. Bei allen Proben wurden nach Möglichkeit die Gesamtlänge, Kopflänge und die Kopfbreite von 15 Tieren aufgenommen und die Werte zur Differenzierung herangezogen. Insgesamt habe ich mich bei der Bestimmung auf eindeutige Merkmalskombinationen beschränkt und tendiere in dieser Arbeit zu einer eher konservativen Vorgehensweise bei der Einteilung in Morphospezies. Die Klassifizierungen anhand morphologischer und morphometrischer Befunde wurden, wenn möglich, mit den ökologischen Ergebnissen zu den einzelnen Kolonien verglichen. Das Probenmaterial wurde nach der Einteilung in Morphospezies mit den Sammlungen von K. ROSCISZEWSKI (Staatl. Museum f. Naturkunde, Karlsruhe), W. H. O. DOROW (Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt), M. DILL und M. WERNER (Zoologisches Institut, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt) abgeglichen. Um vergleichende Angaben zum Anteil der gefundenen arborealen Freinestbauer an den gegenwärtig bekannten Artenzahlen innerhalb der verschiedenen Gattungen machen zu können, wurden meine Resultate mit dem taxonomischen Katalog von BOLTON (1995) und den Arbeiten von DOROW (1995), DILL (1996) und ROSCISZEWSKI (1995) verglichen.

### 2.1.4 Bestimmung der Trophobionten

Die gesammelten Trophobiosepartner wurden von H. P. HECKROTH (Zoologisches Institut, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt) auf Familienniveau bestimmt. Mit Hilfe des Schildlaus-Spezialisten M. WILLIAMS (USA) konnten einige Coccidae bis zur Art bestimmt werden. Die genaue Identifikation der restlichen Aufsammlungen (überwiegend Coccidae und Pseudococcidae) steht noch aus.

### 2.1.5 Bestimmung der Pflanzen

Die Wuchshöhe der Nestpflanzen wurde aus der Entfernung geschätzt und der Umfang des Sprosses und abzweigender Äste sowie die Größe der Blätter, sofern diese als Substrat für die Anheftung von Nestern dienten, vermessen. Zur Identifikation der Nestbäume auf Familienniveau wurden vorwiegend die Bestimmungsschlüssel von CORNER (1952) und WHITMORE (1972) benutzt. Auf Ameisennestern wachsende Epiphyten wurden mit verschiedenen Bestimmungsschlüsseln zugeordnet (HOLTTUM 1968, RINTZ 1978, 1980, HUXLEY & JEBB 1991, 1993). Außerdem wurden die gesammelten Pflanzen mit den

Herbarproben des FRIM (West-Malaysia, Kepong, DR. SAW L. G.) und der Universiti Pertanian (West-Malaysia, Serdang, MR. S. ANTHONYSAMY) abgeglichen.

## 2.2 Vergleichende Auswertung arborealer Nestanlagen

In den verschiedenen Untersuchungsgebieten kamen einige der entdeckten freinestbauenden Ameisenarten, besonders die „fortschrittlichen“ Vertreter aus den Gattungen *Camponotus* (*Karavaievia*), *Technomyrmex*, *Dolichoderus*, *Crematogaster*, *Myrmecaria* und *Monomorium*, auffälligerweise sehr gehäuft vor. Ansammlungen von bis zu 20 verschiedenen Kolonien der gleichen Ameisenart auf einer Fläche von 500–4500 m<sup>2</sup> in mehr oder weniger eng umrissenen Habitaten (z. B. entlang von Flüssen, an Waldrändern, in anthropogen beeinflussten Arealen oder auf einer bestimmten Höhenstufe etc.) waren keine Seltenheit. Bei der genauen Analyse der Nestbauten wurden in der Regel nur die individuenreichsten Kolonien eines Gebietes systematisch bearbeitet und aufgeführt. In den Tabellen des Ergebnisteils wurde daher für die Anzahl der Funde einzelner Ameisenarten nur eine Kolonie pro Fundort eingetragen. Die anderen Kolonien des gleichen Gebietes wurden stichprobenartig in die Untersuchung einbezogen (z. B. zur Untersuchung des Nestmaterials, zur Koloniegröße, Nestverteilung, Trophobionten etc.). Die Aufarbeitung des quantitativen Datenmaterials erfolgte mit den folgenden Computerprogrammen: Datenbanken: Access (Microsoft Corporation) und File Maker (Fa. Claris), Tabellenkalkulation: Excel (Microsoft Corporation).

Um die Nestanlagen vergleichend auswerten zu können, wurden bei allen Sammlungen folgende Daten (vgl. **Kapitel 2.2.1–2.2.4**) erhoben und nach funktionellen, architektonischen sowie material- und substrattechnischen Kriterien distinkte Nesttypen charakterisiert.

### 2.2.1 Nestposition und Nestsubstrat

Die Verteilung der entdeckten Nestanlagen auf den jeweiligen Nestpflanzen wurde skizziert und unter Berücksichtigung der von den Ameisen zurückzulegenden Laufwege wurden die Strecken zwischen Einzelnestern bestimmt. Außerdem wurde der Abstand der Nester zum Boden vermessen.

Freinestbauten sind notwendigerweise an Oberflächen als Nestsubstrat gebunden. Die Definitionen von Substratkategorien für Karton- und Seidenbauten im Baumkronenbereich wurden bereits an anderer Stelle (WEISSFLOG 1991) eingeführt. Sie lassen sich grundsätzlich in zwei Gruppen unterteilen.

– Oberflächen von Blättern als Substrat –

In diese Kategorie wurden alle Karton- und Seidenbauten eingeteilt, bei denen die Oberflächen von Blättern als Substrat für die Bauten dienten bzw. in irgendeiner Form als Teil der Konstruktionen zu erkennen waren. Hierzu gehörten neben Freinestern auf der Ober- und Unterseite von Blättern auch solche, deren Innenraum durch zwei oder mehrere

miteinander verbundene Blätter begrenzt wurde (zwischen Blättern). Die exakte Position der Nestbauten wurde protokolliert und zeichnerisch bzw. fotografisch (Minolta Dynax 7000 mit Sigma Makroobjektiv, 90 mm) festgehalten.

– Oberflächen von Stämmen und Ästen als Substrat –

Diese Kategorie umfasste Nestbauten, die auf den Außenseiten von Stämmen und Ästen krautiger oder verholzter Pflanzen gefunden wurden. Eine zusätzliche Einteilung in Unterkategorien unterscheidet nach der Art der Anheftung der Bauten am Stamm zwischen solchen Konstruktionen, die lateral auf der Oberfläche von Baumstämmen angelegt waren, ohne diese völlig zu umschließen („am Stamm“), und anderen, die als freihängende Gebilde um die Stämme und Zweige („um Zweige“) herum gebaut wurden. Um Hinweise auf Vorstufen von Freinestbau zu bekommen, wurden in seltenen Fällen auch Nester mit aktiven Verbauungen (z. B. aufgeschichtete Holzschnipsel oder Erdpartikel) im Inneren von Ästen und Baumstämmen aufgenommen.

### 2.2.2 Nestarchitektur und Nestaussmaße

Die maximale Länge, Höhe und Breite aller Einzelnester einer Kolonie wurde gemessen. Für die im Ergebnisteil in Klammern aufgeführten Maßangaben gilt: Länge (cm) x Breite (cm) x Höhe (cm).

Ausdehnungen und Anordnungen von Kammern, Gängen und Nestöffnungen wurden aufgenommen und skizziert und eine Einteilung in ein „Einkammernest“ oder „Mehrkammernest“ vorgenommen. Die Stärke von äußeren und inneren Nestwänden wurde mit einer Schieblehre vermessen. Darüber hinaus wurden die Ausrichtung der Nester entlang von Blattadern (Mittelrippe –**MR**– und/oder Seitenrippen –**SR**–) sowie Form und Gestalt der Nestansatzstellen notiert.

### 2.2.3 Funktionelle Aspekte

Neben den bereits eingangs erläuterten Nestfunktionen, wie Schutz der Brut und Aufrechterhaltung der vielfältigen sozialen Interaktionen, erfüllt ein Karton- oder Seidenbau noch eine Reihe anderer Aufgaben für die Ameisen. Die Funktion der Bauten kann auch in engem Zusammenhang mit den Trophobiosebeziehungen der Ameisen stehen. Nach WEISSFLOG (1991) können drei funktionelle Gruppen unterschieden werden.

– „Wohnnester“ (WN) –

Unter der Kategorie „Wohnnester“ wurden alle Nestbauten zusammengefasst, in denen Brut und/oder Alate, aber keine Trophobionten zu finden waren. Dieser Terminus weist auf die primäre Funktion des Nestes als Wohnstätte und zur Aufzucht der Brut hin.

Wie schon erwähnt, dehnen einige Ameisenarten ihre Bautätigkeit auch auf Bereiche außerhalb des Nestes aus, um geschützte Laufwege oder „Pavillons“ zu bauen. Konnte

jedoch die aktive Nutzung von Karton oder Seide zur inneren oder äußeren Modifikation des „Wohnnestes“ nachgewiesen werden, so wurde die betreffende Spezies den „Wohnnestbauern“ zugeordnet.

– „Stallnester“ (STN) –

Als „Stallnester“ wurden die Nester klassifiziert, in denen neben den Trophobionten auch verschiedene Brutstadien und/oder Alate der Ameisen gefunden wurden. Das „Stallnest“ hat eine doppelte Funktion. Es dient als Wohn- und Reproduktionsstätte und beherbergt gleichzeitig die „Melkkühe“ der Ameisen.

Unter den „Stallneststrategen“ finden sich auch Arten, bei denen die Kolonie über mehrere Nester verteilt lebt. Man findet dann zum Teil neben „Stallnestern“ auch Bauten, die nur Trophobionten beherbergen, bzw. solche, in denen lediglich Brut und Alate untergebracht sind, die also dem Terminus „Wohnnest“ entsprechen würden. Waren jedoch in einem von vielen Nestern die Anforderungen erfüllt, die eine Zuordnung zu den „Stallnestbauern“ rechtfertigten, so erfolgte eine Einteilung der jeweiligen Spezies in diese Gruppe. Es war also wichtig, dass die Art wenigstens im Ansatz die Bereitschaft zeigte, ihre Brut und die Trophobionten in einem gemeinsamen Nest unterzubringen.

– „Lauspavillons“ (LP) –

Die Bautätigkeit einiger Ameisenarten beschränkt sich nicht nur auf den Ausbau von Kammern und Gängen des eigentlichen Nestes. Diese Arten können obendrein neben überdachten Laufwegen aus erdigem Material, die den Arbeiterinnen Schutz vor Prädatoren, Parasitoiden und vor Austrocknung gewähren (WHEELER 1910, COHIC 1948, SCHNEIRLA 1971, WEISSFLOG et al. 2000), auch sogenannte „Lauspavillons“ (WEISSFLOG 1991) anlegen. Diese Konstruktionen, die oft weit entfernt vom eigentlichen Nistplatz gelegen sind, werden in der Literatur mit den unterschiedlichsten Begriffen definiert. STEP (1924) bezeichnete sie z. B. als „cattlesheds“, während BURNS (1964) diese Gebilde gemeinhin als „nests“ deklarierte. Weitere Definitionen sind beispielsweise „covers“ (BRIAN 1983, CLARKE et al. 1989), „cowsheds“ oder „tents“ (WHEELER 1906), „galleries“ (SEIBERT 1992), „Futterhäuser“ (DAHL 1901), „shelters“ (MASCHWITZ et al. 1986) oder „pavilions“ (LIEFKE et al. 1998, DEJEAN et al. 2000).

Als „Lauspavillons“ wurden in der vorliegenden Arbeit alle von den Ameisen gebauten Konstruktionen klassifiziert, die als Sicht- bzw. Witterungsschutz für die jeweiligen Trophobiosepartner dienten. Ausschlaggebend für die Zuordnung einer Art zur Gruppe der „Lauspavillonbauer“ war das Vorhandensein von Trophobionten im Karton- oder Seidenbau, ohne dass gleichzeitig Ameisenbrut oder Alate darin untergebracht waren. Alle unter „Lauspavillonbauer“ aufgeführten Ameisenarten nutzen erkennbar Karton- oder Seidenmaterial ausschließlich für diese Konstruktionen. Das Nest selbst war danach entweder in der Erde oder in einer bestehenden Höhlung (z. B. in einem hohlen Baumstamm) untergebracht, zeigte aber keine Spuren aktiver Verbauung mit Karton- oder Seidenmaterial. Häufig wurden die Nester der Arten, die „Lauspavillons“ anlegten, auch

überhaupt nicht entdeckt, weil sich die Spuren der Ameisen vom „Pavillon“ zum Nest in der dichten Vegetation verloren.

Bei den Weberameisen der Gattungen *Oecophylla* (HÖLLDOBLER & WILSON 1977a), *Polyrhachis* und *Camponotus* können vorübergehend neben den Trophobionten wenige Larven, die zum Spinnen benötigt werden, in den „Lauspavillons“ zu finden sein. Diese Seidenbauten wurden trotzdem als „Lauspavillons“ klassifiziert, da die Larven nur kurzzeitig, sozusagen als „Werkzeuge“, in diesen Bauten gebraucht werden und ihre weitere Entwicklung im „Wohnnest“ oder im „Stallnest“ erfolgt.

Die „Lauspavillons“ sind nicht als Nestbauten im eigentlichen Sinne zu verstehen, sondern als zusätzliche, im Dienste der Ernährung bzw. des Schutzes von Ameisen und Trophobionten stehende Strukturen (LONGINO 1996, GIBERNAU & DEJEAN 2001). Sie fallen damit nicht in die eingangs erläuterte Definition für Freinestbau (siehe **Kapitel 1.2**, S. 3) und wurden aus diesem Grunde in der vorliegenden Untersuchung nicht systematisch erfasst, sondern nur stichprobenartig ausgewertet. Der Anteil der Arten mit auf „Lauspavillons“ beschränkter Bautätigkeit muss deshalb um ein Vielfaches höher angesetzt werden, als in den Übersichtstabellen angegeben.

Obwohl es für jede Gruppe „typische Vertreter“ gibt, sind die Grenzen zwischen den funktionellen Kategorien bei dieser Vorgehensweise einer Klassifikation nach Nestfunktionen im Allgemeinen fließend. Auf erkennbare Zwischenstufen und Übergänge wird bei der jeweiligen Nestbeschreibung gesondert eingegangen.

#### 2.2.4 Zusammensetzung und Qualität von Nestmaterialien

Zunächst wurden die Nestanlagen hinsichtlich ihrer Materialzusammensetzung grob eingeteilt. Dabei wurde noch im Feld bewertet, ob die Bauten überwiegend aus erdigem Material, aus pflanzlichen Materialien oder aus Seide konstruiert waren. Später erfolgte eine Feinanalyse des Materials unter dem Binokular und mit dem Rasterelektronenmikroskop (Hitachi S-4500). Die Art und Weise der Nestfixierung am jeweiligen Substrat wurde lichtmikroskopisch und mit dem Rasterelektronenmikroskop betrachtet und vergleichend ausgewertet. Einzelne Materialkomponenten (z. B. Pflanzenfasern, Pilzhyphen, Detritus etc.) wurden mit dem Binokular (Leitz mit Messokular) klassifiziert, ausgezählt und vermessen. Dazu wurde auf der Oberfläche der Materialprobe ein 1 cm<sup>2</sup> großer Bereich mit einem Filzstift gekennzeichnet und sämtliche Einzelbestandteile innerhalb des Quadrates ausgewertet.

Zum Nachweis von nachträglich eingebrachten Substanzen mit klebenden Eigenschaften in frisch verbautem Nestmaterial wurde eine neuartige Meßmethode angewandt. Als Baumaterial wurde verschiedenen Ameisenarten im Experiment chemischer, Lignin-freier Zellstoff angeboten (Firma Challenge, Canada).

Papier wird im Allgemeinen aus Zellstoff hergestellt, der seinerseits aus verschiedenen Holzarten gewonnen wird. Das Holz besteht hauptsächlich aus Zellulose, Hemizellulose, Lignin und Harzbestandteilen. Die beiden ersten Bestandteile bilden die Fasern, die von

Lignin als „Kleber“ zusammengehalten werden (KEIM 1956). Zur Herstellung von Zellstoff aus Holz werden in der Papier produzierenden Industrie die einzelnen Fasern voneinander getrennt. Beim mechanischen Aufschluss werden die Fasern ohne Veränderung der chemischen Zusammensetzung separiert. Um chemischen Zellstoff herzustellen, wird das Lignin durch Kochen gelöst, wodurch die Fasern voneinander getrennt werden (Lignin-freier Zellstoff). Dem in den Versuchsreihen angebotenen Zellstoff waren keine weiteren Füllstoffe wie z. B. Kreide, Stärke oder Leim zugesetzt. Durch die Verwendung dieses speziellen Zellstoffs als potentiell Nestbaumaterial war gewährleistet, dass das Material selbst praktisch keinerlei klebende Eigenschaften zeigte.

Mit den für humanmedizinische Zwecke entwickelten Dextrostix (Fa. Bayer) erfolgte eine erste Bestimmung auf nachträglich eingebrachte Glucose in die verwendeten Baumaterialien. Für die Quantifizierung wurde aus frisch verbautem Material etwas Flüssigkeit ausgedrückt und auf die Teststreifen aufgebracht. Zur genaueren Zuckerbestimmung stand außerdem ein Handrefraktometer (Fa. Kübler ATC-1E) zur Verfügung. Mit Dextrostix lässt sich über sieben Farbänderungen (von Braun zu ungleichen Blautönen) die unterschiedliche Konzentration von Glucose ( $0$ ,  $\geq 25$ ,  $\geq 45$ ,  $\geq 90$ ,  $\geq 130$ ,  $\geq 175$ ,  $\geq 250$  mg/dl) nachweisen.

Albustix (Fa. Bayer) wurden verwendet, um mögliche eingearbeitete Proteine (insbesondere Albumine, aber auch Globuline, Bence-Jones-Körper und Mucroproteine) in den Nestmaterialien nachzuweisen. Auch dieser Nachweis erfolgt durch Farbänderungen (von Gelbgrün bis Blaugrün); es sind Konzentrationsänderungen in sechs Stufen ablesbar ( $0$ ,  $\geq 15$ – $20$ ,  $\geq 30$ ,  $\geq 100$ ,  $\geq 300$ ,  $\geq 2000$  mg/dl).

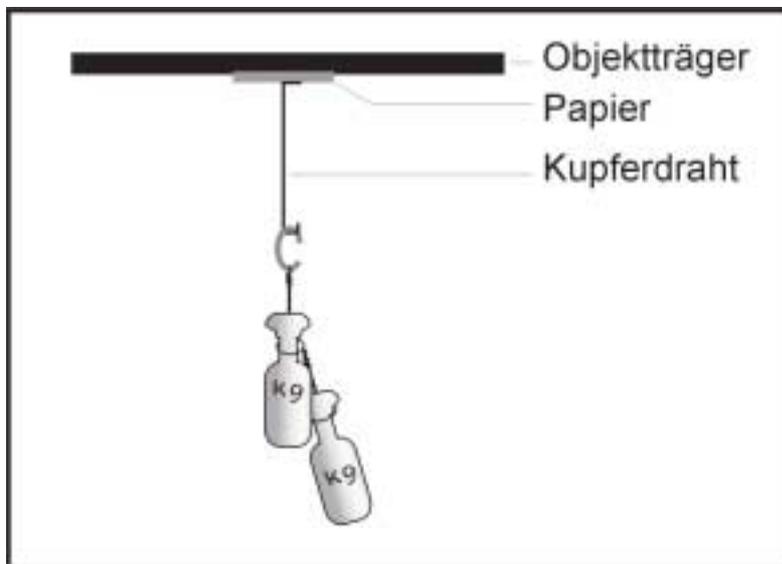
Zusätzlich wurden Materialproben, gegebenenfalls mit Ninhydrin (Sprühreagenz), getestet. Dieses Reagenz ergibt mit den meisten Aminosäuren und Peptiden einen als „Ruhemanns Purpur“ bezeichneten blauvioletten Farbstoff. Die Aminosäure Prolin bildet dagegen ein gelb gefärbtes Additionsprodukt (WEST 1965, KLEBER et al. 1988, NAUMER & HELLER 1990). Da auch der Hautschweiß Spuren von Aminosäuren enthält (Fingerabdrücke auf Papier können daher mittels der Ninhydrin-Reaktion sichtbar gemacht werden), wurden die Proben im Freiland mit Handschuhen genommen und in einem Plastikbehälter aufbewahrt. Im Labor in Frankfurt wurden sie mit einer 1 %igen Ninhydrin-Lösung besprüht und für 45 Min. in einen schwach geheizten Trockenschrank überführt.

#### 2.2.4.1 Klebetest

Getestet wurden die Adhäsionseigenschaften von Flüssigkeiten an einer Glasfläche (**Abbildung 1**, S. 17). Dazu wurden Quadrate (0,5 cm x 0,5 cm) aus handelsüblichem Schreibpapier angefertigt, an die mittels Sekundenkleber ein dünner, am oberen Ende spiralig aufgerollter Kupferdraht befestigt wurde. Am unteren Ende war der Draht umgebogen, was das Anhängen von kleinen Gewichten aus Messing ermöglichte (2 g–10 g, Sonderanfertigung Fa. Ott, Hanau).

Für die Tests wurde aus frisch verbautem Material von Ameisenarten, die den angebotenen Lignin-freien Zellstoff zur Konstruktion neuer Nester nutzten, mit einem Spatel etwas Flüssigkeit ausgedrückt und mit einer Glaskapillare (Servoprax 5  $\mu$ l Mikropipetten)

aufgenommen. Die Flüssigkeitsprobe aus der Glaskapillare wurde komplett auf einen Objektträger aufgegeben und das vorbereitete Papierquadrat aufgedrückt. Nach einer Trockenzeit von 10 Min. wurde der Objektträger umgedreht und zwischen zwei erhöhten Metallschienen platziert. Das anhaftende Papierquadrat mit dem Draht hing dadurch frei nach unten. Die Papierblättchen wurden zunächst für 120 Min. nicht berührt. War die Einheit aus dem Papierquadrat und dem Kupferdraht nach dieser Zeit noch nicht abgefallen, so wurden danach alle 120 Min. weitere Gewichte angehängt (**Abbildung 1**, S. 17). Der zuletzt erreichte Wert und die Zeit wurden notiert. Zum Vergleich wurde ein Bogen Zellstoff mit Regenwasser befeuchtet und nach 10 Min. Flüssigkeit mit einer breiten Pinzette durch kräftiges Quetschen und Verreiben herausgedrückt und mit einer Glaskapillare aufgenommen. Die Kontrollproben hielten ohne Gewicht im Mittel 58 Min. ( $s = 41,3$ ,  $n = 30$ ); mit Gewichten konnten sie nie belastet werden.



**Abbildung 1:** Versuchsanordnung zur Messung der Adhäsionseigenschaften von Flüssigkeiten an einer Glasfläche. Das mit Flüssigkeit aus frisch verbauten Nestmaterial benetzte Papier wurde auf einen Objektträger gedrückt. Je nach Belastbarkeit konnte die Anzahl der Gewichte an dem Kupferdraht variiert werden.

Die Tests konnten nur durchgeführt werden, wenn ausschließlich das experimentell angebotene reine Zellulosematerial von den Tieren verarbeitet wurde, da die physikalischen Eigenschaften der anderen im Freiland verfügbaren Baumaterialien (Rindenfragmente, frische und verrottende Pflanzenfasern etc.) möglicherweise durch die intensive Bearbeitung durch die Ameisen verändert werden. So könnten beispielsweise Inhaltsstoffe, wie z. B. Wachse und Suberine, freigesetzt werden und klebende Eigenschaften zeigen (STRASBURGER 1978, RAVEN et al. 1985). Ein Nachweis zur Verwendung nachträglich eingebrachter körpereigener Substanzen wäre dann nicht mehr möglich.

## 2.3 Nestbauverhalten

### 2.3.1 Beobachtungen und Versuche im Freiland

Wie insbesondere aus den Untersuchungen an sozialen Faltenwespen und Bienen bekannt, ist es wichtig, das Bauverhalten weitgehend im Freiland zu beobachten, da das Verhalten, welches Insekten beim Anlegen ihrer Nester unter Laborbedingungen zeigen, unvorhersehbar beeinflusst wird und oft anders ausfällt (z. B. SKAIFE 1961, EDWARDS 1980, MATSUURA & YAMANE 1990, MARTIN 1993). Zur genauen Analyse des Nestbauverhaltens wurden vollständige Kolonien der jeweiligen Arten entweder auf der Nestpflanze experimentell manipuliert, oder die Kolonie wurde komplett eingesammelt und anschließend die Arbeiterinnen sowie Brut und gegebenenfalls die Königin(nen) auf Jungpflanzen umgesetzt, um eine bessere Beobachtung zu ermöglichen.

Das Einsammeln von Versuchskolonien wurde in der Regel 24 Std. vorher vorbereitet. Dazu wurden Zweige und Blattwerk in der unmittelbaren Nähe der Nester entfernt. In vielen Fällen kam es dabei zu massiven Störungen, und die Tiere liefen aufgeregt auf dem Nestbaum umher. Bis zum nächsten Tag hatten sich die Ameisen jedoch wieder beruhigt und die Nestbauten konnten, ohne größere Störung der Kolonie und mit dem Großteil der Nestinsassen, gesammelt und zunächst in einen Kunststoffbehälter überführt werden.

Da es für die Mehrzahl der Versuche nötig war, die Tiere ohne ihr altes Nestmaterial umzusetzen, wurden die Kolonien anschließend mit Enfluran (Ethrane, Firma Abbot, USA) zeitweilig narkotisiert. Dieses Mittel wird in der klinischen Medizin als Inhalations-Anästhetikum eingesetzt und hat unterschiedliche Wirkung auf Ameisen.

Deshalb wurde in Vorversuchen die Verträglichkeit des Betäubungsmittels getestet. Das Mittel wurde auf Zellstoff geträufelt, um einen direkten Kontakt mit den Ameisen zu vermeiden. Die Einwirkzeit des Anästhetikums und die Aufwachzeit der verschiedenen Ameisenarten gehen aus der **Tabelle 1** hervor.

| Ameisenart                            | Einwirkzeit (min.) | Aufwachzeit (min.) |
|---------------------------------------|--------------------|--------------------|
| <b>Formicinae</b>                     |                    |                    |
| <i>Camponotus (Myrmotarsus) sp. 1</i> | 5                  | 10                 |
| <b>Dolichoderinae</b>                 |                    |                    |
| <i>Dolichoderus sp. 1</i>             | 5                  | 15                 |
| <i>Dolichoderus sp. 8</i>             | 5                  | 14                 |
| <i>Technomyrmex sp. 7</i>             | 5                  | 15                 |
| <i>Technomyrmex sp. 9</i>             | 5                  | 15                 |
| <b>Myrmicinae</b>                     |                    |                    |
| <i>Crematogaster sp. 24</i>           | 7                  | 09                 |
| <i>Crematogaster cf. artifex</i>      | 7                  | 12                 |
| <i>Myrmicaria arachnoides</i>         | 5                  | 14                 |
| <i>Monomorium sp. 1</i>               | 5                  | 10                 |

**Tabelle 1:** Tests zur Verträglichkeit des Anästhetikums Enfluran bei verschiedenen Ameisenarten. Unabhängig von der individuellen Größe und Anzahl der Tiere reichte 1 ml Enfluran (Einwirkzeit 5–7 Min.) zum Narkotisieren aus. Die Zeit des Aufwachens (90 % der betäubten Tiere bewegten sich wieder) aus der Betäubung variierte bei dieser Dosis. Völlig anders wirkt Enfluran z. B. bei *Polyrhachis furcata* (in der Tabelle nicht aufgeführt). Bei dieser Art musste mit wesentlich geringerer Dosis (0,25 ml) und einer maximalen Einwirkzeit von 3 Min. gearbeitet werden, andernfalls erwachten diese Ameisen nicht mehr aus der Betäubung.

In der Zeit der Betäubung konnten die Versuchstiere rasch aus den Nestern entnommen und auf andere Pflanzen oder vorübergehend in Formicarien umgesetzt werden. Die Ameisen wurden mit Wasser, Honiglösung sowie Arthropodenfleisch gefüttert. Je nach Versuchsart wurden zusätzlich Trophobionten (Cocciden, Pseudococciden) angeboten. Für einige Experimente wurde das angebotene Wasser bzw. die Honiglösung mit verschiedenfarbigen Lebensmittelfarben angefärbt.

Die Beobachtung des Nestbauverhaltens erfolgte mittels einer speziellen Videoausrüstung (Panasonic Mark II mit Makroobjektivaufsatz, 10fache Vergrößerung), die bei Tageslicht auch bei Vergrößerung ohne zusätzliche Lichtquelle auskam. Für Aufnahmen während der Nacht wurde eine generatorbetriebene Rotlicht-Lampe eingesetzt. Zur Beobachtung von Bautätigkeit auf der Unterseite von Blättern oder in anderen schlecht einsehbaren Situationen wurden die Aufnahmen über eine Spiegelkonstruktion durchgeführt. Mit der Kamera konnten sämtliche Einzelschritte der Nestentstehung sowie die spezielle Bearbeitung der gesammelten Nestmaterialien aufgezeichnet werden. Anschließend wurden die Videoaufnahmen digitalisiert und mit einer Schnittsoftware (Premiere, Adobe Software) die verwertbaren Filmsequenzen zusammengefügt. Für jede eingehend untersuchte freinestbauende Ameisenart wurden auf diese Weise einzelne Filme produziert, die danach am Computer im Slowmotion- und Standbildmodus vergleichend ausgewertet werden konnten. Zusätzlich wurden die verschiedenen Verhaltenssequenzen im Einzel- und Mehrbildmodus fotografisch festgehalten (Minolta Dynax 7000i mit Minolta Blitzgeräten 5200i & 3500i und Sigma Makroobjektiv mit Vorsatzlinse, Telekonverter MC 7, Fa. Kenko und Zwischenringen Minolta, 13 mm, 21 mm, 31 mm). Die Dias (Kodak Elite 100, Fuji Velvia 50) wurden digitalisiert (Kodak Photo CD) und mit der Software Photoshop (Adobe Software) bearbeitet und ausgewertet. Die Darstellung und Druckvorbereitung der Foto- und Filmsequenzen erfolgte mit dem Vektorgrafikprogramm Corel Draw (Corel Corporation).

## 2.4 Untersuchungsgebiete

Die Aufsammlungen der freiestbauenden Ameisenarten wurden in verschiedenen Regionen Südostasiens durchgeführt. Alle Gebiete liegen auf dem Sundaschelf im Bereich des perhumiden Tropengürtels und weisen klimatisch sowie faunistisch-floristisch viele Gemeinsamkeiten auf (TJIA 1980, BERNARD 1991). In allen auf der Übersichtskarte in **Abbildung 2** weiträumig markierten Fundorten wurden für mehrere Tage intensiv Proben gesammelt. Darüber hinaus wurde in vielen, nicht näher beschriebenen Gebieten punktuell und stichprobenartig nach Ameisennestern gesucht. Die Untersuchungsgebiete lagen zumeist im Bereich des „upper- und lower dipterocarp forest“ und des „hill dipterocarp forest“ (WHITMORE 1993). Weitere Fundorte lagen in der Nebelwaldzone und in den Mangroven. Es handelt sich teils um Primär-, teils um Sekundärwälder.



**Abbildung 2:** Untersuchungsgebiete in Südostasien. **Malaiische Halbinsel:** (1) GFSC, (1a) Genting Highlands, (1b) Cameron Highlands, (1c) Frasers Hill, (1d) Maxwell Hill, (1e) Templer Park, (2) Belum, (3) Pulau Penang, (4) Pulau Perhentian, (5) Kuantan, (6) North Selangor Peat Swamp Forest, (7) Ulu Langat, Sg. Terkala, (8) Pasoh Forest Reserve, (9) Pulau Tioman. **Sumatra:** (10) Leuser National Park, (11) Lake Toba, (12) Bukit Tinggi, Lake Maninjau, (13) Sungai Penuh, Lake Bentu, (14) Muara Buat, Batang Palupah, **Sarawak und Sabah:** (15) Bako Nationalpark, (16) Gegend um Sibul, (17) Lambir Hills Nationalpark, (18) Mount Kinabalu, (19) Poring, Hot Springs, (20) Sepilok, Sandakan. **Palawan** (Philippinen): (21) Gegend um Puerto Princessa, (22) St. Paul Nationalpark. Weiterführende Experimente wurden in den grün markierten Gebieten durchgeführt.

Die Experimente zum Bauverhalten der unterschiedlichen Arten wurden hauptsächlich auf der Malaiischen Halbinsel (West-Malaysia; Ulu Gombak, Genting Highlands und Belum) sowie in Sabah (Ost-Malaysia; Poring) durchgeführt. Die wichtigsten Gebiete werden im Folgenden in ihren klimatischen, geografischen und naturräumlichen Eigenheiten kurz

charakterisiert und es wird die genaue geografische Lage der einzelnen Fundorte aufgeführt. Für weitere detaillierte Angaben, insbesondere zu den verschiedenen besuchten Nationalparks und Inseln, siehe BERNARD (1991), PAYNE (1994) und DAVISON (1995).

### 2.4.1 Malaiische Halbinsel

Die Malaiische Halbinsel (West-Malaysia oder Malaya) erstreckt sich als der südlichste Teil des asiatischen Kontinents etwa von 6° 45' N bis 1° 10' N. Sie trennt das Südchinesische Meer von der „Straße von Malacca“. Im Zentrum wird sie in Nord-Süd-Richtung von Faltengebirgen durchzogen, deren maximale Erhebung der Gunung (= Berg) Tahan mit 2188 m ist. Die vier wichtigsten Flüsse sind der Perak (390 km) und der Muar (190 km), die in die „Straße von Malacca“ fließen, sowie der Pahang (500 km) und der Kelantan (250 km), die beide in das Südchinesische Meer münden.

Das tropische Klima des Landes wird ganzjährig von maritimen, feucht-warmen Luftmassen bestimmt. Aufgrund der niedrigen Breitenlage stellt sich ein sehr ausgeglichener jahreszeitlicher Temperaturgang ein: An keiner Stelle beträgt der Unterschied zwischen den Mittelwerten des kühlgsten und des wärmsten Monates mehr als 3,3 °C. Für das Tiefland ist ein Standardwert von 26,5 °C anzusetzen (KÜHNE 1980). In den Bergen ist der Jahresgang, verbunden mit höhenbedingter Temperaturabnahme, analog. Für die Bergregion Frasers Hill (1300 m ü. NN) gibt DALE (1963) z. B. 18,9 °C als Jahresdurchschnitts-Temperatur an. Viel spürbarer sind die Tagesschwankungen, und zwar umso mehr, je weiter man binnenwärts gelangt. Daher lässt sich gut ein „Inlandtyp“ von einem „Küstentyp“ unterscheiden, wobei im Inland die Nächte recht kühl werden können. Es sind Temperaturdifferenzen von 10 °C und mehr zu beobachten, während der Unterschied an der Küste, gedämpft durch die Nähe des Meeres, nur etwa halb so stark ausfällt. Die relative Luftfeuchte ist mit durchschnittlich 82 % im Jahresverlauf konstant hoch, schwankt aber am Tag zwischen 40 % und 100 % (DALE 1964, NIEUWOLT 1969).

Zwei große Windsysteme beeinflussen das Klima der ganzen Region und bewirken auch eine gewisse Saisonalität der Niederschlagsmenge. Der Nordostmonsun bringt ergiebigen Regen zwischen Oktober und März besonders in die östlichen Teile der Malaiischen Halbinsel. Der Südwestmonsun, der zwischen April und August herrscht, wirkt sich mehr auf der Westseite der Halbinsel aus. Wirkliche Trockenzeiten gibt es nicht (PAYNE et al. 1994).

Noch zu Anfang dieses Jahrhunderts war praktisch die gesamte Fläche der Malaiischen Halbinsel (13,2 Mio. ha) von tropischem Regenwald bedeckt (13 Mio. ha). In den letzten Jahrzehnten ist die Zerstörung des Waldes durch den Menschen sehr schnell vorangeschritten. Im Jahre 1960 waren noch 72 % der Gesamtfläche bewaldet, 1982 nur noch 47 %. Neueste Schätzungen gehen von nur noch 39,4 % Bewaldung aus, wovon wiederum 63 % als ungeschützter Produktionswald gelten (WYATT-SMITH, zitiert nach FIALA 1988).

Der größte Teil des Sekundär- und des in Resten noch vorhandenen Primärwaldes wird von Bäumen der Familie Dipterocarpaceae dominiert. Die über einen langen Zeitraum stabilen

klimatischen Bedingungen der Region begünstigen das Zustandekommen einer enormen Artenvielfalt. Allein 2.646 verschiedene Baumarten aus 500 Gattungen sind bekannt (NG 1988). WHITMORE (1984) gibt für West-Malaysia ca. 7.900 Phanerogamenarten aus 1.500 Gattungen an. Die Artenanzahl der Insekten wird auf 150 000 geschätzt (LEE 1980). So beeindruckend die vorgenannten Artenzahlen auch sind, stellen sie doch nur eine „Augenblicksaufnahme“ unseres Wissens dar. Die tatsächlichen Zahlen liegen sicherlich noch weit darüber (MAY 1988, LINSENMAIR 1990, WILSON 1992b).

### Untersuchungsgebiete

- (1) Ulu Gombak Field Studies Centre (GFSC) der University of Malaya, Selangor (3° 19' N, 101° 45' O). Das GFSC liegt etwa 35 km nordöstlich der malaysischen Hauptstadt Kuala Lumpur im Tal des Gombak-Flusses in einer Höhe von 250 m ü. NN. Der größte Teil des Gebietes ist von sekundärem Tieflandregenwald („upper lowland forest“) bedeckt.
- (1a) Genting Highlands (Perak, Pahang; 3° 22' N, 101° 44' O), ca. 800–1800 m ü. NN, „hill dipterocarp forest“.
- (1b) Cameron Highlands (Perak, Pahang; 4° 30' N, 102° 23' O), um 1500 m ü. NN.
- (1c) Frasers Hill (Selangor, Pahang; 3° 43' N, 101° 23' O), um 1300 m ü. NN.
- (1d) Maxwell Hill (Bukit Larut, Perak; 4° 52' N, 100° 48' O), 850–1100 m ü. NN.
- (1e) Templer Park (Naherholungsgebiet westlich von Kuala Lumpur), 150 m ü. NN.
- (2) Belum (Perak; 5° 31' N, 101° 25' O), 300 m ü. NN.
- (3) Pulau Penang (Pantai Acheh Forest Reserve; 5° 26' N, 100° 12' O).
- (4) Pulau Perhentian (5° 45' N, 102° 45' O).
- (5) Gegend um Kuantan (Pahang; 3° 50' N, 103° 20' O).
- (6) North Selangor Peat Swamp Forest (Selangor, 3° 24' N, 101° 04' O), Moorwaldgebiet.
- (7) Ulu Langat, Sg. Terkala (Selangor, Negeri Sembilan; 3° 07' N, 101° 47' O).
- (8) Pasoh Forest Reserve (Negeri Sembilan; 2° 59' N, 102° 19' O), bis 600 m ü. NN.
- (9) Pulau Tioman (2° 47' N, 104° 10' O).

### **2.4.2 Sumatra**

Der Äquator verläuft mitten durch die Insel Sumatra, die zweitgrößte der Großen Sunda-Inseln. Das über 3000 m hohe Barisangebirge mit seinen Vulkanen durchzieht die Insel in ihrer gesamten Länge. Längstäler teilen das Gebirge in mehrere parallel verlaufende Ketten. Im Osten grenzt ein niedrigeres Berg- und Hügelland an, das zur Küste hin in eine sumpfige Tiefebene übergeht. Höchste Erhebung ist der Kerinci mit 3805 m. Der größte der zahlreichen Seen auf Sumatra ist der „Lake Toba“. Wie West-Malaysia besitzt auch Sumatra ein perhumides Klima mit schwach ausgeprägten Regen- und Trockenzeiten. Floristisch und faunistisch weist Sumatra die größten Gemeinsamkeiten mit der Malaiischen Halbinsel auf. Die Untersuchungsgebiete liegen im „lowland forest“ und im „lower montane forest“ (WHITTEN et al. 1987).

Untersuchungsgebiete

- (10) Gunung Leuser National Park (Ketambe, Gurah, ca. 3° 25' N, 97° 25' O), um 400 m ü. NN.
- (11) Lake Toba (2° 35' N, 98° 48' O).
- (12) Bukkit Tinggi, Lake Maninjau (Sumatera Barat, ca. 0° 17' S, 100° 13' O), 550 m ü. NN.
- (13) Sungai Penuh, Lake Bentu, Kerinci Seblat Nationalpark (Propinsi Jambi, Bengkulu, ca. 2° 03' S, 101° 23' O).
- (14) Muarabuat, Batang Palupah (Propinsi Jambi, 01° 39' S, 101° 51' O).

**2.4.3 Borneo (Sabah und Sarawak)**

Die Insel Borneo besteht weitgehend aus Gebirgen, die vor allem aus Schiefen und Graniten gebildet werden. Die Höhen der Bergspitzen variieren zwischen 915 und 2300 m. Der höchste Berg der Insel ist der Mount Kinabalu mit einer Höhe von 4101 m. In den meisten Landesteilen herrscht ein tropisches Klima mit hoher Luftfeuchtigkeit und ganzjährig hohen Temperaturen (27 °C). Die maximalen Niederschläge treten während des Nordostmonsuns auf. Während der nördliche Teil der Insel zu Malaysia gehört (Sarawak im Nordwesten, Sabah im Nordosten) bzw. auf Brunei entfällt, ist der Hauptteil indonesisches Staatsgebiet (Kalimantan). Borneo besitzt mit geschätzten 11 000 Blütenpflanzen die artenreichste Flora Südostasiens (WHITTEN & WHITTEN 1992). Die Untersuchungsgebiete gehören zum „upper lowland dipterocarp forest“, zum submontanen Dipterocarpaceenwald, zur Nebelwaldzone sowie zu den Mangroven und zu den Heidewäldern „Kerangas“ (MALKMUS 1988, BERNARD 1991, WHITMORE 1993).

Untersuchungsgebiete

- (15) Bako Nationalpark (Sabah, 01 °43' N, 110° 26' O).
- (16) Gegend um Sibiu (Sarawak, 02° 17' N, 11° 50' O).
- (17) Lambir Hills Nationalpark (Sarawak, 04° 13' N, 113° 55' O).
- (18) Mount Kinabalu (Sabah, M.-Kinabalu-Nationalpark, Headquarter, 06° 02' N, 116° 33' O).
- (19) Poring, Hot Springs (Sabah, M.-Kinabalu-Nationalpark, 06° 04' N, 116° 42' O).
- (20) Sepilok, Sandakan (Sabah, 05° 53' N, 117° 57' O), Mangrovengebiet.

**2.4.4 Philippinen (Palawan)**

Palawan ist eine Insel und Provinz im Westen der Philippinen auf dem Sundaschelf. Die Insel ist 447 km lang und 8 km bis 48 km breit. In ihrer Mitte erhebt sich ein Gebirge, dessen höchster Berg der Mount Mantalingajan (2085 m) ist. Ursprünglich waren 92 % der Insel mit Primärwald bedeckt. Man schätzt, dass heutzutage noch etwa 49 % bewaldet sind (BUTZECK 1999), ein Großteil davon sekundärer Tieflandregenwald.

Untersuchungsgebiete

- (21) Gegend um Puerto Princessa (09° 47' N, 118° 41' O).
- (22) St. Paul National Park (10° 45' N, 119° 20' O).

## 3 Ergebnisse und spezielle Methoden

### 3.1 Gesamtübersicht der freinestbauenden Ameisen

Im Verlauf der Untersuchungen wurden 1767 Kolonien bearbeitet und eingeordnet. Dabei konnten insgesamt einhundert Arten bzw. Morphospezies bestimmt und als echte Freinestbauer charakterisiert werden. Die ermittelten Arten verteilten sich auf acht Gattungen aus drei Unterfamilien. Die artenreichste Gattung *Polyrhachis* (39 Arten) gehört der Unterfamilie Formicinae an. Zusammen mit den Gattungen *Camponotus* (10) und *Oecophylla* (1) wurden allein 50 Arten aus dieser Unterfamilie gefunden. In der Gattung *Camponotus* konnten zwei Untergattungen (*C. Karavaievia*, *C. Myrmosotarsus*) mit freinestbauenden Arten ermittelt werden. Mit 29 identifizierten Arten aus drei Gattungen stellten die Myrmicinae die zweitgrößte Unterfamilie, wobei allein 23 Arten auf die Gattung *Crematogaster* entfielen. In den beiden anderen Myrmicinen-Gattungen *Monomorium* (5 Arten) und *Myrmicaria* (1 Art) fanden sich nur vergleichsweise wenige Vertreter mit Freinestbau. Die dritte Unterfamilie, die Dolichoderinae, wird durch die Gattungen *Dolichoderus* und *Technomyrmex* mit zusammen 21 Arten repräsentiert (**Tabelle 2**, S. 25).

Mit der Betrachtung des Nestssubstrats, der Nestfunktion und des Nestmaterials konnten drei Hauptkategorien ermittelt werden (vgl. **Kapitel 2.2**, S. 12 ff.), anhand derer deutliche Unterschiede in der Nestbiologie von freinestbauenden Ameisen aufgezeigt werden können. Unter Einbeziehung der verschiedenartigen Nestarchitektur und des speziellen Nestbauverhaltens (**Kapitel 3.3**) wurden 22 distinkte Nesttypen charakterisiert. Die Differenzierung der drei ermittelten Hauptkategorien in mehrere Unterkategorien zeigte auffällige Unterschiede hinsichtlich der Nestgestaltung zwischen den beteiligten Gattungen. Die Ergebnisse werden im Gattungsvergleich in den folgenden **Kapiteln (3.1.1–3.1.3)** erläutert und sind in **Tabelle 2** (S. 25) zusammenfassend dargestellt. Genauere Angaben zu den identifizierten Ameisenarten sind in **Kapitel 3.3** zu finden.

Neben den echten Freinestbauern wurden einige Arten bearbeitet, die Vorstufen von Freinestbau zeigten, indem sie die verschiedensten Hohlräume in der Baumkronenregion leicht modifizierten oder Bauaktivität beim Schutz von Trophobiosestellen zeigten (**Tabelle 3**, S. 27).

#### 3.1.1 Kategorie Nests substrat

Die Mehrzahl der Freinestbauer nutzten Blätter als Substrat. Insgesamt waren 80 % aller gefundenen Nestbauten auf blattgebundenen Oberflächen angelegt. Die vorgenommene Unterteilung der Hauptkategorie Nests substrat in drei blattgebundene und zwei stammgebundene Unterkategorien zeigte weiter, dass die zweifach geschützte und materialsparende Position zwischen Blättern von zusammen 13 Arten aus den Gattungen *Polyrhachis* (6), *Camponotus* (*Karavaievia*) (2), *Oecophylla* (1) und *Crematogaster* (3) präferiert wurde. Nester auf der vergleichsweise ungeschützten Blattoberseite wurden nur von Arten der Gattung *Polyrhachis* gebaut. Die bevorzugte Position der *Polyrhachis*-Nester

**Tabelle 2:** Artenzahl und Nestmerkmale von freineistbauenden Ameisenarten in Südostasien. Als verwendbare Kriterien zur Unterscheidung von Nestern in der Kronenregion wurden für eine erste Einteilung drei Hauptkategorien ermittelt: (i) das Nests substrat (mit 5 Unterkategorien), (ii) die Nestfunktion (2 Unterkategorien) sowie (iii) die Zusammensetzung des Nestmaterials (4 Unterkategorien). Mit der zusätzlich berücksichtigten Nestarchitektur und dem beobachteten, spezialisierten Bauverhalten von Ameisen (siehe **Kapitel 3.3**) konnten insgesamt 22 distinkte Freineisttypen charakterisiert werden.

Die absoluten Werte geben pro Zeile für jede Gattung die ermittelte Artenanzahl für die betreffende Hauptkategorie an. Der höchste Wert für jede Unterkategorie ist grau unterlegt, er zeigt an, in welcher Gattung die Unterkategorie am häufigsten gefunden wurde. An den gerundeten Prozentzahlen lässt sich das Verhältnis von Unterkategorien innerhalb einer Gattung ablesen. Die gelb unterlegten Zahlen markieren für jede Gattung die hauptsächlich ermittelte Unterkategorie für jede der drei Hauptkategorien. Aus der Summe ( $\Sigma$ ) gehen die insgesamt am häufigsten entdeckten Unterkategorien für jede der drei Hauptkategorien hervor.

(!) Für die Einteilungen in die einzelnen Unterkategorien wurden, wenn möglich, ältere Nestbauten berücksichtigt. Es wurde für jede Art die hauptsächlich ermittelte Unterkategorie eingetragen. Nicht immer war eine strikte Einteilung möglich, da vereinzelt Übergangsstadien gefunden wurden. So bildeten z. B. in den Pilznestern von *Monomorium* spp., *Dolichoderus* spp., *Technomyrmex* spp. und *Crematogaster* spp. erst im späteren Stadium Pilzhyphen einen Großteil des vorher aus pflanzlichen Stoffen bestehenden Nestmaterials. Ebenso sind die von Epiphyten besiedelten Ameisengärten von *Camponotus* (*Myrmotarsus*) spp. im inneren Nestkern großflächig von Pilzen überzogen (siehe **Kapitel 3.3**).

| Freineistbauer           | Arten     | Substrat     |                  |                  |                 |               | Funktion       |           | Material |                    |              |             | Typen |
|--------------------------|-----------|--------------|------------------|------------------|-----------------|---------------|----------------|-----------|----------|--------------------|--------------|-------------|-------|
|                          |           | Gesamtanzahl | Zwisch. Blättern | Blatt-Unterseite | Blatt-Oberseite | Am Stamm/Äste | Um Zweige/Äste | Stallnest | Wohnnest | Pflanzliche Stoffe | Larval-Seide | Fremd-Seide |       |
| Familie:<br>Formicidae   |           |              | %                | %                |                 | %             | %              | %         | %        | %                  | %            | %           |       |
| U.-Familien              |           |              |                  |                  |                 |               |                |           |          |                    |              |             |       |
| Gattungen                |           |              |                  |                  |                 |               |                |           |          |                    |              |             |       |
| <b>Formicinae</b>        | <b>50</b> |              |                  |                  |                 |               |                |           |          |                    |              |             |       |
| <i>Polyrhachis</i>       | 39        | 6 : 15       | 26 : 67          | 5 : 13           | 2 : 5           |               | 3 : 8          | 36 : 92   |          | 36 : 92            | 3 : 8        |             | 2     |
| <i>Ca. (Karavaievia)</i> | 8         | 2 : 25       | 6 : 75           |                  |                 |               | 7 : 87         | 1 : 13    |          | 8 : 100            |              |             | 3     |
| <i>Ca. (Myrmotarsus)</i> | 2         |              |                  |                  |                 | 2 : 100       | 2 : 100        |           |          |                    |              | 2 : 100     | 1     |
| <i>Oecophylla</i>        | 1         | 1 : 100      |                  |                  |                 |               | 1 : 100        |           |          | 1 : 100            |              |             | 1     |
| <b>Dolichoderinae</b>    | <b>21</b> |              |                  |                  |                 |               |                |           |          |                    |              |             |       |
| <i>Dolichoderus</i>      | 11        |              | 10 : 91          |                  | 1 : 9           |               | 11 : 100       |           | 6 : 55   |                    | 3 : 27       | 2 : 18      | 4     |
| <i>Technomyrmex</i>      | 10        |              | 10 : 100         |                  |                 |               | 10 : 100       |           | 3 : 30   |                    |              | 7 : 70      | 2     |
| <b>Myrmicinae</b>        | <b>29</b> |              |                  |                  |                 |               |                |           |          |                    |              |             |       |
| <i>Crematogaster</i>     | 23        | 3 : 13       | 5 : 22           |                  | 7 : 30          | 8 : 35        | 19 : 83        | 4 : 17    | 13 : 57  |                    |              | 10 : 43     | 4     |
| <i>Monomorium</i>        | 5         |              | 5 : 100          |                  |                 |               | 5 : 100        |           |          |                    |              | 5 : 100     | 2     |
| <i>Myrmicaria</i>        | 1         |              | 1 : 100          |                  |                 |               |                | 1 : 100   | 1 : 100  |                    |              |             | 3     |
| $\Sigma$                 | 100       | 12           | 63               | 5                | 10              | 10            | 58             | 42        | 23       | 45                 | 6            | 26          | 22    |

war jedoch auf der Blattunterseite; 67 % aller *Polyrhachis*-Nester wurden dort lokalisiert. Die Nester der Untergattung *Camponotus* (*Karavaievia*) waren zu 75 % und die von *Technomyrmex*, *Monomorium* und *Myrmicaria* gar zu 100 % auf der Blattunterseite angebracht. Zusammen betrachtet (**Tabelle 2**, S. 25,  $\Sigma$ ) waren 64 % aller im Rahmen der vorliegenden Arbeit aufgenommenen Nestbauten auf der Unterseite einzelner Blätter zu finden.

Von allen Nestbauten auf Stamm- und Astoberflächen waren 75 % von *Crematogaster*-Arten besiedelt. Diese Nestposition konnte ansonsten nur noch bei den mit Epiphyten assoziierten *Camponotus* (*Myrmotarsus*) und bei zwei *Polyrhachis*-Arten gefunden werden.

### 3.1.2 Kategorie Nestfunktion

Die als Honigtau bezeichneten Ausscheidungen von Pflanzenläusen und Zikaden spielen für die Ernährung vor allem bei Ameisen aus den Unterfamilien der Formicinae, Dolichoderinae und Myrmicinae eine außerordentlich große Rolle (KÖRNER 1981). Mehr als die Hälfte (58 %) aller bearbeiteten Nestbauten erfüllte für die Nestbewohner neben dem Schutz auch die sekundäre Funktion des direkten Zugangs zu den Trophobiosepartnern (**Tabelle 2**, S. 25). Außer bei *Polyrhachis* spp. und *Myrmicaria arachnoides* überwogen in allen anderen Gattungen die „Stallneststrategen“. In der Unterfamilie Dolichoderinae kamen Freinestbauten sogar ausschließlich als „Stallnester“ vor. In den untersuchten Nestern der Gattung *Monomorium*, *Camponotus* (*Myrmotarsus*) und von *Oecophylla smaragdina* wurden ebenfalls immer Pflanzenläuse angetroffen. Bis auf eine Ausnahme konnten auch bei den Weberameisen der Untergattung *Camponotus* (*Karavaievia*) Trophobionten (Coccidae) im Nestinneren gefunden werden.

Die funktionelle Kategorie „Wohnnest“ war ganz besonders bei der Gattung *Polyrhachis* vertreten (92 %). Auch die Mitglieder dieser Formicinen-Gattung ernähren sich hauptsächlich von Honigtau. Sie halten die Trophobionten jedoch nicht im eigenen Nest, sondern besuchen sie an außerhalb der Nestanlagen gelegenen Stellen. Dabei war auffällig, dass *Polyrhachis* im Vergleich z. B. mit den „Wohnnest-Besiedlern“ der Gattung *Crematogaster* die Trophobiosestellen praktisch nie überbaute. Die *Crematogaster*-Arten konstruierten aus pflanzlichen Stoffen und Detritus in der Regel schützende „Lauspavillons“ über die jeweiligen Trophobionten.

### 3.1.3 Kategorie Nestmaterial

Es ließen sich vier grundlegende Materialkomponenten regelhaft in den Nestern nachweisen: allgemeine pflanzliche Stoffe, die sowohl lebende Pflanzen und Pflanzenteile als auch totes Holz beinhalteten (für die weitere Differenzierung von Nestmaterialien siehe **Kapitel 3.3**), Larvalseide, Fremdseide (in der Regel Spinnenseide), und verschiedene Pilzarten. Am stärksten vertreten waren die aus Larvenseide gefertigten Webenester der Gattungen *Polyrhachis*, *C.* (*Karavaievia*) und *Oecophylla*; insgesamt 45 % aller Funde gehörten zu dieser Unterkategorie. Fremde Seide konnten neben drei *Polyrhachis*-Arten auch drei Arten aus der Gattung *Dolichoderus* verarbeiten. Bemerkenswert ist der hohe Anteil pilzbewachsener Nestbauten. In allen drei Unterfamilien fanden sich Arten, die zu unterschiedlichen Teilen Pilze in ihren Nestern hielten. In der Gattung *Technomyrmex* waren 70 % aller älteren Nester vollständig aus Pilzhyphen gebildet. Mehr als die Hälfte des Nestmaterials von *Monomorium*-Nestern bestand ebenfalls aus einem dichten Pilzmyzel. Folgt man der bisher verwendeten Begriffsdefinition, die arboreale Ameisennester in der Regel nach den hauptsächlich verwendeten Baumaterialien einteilt, so muss man zu den eingangs vorgestellten Karton- und Seidennestern die dritte Gruppe Pilznester hinzufügen.

### 3.2 Andere arboreal nistende Ameisenarten

Es ist ein oft zu beobachtendes Phänomen nicht nur in den Tropen, dass Ameisen auf unterschiedliche Weise den Innenraum von Höhlungen modifizieren oder schützende Laufwege und Trophobiontenställe anlegen. Die vorliegende Untersuchung fokussierte einzig auf die aktiv freinestbauenden Ameisen; dabei konnten aber auch vereinzelt Übergangs- oder Vorstufen für Freinestgestaltung gefunden werden. Auf das Überbauen von Trophobiosestellen beschränkte Bautätigkeit konnte bei vielen, meist morphologisch schwer unterscheidbaren Arten vor allem aus den Gattungen *Camponotus*, *Technomyrmex*, *Dolichoderus* und *Crematogaster* gefunden werden. Die tatsächliche Artenzahl solcher bedingt Bauverhalten zeigenden Ameisen in den südostasiatischen Regenwäldern ist sicher sehr groß und wurde hier nicht systematisch erfasst. Dennoch sollen einige Beispiele für mögliche Vorstufen aus den dahin gehend besonders auffälligen Gattungen zusammenfassend dargestellt werden (**Tabelle 3**, S. 27).

**Tabelle 3:** Arboreal nistende Ameisenarten in Südostasien mit möglichen Vorstufen für Freinestkonstruktionen.

| Andere arboreale Ameisen | Fundorte      |         |        |         | Funktion |               |        | Substrat                       |                         |                                   |                        | Material                   |      |                    |               |
|--------------------------|---------------|---------|--------|---------|----------|---------------|--------|--------------------------------|-------------------------|-----------------------------------|------------------------|----------------------------|------|--------------------|---------------|
|                          | West-Malaysia | Sumatra | Borneo | Palawan | Laufwege | Lauspavillons | Nester | Hohlräume in lebenden Pflanzen | Hohlräume in totem Holz | Oberflächen von lebenden Pflanzen | Domatien von Epiphyten | Wurzelsystem von Epiphyten | Erde | Pflanzliche Stoffe | Kutikulareste |
| Gattung (Artenanzahl)    |               |         |        |         |          |               |        |                                |                         |                                   |                        |                            |      |                    |               |
| <i>Camponotus</i> (10)   | ●             | ●       | ●      |         |          | ●             | ●      | ●                              |                         |                                   |                        | ●                          | ●    | ●                  |               |
| <i>Phillidris</i> (6)    | ●             | ●       | ●      | ●       |          | ●             | ●      |                                |                         |                                   |                        |                            | ●    | ●                  | ●             |
| <i>Tapinoma</i> (2)      | ●             |         |        | ●       |          |               | ●      | ●                              |                         |                                   | ●                      | ●                          | ●    | ●                  |               |
| <i>Pheidole</i> (6)      | ●             | ●       | ●      |         | ●        | ●             | ●      | ●                              |                         | ●                                 |                        | ●                          | ●    |                    |               |
| <i>Tetramorium</i> (2)   | ●             |         |        |         |          |               | ●      |                                | ●                       |                                   |                        | ●                          | ●    |                    |               |
| <i>Solenopsis</i> (2)    | ●             |         |        |         |          |               | ●      |                                |                         |                                   |                        | ●                          | ●    |                    |               |
| <i>Diacamma</i> (1)      | ●             |         |        |         |          |               | ●      | ●                              |                         |                                   |                        |                            | ●    | ●                  | ●             |

Aus der Gattung *Camponotus* konnten zehn Arten (z. B. *Camponotus misturus*) entdeckt werden, die entlang von Stämmen und Ästen „Lauspavillons“ anlegten. Diese waren im allgemeinen als weiträumig angelegte Gangsysteme ausgebildet, die neben Raum für die verschiedenen Trophobiosepartner auch den *Camponotus*-Arbeiterinnen, die man selten außerhalb der „Pavillons“ sah, reichlich Platz boten. Das Material setzte sich überwiegend aus groben Holzfasern, Erde und Detritus zusammen und hatte eine sehr stabile Beschaffenheit. Auf Blattflächen konnten niemals von *Camponotus* gebaute Pavillons gefunden werden.

Von sechs Arten wurden die dazugehörigen Nester entdeckt, die sich in allen Fällen in Hohlräumen von Baumstämmen befanden und nach dem Fällen und Spalten der Bäume zugänglich waren. Im Inneren der Stämme war jeweils eine 5–15 cm breite Höhlung, die bei zwei Funden den ganzen Stamm bis in eine Höhe von 10 m durchzog. Das Stamminnere war mit grobem Kartonmaterial, wie es typisch für die *Camponotus*-Arten war, unterteilt. Es

wurden keine geschlossenen Gangsysteme im Innenraum gefunden, die angelegten Quersepten wurden als Ablagestellen für die Ameisenbrut genutzt. Das dazu benutzte Material stammte offensichtlich aus dem Nestraum. Grobe Holzpartikel waren von den Arbeiterinnen im Inneren der Stämme gesammelt und zu 3 mm breiten Wänden aufgeschichtet worden. Die Kartonwände waren in Abständen von 1,5–4 cm angelegt, an manchen Stellen ragten sie bis zu 3 cm in den Hohlraum hinein.

Alle sechs Arten der Gattung *Philidris* (Dolichoderinae) wurden in Assoziationen mit Epiphyten gefunden. *Philidris* sp. 1 und *Philidris* sp. 2 nisteten im Hypokotyl von *Hydnophytum* sp. und *Myrmecodia* sp. (Rubiaceae) in Borneo. *Philidris* sp. 3 in den Myrmekodomatien von *Hoya imbricata* (Asclepiadaceae) und *Dischidia imbricata* (Asclepiadaceae) in Palawan, in Borneo wurde diese Art in den Urnenblättern von *Dischidia major* gefunden. *P.* sp. 4 dagegen nutzte das hohle Rhizom von *Lecanopteris sinuosa* (Polypodiaceae) in Borneo als Nistplatz. Die beiden restlichen *Philidris*-Spezies (*P.* sp. 5, *P.* sp. 6) konnten mehrfach in Wurzelsystemen von *Dischidia nummularia*, *Pachycentria constricta* (Melastomataceae) und *Aeschynanthus albidus* (Gesneriaceae) in West-Malaysia gefunden werden. In allen Fällen trugen die Arbeiterinnen von *Philidris* Abfälle, wie beispielsweise Kutikularesten, aber auch Erdpartikel und Detritus in ihre Nester ein. Auf diese Weise leisteten die Tiere sicherlich einen nicht zu unterschätzenden Beitrag zur Nährstoffversorgung der Aufsitzerpflanzen (TRESEDER et al. 1995). Wichtig im Hinblick auf das Bauverhalten ist bei diesen Arten aber vor allem, dass die Tiere ausgedehnte Pavillonsysteme auf den Ästen der Trägerpflanzen anlegten. Auf diesen aus übereinander geschichteten Erdkügelchen und Detritus bestehenden Bauten, die dem Schutz der Trophobiosepartner dienten, wuchsen häufig Jungpflanzen der verschiedenen Epiphyten, die mit ihren Wurzeln die vergleichsweise fragilen Erdbauten stabilisierten. Versuche im Bako-Nationalpark in Sarawak, bei denen den *Philidris*-Arbeiterinnen Samen verschiedener Epiphyten angeboten wurden, zeigten deutliche Hinweise auf ein ausgeprägtes Samentrageverhalten bei den Vertretern dieser Gattung. Zur Spezifität und Art der Beziehungen kann mit den bisherigen Ergebnissen keine Aussage getroffen werden. Über den Umweg des Kultivierens und der Pflege von epiphytischen Pflanzen können sich die Arten der Gattung *Philidris* Nistraum dauerhaft sichern. Jedoch wird die Ausdehnung und die Architektur der Nestbauten, insbesondere bei den in Myrmekodomatien nistenden Arten, weitgehend von den Pflanzen vorgegeben. Dies trifft bei *Philidris* nach meinen Beobachtungen auch für die sogenannten Ameisengärten zu. Die Gangsysteme und Kammern in den Wurzeln von Epiphyten, wie beispielsweise *Aeschynanthus albidus* und *Dischidia nummularia*, waren ungeordnet und wenig strukturiert. Auch bei diesen Systemen schienen die Pflanzenwurzeln die endgültige Ausbildung der Nestbauten vorzugeben. Obwohl *Philidris*, wie an den Überbauungen der Trophobionten zu sehen, in gewisser Weise die Fähigkeit besitzt, Materialien geordnet aufzuschichten, können diese Tiere das endgültige Erscheinungsbild ihrer Nester nur bedingt beeinflussen. Unabhängig von Pflanzen gestaltete Freinester konnten in der Gattung *Philidris* nicht gefunden werden.

Sehr ähnliche Nistplätze wurden auch bei den Gattungen *Tapinoma* (Dolichoderinae), *Tetramorium*, *Solenopsis* (Myrmicinae) registriert. Alle Arten dieser drei Gattungen zeigten

kein ausgeprägtes Bauverhalten. Sie nutzten entweder von Pflanzen vorgegebene Strukturen als Nistplatz oder Ameisengärten, die von anderen Arten verlassen worden waren. Eine *Tapinoma*-Art nistete im Wurzelsystem von *Aeschynanthus* sp., die zweite Spezies unter den – dem Phorophyten anliegenden – Blättern von *Dischidia imbricata*. Beide *Tetramorium*-Arten wurden im Wurzelbereich von *Dischidia nummularia* entdeckt. *Solenopsis* sp. 1 und *S.* sp. 2 nistete gemeinsam mit *Camponotus (Myrmotarsus)* sp. 1 in Ameisengärten, die überwiegend von *Hoya elliptica* bewachsen waren.

Aus der Gattung *Pheidole* (Myrmicinae) wurde in Sumatra eine Art unter den Blättern von *Dischidia imbricata* entdeckt, die anderen fünf *Pheidole*-Arten nisteten in der Erde. Von den Nestern ausgehend bauten sie aus Erdklümpchen weiträumige Laufwege, die über den Boden führten und die sie auch auf Pflanzen ausdehnten. In einigen Fällen konnten 2 cm breite und bis zu 6 m lange Laufwegskonstruktionen auf verschiedenen Pflanzen gefunden werden. Wegen der hauptsächlichen Verwendung von erdigen Materialien wurden die Laufwege bei Regen regelmäßig heruntergespült.

Aus der Unterfamilie Ponerinae konnte nur die Art *Diacamma* sp. 1 regelhaft in der Vegetation nistend gefunden werden. Die entdeckten Nester (n = 12) dieser Spezies befanden sich in 1,5–2 m Höhe immer im Hohlraum von Baumstämmen. Der Nestraum war nicht unterteilt und hatte eine Größe von bis zu 45 cm. Der Eingang zum Nest war mit lose verflochtenem, grobem Material verkleinert. Dazu nutzten die Tiere in erster Linie vertrocknete Pflanzenfasern und Erdpartikel. Auf diesem Material konnten mehrfach Pflanzenkeimlinge gefunden werden. Insgesamt achtmal fand ich in den außen liegenden Materialanhäufungen auch Samen verschiedener windverbreiteter Pflanzen. Im Experiment transportierten die Arbeiterinnen z. B. Samen von *Hoya elliptica* und arbeiteten sie in das aufgeschichtete Material am Stamm ein.

### 3.3 Biologie und Nestbau ausgewählter Arten

Die in der vorangegangenen Übersicht aufgezeigte Vielfalt von freinestbauenden Ameisen und deren Nesttypen lässt vermuten, dass sich die entdeckten funktionellen, material- und substrattechnischen Unterschiede der Nestbauten auch in der allgemeinen Biologie und dem Bauverhalten der verschiedenen Arten widerspiegeln. Aus diesem Grunde wurden exemplarisch an ausgewählten Arten für jeden Typus der Bau und die Entwicklung von Nestern im Detail untersucht. Bei den Webeameisen aus den Gattungen *Polyrhachis* und *Camponotus* (*Karavaievia*) wurde die sukzessive Entstehung von Nestern und Unterschiede zur Nistweise anhand neu gebauter (Koloniegründungen) und älterer Nester vergleichend analysiert. Der einzige Vertreter der Gattung *Oecophylla* (*O. smaragdina*) lebt in großen Kolonien, die eine Vielzahl von Nestern umfassen. Die Nestkugeln von *Oecophylla* werden aus mehreren miteinander versponnenen Blättern gebildet, die zumindest zu Zeiten der Bautätigkeit grün sind. Bemerkenswert ist die hohe Kooperation der Ameisen beim Nestbau. Größere Abstände zwischen Blättern werden dadurch überwunden, dass die Arbeiterinnen sich am Petiolus fassen und lange Ketten bilden. Durch das Verkürzen der Ketten werden weiter entfernt stehende Blätter herangezogen. Die Spalten zwischen den Blättern werden anschließend mit der Spinnseide der Larven, die von Arbeiterinnen in den Mandibeln gehalten werden, verschlossen. *Oecophylla* baut auch eigens für die Trophobionten „Lauspavillons“. Es werden von den Arbeiterinnen auch Cocciden in das Nest getragen (WAY 1963). Zudem können auf der Blattunterseite trophobiontenfreie „Wachstationen“ angelegt werden (HÖLLDOBLER & WILSON 1977a). Alle Seidenbahnen werden rein, ohne pflanzliches „Streckmaterial“, gebaut. Da die Nester und die Bauweise der webenden *Oecophylla*-Arten schon länger bekannt sind und detaillierte Beschreibungen dazu vorliegen (DOFLEIN 1905, LEDOUX 1950, CHAUVIN 1952, HEMMINGSEN 1973, HÖLLDOBLER & WILSON 1977b), wird hier auf eine genauere Ausführung verzichtet.

Das Hauptaugenmerk galt den Karton- und Pilznestbauern. Es wurde versucht, im Experiment alle relevanten Daten zu filtern, die Einfluss auf das Endprodukt Nest haben könnten. Das reichte von den zu findenden Auslösemechanismen für Nestbauverhalten über das Sammeln von Baumaterial und den individuellen Bearbeitungsmechanismen bis hin zu artspezifischen ökologischen Eigenheiten der jeweiligen Ameisenarten. Die Nestcharakterisierung wird im Folgenden für die Mitglieder der sieben als „echte“ Freinestbauer zu definierenden Ameisengattungen verfeinert und deren Spezialisierungen bei der Konstruktion von Nestern werden vergleichend betrachtet. Auf gattungsübergreifende Ähnlichkeiten von Nesttypen wird gesondert eingegangen. Zusätzlich werden die wesentlichen bisher erschienenen Berichte zum Nestbau für die betreffenden Gattungen kurz vorgestellt und – wenn möglich – bei der Auswertung der in der vorliegenden Arbeit erzielten Resultate berücksichtigt.

### 3.3.1 *Polyrhachis*

#### 3.3.1.1 Artenverteilung, Nistverhalten und Beschreibung ausgewählter Nestbauten

Die Gattung *Polyrhachis* wird gegenwärtig in 12 Untergattungen unterteilt (DOROW 1995). Die Verwendung von Larvalseide zur Nestkonstruktion ist aus 9 Untergattungen bekannt: *Aulacomyrma*, *Campomyrma*, *Cyrtomyrma*, *Hedomyrma*, *Hemioptica*, *Myrma* (teilweise), *Myrmatopa*, *Myrmhopla* und *Myrmotherinx*. In der vorliegenden Dissertation wurden insgesamt 124 arboreale Nestanlagen aufgefunden und ausgewertet. Diese wurden von 39 verschiedenen Arten aus fünf Untergattungen angelegt (**Tabelle 4**, S. 32). Neben Nestern, die zu unterschiedlichen Anteilen aus larvaler Seide (**Nestmaterialtyp I**) bestanden, konnte bei drei Arten die ausschließliche Verwendung fremder Seide (**Nestmaterialtyp II**) nachgewiesen werden.

Bei 26 *Polyrhachis*-Arten konnte jeweils nur eine einzelne Nestkonstruktion entdeckt werden (davon 8 Koloniegründungen), obwohl das Laub des betreffenden Nestbaumes sowie potentielle Nestbäume in der näheren Umgebung ( $\approx 3\text{--}5$  m) gründlich nach weiteren Filialnestern abgesucht wurden. Das deutet darauf hin, dass viele in der Baumschicht lebende *Polyrhachis* Arten, insbesondere aus den Untergattungen *Myrmhopla*, *Myrmatopa* und *Myrmotherinx*, meist Einzelnester konstruieren oder ihre Filialnester in vergleichsweise großen Abständen zueinander anlegen, wodurch sie nicht direkt als zusammengehörig erkannt werden können. Davon ausgenommen sind die relativ gut untersuchten polydomen Arten *P. arachne*, *P. muelleri*, *P. hodgsoni*, *P. dives*, *P. bicolor* und *P. tubifex* (siehe auch DOROW & MASCHWITZ 1990, DOROW et al. 1990, LIEFKE et al. 1998). Vergleicht man alle 39 Arten, dann wird deutlich, dass innerhalb der Gattung *Polyrhachis* blattgebundene Nestpositionen bevorzugt wurden. Bei 26 Arten (67 %) waren die Nester auf der Blattunterseite angelegt. Von drei Arten wurden Nestbauten sowohl unter Blättern als auch zwischen Blättern gebaut (*P. furcata*, *P. sp. 4*, *P. sp. 9*). Ausschließlich zwischen Blättern bauten sechs Arten. Die vergleichsweise ungeschützte Position „Blattoberseite“ wurde von sechs Arten genutzt, wovon *P. sp. 5* Nester auch noch auf der Blattunterseite anlegte (**Tabelle 4**, S. 32).

Innerhalb der Gattung *Polyrhachis* ist die Untergattung *Myrmhopla* mit 117 beschriebenen Spezies die artenreichste (DOROW 1995). Auch bei den in **Tabelle 4** aufgeführten Arten dominieren Vertreter dieser Untergattung mit 25 Arten (66 %) bei weitem. Davon gehören wiederum 50 % zur „*mucronata*“-Gruppe. Bis auf *P. tubifex* nutzten alle anderen Vertreter dieser Untergattung Blätter als Nestsustrat.

Aus der Untergattung *Myrmatopa* konnten mit sieben Arten vergleichsweise wenige arboreale Arten gefunden werden. Allein sechsmal wurden Nester der Art *P. (Myrmatopa) schang* in West-Malaysia und Borneo entdeckt. Die Nestbauten von *P. schang* sind ausschließlich auf der Blattunterseite lokalisiert und als schmale, ovale Gebilde (Länge: 5–8 cm x Breite: 2–3,5 cm, n = 6) immer über die Blattmittelrippe gebaut. Vier Arten aus der Untergattung *Myrmotherinx* mit arborikoler Nistweise konnten gefunden werden. *P. sp. 9* baute Nester weitgehend aus feinstem Rindenmaterial und Blatthaaren (n = 5).

**Tabelle 4:** Arten der Gattung *Polyrhachis* in Südostasien mit arborealen Nestanlagen. Nach Auswertung von 124 entdeckten Kolonien konnten 39 Arten aus fünf Untergattungen identifiziert werden. <sup>(1)</sup> Keine Verwendung von Larvalseide, ausschließlich Nutzung von Fremdseide. ■ Königinnen aus Gründungskolonien. \*nach Dorow (1995).

| Unterfamilie: Formicinae<br><br>Gattung: <i>Polyrhachis</i> |                      |                     | Fundorte      |        |         |         | Substrat-Kategorien |                  |                 |              | Kolonie-Struktur |                  |               | Architektur |           |             |                |
|---|----------------------|---------------------|---------------|--------|---------|---------|---------------------|------------------|-----------------|--------------|------------------|------------------|---------------|-------------|-----------|-------------|----------------|
|   |                      |                     | West-Malaysia | Borneo | Palawan | Sumatra | Zwisch. Blättern    | Blatt-Unterseite | Blatt-Oberseite | Auf/im Stamm | Koloniegründung  | Anzahl Pavillons | Trophobionten | Königin     | Gekammert | Ungekammert | Seidenschlauch |
| Art (Anzahl Funde)  | Artengruppe *        | Untergattung        |               |        |         |         |                     |                  |                 |              |                  |                  |               |             |           |             |                |
| <i>P. arachne</i> (2)                                       | <i>arachne</i> gp.   | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 10            | ●           |           | ●           |                |
| <i>P. bicolor</i> (3)                                       | <i>bicolor</i> gp.   | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 20            |             |           | ●           | ●              |
| <i>P. dives</i> (1)   | <i>dives</i> gp.     | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 6             |             | ●         |             | ●              |
| <i>P. tubifex</i> (1) <sup>(1)</sup>                        | <i>hector</i> gp.    | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     |                  |                 | ●            |                  |                  | 11            |             |           | ●           |                |
| <i>P. furcata</i> (4)                                       | <i>furcata</i> gp.   | <i>Myrmhopla</i>    | ●             | ●      |         |         |                     | ●                | ●               |              |                  | ●                | 1-3           | ■           | ●         |             | ●              |
| <i>P. hodgsoni</i> (2)                                      | <i>arachne</i> gp.   | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 20            | ●           |           | ●           |                |
| <i>P. muelleri</i> (5)                                      | <i>hector</i> gp.    | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        | ●       |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1-5           |             |           | ●           | ●              |
| <i>P. schang</i> (6)  | <i>schang</i> gp.    | <i>Myrmatopa</i>    | ●             | ●      |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             | ●         | ●           | ●              |
| <i>P. sp. 1</i> (4)   |                      | <i>Myrmatopa</i>    | ●             | ●      | ●       |         |                     | ●                |                 |              | ●                | 3                | 1             | ■           | ●         |             |                |
| <i>P. sp. 2</i> (2)   | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 3</i> (1)   | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    |               | ●      |         |         |                     |                  |                 | ●            |                  |                  | 2             |             | ●         | ●           | ●              |
| <i>P. sp. 4</i> (2)   | <i>armata</i> gp.    | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                | ●               |              |                  |                  | 1             |             | ●         | ●           |                |
| <i>P. sp. 5</i> (2)   | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                | ●               |              |                  | ●                | 1             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 6</i> (1)   | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 7</i> (1)   | <i>tibialis</i> gp.  | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 8</i> (1)   |                      | <i>Myrmothrinax</i> | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 9</i> (5)   |                      | <i>Myrmothrinax</i> | ●             |        |         |         |                     | ●                | ●               |              |                  |                  | 1             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 10</i> (1)  | <i>tibialis</i> gp.  | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 11</i> (3)  | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         | ●       |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             |           | ●           | ●              |
| <i>P. sp. 12</i> (1)  | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    |               | ●      |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 5             |             |           | ●           | ●              |
| <i>P. sp. 13</i> (4)  |                      | <i>Myrmatopa</i>    |               | ●      |         |         |                     | ●                |                 |              |                  | ●                | 1             | ■           |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 14</i> (1)  |                      | <i>Myrmatopa</i>    |               |        | ●       |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             | ●         | ●           | ●              |
| <i>P. sp. 15</i> (2)  |                      | <i>Myrmatopa</i>    |               |        | ●       |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             | ●         | ●           | ●              |
| <i>P. sp. 16</i> (10)                                       |                      | <i>Myrmatopa</i>    | ●             | ●      | ●       |         |                     | ●                |                 |              | ●                | 4                | 1-2           |             | ●         | ●           | ●              |
| <i>P. sp. 17</i> (1)  |                      | <i>Myrmatopa</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  | ●                | 2             | ■           |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 18</i> (1)  |                      | <i>Myrmothrinax</i> |               |        |         | ●       |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 19</i> (1)  | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             | ●         |             | ●              |
| <i>P. sp. 20</i> (1)  | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 | ●            |                  |                  | 1             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 21</i> (3)  | <i>armata</i> gp.    | <i>Myrmhopla</i>    |               | ●      | ●       |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             |           | ●           | ●              |
| <i>P. sp. 22</i> (1)  | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    |               | ●      |         |         |                     | ●                |                 | ●            |                  |                  | 2             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 23</i> (1)  | <i>tibialis</i> gp.  | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 24</i> (2)  | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    |               |        |         | ●       |                     | ●                |                 |              |                  |                  | 1-2           |             |           | ●           | ●              |
| <i>P. sp. 25</i> (1)  | <i>tibialis</i> gp.  | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 |              |                  | ●                | 1             | ■           |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 26</i> (1)  | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 | ●            |                  |                  | 1             | ■           |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 27</i> (1)  | <i>mucronata</i> gp. | <i>Myrmhopla</i>    | ●             |        |         |         |                     | ●                |                 | ●            |                  | ●                | 1             | ●           | ■         | ●           | ●              |
| <i>P. sp. 28</i> (1) <sup>(1)</sup>                         |                      | <i>Cyrtomyrma</i>   |               |        |         | ●       |                     | ●                |                 |              |                  | ●                | 1             | ■           |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 29</i> (1) <sup>(1)</sup>                         |                      | <i>Myrma</i>        |               |        | ●       |         |                     |                  |                 | ●            |                  |                  | 1             |             |           | ●           |                |
| <i>P. sp. 30</i> (1)  |                      | <i>Myrmothrinax</i> | ●             |        | ●       |         |                     | ●                | ●               | ●            |                  |                  | 1             |             |           | ●           | ●              |
| <i>P. sp. 31</i> (1)  |                      | <i>Cyrtomyrma</i>   | ●             |        |         |         |                     |                  |                 |              |                  |                  | 4             |             |           | ●           | ●              |

Dabei waren die Innenseiten der Nestmauern nur mit einem fädigen, nicht dichten Seidenüberzug versehen. Dagegen bestand das Nest von *P. (Myrmotherinax)* sp. 30 aus einem dünnen, geschlossenen Seidenschlauch, der außen mit Detritus, Rindenteilchen und wenig Moos überzogen war.

Bis auf *P. (Myrmhopla) tubifex*, *P. (Myrma)* sp. 29 und *P. (Cyrtomyrma)* sp. 28 nutzten alle anderen entdeckten Arten eigene Seide.

*P. (Myrmhopla) tubifex* und *P. (Myrma)* sp. 29 waren die einzigen Arten, die stammgebundene Nester anlegten. Das Nest von *P. (Myrma)* sp. 29 war im Inneren eines Baumstammes in 2,6 m Höhe lokalisiert. Die aktive Gestaltung des Nestes beschränkte sich auf die Verkleinerung der Nestöffnung von ursprünglich 10 cm x 4 cm auf 1,5 cm x 1,5 cm mit Hilfe von grobem totem pflanzlichem Material und wenig Fremdseide. Der Nestinnenraum war nicht zusätzlich unterteilt. Das herbeigeschaffte Material wurde bis etwa 10 cm unterhalb der Nestöffnung akkumuliert und diente zwei Pflanzenkeimlingen als Substrat.

Mit Fremdseide konstruierte auch *P. tubifex* ihre auf Stamm- und Astoberflächen angelegten Nester. Die Nester waren durch die Verwendung von Rindenteilen sowie Moos- und Flechtenpartikel sehr gut getarnt und schwer zu entdecken. Nach eigenen Beobachtungen wurde von den Arbeiterinnen aktiv Spinnenseide aus bewohnten Spinnkokons abtransportiert. Die Arbeiterinnen rissen einzelne Seidenfäden aus einem intakten Spinnennetz heraus und formten sie mit den Mandibeln und unter Zuhilfenahme der Vorderbeine zu einem Klumpen, der dann vom jeweiligen Sammeltier abtransportiert wurde. Da es sich im beobachteten Fall um ein intaktes Netz einer Radnetzspinne (Araneidae) handelte, kann man annehmen, dass die abtransportierte Seide in gewissem Maße noch klebende Eigenschaften besaß. Die Klebefäden begünstigen möglicherweise die Befestigung des Nestmaterials am Substrat und können zur Befügung von Rindenteilen und Moos auf der Nestaußenseite genutzt werden. Eine genauer untersuchte *P. tubifex*-Kolonie verteilte sich auf drei Nestbäume, die jeweils 3–5 m voneinander entfernt waren, und hatte mindestens 15 Teilnester (Länge: 5–31 cm, Breite 2–10 cm, Höhe 0,5–2 cm). Da keine Königin entdeckt werden konnte, ist anzunehmen, dass noch mehrere Nester zu dieser Kolonie gehörten (für die detaillierte Beschreibung des Nestbauverhaltens von *P. tubifex* siehe MAIWALD 1997).

In der vorliegenden Untersuchung wurde die Koloniegründung von einer Art der Untergattung *Cyrtomyrma* in Sumatra entdeckt. Das neue Nest (1,8 cm x 1 cm x 0,5 cm) war auf der Unterseite eines stark behaarten Blattes (19 cm x 8,5 cm) seitlich der Mittelrippe angebracht. Die Blatthaare im Nestbereich waren nicht entfernt. Als Baumaterial kamen Rindenfragmente, wenige Trichome und teilweise Erdpartikel zum Einsatz. Im Inneren fanden sich kleine Reste von gesammelter Fremdseide, die sich von der *Polyrhachis*-Seide durch ihre unstrukturierte Anordnung unterscheiden lässt. Die lose Anordnung einzelner Seidenklümpchen im Nest spricht dafür, dass Seidenfäden von der koloniegründenden Königin aufgesammelt wurden und nicht etwa ein verlassenes Spinnennetz übernommen wurde. Da im Nest von *P. (Cyrtomyrma)* sp. 28 lediglich eine einzelne Königin ohne Brut anzutreffen war, konnte nicht geklärt werden, ob beim späteren Nestbau die Larven als Seidenproduzenten genutzt werden. Die drei älteren stabilen Teilnester (8 cm x 2 cm x 1 cm,

7 cm x 2,5 cm x 1 cm, 5,5 cm x 1,5 cm x 1 cm) von *P. (Cyrtomyrma)* sp. 31 aus West-Malaysia waren dagegen alle zwischen Blätter gebaut. Sie bestanden aus einem Schlauch aus Larvalseide und waren auf der Außenseite mit Rindenteilchen und Detritus bedeckt. Eine Verwendung von Fremdseide konnte bei *P.* sp. 31 nicht nachgewiesen werden. Nach MAIWALD (1997) nutzen *Cyrtomyrma*-Arten in West-Malaysia außerdem auch eingerollte und vertrocknete Blätter und sogar hohle Äste als Nistplatz. DWYER & EBERT (1994) berichten über den Nestbau von zwei *Polyrhachis (Cyrtomyrma)*-Arten. Bei *P. (Cyrtomyrma) doddi* und *P. (C.) pilosa* wird Spinnenseide (Salticidae und Clubionidae: Araneae) sowohl beim Bau einer Gründungskammer von den weiblichen Geschlechtstieren als auch später beim Ausbau des Nestes von den Arbeiterinnen genutzt. Gründungskolonien von *P. doddi* wurden in Australien häufig unter Seidennetzen von Salticiden gefunden. Die Autoren berichten, dass Nester, welche aus Spinnenseide gefertigt wurden, weniger stabil sind als Nester, die mit Hilfe von Larvalseide verstärkt wurden.

Webeverhalten und arboreale Lebensweise sind noch von vier weiteren *Polyrhachis*-Untergattungen bekannt, die in dieser Untersuchung nicht gefunden wurden, weil sie (i) als sehr selten gelten und/oder (ii) weil ihr Verbreitungsgebiet nicht bis Südostasien reicht (HUNG 1967, DOROW 1995). Die artenarme Untergattung *Aulacomyrma* (sieben Arten) hat ihre Hauptverbreitung in Neuguinea und dem südlichen Indonesien; aus Sumatra sind sie nicht bekannt. Der Verbreitungsschwerpunkt der Untergattung *Campomyrma* ist in Australien zu finden, von wo sie als Erdnister beschrieben wird, wohingegen die wenigen südostasiatischen Arten als arboreal bekannt sind (DOROW 1995). Auch die Untergattung *Hedomyrma* kommt mit einigen Arten insbesondere in Australien und Neuguinea vor und ist im Bereich der hier näher betrachteten Untersuchungsgebiete sehr selten. Aus der Untergattung *Hemioptica* sind nur drei Arten aus dem indomalayischen Raum bekannt. DOROW & KOHOUT (1995) berichten, dass ein von ihnen genauer untersuchtes Nest von *Polyrhachis (Hemioptica) boltoni* zwar keinen Seidenüberzug auf der Blattfläche hatte, dass zur Konstruktion der Seitenwände aber Seidenmaterial benutzt wurde. MAIWALD (1997) konnte in drei untersuchten Nestbauten von *P. boltoni* keine Seidenverwendung nachweisen. Die Nester der Gattung *Polyrhachis* sind in der Regel Wohnnester (Definition siehe **Kapitel 2.2.3**, S. 13) ohne Trophobionten im Inneren. Eine Ausnahme bildeten die Pavillonbauten der Bambusspezialisten *P. hodgsoni*, die Aphiden und Cocciden auf Blättern von Bambus pflegten (**Tabelle 4**), und *P. arachne* (Pseudococciden und Aphiden). Im Nest von *P.* sp. 27 fanden sich als große Ausnahme Deckelschildläuse (Diaspididae). Auffälligerweise waren in den Pavillons der drei genannten Arten die Blattflächen nicht mit Seide überzogen, was sicherlich den Zugang für die phloemsaugenden Homopteren erleichterte.

Dagegen waren annähernd 80 % aller älteren *Polyrhachis*-Nester im Inneren von einem Seidenschlauch ausgekleidet, d. h., dass bis auf kleine Ausstiegsöffnungen der gesamte Innenbereich des Nestes, einschließlich der Blattunterseite, von einem dünnen Seidenhäutchen (< 0,01 mm) umgeben war. Diese Nester waren entweder seitlich der Blattmittelrippe (n = 52) oder aber über die MR angelegt (n = 76).

### 3.3.1.2 Koloniegründungen

Insgesamt konnten 15 Koloniegründungen bei 10 Arten entdeckt werden (**Tabelle 5**, S. 35). Fünfmal wurden mehrere begattete Weibchen im Gründungsnest angetroffen (Pleometrose). In allen Fällen wurde dabei von den Weibchen aktiv ein Nest angelegt. In einem seidenlosen Gründungsnest von *P. furcata* mit den Maßen 1,2 cm x 1 cm, hielten sich zum Zeitpunkt der Entdeckung sieben Weibchen auf. Im Nest konnten weder Brut noch Trophobionten nachgewiesen werden.

**Tabelle 5:** Koloniegründungen in der Gattung *Polyrhachis*.

(+) Anzahl Funde. (!) Es wurden im Nest weder Brut noch Arbeiterinnen angetroffen; trotzdem war das Nestinnere mit Seide ausgekleidet. Möglicherweise waren die Arbeiterinnen zum Zeitpunkt der Entdeckung außerhalb des Nestes unterwegs.(●) Die Seitenwände des Nestes von *P. sp. 27* waren bis auf den Bodenbereich bereits mit einem dichten, puppenhautähnlichen Seidenüberzug versehen. Im Inneren wurden Deckelschildläuse (Diaspididae) gefunden.

| Art (+)               | Anzahl Weibchen | Anzahl Arbeiterinnen | Anzahl Eier/Larven/Puppen | Nestgröße L x B (cm) | Seide im Nest |
|-----------------------|-----------------|----------------------|---------------------------|----------------------|---------------|
| <i>P. furcata</i> (1) | 7               | –                    | 4/–/–                     | 1,2 x 1              | –             |
| <i>P. sp. 1</i> (3)   | 1               | 2                    | 5/4/–                     | 1,8 x 1              | ja            |
|                       | 1               | 3                    | 3/1/–                     | 1 x 1                | ja            |
|                       | 1               | 1                    | –/1/–                     | 1 x 1                | ja            |
| <i>P. sp. 5</i> (1)   | 1               | –                    | –/–/1                     | 1,2 x 1              | ja            |
| <i>P. sp. 13</i> (1)  | 1               | 1                    | –/–/–                     | 1,5 x 1              | ja            |
| <i>P. sp. 16</i> (4)  | 2               | –                    | –/–/–                     | 1 x 1                | –             |
|                       | 2               | –                    | –/–/–                     | 1 x 1                | –             |
|                       | 3               | –                    | –/–/–                     | 1 x 1                | –             |
|                       | 1               | –                    | –/–/–                     | 1 x 1                | –             |
| <i>P. sp. 17</i> (1)  | 3               | –                    | –/2/–                     | 1,2 x 1              | –             |
| <i>P. sp. 25</i> (1)  | 1               | –                    | –/–/–                     | 1,5 x 1              | ja (!)        |
| <i>P. sp. 26</i> (1)  | 1               | –                    | –/–/–                     | 1 x 1                | –             |
| <i>P. sp. 27</i> (1)  | 1               | 5                    | –/–/–                     | 5 x 2                | ja (●)        |
| <i>P. sp. 28</i> (1)  | 1               | –                    | –/–/–                     | 1,8 x 1              | Fremdseide    |

Insgesamt 14 Gründungsneester hatten weitgehend identische Ausmaße (1–1,8 cm x 1–1,5 cm x 0,5 cm), und zwar unabhängig von der Anzahl der darin gefundenen Weibchen. Wahrscheinlich wird die Gründungskammer von einer einzelnen Königin angelegt und später von anderen Weibchen mitbenutzt. Lediglich das Nest von *P. sp. 27*, in dem 5 Arbeiterinnen angetroffen wurden, war auffällig größer (5 cm x 2 cm). Bei diesem Nest waren die Seitenwände auf der Innenseite bereits mit einem dichten Seidenüberzug versehen. Bereits die erste geschlüpfte Larve liefert Seide (siehe **Tabelle 5**, *Polyrhachis* sp. 1, *P. sp. 5*), die zur Auskleidung des Innenraumes genutzt wird.

### 3.3.1.3 Beginn und Entwicklung eines Nestbaues

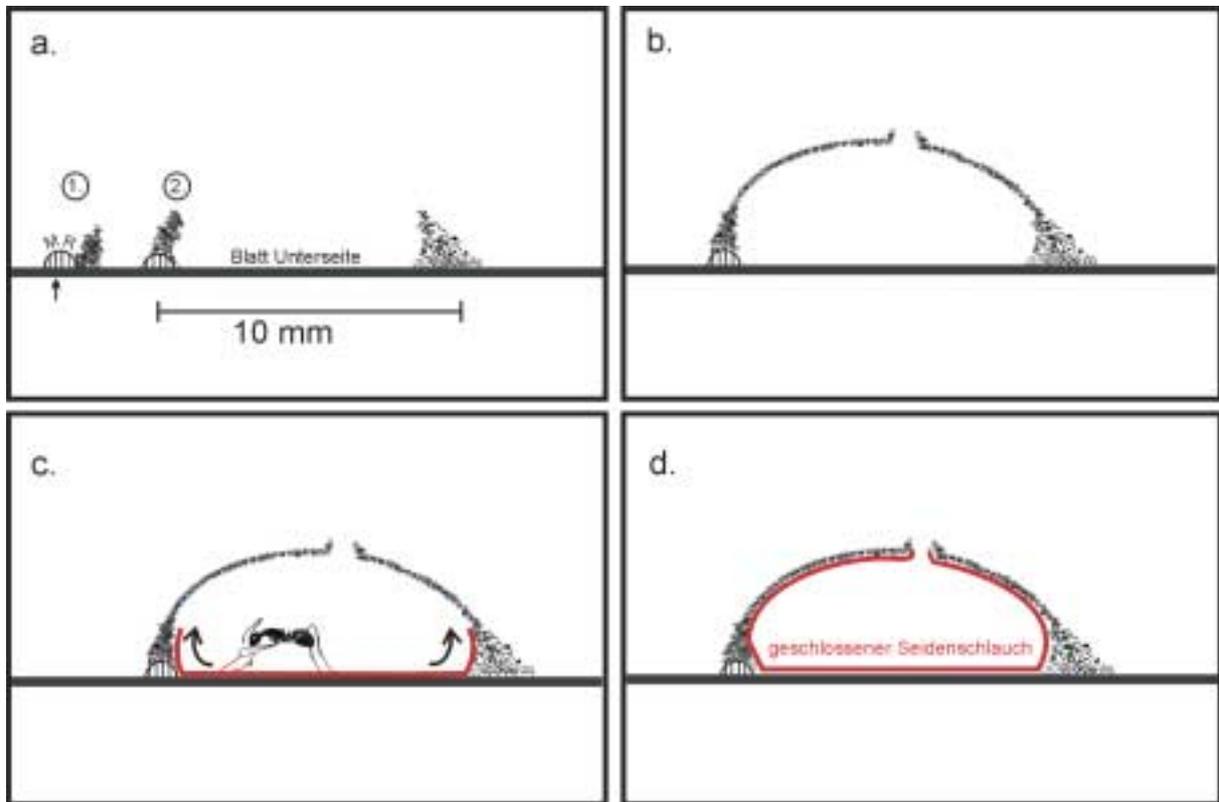
In der Paläotropis sind drei Gattungen (*Oecophylla*, *Camponotus* und *Polyrhachis*) der Formicinae bekannt, die zur Nestkonstruktion Larvalseide verwenden. Von diesen ist die Gattung *Polyrhachis* mit Abstand die artenreichste. Man kennt etwa 260 Arten, die Seide verwenden. Genauere Untersuchungen zum Nestbauverhalten in der Gattung *Polyrhachis* liegen jedoch nur von wenigen Arten vor (RAPP 1984, DOROW et al. 1990).

Eine eingehende Untersuchung und direkte Beobachtungen der einzelnen Schritte des Nestbaues, zum Verhalten der Königinnen, Larven und Arbeiterinnen bei der Konstruktion

eines neuen Nestes sowie zum Sammeln und Verarbeiten von Fremdmaterialien bei *Polyrhachis* waren nicht Gegenstand der vorliegenden Arbeit. Durch die Betrachtung älterer Nester und insbesondere durch die sorgfältige Analyse der häufig gefundenen Nestgründungen kann jedoch ein recht genaues Bild der Entstehung eines Nestes bei den Untergattungen *Myrmhopla* und *Myrmatopa* rekonstruiert werden.

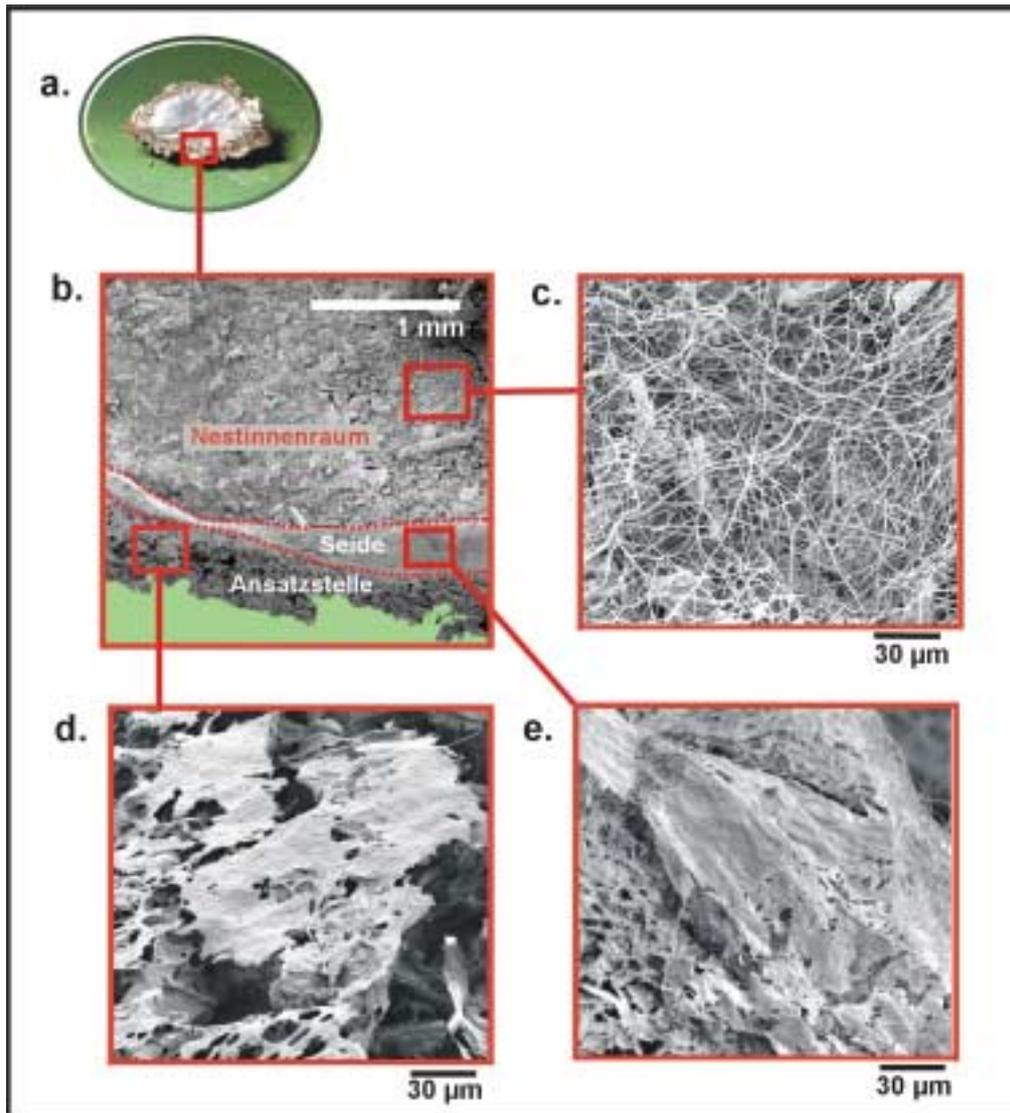
Bei dem Bau eines Gründungsnestes werden zunächst kleinste Materialien angehäuft. In allen auf die Zusammensetzung von körperfremden Stoffen hin untersuchten Initialbauten (n = 15) konnten insbesondere Rindenstückchen und Holzschnipsel mit einer durchschnittlichen Größe von 1 mm (+/-0,5 mm, n = 200) nachgewiesen werden. Die genauere Analyse der verwendeten Materialien unter dem REM deutet darauf hin, dass die einzelnen Baustoffe (i) mit den Mandibeln bearbeitet und zerkleinert wurden und (ii) in feuchtem Zustand verarbeitet werden. Auf Letzteres kann man schließen, da die Materialien im Verbund eine ausgesprochen homogene Struktur zeigen, die nach meinen Erfahrungen nur durch die Verarbeitung im nassen Zustand erreicht werden kann. Ob das Material feucht gesammelt wurde oder ob die Tiere es während der Konstruktion mit Flüssigkeit benetzen, konnte beim Bau von Gründungsnestern bei *Polyrhachis* nicht geklärt werden. Jedoch erkennt man unter dem Binokular, dass das aufgesetzte Material an den Ansatzstellen am Blatt teilweise mit einer dünnen, transparenten und Licht reflektierenden Schicht überzogen ist. In **Abbildung 4 d.** (S. 38) ist die Ansatzstelle der Nestwand am Substrat vielfach vergrößert dargestellt. Man erkennt eine geschlossene amorphe Schicht. Die Transparenz des Belages kann in der REM-Aufnahme nicht dargestellt werden. Diese dünne Schicht konnte allerdings nur bei Gründungsnestern (n = 3) nachgewiesen werden; bei älteren Nestern der Untergattungen *Myrmatopa* war sie nicht mehr erkennbar (n = 5). Eine eindeutige Klärung der Herkunft und Bedeutung dieser auffällig glänzenden Schicht (eventuell Drüsensekret der Königinnen?) könnte in Zukunft jedoch nur durch die genaue Beobachtung und experimentelle Analyse bei der Konstruktion eines Gründungsnestes erreicht werden. RAPP (1984) konnte beobachten, dass die Arbeiterinnen von *Polyrhachis muelleri* bei der Reparatur von Nestern farblose Flüssigkeitstropfen aus dem Gaster absonderten und damit das Baumaterial benetzten. Über die Zusammensetzung und genaue Herkunft (Rektum oder Dufour-Drüse) dieser Flüssigkeit gibt es keine Angaben. Die Beobachtungen unterstützen jedoch die oben dargestellte Annahme, dass zumindest einige Arten der Gattung *Polyrhachis* außer Larvalseide auch körpereigene Klebesubstanzen zur Befestigung von Fremdmaterialien am jeweiligen Nestsubstrat verwenden könnten.

Selten wurden von den koloniegründenden Weibchen in diesem frühen Stadium Blatthaare eingearbeitet (max. Länge: 0,3 cm, z. B. *Polyrhachis* sp. 28). Die Grundform des neuen Nestes war rund bis oval (**Abbildung 5 a.**, S. 39). Gründungsnester hatten eine Größe von etwa 1 cm x 1 cm x 1 cm (+/-0,5 cm, n = 15, **Tabelle 5**, S. 35). Das einzelne Einstiegsloch befand sich immer an der Oberseite des Nestes.



**Abbildung 3:** Beispielhafte Darstellung der Einzelschritte bei der Konstruktion eines Gründungsnestes von *Polyrhachis* (Untergattungen *Myrmhopla* und *Myrmatopa*). Längsschnitt durch ein entstehendes Nest von *Polyrhachis* sp. 1.

- Baumaterialien werden von der Königin entweder (1) seitlich der Mittelrippe (MR) oder (2) auf dem Scheitelpunkt der MR aufgesetzt. An den Ansatzstellen ist die Materialanhäufung auffällig verbreitert im Vergleich zu den seitlichen Nestmauern.
- Nachdem eine ringförmige Mauer mit einer Höhe von 3–5 mm angelegt wurde, werden die Seitenwände nach oben fortgeführt. Es entsteht ein geschlossenes Nest mit einer nach oben gerichteten Öffnung.
- Nach dem Schlüpfen der ersten Larve wird der Innenraum mit larvaler Seide ausgekleidet. Zunächst wird der Bodenbereich mit Seide überzogen und anschließend die seitlich gelegenen Ansatzstellen.
- In mehreren Arbeitsschritten wird nach und nach der gesamte Innenraum versponnen. Auf diese Weise entsteht ein völlig geschlossener Seidenmantel im Nestinneren.



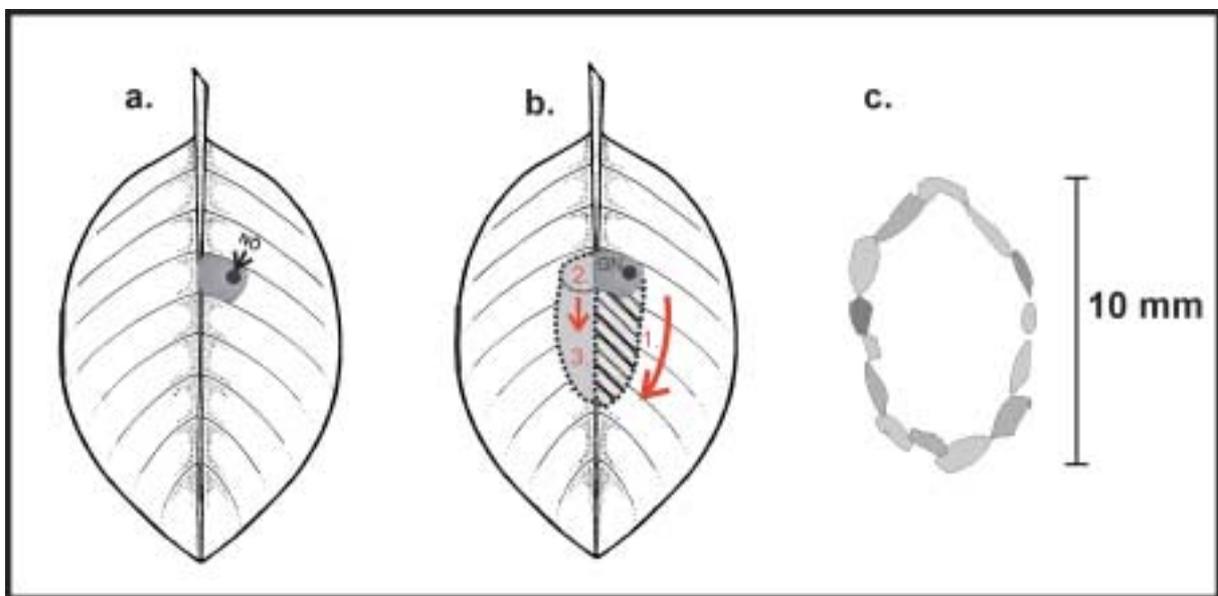
**Abbildung 4:** Innere Struktur eines Gründungsnestes von *Polyrhachis* sp. 5:

- a.) Nestkonstruktion von *Polyrhachis* (*Myrmhopla*) sp. 5, von der Blattfläche gelöst. Auf der Nestunterseite wird die dünne, geschlossene Seidenschicht sichtbar, die das Nestinnere gegen die aus Rindenfragmenten und Detritus konstruierten Seitenwände abteilt. Die Seitenwände sind an der Basis auffällig verbreitert.
- b.) REM-Aufnahme von der Unterseite der Grundmauern. Die vormals geschlossene Seidenschicht wurde zur besseren Einsicht in den Nestinnenraum bis auf einen schmalen Streifen seitlich der Ansatzstellen großräumig entfernt.
- c.) REM-Aufnahme des Nestinnenraumes. Im Anfangsstadium besteht die Seidenverkleidung hier aus einem fädigen Geflecht larvaler Seide.
- d.) REM-Aufnahme der äußeren Ansatzstellen. Die Unterseite ist durchgehend von einer amorphen Schicht überzogen. Möglicherweise handelt es sich hierbei um eine von der koloniegründenden Königin zugesetzte Flüssigkeit, die aushärtet und das ursprüngliche Material am Substrat fixiert.
- e.) REM-Aufnahme der geschlossenen Seidenschicht im Bodenbereich des Gründungsnestes. Diese Schicht wird von der Königin schon im frühen Stadium mit Hilfe der ersten Larve angelegt.

In allen beobachteten Fällen waren die zu Anfang aufgesetzten Materialien entweder seitlich der Mittelrippe des Nestblattes (**Abbildung 3 a.1**, S. 37, n = 5) oder auf dem Scheitelpunkt der MR aufgeschichtet (**Abbildung 3 a.2**, n = 10). Bei den seitlich angelegten Ansatzstellen konnte die vorstehende MR (und gegebenenfalls eine abzweigende Seitenrippe) als Widerlager für die entstehenden Nestmauern genutzt werden. Die Aufschichtung der

Materialien erfolgte zu Anfang in charakteristischer Weise, indem deren schmale Breite überwiegend radial ausgerichtet wurde (n = 15, **Abbildung 5 c.**, S. 39).

Die aus diesen Baustoffen aufgeschichteten Mauern waren an den Ansatzstellen auf dem Blatt mit bis zu 0,4 cm auffällig breit (**Abbildung 3**, S. 37 & **Abbildung 4 a. & b.**, S. 38). Die durchschnittliche Stärke der seitlich nach oben führenden Wände betrug dagegen nur noch 0,1–0,2 cm (n = 15). Die ausgeprägte Verbreiterung an der Basis bot einen geeigneten Sockel für weitere Materialanhäufungen und stabilisierte die Konstruktion. In allen Gründungsnestern, in denen schon Larven geschlüpft waren, konnte Seide nachgewiesen werden. Zunächst wurde der Boden mit Seidenfäden überspannt (**Abbildung 3 c.**, S. 37). Anschließend wurde die Seide auf die Ansatzstellen der Seitenwände aufgetragen, bis auf diese Weise das gesamte Nestinnere mit feinen Seidenfäden ausgesponnen war (**Abbildung 3 d. & Abbildung 4 c.**).



**Abbildung 5:** Entwicklung und Ausbau eines Nestes bei *Polyrhachis*.

- a.) Schematische Darstellung eines Gründungsnestes von *Polyrhachis* auf der Blattunterseite. Das neue Nest war seitlich der MR angebracht und hat immer eine einzige Nestöffnung (**NÖ**). Nestmaße: 1 cm x 1 cm x 1 cm.
- b.) Das von dem koloniegründenden Weibchen angelegte Gründungsnest (**GN**) wird später von den Arbeiterinnen zunächst (**1**) seitlich der MR in longitudinaler Richtung ausgebaut. Danach (**2**) kommt es zu einer Verbreiterung des Nestes über die MR in Höhe der ursprünglichen Gründungskammer. Abschließend (**3**) wird das Nest zur Blattspitze hin vergrößert. Dabei werden bei allen Nestvergrößerungen zuerst verschiedene Fremdmaterialien aufgeschichtet und danach, mit Hilfe der Larven, der Innenraum mit einer geschlossenen Seidenschicht überzogen.
- c.) In einem Gründungsnest von *Polyrhachis* sind die Baumaterialien zu Anfang überwiegend in radialer Richtung auf der Blattunterseite ausgerichtet.

In weiteren Arbeitsschritten wurde die geschilderte Vorgehensweise wiederholt, bis das gesamte Nestinnere mit einem feinen geschlossenen Seidenhäutchen ausgekleidet war. Im Endstadium konnte man eine durchgehend flächige, puppenhautähnliche Seidenschicht erkennen (**Abbildung 4 a.**, S. 38). Der weitere Ausbau eines Nestes durch die Arbeiterinnen erfolgte in der Regel durch eine sukzessive Vergrößerung des Nestbaus in longitudinaler Richtung zur Blattspitze hin (**Abbildung 5 b.**), wobei zum Teil die bestehenden Nestwände abgetragen und die anfallenden Materialien in die neuen Nestmauern integriert wurden.

### 3.3.2 *Camponotus (Karavaievia)*

In der Paläotropis ist die Fähigkeit zur Konstruktion von Webenestern innerhalb der artenreichen Gattung *Camponotus* auf die Mitglieder der Untergattung *Karavaievia* beschränkt. Die Arten dieser Untergattung bilden große Kolonien mit teilweise mehr als 500 Einzelnestern (z. B. *C. (K.) texens*). Die weitgehend monomorphen Arbeiterinnen verhalten sich Eindringlingen gegenüber äußerst aggressiv und verteidigen ihre großräumigen Territorien sehr effektiv. In den ersten Beschreibungen von *Karavaievia*-Arten fehlen Angaben zur Verwendung von larvaler Seide bei der Nestkonstruktion. VIEHMEYER (1915) erwähnt lediglich, dass *C. (K.) dolichoderoides* var. *overbecki* in Kartonnestern lebt, die auf der Blattunterseite angelegt sind.

Aus der Untergattung *Karavaievia* wurden bislang 13 Arten beschrieben (DUMPERT et al. 1995). Außer den in **Tabelle 6** (S. 41) aufgeführten Arten sind noch neun weitere *Karavaievia*-Arten bekannt: *C. (K.) gentingensis* und *C. (K.) orinus* aus West-Malaysia sowie *C. (K.) striatipes* aus West-Malaysia und Sabah. Dazu kommen die Anfang des Jahrhunderts beschriebenen Arten *C. (K.) exsectus*, *C. (K.) dolichoderoides* und *C. (K.) overbecki* (EMERY 1900, S. 709, FOREL 1911, VIEHMEYER 1915, DUMPERT 1985), die allerdings alle seit ihrer Erstbeschreibung nicht wieder gefunden werden konnten (K. DUMPERT pers. Mitt.). Schließlich wurden unlängst drei neue *Karavaievia*-Arten in Südthailand entdeckt, die in Kürze beschrieben werden (DUMPERT et al. in Vorbereitung).

Neben der taxonomisch noch nicht bearbeiteten *C. (K.)* sp. 1 (DUMPERT et al. in Vorbereitung) wurden drei weitere Arten (*C. (K.) belumensis*, *C. (K.) micragyne* und *C. (K.) nigripes*) im Rahmen der vorliegenden Dissertation neu entdeckt und erste Ergebnisse zu ihrer Verbreitung und Biologie publiziert (DUMPERT et al. 1995). Im Folgenden werden die Nestbauten der entdeckten Arten kurz dargestellt. Für eine genaue Beschreibung des Bauverhaltens in der Untergattung *Karavaievia* siehe MASCHWITZ et al. (1985).

#### 3.3.2.1 Trophobionten

Bis auf die Ausnahme von *C. (K.) gombaki*, die Margarodidae außerhalb der Nestbauten pflegte, wurden in den Nestern aller entdeckten *Karavaievia*-Arten Trophobionten gefunden (**Tabelle 6**). Es handelte sich dabei stets um Vertreter der Familie Coccidae. Auffälligerweise war dabei *Paralecanium* sp. 1 (Coccidae) besonders häufig in den Nestern verschiedener *Karavaievia*-Arten anzutreffen (siehe **Fußnote 1**, S. 41). Diese Tiere waren assoziiert mit *C. (K.) texens* in West-Malaysia (Sg. Terkala) und Sumatra (Ketambe), mit *C. (K.) melanus* in Sumatra (Ketambe) sowie mit *C. (K.) micragyne* in West-Malaysia (Sg. Terkala) und mit *C. (K.)* sp. 1, ebenfalls in West-Malaysia (Sg. Terkala). Möglicherweise ist *Paralecanium* sp. 1 in den Untersuchungsgebieten Ketambe (Sumatra) und am Sg. Terkala (West-Malaysia) besonders häufig. In den Nestern anderer Freinestbauer aus unterschiedlichen Gattungen wurden diese Cocciden bis jetzt allerdings noch nicht gefunden.

**Tabelle 6:** Entdeckte und bearbeitete Arten der *Camponotus*-Untergattung *Karavaievia* in SO-Asien.  
 \*) Trophobionten im Nestinneren vorgefunden<sup>1</sup>.

| Unterfamilie:<br>Formicinae   | Fundorte      |         |        | Substrat-<br>typen |                  | Koloniestruktur           |   | Architektur     |           |             |                |
|-------------------------------|---------------|---------|--------|--------------------|------------------|---------------------------|---|-----------------|-----------|-------------|----------------|
|                               | West-Malaysia | Sumatra | Borneo | Zwisch. Blättern   | Blatt-Unterseite | Anzahl Pavillons          | Trophobionten *<br>Familie (Gattung, Art)   | Koloniegründung | Gekammert | Ungekammert | Seidenschlauch |
| Art (Anzahl Funde)            |               |         |        |                    |                  |                           |   |                 |           |             |                |
| <i>C. (K.) asli</i> (2)       | ●             |         |        | ●                  | ●                | >60<br>>50                | <u>Coccidae</u>                             |                 |           | ●           |                |
| <i>C. (K.) belumensis</i> (2) | ●             |         |        | ●                  | ●                | 15<br>>25                 | <u>Coccidae</u> , <i>Coccus viridis</i>     |                 | ●         | ●           |                |
| <i>C. (K.) gombaki</i> (1)    | ●             |         |        |                    | ●                | >70                       | —   |                 | ●         |             |                |
| <i>C. (K.) melanus</i> (3)    |               | ●       | ●      | ●                  | ●                | 1x 1<br>2x >20            | <u>Coccidae</u> , <i>Paralecanium</i> sp. 1 | ●               | ●         | ●           | ●              |
| <i>C. (K.) micragyne</i> (3)  | ●             | ●       |        | ●                  | ●                | 1x3<br>1x>60<br>1x>40     | <u>Coccidae</u> , <i>Paralecanium</i> sp. 1 |                 | ●         |             |                |
| <i>C. (K.) nigripes</i> (3)   | ●             | ●       |        | ●                  | ●                | 1x1<br>2x2                | <u>Coccidae</u>                             |                 |           | ●           |                |
| <i>C. (K.) texens</i> (4)     | ●             | ●       |        |                    | ●                | 1x 22<br>2x>200<br>1x>500 | <u>Coccidae</u> , <i>Paralecanium</i> sp. 1 |                 |           | ●           | ●              |
| <i>C. (K.)</i> sp. 1 (1)      | ●             |         |        | ●                  | ●                | >200                      | <u>Coccidae</u> , <i>Paralecanium</i> sp. 1 |                 |           | ●           |                |

### 3.3.2.2 Nestbeschreibungen ausgewählter *Karavaievia*-Arten

#### *Camponotus (K.) asli*

Zwei Kolonien von *C. (K.) asli* wurden in Belum (Perak) gefunden. Die Kolonien waren jeweils über zwei angrenzende Nestbäume in einer Höhe zwischen 4–15 m verteilt. Die nicht in Kammern unterteilten Nester von *C. (K.) asli* waren überwiegend auf der Blattunterseite angelegt (n = 108). Lediglich zwei Nester konnten entdeckt werden, die zwischen Blätter gebaut waren. Die Pavillons hatten eine sehr unterschiedliche Größe (5–25 cm x 2–8 cm). Sie waren in der Regel über die Mittelrippe gebaut und beherbergten im Inneren ausnahmslos Cocciden. Die seidige Innenfläche erstreckte sich lediglich auf die aus Detritus konstruierten Seitenwände. Auf der Blattfläche fand sich keine Seide.

<sup>1</sup> Die gesammelten Trophobiosepartner wurden von H. P. HECKROTH auf Familienniveau bestimmt. Mit Hilfe des Cocciden-Spezialisten M. WILLIAMS (USA) konnten einige der Trophobionten bis zur Art bestimmt werden, die Determination der restlichen Arten steht jedoch noch aus. Über die Qualität der Beziehungen zwischen *Paralecanium* sp. 1 mit Arten der *Camponotus*-Untergattung *Karavaievia* kann daher noch keine abschließende Aussage getroffen werden.

### *Camponotus (K.) belumensis*

Die Art *C. (K.) belumensis* wurde in Belum (Kolonie 1) und in der Gegend des GFSC (Kolonie 2) gefunden. Die durchschnittliche Pavillongröße betrug 7,2 cm (max.: 22 cm) x 2 cm (max.: 5,5 cm) (n = 35). Die zwischen oder unter Blättern angelegten Nester waren immer über die Mittelrippe gebaut. Sie bestanden im Inneren aus einem dünnen Seidenüberzug, der entlang der Seitenwände angebracht war, wobei der Boden (bei Nestern zwischen Blättern auch die Oberseite) ausgespart blieb. Die Außenseite war von Rindenteilchen und Detritus bedeckt. Etwa 75 % der Nester bestanden aus nur einer Kammer ohne eine zusätzliche Unterteilung im Inneren. Die restlichen Nester waren in maximal zwei Kammern unterteilt. Auf dem gleichen Nestbaum wie Kolonie 1 nistete auch die feinstbauende *Technomyrmex* sp. 7 (**Kapitel 3.3.4**, S. 68 ff.).

### *Camponotus (K.) gombaki*

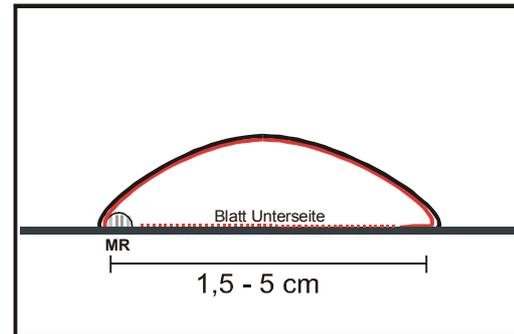
Die Kolonie von *C. (K.) gombaki* konnte auf einem 6 m hohen Baum (*Quercus* sp.) entdeckt werden. Sie verteilte sich auf ca. 70 Einzelnester, die bis auf wenige Ausnahmen zwischen zwei frische Blätter gebaut waren. Nur 5 Nestbauten wurden zwischen vertrockneten Blättern gefunden. Der Abstand zwischen den dach- bzw. bodenbildenden Blättern betrug maximal 5 mm, meist jedoch nur 1–2 mm. Der verbleibende Spalt war mit Seide verbaut, auf deren Außenseite zusätzlich feinstes Pflanzenmaterial eingearbeitet war. Die Blattflächen im Nestinneren waren bei *C. (K.) gombaki* nicht mit Seide überzogen. Ein bis zwei 3 mm große Öffnungen dienten als Eingänge. Das größte Nest hatte die Maße 6,5 cm x 3,5 cm x 0,5 cm und bestand aus drei unterschiedlich großen Kammern (1,2 cm x 3 cm; 3,5 cm x 2,2 cm und 1,4 cm x 2 cm), die über 3 mm breite Durchlässe miteinander verbunden waren. Es wurden aber auch sehr viel kleinere Nester (1 cm x 1 cm) gefunden. Nicht jedes Nest war gekammert; auch größere Bauten konnten nur aus einem Raum bestehen. In den im Vergleich mit *C. (K.) texens* wesentlich kleineren Nestern konnten keine Schildläuse festgestellt werden. Bei dieser Art wurden die Trophobionten ohne Pavillonüberbauung außerhalb des Nestbereichs unter Blättern und an dünnen Seitentrieben gehalten. Im vorliegenden Fall wurden von den Arbeiterinnen Trophobionten der Familie Margarodidae besucht.

### *Camponotus (K.) nigripes*

Von der Art *C. (K.) nigripes* wurden im Verlaufe der Untersuchung drei unvollständige Kolonien gefunden; eine ungeflügelte Königin war in keinem Fall dabei. Die ungekammerten Nester dieser Art werden sowohl zwischen als auch auf der Unterseite von Blättern angelegt. Nester auf der Blattunterseite waren seitlich entlang der MR ausgerichtet. Die Seidenverwendung beschränkte sich auf die Nestmauern; der Nestboden war nie mit Seide überzogen. Die Maße der 5 bearbeiteten Pavillons variierten (5–10 cm x 3–4 cm x 0,5–1 cm). In allen Nestern konnten Cocciden nachgewiesen werden.

*Camponotus (K.) texens*

Diese *Karavaievia*-Art wurde am häufigsten gefunden. Die Kolonien nisteten in Höhen zwischen 3 bis 15 m. Alle untersuchten Nester von *C. (K.) texens* bestanden aus einer einzelnen Kammer und waren auf der Blattunterseite angelegt. Vereinzelt wurden auch zwei Nestbauten auf demselben Blatt angebracht, die keine direkte Verbindung zueinander hatten. Im Allgemeinen fand sich jeweils ein 5 mm großes Eingangsloch, entweder in Richtung Blattspitze oder Blattstiel



**Abbildung 6:** Nestbau bei *C. (K.) texens*. Baumaterialien werden auf der gegenüberliegenden Seite der Mittelrippe (MR) angesetzt.

ausgerichtet. Die Nestbauten zeigten sehr variable Ausmaße (3–25 cm x 1,5–5 cm x 1–2 cm, n = 200). Im Inneren fanden sich in allen untersuchten Fällen Cocciden, die entlang der Mittelrippe und an eventuell im Nestinneren zu findenden Seitenrippen angesetzt waren. Die Nester bestanden aus einem dünnen Seidengeflecht, das von außen mit kleinen Rindenteilchen des Nestbaumes und Detritus bedeckt war. Die Ansatzstellen des Seidengewebes befanden sich in der Regel auf der dem Nestbau gegenüberliegenden Seite der Mittelrippe (**Abbildung 6**). Von 200 eingehend untersuchten Nestbauten waren bei 78 die Blattunterseiten bis auf die Seiten- und Mittelrippen durchgehend mit Seide bedeckt. Bei 62 Nestern waren nicht mehr als 50 % der Blattfläche überspannt und bei 60 Nestern war die Blattfläche ohne Seidenüberzug. Daraus lässt sich ableiten, dass bei *C. (K.) texens* zunächst die seitlichen Nestpartien aus Seide konstruiert werden und erst später der Bodenbereich mit Seide ausgekleidet wird. In einigen Nestern konnten Fragmente leerer Puppenhüllen an der Innenfläche des geschlossenen Seidenüberzuges entdeckt werden, was auf ein Recycling von Seidenresten schließen lässt. Das Webeverhalten von *C. (K.) texens* wurde von MASCHWITZ et al. (1985) im Detail untersucht.

*Camponotus (K.)* sp. 1

Eine große Kolonie (>200 Nester) der bislang unbeschriebenen *C. (K.)* sp. 1 wurde in West-Malaysia (Sg. Terkala) gesammelt. Die Art besiedelte drei eng beieinander stehende Bäume in 2–10 m Höhe. Von 200 untersuchten Nestern waren 68 % zwischen lebenden Blättern angelegt. In allen Fällen konnten Trophobionten nachgewiesen werden, und zwar sowohl auf der Blattunter- als auch auf der Oberseite. Nester unter Blättern waren seitlich entlang der MR ausgerichtet und hatten die Maße 5–12 cm x 3–5 cm x 1–1,5 cm.

### 3.3.2.3 Koloniegründungen

#### *Camponotus (K.) melanus*

Von *C. (K.) melanus* wurden eine Gründungskolonie in Poring (Sabah) und zwei weitere Kolonien in Ketambe (Sumatra) bearbeitet. Die Nester ausgewachsener Kolonien hatten die Maße 2,5–12,5 cm x 2–5 cm. Sie sind meist an der Blattbasis über die Mittelrippe gebaut. Man findet Nestbauten sowohl zwischen als auch unter Blättern; ein einzelnes Nest wurde auf der Oberfläche eines Zweiges angelegt. Ohne Ausnahme waren Nester zwischen Blättern in 2–3 Kammern unterteilt, Bauten unter Blättern zeigten dagegen keine räumliche Unterteilung. Trophobionten (Cocciden) wurden nur in 5 % der bearbeiteten Pavillons nachgewiesen. Die Cocciden saßen nicht nur an den Blattrippen, sondern waren im gesamten Nestinneren verteilt. Von 41 untersuchten Nestkonstruktionen waren bei 35 neben den Seitenwänden auch die Blattflächen mit Seide überzogen. Als Folge daraus waren in zwei Nestern die Cocciden komplett von einem dünnen Seidenhäutchen bedeckt und konnten von den *C. (K.) melanus*-Arbeiterinnen nicht gemolken werden.

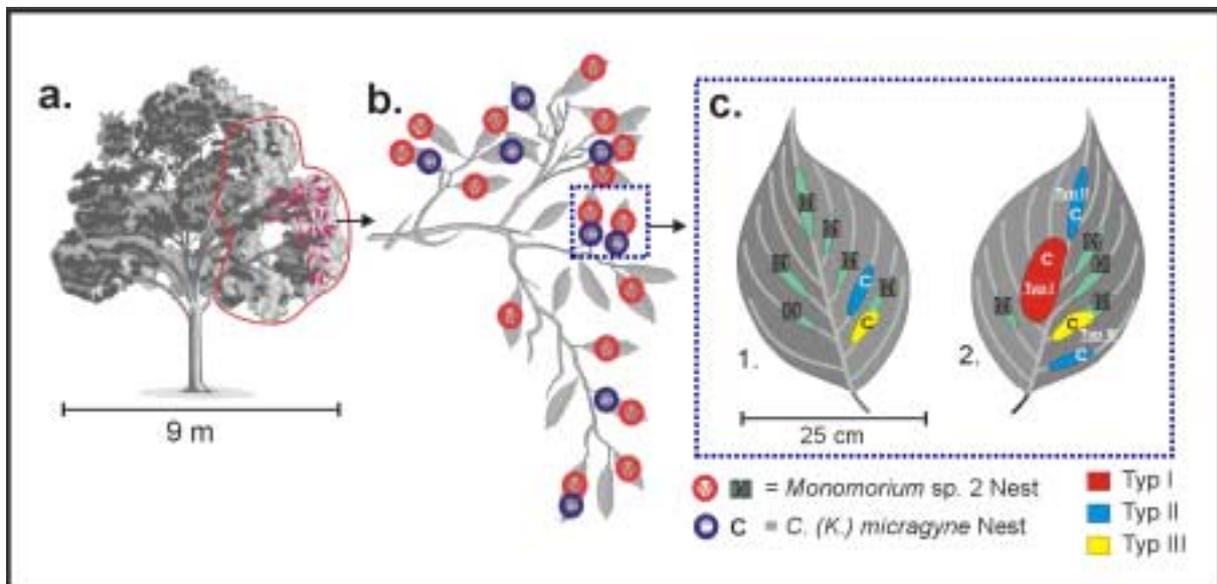
Das entdeckte Gründungsnest von *C. (K.) melanus* mit den Maßen 1,8 cm x 4 cm x 1,5 cm war in 3 m Höhe auf der Unterseite eines Blattes seitlich der MR angebracht. Es handelte sich eindeutig um ein ursprünglich von *Monomorium* sp. (Myrmicinae) angelegtes Nest, das von der *C. (K.) melanus* Königin übernommen worden war. Auf demselben Nestbaum fanden sich verteilt auf eine Fläche von ca. 3 m<sup>2</sup> in 2,5–4m Höhe zusätzlich 8 Nester von *Monomorium* sp. 1 (**Kapitel 3.3.7**, S. 118). Diese sind in der Regel als röhrenförmige Gebilde seitlich der MR angebracht. Der Abstand des Gründungsnestes zum nächsten *Monomorium*-Nest betrug 30 cm. Das *C. (K.) melanus*-Nest unterschied sich architektonisch und in der Zusammensetzung der verwendeten Baumaterialien nur dadurch von den *Monomorium* Nestern, dass es ausladender über die MR angelegt und mehr als doppelt so hoch ausgebaut war (Höhe des Nestbaus von *Monomorium* sp. 1 = 0,4 cm). Im Inneren befanden sich neben der Königin noch 9 Eier und 7 Larven sowie Cocciden (*Coccus hesperidum* Linnaeus) auf der MR. Zum Zeitpunkt der Entdeckung befanden sich keine Arbeiterinnen von *Monomorium* sp. 1 im Gründungsnest. Die auf dem Blatt der Nestpflanze (*Aporosa* sp., Euphorbiaceae) zahlreich wachsenden Trichome waren im Nest entfernt und in die Seitenwände eingearbeitet worden. Die Innenseite war mit einem dichten Pilzmyzel überwuchert. Seidenfäden waren in diesem frühen Stadium noch nicht verwendet worden. Der Bau zeigte bis auf die genannte ungewöhnliche Vergrößerung keinerlei Unterschiede zu den benachbarten *Monomorium*-Nestern.

Es sei erwähnt, dass die Myrmicinengattung *Monomorium* einen für die arborealen, freinistenden Arten dieser Gattung typischen Baustil verfolgt, der sich von allen anderen in dieser Untersuchung bearbeiteten Nesttypen grundlegend unterscheidet (vgl. **Kapitel 3.3.7**, S. 118.). Daraus lässt sich schließen, dass die entdeckte *C. (K.) melanus*-Königin im vorliegenden Fall in ein bereits bestehendes Nest von *Monomorium* sp. 1 eingedrungen ist und zumindest zu Anfang die *Monomorium*-Arbeiterinnen den Nestbau entsprechend den Raumbedürfnissen der wesentlich größeren Königin ausgebaut haben. Die in den von den

Myrmicinen bewohnten Nestern gefundenen Cocciden (*Coccus hesperidum*) gehören zur selben Art wie jene aus dem *C. (K.) melanus*-Nest (M. WILLIAMS, pers. Mitt.).

### *Camponotus (K.) micragyne*

*C. (K.) micragyne* wurde erstmalig in Belum (West-Malaysia) entdeckt. Es handelte sich um lediglich drei Nester ohne eine ungeflügelte Königin, aber mit Alaten. Demzufolge konnte vermutlich nur ein Teil der Kolonie gesammelt werden. Die Nestbauten (>40) einer vollständigen Kolonie wurden in Ketambe (Sumatra) bearbeitet. Die entdeckten Nester waren meist in 2–3 Kammern unterteilt (n = 40). Sie waren entweder unter (15) oder zwischen (25) Blättern angelegt. Im letzteren Fall waren die Nester auffällig niedrig (max.: 0,5 cm). Die zwischen den Blättern verbleibenden Spalten waren mit Seide verschlossen, die Ober- bzw. Unterseite des Nestinneren war dagegen seidenfrei.



**Abbildung 7:** Verteilung von Nestbauten der Ameisenarten *C. (K.) micragyne* und *Monomorium sp. 2*. a.) Nistbereich auf dem Nestbaum. b.) Anordnung von Teilnestern der beiden Arten auf einem Ast. c.) gemeinsame Nutzung einzelner Blätter und Nestbauten.

Es wurden sowohl trockene als auch frische Blätter genutzt. Der häufigste Nesttyp war als schmales Gebilde seitlich der MR angelegt (Maße: 5–11 cm x 1–3 cm x 0,5–1,2 cm, n = 45). In allen Nestern wurden Cocciden gehalten (siehe **Fußnote 1**, S. 41).

Ein völlig anderes Bild hinsichtlich der Nestarchitektur zeigte sich bei der zweiten entdeckten *C. (K.) micragyne*-Kolonie in Sumatra (Ketambe). Diese Kolonie wurde zusammen mit *Monomorium sp. 2* auf dem gleichen Nestbaum gefunden. In einer Höhe von 2–5 m siedelten beide Kolonien auf einem ca. 14 m<sup>2</sup> großen Bereich. Die *Monomorium*-Kolonie verteilte sich auf 40 Nestbauten. *C. (K.) micragyne* besiedelte zehn Nester exklusiv und konnte darüber hinaus in vier Nestern der benachbarten *Monomorium sp. 2* gefunden werden (**Abbildung 7 a.–c.**, S. 45). Zwei grundsätzlich verschiedene Nesttypen wurden ausschließlich von *C. (K.) micragyne* bewohnt, in denen sich neben Arbeiterinnen auch Alate und verschiedene Brutstadien sowie eine vergleichsweise geringe Anzahl von Cocciden befanden.

**Typ-I-Nester** (n = 3) (**Abbildung 7 c.**) waren ausladend seitlich der MR angelegt und hatten die Maße 4–10 cm x 2–5 cm x 0,5–1,5 cm mit jeweils einem 2,5 mm breiten Eingang. Die Seidenverwendung beschränkte sich in zwei Nestern auf die seitlichen Bereiche der Konstruktion. Im dritten gefundenen Nest kam noch eine das Nest in zwei Kammern unterteilende Zwischenwand hinzu, die beidseitig mit Seide überzogen war. In alle Nester war zusätzlich noch großflächig feines Pflanzenmaterial eingearbeitet.

Im Gegensatz dazu waren **Typ-II-Nestbauten** (n = 7) (**Abbildung 7 c.**) als vergleichsweise schmale Objekte (5–9 cm x 1–1,5 cm x 0,5–1,5 cm) seitlich der MR oder von SR angeordnet und nie unterteilt. Die Innenseite dieser Nester war unregelmäßig mit Seide überzogen. Auf der Außenseite bestanden sie überwiegend aus Trichomen, die von der Blattfläche stammten. Die Trichome waren durchgehend von einem Pilzgeflecht durchwuchert. Die Nestbauten vom **Typ II** entsprachen damit bis auf die Maße der Nesthöhe exakt den von *Monomorium* konstruierten Nestern (siehe **Kapitel 3.3.7.1.3**, S. 122); Arbeiterinnen der Myrmicinen konnten allerdings in diesen Nestern nicht gefunden werden.

Ein dritter Nesttyp (**Typ III, Abbildung 7 c.**) wurde von beiden Ameisenarten bewohnt. Dieser entsprach architektonisch und in der Verwendung der Nestbaumaterialien dem **Typ II**. Hier besiedelten den Großteil des vorhandenen Nestraums viele *Monomorium*-Arbeiterinnen mit Brut. An einem Ende von zwei der länglich schmalen *Monomorium*-Nester konnten jeweils zwei bis fünf *C. (K.) micragyne*-Arbeiterinnen sowie Larven und Alate dieser Art gefunden werden. In diesen Bereichen waren die Seitenwände bis weit in den von *Monomorium* bewohnten Bereich innen unregelmäßig mit Seide überzogen. Eine bauliche Abgrenzung innerhalb des Nestes in Form einer Querwand konnte nicht festgestellt werden. Während einer längeren Beobachtungsphase an einem vorsichtig partiell geöffneten Nest waren keine auffälligen Interaktionen zwischen den Mitgliedern der beiden Arten zu sehen. Als Folge einer massiven Störung durch die weitgehende Entfernung des Nestmaterials und Offenlegung des Nestinneren liefen die Arbeiterinnen beider Kolonien jedoch aufgeregt umher. Dabei kam es zu heftigen Attacken der *Monomorium*-Arbeiterinnen gegen die wenigen *C. (K.) micragyne*-Arbeiterinnen. Die Myrmicinen verbissen sich insbesondere in die Beine der *Camponotus*-Arbeiterinnen und versuchten, sie auf die für viele Ameisen typische Weise, auf den Boden zu drücken und zu strecken (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Kurze Zeit nach der Störung konnten keine Aggressionen mehr festgestellt werden.

Der Koloniegründungsmodus von Arten der *Camponotus*-Untergattung *Karavaievia* war bislang völlig unbekannt. Während man Gründungsnester der seidenwebenden Arten aus der Gattung *Polyrhachis* (**Kapitel 3.3.1.2**, S. 35) und von *Oecophylla smaragdina* (eigene Beobachtungen, PEETERS & ANDERSEN 1989) schon mehrfach finden konnte, wurden neue Nester bei *Karavaievia* noch nicht entdeckt. Außer den hier für *C. (M.) melanus* und *C. (M.) micragyne* vorgestellten Koloniegründungen in den Nestern einer Art der Gattung *Monomorium* konnten bei zwei kürzlich neu entdeckten *Karavaievia*-Arten ebenfalls gründende Königinnen und Arbeiterinnen in Nestern einer *Monomorium* sp. in West-Malaysia gefunden werden (DUMPERT et al. in Vorbereitung). In beiden Fällen waren keine Arbeiterinnen der Myrmicinen mehr im Gründungsnest. Die Feinanalyse der Nestbauten ergab aber zweifelsfrei, dass diese zuvor von *Monomorium* angelegt und besiedelt waren.

Aus den vorgestellten Resultaten lässt sich schließen, dass wenigstens einige Arten der Untergattung *Karavaievia* während der Zeit der Koloniegründung auf die Hilfe anderer Ameisenarten angewiesen sind. Ein solcher Koloniegründungsmodus ist in den gemäßigten Breiten häufig und wird als „Temporärer Sozialparasitismus“ bezeichnet. Nach den Ausführungen von EMERY (1909) sind dabei Wirt und Sozialparasit immer nahe verwandt. Diese als „Emery’s rule“ (LE MASNE 1956) zitierte Regel findet man in der Tat bei vielen sozialparasitischen Beziehungen der gemäßigten Breiten; sie trifft allerdings längst nicht für alle Wirte und Parasiten zu (BUSCHINGER 1970).

MASCHWITZ et al. (2000) konnten kürzlich zeigen, dass auch in den Tropen sozialparasitische Beziehungen zwischen Angehörigen verschiedener Unterfamilien existieren. Eine Koloniegründung in den Nestern fremder Ameisenarten, wie sie möglicherweise die beiden hier vorgestellten *Karavaievia*-Arten zeigen, ist bis jetzt für die Tropen noch nicht bekannt.

### 3.3.3 *Camponotus (Myrmotarsus)*

In der Paläotropis waren von der Gattung *Camponotus* bislang einzig die Arten der Untergattung *Karavaievia* bekannt, die Freinester aktiv und unabhängig von vorhandenen Höhlungen anlegen können (siehe **Kapitel 3.3.1.1**, S. 31). Im Verlauf der vorliegenden Untersuchung wurde eine weitere Art der Gattung *Camponotus* entdeckt, die große Freinester auf Stämmen und Ästen von Bäumen konstruiert<sup>2</sup>. Mit dem Bestimmungsschlüssel von FOREL (1911) konnte die Art der Untergattung *Myrmotarsus* zugeordnet werden<sup>3</sup>. Die Untersuchungen zum Verhalten und eine morphometrische Analyse von Arbeiterinnen und weiblichen Geschlechtstieren zeigten keine signifikanten Unterschiede zwischen den entdeckten *Myrmotarsus*-Kolonien, die eine Aufteilung in mehrere Arten rechtfertigen würden. Es kann daher davon ausgegangen werden, dass es sich bei den untersuchten Tieren um nur eine Art der Untergattung *Myrmotarsus* handelt, die im Folgenden als *C. (Myrmotarsus)* sp. 1 bezeichnet wird.

*C. (Myrmotarsus)* sp. 1 ist eine monogyne, polymorphe, aus mindestens 4 distinkten Größenklassen (Minis, Medias, Majors und Supermajors) bestehende und auffällig aggressive Ameise. Die Art bildet sehr große Kolonien, die sich auf mehrere Nestbäume erstrecken können. Die volkreichste entdeckte Kolonie verteilte sich auf mindestens 86 Einzelnester, die über ein Tag und Nacht belaufenes Wegesystem miteinander in Verbindung standen. Zusätzlich legten die Tiere ausgedehnte Fouragierwege zu abseits der Nester gelegenen Trophobiosestellen an. Das von einer einzelnen Kolonie genutzte Areal konnte bis zu 380 m<sup>2</sup> betragen. Auf älteren Nestern von *C. (M.)* sp. 1 wuchsen immer epiphytische Pflanzen, deren stabilisierendes Wurzelsystem die Nestanlagen durchdrang.

Der erste, der diese Form einer Ameisen-Epiphyten-Assoziation in der Neotropis entdeckte, war der deutsche Naturforscher ERNST ULE (1901); er führte dafür den Begriff „Ameisengärten“ ein.

Der Terminus „Ameisengarten“ wird derzeit verwendet für eine Assoziation von Ameisen und einer taxonomisch diversen Gruppe von Angiospermen, die in arborealen Kartonnestern von Ameisen wachsen (bzw. in deren Wurzelbereich Ameisen nisten) und deren Samen von den assoziierten Ameisen verbreitet werden. Nach den Vorstellungen von ULE (1904, 1905) tragen Ameisen die Samen der beteiligten Epiphyten in vorhandene Nester ein, wo die Pflanzen dann von den Tieren kultiviert werden. WHEELER (1921) widersprach dieser Darstellung. Nach seiner Meinung wachsen zuerst die Epiphyten, und erst später gründet eine Ameisenkönigin ein Nest im Wurzelsystem der Pflanzen. Die nachfolgende Auswertung der Ergebnisse konzentriert sich auf die Klärung der Frage, wie ein Ameisengarten entsteht. Besonders geachtet wurde daher auf das Nestbauverhalten der Ameisen sowie die Rolle der Epiphyten bei der Neststabilisierung.

<sup>2</sup> In der Zwischenzeit konnte eine weitere Art der Gattung *Camponotus* entdeckt werden, die ähnlich wie *C. (M.)* sp. 1 Ameisengärten anlegt, sich aber morphologisch eindeutig von dieser unterscheiden lässt (E. KAUFMANN, M. WERNER, pers. Mitt.).

<sup>3</sup> Die Untergattung *Myrmotarsus* umfasst 12 Arten (BOLTON 1995). Eine eindeutige Artbestimmung ist mit der vorhandenen Literatur nicht möglich, da der Schlüssel insbesondere auf unterschiedlichen Farbmerkmalen der verschiedenen Arten beruht. Die entdeckten Kolonien der Untergattung *Myrmotarsus* zeigten jedoch keine einheitliche, dem Bestimmungsschlüssel entsprechende Farbgebung.

### 3.3.3.1 Andere Formicinen in den Ameisengärten

Bei fast allen untersuchten Kolonien von *C. (M.)* sp.1 wurden in den Nestern und auf den Laufwegen noch weitere Ameisenarten gefunden (**Tabelle 7**, S. 50). Im gesamten Fouragiergebiet von Kolonie Nr. I waren Arbeiterinnen der Myrmicine *Crematogaster* sp. 11 zu finden. Diese Art nutzte die gleichen Laufwege zu den Trophobiosestellen und konnte auch in großer Anzahl in den Nestern von *C. (M.)* sp. 1 nachgewiesen werden. Brutstadien von *Crematogaster* sp. 11 waren jedoch niemals in den Ameisengärten zu finden. *Crematogaster* sp. 11 nistete opportunistisch in weit voneinander entfernt gelegenen, vorgefertigten Höhlungen (vgl. **Kapitel 3.3.8**, S. 129). Meist verschwanden die Arbeiterinnen in Löchern von Baumstämmen, deren Öffnungen mit einem Gemisch aus Erde und totem Pflanzenmaterial verkleinert waren. Auf diesem Material konnten in vier Fällen Pflanzenkeimlinge gefunden werden (**Abbildung 9 a.**, S. 59). *Crematogaster* sp. 11 war auch mit den Kolonien Nr. II, III, V und VIII von *C. (M.)* sp. 1 assoziiert. Die gleiche parabiotische Beziehung zwischen *C. (M.)* sp. 1 und einer weiteren *Crematogaster*-Art (*Cr.* sp. 39, vgl. **Kapitel 3.3.8**, S. 129) konnte bis auf die Kolonien IV & VII bei allen Funden von *C. (M.)* sp. 1 nachgewiesen werden (**Tabelle 7**). In allen Fällen wurden die mit groben Holzfasern und Detritus überbauten Trophobiosestellen gemeinsam von beiden Arten genutzt, wobei nie ein aggressives Verhalten gegeneinander beobachtet werden konnte. Die zwei verschiedenen *Crematogaster*-Arten nisteten dabei allerdings niemals in den Nestern von *C. (M.)* sp. 1, sondern legten eigene, nicht frei gebaute Nester an<sup>4</sup>. Davon abweichend wurden in einem Nest (n = 5) der *Camponotus*-Kolonie Nr. VII vier geflügelte Weibchen von *Crematogaster* sp. 47<sup>5</sup> gefunden. Arbeiterinnen dieser *Crematogaster*-Art kamen bei *C. (M.)* sp. 1 weder in den Nestern noch auf den Laufwegen vor. In einer völlig anderen Beziehung zu den *Camponotus*-Kolonien stehen zwei Arten der Gattung *Solenopsis* (Myrmicinae). Die Arbeiterinnen von *Solenopsis* sp. 1 und *Solenopsis* sp. 2 (**Tabelle 7**) wurden jeweils auf der Oberfläche der *Camponotus*-Nester und auch in den Brutkammern entdeckt. Die eingehende Analyse des Nestinneren zeigte, dass die winzigen Arbeiterinnen eigene Nistbereiche in den stark durchwurzelteten Außenbereichen der *Camponotus*-Nestbauten anlegen. Die *Solenopsis*-Arbeiterinnen bewegen sich „kryptisch“ innerhalb kleinster Gangsysteme im Nest von *C. (M.)* sp. 1. Auf einem im Experiment isolierten Nest konnte ich beobachten, dass die *Solenopsis* von *Camponotus* attackiert und zerbissen wurden, sobald sie auf der Nestoberfläche erschienen. Meist konnten die angegriffenen Tiere jedoch in schmale Gänge flüchten. Angebotenes Honigwasser wurde auch von *Solenopsis* genommen; welche Nahrungsressourcen sie innerhalb des Nestes hauptsächlich nutzen und ob sie, wie für andere „Diebesameisen“ der Gattung *Solenopsis* bekannt (WASMANN 1891, HÖLLDOBLER 1928), die Brut fremder Ameisen fressen, konnte nicht geklärt werden.

<sup>4</sup> Zum Phänomen der **Parabiose** zwischen Arten der Gattung *Camponotus* mit *Crematogaster* siehe **Kapitel 3.3.8**, S. 129 ff.

<sup>5</sup> Die vier Alaten ähnelten in vielen (nicht allen) morphometrischen Merkmalen der *Crematogaster* „winkleri“-Art, die aus der myrmekophytischen *Macaranga winkleri* (Euporbiaceae) in Borneo bekannt ist (A. JACOB, pers. Mitt.).

**Tabelle 7:** Fundort und Anzahl der entdeckten Nestanlagen von *Camponotus (M.)* sp. 1 und die darauf wachsenden Epiphyten sowie andere Ameisenarten auf den *C. (M.)* sp. 1 Nestern. \* Erstnachweis für Sumatra. *H. elliptica* galt in ihrem Vorkommen bislang als endemisch für die Halbinsel Malaysia (RINTZ 1978).

| Kolonie Nr | Fundort   | Anzahl Teilnester/<br>Nestbäume  | Ameisenarten  | beteiligte Epiphyten   |
|------------|---|--|---|--|
| I          | GFSC<br>(O.Lg.Pf.)<br>(W-Malaysia)                | 21 (Nestbaum 1)<br>22 (Nestbaum 2)<br>31 (Nestbaum 3)<br>12 (Nestbaum 4) | <i>C. (M.)</i> sp. 1,<br><i>Crematogaster</i> sp. 11<br><i>Solenopsis</i> sp. 1 | <i>Hoya elliptica</i> Hook (Asclepiadaceae)<br><i>Pachycentria constricta</i> Blume<br>(Melastomataceae)<br><i>Lepisorus longifolius</i> Blume<br>(Polypodiaceae)<br><i>Dendrobium</i> sp. (Orchidaceae) |
| II         | GFSC<br>(Sungai<br>Gombak)                        | >20 (Nestbaum 1)   | <i>C. (M.)</i> sp. 1,<br><i>Crematogaster</i> sp. 11                            | <i>Hoya elliptica</i> (Asclepiadaceae)<br><i>Pachycentria constricta</i> Blume<br>(Melastomataceae)  |
| III        | GFSC<br>(entlang der<br>Straße)                   | 4 (Nestbaum 1)   | <i>C. (M.)</i> sp. 1,<br><i>Crematogaster</i> sp. 11                            | <i>Hoya elliptica</i> (Asclepiadaceae)<br><i>Poikilospermum microstachys</i> Barg.-Petr.<br>(Urticaceae)   |
| IV         | GFSC<br>(U.Lg.Pf.)                                | >10 (Nestbaum 1-3)   | <i>C. (M.)</i> sp. 1,   | <i>Lepisorus longifolius</i> Blume<br>(Polypodiaceae)<br><i>Hoya elliptica</i> (Asclepiadaceae)  |
| V          | GFSC („Asli“<br>Bach)                             | 15 (Nestbaum 1-3)  | <i>C. (M.)</i> sp. 1,<br><i>Crematogaster</i> sp. 11                            | <i>Hoya elliptica</i> (Asclepiadaceae)   |
| VI         | Tanjung<br>Karang<br>(Moorwald)                   | 3 (Nestbaum 1)   | <i>C. (M.)</i> sp. 1,<br><i>Crematogaster</i> sp. 39                            | <i>Hoya elliptica</i> (Asclepiadaceae)   |
| VII        | Ulu Langat<br>(Sungai<br>Terkala, W-<br>Malaysia) | 5 (Nestbaum 1)   | <i>C. (M.)</i> sp. 1<br>4 weibl. Alate von<br><i>Crematogaster</i> sp. 47       | <i>Hoya elliptica</i> (Asclepiadaceae)   |
| VIII       | Ketambe<br>(Sungai<br>Gurah,<br>Sumatra)          | 4 (Nestbaum 1)   | <i>C. (M.)</i> sp. 1,<br><i>Crematogaster</i> sp. 11<br><i>Solenopsis</i> sp. 2 | <i>Hoya elliptica</i> (Asclepiadaceae) *<br><i>Myrmecodia</i> sp. (Rubiaceae)<br><i>Pyrossia</i> sp. (Polypodiaceae)<br><i>Dendrobium</i> sp. (Orchidaceae)  |

### 3.3.3.2 Epiphyten in den Ameisengärten

Von Epiphytenwurzeln durchwachsene Nester von *C. (M.)* sp. 1 wurden erstmalig in der Nähe des GFSC (Kolonie Nr. I, **Tabelle 7**, S. 50) gefunden. Später wurde diese Art noch an sechs Fundstellen in West-Malaysia und einmal in Sumatra entdeckt, oft entlang von Flüssen (**Tabelle 7**).

Auffälligerweise war bei allen bearbeiteten Kolonien eine einzige Art der epiphytischen Asclepiadaceen-Gattung *Hoya* (*H. elliptica*) in den Nestern zu finden. *H. elliptica* Hook hat gegenständige, elliptische Blätter (5–10 cm x 3–4,5 cm, n = 150), die am Apex und an der Basis abgerundet sind. Eine einzelne *H. elliptica*-Pflanze kann bis zu 8 m lang werden (eigene Beobachtung, **Abbildung 8**, S. 53) und dabei an mehreren, weit voneinander entfernt liegenden Nodien sehr schnell fein verästelnde, nährstoffaufnehmende Wurzeln bilden. Die Pflanze ist im Freiland von anderen Mitgliedern der Gattung *Hoya* an den im annähernd rechten Winkel von der Mittelrippe abgehenden Seitenrippen (8–10 Paare pro Blatt) gut zu unterscheiden. Zur genauen Identifikation wurden, wenn möglich, die Blüten gesammelt und mit dem Schlüssel von RINTZ (1978) die Art bestimmt. Andere epiphytische Pflanzen in den Nestern kamen nur vergleichsweise selten und unregelmäßig vor. In den vier Einzelnestern von Kolonie Nr. VIII wuchs außer *H. elliptica* und dem Farn *Pyrossia* sp. auch eine Art der Gattung *Myrmecodia* (Rubiaceae). In den im Zentrum des Hypokotyls gelegenen Kammern von *Myrmecodia* sp. konnte die einzige physogastrische *C. (M.)* sp. 1-Königin gefunden werden, während in den Außenbereichen der Pflanze neben der Ameisenbrut auch Detritus (vornehmlich Köpfe verschiedener Ameisenarten) untergebracht waren. Da sich die

Nester von Kolonie VIII auf einem einzeln stehenden Wirtsbaum verteilt, konnte hier erstmalig mit Sicherheit eine komplette Kolonie untersucht werden. Bei den anderen Funden von *C. (M.)* sp. 1 standen immer zahlreiche andere potentielle Nestbäume in unmittelbarer Nähe, auf denen vermutlich noch weitere, unentdeckte Nester angesiedelt waren (n = 147). Die Kolonie Nr. IV (**Tabelle 7**, S. 50) nistete in 10–12 m Höhe und verteilte sich auf mindestens 10 Einzelnester. Diese waren alle von *Lepisorus longifolius* (Polypodiaceae) bewachsen. Der Farn bildete ein reich verzweigtes Rhizom, das stark in die äußeren Nestbereiche hineingewachsen war (**Abbildung 9 b.**, S. 59). Bei dieser Kolonie wuchs *H. elliptica* nur in 3 von 10 Nestern. Die epiphytischen Pflanzen *Pachycentria constricta* (Melastomataceae), *Poikilospermum microstachys* (Urticaceae) und die Orchidee *Dendrobium* sp. waren in den insgesamt 147 näher untersuchten Nestern von *C. (M.)* sp. 1 nur vereinzelt vertreten (**Tabelle 7**).

### 3.3.3.3 Trophobionten

*C. (M.)* sp. 1 ernährt sich hauptsächlich von Honigtau phloemsaugender Homopteren. Die Tiere besuchen dafür sowohl Trophobionten auf den jeweiligen Nestbäumen als auch auf anderen Bäumen im Fouragiergebiet. Alle Trophobiosestellen an Zweigen und Ästen von Bäumen waren mit einem spröden Kartonmaterial überbaut (n = 22), das sich aus Holzstückchen, Erdpartikeln und Kutikularesten zusammensetzte. Im Inneren dieser Pavillons fanden sich Membraciden, Cocciden oder Pseudococciden (z. B. *Kermicus* sp.). Trophobionten wurden vereinzelt und meist in geringer Individuenzahl auch innerhalb der wurzelstabilisierten Nester gefunden (n = 6), allerdings nur an den Wurzeln der epiphytischen *Hoya elliptica* (Asclepiadaceae). *C. (M.)* sp. 1 pflegte im Nestinneren an den verschiedenen Phorophyten sowohl Pseudococciden (*Drepanococcus chiton*) als auch Cocciden (*Coccus hesperidum*, *Pulvinaria urbicola*) sowie Lecanodiaspidae (*Psoraleococcus multipori*).

### 3.3.3.4 Wie ein Ameisengarten entsteht

#### 3.3.3.4.1 Funktion der Pflanzen

Die experimentell bearbeitete Kolonie Nr. I verteilte sich auf insgesamt vier Bäume der Art *Castanopsis nephelioides* (Fagaceae) und umfasste mindestens 86 Einzelnester (**Tabelle 7**, S. 50). Zur genauen Untersuchung der Nester wurden die Nestbäume Nr. 1 (Höhe = 15 m, Umfang in 1 m Höhe = 68 cm) und Nr. 2 (Höhe = 17 m, Umfang in 1 m Höhe = 72 cm) gefällt. Von allen Nestern auf Nestbaum 2 wurden die Maße genommen, die Abstände der Nester zueinander aufgelistet und die auf den Nestern wachsenden Pflanzen bestimmt (**Tabelle 8**, S. 52). Der Epiphytenbewuchs der restlichen Nester auf den Nestbäumen 3 & 4 wurde zunächst vom Boden mit dem Fernglas determiniert, später wurden einzelne Nester von einem einheimischen Kletterer zur detaillierten Analyse gepflückt.

Nur sechs Nestanlagen auf Nestbaum 2 waren nicht von Epiphyten bewachsen. Diese hatten im Mittel die Maße 4,1 cm (s = 1,94) x 2,75 cm (s = 0,88). Auf 16 Nestern (73 %) dieser Teilkolonie wuchsen epiphytische Pflanzen. Von Epiphyten bewachsene Nester waren

auffällig größer als Nester ohne Pflanzenbewuchs ( $\bar{x} = 14 \text{ cm}$  ( $s = 8,7$ )  $\times$   $7,6 \text{ cm}$  ( $s = 6,1$ )). Dabei waren ausgewachsene Pflanzen der Asclepiadaceae *Hoya elliptica* in allen 16 Konstruktionen vertreten (**Abbildung 8** S. 53). Auf 4 Nestern kamen zusätzlich Keimlinge dieses Epiphyten vor (**Tabelle 8**, S. 52). *Pachycentria constricta* (Melastomataceae) (in Nest A) und die Orchidee *Dendrobium* sp. (in Nest N) wuchsen jeweils nur in einem einzigen Nest, der Farn *Lepisorus longifolius* in den Nestern A & P. Keine der epiphytischen Pflanzen wuchs außerhalb der Ameisennester.

Die Wuchsrichtung von *H. elliptica* konnte leicht anhand der Blattstellungen (MR der Blätter nach oben oder nach unten zeigend) und der Dicke der Internodien bestimmt werden. Es zeigte sich, dass die Pflanze jeweils aus den Nestern A & D hervorging (**Abbildung 8**, S. 53). Von diesen beiden Nestern wuchs sie entlang von Ästen und Zweigen in Richtung Baumspitze. Außerhalb der *Camponotus*-Nester konnten an den Nodien nur kurze Wurzeln (max. 0,5 cm), die in erster Linie der Befestigung der Pflanze am Phorophyten dienten, nachgewiesen werden. In den *Camponotus* Nestern wurden dagegen stark verästelnde Wurzeln von mehr als 20 cm Länge gemessen. Sobald die Triebe mit dem von den Ameisen bereitgestellten Nestsubstrat in Kontakt kommen, bildet sich ein fein verzweigtes und engmaschiges Wurzelwerk, das in kürzester Zeit den ganzen Nestbau durchdringt.

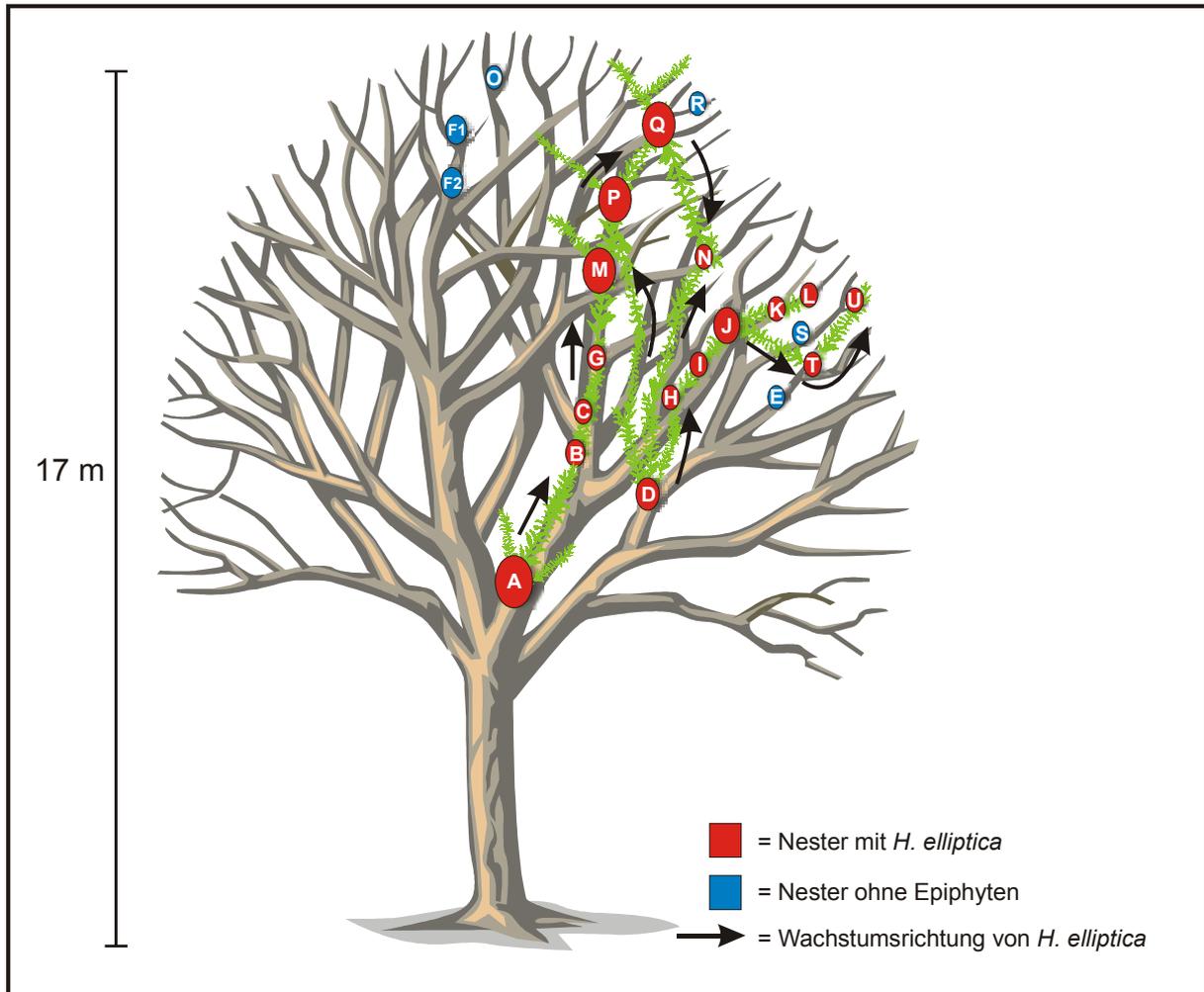
| Nest Nr.         | Länge (cm) | Breite (cm) | Wachstumsrichtung von <i>H. elliptica</i> und Abstand (cm) zum folgenden Nest | Epiphyten               |
|------------------|------------|-------------|---|-------------------------|
| A                | 26         | 27          | A→B = 81  | H, Pa, Le               |
| B                | 10         | 6           | B→C = 28  | H                       |
| C                | 9          | 4           | C→G = 36  | H                       |
| D                | 9          | 7           | D→N = 80<br>D→P = 120<br>D→H = 32   | H                       |
| E                | 3          | 2           | *   | *                       |
| F1               | 4          | 4           | *   | *                       |
| F2               | 7          | 2           | *   | *                       |
| G                | 11         | 6           | G→M = 20  | H                       |
| H                | 4          | 3           | H→I = 10  | H                       |
| I                | 12         | 5           | I→J = 11  | H <sup>(2)</sup>        |
| J                | 26         | 8           | J→K = 11<br>J→T = 58  | H <sup>(2)</sup>        |
| K                | 9          | 5           | K→L = 6   | H                       |
| L                | 3          | 3           | *   | H                       |
| M                | 26         | 16          | M→P = 46  | H                       |
| N <sup>(1)</sup> | 11         | 5           | D→N = 57  | H, <sup>(2)</sup>       |
| O                | 6          | 3,5         | *   | *                       |
| P                | 20         | 6           | P→Q = 27  | D, H, <sup>(2)</sup> Le |
| Q                | 31         | 11          | Q→N = 99  | H                       |
| R                | 2          | 2           | *   | *                       |
| S                | 3          | 3           | *   | *                       |
| T                | 8          | 5           | T→U = 37  | H                       |
| U                | 10         | 4           | *   | D, H                    |

**Tabelle 8:** Maße der Nester von *Camponotus* (*M.*) sp. 1 (Kolonie Nr. 1, vgl. **Tabelle 7**) auf dem Nestbaum (Nr. 2) *Castanopsis nephelioides* King ex Hk. F. am GFSC und die auf den Nestern wachsenden Epiphyten. D = *Dendrobium* sp., H = *Hoya elliptica*, Pa = *Pachycentria constricta*, Le = *Lepisorus longifolius*.

\* keine Epiphyten im Nest.

<sup>(1)</sup> in Nest „N“ wurden am 17.3. zwei unreife Früchte von *H. elliptica* gefunden.

<sup>(2)</sup> zusätzlich Keimlinge von *H. elliptica* im Nest.



**Abbildung 8:** Nestverteilung von *C. (Myrmotarsus) sp. 1* auf dem Nestbaum Nr. 1 (*Castanopsis nephelioides*) im Untersuchungsgebiet des GFSC. Die epiphytische *Hoya elliptica* wuchs in 16 Nestanlagen unterschiedlicher Größe. In 6 Nestern konnten keine Epiphyten festgestellt werden. Die Wachstumsrichtung der Pflanze war anhand der Blattstellung und der Ausbildung der Triebe nachvollziehbar. Von den Nestern A & D ausgehend, wuchsen die Pflanzen in Richtung Baumspitze, von wo sich teilweise weitere Triebe ausbildeten, die ihrerseits Nester im Zentrum des Wirtsbaumes erreichten (z. B. von Nest Q nach Nest N). Die Nestgrößen sind nicht maßstabsgerecht dargestellt; für die genauen Größenangaben siehe **Tabelle 8** (S. 52). In Nest N konnte eine Frucht von *H. elliptica* gefunden werden.

Neben der ameisenassoziierten *H. elliptica* wurde eine zweite Art aus der gleichen Pflanzengattung auf ihre wurzelbildenden Eigenschaften getestet. *Hoya coriacea* Blume konnte von mir viermal im Untersuchungsgebiet des GFSC gefunden werden. Diese *Hoya*-Art wuchs in 4–7 m Höhe auf unterschiedlichen Phorophyten, wo sie in Astlöchern und auf der rauen Rinde der Wirtsbäume wurzelte. In keinem Fall konnten Ameisennester im Wurzelbereich der Pflanze festgestellt werden. R. E. RINTZ (pers. Mitt. und RINTZ 1978) fand *Hoya coriacea* während seiner taxonomisch-ökologischen Arbeiten zur Gattung *Hoya* in Malaysia (1973–1977) insgesamt siebenmal; nie waren sie mit Ameisen assoziiert. Im Gegensatz dazu berichtet RINTZ, dass er *H. elliptica* in jedem Fall (ca. 10x) mit Ameisen im Wurzelballen fand. Wie aus **Tabelle 9** (S. 54) ersichtlich, beeinflussen insbesondere die wasserspeichernden Eigenschaften verschiedener Substrate das Wachstum der Wurzeln bei *H. elliptica* positiv. Auch die Nestmaterialien anderer arborikoler Ameisenarten, auf deren Nestern im Freiland nie Epiphyten gefunden wurden, bieten im feuchten Zustand zunächst gute Voraussetzungen für die schnelle Entwicklung der Wurzeln. Zwischen den

verschiedenen Substraten sind keine signifikanten Unterschiede nachweisbar. Einzig in reinem Wasser zeigten die Wurzeln von *H. elliptica* ein stärkeres Wachstum während der 14-tägigen Versuchsperiode. Unter den gleichen Bedingungen konnte bei den Versuchspflanzen von *H. coriacea* kaum eine Zunahme im Wurzelbereich festgestellt werden. Selbst wenn diese Art in reinem Wasser getestet wurde, konnte nur zu Anfang ein geringes Wurzelwachstum (+/-2mm) gemessen werden.

**Tabelle 9:** Wurzelzuwachs ausgewachsener Pflanzen der epiphytischen *Hoya elliptica* und *Hoya coriacea*, gemessen über einen Zeitraum von 14 Tagen. Jeweils zwei Nestmaterialproben (5 cm x 5 cm) wurden von besiedelten Nestern verschiedener arborealer Ameisenarten entnommen und in Petrischalen an einem schattigen, regengeschützten Ort überführt. Eine Probe wurde täglich mit Regenwasser befeuchtet, die zweite Probe wurde trocken gehalten. Auf die verschiedenen Substrate wurden Triebe mit kleinen Wurzelansätzen (3–7 mm) von *H. elliptica* bzw. *H. coriacea* aufgelegt und der Wurzelzuwachs einzeln markierter Bereiche protokolliert. Auf jedem Substrattyp wurden fünf Pflanzen beider *Hoya*-Arten getestet. Aufgetragen ist jeweils das arithmetische Mittel ( $\bar{x}$ ) des Wurzelzuwachses im Vergleich zur Vormessung. s = Standardabweichung. Bei dem Substrat „Waldboden“ handelte es sich um die humusreiche und mit Sand durchsetzte obere Schicht eines Sekundärwaldgebietes. Das Substrat „Wasser“ wurde nach 7 Tagen durch frisches Wasser ersetzt.

| Substrat                                | Wurzelzuwachs (mm)    |     |        |      |         |      |                      |     |        |     |         |   |
|---|-----------------------|-----|--------|------|---------|------|----------------------|-----|--------|-----|---------|---|
|   | <i>Hoya elliptica</i> |     |        |      |         |      | <i>Hoya coriacea</i> |     |        |     |         |   |
|   | 1 Tag                 | s   | 7 Tage | s    | 14 Tage | s    | 1 Tag                | s   | 7 Tage | s   | 14 Tage | s |
| Nestmat. von<br><i>C. (M.) sp. 1</i>    | feucht                | 2,2 | 1,3    | 3,9  | 0,94    | 16,1 | 4,52                 | 1   | 0,84   | 1,3 | 0,6     | - |
|   | trocken               | 1,6 | 0,65   | -    | -       | -    | -                    | -   | -      | -   | -       | - |
| Nestmat. von<br><i>Cr. cf. artifex</i>  | feucht                | 2,4 | 1,14   | 5,3  | 0,76    | 10,9 | 2,45                 | -   | -      | -   | -       | - |
|   | trocken               | -   | -      | -    | -       | -    | -                    | -   | -      | -   | -       | - |
| Nestmat. von<br><i>Technomyrmex sp.</i> | feucht                | -   | -      | 4,2  | 0,78    | 12,7 | 1,42                 | -   | -      | -   | -       | - |
|   | trocken               | -   | -      | -    | -       | -    | -                    | -   | -      | -   | -       | - |
| feuchter Waldboden                      |                       | 3,1 | 0,74   | 4,8  | 1,27    | 15,1 | 1,96                 | 2,1 | 0,63   | -   | -       | - |
| Wasser                                  |                       | 4,1 | 0,71   | 10,1 | 3,51    | 25,2 | 2,25                 | 2,4 | 0,94   | -   | -       | - |

### 3.3.3.4.2 Eintragen stickstoffreicher Insektenfragmente

Die Vorteile für eine im Nest von Ameisen wachsende epiphytische Pflanze sollten neben anderem in einer verbesserten Nährstoffversorgung und im günstigsten Fall in der Samenverbreitung durch die assoziierten Ameisen liegen. Um Hinweise auf den Beitrag der Ameisen zur Nährstoffversorgung von *H. elliptica* zu erlangen, wurde getestet, wie die Tiere grundsätzlich mit Abfallprodukten umgehen (zur allgemeinen Zusammensetzung der eingetragenen Nestmaterialien siehe **Kapitel 3.3.3.4**, S. 51). Von vielen arborealen Formicinen ist ebenso wie von anderen Ameisen bekannt, dass sie eine ausgeprägte Nesthygiene zeigen und Abfälle, die im Nest anfallen, nach außen transportieren, um die Vermehrung von Pathogenen zu vermindern (z. B. HASHIMOTO 1997, siehe auch *Myrmecaria arachnoides*, **Abbildung 36**, S. 110, und *Crematogaster cf. artifex*, **Kapitel 3.3.8.2**, S. 144). Es wurde das Verhalten verschiedener Ameisenarten auf angebotene tote Nestgenossinnen getestet. Von den polymorphen Arten *Camponotus (M.) sp. 1* und *C. (M.) misturus* wurden im Experiment nur großköpfige Supermajors angeboten.

**Tabelle 10:** Eintrageverhalten von abgetöteten Nestgenossinnen bei vier arborealen Ameisenarten. *Camponotus (K.) belumensis* (**Kapitel 3.3.1.1**) und *Crematogaster cf. artifex* (**Kapitel 3.3.8.2**) legen auf verschiedene Weise aktiv Freinester an. *Camponotus (Myrmotarsus) misturus* ist eine nachtaktive Art, die in hohlen Baumstämmen nistet, die im Inneren mit Kartonmaterial unterteilt sind (eigene Beobachtung). Den verschiedenen Ameisenarten wurden jeweils 10 tote Nestgenossinnen im Abstand von 0,5–1 m vom Nesteingang angeboten. Die Untersuchungen wurden während der Hauptaktivitätsphase der jeweiligen Kolonien durchgeführt (*C. (M.) sp. 1* = 24 Std., *C. (K.) belumensis* = 8.00–18.00 Uhr, *C. (M.) misturus* = 19.00–7.00 Uhr, *Cr. artifex* = 24 Std.).

| Ameisenart  | <i>C. (M.) sp. 1</i> |    |     |    | <i>C. (K.) belumensis</i> |    |     |    | <i>C. (M.) misturus</i> |    |     |    | <i>Crematogaster cf. artifex</i> |    |     |    |
|---|----------------------|----|-----|----|---------------------------|----|-----|----|-------------------------|----|-----|----|----------------------------------|----|-----|----|
| Versuchs-Nr.                                      | I                    | II | III | IV | I                         | II | III | IV | I                       | II | III | IV | I                                | II | III | IV |
| Zeit bis zur Entdeckung (min.)                    | 12                   | 3  | 4   | 9  | 15                        | 23 | 8   | 27 | 8                       | 2  | 18  | 7  | 2                                | 4  | 2   | 8  |
| Beginn des Abtransportierens in das Nest (min.)   | 12                   | 4  | 4   | 10 | -                         | -  | -   | -  | 10                      | 3  | 20  | 7  | -                                | -  | -   | -  |
| Anzahl tote Arbeiterinnen verworfen               | -                    | -  | -   | -  | 2                         | 4  | 4   | 4  | 1                       | -  | -   | -  | 8                                | 6  | 6   | 8  |
| Anzahl in das Nest getragener toter Arbeiterinnen | 10                   | 10 | 10  | 10 | 0                         | 0  | 0   | 0  | 8                       | 10 | 10  | 10 | 0                                | 0  | 0   | 0  |

Die anderen getesteten Ameisenarten waren entweder monomorph (*C. (K.) belumensis*) oder zeigten nur vergleichsweise geringe Größenunterschiede (*C. cf. artifex*). Nur in Einzelfällen wurden die ganzen Körper der abgetöteten Tiere angeboten, meist wurden Körperteile, in jedem Fall aber die Köpfe im Experiment benutzt. Die Reaktionen der untersuchten Arten auf frisch getötete Artgenossen waren eindeutig (**Tabelle 10**, S. 55). Während die beiden *Myrmotarsus*-Arten in allen fünf Versuchen sofort nach der Entdeckung der Insektenteile mit dem Abtransport begannen, konnte bei *C. (K.) belumensis* und der Myrmicine *Crematogaster cf. artifex* niemals das Eintragen beobachtet werden.

Hatte eine Arbeiterin von *C. (M.) sp. 1* das Angebot entdeckt, fasste sie es sofort mit den Mandibeln und trug es zum nächstgelegenen Nestbau (**Abbildung 9 c.**, S. 59). In Versuch II & III wurde die zuerst erscheinende Arbeiterin (Supermajor) mit einem Tupfer gelber Farbe markiert. Es zeigte sich, dass das gleiche Tier bis zu dreimal (Versuch II = 3, Versuch III = 2) zurückkam, um weitere Insektenfragmente abzutransportieren. Die restlichen toten Ameisen wurden sowohl von Supermajors, Majors als auch von Medias gepackt und sehr schnell zum Nest getragen. Ähnlich rasch reagierte auch *C. (M.) misturus* auf das Angebot. Bis auf eine Ausnahme (Versuch I, *C. (M.) misturus*) wurden auch bei dieser Art die toten Arbeiterinnen vollständig in das in einem lebenden Baumstamm liegende Nest getragen (**Tabelle 10**, S. 55).

Eine weitere Beobachtung zum Umgang mit Insektenfragmenten von *C. (M.) sp. 1* unterstreicht die Ergebnisse zum Eintrageverhalten: Im Gebiet der Kolonie I kam es zwischen *C. (M.) sp. 1* und einer zweiten, nachtaktiven *Camponotus*-Art (*Camponotus sp. 2*, Nicht-*Myrmotarsus*) gelegentlich zu heftigen Kämpfen an Trophobiosestellen. *Camponotus sp. 2* nisteten unter anderem in am Boden liegenden Bambusinternodien. Ihre Trophobionten überbauten sie mit einem erdigen, hinfalligen Kartonmaterial (5–12 cm x 1,5–3,5 cm x 0,5–1,2 cm, n = 24). In diesen Pavillons wurden auch bei Tage vereinzelt Arbeiterinnen gefunden. Außerhalb der Nestbauten und der Lauspavillons war *Camponotus sp. 2* jedoch nur während der Nacht aktiv. Ich konnte eine solche Auseinandersetzung um eine unüberbaute Trophobiosestelle in 2 m Höhe, die am Tag von *C. (M.) sp. 1* besucht worden war, über zwei Stunden lang beobachten (21.00–23.00 Uhr). Auf den Fouragierwegen und

an der Trophobiosestelle kam es zu Kämpfen zwischen *Camponotus* sp. 2 und *C. (M.)* sp. 1, die insbesondere von rekrutierten Supermajors geführt wurden. Die große Kolonie I von *C. (M.)* sp. 1 (**Tabelle 8**, S. 52) konnte nach ca. 45 Min. die Futterressource erfolgreich gegen die Konkurrenz verteidigen. Im Verlauf der Auseinandersetzung wurden auf beiden Seiten zahlreiche Arbeiterinnen getötet (>100 Tiere). Die Fragmente der zerbissenen und getöteten Arbeiterinnen, nicht nur von *Camponotus* sp. 2, sondern auch der eigenen Arbeiterinnen, wurden von *C. (M.)* sp. 1 während des Kampfes auf einem zentralen Blatt, etwa 30 cm von der Trophobiosestelle entfernt, gesammelt. Unmittelbar nach der erfolgreichen Verteidigung begannen die Arbeiterinnen von *C. (M.)* sp. 1 damit, die Insektenteile in ihre Nester zu tragen. Arbeiterinnen von *C. (M.)* sp. 1 wurden darüber hinaus beobachtet, wie sie sporadisch Vogelkot und Kutikulareste anderer Insekten in ihre Nester transportierten (**Abbildung 9 d.**, S. 59).

Völlig gegensätzlich dazu reagierten *C. (K.) belumensis* und *Crematogaster* cf. *artifex* im Versuch auf tote Arbeiterinnen (**Tabelle 10**, S. 55). Sie liefen entweder an den Insektenteilen vorbei, ohne weiter Notiz davon zu nehmen, oder fassten sie mit den Mandibeln und ließen sie anschließend zu Boden fallen. Nie wurde ein totes Tier in die Nestkammern getragen. Auch bei den Untersuchungen der Nestbauten dieser beiden Arten (*C. belumensis* n ≥ 150, *Cr. cf. artifex* n ≥ 400) konnten in keinem Fall Kutikulateile im Nestinnenraum entdeckt werden.

#### 3.3.3.4.3 Eintragen von Pflanzensamen

Den Arbeiterinnen der beiden parabiologischen Arten *Camponotus (M.)* sp. 1 (Kolonie I) und *Crematogaster* sp. 11 wurden Samen verschiedenster Pflanzen angeboten. Samen von *H. elliptica* konnten am 8. Mai zahlreich auf kleinwüchsigen Bäumen und am Boden unterhalb der Nestbäume 1, 3 und 4 von Kolonie Nr. I (**Tabelle 7**, S. 50) gesammelt werden und wurden am gleichen Tag auf ihre Attraktivität getestet. Ein Teil der gesammelten Samen von *H. elliptica* wurde in einen Kunststoffbehälter zusammen mit Trockenmittel (Kieselgel) überführt und nach 24 Std. wieder entnommen. Direkt im Anschluss wurden mit diesen schnellgetrockneten Samen die Versuche zum Eintrageverhalten durchgeführt. Darüber hinaus wurden etwa 300 Samen in einem luftdurchlässigen Papierkuvert gelagert und den Tieren 14 Tage später angeboten. Die Samen von *Ageratum conyzoides* (Compositae) und *Acacia mangium* (Leguminosae) wurden frisch angeboten, die Samen von *Neonauclea* sp. (Rubiaceae) (ca. 3 Wochen), *Helianthus annuus* (Asteraceae) (>3 Wochen) und *Pterocymbium javanicum* (Sterculiaceae) (>3 Wochen) waren zum Zeitpunkt der Versuchsdurchführung bereits älter. Trotzdem keimten bei später durchgeführten Versuchen auf einem feuchten Sand-Erde-Gemisch mindestens 80 % der getesteten Samen innerhalb von 14 Tagen (pro Samenart n = 10). Für alle Eintragetests wurden 5–15 Samen der jeweiligen Pflanzen, die in der Größe in etwa den Samen von *H. elliptica* ähnelten, für 10 Min. auf stark belaufenen Fouragierwegen ausgelegt. Es wurde beobachtet, in welche Teilnester die Ameisen die Samen gegebenenfalls transportierten.

**Tabelle 11:** Eintrageversuche mit verschiedenen Pflanzensamen durch *Camponotus (M.)* sp. 1 und *Crematogaster* sp. 11. Getestet wurden außer Samen von *Hoya elliptica* verschiedene andere Pflanzensamen, die zur Zeit der Tests verfügbar waren und größtenteils vom Forest Research Institute of Malaysia (FRIM) stammten. Jeweils 5–15 Samen wurden in Sichthöhe auf Zweigen platziert, die von einer der beiden Ameisenarten stark belaufen waren. Jeder Versuch wurde 5 bis 8-mal durchgeführt (abhängig von der Verfügbarkeit der Samen). Als Beginn der Versuchsperiode wurde der Zeitpunkt gewählt, zu dem die erste Ameise der jeweils getesteten Art auf die Samen stieß; von da an wurde 10 Min. lang das Verhalten der Tiere protokolliert. Es wurde eingeteilt in (I) transportiert: wenn der jeweilige Samen von einem oder mehreren Tieren mit den Mandibeln gefasst und in Richtung Nest getragen wurde (während dieses Versuchs wurden auch erstmalig die Nester von *Crematogaster* sp. 11 entdeckt). (II) nicht transportiert: wenn die Tiere innerhalb der Versuchsperiode von 10 Min. kein Interesse an den Samen zeigten (sie nicht mit den Mandibeln packten) und (III) verworfen: wenn ein Samen erkennbar von den Ameisen aufgenommen und vom Ast geworfen wurde. Alle Versuche wurden am Morgen zwischen 08.00 Uhr und 12.00 Uhr durchgeführt.

| Pflanzenart   | <i>Camponotus (M.)</i> sp. 1 |                     |           | <i>Crematogaster</i> sp. 11 |                     |           |
|---|------------------------------|---------------------|-----------|-----------------------------|---------------------|-----------|
|   | transportiert                | nicht transportiert | verworfen | transportiert               | nicht transportiert | verworfen |
| frische Samen von <i>Hoya elliptica</i>                     | 92 %                         | 8 %                 | –         | 85 %                        | 15 %                | –         |
| getrocknete Samen von <i>Hoya elliptica</i>                 | –                            | 100 %               | –         | 7 %                         | 93 %                | –         |
| 14 Tage alte Samen von <i>Hoya elliptica</i>                | –                            | 100 %               | –         | –                           | 100 %               | –         |
| <i>Neonauclea</i> sp. Merrill (Rubiaceae)                   | –                            | 18 %                | 82 %      | –                           | 100 %               | –         |
| <i>Ageratum conyzoides</i> Sieber, ex. Streud. (Compositae) | 22 %                         | 78 %                | –         | 34 %                        | 66 %                | –         |
| <i>Pterocymbium javanicum</i> R. Br. (Sterculiaceae)        | –                            | 12 %                | 88 %      | –                           | 100 %               | –         |
| <i>Acacia mangium</i> Willd. (Leguminosae)                  | 45 %                         | 55 %                | –         | 37 %                        | 63 %                | –         |
| <i>Helianthus annuus</i> Linn. (Compositae)                 | –                            | 21 %                | 79 %      | –                           | 45 %                | 55 %      |

Diese Nester wurden nach zwei Tagen geöffnet, um den genauen Ort der Samenablage innerhalb des Nestes zu bestimmen (siehe **Kapitel 3.3.3.4.5**, S. 62).

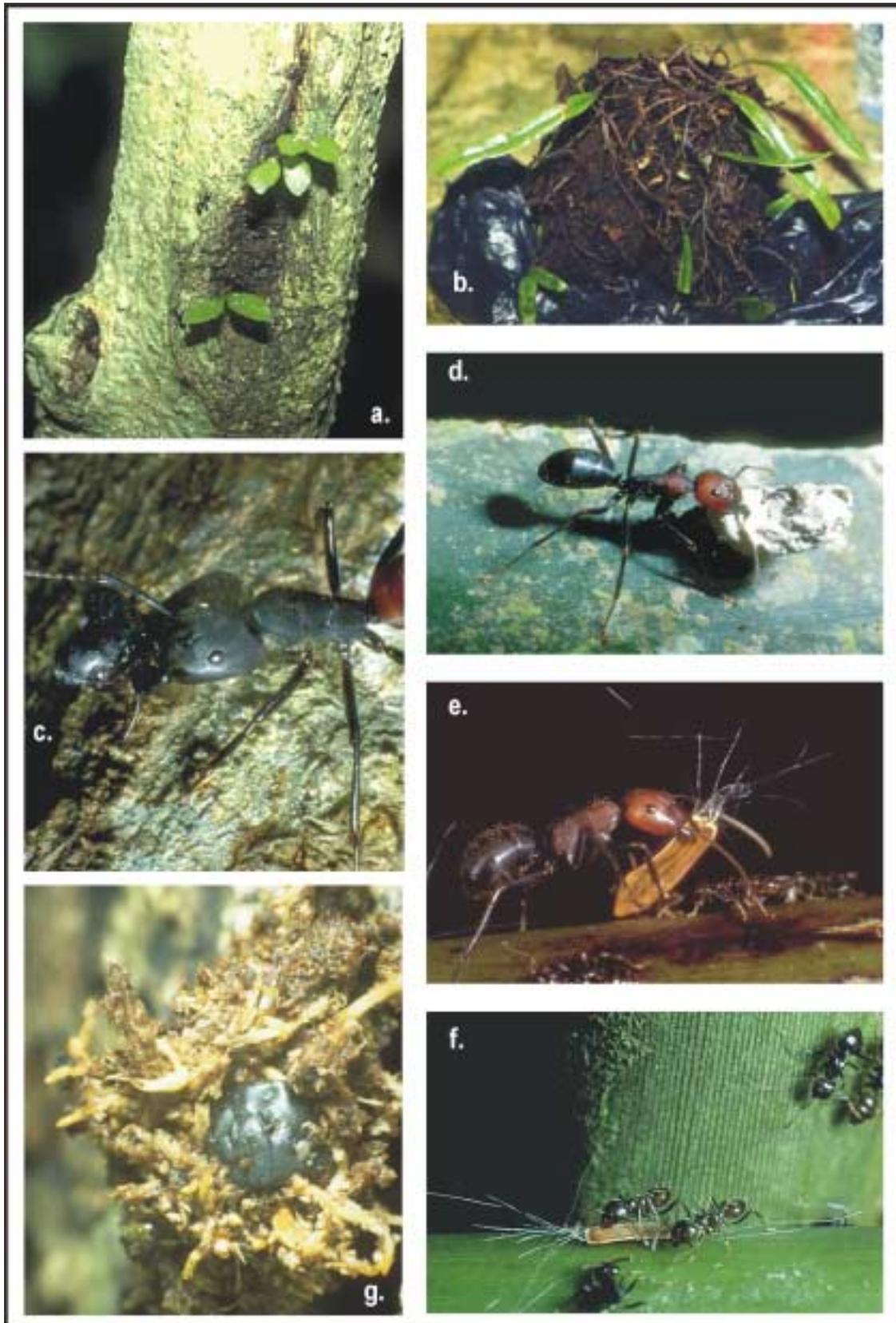
Aus der **Tabelle 11** (S. 57) gehen die Ergebnisse der Eintrageversuche mit verschiedenen Pflanzensamen als prozentuale Verteilung hervor.

*C. (M.)* sp. 1 transportierte 110 (= 92 %) frische Samen von *H. elliptica* in die Nester ein. Sobald ein Tier auf die angebotenen Samen stieß, wurden diese mit den Antennen kontrolliert, anschließend ein einzelner Samen mit den Mandibeln gepackt und mit dem anhängenden Pappus voran in das Nest eingetragen (**Abbildung 9 e.**, S. 59). Der Samen wurde in allen erfolgreich getesteten Fällen von einem einzelnen Tier eingetragen. Insgesamt wurden 94 Samen von der jeweils zuerst erscheinenden Ameise auch bis zum Nesteingang transportiert. Bei den restlichen 16 Samen kamen Majors erst zum Versuchspunkt, nachdem kleinere Tiere das Angebot bereits entdeckt hatten und schon versuchten, einen Samen zu packen. Mit Erscheinen eines Majors übernahm immer dieses Tier die Aufgabe, den Samen einzutragen. Insgesamt wurden 80 % der frischen *H. elliptica*-Samen von Majors fortgeschafft, der Rest wurde von Medias transportiert. Minis und Supermajors konnten nie beim Eintragen von Samen beobachtet werden. Dagegen waren sowohl schnellgetrocknete als auch die 14 Tage alten Samen von *H. elliptica* nie attraktiv für *C. (M.)* sp. 1. Die Tiere ignorierten das Angebot völlig und liefen an den Samen vorbei oder darüber hinweg. Wenn im letzteren Fall auch der ein oder andere Samen aus Versehen zu Boden fiel, so wurde er nie direkt verworfen.

Bei den Samen anderer Pflanzen konnten zwei konträre Verhaltensweisen beobachtet werden. Entweder hatte das Angebot eine gewisse Attraktivität und die Samen wurden teilweise zum Nest geschafft, aber nie verworfen (*Ageratum conyzoides*, *Acacia mangium*), oder sie wurden mit auffälliger Häufigkeit aktiv vom Zweig entfernt und niemals in die Nester transportiert (*Neonauclea* sp., *Pterocymbium javanicum*, *Helianthus annuus*).

Auch von der im gleichen Gebiet fouragierenden *Camponotus* sp. 2 wurden vereinzelt in der Nacht ausgelegte *H. elliptica*-Samen abtransportiert.

Erstaunlicherweise zeigte sich ein sehr ähnliches Bild bei den Versuchen mit *Crematogaster* sp. 11 (**Tabelle 11**, S. 57). Auch für diese Art waren die frischen Samen von *H. elliptica* außerordentlich attraktiv; in Einzelfällen wurden aber auch getrocknete Samen abtransportiert. Ebenso wie *C. (M.)* sp. 1 reagierte *Crematogaster* sp. 11 auch positiv auf angebotene Samen von *Ageratum conyzoides* und *Acacia mangium*, verwarfen aber viele Samen von *Helianthus annuus* und zeigten kein Interesse an *Neonauclea* sp. und *Pterocymbium javanicum*. Beim Abtransport attraktiver Samen waren, im Gegensatz zu *C. (M.)* sp. 1, bei *Crematogaster* sp. 11 immer mehrere Arbeiterinnen beteiligt. Von den im Vergleich mit *C. (M.)* sp. 1 wesentlich kleineren Arbeiterinnen der Myrmicine *Crematogaster* sp. 11 konnten die pappustragenden Samen von *H. elliptica* nur wenige Zentimeter von Einzeltieren getragen werden. Arbeiterinnen, die das Angebot entdeckten, verbissen sich zunächst in die Pappushaare und trennten einzelne Haare ab. Nachfolgend ankommende Tiere ergriffen den *Hoya*-Samen ebenfalls am Pappus, und in einer gemeinschaftlichen Aktion (5–10 Individuen waren jeweils beteiligt) wurde der Samen zum nächstgelegenen Nest transportiert (**Abbildung 9 f.**, S. 59). Im Bereich des Nesteinganges wurden dann systematisch die Pappushaare entfernt und der weitgehend haarlose Samen in das Nestinnere geschafft.



**Abbildung 9:** a.) Nesteingang von *Crematogaster* sp.11, mit erdigem Material verschlossen, auf dem Pflanzen keimen. b.) Ein Farn der Art *Lepisorus longifolius* im Ameisengarten von *C. (Myrmotarsus)* sp. 1. c.) Arbeiterin von *C. (M.)* sp. 1 trägt abgetrennten Kopf einer Artgenossin in das Nest ein. d.) Transport von Vogelkot durch Arbeiterin von *C. (M.)* sp. 1. e.) Major-Arbeiterin von *C. (M.)* sp. 1 transportiert Same von *H. elliptica* zum Nest. f.) Gemeinschaftliches Tragen eines *H. elliptica* Samens von *Crematogaster* sp. 11. g.) Von *Hoya*-Wurzeln durchwachsener Kopf einer toten *C. (M.)* sp. 1-Arbeiterin.

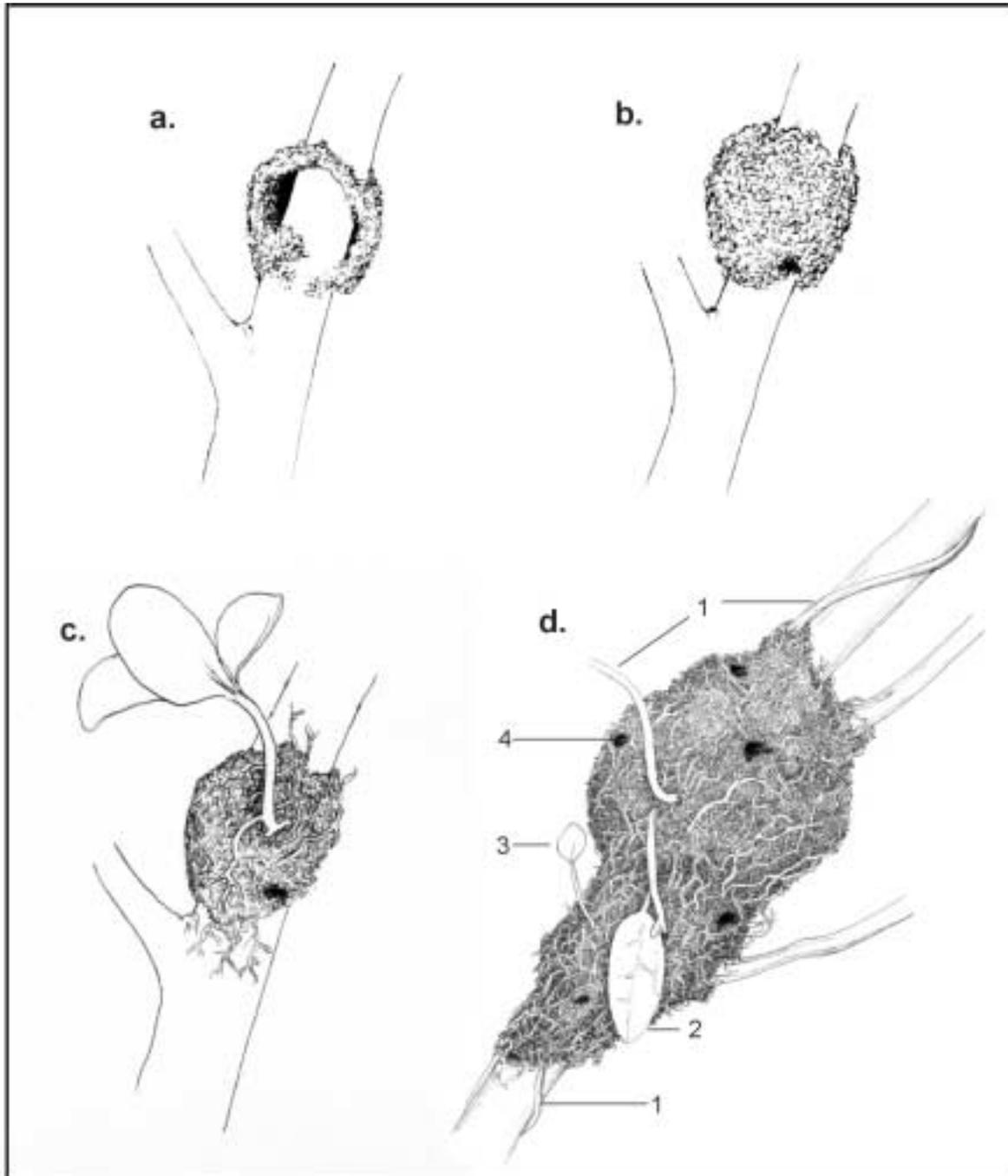
#### 3.3.3.4.4 Nestbauverhalten

Für die Experimente zur Entstehung eines Pavillons wurden aus vier Teilnestern von Kolonie Nr. I ca. 500 Arbeiterinnen aller Größenklassen sowie Brut entnommen (Versuch 1). Die Tiere wurden zunächst ohne potentielle Baumaterialien auf einen kleinen Baum der Art *Castanopsis nephelioides* (Fagaceae) umgesetzt. Zum Schutz der Ameisen wurde eine Kunststoffschale an die Pflanze gebunden, die auch sofort genutzt wurde, um die Brut abzulegen. Außerdem war die Pflanze mittels eines Foliendaches vor Regen geschützt. Nach 24 Std. wurden in 20 cm Abstand zum Kunstnest verschiedene Materialien angeboten (Erde, Grashalme, feuchte Rindenfragmente und grobe Holzfasern – Länge ca. 1,5 cm –, Wurzeln von *H. elliptica*, frische und schnellgetrocknete Samen von *H. elliptica*, Fragmente toter Insekten und Zellstoff). Die Beobachtungen zum Nestbauverhalten wurden insgesamt über 5 Tage zu unterschiedlichen Tageszeiten durchgeführt und mit Foto- bzw. Videokamera dokumentiert.

Zusätzlich standen für Langzeitversuche zum Nestbauverhalten und zur allgemeinen Ökologie (Versuch 2) drei große Nester (Nest A, M & Q, **Tabelle 8**, S. 52) mit Brut und jeweils mehr als 1000 Arbeiterinnen von *C. (M.)* sp. 1 unter Beobachtung. Die Nester wurden auf Baumstümpfen (+/-1,5 m) mit Draht befestigt. Ein Ring aus Klebeleim (Tangle Trap ®) verhinderte die Flucht der Tiere. Die Ameisen von Versuch 1 & 2 wurden täglich mit Honigwasser und Schaben gefüttert.

Die Tiere aus den vier Teilnestern (Versuch 1) begannen unmittelbar nach Bereitstellung der verschiedenen potentiellen Baumaterialien mit der Konstruktion eines neuen Nestes. Zunächst wurden Wurzelstücke von *H. elliptica* und erdiges, feuchtes Material 2 cm oberhalb einer Astgabel aufgesetzt. Innerhalb von 2 Std. entstand ein ovales Gebilde (3 cm x 2 cm) aus einer 1,2 cm hohen und 0,2–0,4 cm breiten Mauer, das sich auf der Rückseite des Zweiges fortsetzte (**Abbildung 10 a.**, S. 61).

Nachfolgend wurden die Wände zur Mitte der entstehenden Kammer hin verlängert und dadurch ein nach oben geschlossener Raum konstruiert (**Abbildung 10 b.**). Das Herantragen der Materialien wurde in erster Linie von Majors und Medias durchgeführt (**Abbildung 11 b.**, S. 62). Supermajors konnten nur vereinzelt bei der Sammeltätigkeit beobachtet werden, sie blieben in der Regel im geschützten Kunstnest bei der Brut. Die herbeigeschafften Materialien wurden von der tragenden Arbeiterin auf dem Mauerrand abgesetzt und sofort mit den Mandibeln eingearbeitet (**Abbildung 11 d.**). Die weiteren Schritte wurden zu 85 % von Mediaarbeiterinnen und zu 15 % von Majors durchgeführt. Diese beiden Kasten waren während der gesamten Bauphase damit beschäftigt, die locker aufgeschichteten Materialien zu verdichten (**Abbildung 11 a. & c.**). Dazu drückten sie an den Seiten der entstehenden Mauern mit geschlossenen Mandibeln immer wieder gegen das erdige Baumaterial. Der Kopf wurde dabei leicht seitlich gedreht und der gesamte Körper nach vorne geschoben. Auf diese Weise konstruierten die Tiere eine stark komprimierte Wand mit einer vergleichsweise glatten und homogenen Oberfläche auf der Innen- und Außenseite. Die angebotenen Materialien wurden zu unterschiedlichen Anteilen alle von den Ameisen genutzt, sofern diese feucht waren. Sowohl schnellgetrocknete als auch frische Samen von *H. elliptica* wurden zum Bauen verwendet.

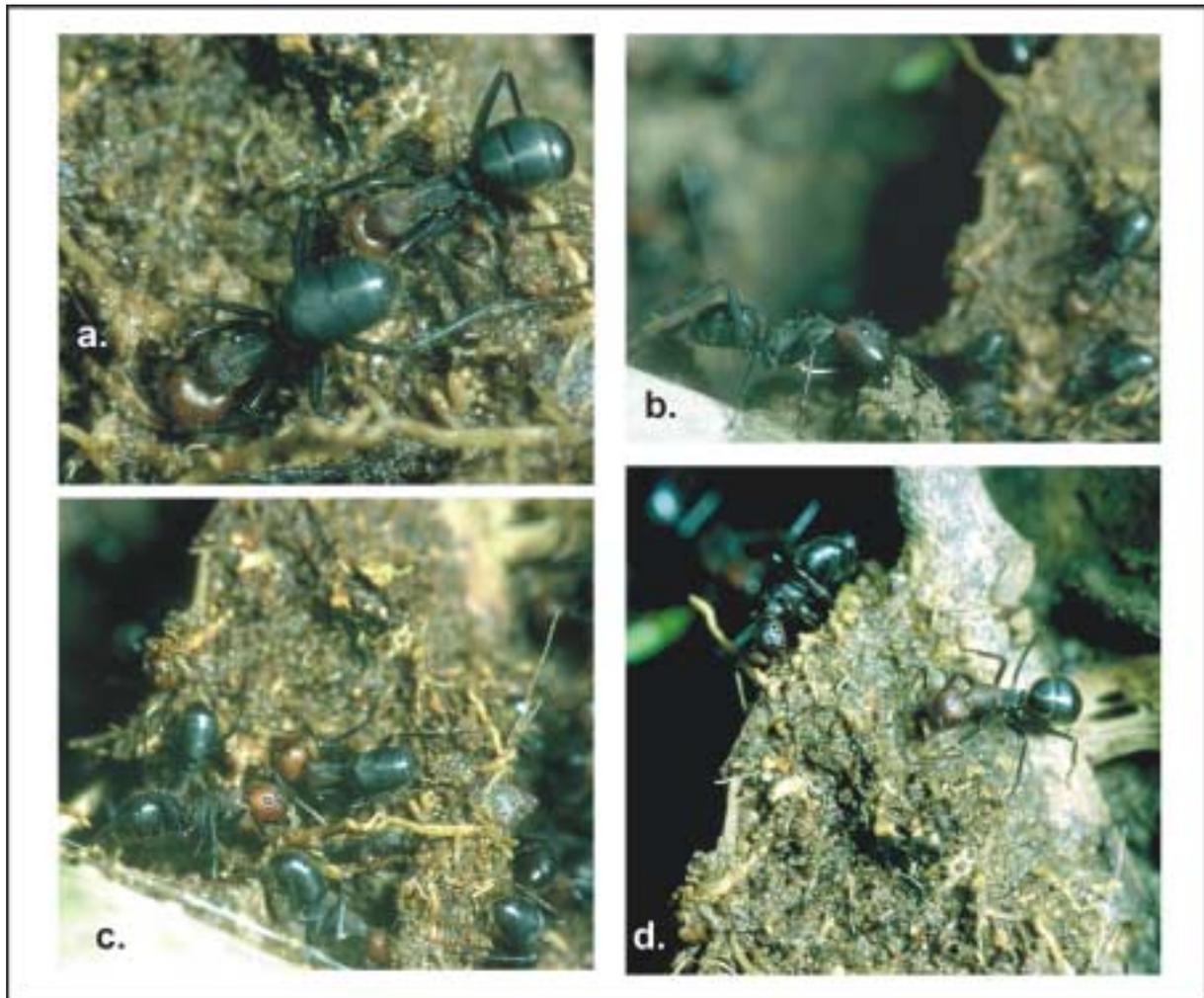


**Abbildung 10:** Entwicklung eines Ameisengartens von *C. (Myrmotarsus)* sp. 1.

- a.) Ein neues Nest (3 cm x 2 cm) wird oberhalb einer Astgabel um einen Ast konstruiert.
- b.) Seitenmauern werden nach oben hin horizontal verlängert und auf diese Weise wird das Nest mit einem Dach versehen.

Die Ansiedlung der epiphytischen *Hoya elliptica* auf einem neuen Nest geschieht auf zweierlei Weise:

- c.) Ein schon zu Anfang eingearbeiteter Same von *Hoya elliptica* keimt nach zwei Tagen. Die Pflanze hat nach 17 Tagen eine Höhe von 3,5 cm erreicht, die Wurzeln durchdringen weiträumig den neuen Pavillon.
- d.) Triebe (1.) älterer *Hoya*-Pflanzen (2.), die ihren Ursprung in anderen Nestern haben, erreichen neue Nester und bilden ein stabilisierendes Wurzelsystem. Zusätzliche Materialien werden von den Ameisen auf der Außenseite abgelegt, die sukzessive von den *Hoya*-Wurzeln durchwachsen werden. Das Nest wird dadurch vergrößert. (3.) Ein später eingetragener Samen keimt im Ameisengarten. (4.) Die Tiere entfernen in dieser Phase Wurzeln im Nestinneren, legen Ein- und Ausstiegsöffnungen an und gestalten den Innenraum. (Alle Zeichnungen von Fotos.)



**Abbildung 11:** a.–d.) Verarbeiten und Tragen von Nestbaumaterialien bei der Konstruktion eines neuen Nestes von *C. (Myrmotarsus) sp. 1*.

Die von den Samen abgetrennten Pappushaare wurden ebenfalls verbaut. Darüber hinaus wurden Kutikulafragmente von Käfern und Ameisen verschiedener Arten, Holzstückchen (0,5–1,5 cm), frisches Pflanzenmaterial (Teile von Blättern) und Zellstoff in die Nestwände eingearbeitet. Trockene Erde konnten die Arbeiterinnen von *C. (M.) sp. 1* nicht verarbeiten und auch lange Grashalme wurden nicht zum Bauen genutzt. In natürlich entstandenen neuen Nestbauten (z. B. Nest E, F1, F2, L, O, R & S, **Tabelle 8**, S. 52), die meist Trophobionten schützten (Membracidae, Coccidae, Pseudococcidae), wurden neben groben Holzstückchen und Erdpartikeln auch Kutikulareste verschiedenster Insekten verwendet. Eingearbeitete Wurzelstücke konnten nur vereinzelt in diesen neu entstehenden Nestern nachgewiesen werden.

#### 3.3.3.4.5 Nestentwicklung

Das im Experiment von *C. (M.) sp. 1* angelegte Teilnest wurde ab dem zweiten Tag täglich mit Wasser besprüht. Ein von den Ameisen während der ersten Bauphase eingearbeiteter Samen keimte schon nach 48 Std. Die junge Pflanze hatte nach 17 Tagen bereits vier Blätter ausgebildet und eine Höhe von 3,5 cm erreicht. Die Wurzeln waren bis zu 6 cm lang, sie bildeten schon ein dichtes Wurzelnetz im gesamten Baumaterial und erreichten teilweise die

Zweigoberfläche (**Abbildung 10 c.**, S. 61). Durch die Art der Konstruktion, die um den Zweig herum gebaut war, wirkte das Wurzelgeflecht zum einen essentiell stabilisierend für den Zusammenhalt des verdichteten Baumaterials und verband zum anderen das Nest fest mit dem Zweig. Die weitere Entwicklung eines Nestbaus konnte anhand der gefundenen Zwischenstadien und an älteren Nestern (n = 147, **Tabelle 7**, S. 50) rekonstruiert werden. Beobachtungen während Bauaktivitätsphasen an den beiden Teilnestern (Versuch 2) vervollständigten das Bild. Ausgehend von einem von *C. (M.)* sp. 1 wie oben beschrieben angelegten Nest müssen dabei zwei unterschiedliche Anfangsmodalitäten betrachtet werden (**Abbildung 11**, S. 65). Zum einen werden neue Nester von Trieben ausgewachsener *Hoya elliptica*, die ihren Ursprung in schon bestehenden Ameisengärten haben, erreicht und rasch von Wurzeln durchzogen (vgl. **Kapitel 3.3.3.4.1**, S. 51, **Abbildung 10 d.**, S. 61). Die andere Möglichkeit, das Nest mittelfristig mit Hilfe eines Wurzelgeflechts zu stabilisieren, besteht im Eintragen von Samen (vgl. **Kapitel 3.3.3.4.3**, S. 56, **Abbildung 10 c.**). In jedem Fall nimmt das neue Nest an Größe zu, indem insbesondere auf der Außenseite weitere Materialien aufgebracht werden. Die hinzugekommenen Baumaterialien wurden, ähnlich wie beim Neubau, von den Mediaarbeiterinnen verdichtet. Innerhalb kürzester Zeit durchwuchsen die *Hoyawurzeln* das zusätzliche Material.

Dabei konzentrierte sich das Wurzelwachstum zwar auf die Bereiche im Nest, die mit weiteren Materialien vergrößert wurden, die Wurzeln gelangten aber auch in den ohnehin noch kleinen Innenraum. Bei ungehemmter Ausbreitung der Wurzeln im Nest würde den Ameisen sukzessive immer weniger Nistraum zur Verfügung stehen und es käme über kurz oder lang zum Verschwinden der Nesthöhle.

Wie aus den Beobachtungen zum Nestbauverhalten hervorging, begegneten die Arbeiterinnen von *C. (M.)* sp. 1 diesem Problem auf dreierlei Weise (**Abbildung 12**, S. 65).

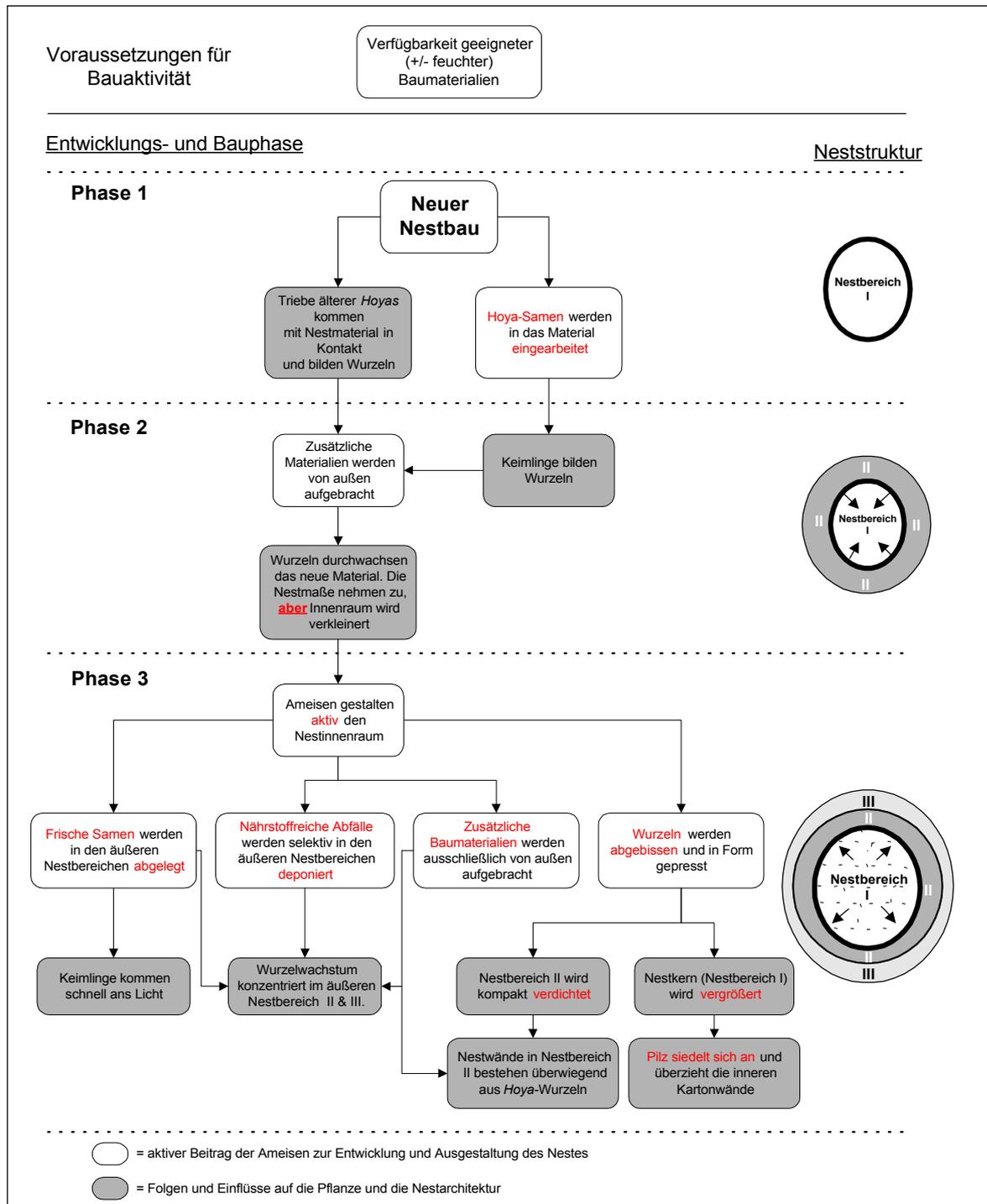
I.) Wurzeln von *Hoya elliptica* wurden selektiv abgebissen. Dadurch blieben die Ausmaße des zu Anfang gestalteten Innenraums zunächst erhalten. Darüber hinaus gruben sich die Tiere regelrecht in das nach außen hin zunehmende Wurzelwerk ein, indem sie die Wurzeln großräumig entfernten. Sie bildeten auf diese Weise Kammern sowie ein verzweigtes Gangsystem und Ausstiegslöcher. Des Weiteren wurden im Bereich der entstandenen Nestkammern die feinen Wurzeln an die Seitenwände gedrückt und dadurch Raum geschaffen und die unterteilenden Mauern noch stärker verdichtet.

II.) Entscheidenden Einfluss auf die Orte vermehrten Wurzelwachstums nahmen die Tiere insbesondere dadurch, dass sie nährstoffreiche Abfallprodukte wie z. B. Insektenfragmente oder Vogelkot an bestimmten Orten innerhalb des Nestes deponierten. Durch die im Anschluss an die Versuche zum Eintrageverhalten von toten Nestgenossinnen (**Kapitel 3.3.3.4.2**, S. 54) durchgeführten Kontrollen des Nestinnenraums konnte gezeigt werden, dass Beutereste in den Außenbereichen des Nestes abgelegt wurden. Die Arbeiterinnen von *C. (M.)* sp. 1 hatten die toten Artgenossen zerteilt und viele Kutikulareste im Nest deponiert. Thoraxe, Gaster und Beine waren zerbissen und das verwertbare Fleisch möglicherweise konsumiert worden. Lediglich die Köpfe der eingetragenen toten Supermajors fand ich

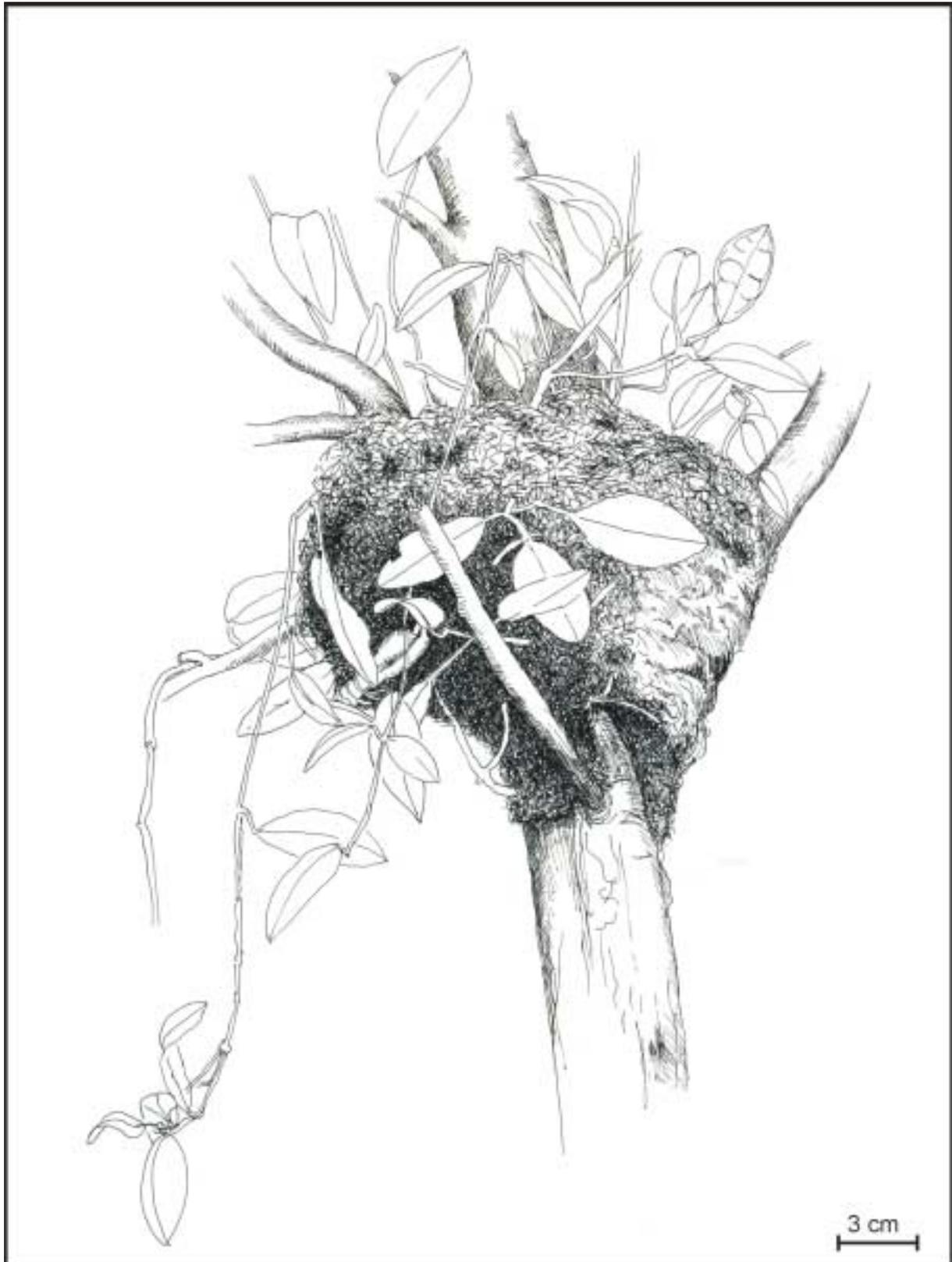
unversehrt im Nestinnenraum. Von den insgesamt 40 toten *C. (M.)* sp. 1-Arbeiterinnen (**Tabelle 10**, S. 55), die in 5 verschiedene Nestbauten eingetragen wurden, konnten 24 Köpfe im Nestbereich III und 10 Köpfe im Bereich II wiederentdeckt werden. Im Zentrum der Nester (Nestbereich I) wurden von den Arbeiterinnen keine Insektenfragmente abgelegt (zur Definition der drei unterscheidbaren Nestbereiche siehe **Abbildung 12**, S. 65, & **Abbildung 14**, S. 67). In die Kutikularesten erbeuteter Insekten und im besonderen Maße in die großen Köpfe der Supermajors inserierten später feine Wurzeln von *Hoya elliptica*. Ein Zeichen dafür, dass die Pflanze dieses Nährstoffangebot verwerten kann (**Abbildung 9 g.**, S. 59).

III.) Ähnlich verhielt es sich mit den eingetragenen Pflanzensamen. Zwei Tage nach der Durchführung der Experimente zum Eintrageverhalten von frischen *Hoya*-Samen konnten insgesamt 45 Samen im Nestbereich III von 5 verschiedenen Nestern entdeckt werden. Die Samen waren ausnahmslos in den Brutkammern im Nestbereich III abgelegt worden. Die restlichen im Versuch eingetragenen Samen ( $n = 110 - 45 = 65$ , siehe **Tabelle 11**, S. 57) konnten in den Nestern nicht wieder gefunden werden, weil sie zum einen vergleichsweise klein sind und im engen Geflecht der Wurzeln leicht übersehen werden können und zum anderen von den Arbeiterinnen wahrscheinlich nachträglich in andere als die ursprünglichen Nestanlagen verfrachtet worden waren. Bei 39 (86 %) der entdeckten *Hoya*-Samen waren mittlerweile die Pappushaare entfernt worden. In einem Nest konnten 3 Samen gefunden werden, die in der Mitte kleine ( $<1$  mm) Bissöffnungen aufwiesen und vollständig ausgehöhlt waren. Aufgrund der Winzigkeit der Öffnungen ist zu vermuten, dass hierfür die Arbeiterinnen von *Solenopsis* sp. 1, die zum Zeitpunkt der Entdeckung zahlreich in den Brutkammern von *C. (M.)* sp. 1 gesichtet wurden, verantwortlich waren. Insgesamt 8 (18 %) der wiedergefundenen Samen keimten bereits nach 2 Tagen. Drei Samen wurden in den lichtlosen äußeren Nestkammern gefunden und hatten bereits winzige Keimblätter ausgebildet. Fünf keimende *Hoya*-Samen konnten auf der Nestaußenseite entdeckt werden; diese waren offensichtlich von außen in die Nestmauern eingearbeitet worden. Von *Acacia mangium* konnten in den Außenbereichen von zwei Nestern 3 eingetragene Samen gefunden werden. Außerdem wurden 4 Samen von *Ageratum conyzoides* in einem Nest entdeckt. Die Samen der beiden letztgenannten Pflanzen waren unversehrt und hatten noch keine Keimlinge ausgebildet.

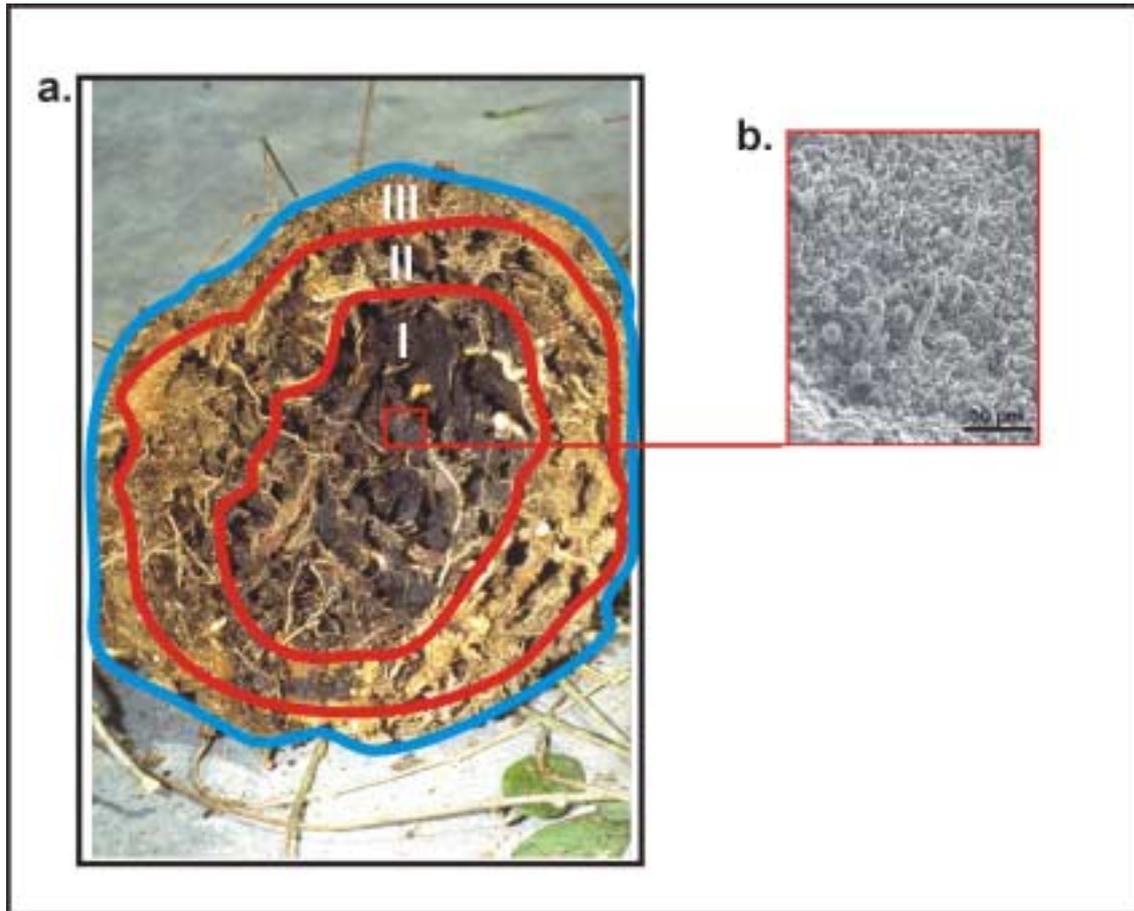
Die fertigen Nestkonstruktionen von *C. (M.)* sp. 1 zeigen durchweg einen einheitlichen Aufbau (**Abbildung 13.**, S. 66, **Abbildung 14.**, S. 67). Die Nester (Umfang max: 73 cm,  $n = 27$ ) sind im Endstadium von runder bis ovaler Form und um einzelne Äste angelegt oder zwischen Astgabeln konstruiert. Im Kern (Nestbereich I) findet man nur wenige dicke und kaum verzweigende *Hoya*-Wurzelstränge (0,5–1 cm). Die Flächen zwischen diesen Wurzelausläufern sind ausgefüllt von einem tiefschwarzen, dünnen ( $<1,5$  mm) und spröden Kartonmaterial, in das neben Erde und Pflanzenfasern auch wenige Kutikulafragmente eingearbeitet wurden. Es entstehen große horizontal ausgerichtete Kammern (max.: 12 cm x 7 cm,  $n = 34$ ), in denen in Einzelfällen ( $n = 8$ ) auch verschiedene Brutstadien gefunden wurden. Die dunkle Färbung stammt von einem feinen Pilzrasen, der nur im Nestbereich I den Karton beidseitig überzieht (**Abbildung 14 b.**, S. 67).



**Abbildung 12:** Schematische Darstellung von Zwischenstufen bei der Entwicklung eines Ameisengartens von *Camponotus (Myrmotarsus)* sp. 1. Drei Entwicklungsphasen, die sich jeweils in einer veränderten Neststruktur widerspiegeln, sind unterscheidbar. **Phase 1:** Das zu Anfang mit verschiedenen Materialien konstruierte neue Nest (Nestbereich I) wird entweder von Wurzeln älterer Epiphyten oder von Keimlingswurzeln stabilisiert. **Phase 2:** Selektiv auf die Außenseite konzentriertes Aufbringen von weiteren Materialien bedingt ein verstärktes Wurzelwachstum und führt zur Ausbildung eines weiteren, stark von *Hoya elliptica*-Wurzeln durchzogenen Nestbereichs (II). **Phase 3:** Die Ameisen gestalten aktiv den Nestinnenraum. 1. Nestbereich I wird vergrößert. 2. Im Nestbereich II werden Kammern und Gänge angelegt und die Wände verdichtet. 3. Durch das selektive Aufbringen von nährstoffreichen Abfällen, frischen Samen von *H. elliptica* und anderen Baumaterialien wird das Wurzelwachstum beeinflusst und es entsteht ein dritter, strukturell unterscheidbarer Nestbereich (III).



**Abbildung 13:** Ausgewachsener Ameisengarten von *Camponotus (Myrmotarsus)* sp. 1. Die epiphytische *Hoya elliptica* hat die Außenbereiche des Nestes vollständig mit ihren Wurzeln durchzogen. Die Pflanze wächst weiter entlang des Stammes, ohne nährstoffaufnehmende Wurzeln zu entwickeln. Sie erreicht auf diese Weise andere neue Nester, in denen sich nach kurzer Zeit ebenfalls ein ausgedehntes Wurzelsystem bildet. Nestmaße: 26 cm x 27 cm.



**Abbildung 14:** Querschnitt durch einen Ameisengarten von *C. (Myrmotarsus)* sp. 1. **a.)** Drei Nestbereiche sind aufgrund verschiedenartiger Strukturen und Materialzusammensetzungen leicht unterscheidbar. Der annähernd runde Nestbereich I hat im Beispiel die Maße 17 cm x 15 cm. **b.)** REM-Aufnahme von Pilzbewuchs auf dem Kartonmaterial in Nestbereich I.

Daran schließt sich nach außen hin der Nestbereich II an (die ursprüngliche Außenseite des neuen Nestes), der völlig von dichten Wurzeln gebildet wird. In dieser festen und kompakten Schicht findet man ein System von unregelmäßig gestalteten Kammern (max.: 3,5 cm x 2 cm, n = 56) und Gängen, die nach außen hin in ein bis drei Lagen übereinander angeordnet sind. Übereinandergelagerte Wurzelschichten ohne Zwischenräume bilden bis zu 2,2 cm starke Wandabschnitte, innerhalb derer praktisch keine anderen Materialien mehr nachweisbar sind.

Der im Endstadium eines Nestes feststellbare dritte Nestbereich III grenzt das Nest gegen die Außenwelt ab. Diese äußere Ummantelung gilt als der „Wachstumsbereich“ der Konstruktion und besteht in der Regel nur aus einer Lage von Kammern (max.: 2,5 cm x 2 cm, n = 44, Wandstärke: 0,3–0,5 cm) mit einem dicken Boden (von Nestbereich II) und einer äußeren Abdeckung, die von einem feinen, auch von außen sichtbaren Wurzelwerk durchzogen ist (**Abbildung 10**, **Abbildung 13** & **Abbildung 14**). Hier lassen sich in den Zwischenräumen der verzweigenden Wurzeln Erdpartikel, Pflanzenfasern, Kutikularesten und andere Materialien nachweisen. In den Kammern von Nestbereich III wurden immer verschiedene Brutstadien gefunden.

### 3.3.4 *Technomyrmex*

Abgesehen von der weltweit verbreiteten *Technomyrmex albipes* (DEYRUP 1991, TSUJI et al. 1991, KROMBEIN et al. 1999) und drei kürzlich untersuchten Pflanzenameisen aus Malaysia (FEDERLE 1998, JANKA et al. 2000) existieren keine ökologischen Studien zu den indomalayischen Arten der Dolichoderinen-Gattung *Technomyrmex*. Dementsprechend sind die *Technomyrmex*-Nester weitgehend unbekannt. JACOBSON & FOREL (1909) berichten über die Nester von *Technomyrmex bicolor textor* auf Java, die an Baumrinde angebracht waren und aus feinem holzigem Material mit eingewobenen Seideneinlagen bestanden. Bis heute blieb allerdings unklar, ob die Seide von den Ameisen selbst oder etwa von Spinnen stammte. Das nach meinen Untersuchungen für freinistende *Technomyrmex*-Arten ungewöhnliche Nests substrat (siehe **Tabelle 12**, S. 69), die Tatsache, dass bis auf eine Ausnahme (Koloniegründung) niemals Seide in Nestern dieser Gattung gefunden wurde, und besonders der Umstand, dass die Larven der Dolichoderinae keine Seidendrüsen haben, deutet auf eine Nutzung fremder Nester (oder Kokons) durch *T. textor* hin. BOLTON (1995) listet 16 Arten dieser Gattung für die in der vorliegenden Untersuchung bearbeiteten Gebiete auf (vgl. **Kapitel 2.4**, S. 20). Im Tieflandregenwald von Pasoh (West-Malaysia) fand ROSCISZEWSKI (1995) insgesamt 15 *Technomyrmex*-Arten. Davon charakterisierte er 14 Arten als arboreal, wovon wiederum nur zwei Arten nach der hier verwendeten Definition als aktive Freinestbauer klassifiziert werden konnten, während die Nester der anderen Arten unter Baumrinde oder in vertrockneten Blättern gefunden wurden<sup>6</sup>. Bei der Zusammenschau in der **Tabelle 12** (S. 69) wurden aus Gründen der Vergleichbarkeit auch die arborealen Arten berücksichtigt, die ihre Nester nur gering modifizierten (z. B. die Spalten übereinander liegender Blätter mit Karton verschlossen) oder lediglich Trophobionten überbauten (Aphididae, Cerataphidae und Margarodidae) und das eigentliche Nest in natürlichen Höhlungen anlegten. Von den insgesamt ermittelten 25 Arten aus 75 genauer untersuchten Nest- und Pavillonbauten gehörten 15 Arten zu dieser generell kleine Kolonien bildenden Gruppe (in **Tabelle 12** rot markiert).

Die restlichen zehn freinistenden Arten konstruierten funktionell als Stallnester zu bezeichnende Bauten auf der Unterseite von Blättern, die in der Regel von volkreichen Kolonien (bis zu 200 Nester) besiedelt wurden. Die Nestwände der fertigen Stallnester bestanden zu unterschiedlichen Anteilen aus einem fadenförmigen Pilzmyzel (vgl. **Abbildung 19 c.**, S. 76) mit perlschnurartigem, Cyanophyceen-ähnlichem Habitus (siehe WEISSFLOG 1991).

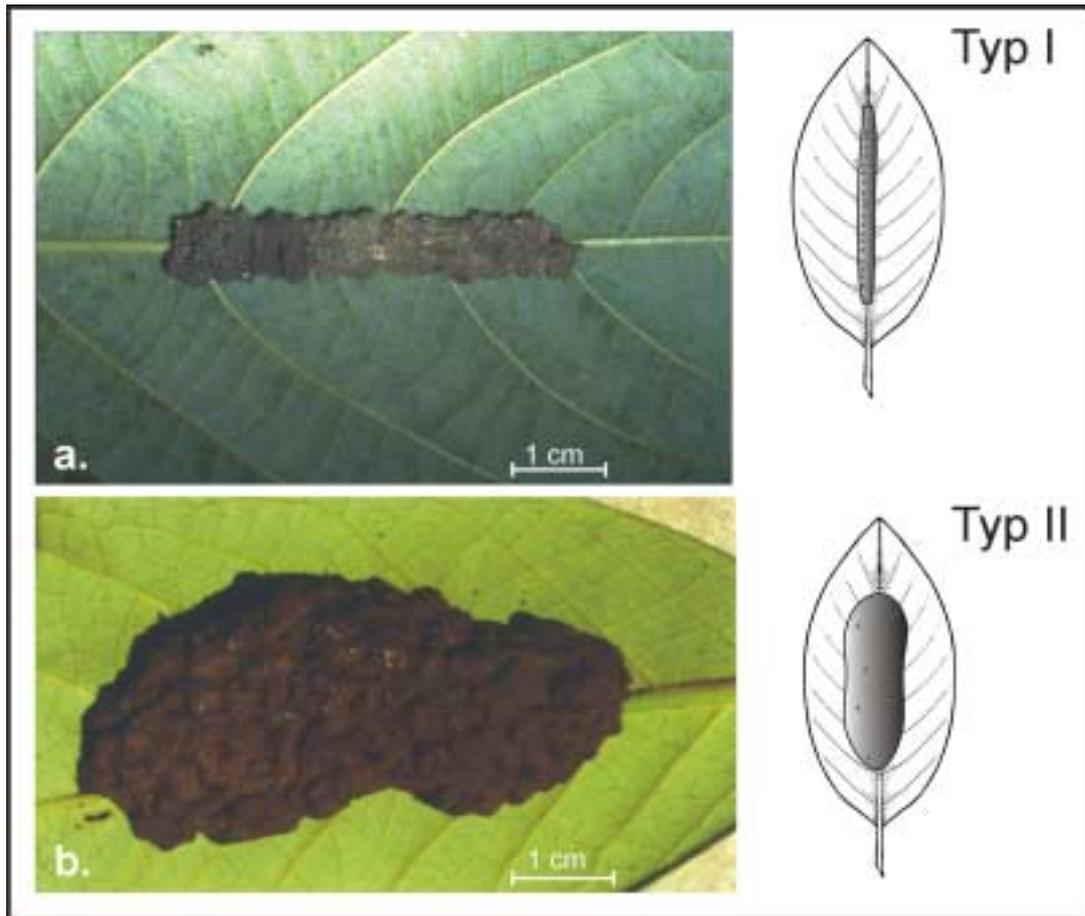
Die im Nestinneren gefundenen Trophobionten gehörten ausnahmslos zur Familie Coccidae (**Tabelle 12**, S. 69). Bei den zum jetzigen Zeitpunkt determinierten Arten aus *Technomyrmex*-Nestern (siehe **Fußnote 1**, S. 41) handelte es sich vorwiegend um

<sup>6</sup> Alle entdeckten *Technomyrmex*-Arten wurden mit der Sammlung von K. ROSCISZEWSKI (Staatl. Mus. f. Naturk., Karlsruhe) verglichen. Bei meinen eigenen Untersuchungen in Pasoh (West-Malaysia) konnte ich außer den von ihm gefundenen freinestbauenden *Technomyrmex*-Arten (*T. strenuus*, *T. sp. 11*, siehe ROSCISZEWSKI 1995) eine weitere Art mit Freinestern auf der Blattunterseite finden (*T. strenuus*, *T. sp. 9*, *T. sp. 7*, siehe **Tabelle 12**). Darüber hinaus sind die opportunistisch nistenden arborealen Arten *T. sp. 1* und *T. sp. 10* (**Tabelle 12**) identisch mit den von K. ROSCISZEWSKI unter Baumrinde bzw. in eingerollten Blättern entdeckten Arten.

kosmopolitische Schädlingarten, die man auch in Gewächshäusern und auf tropischen Kulturpflanzen findet (z. B. *Coccus hesperidum*, *Eucalymnatus tessellatus*, *Milviscutulus mangiferae*).

**Tabelle 12:** Arten der Gattung *Technomyrmex* in Südostasien mit arborealen Nestanlagen und Lauspavillons. Nach Auswertung von 75 entdeckten Kolonien konnten 25 Arten identifiziert werden. Die **rot markierten** Arten modifizierten entweder ihre Nester nur gering oder legten lediglich aktiv Lauspavillons an und nutzten natürliche Höhlungen als Nest. \* Bei den Arten mit funktionell als Wohnnester einzustufenden Nestbauten wurden meist die Trophobiosestellen nicht entdeckt.

| Unterfamilie:<br>Dolichoderinae         | Fundorte      |        |         |         | Substrat         |                  |          | Koloniegröße & Trophobionten |                         | Funktion   |           |          | Material & Bauart |        |           |             |
|---|---------------|--------|---------|---------|------------------|------------------|----------|------------------------------|-------------------------|--|-----------|----------|-------------------|--------|-----------|-------------|
|   | West-Malaysia | Borneo | Palawan | Sumatra | Zwisch. Blättern | Blatt-Unterseite | Im Stamm | Auf Stamm                    | Anzahl Pavillons (max.) | Trophobionten *<br>Familie (Gattung, Art)  | Stallnest | Wohnnest | Lauspavillon      | Plitze | Gekammert | Ungekammert |
| <b>Gattung:<br/><i>Technomyrmex</i></b> |               |        |         |         |                  |                  |          |                              |                         |  |           |          |                   |        |           |             |
| <b>Art (Anzahl Funde)</b>               |               |        |         |         |                  |                  |          |                              |                         |  |           |          |                   |        |           |             |
| <i>T. strenuus</i> (3)                  | ●             | ●      |         |         |                  | ●                |          |                              | >20                     | Coccidae   | ●         |          |                   | ●      | ●         |             |
| <i>T. sp. 1</i> (1)                     |               | ●      |         |         | ●                |                  |          |                              | 1                       | -  |           | ●        |                   |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 2</i> (1)                     | ●             |        |         |         | ●                |                  |          |                              | 1                       | -  |           | ●        |                   |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 3</i> (1)                     | ●             |        |         |         | ●                |                  |          |                              | 1                       | -  |           | ●        |                   |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 4</i> (3)                     |               | ●      |         |         |                  | ●                |          |                              | 4                       | Coccidae   | ●         |          |                   | ●      |           | ●           |
| <i>T. sp. 5</i> (3)                     | ●             |        |         |         | ●                | ●                |          |                              | 1                       | Aphididae  |           | ●        | ●                 |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 6</i> (2)                     | ●             |        | ●       |         | ●                |                  |          |                              | 1                       | Coccidae, <i>Coccus acutissimus</i>  |           | ●        | ●                 |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 7</i> (18)                    | ●             | ●      | ●       | ●       | ●                |                  |          |                              | >20                     | Coccidae, <i>Coccus hesperidum</i> ,<br><i>Coccus capparidis</i> ,<br><i>Eucalymnatus tessellatus</i> ,<br><i>Milviscutulus mangiferae</i> | ●         |          |                   | ●      | ●         |             |
| <i>T. sp. 8</i> (1)                     | ●             |        |         |         | ●                |                  |          |                              |                         | -  |           | ●        |                   |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 9</i> (23)                    | ●             | ●      | ●       | ●       | ●                |                  |          |                              | >200                    | Coccidae, <i>Coccus hesperidum</i> ,<br><i>Taiwansaissetia</i> sp.,<br><i>Exaeretopus</i> sp.  | ●         |          |                   | ●      | ●         |             |
| <i>T. sp. 10</i> (2)                    | ●             |        |         |         |                  |                  | ●        |                              | 1                       | Aphididae  |           |          | ●                 |        | ●         |             |
| <i>T. sp. 11</i> (1)                    | ●             |        |         |         | ●                |                  |          |                              | 1                       | Aphididae  |           |          | ●                 |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 12</i> (1)                    | ●             |        |         |         | ●                |                  |          |                              | 1                       | Coccidae, Cerataphidae   |           |          | ●                 |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 13</i> (3)                    | ●             |        |         |         | ●                |                  |          |                              | 2                       | Coccidae   | ●         |          |                   |        | ●         |             |
| <i>T. sp. 14</i> (1)                    | ●             |        |         |         |                  |                  | ●        |                              | 1                       | Margarodidae   |           |          | ●                 |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 15</i> (1)                    | ●             |        |         |         |                  | ●                |          |                              | 1                       | -  |           | ●        |                   |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 16</i> (1)                    | ●             |        |         |         | ●                |                  |          |                              | 1                       | Coccidae   |           |          | ●                 |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 17</i> (1)                    | ●             |        |         |         | ●                |                  |          |                              | 2                       | Coccidae   | ●         |          |                   |        | ●         |             |
| <i>T. sp. 18</i> (1)                    | ●             |        |         |         | ●                |                  |          |                              | 1                       | Coccidae   | ●         |          |                   |        | ●         |             |
| <i>T. sp. 19</i> (2)                    | ●             |        |         |         | ●                |                  |          |                              | 1                       | Coccidae   |           | ●        | ●                 |        |           | ●           |
| <i>T. sp. 20</i> (1)                    |               | ●      |         |         | ●                |                  |          |                              | 7                       | Coccidae   | ●         |          |                   | ●      | ●         |             |
| <i>T. sp. 21</i> (1)                    |               |        |         | ●       |                  | ●                |          |                              | 1                       | Coccidae   | ●         |          |                   | ●      | ●         |             |
| <i>T. sp. 22</i> (1)                    |               | ●      |         |         | ●                |                  |          |                              | >20                     | Coccidae   | ●         |          |                   | ●      | ●         |             |
| <i>T. sp. 23</i> (1)                    |               | ●      |         |         | ●                |                  |          |                              | >20                     | Coccidae   | ●         |          |                   | ●      | ●         |             |
| <i>T. sp. 24</i> (1)                    |               | ●      |         |         | ●                |                  |          |                              | 1                       | -  |           | ●        |                   |        |           | ●           |



**Abbildung 15:** Zwei charakteristische Nesttypen der Gattung *Technomyrmex*. a.) **Typ-I-Nester** sind als schmale, längliche Gebilde auf der Unterseite von Blättern über die MR gebaut. Kennzeichnend für diesen Typ sind auch die vielen in Reihen angeordneten Öffnungen. b.) **Nesttyp II** ist großflächig über die MR angelegt mit unregelmäßig verteilten Öffnungen auf der Außenseite.

Wurden Kartonkonstruktionen auf der Oberfläche von Stämmen und Zweigen gefunden, so bestanden diese ausschließlich aus hinfälligem sprödem Material und beherbergten nur Trophobionten, aber keine Ameisenbrut (**Tabelle 12**, S. 69). Aktiv gestaltete Freinester findet man bei den Vertretern der Gattung *Technomyrmex* ausschließlich unter oder zwischen Blättern. Zwei Arten (*Technomyrmex* sp. 7 und *T.* sp. 9) traten dabei besonders häufig und in allen untersuchten geographischen Gebieten auf (**Tabelle 12**); sie stellten zusammen 58 % der Funde mit blattgebundener Nistweise. Diese beiden abundanten Arten repräsentieren jeweils typische Vertreter zweier Artengruppen innerhalb der Gattung *Technomyrmex*, deren Arbeiterinnen morphometrisch klar unterscheidbar sind und die außerdem architektonisch verschiedenartige Nester anlegen (**Abbildung 15**, S. 70).

**Typ I:** Diese Nester waren als schmale, längliche Gebilde (+/-1,5 cm breit) über die Blattmittelrippe gebaut und von außen durch eine Vielzahl kleiner Öffnungen („Lochreihenprinzip“) charakterisiert. Die besiedelnden Ameisen waren mit einer durchschnittlichen Körperlänge von 2,5 mm ( $n = 150$ ) relativ klein. *Technomyrmex*-Arten dieser Größe, die diesen Baustil zeigten, sind in **Tabelle 13** (S. 71) aufgeführt. Im Inneren bestanden die Nester aus mehrfach unterteilten Kammern (Breite: 2–5 mm), die auf dem

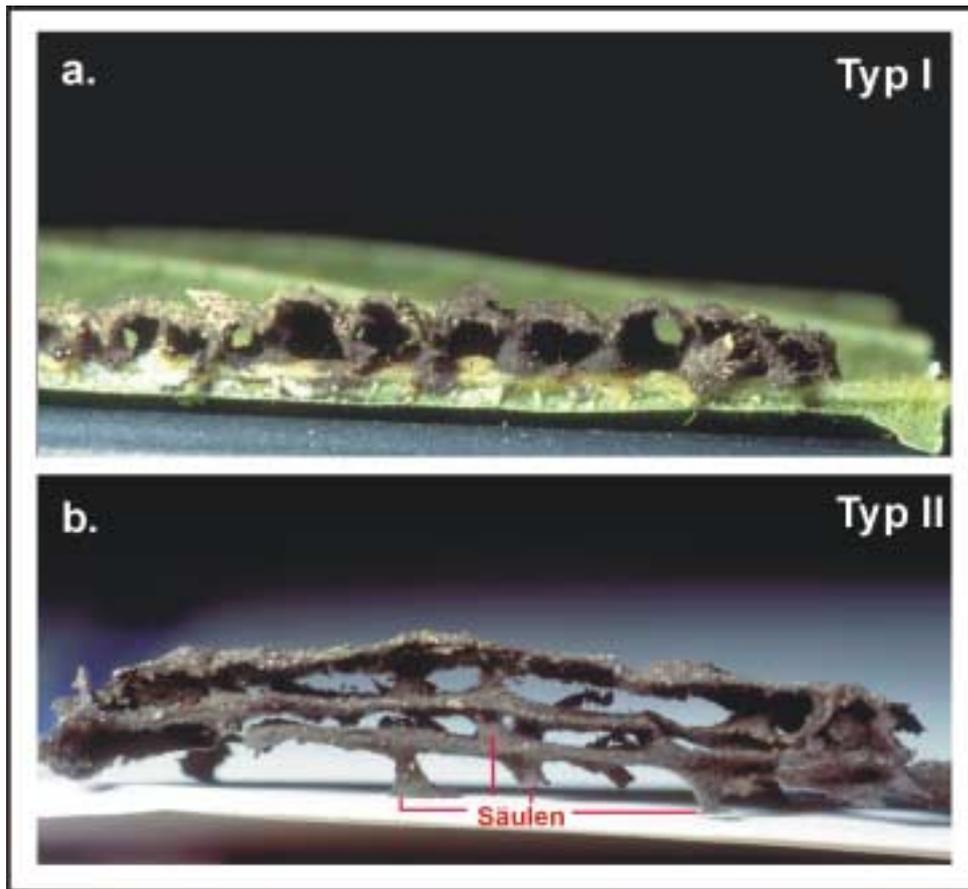
Scheitelpunkt der MR ansetzten und bogenförmig zur Blattfläche ausgebildet waren (**Abbildung 16**, S. 72). Bei 20 % (n = 271) der Nester konnte noch eine zweite, das untere Stockwerk überspannende Etage festgestellt werden.

Die Nester des **Typs I** hatten eine mittlere Höhe von ca. 0,8 cm. Auf der Innenseite der Nestwände fand sich ein dichtes Geflecht aus fadenförmigem Pilzmyzel (Schichtdicke: 0,1–0,3 mm, n = 25), während die Außenseite (0,3–0,5 mm, n = 25) weitgehend pilzfrei war und aus Rindenpartikeln und wenigen Blatthaaren bestand (**Abbildung 17 a.**, S. 72). Im Inneren der schmalen Nester waren eventuell wachsende Trichome von der Blattfläche entfernt worden. Trophobionten wurden in den meisten Fällen entlang der MR und an den SR (n = 239) gefunden; selten waren sie unregelmäßig über die Blattfläche verteilt (n = 12). Die größte Kolonie von *Technomyrmex* sp. 7 der am häufigsten gefundenen Art mit **Typ-I**-Nestern verteilte sich auf einem einzelnen Nestbaum auf 20 Filialnester und bestand aus mehr als 1200 Arbeiterinnen und 25 Königinnen.

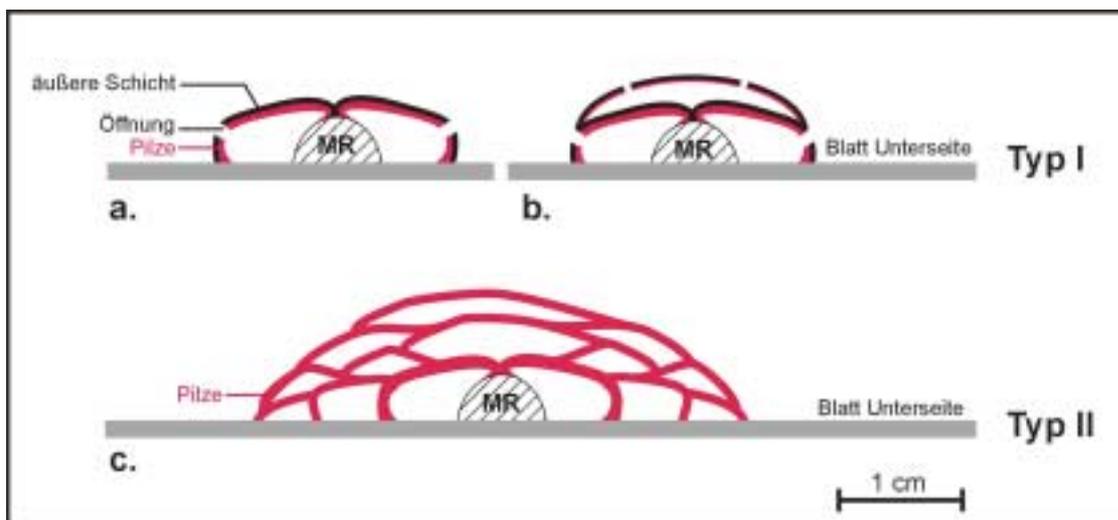
| Typ-I-Nester       | Nestmaße ( $\bar{x}$ , cm) |     |     |     |     |     |     |
|--------------------|----------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                    | L                          | s   | B   | s   | H   | s   | n   |
| <i>T. sp. 4</i>    | 6                          | 1,1 | 1   | 0,3 | 0,8 | 0,1 | 8   |
| <i>T. sp. 7</i>    | 12,5                       | 3,6 | 1,6 | 0,2 | 1,0 | 0,2 | 192 |
| <i>T. sp. 13</i>   | 7,2                        | 1,3 | 1,2 | 0,4 | 0,7 | 0,3 | 4   |
| <i>T. sp. 17</i>   | 6                          | 0,5 | 1,3 | 0,1 | 0,9 | 0,1 | 2   |
| <i>T. sp. 22</i>   | 8,5                        | 2,4 | 1,2 | 0,3 | 1,1 | 0,2 | 7   |
| <i>T. sp. 23</i>   | 10,2                       | 3,3 | 1,7 | 0,6 | 0,5 | 0,2 | 20  |
| $\Sigma = 233$     |                            |     |     |     |     |     |     |
| Typ-II-Nester      | Nestmaße ( $\bar{x}$ , cm) |     |     |     |     |     |     |
|                    | L                          | s   | B   | s   | H   | s   | n   |
| <i>T. strenuus</i> | 13,5                       | 4,6 | 5   | 1,6 | 2,2 | 0,5 | 42  |
| <i>T. sp. 9</i>    | 8,2                        | 4,1 | 4,4 | 1,8 | 1,4 | 0,3 | 267 |
| <i>T. sp. 20</i>   | 7,4                        | 1,5 | 5,2 | 1,1 | 1,6 | 0,2 | 7   |
| $\Sigma = 316$     |                            |     |     |     |     |     |     |

**Tabelle 13:** Verschiedene Nesttypen in der Gattung *Technomyrmex*. Aufgetragen ist jeweils das arithmetische Mittel ( $\bar{x}$ ) der Nestmaße (Länge, Breite, Höhe). s = Standardabweichung. Die Nester des **Typ-I** sind signifikant schmaler und niedriger als **Typ-II**-Nester.

**Typ II:** Nester dieses Typs waren großflächig (+/-5 cm breit), meist im Blattzentrum über die Mittelrippe gebaut (S. 70). Die im Vergleich zu **Typ-I**-Nestern wenigen Öffnungen auf der Nestoberseite waren unregelmäßig verteilt. Die dunkelschwarz gefärbten Arbeiterinnen der diese Nester besiedelnden Ameisenarten (*T. strenuus*, *T. sp. 9*, *T. sp. 20*, siehe **Tabelle 13**) hatten eine durchschnittliche Körperlänge von 3,8 mm (n = 150); dadurch sind sie klar von den **Typ-I**-Arbeiterinnen unterscheidbar. Die Nester bestanden aus drei bis fünf Ebenen, die durch stützende Säulen unterteilt waren (**Abbildung 16**, S. 72, **Abbildung 17**, S. 72). Die ursprünglichen, an der MR ansetzenden bogenförmigen Kammern waren in Größe und Form weitgehend identisch mit den Nestkammern des **Typs-I**.



**Abbildung 16:** Längsschnitte durch *Technomyrmex*-Nester. a.) Schnitt entlang der MR durch ein Nest von *Technomyrmex* sp. 7. Typ-I-Nester waren meist aus einer einzigen Lage bogenförmiger Kammern (+/-0,5 cm) aufgebaut, mit je einer Öffnung in Richtung Blattrand. b.) Nest von *Technomyrmex* sp. 9, vom Nestblatt abgenommen und entlang der MR ein Streifen (1 cm) aus dem Nest geschnitten. Zu erkennen sind drei übereinander liegende Stockwerke eines Typ-II-Nestes, die durch große Kammern (+/-2 cm) unterteilt sind. In der Mitte wird die Konstruktion auf allen Ebenen durch gleichmäßig angelegte Säulen gestützt.



**Abbildung 17:** Schematische Darstellung von architektonisch unterscheidbaren Nesttypen in der Gattung *Technomyrmex*. a.) Querschnitt durch ein Typ-I-Nest, das nach dem „Lochreihenprinzip“ mit vielen Öffnungen auf der Außenseite aufgebaut war. Ausgehend vom Scheitelpunkt der MR wurden nach jeder Seite zwei bogenförmige Kammern angesetzt. Im fertigen Nest bestanden die Nestwände im Inneren aus einem dichten Pilzgeflecht, während sich die äußere Schicht überwiegend aus Rindenfragmenten und wenigen Trichomen zusammensetzte und nicht von Pilzen durchwachsen war. b.) Bei einigen Typ-I-Nestern (20 %) war noch eine zweite Ebene aufgesetzt, die die unteren Kammern überspannte. c.) Fertige Nester des Typs-II sind vielfach gekammert und in bis zu fünf Ebenen unterteilt. Die Nestwände bestanden aus einem stark verfilzten Pilzgeflecht. Die Ursprungskammern seitlich der MR waren in Form und Größe weitgehend identisch mit den Typ-I-Nestern.

Im Gegensatz zu diesen waren bei den **Typ-II**-Nestern jedoch seitlich weitere Gänge und Kammern angelegt, was zu einer starken Verbreiterung des gesamten Nestes führte. Je nach Blattgröße konnte ein solches Nest fast die gesamte Blattspreite überdecken (max. Breite: 8 cm). Dadurch und durch den vielschichtigen Ausbau über mehrere Ebenen bieten solche Nester bei vergleichbarer Länge weit mehr Raum als **Typ-I**-Nester.

Architektonisch waren **Typ-II**-Nester die bei weitem kompliziertesten und komplexesten Nestbauten innerhalb der Gattung *Technomyrmex*. Die fertigen Nester bestanden vollständig aus einem Pilzgeflecht, dessen Myzel sich aus reichverzweigten septierten Hyphen zusammensetzte. Die fadenförmigen, miteinander verwobenen Pilzhyphen verliehen dem Nest eine tiefschwarze filzige Oberfläche und elastische Eigenschaften. Die am häufigsten gefundene arboreale *Technomyrmex*-Art (*T. sp. 9*) baute Nester dieses Typs. Das Nestbauverhalten von *T. sp. 9* und die Entstehung der pilzhyphenstabilisierten Nester vom **Typ II** wurden im Detail untersucht<sup>7</sup>.

### 3.3.4.1 Experimente zum Bauverhalten

*Technomyrmex sp. 9* baute hochkomplexe pilzhyphenstabilisierte Stallnester (**Technomyrmex-Nesttyp II**) auf der Unterseite von Blättern. Diese Spezies war die am zahlreichsten gefundene arboreale *Technomyrmex*-Art (**Tabelle 12**, S. 69). Sie bildete volkreiche polydome Kolonien mit bis zu 200 Einzelnestern, die sich auf einem (87 % der Funde) bis maximal zwei (13 %) Nestbäume verteilten. In einem einzelnen Teilnest wurden die Tiere ausgezählt. Es enthielt neben verschiedenen Brutstadien, 275 Arbeiterinnen und 20 Königinnen. Nie konnte beobachtet werden, dass die Tiere ihre jeweiligen Nestbäume verließen. Sie lebten strikt arboreal und ernährten sich überwiegend vom Honigtau der in den Nestern gehaltenen Trophobionten; im Versuch nahmen sie auch tote Insekten an. Die in den Nestern entdeckten Cocciden saßen entlang von MR und SR sowie direkt auf der Blattfläche (**Abbildung 20 d. & e.**, S. 77). Auffälligerweise kamen die Kolonien von *T. sp. 9* und auch aller anderen Stallnestbauer der Gattung *Technomyrmex* praktisch niemals einzeln vor. In allen Fällen fand man in den jeweiligen Gebieten große Ansammlungen mit bis zu 20 Kolonien, verteilt auf 500 m<sup>2</sup> (z. B. Genting Highlands, Belum, Poring Hot Springs). Bei der Auswertung wurden in der Regel nur die größten Kolonien systematisch bearbeitet und

<sup>7</sup> Die Pilze gehören zur Klasse der Ascomyceten (Schlauchpilze), einer weitverbreiteten Gruppe mit etwa 30 000 beschriebenen Arten, darunter einer Reihe bekannter und ökonomisch bedeutender Pilze. Die Sporen der Ascomyceten entwickeln sich in sogenannten Ascis, die meist in Fruchtkörpern vereinigt sind. Die Form und die Entwicklung des Fruchtkörpers ist entscheidend für die Abgrenzung der Unterklassen und Ordnungen. Trotz intensiver Suche danach konnten im Freiland nie die Fruchtkörper der Pilze gefunden werden. Zur genaueren Analyse wurden Nester verschiedener Arten (*Technomyrmex sp. 9*, *T. strenuus* sowie *Dolichoderus sp. 4*, **Kapitel 3.3.5**, S. 87, *Monomorium sp. 1*, **Kapitel 3.3.7**, S. 118, *Crematogaster sp. 20* und *C. sp. 2*, **Kapitel 3.3.8**, S. 129) in Glutaraldehyde (25 %) fixiert und im Labor von PROF. G. KOST (Universität Marburg) untersucht. Leider konnten dabei keine Ascis gefunden werden. Auch die Kultivierung des Myzels auf künstlichem Nährboden führte nicht zur Ausbildung von Fruchtkörpern. ROHE (1991) fand ein einziges Mal wenige fadenförmige Pilze bei einer Art der Gattung *Dolichoderus* (*Dolichoderinae*). Auch seine Proben bildeten keine Fruchtkörper aus, und eine Determination anhand der Wuchsform durch das CENTRAALBUREAU VOOR SCHIMMELCULTURES (Niederlande) war nicht möglich. Es können deshalb zum jetzigen Zeitpunkt keine Aussagen zur Spezifität der Pilze gemacht werden. Ob es sich immer um die gleiche Art oder aber um eine Gruppe verschiedener Ascomycetenarten handelte, muss daher offen bleiben.

aufgeführt (z. B. **Tabelle 12**, S. 69). Die anderen Kolonien des gleichen Gebietes wurden stichprobenartig in die Untersuchung einbezogen (z. B. Untersuchungen des Nestmaterials, zur Koloniegröße, Nestverteilung etc.). Neben den Einzelschritten beim Bau eines neuen Nestes sollte insbesondere geklärt werden, inwieweit die Ameisen Einfluss auf die Ansiedelung der das Nest stabilisierenden Pilze hatten.

#### 3.3.4.1.1 Spezielle Methoden

Insgesamt wurden die Versuche zum Bauverhalten von *Technomyrmex* sp. 9 mit zehn verschiedenen Kolonien aus dem Gebiet der Genting Highlands durchgeführt. Dazu wurden die Mitglieder der Kolonien (ca. 500–2500 Arbeiterinnen sowie eine unterschiedliche Anzahl von Königinnen und Brutstadien) in der in **Kapitel 2.3** (S. 18) beschriebenen Weise zunächst ohne Nestmaterial und Trophobionten gesammelt und auf andere Pflanzen umgesetzt. Aus Vorversuchen hatte sich ergeben, dass *T.* sp. 9 altes Nestmaterial komplett recycelt und zum Bau neuer Nester nutzt (**Abbildung 21 f.**, S. 79). Es musste also darauf geachtet werden, dass absolut keine Reste des alten, von Pilzen durchwachsenen Nestmaterials auf die Versuchspflanzen kamen. Deshalb wurden die Tiere per Hand mit der Pinzette auf die Versuchspflanzen überführt. Die Ameisen wurden während der Versuchszeit (5 Wochen) zusätzlich mit einer angefärbten Honiglösung, Wasser sowie Insektenfleisch gefüttert. Sechs Kolonien wurden am Fundort (Genting Highlands) auf Jungpflanzen der gleichen Art wie die der ursprünglichen Nestbäume (*Phyllagathis* sp., Melastomataceae) umgesetzt. Des Weiteren standen vier Kolonien am GFSC auf verschiedenen Pflanzen, z. B. *Ficus* sp. (Moraceae), *Dipterocarpus* sp. (Dipterocarpaceae) unter Beobachtung. Die Tiere wurden vorsorglich mit Klebeleim am Verlassen der Pflanzen gehindert. Solange jedoch genügend Futter zur Verfügung stand, unternahmen die Arbeiterinnen niemals den Versuch, auf den Waldboden zu gelangen.

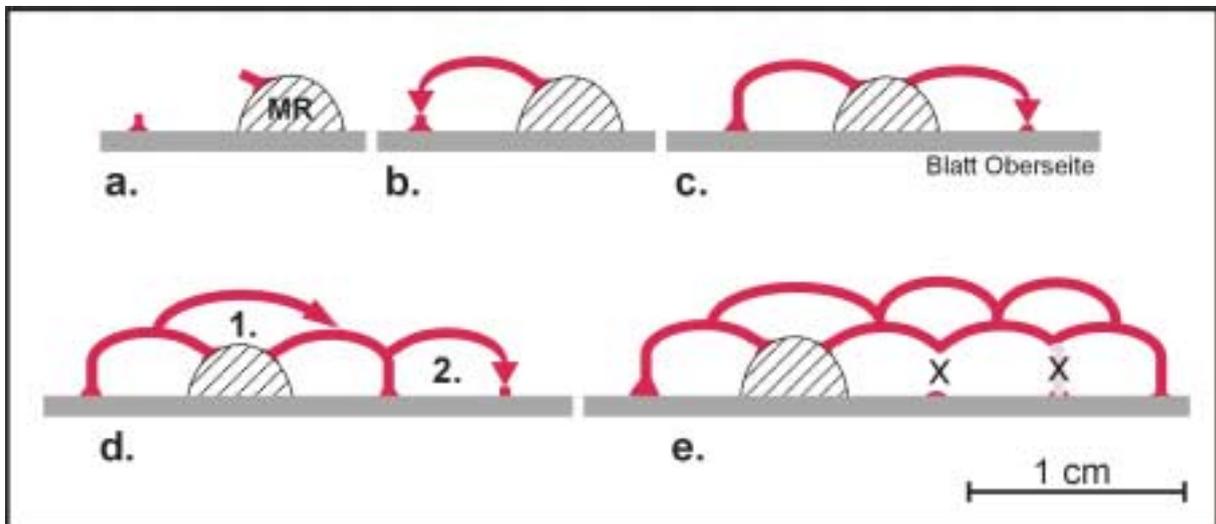
#### 3.3.4.1.2 Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität

Nach dem gleichzeitigen Umsetzen von sechs Kolonien auf die Versuchspflanzen in den Genting Highlands versammelten sich die Tiere auf der schützenden Unterseite von Blättern. Die Arbeiterinnen hielten dabei die Brut in den Mandibeln (**Abbildung 21 g.**, S. 79). Das angebotene Futter wurde sofort angenommen, Bauverhalten konnte jedoch zu diesem Zeitpunkt nicht beobachtet werden. Nach drei Tagen wurden die Nestpflanzen von zwei Versuchskolonien erstmals mit Wasser besprüht, was jedoch auch an den zwei folgenden Tagen keine Bautätigkeit auslöste. Am sechsten Tag wurde den gleichen zwei Kolonien feuchter Zellstoff als Baumaterial angeboten. Erstaunlicherweise konnte auch danach bei allen fünf Versuchskolonien keine Bautätigkeit beobachtet werden. Als nächstes bekamen drei Versuchskolonien Cocciden auf Blättern angeboten, die entweder aus Nestern der seidenwebenden *Oecophylla smaragdina* stammten oder an ameisenfreien Blättern gefunden wurden. Schon 2 Std. nachdem die Cocciden zur Verfügung standen, wurden einige der Homopteren durch regelrechtes Aushebeln mit den Mandibeln von den Blättern gelöst und von den Arbeiterinnen auf den Versuchspflanzen angesetzt (**Abbildung 20 d.–f.**

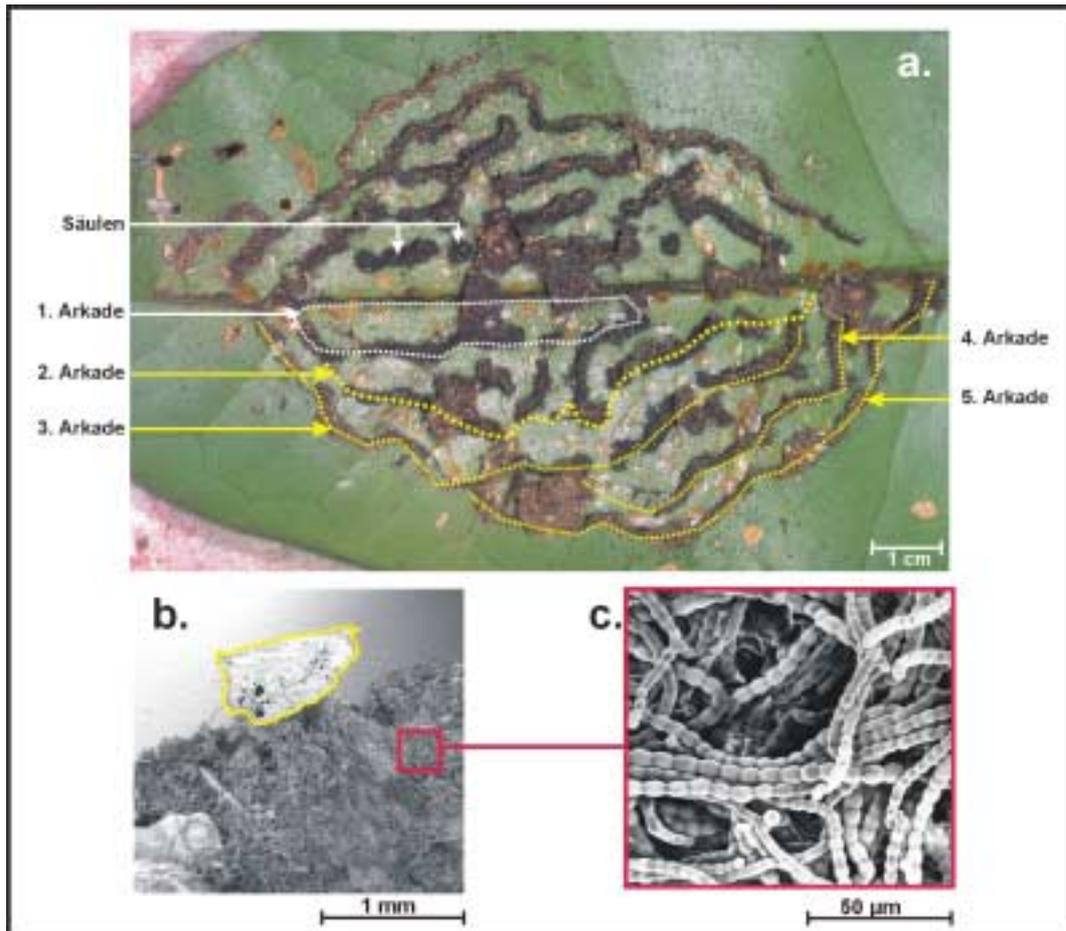
S. 77). Die drei mit Trophobionten versorgten Versuchskolonien begannen alle, wenn auch nur in geringem Maße, in der folgenden Nacht mit dem Bau eines neuen Nestes, während bei den drei anderen Kolonien weiterhin keinerlei Bautätigkeit beobachtet werden konnte. Erst nachdem auch bei den restlichen Versuchskolonien Trophobionten zur Verfügung standen, begannen sie mit dem Nestbau (mit einer max. Verzögerung von 24 Std.). Diese Hinweise zur Rolle der Trophobionten beim Auslösen von Nestbauverhalten wurden bei den späteren Versuchen mit *Technomyrmex* sp. 9 am GFSC berücksichtigt. Es wurde in derselben Weise Feuchtigkeit (manuelles Besprühen mit Wasser bzw. Regen), Baumaterial und Cocciden angeboten und die Versuchskolonien wurden jeweils stichprobenartig über 24 Std. kontrolliert. Auch hier konnte beobachtet werden, dass die angebotenen Trophobionten als primärer Auslöser für Bautätigkeit fungierten. Die Homopteren wurden von den Ameisen mit den Mandibeln aufgenommen und auf potentiellen Nestblättern angesetzt (**Abbildung 20 d. & f.**, S. 77).

#### 3.3.4.1.3 Die Konstruktion eines neuen Nestes

*Technomyrmex* sp. 9 zeigte Nestbauverhalten ausschließlich in den Nachtstunden. Nachdem den Versuchskolonien Trophobionten zur Verfügung standen, begannen einige Arbeiterinnen seitlich der MR, an der Basis von SR und den dazwischenliegenden Blattflächen sämtliche Trichome zu entfernen. Auf diese „trichomfreien“ Stellen wurden die Cocciden angesetzt. Die dabei anfallenden Blatthaare wurden mit den Mandibeln zu kompakten Büscheln gepresst und als Nestbaumaterial genutzt.



**Abbildung 18:** Nestentstehung bei *Technomyrmex* sp. 9. a.) Seitlich der MR wurde ein stark geneigter, bis zu 0,4 cm hoher und 2,5 cm langer Wall aus verschiedenen Materialien angebracht. Gleichzeitig entstanden im Abstand von 0,5 cm zur MR bis zu 0,3 cm hohe säulenähnliche Gebilde. b.) Der auf der MR angelegte Wall wurde verlängert, was die Ausbildung eines röhrenförmigen länglichen Ganges zur Folge hatte. c.) Anschluss wurde auf die unter a. & b. dargestellte Weise ein zweiter Gang auf der gegenüberliegenden Seite der MR konstruiert. d.) Beide seitlichen Gänge dienten als Untergrund für einen dritten (1.), die MR überspannenden Gang. Danach (2.) wurden seitlich weitere Gang- und Kammersysteme an die bereits bestehenden angefügt. e.) Das Nest wurde nach und nach durch das Hinzufügen von zunächst röhrenförmigen Gängen in der Breite und in der Höhe ausgedehnt. Dabei wurden teilweise die zuvor angelegten Säulen unter Wiederverwendung des Materials abgebaut (X), was eine Vergrößerung der inneren Kammern zur Folge hatte.



**Abbildung 19:** Ansatzstellen in einem Nest von *Technomyrmex strenuus* (Nest-Typ II). **a.)** Die oberen Ebenen des Nestes wurden entfernt. Die fest am Substrat fixierten Fundamente blieben erhalten. Beginnend mit der ursprünglichen Arkade entlang der MR, lässt sich der chronologische Verlauf der Nestentwicklung rekonstruieren. Die dunklen Ansatzstellen in der Nestmitte waren bereits von Pilzen durchwachsen, wohingegen die äußeren (jüngeren) Mauern aus dem ursprünglich verwendeten hellbraunen Rindenfragmenten bestanden und sich bei der Präparation des Nestes partiell von der Blattfläche lösten. Die Querwände stammten von den verschlossenen Enden der Arkaden oder wurden nachträglich eingearbeitet. Der nicht mit Karton überbaute Nestboden war im gesamten Nest von Cocciden besiedelt. **b.)** Unterseite einer pilzstabilisierten Säule, die vorsichtig vom Substrat abgezogen wurde. Dabei löste sich teilweise die Blattepidermis ab, die in der REM-Aufnahme als eine helle, durchgehende Fläche erscheint, in die Pilze inserieren. **c.)** Fadenförmiges Geflecht aus Pilzhyphen, die die *Technomyrmex*-Nester durchwachsen. Fertige Nester bestehen ausschließlich aus diesem Material.

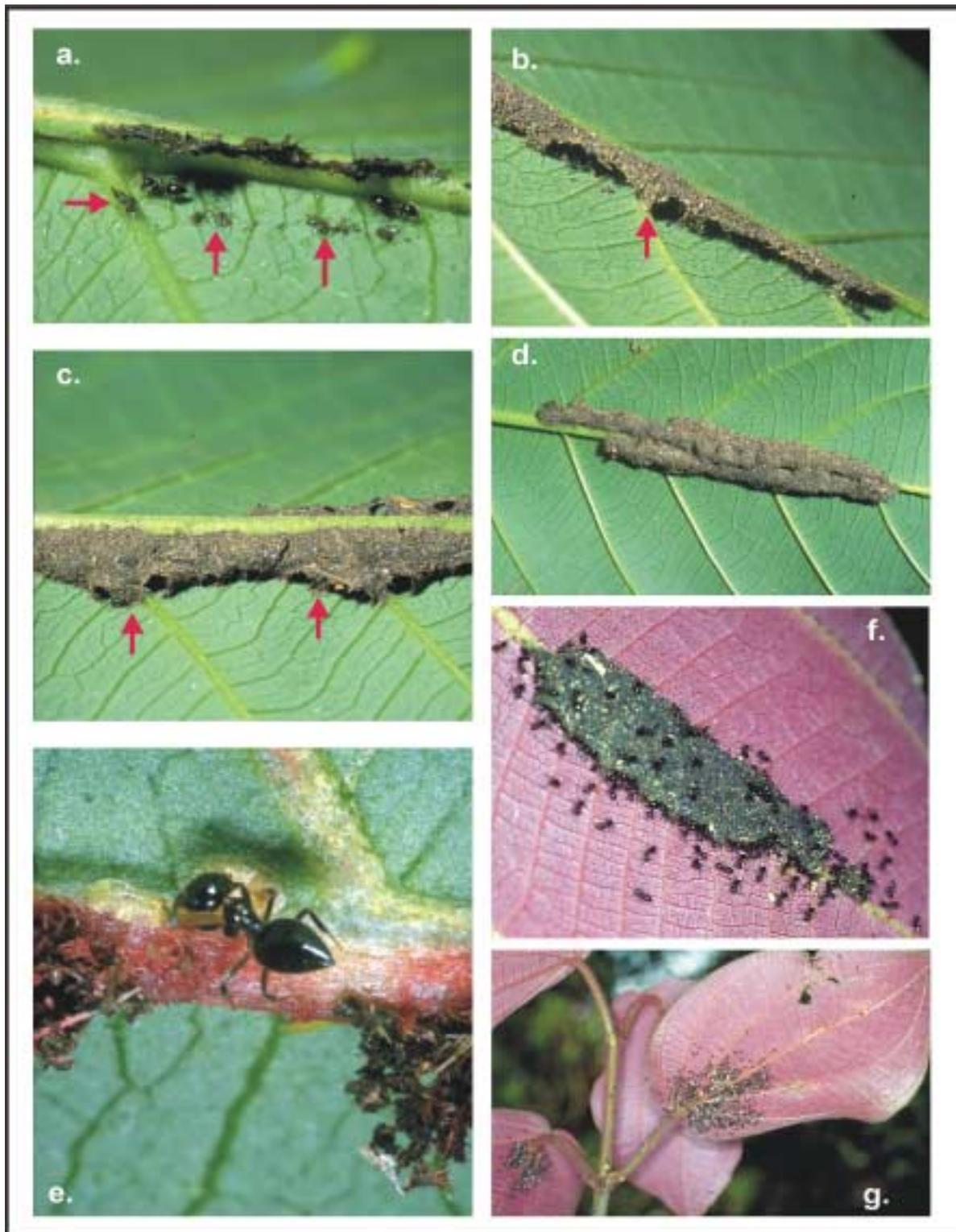
Trichome außerhalb des späteren Nestbereichs wurden allerdings nicht abgebissen. Gleichzeitig konnten andere Arbeiterinnen beobachtet werden, wie sie Rindenpartikel von der Stammoberfläche abnagten und diese zum neuen Nestblatt transportierten (**Abbildung 20 a.–c.**, S. 77). Dabei bevorzugten die Tiere von Regen befeuchtete Stellen auf dem Stamm; hier ließ sich das Material offensichtlich mit weniger Aufwand herauslösen. Es wurden aber auch vereinzelt trockene Holzsnipsel sowie Epiphyllie von Blättern gesammelt und verarbeitet. Der angebotene Zellstoff kam beim Nestbau nicht zum Einsatz. Die einzelnen Schritte der Nestentstehung sind exemplarisch in **Abbildung 18** (S. 75) und **Abbildung 21 a.–d. & f.** (S. 79) dokumentiert. Zunächst wurde das Material von den Arbeiterinnen auf die von Blatthaaren befreiten Stellen seitlich der MR angesetzt.



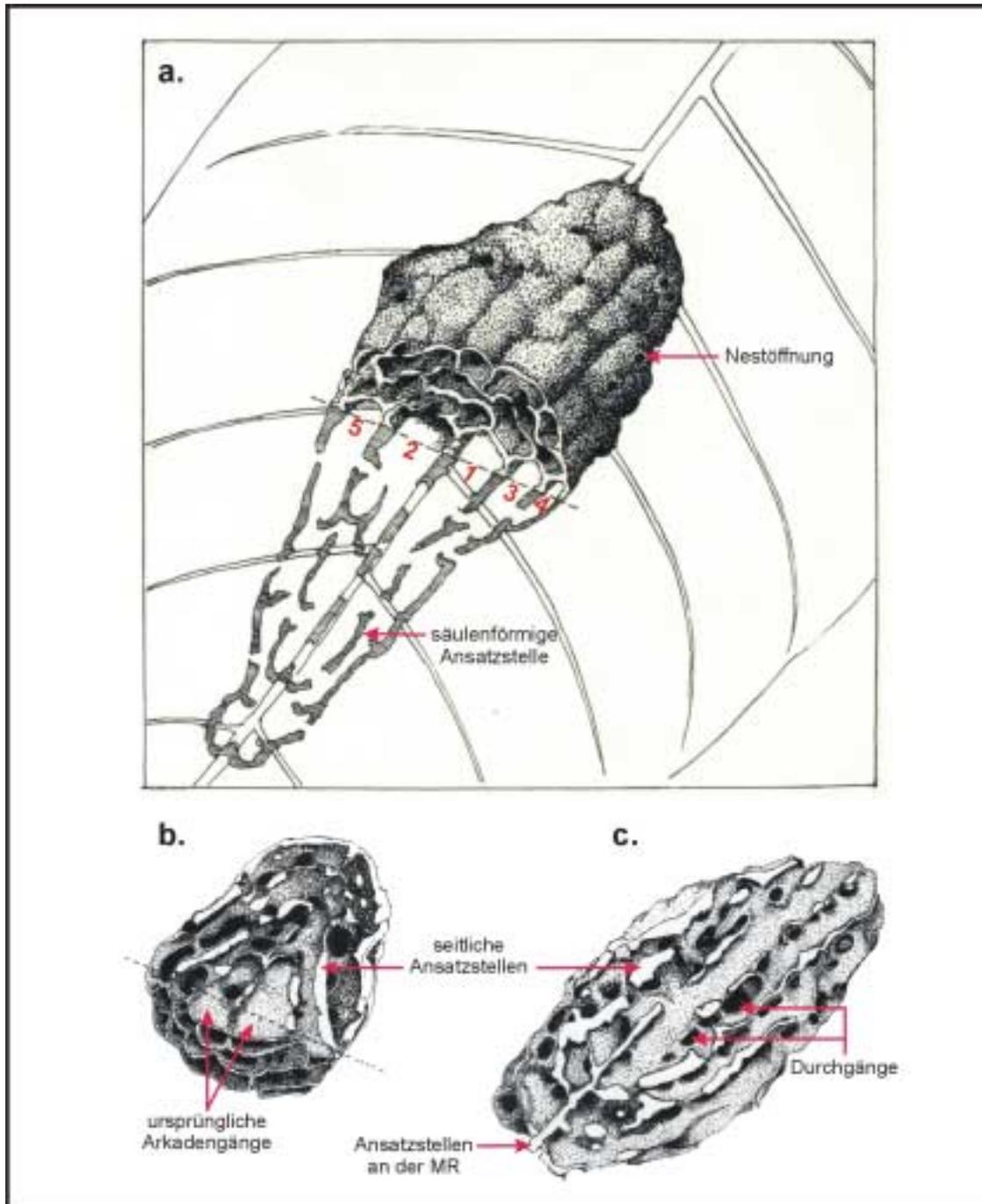
**Abbildung 20:** *Technomyrmex* sp. 9. a.–c.) Baumatériau wurde überwiegend von der Stammoberfläche der Versuchspflanzen abgenagt. Trockene Holzstückchen b.) und ein Gemisch aus Epiphyllen und feuchtem Rindenbewuchs c.) wurden zum neuen Nestplatz getragen und dort zunächst entlang der MR aufgeschichtet. Dabei wurde das Material von den Arbeiterinnen mit Darminhalt gedüngt. d.–f.) Sammeln und Tragen von Cocciden.

Es entstand ein geneigter, bis zu 2,5 cm langer und 0,4 cm hoher Wall, dessen Wandstärke  $\pm 1,5$  mm betrug und der an der Basis leicht verbreiterte Ansatzstellen ( $\pm 2,5$  mm) aufwies. Gleichzeitig legten die Tiere im Abstand von 0,5–1 cm zur MR vereinzelt Materialteile ab, aus denen sie in kurzer Zeit kleine Säulen (Länge: 0,2–0,5 cm, Wandstärke:  $\pm 1,5$  mm) mit verbreiterten Ansatzstellen modellierten. Auf Blättern mit prominenten Blattadern fand man

diese Säulen in der Regel entlang von SR ausgerichtet. Nachdem die Säulen eine Höhe von etwa 0,3 cm erreicht hatten, stoppte hier der weitere Ausbau. Nun wurde nur noch an dem an der MR ansetzenden Wall weitergearbeitet, bis dieser sich mit den Endpunkten der Säulen verband (**Abbildung 18**, S. 75). Diese Arbeiten führten die Ameisen ausschließlich von der Innenseite aus. Die herbeigeschafften Materialien verschiedener Größe (0,05–2 mm, n = 50) platzierten sie mit den Mandibeln direkt auf den Mauerrand, um sie sofort in den Verbund einzupassen. Andere Arbeiterinnen bearbeiteten die Mauer an den Seiten, indem sie überstehende Materialfragmente in den entstehenden Wall pressten oder aber herauszogen und an anderer Stelle einpassten. Auf diese Weise entstand ein Arkadengang mit einer rauen unregelmäßigen Oberfläche. Die seitlichen Öffnungen (unbebaute Abschnitte zwischen den Säulen) verbauten die Tiere danach teilweise, während sie an anderer Stelle weiterhin als Eingänge dienten. Die Höhe der Arkadengänge betrug durchgängig 0,3–0,4 cm; sie korrelierte damit annähernd mit der Länge der Arbeiterinnen von *T. sp. 9* (0,38 cm). Ihre Breite variierte von 0,3 cm an den Endpunkten der Gänge bis zu 1,3 cm zur Mitte hin. Dadurch verliefen die seitlichen Begrenzungen der Arkaden nicht immer parallel zur MR, sondern in einer halbkreisförmig gewölbten Bahn (**Abbildung 19 a.**, S. 76, **Abbildung 21 c.**, S. 79). Nach dem beschriebenen Verfahren konstruierten die Tiere danach einen zweiten Arkadengang auf der gegenüberliegenden Seite der MR. Im Anschluss erfolgte der Bau eines dritten Gangsystems, dessen Ansatzstellen annähernd auf den Scheitelpunkten der zuerst angelegten röhrenförmigen Gänge lagen (**Abbildung 22**, S. 80). Nach diesem Grundprinzip wuchs das Nest in Breite und Höhe. Die Seitenwände der äußeren Arkaden verliefen parallel zu den nach außen gewölbten Wänden der inneren Arkaden. Dadurch bekam das fertige Nest eine bauchig ovale Form mit abgerundeten Stirnseiten (**Abbildung 19 a.**, S. 76, **Abbildung 22 a.**, S. 80). Die in fertigen Nestern vorgefundenen Querwände waren oft auf die ursprünglich geschlossenen Enden der Arkadengänge zurückzuführen oder waren nachträglich erstellt worden. Vormalig angelegte Säulen wurden teilweise wieder abgebaut, was eine Verbreiterung der inneren Kammern zur Folge haben konnte (**Abbildung 18 e.**, S. 75). Im Endstadium entstanden Nester von unterschiedlicher Größe, die eine verschiedenartige Anordnung von Kammern und Gängen aufwiesen (**Abbildung 22**, S. 80), die man jedoch alle auf das oben beschriebene Grundprinzip zurückführen konnte. Besonders in der Neubauphase verlief der Nestbau bei den beobachteten Kolonien auffällig statisch mit am Ende sehr ähnlichen Nestkonstruktionen. Die zusätzliche Rekonstruktion fertiger Nester (n = 200) zeigte, dass der dargestellten Nestentwicklung ein allgemeines Muster zugrunde lag, das nicht nur bei *Technomyrmex sp. 9* ausgeprägt war (siehe z. B. *T. strenuus*, **Abbildung 19 a.**, S. 76). Auch die kleineren *Technomyrmex*-Arten konstruierten grundsätzlich ihre Nester des Typs-I in ähnlicher Weise (vgl. **Abbildung 17 a. & b.**, S. 72 & **Abbildung 18 c.** S. 75). Der Unterschied zu den Typ-II-Nestern bestand zum einen darin, dass nur zwei vergleichsweise niedrige Arkadengänge (+/-2 mm, n = 100) ausgebildet waren, die annähernd parallel zur MR verliefen und deren Öffnungen später nur gering verschlossen wurden (**Abbildung 15 a.**, S. 70, **Abbildung 16 a.**, S. 72); zum anderen waren die Baumaterialien der Typ-I-Nester nur auf der Innenseite von Pilzmyzel überwachsen.



**Abbildung 21:** Nestentwicklung bei *Technomyrmex* sp. 9. **a.)** Die ersten Baumaterialien wurden zu einem leicht geneigten Wall seitlich der MR aufgeschichtet. Im Abstand von 0,5 cm wurden auf der Blattfläche Materialien aufgebracht (rote Pfeile) und später zu kleinen Säulen modelliert. **b.)** Der Wall wurde seitlich verlängert, bis er **c.)** einen röhrenförmigen geschlossenen Gang bildete. **d.)** Danach wurde auf der gegenüberliegenden Seite der MR in ähnlicher Weise ein Gang konstruiert. Auf beide Gänge setzten die Tiere anschließend ein drittes, röhrenförmiges Gebilde auf, das die MR überspannte. **f.)** Unter Auflösung von inneren Zwischenwänden wächst das Nest nach den Seiten. Das im Bild dargestellte Nest war in Vorversuchen aus recycelten Baumaterialien älterer und teilweise zerstörter Nester konstruiert worden. **e.)** Vor Beginn des Nestbaues wurden Cocciden an die vorher von Trichomen befreite und mit Darminhalt (nach der Aufnahme gefärbter Honiglösung rot gefärbt) präparierte MR angesetzt. **g.)** Ansammlung von Arbeiterinnen unter Blättern vor Beginn des Nestbaues.



**Abbildung 22:** Fertige Nestkonstruktion von *Technomyrmex* sp. 9. a.) Das Nest ist im Querschnitt dargestellt. Es hatte eine Originalgröße von 7,5 cm x 4 cm. Um die Anordnung der Kammern und Gänge zu zeigen, wurde in Richtung Blattspitze der Kartonbau entfernt und die Anheftungsstellen der Arkadenwände auf der Unterseite angedeutet. Die einzelnen Arkaden der untersten Nestebene sind in der Reihenfolge ihrer Entstehung nummeriert (1–5). Die Nester bestanden aus bis zu fünf Ebenen. Die Ansatzstellen der oberen Bogengänge waren meist auf dem Scheitelpunkt der unteren Arkaden aufgesetzt. Dadurch wurde eine vorteilhafte Kraftverteilung erreicht. Die wenigen Nestöffnungen waren unregelmäßig über die Oberfläche verteilt. b. & c.) Bei beiden Abbildungen wurde das Nestblatt entfernt, so dass die Sicht auf die Unterseite der Konstruktionen frei wurde. Die Ansatzstellen der Arkadenwände am Blatt sind hell gezeichnet. b.) Aufsicht von der Unterseite auf ein quer geschnittenes Nest (Größe des Segments: 2,7 cm x 2 cm). Man erkennt die Anordnung der einzelnen Schichten zueinander und die ersten ursprünglichen Arkadengänge. c.) Ein vollständiges Nest (5 cm x 2,5 cm) von der Unterseite; sichtbar wird die komplette unterste Schicht des Nestes und die nachträglich eingearbeiteten Verbindungsgänge zu den nächstfolgenden Ebenen.

### 3.3.4.2 Materialeigenschaften

Die anfänglich verwendeten Baumaterialien stammten ausnahmslos von der jeweiligen Nestpflanze und wurden von den Arbeiterinnen ohne weitere Modifikationen verarbeitet. Die damit konstruierten Initialnester waren maximal aus zwei Ebenen aufgebaut. Das Material haftete zwar gut an den Ansatzstellen, im trockenen Zustand zerfielen die Arkaden aber bei Berührung relativ leicht zu einer groben bröseligen Masse. Im fortgeschrittenen Stadium bestanden dann alle untersuchten Nester des Nest-Typs II vollständig aus Pilzmyzel, das sich den ursprünglich gestalteten Formen exakt anpasste. Nahm man diese Nester zwischen die Finger und übte Druck aus, so entstand leicht eine Vertiefung, die sich nach dem Loslassen fast schon gummiartig in den Ausgangszustand streckte. Diese Eigenschaft war ganz besonders gut zu demonstrieren, wenn das Nestmaterial feucht war. Seitlich der Ansatzstellen breitete sich das Myzel gelegentlich flächig auf dem Nestboden aus. Bei dem Versuch, die Nester vom Substrat zu lösen, blieben in der Regel die dunklen pilzbewachsenen Fundamente an der Blattfläche haften oder es lösten sich dabei sogar Teile der Blattepidermis ab, in die Pilzhyphen inserierten (**Abbildung 19 b.**, S. 76). Entgegen der üblicherweise geraden perlschnurartigen Wuchsform fanden sich zum Teil in den äußeren Arkaden zu Konglomeraten zusammengepackte Pilzhyphen (Durchmesser ca. 0,2 mm). Diese hatten die Ameisen zweifellos an anderer Stelle gesammelt und zum Ausbau der Peripherie genutzt. Sicherlich werden überschüssige Pilze aus bestehenden Nestern auch zur Konstruktion neuer Nester verwendet (vgl. **Abbildung 21 f.**, S. 79). Auf diese Weise werden sie gleich zu Anfang mit Pilzmyzel infiziert. In den REM-Aufnahmen waren nur noch ganz vereinzelt andere Materialien nachweisbar (z. B. Blatthaare, Kutikulafragmente – nicht von Ameisen – und tote Cocciden). Die Analyse frischer Nester zeigte, dass nach fünf bis maximal zehn Wochen (n = 17) schon die gesamten Ansatzflächen von Pilzen besiedelt waren. Das Myzel breitete sich von der Innenseite der zuerst gestalteten Arkaden zu den äußeren Nestkammern aus. In einem Übergangstadium war zunächst die Innenfläche des Nestes von einem tiefschwarzen filzigen Pilzmyzel überzogen, welches später auch auf die äußere Oberfläche übergreift.

Im Gegensatz dazu zeigten die fertigen Nester des Typs-I eine inhomogene, meist hellbraune Oberfläche, die von den verwendeten Baumaterialien (z. B. Holzfragmenten und Trichomen) bestimmt wurde.

### 3.3.4.3 Herkunft der Pilze und Pilzdüngung

Gleich zu Beginn der Experimente zum Bauverhalten (siehe **Kapitel 3.3.5.1.3**, S. 93) waren auffällige Reste roter Farbe entlang der MR und an den Ansatzstellen der Säulen zu erkennen (**Abbildung 21 e.**, S. 79). Die Färbung zeigte sich später auch im frisch verarbeiteten Material. Zu diesem Zeitpunkt stand den Tieren seit drei Tagen grün gefärbtes Wasser und rot gefärbte Honiglösung zur Verfügung. Die Analyse auf Zucker mit Dextrostix und einem Handrefraktometer verlief jedoch negativ (n = 12). Daraufhin wurden die Farben des Futters vertauscht (rotes Wasser und grüne Honiglösung). Erst nach 36 Std. war grüne Farbe an den Ansatzstellen und im restlichen Baumaterial sichtbar. Der Zuckertest verlief

auch hier negativ. Auch bei intakten polydomen Kolonien im Freiland, die mit angefärbter Honiglösung gefüttert wurden, färbten sich die Nestbauten ausgehend von der Innenseite bis auf die Außenflächen. Das bedeutete, dass *T. sp. 9* weder die angebotene Honiglösung noch den Honigtau der Trophobionten in das Material übertrug. Es ließ sich stattdessen vermuten, dass die Arbeiterinnen Baumaterialien und potentielle Materialansatzstellen mit Kot versetzten.

Die Videoaufnahmen zeigten, dass die Ameisen während der Bautätigkeit regelmäßig und in Sekundenschnelle den Gaster weit unter dem Körper nach vorne bewegten, wobei sie die Gasterspitze zwischen den eigenen Mandibeln auf das frisch verbaute Material drückten. Dieses Verhalten, das in Echtzeit kaum zu registrieren war, konnte mehrmals auch an freien Stellen auf der MR, die später bebaut wurden, beobachtet werden (**Abbildung 21 e.**, S. 79). Die Tiere düngten also jederzeit das gesamte Nest und erreichten dadurch eine dauerhafte Ansiedelung der Pilze.

Geklärt werden sollte die Herkunft der Pilze. Dazu wurden stichprobenartig in den verschiedenen Untersuchungsgebieten Proben von Blatt- und Stammoberflächen mit einem Skalpell abgenommen und später mit dem Binokular und dem REM auf das Vorhandensein von fadenförmigen Pilzhyphen analysiert. Insgesamt wurden 264 Proben von Blatt- und Stammoberflächen ausgewertet. Es zeigte sich, dass Pilze mit dieser fadenförmigen Struktur nicht selten auf den verschiedensten Substraten anzutreffen waren. Ich fand Pilzhyphen des genannten Typs auf den Stämmen und Zweigen von von *Technomyrmex* besiedelten Pflanzen (9, n = 45), aber auch auf nicht von Ameisen besiedelten Bäumen (35, n = 219). Davon stammten 23 Funde aus Gebieten, in denen keine *Technomyrmex*-Nester gefunden wurden. Meist waren die Pilze an den Eingangsbereichen von Fraßgängen im Holz oder auf Insektenfragmenten lokalisiert. Nur zweimal konnte ich Pilze an Epiphyllen auf Blattoberflächen finden. In einem intakten Nest von *Liostenogaster nitipennis* (Stenogastrinae) wurden ebenfalls Pilzhyphen mit perlschnurartigem Wuchs gefunden. Das Nest mit den Maßen 8 cm x 2 cm war auf der Blattunterseite angebracht und bestand aus sechs gleichförmigen Zellen entlang der MR, in denen verschiedene Brutstadien gefunden wurden. In den Außenbereichen der Brutzellen konnten einzelne Pilzhyphen nachgewiesen werden, die jedoch nicht in den Innenraum wuchsen. In direkter Nachbarschaft (30 cm) auf der gleichen Pflanze siedelte eine Kolonie von *T. sp. 9* in pilzhyphenstabilisierten Nestern des **Typs II**. Ähnliche Pilze fanden sich auch bei der stammnistenden *Technomyrmex sp. 21* (**Tabelle 12**, S. 69). Bei dieser Art war das in einem Domatium von *Neonauclea sp.* (Rubiaceae) angelegte Nest durch vier Querwände unterteilt, die ebenfalls aus einem fadenförmigen Pilzmyzel bestanden. Diese Befunde deuten darauf hin, dass Sporen solcher Pilzarten sehr weit verbreitet sind und sich auf vielen organischen Stoffen ansiedeln können. Darüber hinaus geraten wahrscheinlich schon zu Anfang des Nestbaus bei dem Abnagen von Holzteilchen und Blattbewuchs verschiedene Pilzhyphen in das Baumaterial. Dafür spricht auch die Tatsache, dass solche Pilze auch bei anderen arborealen Ameisenarten häufig angetroffen wurden (vgl. **Tabelle 2**, S. 25).

Um Hinweise auf eine mögliche nutritive Bedeutung der Pilze für die Ameisen zu erhalten, wurden von einer Freilandkolonie einzeln 200 Arbeiterinnen und Brut entnommen und auf vier mit Zellstoff ausgelegte Gipsnester verteilt. Zur Aufrechterhaltung der Nesthygiene

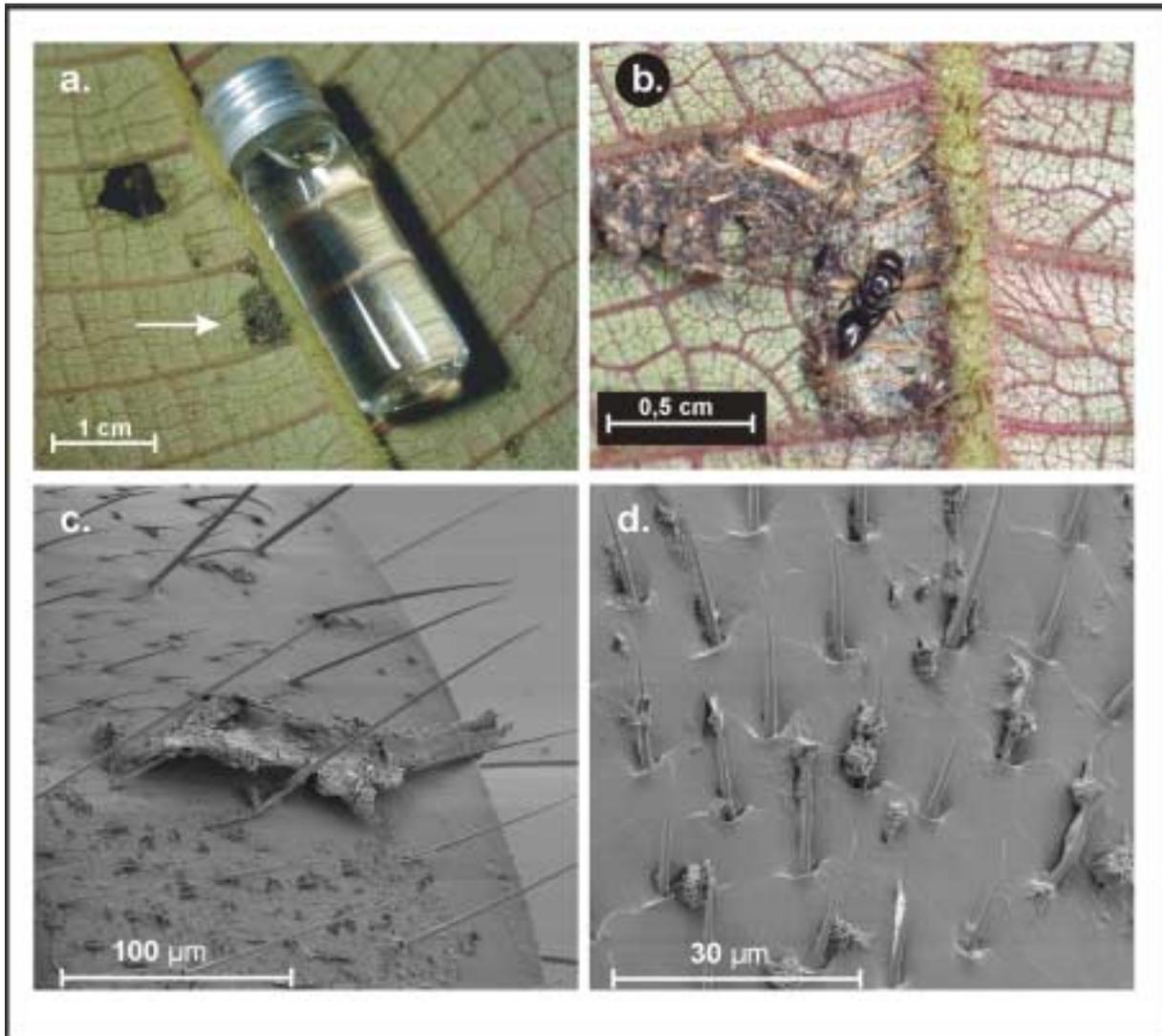
wurde der Zellstoff alle drei Tage ausgetauscht. Zwei Teilkolonien wurden mit gefärbter Honiglösung und Wasser gefüttert, während die beiden anderen Teilkolonien nur Wasser und von Pilzen durchsetztes Nestmaterial zur Verfügung hatten. Das Fressverhalten wurde unter dem Binokular beobachtet. Die Honiglösung nahmen die Tiere sofort an. Nach zwei Tagen waren erste kleine Farbtupfer auf dem Zellstoff sichtbar, die vom Kot der Ameisen stammten. Bei den beiden mit Honiglösung gefütterten Versuchskolonien lebten nach vier Wochen noch 90 % (n = 100) der Arbeiterinnen. Dagegen starben die Tiere der mit Wasser und Nestmaterial versorgten Teilkolonien schon nach zwei Wochen. In der dritten Woche lebten nur noch 10 % der Tiere. Das Fressen von Pilzhyphen aus dem Nestmaterial konnte nie beobachtet werden. Eine später durchgeführte mikroskopische Analyse des Magen- und Darminhaltes brachte bei einigen Exemplaren eine graue trübe Flüssigkeit ohne erkennbare Strukturen (etwa Hyphenbruchstücke) hervor; bei anderen schien der Darm überhaupt leer gewesen zu sein. Es muss davon ausgegangen werden, dass die Pilze keinen Beitrag zur Ernährung der *Technomyrmex*-Arbeiterinnen leisteten. Ob und wie jedoch die Ameisenbrut mit den Pilzen interagiert, konnte im Rahmen der Versuche zum Bauverhalten nicht geklärt werden.

#### 3.3.4.4 Koloniegründung von *Technomyrmex* sp. 9

Im Laufe der Untersuchung konnten 14 Gründungsnester verschiedener Entwicklungsstadien von *Technomyrmex* sp. 9 erfasst werden (Tabelle 14, S. 83).

**Tabelle 14:** Koloniegründungen von *Technomyrmex* sp. 9. Insgesamt wurden 14 Koloniegründungen in unterschiedlichen Entwicklungsstadien gefunden. Begattete Weibchen von *Technomyrmex* sp. 9 zeigten eine unabhängige Koloniegründung. Bereits vor dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen hatten sich in einigen Nestern Cocciden angesiedelt. In sechs Nestern waren schon Pilzhyphen im Nestmaterial nachweisbar, die sich wahrscheinlich infolge der Bereitstellung organischer Abfälle (z. B. tote Cocciden, Düngen mit Kot) angesiedelt hatten.

| Nr. | Fundort                           | Nestgröße (cm) | Königin | Eier/Larven/Puppen/Arbeiterinnen | Cocciden (Anzahl) | Pilze |
|-----|-----------------------------------|----------------|---------|----------------------------------|-------------------|-------|
| 1   | Genting Highlands (West-Malaysia) | 0,5 x 0,4      | ●       | –                                | 2                 |       |
| 2   | Genting Highlands                 | 1 x 0,5        | ●       | – / 2 / – / –                    | 1                 |       |
| 3   | Genting Highlands                 | 1 x 0,8        | ●       | 2 / 3 / – / –                    | 2                 | ●     |
| 4   | Genting Highlands                 | 1,3 x 0,4      | ●       | –                                | –                 |       |
| 5   | Genting Highlands                 | 1 x 0,6        | ●       | 1 / 5 / 2 / 4                    | 6                 | ●     |
| 6   | Genting Highlands                 | 4 x 1,3        | ●       | 10 / 22 / 16 / 22                | >15               | ●     |
| 7   | Genting Highlands                 | 1,3 x 0,4      | ●       | –                                | –                 |       |
| 8   | Genting Highlands                 | 2 x 0,5        | ●       | 2 / 4 / 4 / 8                    | 10                |       |
| 9   | Belum (West-Malaysia)             | 1,2 x 0,7      | ●       | 3 / 2 / – / –                    | 5                 |       |
| 10  | Belum                             | 0,8 x 0,8      | ●       | –                                | –                 | ●     |
| 11  | Poring (Sabah)                    | 1,2 x 1        | ●       | 1 / 5 / 2 / –                    | 1                 | ●     |
| 12  | Poring (Sabah)                    | 2,5 x 2        | ●       | 2 / 5 / 4 / –                    | 2                 |       |
| 13  | Sibu (Sarawak)                    | 2 x 1,3        | ●       | – / 2 / – / –                    | 2                 |       |
| 14  | Rimbo Panti (Sumatra)             | 4 x 2,5        | ●       | 5 / 32 / 15 / 53                 | >15               | ●     |

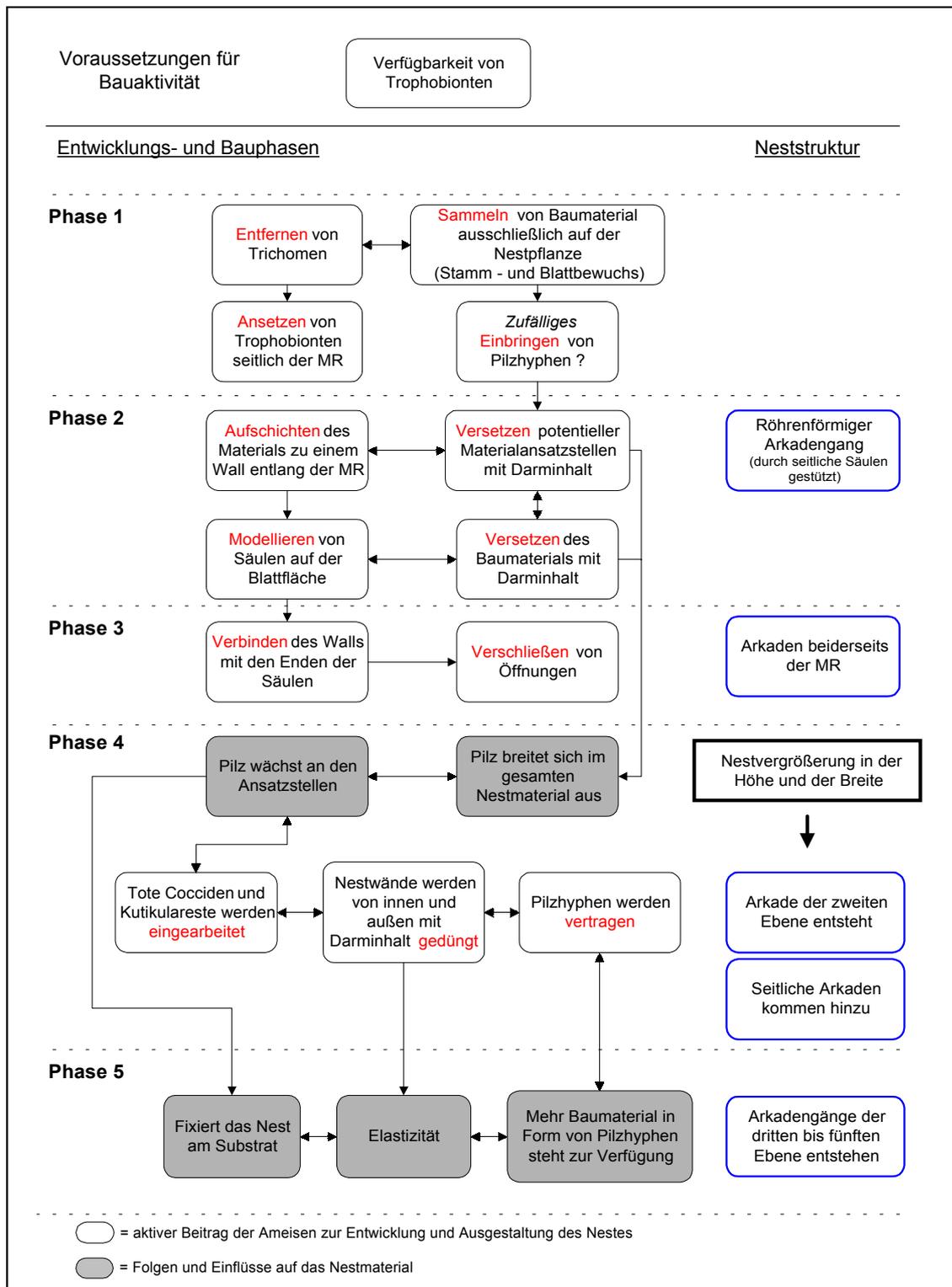


**Abbildung 23:** Koloniegründungen bei *Technomyrmex* sp. 9. **a.)** Gründungsnest (0,5 cm x 0,4 cm) entlang der MR. Im Nest wurden neben der Königin bereits Cocciden und zwei Ameisenlarven gefunden. **b.)** Das Baumaterial eines Gründungsnestes wurde teilweise entfernt. Man erkennt die Fundamente der Konstruktion, die zum Teil von Pilzhyphen durchwachsen waren. Darüber hinaus wird die von Blatthaaren befreite Substratfläche sichtbar. Im Nest fanden sich Brut und Cocciden. **c. & d.)** REM-Aufnahme von Körperoberflächen zweier Königinnen. Im Bereich des Thorax waren die *Technomyrmex* sp. 9-Königinnen stark pubeszent. In den Haaren bleiben verschiedenste Partikel haften. Auf diese Weise könnten auch die im Nest wachsende Pilze verbreitet werden.

Die begatteten Weibchen legten selbständig kleine Nestbauten an und gründeten neue Kolonien unabhängig. Das typische Gründungsnest bestand aus einem schmalen Wall, der seitlich der MR angelegt war (**Abbildung 23 a., b.**, S. 84). Es hatte eine Größe von ca. 1 cm x 0,5 cm. Meist dienten abzweigende SR als Ansatzpunkte für die Quermauern des Nestes. Sämtliche Blatthaare im Nestbereich waren von der jeweils gründenden Königin entfernt worden und zusammen mit Rindenfragmenten, Moosteilchen und toten Cocciden (Kolonie Nr. 5, **Tabelle 14**, S. 83) zur Konstruktion der Nestwände (Höhe: ca. 0,3 cm) benutzt worden. In einem Gründungsnest fanden sich darüber hinaus Reste von Spinnenseide, die die Königin im Inneren verarbeitet hatte (Kolonie Nr. 10, **Tabelle 14**). Eine einzelne Öffnung ermöglichte der Königin das Verlassen des Nestes. Bis auf zwei Ausnahmen (Kolonie Nr. 4 & Nr. 10) waren in allen Nestern schon im frühen Stadium Cocciden angesiedelt, obwohl in einigen Nestern noch keine Arbeiterinnen geschlüpft waren (Kolonie Nr. 2, 3, 11 & Nr. 13). Außerhalb der Gründungsnester konnten weder auf den Nestblättern noch auf den

benachbarten Blättern Homopteren entdeckt werden. Entweder hatten die Königinnen die Trophobionten an Ort und Stelle vorgefunden und überbaut, oder die Cocciden wurden später aktiv von der Königin gesammelt und eingetragen. Auch die dritte Möglichkeit – das selbständige Einwandern windverbreiteter Schildlausnymphen in den geschützten Bereich des Nestes – ist denkbar (vgl. z. B. HECKROTH 1999). In einigen der kleinen Gründungsnester konnten schon im frühen Stadium Pilzhyphen nachgewiesen werden. Das Myzel wuchs auf der Innenseite der Nester, insbesondere an den zuerst angelegten Nestfundamenten. Es ist anzunehmen, dass die Pilze sich auch hier wegen der Bereitstellung organischer Materialien wie z. B. der toten Cocciden im Gründungsnest von Kolonie Nr. 5 ansiedelten. Wahrscheinlich düngt die Königin das Material im selben Stil, wie es bei den Arbeiterinnen nachgewiesen wurde. Wie aus **Abbildung 23 c. & d.** (S. 84) erkennbar, wurden bei der Betrachtung mit dem REM Partikel verschiedenster Größe und Gestalt sichtbar, die an den Körperhaaren von Königinnen anhafteten. Die zufällige Mitnahme von Pilzhyphen aus dem Mutternest durch das koloniegründende Weibchen und dadurch eine schnelle Ansiedelung der das Nest stabilisierenden Pilze ist daher durchaus denkbar. Nester im fortgeschrittenen Stadium der Entwicklung waren bereits von den ersten Arbeiterinnen in Länge und Breite ausgebaut worden (Kolonie Nr. 6 & Nr. 14, **Tabelle 14**, S. 83).

Die einzelnen Entwicklungs- und Bauphasen beim Nestbau von *Technomyrmex* sp. 9 sind in **Abbildung 24** (S. 86) zusammenfassend dargestellt.



**Abbildung 24:** Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungs- und Bauphasen beim Nestbau von *Technomyrmex* sp. 9 (**Nesttyp II**). **Phase 1:** Das Substrat wird vorbereitet und Baumaterialien gesammelt. Möglicherweise geraten dabei schon Pilze in das Nest. **Phase 2:** Die ersten Materialien werden zu Säulen und Mauern aufgeschichtet. Das Nestmaterial und die Ansatzstellen auf dem Substrat werden mit Darminhalt versetzt. **Phase 3:** Röhrenförmige Arkade entlang der MR wird angelegt. **Phase 4 & 5:** Das Nest wird in Höhe und Breite vergrößert. Organische Materialien werden bereitgestellt und das Nest mit Darminhalt gedüngt. Das Pilzmyzel breitet sich im gesamten Nest aus und fixiert die mittlerweile elastische Konstruktion am Substrat.

### 3.3.5 *Dolichoderus*

Die Gattung *Dolichoderus* ist bis auf die Aethiopia und die madagassische Subregion aus allen Faunengebieten der Erde bekannt. Zentren der Verbreitung sind die tropischen Regenwälder der Orientalis und der Neotropis. Während inzwischen für die Neuwelt-Arten zusammenfassende taxonomische Bearbeitungen vorliegen (MACKAY 1993), gibt es aus der Orientalis bis heute keine vergleichenden Arbeiten. Der taxonomische Katalog von BOLTON (1995) nennt 66 Arten und Unterarten für die Orientalis. Der Status einiger Taxa ist allerdings zweifelhaft und bedürfte einer Revision (DILL 1996). Die Mehrzahl der Arten aus der Gattung *Dolichoderus* zeigt eine arboreale Lebensweise. *Dolichoderus thoracicus* (F. Smith) ist wahrscheinlich die häufigste und am weitesten verbreitete *Dolichoderus*-Art Südostasiens. Von dieser Art findet man in der Literatur die Beschreibung zahlreicher Subspezies und *D. thoracicus* morphologisch sehr ähnlicher Arten, die jedoch hinsichtlich der Nistweise große Unterschiede aufweisen. So berichtet KARAWAJEW (1928) von mehrkammerigen Nestern unter Blättern aus stabilem Karton von *D. bituberculatus* (Juniorsynonym von *D. thoracicus*) in Java. JACOBSON & FOREL (1909) entdeckten die Art in zusammengerollten Blättern, die mit dürrtigem Karton verbaut waren. MENOZZI (1932) fand sie dagegen im Inneren von Baumstämmen, und ROSCISZEWSKI (1995) entdeckte Nester dieser Art in hängendem Totholz.

Bislang nur aus der Gattung *Dolichoderus* bekannt sind die sogenannten Wanderhirten-Ameisen (MASCHWITZ & HÄNEL 1985). Dabei handelt es sich um eine Gruppe von Arten, die eine hoch spezialisierte Beziehung zu bestimmten Pseudococciden unterhalten. Die Symbiose ist für beide Partner obligatorisch. Der Honigtau der spezifischen Pseudococciden-Partner ist die hauptsächliche Nahrungsquelle der Ameisen. Werden die Futterplätze zu alt oder es erfolgen Störungen an der Wirtspflanze, tragen die Ameisen die Homopteren an frisch austreibende Pflanzenteile. Die Nester dieser Wanderhirten sind typische Biwaknester, die ohne aktive Modifikation durch die Ameisen freihängend in der Vegetation oder geschützt in Höhlungen ausschließlich aus den Körpern der Arbeiterinnen gebildet werden. Diese unaufwendige Nistweise ohne Verwendung von Baumaterialien ermöglicht den Tieren häufige Nestumzüge, die dann erfolgen, wenn z. B. die neuen Futterpflanzen der Homopteren zu weit entfernt liegen. Im Rahmen einer umfassenden Untersuchung des Wanderhirtenphänomens lieferte DILL (1996) auf der Basis vergleichend-morphologischer Studien, eine vorläufige Einteilung der orientalischen *Dolichoderus*-Arten in fünf morphologisch distinkte Artengruppen (*D. cuspidatus*-grp., *D. monocerus*-grp., *D. scabridus*-grp., *D. sulcaticeps*-grp. und die *D. thoracicus*-grp.)<sup>8</sup>.

Die *D. cuspidatus*-grp. schließt alle Arten mit bekannter Wanderhirtenlebensweise ein. Arten mit aktivem Freinestbau in den von mir untersuchten Gebieten sind nur aus der *D. sulcaticeps*-grp. und der *D. thoracicus*-grp. bekannt. In der vorliegenden Untersuchung wurden zwei Vertreter aus der *D. sulcaticeps*-grp. (*D. sulcaticeps* und *D. patens*) gefunden.

<sup>8</sup> Alle entdeckten freinestbauenden Arten der vorliegenden Arbeit aus der Gattung *Dolichoderus* wurden mit der Sammlung von M. DILL verglichen.

**Tabelle 15:** Arten der Gattung *Dolichoderus* in Südostasien mit arborealen Nestanlagen. Nach Auswertung von 52 entdeckten Kolonien konnten 11 Arten identifiziert werden. Außerdem wurden mehrere schwer unterscheidbare Arten gefunden, die überbaute Trophobiosestellen anlegten. \* *D. butteli* baute umfangreiche Gangsysteme auf Ästen; es waren keine einzelnen Pavillons unterscheidbar.

| Unterfamilie:<br>Dolichoderinae         | Fundorte      |        |         |         | Substrat         |                  |           | Koloniegröße & Trophobionten |   | Funktion  | Material    |       |                      |
|---|---------------|--------|---------|---------|------------------|------------------|-----------|------------------------------|---|-----------|-------------|-------|----------------------|
|   | West-Malaysia | Borneo | Palawan | Sumatra | Zwisch. Blättern | Blatt-Unterseite | Auf Stamm | Anzahl Pavillons (max.)      | Trophobionten<br>Familie (Gattung, Art)   | Stallnest | Fremd-Seide | Pilze | Pflanzl. Materialien |
| <b>Gattung:<br/><i>Dolichoderus</i></b> |               |        |         |         |                  |                  |           |                              |   |           |             |       |                      |
| <b>Art (Anzahl Funde)</b>               |               |        |         |         |                  |                  |           |                              |   |           |             |       |                      |
| <b><i>D. thoracicus</i>-grp.</b>        |               |        |         |         |                  |                  |           |                              |   |           |             |       |                      |
| <i>D. butteli</i> (3)                   | ●             |        |         |         |                  |                  | ●         | *                            | <u>Coccidae</u>   | ●         |             |       | ●                    |
| <i>D. sp. 1</i> (12)                    | ●             |        |         | ●       |                  | ●                |           | >150                         | <u>Coccidae</u> , <i>Eucalymnatus tessellates</i> ,<br><i>Coccus acutissimus</i>                    | ●         | ●           |       |                      |
| <i>D. sp. 2</i> (10)                    |               | ●      |         |         |                  | ●                |           | >100                         | <u>Coccidae</u> , <i>Saissetia neglecta</i>   | ●         | ●           |       |                      |
| <i>D. sp. 3</i> (4)                     |               | ●      |         |         |                  | ●                |           | >100                         | <u>Coccidae</u> , <i>Eucalymnatus tessellatus</i>   | ●         | ●           |       |                      |
| <i>D. sp. 4</i> (2)                     |               |        |         | ●       |                  | ●                |           | >200                         | <u>Coccidae</u> , <i>Kilifia acuminata</i>  | ●         |             | ●     |                      |
| <i>D. sp. 5</i> (1)                     |               |        | ●       |         |                  | ●                |           | 54                           | <u>Coccidae</u> , <i>Milviscutulus mangiferae</i>   | ●         |             |       | ●                    |
| <i>D. sp. 6</i> (3)                     | ●             |        |         |         |                  | ●                |           | 30                           | <u>Coccidae</u> , <i>Coccus hesperidum</i>  | ●         |             | ●     |                      |
| <i>D. sp. 7</i> (3)                     |               | ●      |         |         |                  | ●                |           | 20                           | <u>Coccidae</u> , <i>Coccus acutissimus</i> ,<br><u>Pseudococcidae</u> , <i>Dysmicoccus cocotis</i> | ●         |             |       | ●                    |
| <i>D. sp. 8</i> (8)                     | ●             |        |         |         |                  | ●                |           | >50                          | <u>Coccidae</u> , <i>Protopulvinaria longivalvata</i> ,<br><i>Coccus viridis</i>                    | ●         |             |       | ●                    |
| <b><i>D. sulcaticeps</i>-grp.</b>       |               |        |         |         |                  |                  |           |                              |   |           |             |       |                      |
| <i>D. sulcaticeps</i> (4)               | ●             | ●      | ●       |         |                  | ●                |           | 22                           | <u>Coccidae</u>   | ●         |             |       | ●                    |
| <i>D. patens</i> (1)                    | ●             |        |         |         |                  | ●                |           | 15                           | <u>Coccidae</u>   | ●         |             |       | ●                    |

Beide Arten bauten sehr einheitliche, mehrkammerige und teils mehrstöckige Nester aus einem feinen kartonähnlichen Material (WEISSFLOG 1991). Die Arbeiterinnen von *D. sulcaticeps* sammeln feuchte Rindenteile (ROHE 1991), die sie nach Bearbeitung mit den Mandibeln entlang von Blattadern auf der Unterseite von Blättern ansetzen (*Dolichoderus-Nestmaterial-Typ-IV*, vgl. S. 89). Die fertigen Nester von *D. sulcaticeps* und *D. patens* sind in der Materialzusammensetzung und in der Architektur den Nestbauten der eingehend untersuchten *Myrmecaria arachnoides* sehr ähnlich (siehe **Kapitel 3.3.6**, S. 102).

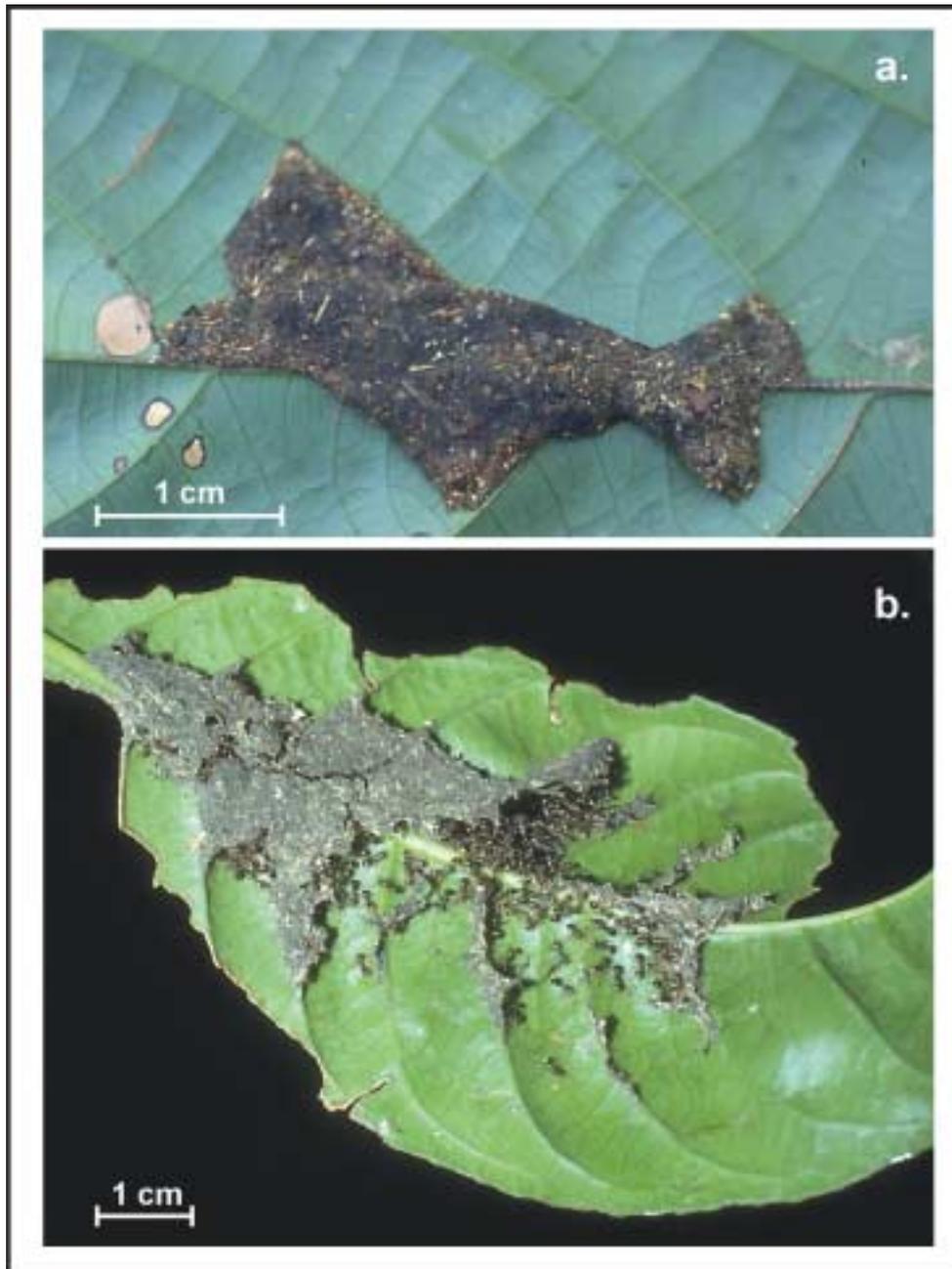
Alle anderen entdeckten freinestbauenden Arten gehörten zur *D. thoracicus*-grp., die eine Vielzahl recht ähnlicher kleiner bis mittelgroßer Arten umfasst. Insgesamt waren neun Arten aus dieser Artengruppe morphologisch unterscheidbar, meist anhand der in Vielzahl in den Nestern vorkommenden Königinnen (Form des Propodeums, Skulpturierung). Die in **Tabelle 15** (S. 88) aufgeführten Arten legten auf verschiedene Weise Freinester an. Überdies gab es in der *D. thoracicus*-grp. eine Vielzahl von morphologisch schwer gegeneinander abgrenzbaren Arten, die generalistisch jede Höhlung als Nistplatz nutzten und außerhalb dieser Hohlräume unter oder zwischen Blättern Trophobionten pflegten, die sie meist mit hinfalligen pflanzlichen Materialien lose überbauten. Wie aus **Tabelle 15** (S. 88.) hervorgeht,

handelte es sich bei den Trophobionten in den Stallnestern von der *D. thoracicus*-grp. in allen Fällen um Mitglieder der Familie Coccidae. Es konnten keine obligaten Beziehungen zwischen den verschiedenen Ameisenarten und deren Trophobionten festgestellt werden. In der Regel nutzen die aufgeführten Cocciden eine Vielzahl von Futterpflanzen und gelten als weit verbreitet (H. P. HECKROTH, pers. Mitt). *D. butteli* war die einzige Art, die Stämme und Äste als Substrat für ihre Bauten nutzte. Die Nester bildeten ein ausgedehntes Gangsystem (Breite (max.): 12 cm, Höhe (max.): 1 cm) aus festem Karton, der sich überwiegend aus Holzpartikeln zusammensetzte. Das gesamte Gangsystem konnte eine Länge von 25 m erreichen. Die Gänge waren ohne sichtbare Unterbrechungen immer auf der Unterseite der Äste angelegt. In unregelmäßigen Abständen fanden sich 2–4 mm große Öffnungen. Zum Teil waren zwei oder drei Stockwerke übereinander angeordnet, die jeweils durch Querwände strukturiert waren, so dass Kammern von bis zu 10 cm Länge entstanden. Cocciden wurden nur direkt am Stamm und an den Ästen gefunden; an den Blättern der jeweiligen Nestpflanzen waren keine Überbauungen feststellbar. Ebenso konnte keine Verbindung in das Stamminnere gefunden werden. Die anderen Arten der *D. thoracicus*-grp. nutzten ausschließlich blattgebundene Substrattypen. Der typische Freinestbau überspannte als ebenes, der Blattfläche genähertes Gebilde die MR mit zwei bis vier seitlich oder auf der Oberfläche gelegenen Öffnungen (**Abbildung 25 a. & b.**, S. 90). Charakteristisch waren die an MR und SR ansetzenden Fundamente der Nestmauern. Im Inneren waren die Nester weitgehend offen ohne eine Unterteilung in Kammern, Gänge oder mehrere Ebenen. Während sich die grundlegende Architektur der Bauten sehr ähnelte, bestanden die Konstruktionen im Endstadium überwiegend aus artspezifisch unterschiedlichen Materialien (**Tabelle 15**).

**Nestmaterial-Typ-I:** Bei den Arten *Dolichoderus* sp. 4 und *D. sp. 5* bildeten fadenförmige Pilzhyphen den Hauptbestandteil der fertigen Nester. Die Pilze durchdrangen auf der Innenseite das ursprüngliche Gemisch aus Pflanzenpartikeln, Detritus und Kutikularesten und breiteten sich teilweise über die Blattfläche aus.

**Nestmaterial-Typ-II:** Diese Arten konstruierten ihre Nestbauten auch im fortgeschrittenen Stadium überwiegend aus Materialien pflanzlicher Herkunft (*Dolichoderus* sp. 5, *D. sp. 6* und *D. sp. 7*, *D. sp. 8*). Bei der Untersuchung dieses Nesttyps konnten bei zwei Arten (*D. sp. 7*, *D. sp. 8*) weitgehend intakte Spinnennetze entdeckt werden, die von den Ameisen in die eigenen Nestbauten integriert worden waren (n = 14).

**Nestmaterial-Typ-III:** Die fertigen Nester von *Dolichoderus* sp. 1, *D. sp. 2* und *D. sp. 3* bestanden zum Großteil aus Seidenmaterial, in das später Holzschnipsel eingearbeitet wurden. Im Untersuchungsgebiet Belum (Perak) konnten in älteren Nestern zweier Kolonien von *Dolichoderus* sp. 1 perlschnurartige Pilzhyphen auf der Außenseite von Nestwänden nachgewiesen werden. Im Gegensatz zu den bekannten Seidennestbauern aus der Unterfamilie Formicidae (*Polyrhachis*, *Camponotus* (*Karavaievia*) und *Oecophylla*) besitzen die Larven der Dolichoderinen keine Seidendrüsen; sie können folglich auch keine Seide herstellen. Über die Verwendung von Seide zum Nestbau bei *Dolichoderus* wurde erstmalig von MASCHWITZ et al. (1991) berichtet. Woher die Seide stammte, konnten die Autoren jedoch nicht nachweisen.



**Abbildung 25:** Typische Nestarchitektur von *Dolichoderus* (*thoracicus*-grp.). **a.)** *Dolichoderus* sp. 1. Ein Nest, welches aus einer flexiblen Seidenmatrix in Verbindung mit kleinen Pflanzenpartikeln konstruiert wurde (**Nesttyp III**). Auf Druck reagierten solche Nestbauten sehr elastisch. **b.)** *Dolichoderus* sp. 8-Nest aus hinfälligem sprödem Pflanzenmaterial, das bei Belastung in unregelmäßige Materialschollen zerbrach (**Typ II**).

Es gab Hinweise dafür, dass die Arbeiterinnen für die Seidenproduktion verantwortlich sein könnten, Beobachtungen dazu fehlten aber. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung sollte geklärt werden, wie die aus Seide gefertigten Nester der Dolichoderinae entstehen und woher das Material dafür stammte. Darüber hinaus wurde aus Vergleichsgründen exemplarisch das Nestbauverhalten von *Dolichoderus* sp. 8 (**Nesttyp II**) untersucht.

### 3.3.5.1 Experimente zum Bauverhalten

Die polygynen Kolonien der seideverwendenden *Dolichoderus* (**Typ III**) verteilten sich auf ein bis zwei Nestbäume und bewohnten dabei über 150 Einzelnester (**Tabelle 15**), die jeweils von bis zu 250 Arbeiterinnen besiedelt waren. Die Nester konnten Längen von 7 cm erreichen und hatten eine maximale Breite von 4,5 cm ( $\bar{x} = 3,5 \text{ cm} \times 2,8 \text{ cm}$ ,  $n = 1000$ ). Im Nestinneren fanden sich die Trophobionten auf der Blattfläche und entlang der Blattadern. Fertige Nester bestanden aus einer das gesamte Material durchdringenden Seidenmatrix, die mit Pflanzenpartikeln (2–4 mm Länge,  $n = 100$ ) ausgekleidet war. Durch letzteres bekamen die Nester eine kartonähnliche Oberflächenstruktur.

*Dolichoderus* sp. 8 (**Nestmaterialtyp III**) zeigte eine ähnliche Koloniestruktur. Die Art besiedelte mehrere Filialnester (Maße:  $\bar{x} = 5,2 \text{ cm} \times 3,3 \text{ cm}$ ,  $n = 42$ ) auf Blattunterseiten mit Cocciden im Inneren.

#### 3.3.5.1.1 Spezielle Methoden

Die Versuche zur Nestentstehung wurden mit drei Kolonien von *Dolichoderus* sp. 8 (**Nesttyp II**) und zehn Kolonien von *Dolichoderus* sp. 1 (**Nesttyp III**) aus dem Gebiet der Genting Highlands durchgeführt. Dazu wurden die kompletten Kolonien in der unter **Kapitel 2.3** (S. 18) beschriebenen Weise ohne Nestmaterial auf kleine Versuchspflanzen (*Citrus aurantifolia*, Rutaceae und *Ficus* sp., Moraceae) umgesetzt. Um sicherzugehen, dass auf den Versuchspflanzen keinerlei Reste verwertbarer Baumaterialien (Seide) vorhanden waren, wurden vor Versuchsbeginn der Stamm sowie alle Zweige und die Ober- und Unterseite der Blätter mit einem feuchten Schwamm gereinigt. Sechs Pflanzen waren zu Anfang bereits von Cocciden besiedelt, während die restlichen sieben Pflanzen ohne Homopteren angeboten wurden. Das Nestbauverhalten wurde mit der Videokamera beobachtet. Alle Versuchskolonien wurden zusätzlich mit angefärbter Honiglösung gefüttert.

#### 3.3.5.1.2 Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität

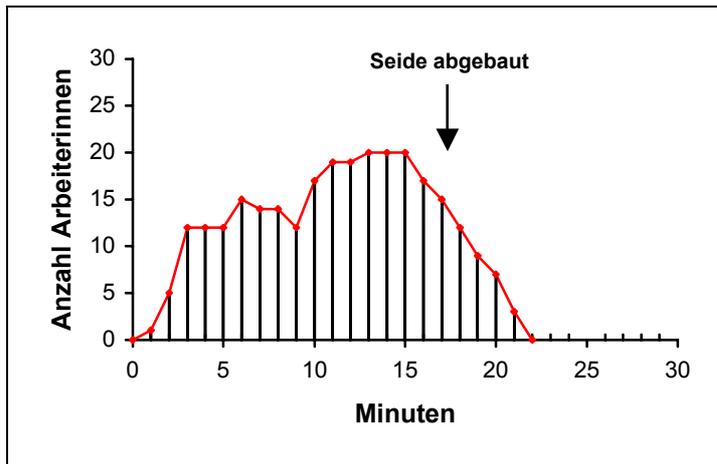
##### *Dolichoderus* sp. 1 (**Nesttyp III**)

Nach dem Umsetzen der Kolonien versammelten sich die Arbeiterinnen mit der Brut unter Blättern (**Abbildung 30, a.**, S. 98). Der Honigtau der Cocciden auf den Versuchspflanzen wurde gleich zu Anfang von den Ameisen als Nahrungsquelle genutzt. Darüber hinaus konnte beobachtet werden, dass die Arbeiterinnen eine Vielzahl der vorhandenen Cocciden mit den Mundwerkzeugen aufnahmen und einige davon zu anderen Blättern transportierten. Das Gros der von der Blattfläche gelösten Cocciden wurde jedoch von den Arbeiterinnen über den Blattrand von den Pflanzen geworfen. Nach zwei Tagen lagen Hunderte der Pflanzensauger auf dem Boden. Auf den „coccidenfreien“ Pflanzen ernährten sich die Kolonien von der angebotenen Honiglösung.

Während der ersten 48 Std. konnte keinerlei Produktion von Seidenmaterial durch die Arbeiterinnen beobachtet werden. Daraufhin wurden auf drei Versuchspflanzen Erde, Pflanzenfasern und feuchter Zellstoff als potentielle Baumaterialien angeboten und die

Pflanzen viermal am Tag mit Wasser besprüht. Das Befeuchten der Pflanzen löste regelmäßig eine erhöhte Laufaktivität bei den Ameisen aus. Einzelne Arbeiterinnen verließen die Ansammlungen unter Blättern und foragierten auf den Pflanzen. Dabei wurden auch die angebotenen Materialien entdeckt, sie wurden jedoch nicht weggetragen.

Nach 14 Tagen hatte keine der zehn Versuchskolonien mit dem Bau eines neuen Nestes begonnen. Daraufhin wurde einer Kolonie Seidenmaterial eines Webenests von *Polyrhachis muelleri* (Formicidae) angeboten.



**Abbildung 26:** Rekrutierungsfrequenz von *Dolichoderus* sp. 1 auf angebotene Fremdseide. Das Seidenmaterial aus Nestern von *Polyrhachis muelleri* wurde auf einem Blatt im Abstand von 25 cm zu einer Ansammlung von Arbeiterinnen angeboten. Gemessen wurden pro Minute die auf dem Blatt laufenden Arbeiterinnen. Gleich nach Entdeckung der Seidenquelle stieg die Anzahl der Arbeiterinnen sprunghaft an. Nach 17,5 Min. war die Seide abgebaut. Nach 22 Min. verließ die letzte Arbeiterin das Blatt. Gesamtlaufzeit des Versuches = 30 Min.

Nach 8 Min. entdeckte die erste Arbeiterin von *Dolichoderus* sp. 1 die Fremdseide. Das Tier lief daraufhin zur 25 cm entfernt gelegenen Arbeiterinnenansammlung zurück. Danach verließen mehrere Arbeiterinnen den Nestbereich und begannen, die angebotene Seide einzutragen. Wie in **Abbildung 26** (S. 92) dargestellt, hatten nach 17,5 Min. bis zu 20 Arbeiterinnen das Material vollständig abgebaut. In den anschließenden Experimenten mit anderen Versuchskolonien wurde das Rekrutierungsverhalten von *Dolichoderus* sp. 1 auf Fremdseide unterschiedlicher Herkunft getestet ( $n = 10$ ). Dabei trugen die Tiere sowohl Seide aus Ameisennestern (*Oecophylla smaragdina*, *Polyrhachis bicolor*, *P. dives*) als auch verschiedene Spinnenseiden (Fangnetze von *Smeringopus pallidus*, Pholcidae, sowie von *Achaearanea mundulum*, Theridiidae und *Nephila maculata*, Araneidae) sofort nach der Entdeckung zum neuen Nestplatz. Entscheidender Auslöser für den Bau eines neuen Nestes ist demnach das Vorhandensein von Seidenmaterial. Alternativ angebotene Materialien konnten kein Nestbauverhalten initiieren.

### *Dolichoderus* sp. 8 (Typ II)

Die drei Versuchskolonien von *Dolichoderus* sp. 8 wurden auf Pflanzen im angrenzenden Wald des GFSC umgesetzt. Zwei Versuchspflanzen wurden mit Schildlausbesatz angeboten, wogegen eine Pflanze zu Versuchsbeginn ohne Trophobionten war. Unabhängig vom Vorhandensein der Cocciden begannen alle drei Kolonien bereits in der folgenden Nacht, feuchte Rindenteilchen vom Stamm der Nestbäume abzunagen und das Material lose entlang der MR aufzuschichten. Wegen der geringen Stichprobe kann über die Auslösemechanismen, die zu dem Beginn neuer Nestbauten führten, nur spekuliert werden.

Da es in der Nacht geregnet hatte, ist anzunehmen, dass die Feuchtigkeit auf den Ästen und Blättern die Bereitschaft zum Nestbau förderte. Das Baumaterial war dadurch leichter zu sammeln und gut zu verarbeiten.

### 3.3.5.1.3 Die Konstruktion eines neuen Nestes

#### *Dolichoderus* sp. 8 (Nesttyp II)

Wie in **Abbildung 30 d.** (S. 98) dargestellt, modellierten die Tiere aus den gesammelten Rindenfragmenten, ausgehend von der MR, zunächst nach einer Seite eine unregelmäßig breite Überdachung (0,25–1,5 cm) über die angrenzende Blattfläche. Die entstehenden Nestmauern hatten zu diesem Zeitpunkt eine Stärke von 1–2,5 mm. Im weiteren Verlauf wurde die Konstruktion nach beiden Seiten der MR ausgedehnt. Nach sieben Tagen konnte ein solches Nest bis zu 5,5 cm Länge und 3,6 cm Breite aufweisen (n = 6, vgl. **Abbildung 25 b.**, S. 90). Die Nestwände bestanden ausschließlich aus abgenagten Rindenfragmenten, Detritus und Holzteilchen. Die im Inneren ohne stützende Säulen oder Mauern konstruierten Nester zerbrachen bei Berührung mit den Fingern sehr leicht. Diese Zerstörungen wurden von den Ameisen jedoch meist umgehend wieder repariert. Die zu Anfang auf den Pflanzen verteilt vorkommenden Cocciden wurden während der Versuchsphase von den Arbeiterinnen in den jeweiligen Nestbauten konzentriert, so dass später außerhalb der neuen Nester keine Cocciden mehr gefunden werden konnten.

Als Besonderheit wurden im Freiland vereinzelt Nester von *Dolichoderus* sp. 8 entdeckt, in die offensichtlich intakte Spinnennetze integriert worden waren. Insgesamt wurden 14 solcher Netze gefunden, deren erkennbare Struktur darauf hinwies, dass es sich um aus Seide gefertigte Unterschlupfe von Springspinnen (Salticidae) handeln könnte. Nach langem Suchen entdeckte ich auf einem Blatt einer Melastomataceae ein solches verlassenes Gespinst. Daraufhin wurden von einer der Versuchskolonien 150 Arbeiterinnen und verschiedene Brutstadien auf die entdeckte Pflanze umgesetzt. Der Aktionsradius der Tiere war mit Klebeleim auf zwei Blätter (einschließlich Salticiden-Gespinst) und etwa 20 cm befeuchtete Astfläche beschränkt. Wie in den vorangegangenen Versuchen begannen die Arbeiterinnen von *Dolichoderus* sp. 8 innerhalb von 24 Std. mit dem Sammeln des Baumaterials am Ast. Die Rindenteilchen wurden zunächst an der MR befestigt. Zeitgleich wurde auf der Blattfläche eine 2 mm hohe Mauer angelegt. Sehr bald wurden aber auch die holzigen Materialien in das bestehende Spinnennetz eingearbeitet, ohne die tragende Seidenkonstruktion zu zerstören. Das in **Abbildung 30 e.** (S. 98) dargestellte Nest hatte im Versuch nach sieben Tagen die Maße 4,7 cm x 3,3 cm erreicht. Die Nestoberfläche war noch nicht vollständig geschlossen, und die begonnenen Mauern auf der Blattfläche waren noch nicht in den Bau integriert worden.

Ein abschließendes Experiment sollte klären, ob die Arbeiterinnen von *Dolichoderus* sp. 8 auch flächig ausgebreitete Spinnenseide sammeln und als Baumaterial nutzen. Dazu wurden, wie oben beschrieben, auf der gleichen Versuchspflanze (Melastomataceae) drei Blätter am Stiel mit Klebeleim präpariert und jeweils 100 Arbeiterinnen mit der Pinzette umgesetzt. In drei über Holzbrücken erreichbaren Plastikbehältern (10 cm x 10 cm) standen

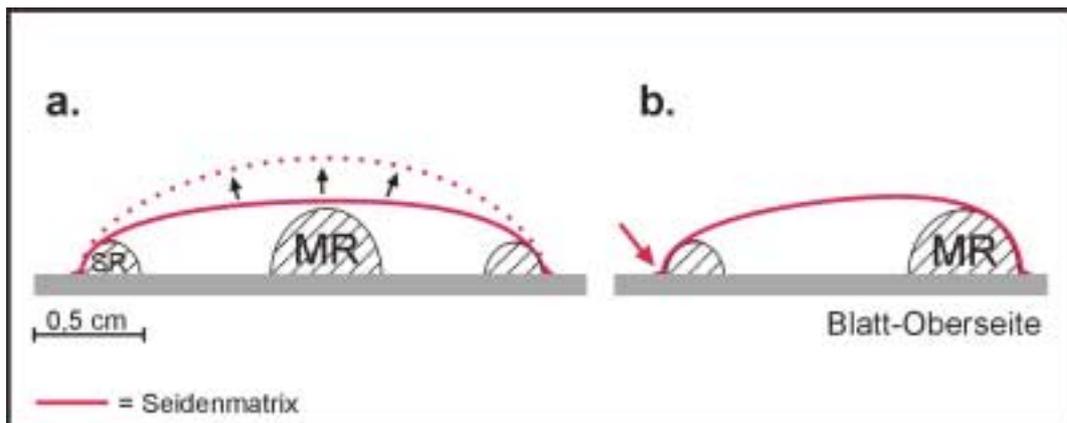
den Tieren als potentielle Baumaterialien feuchter Zellstoff und Holzspäne sowie Spinnenseide (Pholcidae, Araneidae) zu Verfügung. Die Arbeiterinnen aller drei Teilkolonien nahmen sowohl den Zellstoff als auch die Holzspäne und errichteten in der bereits bekannten Art und Weise Mauern entlang der MR. Die Nester waren nach sieben Tagen als schmale (0,5 cm, n = 3) ungekammerte Konstruktionen ausgebildet (vgl. **Abbildung 30 d.**, S. 98). Von der angebotenen Seide nahmen die Tiere keine Notiz. Bei der späteren Analyse der begonnenen Nestbauten unter dem Binokular war keine eingearbeitete Seide erkennbar.

#### *Dolichoderus* sp. 1 (**Typ III**)

Mit der Bereitstellung unterschiedlichster Fremdseide konnte bei *Dolichoderus* sp. 1 im Experiment sofort Nestbauverhalten ausgelöst werden. Wie in **Abbildung 27** (S. 95) und **Abbildung 29** (S. 97) zusammenfassend dargestellt, wurde das entdeckte Baumaterial in kennzeichnender Weise von den Arbeiterinnen gesammelt. Aus flächig auf der Blattfläche ausgebreiteten Seidengeweben wurden mit den Mandibeln ca. 2 cm lange und 1 cm breite Teile abgetrennt. Danach bearbeiteten die Tiere die Teilstücke, indem sie sie rückwärts laufend mit den Mundwerkzeugen und dem vorderen Beinpaar unter dem Körper zu 1 mm schmalen Seidenstreifen komprimierten (**Abbildung 29 e.**). Die hinteren Beinpaare hatten dabei immer Kontakt zur Blattfläche, während die Vorderbeine seitlich die Seide umfassten und sie abwechselnd in sehr schnellen Bewegungen an den Körper zogen oder vom Körper wegdrückten (**Abbildung 29 b. & c.**). Mit den mit kurzen Haaren versehenen Innenflächen der Vorderbeintarsen (**Abbildung 29 f.**) bürsteten die Arbeiterinnen permanent die Seide und verdrillten dadurch die einzelnen Seidenfäden. Meist wurde ein abgetrenntes Teilstück auf diese Weise von zwei Arbeiterinnen gleichzeitig verdichtet. Die Seidenstreifen wurden an geeigneter Stelle gekürzt (durchgebissen), und eine einzelne Arbeiterin raffte den ca. 1 cm langen Streifen mit den Mandibeln und besonders wieder mit den Vorderbeinen unter dem Körper zu einem kompakten und wolligen Seidenklumpen (**Abbildung 29 d.**). Diese Seidenpakete trugen die Arbeiterinnen direkt zum neuen Nestplatz, wo sie im Zusammenspiel mehrerer Tiere wieder auseinandergezogen wurden. Auch hierbei wurden wieder die Innenflächen des vorderen Beinpaars genutzt, um die verdichtete Seide zu entwirren. Das durch den Bearbeitungsprozess stark verkräuselte und mehrfach gedehnte Material wurde an die MR oder an SR aufgesetzt, fest auf das Substrat gedrückt und wieder eben ausgebreitet, wodurch es großflächig mit den Blattadern in Kontakt kam (**Abbildung 28, a. & b.**, S. 95). Es entstand zunächst ein 2–4 mm breiter Wall aus Seide, der überwiegend rein mechanisch (siehe **Kapitel 3.3.5.2**, S. 99) mit der rauen Oberfläche der Blattadern verwoben war (**Abbildung 30 b.**, S. 98). Neu hinzukommendes Material wurde nach und nach in das Gewebe eingearbeitet und ein die Blattfläche überspannendes Nestdach konstruiert. Die Tiere nutzten später auch Rindenteile, die sie von den Ästen abgenagt hatten, um Zwischenräume in den Nestwänden zu schließen (**Abbildung 30 b.**). Wie in **Abbildung 30 c.** (S. 98) zu erkennen, entstanden innerhalb von zwei Tagen vergleichsweise voluminöse, nach unten hängende Seidenkonstruktionen (Höhe: 0,5–1,3 cm, n = 16) mit Wandstärken zwischen 1–2,5 mm.

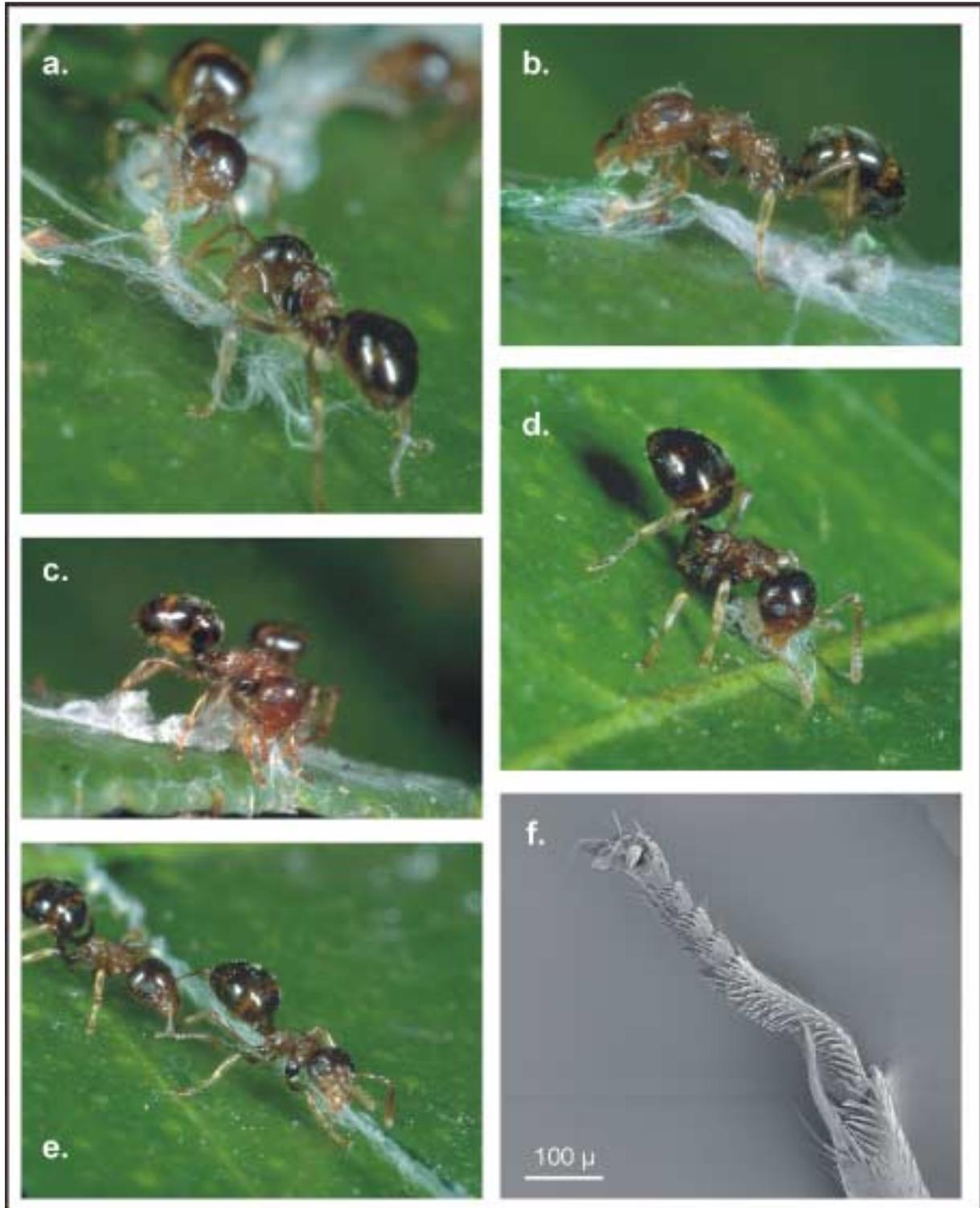


**Abbildung 27:** Sammeln von Seidenmaterial zum Nestbau bei *Dolichoderus* sp. 1. Das flächig ausgebreitete Fangnetz von *Achaearanea mundulum* (Theridiidae) wurde von den Arbeiterinnen in charakteristischer Weise mit den Mandibeln und unter Zuhilfenahme der Vorderbeine zu einem schlauchförmigen Strang verdichtet.

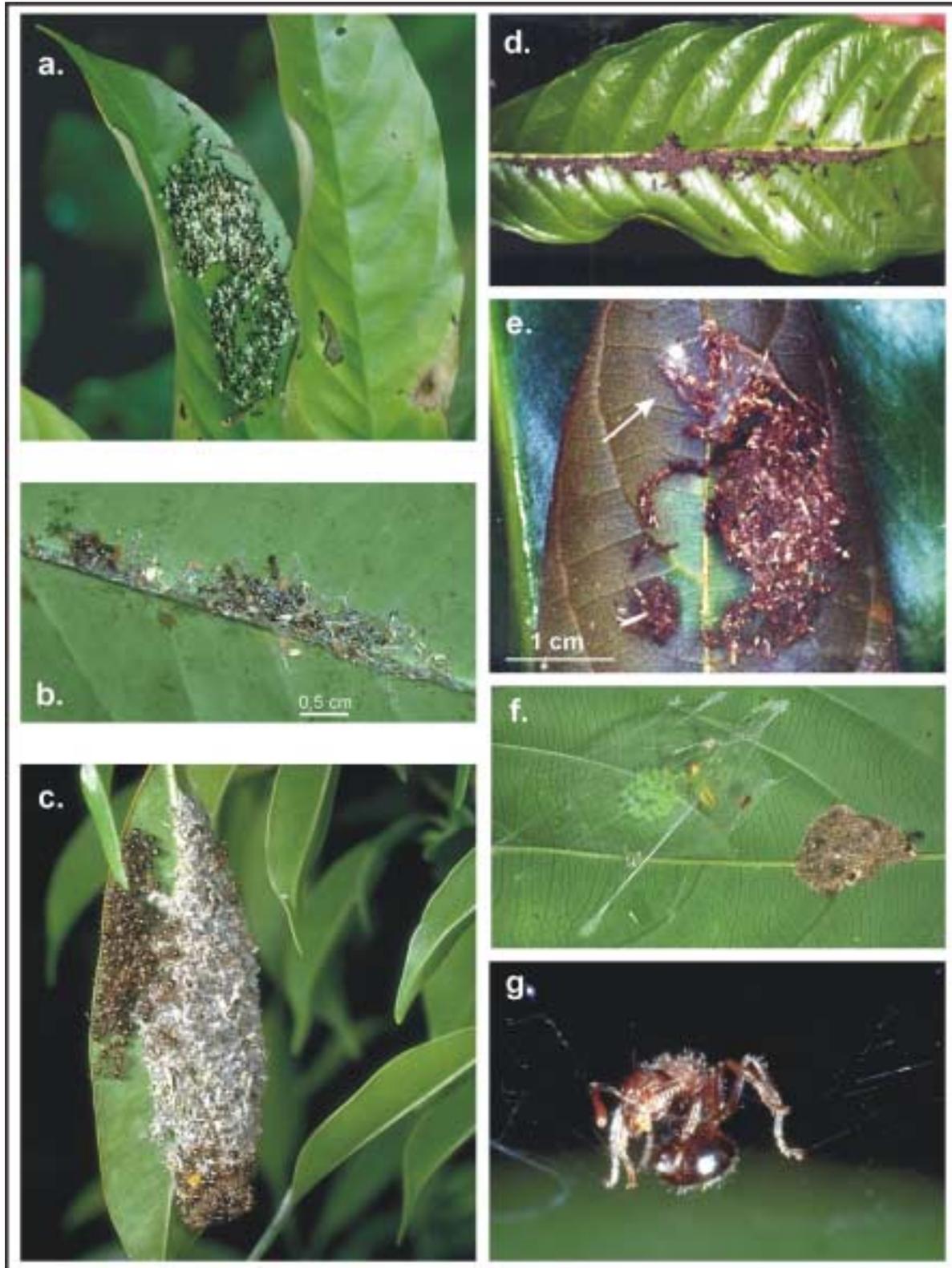


**Abbildung 28:** Verschiedene Modalitäten der Nestentstehung bei *Dolichoderus* sp. 1 (schematischer Querschnitt durch **Nesttyp III**). **a.**) Fremdseide wurde seitlich von SR angesetzt und flächig, die MR und weitere SR überspannend, ausgebreitet. In der natürlichen Position (Blattunterseite) kam das Nestdach mit der MR nicht in Kontakt. Durch die Elastizität der Seidenmatrix wurde die Höhe des Innenraumes vergrößert. **b.**) Seidenmaterial wurde zuerst seitlich der MR befestigt und zur nächsten SR hin ausgebreitet. Im Vergleich zu **a.**) entstanden auf diese Weise schmalere Nester. Nach außen verbreiterte Ansatzstellen ( $\geq 2$  mm, **roter Pfeil**) und die Ausrichtung entlang von Blattadern gewährleisteten seitlich einen großflächigen Kontakt zwischen dem Substrat und dem adhäsiven Seidenmaterial. Im Innenraum wurden keine zusätzlichen Mauern eingearbeitet.

**Abbildung 31** (S. 101) zeigt eine schematische Zusammenfassung der unterschiedlichen Entwicklungs- und Bauphasen beim Nestbau von *Dolichoderus* sp. 1 (**Nestmaterialtyp III**). Fertige Nester im natürlichen Habitat hatten wesentlich schmalere Wände (0,1–0,3 mm, n = 50) und lagen dem Substrat sehr nahe an (Höhe: 3–5 mm, n = 50) (vgl. **Abbildung 25 a.**, S. 90 & **Abbildung 28**, S. 95). Die bei der Anfangskonstruktion erreichten Ausmaße (Länge & Breite) kennzeichneten auch die endgültige Größe des Nestes. Es kommt danach zu keinem weiteren horizontalen Ausbau. Zerstörte Nestbauten werden unter Mitnahme der Trophobionten und Verwendung alter Nestmaterialien an anderer Stelle aufgebaut (n = 27). *Dolichoderus* sp. 1 beschränkte die oben aufgezeigte spezialisierte Sammeltätigkeit nicht auf einzelne Seidenreste oder verlassene Spinnennetze. Im Experiment wurden zwei Spinnen (*Smeringopus pallidus*, Pholcidae) aus dem Stationsgebäude, wo sie unregelmäßige Netze meist im Winkel zwischen Wand und Decke anlegten, auf die Versuchspflanzen mit *Dolichoderus* sp. 1-Kolonien (ohne weiteres Baumaterial) umgesiedelt. Die Spinnen nutzen zur Befestigung ihrer Fangnetze auf *Citrus aurantifolia* sowohl Blätter als auch die Zweige. Die neue Seidenquelle wurde von patrouillierenden Arbeiterinnen bald entdeckt. Sie begannen sofort damit, die Seidenfäden an den Anhaftungspunkten abzubeißen und in das Seidengeflecht zu klettern, ohne auf die anwesenden Zitterspinnen zu achten. Das Netz wurde stark beschädigt und Teile davon zu Seidenpaketen geformt und abtransportiert. Dass eine solche Ausbeutung bewohnter Spinnennetze nicht ganz ohne Verluste verläuft, demonstriert **Abbildung 30 g.** (S. 98). Insgesamt hatten sich drei Arbeiterinnen im Spinnennetz verfangen. Auch im Freiland konnten bei über 1000 untersuchten Nestbauten 32 bewohnte Gespinste (alle Salticidae) unter Blättern in direkter Nachbarschaft zu den Ameisennestern gefunden werden (**Abbildung 30 f.**). Bei Zerstörung der Ameisennester wurden diese Seidenressourcen von *Dolichoderus* sp. 1 ebenfalls genutzt (zwei Beobachtungen).



**Abbildung 29:** Sammeln und Verarbeiten von Seide bei *Dolichoderus* sp. 1. **a.–e.)** Die entdeckte Seide wurde kooperativ von mehreren Ameisen bearbeitet. Mit den Mandibeln und den Vorderbeinen pressten die Tiere die flächig ausgebreitete Seide zu schmalen Streifen. Dabei hatten nur die Innenseiten der Vordertarsen Kontakt zum Seidenmaterial (vgl. **b.**, **c.** & **e.**). Zum Schluss (**d.**) wurden die Seidenstränge unter dem Körper zu einem kompakten und transportablen Paket zusammengefasst und zum Nestplatz getragen **f.**). Innenfläche des vorderen Tarsus von *Dolichoderus* sp. 1. Beachte: Die gut sichtbare Behaarung der vorderen Tarsen ist keine Besonderheit der Seide verwendenden *Dolichoderus*-Arten (eigene Beobachtungen, W. FEDERLE pers. Mitt.). Auch die ausschließlich pflanzliche Materialien verarbeitende *Dolichoderus* sp. 8 hat derartig gestaltete Tarsen an den vorderen Beinpaaren.



**Abbildung 30:** Nestbau in der Gattung *Dolichoderus*. a.) Bei Mangel an Baumaterialien (Fremdseide) sammelten sich die Arbeiterinnen mit Brut auf der Unterseite von Blättern. b.) Nach der Bereitstellung von Seidenmaterial wurde die Seide an der MR angesetzt und großflächig über die Blattfläche gezogen. Andere Materialien, wie z. B. Rindenfragmente, wurden lose mit der Seidenmatrix verwoben. c.) Im Experiment aus Spinnenseide konstruiertes Nest. d.) *Dolichoderus* sp. 8 (**Nesttyp II**). Beginn eines Nests aus feuchten Rindenpartikeln. e.) Zur Stabilisierung der Nester nutzte *Dolichoderus* sp. 8 nicht selten Spinnennetze (weißer Pfeil) f.) Nest von *Dolichoderus* sp. 1 in unmittelbarer Nachbarschaft zu einem Spinnennetz (Salticidae). g.) Bei der Ausbeutung bewohnter Netze konnte es vorkommen, dass Arbeiterinnen sich in den Seidenfäden verfangen und starben.

### 3.3.5.2 Materialeigenschaften

Im Gegensatz zu den Nestern von *Dolichoderus* sp. 8, die nur aus pflanzlichen Materialien konstruiert wurden, zeigten die Seidennester (**Typ III**, *Dolichoderus* sp. 1) eine enorme Flexibilität (vgl. **Abbildung 28 a.**, S. 95). Platzierte man ein Nestblatt auf einem festen Untergrund und beschwerte das Nest im Zentrum mit einem Gewicht (200 gr, 1 cm x 1 cm), das das Nestdach auf die Blattfläche presste, so konnte man beobachten, dass die Oberfläche dem Druck nachgab, ohne dabei zu zerreißen. Wurde im Anschluss das Nestblatt gedreht und an Apex und Blattstiel fixiert, so dass die Nestkonstruktion frei nach unten hing, nahmen die Nestwände in feuchtwarmer Umgebung innerhalb von 24 Std. wieder die ursprüngliche Form an (n = 20). Auf der Oberfläche konnten danach keine Beschädigungen festgestellt werden. Lediglich an den Ansatzstellen hatten sich bei vier Versuchsnestern auf einer Länge von 2–7 mm die Nestwände vom Substrat gelöst. Das gleiche Experiment wurde mit *Dolichoderus*-Nestern des **Typs II** (*Dolichoderus* sp. 8, pflanzliche Materialien) durchgeführt. Dabei brachen unter dem Gewicht die Oberflächen in allen Fällen sofort auseinander, und es bildeten sich Risse in den Nestwänden (siehe **Abbildung 25 b.**, S. 90, n = 20). Die Bauten von *Dolichoderus* sp. 1 und *Dolichoderus* sp. 8 zeigten keine wasserabweisenden Eigenschaften. Bei beiden Nestmaterialtypen durchdrangen mit einer Pipette aufgebraute Wassertropfen augenblicklich die Nestwände (n = 15).

Die anfängliche Limitierung auf Fremdseide als Baumaterial bei *Dolichoderus* sp. 1-Nestern wirft die Frage nach der allgemeinen Verfügbarkeit dieses speziellen Rohstoffes auf. Zur Klärung wurde entlang eines Transekts (GFSC, 50 m) auf 15 Bäumen in einer Höhe von 1–2,3 m jeweils stichprobenartig nach Spinnennetzen gesucht, wobei besonders auf eingerollte bzw. verwelkte Blätter geachtet wurde. Zusätzlich wurden von jeder Pflanze wahllos 20 Blätter und 50–100 cm lange Zweige eingesammelt und mit dem Binokular auf Seidenfäden geprüft.

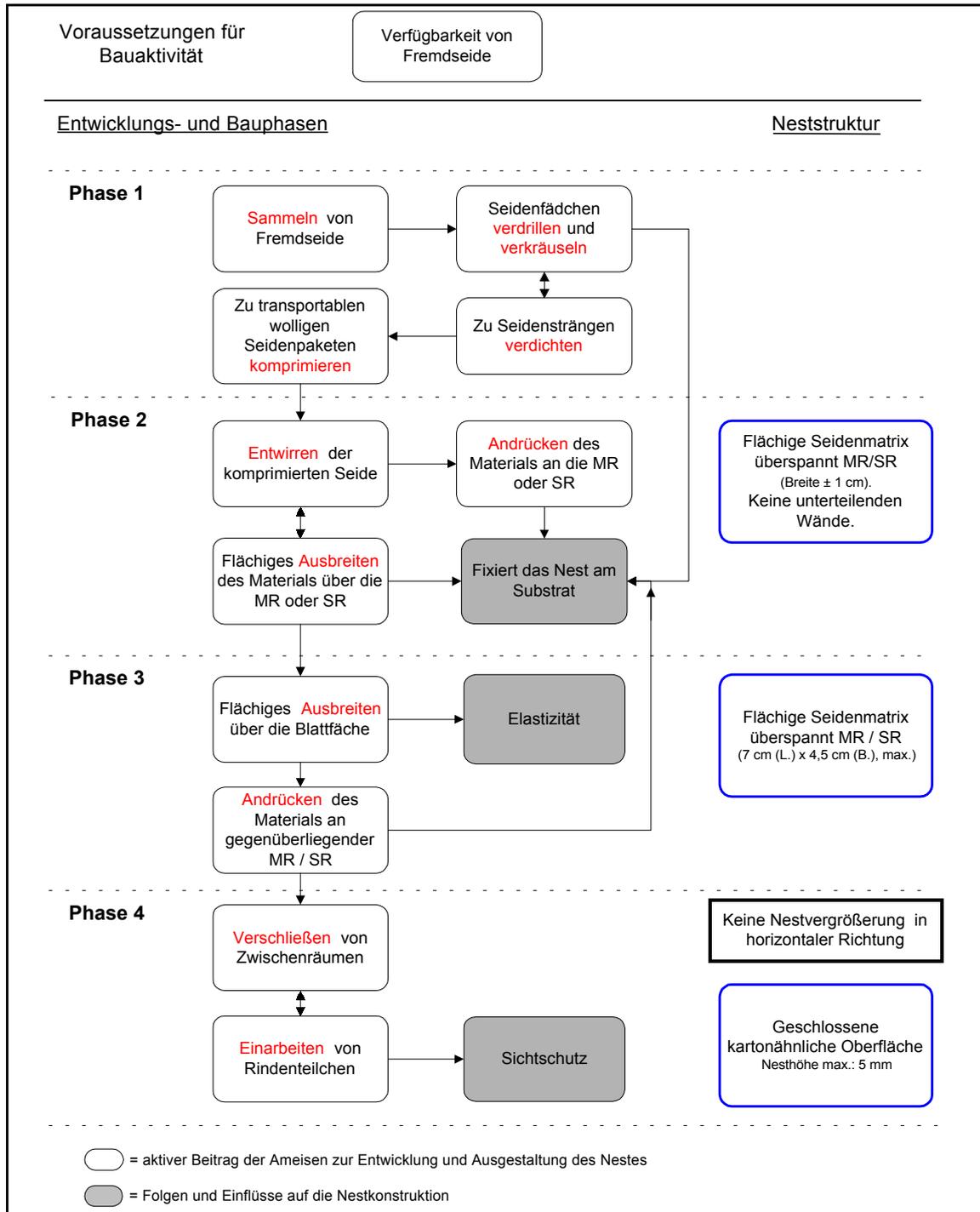
Aus der **Tabelle 15** (S. 88) geht hervor, dass Seide, zumindest in den unteren Straten der Bäume, ein außerordentlich häufig verfügbares Material ist. Auf 12 Bäumen konnten weitgehend intakte Fangnetze (meist Araneidae) oder als Unterschlupf dienende Seidenkonstruktionen von Spinnen mit bloßem Auge entdeckt werden. Darüber hinaus fanden sich auf 13 untersuchten Zweigen Reste (min.: 5 mm) von Seidenfäden, und auch auf den Blättern von sieben Bäumen konnte Seide nachgewiesen werden (Lepidoptera, Spinnen).

| Baum Nr. | Spinnennetz | Seidenreste |         |
|----------|-------------|-------------|---------|
|          |             | Zweige      | Blätter |
| 1        | 1           | ●           | ●       |
| 2        | 2           | ●           | ●       |
| 3        | 1           | ●           |         |
| 4        | 1           | ●           | ●       |
| 5        | 1           |             |         |
| 6        | 1           | ●           | ●       |
| 7        |             |             |         |
| 8        |             | ●           | ●       |
| 9        | 1           | ●           | ●       |
| 10       |             | ●           | ●       |
| 11       | 2           | ●           |         |
| 12       | 1           | ●           | ●       |
| 13       |             | ●           |         |
| 14       | 2           | ●           |         |
| 15       |             | ●           |         |
| Σ        | 12          | 13          | 7       |

**Tabelle 16:** Verfügbarkeit von Spinnennetzen und einzelner Seidenfäden in den unteren Straten der Bäume am Gombak Field Studies Centre (GFSC). Auf 12 Bäumen wurden Fangnetze oder als Unterschlupf dienende Seidenkonstruktionen von Spinnen nachgewiesen. Auf 13 untersuchten Zweigen fanden sich Reste von Seidenfäden, und auch auf den Blättern von acht Bäumen konnte Seide nachgewiesen werden.

Die Zugabe von Speichel oder Darminhalt an das Material konnte bei *Dolichoderus* sp. 1 während der Versuchsphase (28 Tage) nie beobachtet werden. Auch die von ROHE (1991) postulierte Verwendung von Flüssigkeitstropfen aus dem Gaster bei der Konstruktion von Seidennestern der Gattung *Dolichoderus* muss als eine Fehlinterpretation angesehen werden. Bei der Auswertung der Videoaufnahmen konnte mehrmals das Ablegen trophischer Eier durch die Arbeiterinnen beobachtet werden. Die Nähreier wurden an die Larven und auch an andere Arbeiterinnen verfüttert. Es konnten sogar besondere Bettelsignale um die trophischen Eier nachgewiesen werden (n = 5). Dabei betrillerte eine Arbeiterin den Gaster einer anderen, worauf diese nach ca. 3 Min. ein Ei ablegte, das sofort verspeist wurde. Nie wurden diese nährstoffreichen Eier in die Nestwände eingearbeitet oder an den Ansatzstellen der Nestmauern verschmiert.

Das mehrfache Verdrillen und Verkräuseln der Seide, welches durch die besondere Bearbeitung mit den behaarten Vordertarsen erreicht wurde, könnte die Fädchen vorstrecken und versteifen und möglicherweise sogar – wie für cribellate Spinnen vermutet (VOLLRATH 1992a) – elektrostatisch aufladen. Der Effekt wäre, dass sie ein Gewirr winziger Spiralfedern bilden und aufgeplustert werden wie toupiertes Haar. Das so vorbereitete Seidenmaterial könnte auf diese Weise rein mechanisch mit der rauen Oberfläche der Blattadern verbunden werden. Zusätzlichen Halt bekam die Anfangskonstruktion sicher auch durch teilweise vorhandene Klebefäden in der Seide. Nahm man z. B. ein von einer Arbeiterin gesammeltes Seidenpaket mit der Pinzette auf, so blieb es selbst an den vergleichsweise glatten Metallflächen haften (n = 10). Dieser Effekt trat sowohl bei Spinnenseide als auch bei der im Versuch verwendeten larvalen Ameisenseide von *Polyrhachis muelleri* auf.



**Abbildung 31:** Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungs- und Bauphasen beim Nestbau von *Dolichoderus* sp. 1 (**Nestmaterialtyp III**). **Phase 1:** Sammeln von Fremdseide. Durch Bearbeiten mit den Vordertarsen wird das Material verdrillt und zu wolligen transportablen Paketen komprimiert. **Phase 2:** Entwirren der Seidenpakete am Nistplatz und Ausbreitung über die MR. **Phase 3:** Flächiges Ausbreiten von Seidenmaterial über die Blattfläche und Befestigung an der gegenüberliegenden SR/MR. **Phase 4:** Verschließen von Zwischenräumen mit Seide und anderen Materialien.

### 3.3.6 *Myrmicaria*

Für den indo-malayischen Faunenbereich sind insgesamt 16 Arten der Gattung *Myrmicaria* beschrieben (BOLTON 1995). Nach dem derzeitigen Wissensstand nisten davon nur drei Arten (*M. arachnoides*, *M. lutea* und *M. birmana*, **Tabelle 17**) exklusiv in frei gebauten Nestern in der Kronenregion, während die restlichen Arten zwar oberirdisch fouragieren, die Nester aber wohl meist in der Erde anlegen (eigene Beobachtungen, HOPF 1999). In der vorliegenden Untersuchung konnte nur *M. arachnoides* zweifelsfrei determiniert werden. Die in **Tabelle 17** aufgelisteten Daten zur allgemeinen Biologie und zum Nestbau von *M. lutea* und *M. birmana* beziehen sich auf Angaben in der Literatur. Zur Bestätigung der Artbestimmung wurden bei zwei *Myrmicaria*-Kolonien am GFSC die Aktivitätsrhythmen gemessen<sup>9</sup>.

**Tabelle 17:** Arten der Gattung *Myrmicaria* in Südostasien mit arborealen Nestanlagen. *M. arachnoides* wurde in der vorliegenden Untersuchung mehrfach in verschiedenen Gebieten entdeckt. Das Vorkommen der beiden Arten *M. lutea* und *M. birmana* in den Untersuchungsgebieten ist wahrscheinlich. Sie sind aber sicherlich seltener und konnten nicht ein einziges Mal gefunden werden.

⊗ eine koloniegründende Königin wurde entdeckt.

\* nur in einem Einzelnest (n = 245) wurden Cocciden gefunden.

\*\* alle Angaben zu *M. birmana* aus ROSCISZEWSKI (1995).

+ Daten aus EMERY (1900, S. 692)

# D. DAVIDSON und B. BOLTON pers. Mitt.

| Unterfamilie:<br>Myrmicinae       | Fundorte      |         |        | Substrat-<br>typen |                  | Kolonie-<br>struktur |                  |               | Architektur |             |
|-----------------------------------|---------------|---------|--------|--------------------|------------------|----------------------|------------------|---------------|-------------|-------------|
|                                   | West-Malaysia | Sumatra | Borneo | Zwisch. Blättern   | Blatt-Unterseite | Koloniegründung ⊗    | Anzahl Pavillons | Trophobionten | Gekammert   | Ungekammert |
| <b>Gattung: <i>Myrmicaria</i></b> |               |         |        |                    |                  |                      |                  |               |             |             |
| <b>Art (Anzahl Funde)</b>         |               |         |        |                    |                  |                      |                  |               |             |             |
| <i>M. arachnoides</i> (16)        | ●             | ●       | ●      | ●                  | ●                | ●                    | 1 -<br>>150      | -*            | ●           | -           |
| <i>M. lutea</i> +                 | ?             | ?       | ●#     | ?                  | ●                | -                    | ?                | ?             | ●           | -           |
| <i>M. birmana</i> **              | ●             | ?       | ?      | ?                  | ●                | -                    | ?                | -             | ●           | -           |

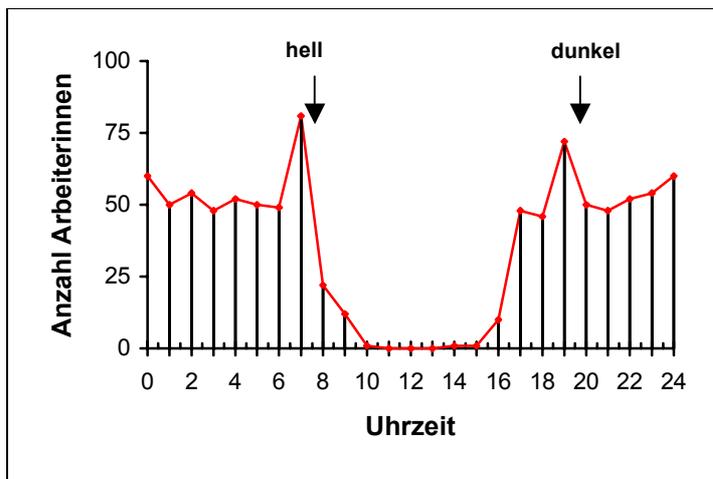
Die Aktivitätskurve in **Abbildung 32** (S. 103) zeigt, dass die untersuchten Kolonien überwiegend nacht- bzw. dämmerungsaktiv waren, ein zusätzliches Indiz dafür, dass es sich bei den eingehend untersuchten Tieren um *M. arachnoides* handelte (siehe **Fußnote 9**).

Die Arbeiterinnen von *M. arachnoides* sind von einheitlicher Größe (ca. 7 mm) und Gestalt. Die Körperfärbung, insbesondere auf dem Thorax und dem Gaster, ist dagegen von Kolonie

<sup>9</sup> Alle gefundenen arborealen Kolonien der Gattung *Myrmicaria* wurden mit der Sammlung von K. ROSCISZEWSKI (Staatl. Mus. f. Naturk., Karlsruhe) verglichen. ROSCISZEWSKI (1995) fand in Pasoh/West-Malaysia außer *M. arachnoides* die ebenfalls kartonbauende *M. birmana*. Die Nestanlagen dieser beiden Arten unterscheiden sich in der generellen Architektur in keiner Weise. Als gutes ökologisches Unterscheidungsmerkmal gelten die verschiedenen Aktivitätszeiten der beiden Arten (*M. arachnoides* = nachtaktiv, *M. birmana* = tagaktiv; ROSCISZEWSKI (1995) & pers. Mitt., siehe auch **Abbildung 32**, S. 103).

zu Kolonie sehr unterschiedlich und variiert von Dunkelbraun bis Hellgelb. Alle Arbeiterinnen sind auf dem gesamten Körper einschließlich der Beine und der Antennen sehr stark behaart. Einzelhaare erreichen teilweise eine Länge von 0,4 mm (**Abbildung 36 d. & e.**, S. 110).

In einem Teilnest (Nestmaße: 24 cm x 13 cm, **Abbildung 33 a.**, S. 110) von Kolonie Nr. XIII (**Tabelle 18**) wurden vier Königinnen, darüber hinaus 36 männliche Alate, 670 Arbeiterinnen und etwa 500 Larven gefunden. *M. arachnoides* ernährt sich hauptsächlich von Honigtau phloemsaugender Homopteren (Aphiden, Cocciden), die bis auf eine Ausnahme außerhalb der Nester gehalten wurden. Im Inneren eines Nestbaues der Kolonie XII (**Tabelle 18**) wurden neben Cocciden auch zwei Schmetterlingsraupen (L2) entdeckt.

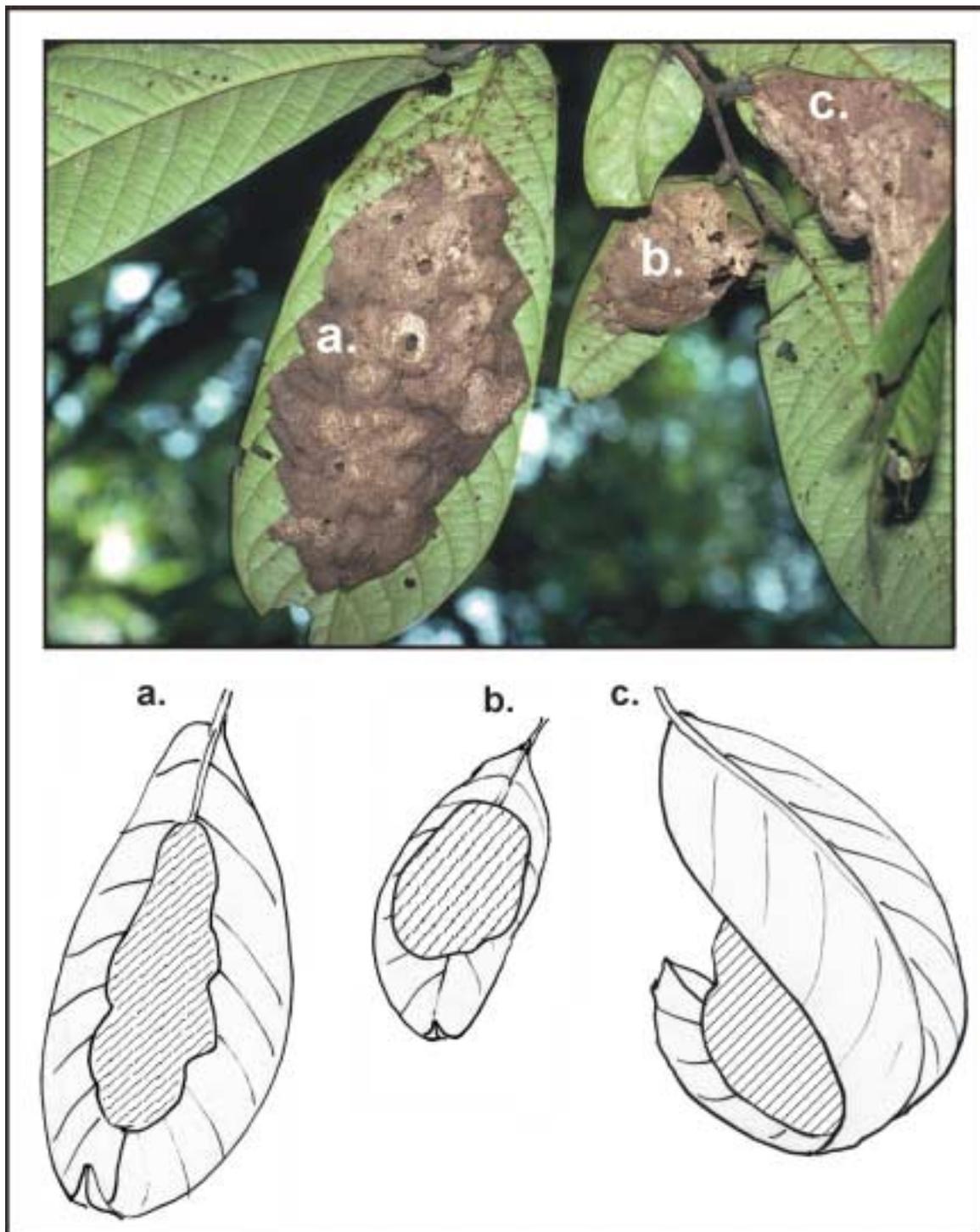


**Abbildung 32:** 24-Stunden-Aktivitätskurve von *M. arachnoides* an regenfreien Tagen. Gezählt wurden alle Tiere, die innerhalb von 10 Min. eine vorher definierte Linie auf einem gut einsehbaren Zweig in unmittelbarer Nestnähe passierten. Die Messungen wurden stündlich wiederholt. In der Grafik sind die Ergebnisse von drei 24-Std.-Messungen an zwei verschiedenen Kolonien zusammengefasst. Die Aktivitätskurve gibt nach einer vergleichsweise hohen nächtlichen Aktivität ein Abfallen der Außenaktivität bei *M. arachnoides* während der Morgendämmerung (7.30 Uhr) wieder. Danach folgt eine völlige Ruhephase etwa um die Mittagszeit und eine allmählich wieder zunehmende

Außenaktivität (ab 16.30 Uhr) mit einem Maximum während der Abenddämmerung (19.30 Uhr). *M. arachnoides* ist demnach hauptsächlich dämmerungs- bzw. nachtaktiv.

**Tabelle 18:** Entdeckte und bearbeitete Kolonien von *Myrmicaria arachnoides* in SO-Asien mit Angaben zur Nestanzahl und Nestgröße (min./max.). Insgesamt wurden 16 Kolonien von *M. arachnoides* systematisch aufgenommen.

| Kolonie Nr. | Fundort                        | Anzahl Teilnester (Nestbäume)   | Nestgröße  |     |             |     |
|-------------|--------------------------------|---------------------------------|------------|-----|-------------|-----|
|             |                                |                                 | Länge (cm) |     | Breite (cm) |     |
|             |                                |                                 | min        | max | min         | max |
| I–IV        | GFSC (W-Malaysia)              | 2 (1), 20 (16), 11 (7), 22 (12) | 8          | 110 | 3           | 18  |
| V–VI        | Genting Highlands (W-Malaysia) | 1 (1), 4 (2)                    | 10         | 23  | 5           | 14  |
| VII         | Sg. Terkala (W-Malaysia)       | 2 (2)                           | 24         | 35  | 14          | 20  |
| VIII–XI     | Sg. Langat (W-Malaysia)        | 4 (2), 24 (3), 23 (4), >150 (4) | 7          | 16  | 3,5         | 24  |
| XII–XIII    | Belum (W-Malaysia)             | 5 (4), 7 (3)                    | 10         | 16  | 7           | 27  |
| XIV–XV      | Poring (Sabah)                 | 10 (3), 5 (2),                  | 8          | 26  | 7           | 16  |
| XVI         | Rimbo Panti (Sumatra)          | 4 (4)                           | 11         | 19  | 9           | 22  |



**Abbildung 33:** Verschiedene Nesttypen bei *Myrmicaria arachnoides*. Die äußere Nestform wird maßgeblich von der Blattform und der Blattgröße bestimmt. a.) länglicher Typ. b.) rundlicher Typ c.) räumlich ausgeweiteter Typ. Nester schraffiert gezeichnet.

Die später geschlüpften Imagines wurden als *Allotinus apries* (Lycaenidae, Milletinae) bestimmt (K. FIEDLER, pers. Mitt.), von denen man annimmt, dass sie sich im Nest von Ameisenbrut ernähren (MASCHWITZ et al. 1988). Nestanzahl und Verteilung von insgesamt 16 Kolonien von *M. arachnoides* wurden systematisch aufgenommen (**Tabelle 18**). Die Nester einzelner Kolonien dieser Art liegen oft weit voneinander entfernt und verteilen sich in der Regel auf mehrere Nestbäume. Bisweilen wurde ein Gebiet von über 300 m<sup>2</sup> von einer

einzelnen Kolonie besiedelt (z. B. Kolonie II, **Tabelle 18**, S. 103). In zwölf Fällen bestanden die Kolonien aus 1–20 entdeckten Nestern. Nur vier Kolonien verteilten sich auf mehr als 20 Einzelnester. Die Nester und Trophobiosestellen sind über Wegesysteme in den Bäumen verbunden, was eine Entdeckung der Ameisen sehr erschwert. Es muss daher angenommen werden, dass in einigen Fällen nicht alle zu einer Kolonie gehörenden Nester entdeckt wurden. Abweichend vom geschilderten weiträumigen Verteilungsmuster einzelner Kolonien konnte ich im Uferbereich des Sungai Langat (West-Malaysia) vier Kolonien von *M. arachnoides* entdecken, deren Nesterverteilung sich auf kleine eng umrissenen Regionen beschränkte (Kolonie VIII–XI, **Tabelle 18**). Die volkreichen Kolonien nisteten jeweils auf benachbarten Nestbäumen, wo sich auch die Trophobiosestellen befanden. Die Distanz zwischen den verschiedenen Kolonien betrug 5 m bis 25 m.

*M. arachnoides* konstruiert Vielkammernester unter Blättern. Die äußere Nestform und die Größe der Nester sind sehr variabel (**Tabelle 18**). Sie werden, neben der Koloniestärke, insbesondere von der Ausdehnung des jeweiligen Nestblattes bestimmt. Wie aus der **Abbildung 33** hervorgeht, lassen sich dennoch drei Haupttypen unterscheiden. Der längliche Typ (**Abbildung 33 a.**) beschreibt die am häufigsten gefundene Nestform (n = 245). Das größte entdeckte Nest dieses Typs (110 cm x 18 cm) war auf der Unterseite eines Bananenblattes (*Musa* sp.) angelegt. Der runde- bis ovale Nesttyp (**Abbildung 33 b.**) kam nur auf vergleichsweise kleinen Blättern (<12 cm Länge) vor und wurde wesentlich seltener gefunden (n = 34). Der unter eingerollten oder unter vertrockneten Blättern zu findende räumlich erweiterte Typ (**Abbildung 33 c.**) wurde am seltensten von *M. arachnoides* gebaut (n = 15).

### 3.3.6.1 Experimente zum Bauverhalten

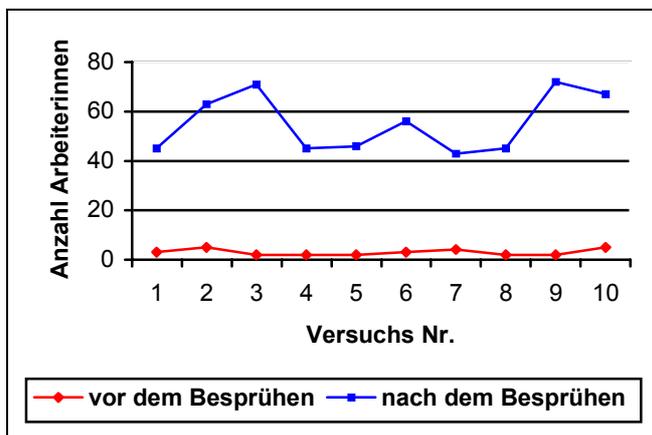
#### 3.3.6.1.1 Spezielle Methoden

Für die Experimente zum Nestbauverhalten von *M. arachnoides* wurden Teilnester (ca. 500–1000 Arbeiterinnen) von fünf Kolonien gesammelt (Kolonie Nr. I, II, IV, IX & XIII, siehe **Tabelle 18**). Zur Beobachtung möglicher Besonderheiten bei der Konstruktion der verschiedenen Nesttypen wurde bei der Auswahl der Versuchspflanzen auf unterschiedliche Blattgrößen geachtet. Darüber hinaus wurde bei den Versuchstieren aus Kolonie Nr. XIII (**Tabelle 18**), die auf *Musa* sp. angesiedelt wurden, ein Blatt der Pflanze nach unten gebogen und die Blattspitze an der Basis befestigt. Mit dem daraus resultierenden Hohlraum ergab sich die Möglichkeit, die Entwicklung eines Nestes des räumlich ausgeweiteten Typs (siehe **Abbildung 33 c.**) beobachten zu können. Die Kolonien wurden zunächst ohne Nestmaterial auf verschiedene Jungpflanzen bzw. gut einsehbare Zweige von älteren Pflanzen (*Musa* sp., *Hibiscus* sp., *Zingiber* sp.) im Gebiet des GFSC umgesetzt (siehe auch **Kapitel 2.3**, S. 18). Den Tieren waren nur einzelne Bereiche bzw. Blätter der Pflanzen zugänglich. Dadurch konnte die Verfügbarkeit von potentiellen Nestmaterialien im Experiment beeinflusst werden. Die Nestbäume von drei Versuchskolonien waren mit einer Kunststoffolie gegen Regen geschützt, während die zwei restlichen Teilkolonien auf großblättrigen Bananenpflanzen am Waldrand nicht zusätzlich geschützt wurden. Trophobionten standen den Ameisen nicht zur Verfügung, weil diese in der Regel nie im

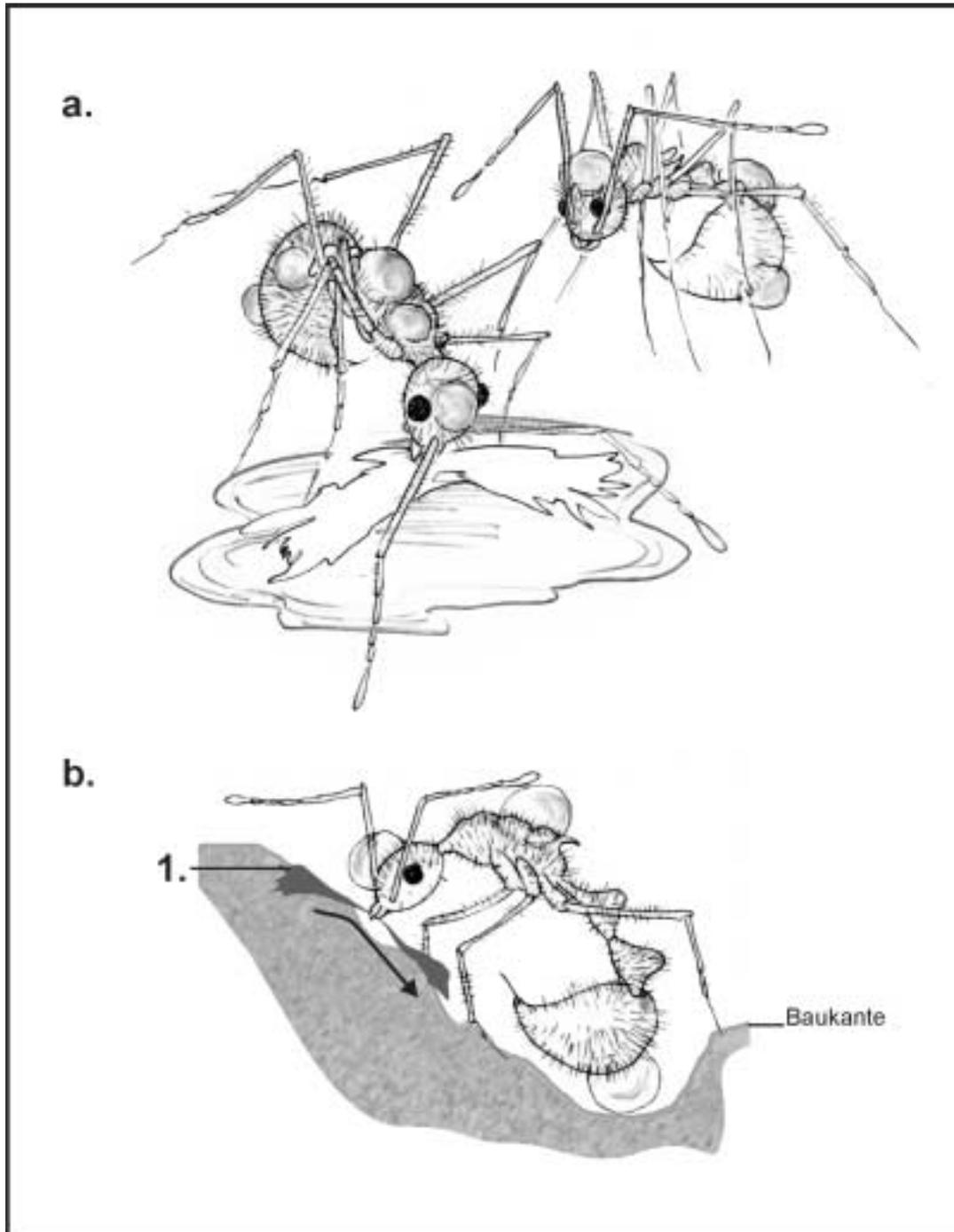
Nest gehalten werden (siehe **Tabelle 18**, S. 103). Die Tiere wurden stattdessen mit Insektenfleisch, angefärbtem Honigwasser und Wasser gefüttert. Als potentielles Baumaterial wurde 24 Std. nach Versuchsbeginn zunächst ausschließlich Lignin-freier Zellstoff angeboten.

### 3.3.6.1.2 Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität

Nach dem Umsetzen der Kolonien auf die Versuchspflanzen zogen sich die Ameisen für mehrere Tage an geschützte Stellen unter Blätter zurück, ohne Bauaktivität zu zeigen. Selbst bei extremen Störungen verließen die Tiere diese Sammelstellen nie längerfristig. Während dabei die meisten Arbeiterinnen die Larven und Puppen beschützten, indem sie diese ständig in den Mandibeln hielten, liefen einige andere Arbeiterinnen am jeweiligen Blattrand entlang, ohne sich dabei weiter als 10 cm von den Sammelstellen zu entfernen. Diese Inaktivität konnte vor allem bei den Versuchskolonien unter den Kunststoffolien festgestellt werden. Bei den Kolonien am Waldrand war in den ersten Tagen ebenfalls keine Bauaktivität zu sehen. Es fiel jedoch auf, dass diese Tiere nach Regenschauern am Nachmittag die Sammelstellen verließen und sich, entgegen der zuvor festgestellten Aktivitätsrhythmen, auch auf entfernt gelegenen Blättern bewegten. Um einen etwaigen Einfluss abiotischer Faktoren auf die Außenaktivität zu untersuchen, wurden die Versuchspflanzen ab dem dritten Tag täglich mit Wasser besprüht. Aus der **Abbildung 34** geht hervor, dass die Aktivität nach dem Besprühen mit Wasser tatsächlich signifikant höher war als zuvor. Nachdem daraufhin auch das angebotene Baumaterial befeuchtet wurde, begannen die Versuchskolonien von *M. arachnoides* mit dem Bau eines neuen Nestes.



**Abbildung 34:** Unterschiede in der Außenaktivität von *M. arachnoides* vor bzw. nach dem Besprühen der Versuchspflanzen mit Wasser. Alle Messungen wurden an drei aufeinander folgenden Tagen zwischen 13.00 Uhr und 14.00 Uhr an zwei Teilkolonien durchgeführt, da zu dieser Tageszeit die Aktivität besonders gering war (siehe **Abbildung 32**, S. 103). Im Abstand von 15 cm zur Sammelstelle wurde zuerst für 10 Min. die Außenaktivität (Ein- und Ausauffrequenzen) protokolliert. Anschließend wurden die Pflanzen großflächig mit einem feinen Wassernebel besprüht und nach einer Pause von 15 Min. nochmals die Ein- und Ausauffrequenzen gemessen.



**Abbildung 35:** Nestbauverhalten von *Myrmicaria arachnoides*. **a.)** Frisch gesammeltes Baumaterial wird vor der Verwendung ausnahmslos in Wasseransammlungen auf Blättern und Zweigen gründlich mit Flüssigkeit benetzt. Dabei kommt es unweigerlich auch zu einer Berührung der Körperoberfläche mit dem Wasser, und es bleiben kleine Tröpfchen zwischen den Körperhaaren der Arbeiterinnen haften. **b.)** Speziell durch die Positionierung des Gasters unter dem Körper, der mit der dorsalen Oberfläche von Zeit zu Zeit gegen die Baukante getupft wird, kommen die anhaftenden Wassertröpfchen in Kontakt mit dem Baumaterial. Auf diese Weise ist das Material während der Bauphase jederzeit in einem nassen Zustand und kann leicht verarbeitet werden. **1.)** Aus dem bereits in die Nestmauern integrierten Baumaterial wurden Partikel (in der Zeichnung zur Verdeutlichung dunkel dargestellt) teilweise wieder gelöst und durch Quetschen mit den Mandibeln in Längsrichtung zur Baukante ausgezogen. Als Folge daraus bekam das Material eine schleimige breiige Konsistenz, und im fertigen Nest waren die verarbeiteten Pflanzenfasern überwiegend in longitudinaler Richtung zur Baukante angeordnet. Größe der Arbeiterinnen ca. 7 mm.

### 3.3.6.1.3 Die Konstruktion eines neuen Nestes

War während der Hauptaktivitätsphasen (siehe **Abbildung 32**, S. 103) die Bereitschaft zum Bauen gegeben und stieß eine Arbeiterin auf das angebotene Nestmaterial, so betastete sie es zunächst mit den Antennen und den Vorderbeinen. Danach löste sie es aus dem Verband, indem sie die Mandibeln beidseitig auf das Material drückte, sie abwechselnd öffnete und schloss und hin und wieder den ganzen Körper ruckartig bewegte. Häufig konnte man bei diesem Vorgang auch ein Auf- und Abbewegen des Gasters beobachten, der ansonsten in auffällig charakteristischer Weise unter dem Körper getragen wird (**Abbildung 35**, S. 107, **Abbildung 36 a. & b.**, S. 110).

Diese Haltung des Gasters lässt sich durchaus von seiner Position beim Anlegen einer chemischen Rekrutierungsspur unterscheiden. Während beim Spurlegen die Gaster Spitze in regelmäßigen Abständen auf das Substrat getupft wird, zeigt die Spitze sonst in Richtung Kopf, wobei sich die dorsale Oberfläche des Gasters dem Substrat nähert.

Das Herauslösen des Materials konnte bis zu 30 Min. dauern (n = 22). Danach presste die Arbeiterin das Material mit den Mandibeln und Vorderbeinen zu einem Klumpen zusammen und trug es zum neuen Nistplatz (**Abbildung 36 a.**, S. 110), der in allen beobachteten Fällen bereits durch eine Ansammlung von mehreren Arbeiterinnen gekennzeichnet war (**Abbildung 37 d.**, S. 111).

In auffälliger Weise wurde der gesammelte Klumpen auf dem Weg stets in Wassertropfen getaucht, die sich auf Zweigen und Blättern gebildet hatten. Dazu wurde das Material in typischer Weise durch die Wasseransammlung gezogen und mit den Mandibeln intensiv bearbeitet, so dass es völlig mit Wasser getränkt war (**Abbildung 35 a.**, S. 107). Während die Arbeiterinnen das Baumaterial wässerten, kamen sie selbst mit den Wasseransammlungen in Kontakt. Dabei blieben winzige Flüssigkeitströpfchen an den Körperhaaren hängen. Die Auswertung von Foto- und Videomaterial von 32 Arbeiterinnen zeigte, dass kleine Flüssigkeitstropfen sowohl am Kopf (n = 21), am Thorax (n = 15) als auch in besonderem Maße am Gaster (n = 32) anhafteten (**Abbildung 35**, S. 107, **Abbildung 36 b.**, S. 110). Da *M. arachnoides* während der Regenphasen eine erhöhte Außenaktivität zeigte, ist anzunehmen, dass die Tiere nicht nur beim Sammeln des Materials mit Wassertröpfchen in Kontakt kommen. Auch während des Fouragierens ist die ungewöhnliche Position des Gasters unter dem Körper zu beobachten. Hierbei könnte unter Umständen ebenfalls Flüssigkeit aufgenommen werden.

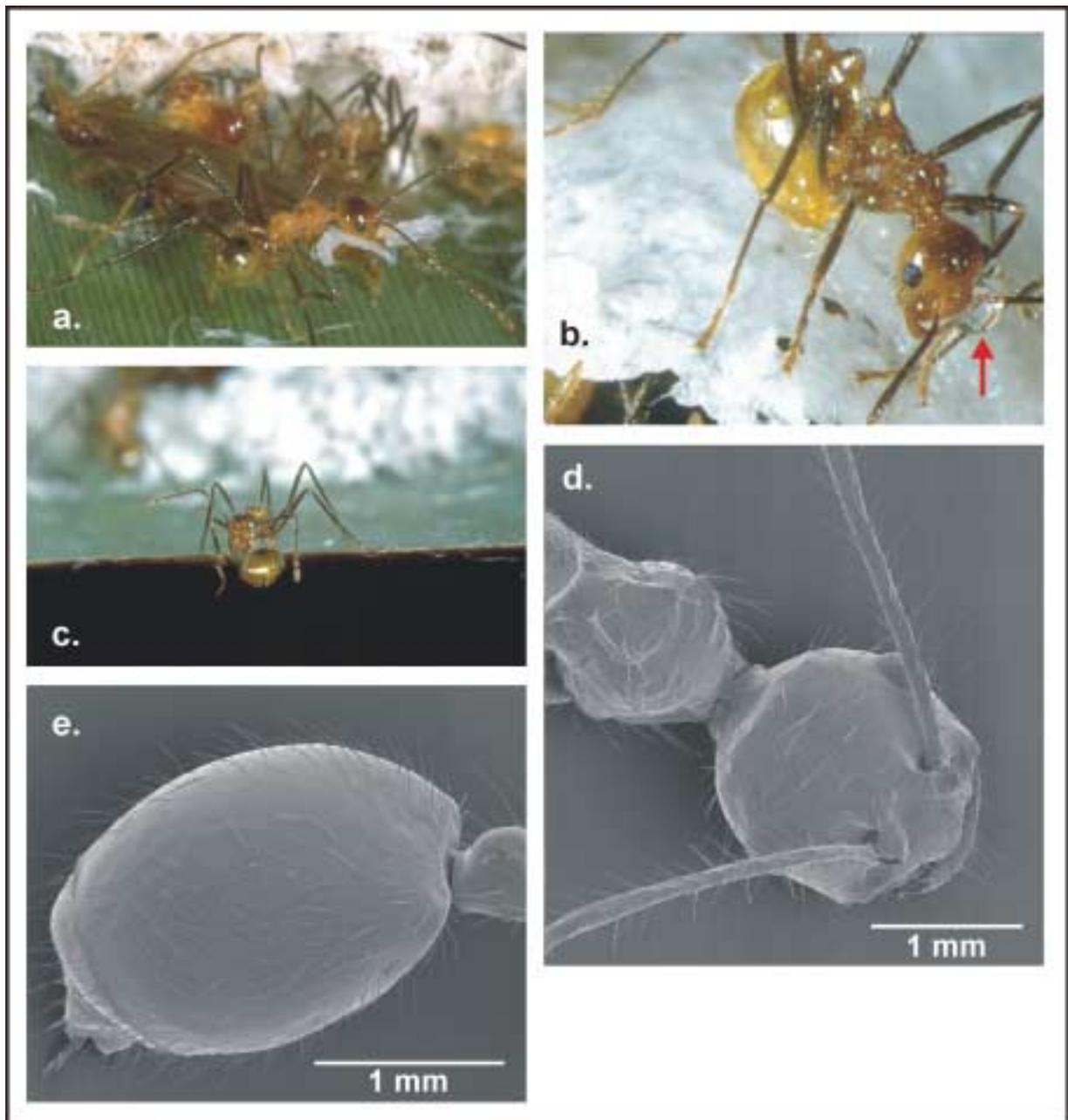
Auf dem neuen Nestblatt wurde das eingetragene Baumaterial von der Arbeiterin auf die Blattfläche gesetzt. Nachfolgende Arbeiterinnen befestigten das Material meist direkt daneben oder setzten es auf schon vorhandene Materialanhäufungen. Die herbeigeschafften Materialien wurden dann mit den Mandibeln und den Vorderbeinen zu einem dünnen Karton mit einer vergleichsweise glatten und homogenen Oberfläche modelliert. Auffällig war dabei, dass von der Baukante Materialpartikel teilweise aus dem Verband wieder herausgelöst und durch vielfaches Quetschen mit den Mandibeln zu einer dünnen Schicht ausgezogen wurden, um dann an benachbarter Stelle wieder in die Baukante integrieren zu werden (**Abbildung 35 b.**, S. 107). Dieser Vorgang konnte an einer über 2 Std. unter Beobachtung stehenden Stelle insgesamt 23x (von verschiedenen Arbeiterinnen) festgestellt werden. Die

verwendeten Materialien wurden dadurch von vielen Tieren mehrfach intensiv durchgekaut und die Oberfläche der einzelnen Faserbestandteile durch Quetschen und Fibrillieren nach und nach vergrößert.

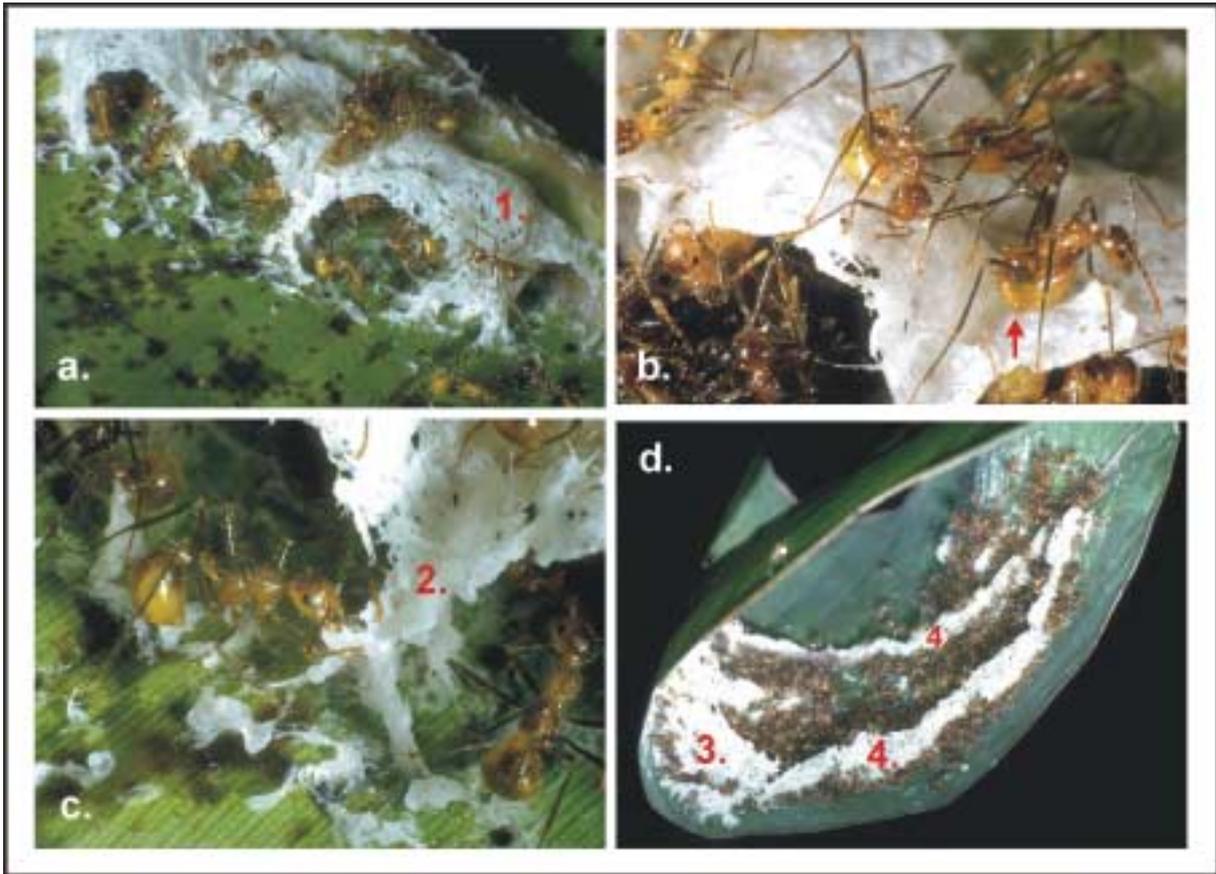
Während der Bearbeitung berührten die Arbeiterinnen mit der Körperoberfläche unweigerlich die neu entstehenden Nestmauern. Dabei wurden die am Körper anhaftenden Flüssigkeitstropfen an das Material abgegeben (**Abbildung 35 b.**, S. 107). Der Gaster wurde zudem auch zum Verfestigen des Materials genutzt, indem er waagrecht auf die Baukante gedrückt wurde, ohne dass dabei die Gasterspitze das Substrat berührte (**Abbildung 37 b.**, S. 111). Durch das dauernde Benetzen des Materials mit Wasser und die intensive Bearbeitung mit den Mandibeln bekam das Baumaterial eine breiige Konsistenz und es bildete sich ein Faserschleim, der die Zwischenräume ausfüllte. Während einige Tiere die Baukanten und Ansatzstellen am Blatt bearbeiteten, waren andere damit beschäftigt, eventuell noch vorhandene Löcher in den Mauern zu schließen (**Abbildung 37 a.**, S. 110).

Innerhalb von ca. 1 Std. entstand im Experiment ein feiner, halbrunder Wall aus einem breiigen feuchten Karton, der an den Ansatzstellen auf der Blattoberfläche einen 2–4 mm breiten Steg bildete und nach oben hin im feuchten Zustand nicht breiter als 1 mm war (**Abbildung 37 a. & c.**, S. 111).

Die halbrunde Form des Walls entstand dadurch, dass die Arbeiterinnen beim Bearbeiten der Baukante, je nach Laufrichtung, das rechte oder linke Hinterbein abgespreizt auf dem Blattuntergrund stehen lassen, während sie mit dem Rest des Körpers an der Baukante entlanglaufen und das Material dabei in Position drückten („Zirkelprinzip“). Hatte die Mauer die Höhe erreicht, dass das abgespreizte Bein völlig ausgestreckt war, wurde nicht mehr in der Höhe weitergebaut, sondern annähernd waagrecht zum Blatt Material aufgesetzt. Auf diese Weise war die erste Kammer nie höher als die Länge einer Arbeiterin (ca. 10 mm). Dies geschah jedoch nicht immer in einem Arbeitsgang, d. h. die betreffende Arbeiterin versetzte manchmal das Hinterbein ein wenig, so dass der Radius der ersten Kammer größer werden konnte als der aus einer festen Position zu erreichende Radius (ca. 10 mm). Außerdem konnten zwei bis drei Arbeiterinnen gleichzeitig mit diesem Arbeitsvorgang beschäftigt sein, so dass eine einzelne Arbeiterin nicht immer die gesamte Länge der Baukante entlanglief, was häufig dazu führte, dass die Kammern eine etwas wellige Form bekamen (**Abbildung 40 a.**, S. 116).



**Abbildung 36:** *Myrmecaria arachnoides*. a.) Materialsammelnde Arbeiterin (ca. 7 mm), die in charakteristischer Art den Gaster unter dem Körper trägt. b.) Wassertropfchen bleiben an den Körperhaaren hängen (roter Pfeil). Das anhaftende Wasser wird so zum neuen Nest transportiert und dort während des Bearbeitens des Baumaterials abgestreift. c.) *M. arachnoides* zeigt eine ausgeprägte Nesthygiene. Zum Entleeren des Darms begaben sich die Arbeiterinnen an den Blattrand. d. & e.) REM-Aufnahme von *M. arachnoides*; die verhältnismäßig langen Körperhaare ermöglichen den indirekten Transport von Wasser, das zum Nestbau benötigt wird. Es handelt sich jedoch nicht um eine Spezialisierung der arborealen Arten. Eine ähnlich auffällige Behaarung zeigen auch die erdnistenden Arten der Gattung *Myrmecaria* (eigene Beobachtung).



**Abbildung 37:** Nestbauverhalten von *Myrmicaria arachnoides*. a.) Im Experiment wurden neue Nester unter Blättern von *Musa* sp. typischerweise entlang der ausgeprägten Blattmittelrippe angelegt. Im Bild sind drei bogenförmige Kammern (Öffnungen: 1 cm x 1 cm) eines aus Lignin-freiem Zellstoff konstruierten Nestes zu erkennen. (1.) Noch vorhandene Löcher in der Nestmauer (siehe die Oberfläche des rechten Bogenganges) wurden mit dem durch Bearbeitung mit den Mandibeln entstandenen Faserschleim nach und nach geschlossen, bis eine einheitliche Oberfläche konstruiert war (linker und mittlerer Bogengang). b.) Mit dem nach vorne gerichteten Gaster drückten die Tiere auf die Nestoberfläche (**roter Pfeil**). Dabei wurden am Körper anhaftende Wassertropfen an das Baumaterial abgegeben. c.) Konstruktion eines neuen Nestwalls. (2.) Für jede halbkreisförmige Kammer wurden separate säulenförmige Ansatzstellen angelegt. Die doppelte Ausbildung dieser Ansatzstellen an den Übergängen der Nestkammern verstärkte die Nestkonstruktion. d.) Vor Beginn des Nestbaus versammelten sich die Arbeiterinnen in einem eingerollten Blatt. Sie begannen erst mit dem Aufschichten von Baumaterial, nachdem die Nestpflanze mit Wasser besprüht wurde. (3.) Bei dem räumlich erweiterten Nesttyp entstand zuerst eine halbrunde Kammer. (4.) Danach wurden seitlich begrenzende Nestmauern angefügt. Der Nestinnenraum wird später sowohl in der Blattflächenebene als auch in der Höhe in mehrere Kammern unterteilt (ein fertiges Nest des räumlich erweiterten Typs ist in **Abbildung 40 a.**, S. 116, zu sehen). Größe der Arbeiterinnen ca. 7 mm.

### 3.3.6.2 Materialeigenschaften

Nestmaterial von natürlich entstandenen Nestern wurde rasterelektronisch ausgewertet (**Abbildung 40 b.**, S. 116). Zur Beurteilung der Laufrichtung der Fasern und zur Ermittlung der Faserlänge wurden Proben von Nestmaterial (1 cm x 1 cm) unter dem Binokular betrachtet und mit Hilfe eines Zeichentubus 50 aneinandergrenzende und an der Oberfläche liegende Fasern auf Millimeterpapier projiziert. Naturnester setzten sich überwiegend aus Pflanzenfasern (Breite der Fasern  $\bar{x} = 0,4$  mm, Länge:  $\bar{x} = 2,1$  mm,  $n = 110$ ), geraspelten Holzstückchen und Rindenteilchen zusammen. Die Fasern waren stark gequetscht und auffibrilliert. Der daraus resultierende Karton war extrem dünn ( $\leq 0,3$  mm) mit einer fast

schon pergamentartigen Oberfläche. In der natürlichen feuchten Umgebung war dieses Material relativ flexibel. In getrocknetem Zustand dagegen war es brüchig und spröde.

Die Betrachtung von Fasern mit einer Mindestlänge von 2 mm in zehn Nestmaterialproben (1 cm x 1 cm) ergab, dass 85 % der Fasern in longitudinaler Richtung angeordnet waren (in Relation zur Baukante). Die Versuchskolonie Nr. IV hatte auch Zugang zu den unteren Bereichen des Pflanzentriebes von *Musa* sp. Als Folge daraus beschränkten sich die Tiere nicht nur auf das angebotene Nestmaterial, sondern sammelten von der Oberfläche des Stammes verrottende Pflanzenfasern, die sie in der bereits oben beschriebenen Art verarbeiteten.

Die Auswertung von Videoaufnahmen brachte keine weiteren Anhaltspunkte auf besondere Verhaltensweisen, die mit der Zugabe von zusätzlichen Substanzen durch die Tiere in das Nestmaterial in Zusammenhang gebracht werden könnten. Es konnte weder eine orale Flüssigkeitsabgabe in größeren Mengen noch das Auftupfen der Gasterspitze (welches als Hinweis auf die Zugabe von Rektalinhalt oder Giftdrüseninhalt gewertet werden könnte) auf das Nestmaterial beobachtet werden. Die Tiere zeigen eine ausgeprägte Nesthygiene. So werden Nestabfälle und auch Darminhalt von *M. arachnoides* über den Blattrand entsorgt nie konnte beobachtet werden, dass die Ameisen in das Baumaterial koteten (**Abbildung 36 c.**, S. 110). Das von den Ameisen aufgenommene angefärbte Honigwasser (Rot und Grün) war im Sozialmagen der Tiere wegen der Durchsichtigkeit der dorsalen Gastersegmente gut sichtbar. Tatsächlich tauchten kleine Farbpunkte (Durchmesser  $\leq 0,5$  mm) unregelmäßig in frisch verbautem Material auf, verschwanden aber im weiteren Verlauf der Bautätigkeit (2–5 Std.) wieder. Eine Bedeutung für den Zusammenhalt des Materials oder mögliche klebende Eigenschaften hatten diese geringen Mengen sicherlich nicht. Wie bereits oben ausgeführt, haften Flüssigkeitstropfen leicht auf der gesamten Körperoberfläche der Arbeiterinnen. Die im Material nachgewiesenen Reste von Honigwasser blieben mit großer Wahrscheinlichkeit während der Futteraufnahme an den Körperhaaren hängen und gelangten auf diese Weise in das Nestmaterial; sie wurden im weiteren Verlauf der Bautätigkeit mit dem eingetragenen Wasser wieder ausgespült. Dafür spricht auch, dass der Nachweis auf Glucose mit Dextrostix in frisch verbautem Material negativ verlief ( $n = 10$ ).

Aus den in **Tabelle 19** aufgeführten Daten des Klebetests (vgl. **Methodenkapitel 2.2.4.1**, S. 16) mit frisch verbautem Nestmaterial von *M. arachnoides* ist zu entnehmen, dass keine signifikanten Unterschiede zwischen der Flüssigkeit aus dem Lignin-freien Nestmaterial und der Kontrollflüssigkeit auftraten.

Um die wasserabweisenden Eigenschaften von Naturnestmaterial sowie Nestmaterial, welches aus Lignin-freiem Zellstoff (Labornest) entstanden war, zu prüfen, wurde mit einer Pipette jeweils ein gleich großer Wassertropfen auf das Material gegeben und die Zeit gestoppt, die der Tropfen benötigte, um in das Material einzudringen ( $n = 10$ ). Als Kontrolle diente ein Blatt Lignin-freien Zellstoffs. Bei dieser Kontrolle zerliefen die Tropfen sofort und waren nach drei Sekunden völlig eingesogen. Bei dem Labornest blieben die Tropfen eine Weile an der Oberfläche, nach ca. 30 Sek. ( $s = 9,23$ ) war etwa die Hälfte der Flüssigkeit einzelner Tropfen aufgesogen. Ein dicker Flüssigkeitsfilm blieb jedoch innerhalb der nächsten fünf Minuten liegen und verschwand erst nach zehn Minuten. Der Tropfen auf dem

natürlichen Nest zerlief im Mittel dagegen erst nach 72 Sek. ( $s = 10,73$ ); nach 21 Min. ( $s = 4,45$ ) war das Wasser dann eingesogen.

Die einzelnen Entwicklungs- und Bauphasen sowie die unterschiedlichen Verhaltensweisen der Arbeiterinnen, die die Nestform und die Materialeigenschaften der Nester von *M. arachnoides* beeinflussen, sind in **Abbildung 41** (S. 117) zusammenfassend dargestellt.

**Tabelle 19:** Klebetest mit Nestmaterial von *Myrmicaria arachnoides* (vergl. **Methodenkapitel 2.2.4.1**).

\* Bereits beim Anhängen des 2-g-Gewichts löste sich das Papierquadrat von dem Objektträger.

| Test Nr. | Flüssigkeit aus Nestmaterial |                          |                         | Regenwasser              |                          |                         |
|----------|------------------------------|--------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|-------------------------|
|          | Zeit ohne Gewicht (Min.)     | angehängtes Gewicht (g.) | Zeit mit Gewicht (Min.) | Zeit ohne Gewicht (Min.) | angehängtes Gewicht (g.) | Zeit mit Gewicht (Min.) |
| 1        | 20                           | –                        | –                       | 40                       | –                        | –                       |
| 2        | 80                           | –                        | –                       | 60                       | –                        | –                       |
| 3        | 50                           | –                        | –                       | 10                       | –                        | –                       |
| 4        | 120                          | *                        | –                       | 80                       | –                        | –                       |
| 5        | 120                          | *                        | –                       | 20                       | –                        | –                       |
| 6        | 50                           | –                        | –                       | 100                      | –                        | –                       |
| 7        | 60                           | –                        | –                       | 10                       | –                        | –                       |
| 8        | 40                           | –                        | –                       | 120                      | *                        | –                       |
| 9        | 50                           | –                        | –                       | 70                       | –                        | –                       |
| 10       | 70                           | –                        | –                       | 70                       | –                        | –                       |

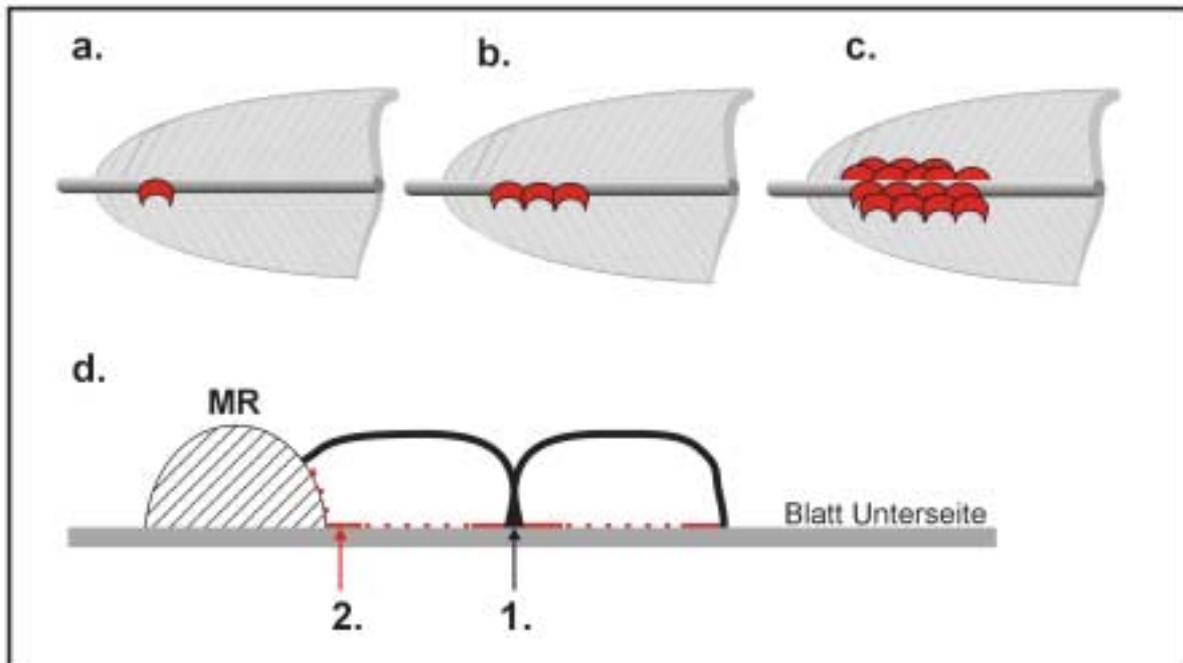
### 3.3.6.3 Koloniegründung

Eine koloniegründende Königin von *M. arachnoides* konnte nur ein einziges Mal gefunden werden (**Tabelle 17**, S. 102). Das Tier war zum Zeitpunkt der Entdeckung kurz vor Einbruch der Dämmerung damit beschäftigt, einen 0,5 cm hohen halbrunden Wall auf der Oberseite eines Blattes zu konstruieren. Bei den dabei benutzten Materialien handelte es sich um Pflanzenreste und wenige feuchte Moosteilchen. Leider wurde die Königin zusammen mit der noch nicht fertiggestellten ersten Nestkammer am folgenden Tag durch einsetzenden Regen vom Nestblatt gespült, so dass der weitere Ausbau des Nestes nicht mehr beobachtet werden konnte. Die Ähnlichkeiten zwischen der Konstruktion der ersten Kammer bei dieser Nestgründung und der anfänglichen Ausbildung neuer Nester von älteren Kolonien lässt jedoch eine identische weitere Nestentwicklung erwarten.

### 3.3.6.4 Entwicklung unterschiedlicher Nesttypen

Ein Nest des länglichen Typs legten die Tiere im Experiment unter einem Bananenblatt an. Die anfängliche Sequenz der Nestentwicklung ist in **Abbildung 38 a.–c.** (S. 114) schematisch dargestellt. Bei Pflanzen mit ausgeprägten Blattadern, wie z. B. *Musa* sp., wurden die herbeigeschafften Baumaterialien gleich zu Anfang seitlich der MR angebracht. Die nachfolgenden Kammern orientierten sich ebenfalls an der erhabenen MR. Für jede halbrunde Nestkammer wurden separate Ansatzstellen auf der Blattoberfläche konstruiert. Auf diese Weise sind die Übergangsbereiche nebeneinander liegender Kammern von doppelt verstärkten säulenförmigen Ansatzstellen geprägt (Stärke: 2–4 mm, **Abbildung 37 c.**, S. 111). Von diesen Stellen ausgehend, überdeckte in fertigen Nestern ( $n = 245$ ) eine dünne Kartonschicht ( $\leq 0,5$  mm), die sich selbst im trockenen Zustand nur schwer ablösen ließ, unregelmäßig die Blattoberfläche (**Abbildung 38 d.**, S. 114).

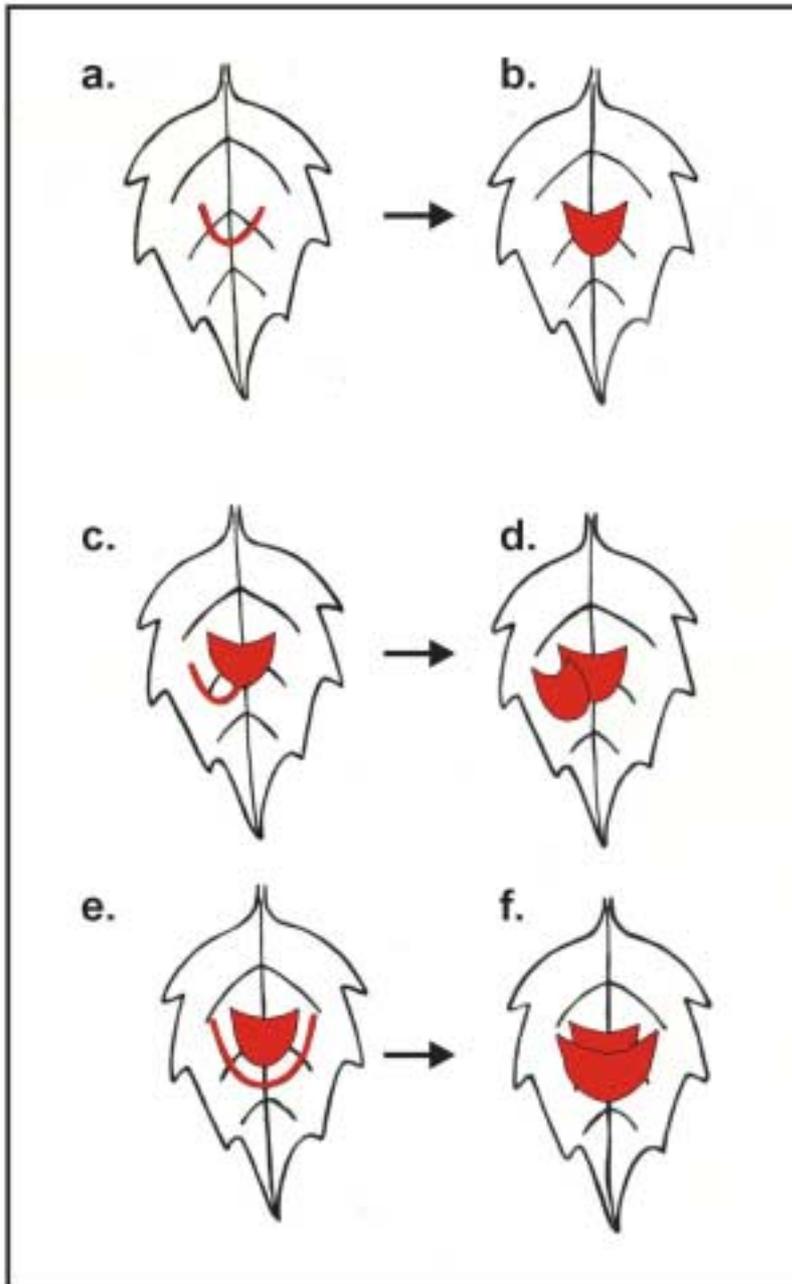
Diese auffälligen Verlängerungen der Ansatzstellen bewirken eine großflächige Auflage des intensiv bearbeiteten Kartonmaterials auf dem Substrat.



**Abbildung 38:** Schematische Darstellung der Nestentwicklung bei *Myrmicaria arachnoides* unter einem länglichen Blatt von *Musa* sp. a.) Zuerst konstruierten die Tiere einen halbrunden Wall (1 cm x 1 cm x 1 cm) an der Mittelrippe. b.) Entlang der MR wurden weitere halbrunde Kammern angebaut. c.) Es folgte eine zusätzliche Reihe etwa gleich großer halbrunder Kammern auf der gleichen Blatthälfte. Gleichzeitig wurden auf der gegenüberliegenden Seite der MR weitere Nestkammern gebaut. Auf diese Kammern wurde später eine zweite Lage meist größerer Nestkammern aufgesetzt. Dadurch wird die MR des Blattes überbaut und in das Nest integriert. d.) Querschnitt durch zwei Nestkammern von *M. arachnoides* auf *Musa* sp.. Ausgehend von den Ansatzstellen (1.) wurde die innere Blattfläche mit einer dünnen Kartonschicht (2.) überzogen. Diese überdeckte seitlich der Ansatzstellen die Oberfläche vollständig. Zur Kammermitte hin und auf der Mittelrippe war die Kartonschicht unregelmäßig unterbrochen.

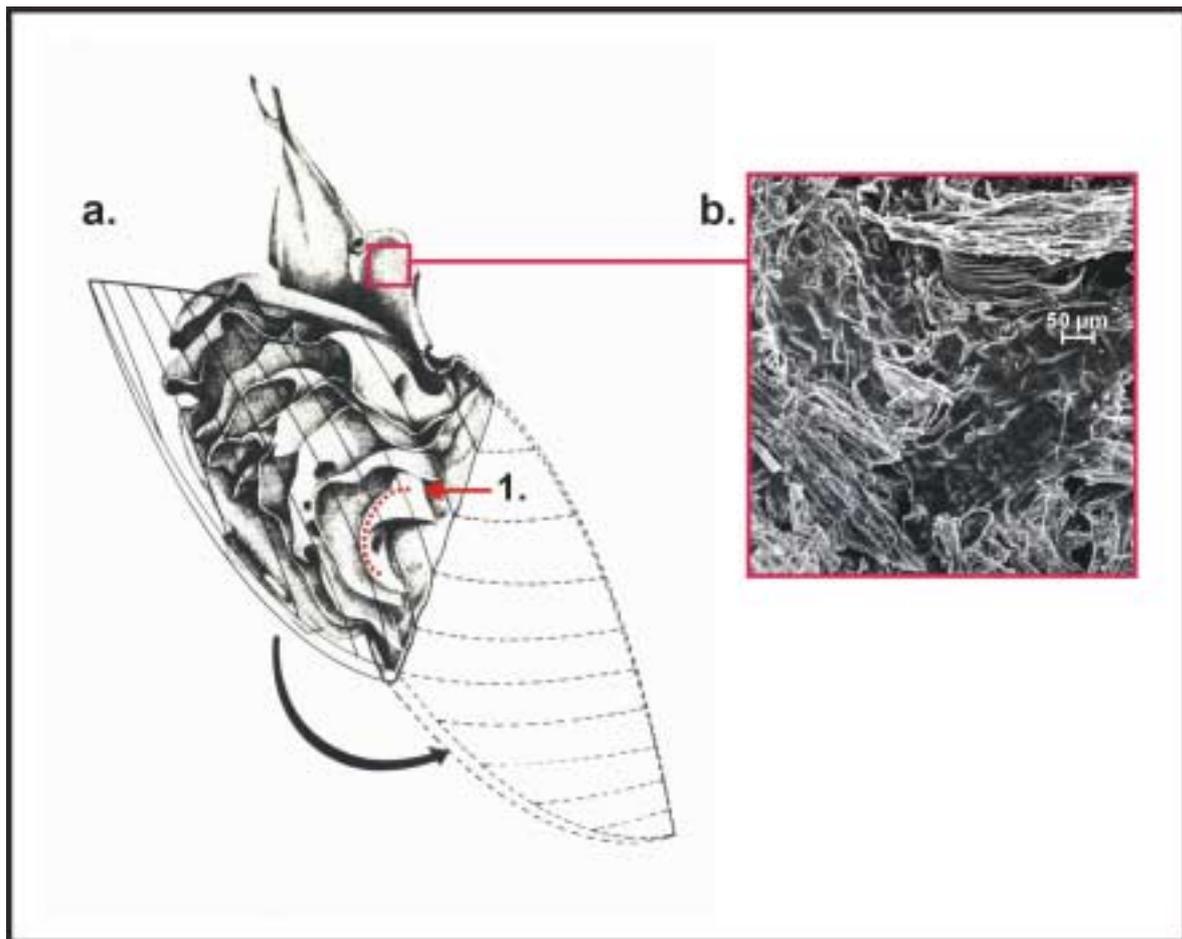
Dabei konnten die Längen der einzelnen Kammern durchaus variieren (1–3,5 cm), während die Breiten- sowie die Tiefenmaße mit ca. 1 cm relativ konstant blieben. Die Vergrößerung eines Nestes des länglichen Typs erfolgte zunächst durch die Konstruktion einer weiteren Reihe von Kammern in Richtung Blattrand. Danach kam es zu einer ähnlichen Anordnung mehrerer Kammern auf der gegenüberliegenden Seite der MR (**Abbildung 38 c.**, S. 114). Nachdem die Gestaltung der ersten Ebene beendet war, wurde auf diese eine weitere Lage von Nestkammern aufgesetzt. Die Höhe dieser Lage war ähnlich der ersten (= 10 mm), die Länge der Kammern war jedoch größer und variierte zwischen 2–4,5 cm.

Auf Blättern von *Hibiscus* sp. als Substrat konnte die Entwicklung des rundlichen Nesttyps beobachtet werden (**Abbildung 39**, S. 115). Bei der Anordnung der Kammern gab es zwei Möglichkeiten. Entweder entsprach die Höhe der folgenden Kammer etwa der der vorigen, so dass ein Teil der Kammer auf dieser auflag (**Abbildung 39 c. & d.**), oder die folgende Kammer war höher und größer als die erste und überdeckte diese damit vollständig (**Abbildung 39 e. & f.**). Im Experiment wurden die Nestmauern zunächst nicht an den Blattadern ausgerichtet, wogegen in fertigen Nestern dieses Typs sich 80 % der Ansatzstellen an den SR orientierten (n = 34).

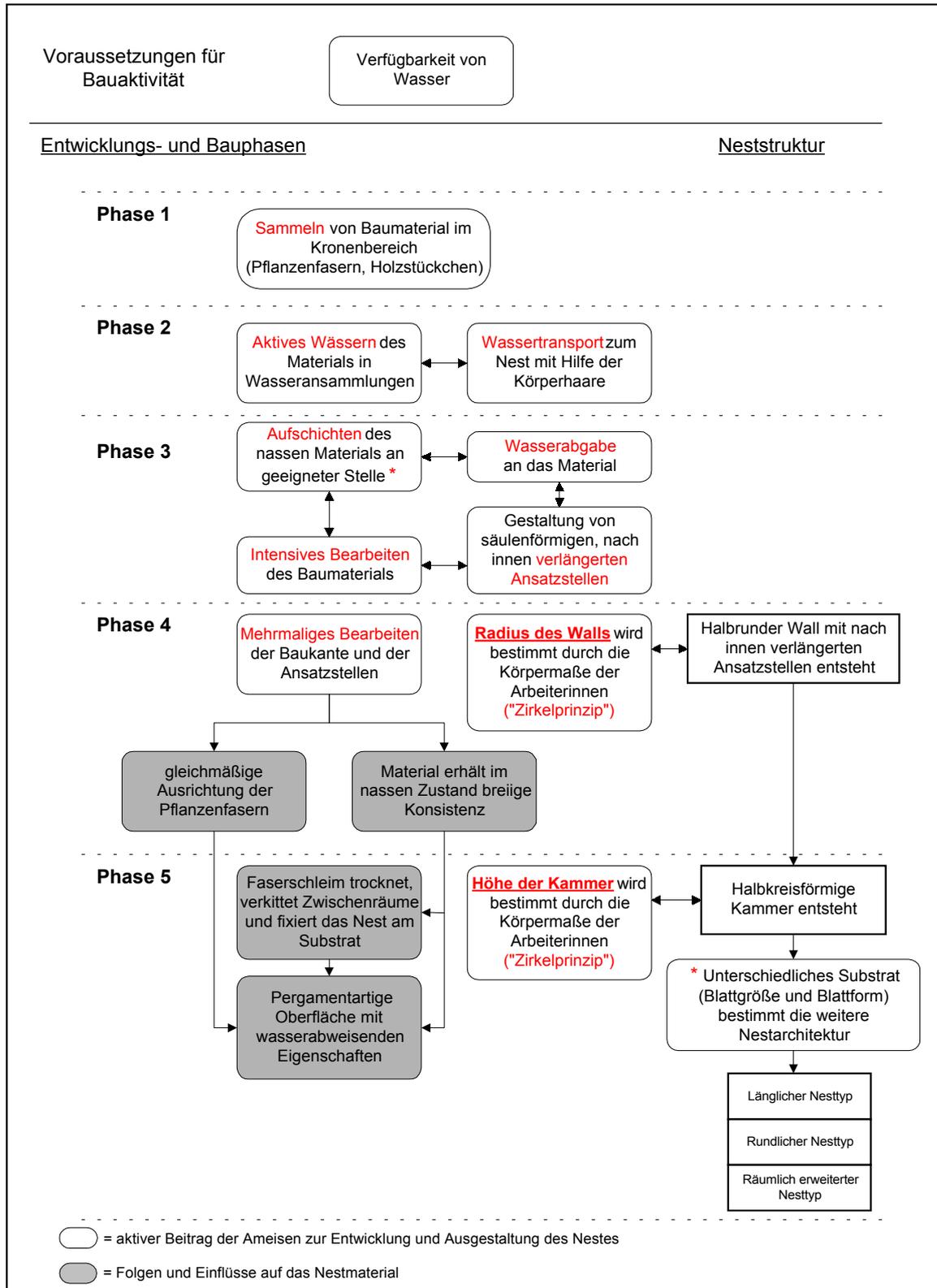


**Abbildung 39:** Unterschiedliche Entwicklung des rundlichen Nesttyps von *M. arachnoides*. **a.)** Ein schmaler halbrunder Wall (Höhe: 1 cm) wurde über die MR konstruiert. **b.)** Weitere Materialien wurden aufgeschichtet, die erste Kammer entstand (Dauer 1–2 Tage). Die nächste halbrunde Kammer wurde anschließend entweder, wie unter **c. & d.)** dargestellt, seitlich der ersten konstruiert, wobei die zweite Kammer teilweise auf der ersten auflag. Die zweite beobachtete Möglichkeit ist unter **e. & f.** skizziert: Dabei wurde die nachfolgende Kammer über die erste gebaut und überdeckte diese vollständig. Die Abstände der Kammern übereinander waren bei dieser Variante nie größer als die Länge einer Arbeiterin.

Aus der **Abbildung 37** (S. 111) geht hervor, dass bei Nestern des räumlich ausgeweiteten Typs an die zuerst gestaltete Kammer seitlich begrenzende Mauern angelegt werden. Dadurch wurden bereits die endgültigen Abmessungen der Nestbreite bestimmt. Der verbleibende Innenraum wurde später in der oben beschriebenen Weise zunächst in der Blattebene in mehrere Kammern unterteilt. Danach wuchs das Nest in der Höhe, indem auf die erste Kammerschicht weitere aufgesetzt wurden. Wie der Schnitt durch ein fertiges Nest des räumlich ausgeweiteten Typs zeigt (**Abbildung 40 a.**, S. 116), waren die Kammern durch je ein bis vier rundliche Durchgänge miteinander verbunden. Eine Ausrichtung der Nestmauern an den Blattadern war bei diesem Typ nicht zu erkennen.



**Abbildung 40:** Schnitt durch ein Nest von *Myrmicaria arachnoides*. a.) Das Nest vom räumlich ausgeweiteten Typ (vgl. **Abbildung 33 c.**, S. 104) war in einem vertrockneten Bananenblatt angelegt. 1.) Die halbrunde Kammer am unteren Rand war Ausgangspunkt beim Bau des Nestes. Von dort aus wurden von den Tieren 12 weitere Kammern schichtweise angebaut, die wegen der Bearbeitung durch mehrere Arbeiterinnen eine leicht wellige Form bekamen. Die Kammern reichten über die gesamte Nesttiefe von 6,3 cm, waren jedoch unterschiedlich breit (1–7 cm) und unregelmäßig hoch (0,2–1,2 cm). b.) REM-Aufnahme des Nestmaterials. Die Nestwände waren aus verrotteten Pflanzenfasern aufgebaut, die die Arbeiterinnen am Stamm der Bananestaude gesammelt hatten. Die einzelnen Fasern waren nach der Bearbeitung mit den Mandibeln stark gequetscht, was eine vergrößerte Oberfläche zur Folge hatte. Durch eine weitgehend parallele Anordnung der Faserstoffe kam es zu einer Überlagerung von Einzelfasern, die in ihrer Gesamtheit eine durchgehend geschlossene Oberfläche bildeten.



**Abbildung 41:** Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungs- und Bauphasen beim Nestbau von *Myrmicaria arachnoides*. Die Voraussetzung für den Baubeginn eines neuen Nestes ist gegeben, wenn genügend Wasser zum Benetzen des Nestmaterials vorhanden ist. Die ungewöhnliche Wassersammeltechnik und das mehrmalige intensive Quetschen bereits eingearbeiteten Baumaterials führt dazu, dass die aufgebrauchte Masse eine schleimig breiige Konsistenz bekommt. Dieses Material wird dann zu einem dünnen Karton modelliert. (Phase 1–4). Durch die vom jeweiligen Substrat vorgegebene Anordnung und Ausrichtung mehrerer halbkreisförmiger Kammern und den anschließenden Trocknungsprozess entsteht ein Vielkammernest unter Blättern mit einer pergamentartigen wasserabweisenden Oberfläche (Phase 5).

### 3.3.7 *Monomorium*

Die Arten der Gattung *Monomorium* sind in der Regel Nistplatzgeneralisten (HÖLLDOBLER & WILSON 1990), die jeden Typ von Höhlung als Nest nutzen können. Das bekannteste Beispiel dafür liefert die ursprünglich aus Asien stammende, erdnistende *M. pharaonis* (Pharao-Ameise), die durch den Menschen weltweit verbreitet wurde und als Schädling in Krankenhäusern und anderen Großbetrieben gilt. Die Nester dieser Art sind immer in engen Ritzen oder Hohlräumen, entweder dicht unter der Oberfläche oder auch tief im Gemäuer, angelegt. Die Zugänge sind oft nur nadelfeine Öffnungen. Eine Reihe von *Monomorium*-Arten leben arboreal; dabei nutzen sie vielfältige natürliche Hohlräume als Nistort. So fand man Nester von *M. oscaris* in arborealen Termitenbauten in Afrika, aber auch in Erdhöhlungen (BOLTON 1987). Verschiedene *Monomorium*-Arten wurden in den Domatien von *Myrmeconuclea strigosa* (Rubiaceae) gefunden (J. MOOG, pers. Mitt.). ROELAND (1986) entdeckte *M. floricola* in den Bulben von *Epidendrum imatophyllum*, einer in neotropischen Ameisengärten wachsenden Orchidee. Die Arten *M. minutum* und *M. destructor* wurden von JOLIVET (1973) in *Hydnophytum* sp. (Rubiaceae) in Thailand gefunden, und schließlich berichtet ESCHERICH (1911), dass *Monomorium* sp. die Ameisenpflanze *Humboldtia laurifolia* (Caesalpiniaceae) bewohnt. ROSCISZEWSKI (1995) listet eine einzige *Monomorium*-Art auf, die in Pasoh (West-Malaysia) Freinester auf der Unterseite von Blättern anlegte (*Monomorium* sp. 1 (**Tabelle 20**, S. 118, siehe auch WEISSFLOG 1991). Darüber hinaus fand er lediglich eine weitere arboreale Art dieser Gattung, die opportunistisch in einem abgestorbenen Ast nistete. Bei meinen Untersuchungen in Pasoh konnte ich eine zweite freinestbauende Art finden (*M.* sp. 2, **Tabelle 20**). Insgesamt waren in allen Untersuchungsgebieten fünf *Monomorium*-Arten mit aktivem Freinestbau unterscheidbar (**Tabelle 20**). Die Art *Monomorium* sp. 1 wurde dabei mit Abstand am häufigsten gefunden, während von den restlichen vier Arten nur Einzelfunde vorliegen.

**Tabelle 20:** Arten der Gattung *Monomorium* in Südostasien mit arborealen Nestanlagen. Nach Auswertung von 35 entdeckten Kolonien konnten fünf Arten identifiziert werden.

| Unterfamilie:<br>Myrmicinae           | Fundorte      |        |         | Substrat         | Koloniegröße & Trophobionten |   | Funktion  | Material |       |
|---------------------------------------|---------------|--------|---------|------------------|------------------------------|---|-----------|----------|-------|
|                                       | West-Malaysia | Borneo | Sumatra |                  | Anzahl Pavillons (max.)      | Trophobionten Familie, (Gattung, Art)   |           | Trichome | Pilze |
| <b>Gattung:<br/><i>Monomorium</i></b> |               |        |         | Blatt-Unterseite |                              |   | Stallnest |          |       |
| <b>Art (Anzahl Funde)</b>             |               |        |         |                  |                              |   |           |          |       |
| <i>M.</i> sp. 1 (29)                  | ●             | ●      | ●       | ●                | >50                          | <u>Coccidae</u> , <i>Coccus capparidis</i> ,<br><i>Coccus hesperidum</i> ,<br><i>Drepanococcus chiton</i> | ●         | ●        | ●     |
| <i>M.</i> sp. 2 (3)                   |               | ●      | ●       | ●                | 15                           | <u>Coccidae</u> , <i>Coccus hesperidum</i>  | ●         | ●        | ●     |
| <i>M.</i> sp. 3 (1)                   |               |        | ●       | ●                | 10                           | <u>Coccidae</u>   | ●         | ●        | ●     |
| <i>M.</i> sp. 4 (1)                   | ●             |        |         | ●                | 5                            | <u>Coccidae</u>   | ●         | ●        | ●     |
| <i>M.</i> sp. 5 (1)                   | ●             |        |         | ●                | 7                            | <u>Coccidae</u>   | ●         | ●        | ●     |

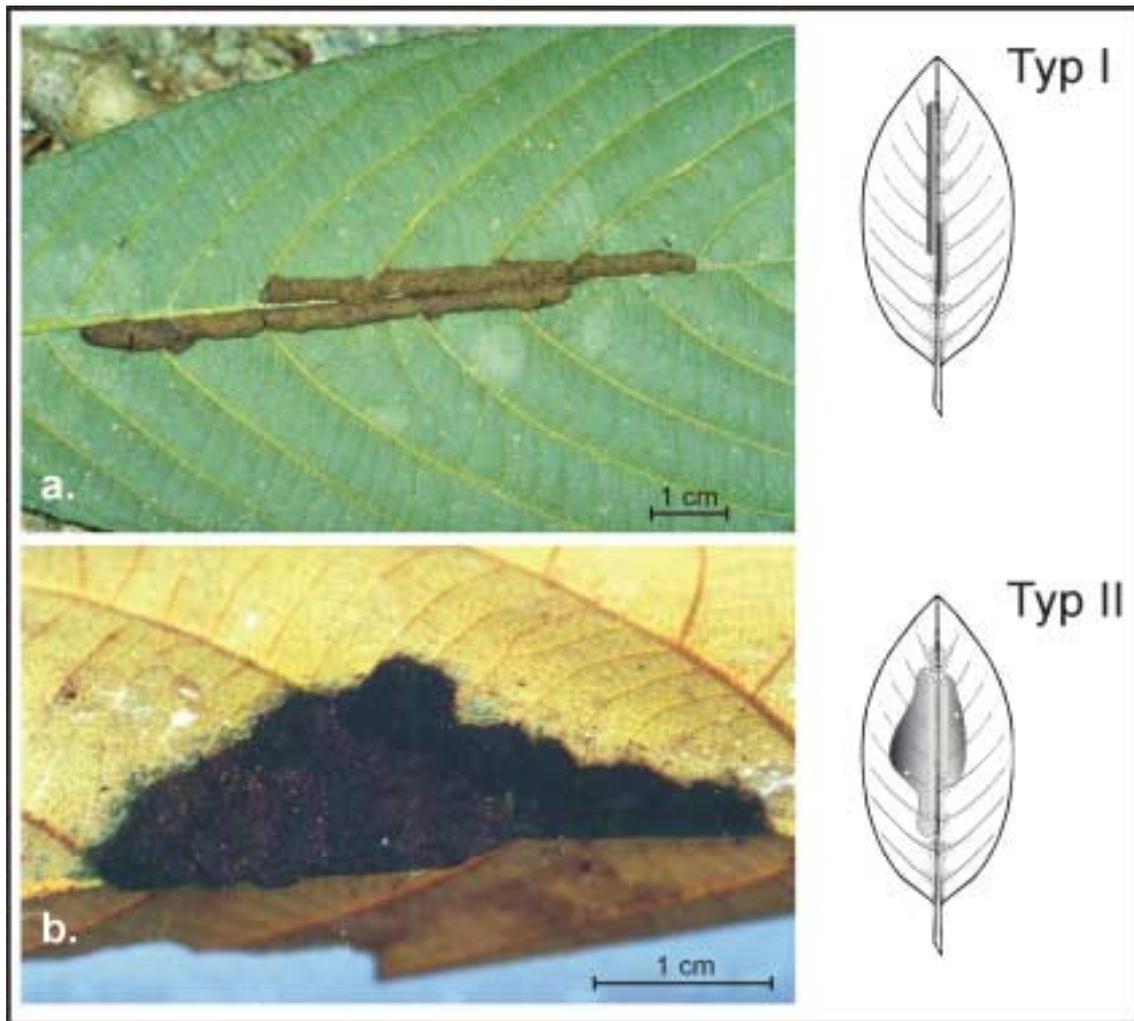
Alle entdeckten Nestbauten dieser Gattung beherbergten im Inneren Cocciden, die seitlich entlang der MR angesetzt waren. Ein auffälliges Charakteristikum der Freinestbauten in der Gattung *Monomorium* ist die ausnahmslose Wahl von Blattunterseiten als Nestsubstrat, die von borstigen Trichomen (Anhangsgebilde der Epidermis) bewachsen waren (z. B. sehr häufig *Aporosa* sp., Euphorbiaceae, *Phyllagathis* sp., Melastomataceae, *Dipterocarpus* sp., Dipterocarpaceae, oder *Rinorea* sp. Violaceae, u. a.). Die Länge der Blatthaare variierte im Bereich 0,3–2,3 mm (n = 180). Bevorzugt wurden Blätter mit schlauchförmigen Blatthaaren (n = 167) genutzt, gelegentlich nistete *Monomorium* sp. 1 auch unter Blättern mit verzweigten, sternförmigen Trichomen (n = 13). Im Innenraum des Nestes waren die Trichome von den Ameisen vollständig entfernt worden, während sie außerhalb weitgehend erhalten blieben.

Die stets monogynen Kolonien der verschiedenen entdeckten *Monomorium*-Arten verteilten sich immer auf mehrere Filialnester, meist auf der gleichen Nestpflanze. Gelegentlich konnten auf den besiedelten Nestbäumen auch andere freinestbauende Ameisen entdeckt werden (z. B. *Dolichoderus* sp. 1, *Camponotus* (*K.*) *micragyne* und eine Koloniegründung von *Technomyrmex* sp. 3).

Die Nester der Gattung *Monomorium* waren in der Regel von röhrenförmiger Gestalt (**Abbildung 42, Typ I**, S. 120, siehe auch **Abbildung 7 c.**, S. 45) ohne bzw. mit wenigen unterteilenden Querwänden und seitlich der MR (n = 264) oder von SR (n = 36) angelegt. Die Nestlänge war sehr variabel ( $\bar{x}$  = 12,3 cm, min. = 2,3 cm, max. = 22 cm, n = 300); sie wurde bestimmt durch die Größe des jeweiligen Nestblattes sowie durch Alter und Individuenzahl der Kolonien. Die Breite einzelner Röhren des **Nesttyps I** betrug 0,5–1,1 cm (n = 300) bei einer recht einheitlichen Nesthöhe von 0,2–0,3 cm (n = 300). Die wenigen Öffnungen (1–3) fanden sich meist an den Endpunkten der Röhren. Oft wurden beide Seiten der MR als Ansatzflächen für die Nestkonstruktion genutzt, so dass zunächst zwei unabhängige Nestbauten beiderseits der trennenden MR entstanden (**Abbildung 43 a.**, S. 121). Im fortgeschrittenen Stadium dienten die Seitenwände der zuerst angelegten Röhre als Ansatzstellen für das zweite röhrenförmige Gebilde (**Abbildung 43 b.**, S. 121). Auf diese Weise wurde die MR in das Nestinnere integriert. Spezielle Öffnungen, welche die beiden Nesträume miteinander verbanden, wurden von den Ameisen nicht angelegt. Die fertigen Nester bestanden aus einer äußeren, hellbraunen Schicht von Blatthaaren, die von der jeweiligen Nestpflanze stammten. Sie waren innen mit einem dünnen schwarzen Pilzmyzel überzogen, das sich aus vielfach verzweigten und septierten Hyphen zusammensetzte<sup>10</sup>. Die Nester des **Typs I** bestanden immer aus nur einer einzigen Ebene. Dieser Nesttyp repräsentierte den bei weitem am häufigsten angetroffenen Baustil. Die Nester der Arten *Monomorium* sp. 1, *M.* sp. 2, *M.* sp. 3 und *M.* sp. 4 (siehe **Tabelle 20**, S. 118) waren nach diesem Prinzip gestaltet.

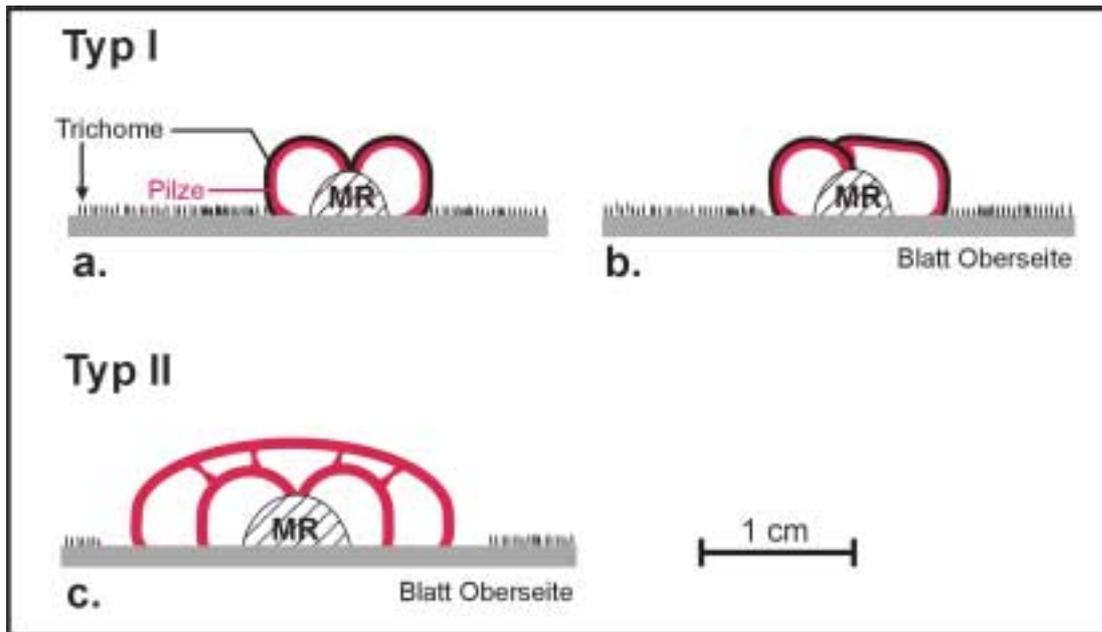
Davon abweichend konnte bei dem einzigen Fund von *Monomorium* sp. 5 ein zweiter Nesttyp entdeckt werden (**Abbildung 42, Typ II**, S. 120). Nester dieses Typs waren breiter und ausladender seitlich der MR (n = 5) oder über die MR (n = 2) gebaut.

<sup>10</sup> Die Pilze gehören zur Klasse der Ascomyceten (Schlauchpilze). Wie bereits unter **Fußnote 7** (S. 41) dargestellt, war bislang keine Artbestimmung möglich. Es kann daher zum jetzigen Zeitpunkt keine Aussage zur Spezifität der Pilze gemacht werden.



**Abbildung 42:** Verschiedene Nesttypen in der Gattung *Monomorium* in der Aufsicht **a.) Typ-I-Nester** waren als röhrenförmige Gebilde seitlich der MR angelegt. Wie aus der Abbildung hervorgeht, wurden diese Röhrennester beiderseits der MR konstruiert. Im fortgeschrittenen Stadium des Nestbaus wurde die MR in den Nestbau integriert. Gelegentlich dienten auch die Seitenrippen als Ansatzstellen für diese Nestbauten. **b.)** Nester des **Typs II** waren dagegen ausladender seitlich der MR angelegt. Auch bei diesem Nesttyp kam es vor, dass der Bau über die MR hinweg ausgedehnt wurde. Die im Inneren zuerst konstruierten Röhren wurden in der Zeichnung schematisch dargestellt.

Im letzteren Fall bestand der innere Aufbau aus zwei nebeneinander liegenden Röhren und glich damit dem **Nesttyp I**. Wie in **Abbildung 43 c.** (S. 120) dargestellt, vergrößerte eine nachträglich gestaltete, alles überspannende Hülle diese Nester sowohl in der Breite (max. 3,4 cm, n = 7) als auch in der Höhe (max. 1,5 cm). Die dadurch entstandene zweite Ebene wurde durch Säulen (Durchmesser: 0,2 mm) unterteilt, die die innere Konstruktion mit der äußeren Hülle verbanden und letztere stützten. Eingangslöcher fanden sich sowohl an den Stirnseiten der inneren Röhrenbauten als auch vereinzelt auf der äußeren Nestoberfläche. Die Nestwände der **Typ-II-Nester** waren vollständig von schwarzem Pilzmyzel durchwachsen; es konnten nur noch vereinzelt die im Nestinneren entfernten Trichome nachgewiesen werden. Darüber hinaus war auch die Blattfläche im Inneren, bis auf den unmittelbaren Bereich seitlich der MR, von einem dunklen Myzel überzogen.



**Abbildung 43:** Verschiedene Nesttypen in der Gattung *Monomorium* im Querschnitt. a.) Die Nester des **Typs I** bestanden aus zwei seitlich der MR angelegten Röhren. Die MR diente dabei als Ansatzstelle für die Nestmauern. Bis an den Rand der Seitenwände blieben die Trichome auf der Blattunterseite erhalten, während sie im Nestinneren von den Ameisen vollständig entfernt und in die Nestkonstruktion eingearbeitet wurden. b.) Indem die zweite Röhrenkonstruktion nicht auf der MR, sondern an der Seitenwand der ersten ansetzte, wurde die MR an einigen Stellen der **Typ-I-Nester** in das Nestinnere integriert. c.) Der Innenraum von **Typ-II-Nestern** war ähnlich dem Nesttyp I aus zwei seitlich der MR gelegenen Röhrenkonstruktionen gestaltet. Darüber bauten die Arbeiterinnen von *Monomorium* sp. 5 eine überspannende Hülle, die über kleine Säulen aus Pilzmyzel mit der Innenkonstruktion verbunden war. Dadurch vergrößerte sich das Nest in der Breite und in der Höhe. Im Gegensatz zu den **Typ-I-Nestern** waren auch außerhalb des Nestes die Blatthaare teilweise entfernt und in die Nestwände eingearbeitet worden. Im Endstadium bestanden die Nestwände zum Großteil aus Pilzmyzel.

### 3.3.7.1 Experimente zum Bauverhalten

*Monomorium* sp. 1 war die am häufigsten entdeckte freinestbauende Art der Gattung *Monomorium*. Die Tiere bauten Nester des **Typs I** unterschiedlichster Größe (Länge max.= 28 cm). Die Kolonien verteilten sich auf bis zu 150 Filialnester. Ein ausgewähltes Teilnest (Länge: 8 cm, Breite: 0,8 cm) einer solch großen Kolonie enthielt neben der einzigen Königin 250 Arbeiterinnen, ca. 150 Larven und Puppen sowie 50 Alate. Neben besiedelten Nestern fanden sich bei einigen Kolonien dieser Art auch immer wieder 1–20 Nester, die in Teilen abgebaut und nicht mehr bewohnt waren und auch keine Trophobionten mehr beherbergten. Die winzigen monomorphen Arbeiterinnen (Länge: 1,6 mm, n = 25) hielten sich meist im Nestinneren auf, wo sie sich von den Ausscheidungen der entlang der MR sitzenden Cocciden ernährten. Im Experiment wurde beobachtet, dass die Tiere auch Pflanzensäfte von verletzten Blättern tranken. Vereinzelt wurden Arbeiterinnen beobachtet, die Brut von Nest zu Nest transportierten und dabei Wege von mehreren Metern im Geäst zurücklegten. Die jeweiligen Nestpflanzen verließen die *Monomorium*-Arbeiterinnen jedoch nie. Das Nestbauverhalten von *Monomorium* sp. 1 wurden im Detail untersucht.

#### 3.3.7.1.1 Spezielle Methoden

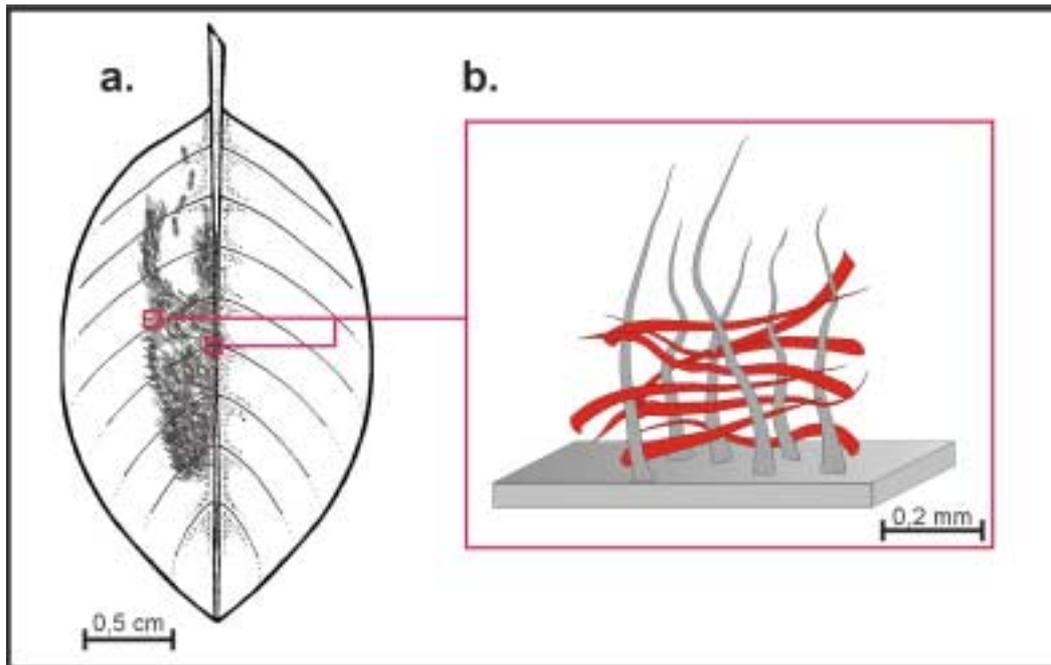
Die Versuche zum Bauverhalten von *Monomorium* sp. 1 wurden mit acht verschiedenen Kolonien aus dem Gebiet der Genting Highlands (West-Malaysia), aus Belum (West-Malaysia) und aus Poring (Sabah) durchgeführt. Dazu wurden komplette Kolonien (500–1000 Arbeiterinnen, die Königin und verschiedene Brutstadien) zunächst ohne altes Nestmaterial und Trophobionten gesammelt und umgesetzt (siehe **Kapitel 2.3**, S. 18). Fünf Versuchskolonien wurden auf Pflanzen mit stark behaarten Blättern (*Phyllagathis* sp., Melastomataceae, *Dipterocarpus* sp., Dipterocarpaceae, *Aporosa* sp., Euphorbiaceae und *Rinorea* sp., Violaceae) transferiert. Drei Kolonien wurden dagegen auf haarlose *Ficus* sp. (Moraceae) und *Achasma* sp. (Zingiberaceae) versetzt. Die Ameisen wurden während der Versuchsphase mit rotgefärbter Honiglösung und Wasser gefüttert. Später standen den Versuchskolonien zusätzlich Cocciden zur Verfügung, die von anderen *Monomorium*-Kolonien stammten. Das Beobachten des Nestbauverhaltens war wegen der Kleinheit der *Monomorium*-Arbeiterinnen nur mit der Videokamera möglich.

#### 3.3.7.1.2 Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität

Die vorhergehende Analyse der Nestbauten der arborealen *Monomorium*-Arten hatte bereits gezeigt, dass die Freinester zu Anfang ausschließlich aus Blatthaaren konstruiert wurden. Das Vorhandensein dieses Nestmaterials erwies sich auch als der primäre Auslöser für Nestbauverhalten. Die fünf auf Pflanzen mit Trichomen angesetzten Versuchskolonien (alle ohne Trophobionten) fingen innerhalb von 48 Std. mit dem Bau eines neuen Nestes an. Dagegen zeigten die Arbeiterinnen der auf *Ficus* sp. und *Achasma* sp. angesiedelten Kolonien zwar bei Tag und Nacht eine rege Laufaktivität auf den Blättern und den Zweigen, mit der Konstruktion neuer Nester begannen sie jedoch mangels Baumaterial nicht. Auch alternativ angebotene Materialien, wie z. B. feuchter Zellstoff, Sägemehl und Erde konnten keine Bautätigkeit auslösen. Nachdem frisch gepflückte Blätter von *Phyllagathis* sp. an den Zweigen der *Ficus*-Pflanzen befestigt wurden, begannen die Arbeiterinnen von zwei Kolonien innerhalb von 24 Std. diese Blätter zu belaufen und Blatthaare entlang der MR abzubeißen. Die Haare wurden danach auf der MR der angebotenen Blätter aufgeschichtet. Zum Bau eines Nestes auf den Blättern der „trichomfreien“ Pflanzen kam es nicht.

#### 3.3.7.1.3 Die Konstruktion eines neuen Nestes

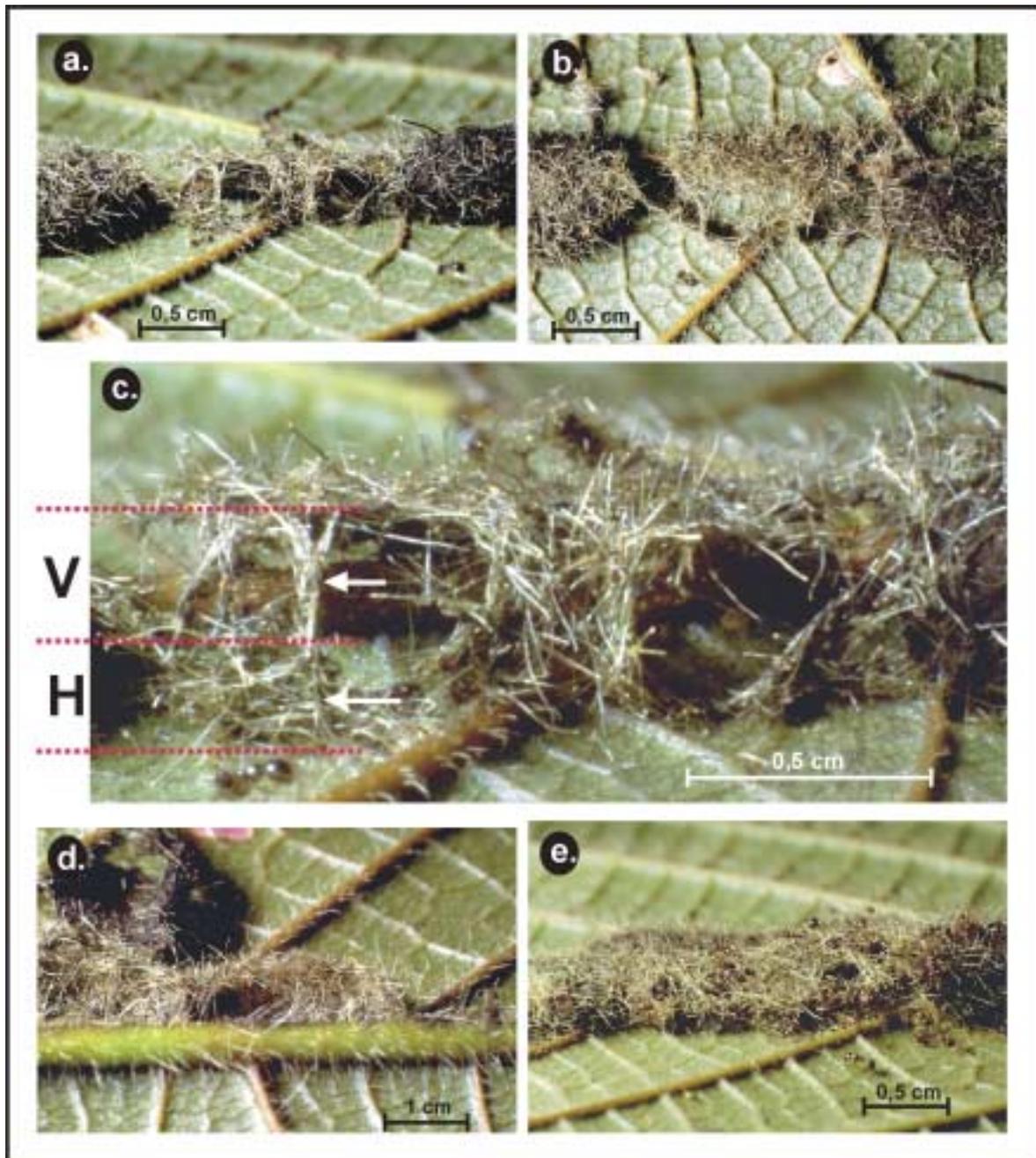
Nach der Bereitstellung von Baumaterial begannen die Tiere innerhalb von 48 Std. die Blatthaare seitlich der MR und auf der anschließenden Blattfläche mit den Mandibeln abzutrennen. Später wurden in dem von Haaren bereinigten Bereichen die Cocciden angesiedelt. Interessanterweise ließen die Ameisen die Blatthaare auf dem Scheitelpunkt der MR jedoch stehen.



**Abbildung 44:** Vernetzung von Blatthaaren in Nestern von *Monomorium* sp. 1. a.) Die Ameisen konstruierten röhrenförmige Nestbauten seitlich der MR ausschließlich aus Blatthaaren, die vom jeweiligen Nestblatt stammten (Blattgröße nicht maßstabsgerecht). b.) Entlang der MR und auf der Blattfläche verbleibende Blatthaare dienten als Verankerung für das gesammelte Baumaterial. Es entstand ein stabiles Trichomgeflecht aus bis zu 150 Einzelhaaren auf einer Strecke von 5 mm (bei einer Mauerhöhe von 2 mm), das fest mit der Blattfläche verbunden war.

Von den Arbeiterinnen wurde jeweils ein einzelnes Haar aufgenommen und zwischen den unversehrten Trichomen entlang der MR platziert. Gemeinsam mit anderen Arbeiterinnen wurde das Material eingearbeitet.

Die Blatthaare wurden vielfach gezogen, bis sie mehr oder weniger gleichlaufend zur MR ausgerichtet waren. Es entstand ein 1–2 mm hoher Wall aus einem Trichomgeflecht. Zur gleichen Zeit wurde parallel zur MR eine ähnliche Konstruktion angelegt. Auch hier blieb eine Reihe von aufrecht stehenden Trichomen unversehrt, die als Verankerungslinie für die herbeigeschafften Blatthaare diente (**Abbildung 44**, S. 123). Die genaue Auswertung von frisch gebauten Nestern zeigte, dass die Arbeiterinnen von *Monomorium* sp. 1 in die bis zu diesem Zeitpunkt entstandenen Fundamente auf einer Strecke von 5 mm bis zu 105 Einzelhaare (Länge = 2 mm) aktiv eingearbeitet hatten ( $\bar{x} = 72$ ,  $n = 50$ ). Davon waren 69 % horizontal ausgerichtet ( $n = 50$ ) (**Abbildung 45 c.**, S. 124). Auf der gleichen Fläche konnten bis zu 45 ( $\bar{x} = 33$ ,  $n = 50$ ) unversehrte Blatthaare gezählt werden, die noch mit der MR verbunden waren. Nachdem die Ameisen die Blatthaare aus dem Bereich seitlich der MR und auf der angrenzenden Blattfläche komplett abgeerntet hatten, fouragierten sie in weiter entfernt gelegene Gebiete. Weiteres Baumaterial in Form von Haaren wurde am Blattrand und vereinzelt entlang von Seitenrippen gesammelt. Der an das Nest angrenzende Trichomrasen blieb bei 16 im Experiment konstruierten Nestbauten auf einer Fläche von 1,5–5 cm vollständig erhalten. Das jeweilige Nestblatt verließen die Tiere während der Bautätigkeit nie.

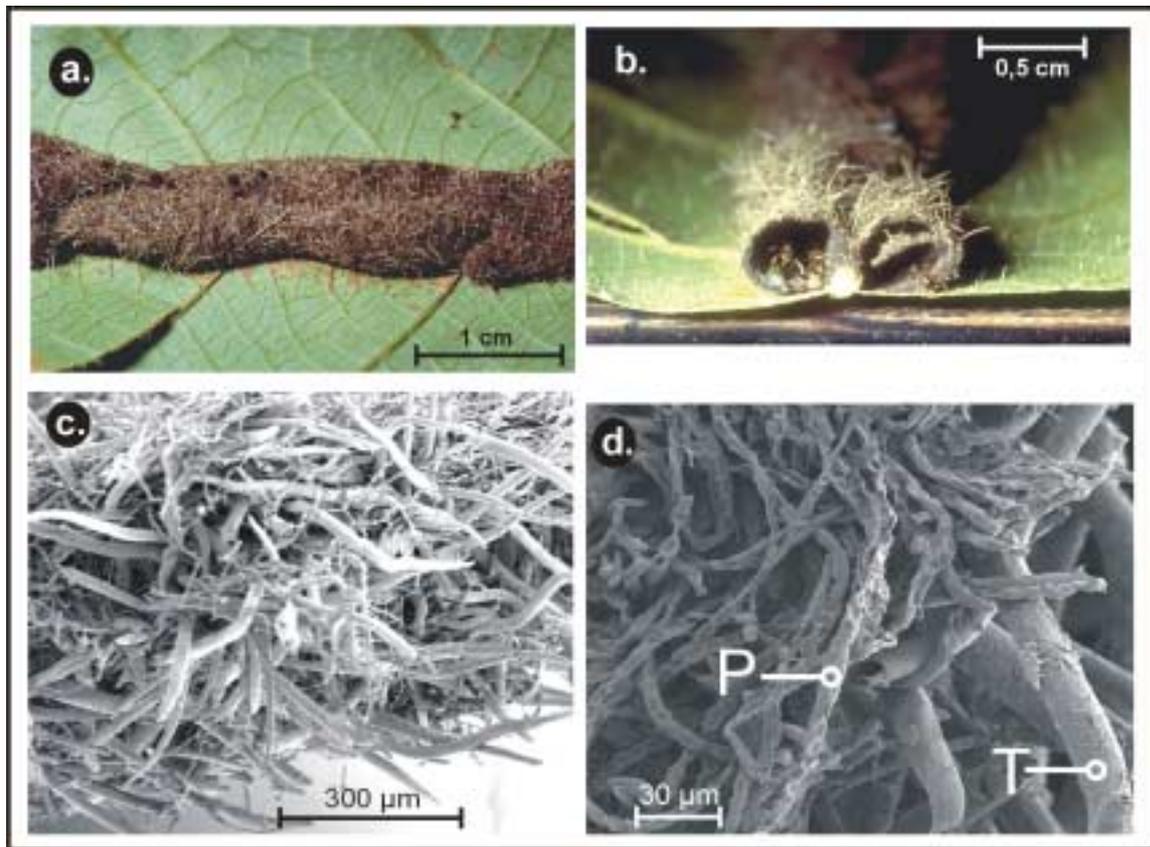


**Abbildung 45:** Nestentwicklung und Nestaufbau von *Monomorium* sp. 1. **a. & b)** Trichome der Blattfläche wurden zunächst von den Ameisen zu einem bogenförmigen Gerüst seitlich der MR aufgeschichtet (verschiedene Perspektiven). **c.)** Vergrößerte Darstellung des anfänglich konstruierten Gerüsts aus Blatthaaren. An der Basis der Nestmauern waren die Trichome überwiegend in horizontaler Richtung (**H**) eingearbeitet. Im oberen Teil der Nestmauer wurden die Blatthaare hauptsächlich vertikal (**V**) ausgerichtet. **d.)** Bogenförmiges Gebilde aus hellen Trichomen entlang der MR. Die auf der MR angelegte Nestmauer (Stärke: 2,1 mm), war zum Zeitpunkt der Aufnahme noch nicht vollständig geschlossen, während die von der gegenüberliegenden Mauer ausgehende Bogenkonstruktion bereits fertiggestellt war. **e.)** Lücken in der Trichomkonstruktion wurden nach und nach geschlossen. Es entstand eine helle, vollständig aus Trichomen konstruierte Röhre.

Der Ausbau der beiden zuerst angelegten Mauern wurde gleichzeitig vorangetrieben und dadurch auf einer Länge von 1–3 cm eine bogenförmige Konstruktion erstellt, die zunächst noch vereinzelt Lücken aufwies (**Abbildung 45 a.–d.**, S. 124). Im oberen Bereich der Nestmauern sowie im bogenförmigen Dach waren die Blatthaare zu 76 % ( $n = 50$  Nester) vertikal ausgerichtet (**Abbildung 45 c.**). Im Verlauf von max. drei Tagen wurden die

verbleibenden Zwischenräume geschlossen. Dabei arbeiteten die Tiere hauptsächlich außerhalb des entstehenden Nests. Es blieben dann lediglich die Eingangslöcher an den Stirnseiten und jeweils 3–4 weitere Öffnungen auf der Oberfläche (**Abbildung 45 e.**). In fertigen Nestern waren meist nur noch die seitlichen Öffnungen nachzuweisen.

Die Anfangsnester erreichten eine Länge von bis zu 4,5 cm ( $\bar{x} = 2,8$  cm,  $n = 16$ ). Der weitere Ausbau erfolgte meist durch das in **Abbildung 43** (S. 121) dargestellte Anlegen einer zweiten Neströhre auf der gegenüberliegenden Seite der MR. Danach wuchsen die Bauten in der Länge, indem an bestehende Nester Röhren gleicher Breite angefügt wurden. Die vormals bis auf einen Eingang verschlossenen Stirnseiten der zuerst angelegten Nester blieben in den verlängerten Nestern als Querwände mit vergrößerten Durchgangsöffnungen erhalten. In einigen Fällen wurden von den parallel zu MR angelegten Nestern auch abzweigende Konstruktionen entlang von Seitenrippen angelegt. Im Extremfall bildeten die Nestbauten von *Monomorium* sp. 1 die gesamte Blattäderung nach. Davon ausgenommen waren die Bereiche am Blattrand (ca. 10 mm); hier blieben auch weiterhin die Trichome erhalten.



**Abbildung 46:** Materialzusammensetzung in Nestern von *Monomorium* sp. 1. a.) Aufsicht auf ein Nest. Im Bild sind zwei ineinander übergehende Neströhren sichtbar. Bei älteren Nestern ist die anfänglich aus Trichomen bestehende Konstruktion von einem dunklen Pilzmyzel durchwachsen. Auf der Oberfläche sind jedoch, anders als im Innenraum, weiterhin Blatthaare sichtbar. b.) Querschnitt durch ein aus zwei röhrenförmigen Gebilden aufgebautes Nest. Man erkennt eine innere dunkle Pilzschicht, die sich gegen die äußere Schicht aus Trichomen absetzt. c. & d.) REM-Aufnahmen der Nestwände. Die dünnen fadenförmigen Pilze durchsetzen die aus Trichomen aufgebaute Nestwände (P = Pilzhyphe, T = Trichom).

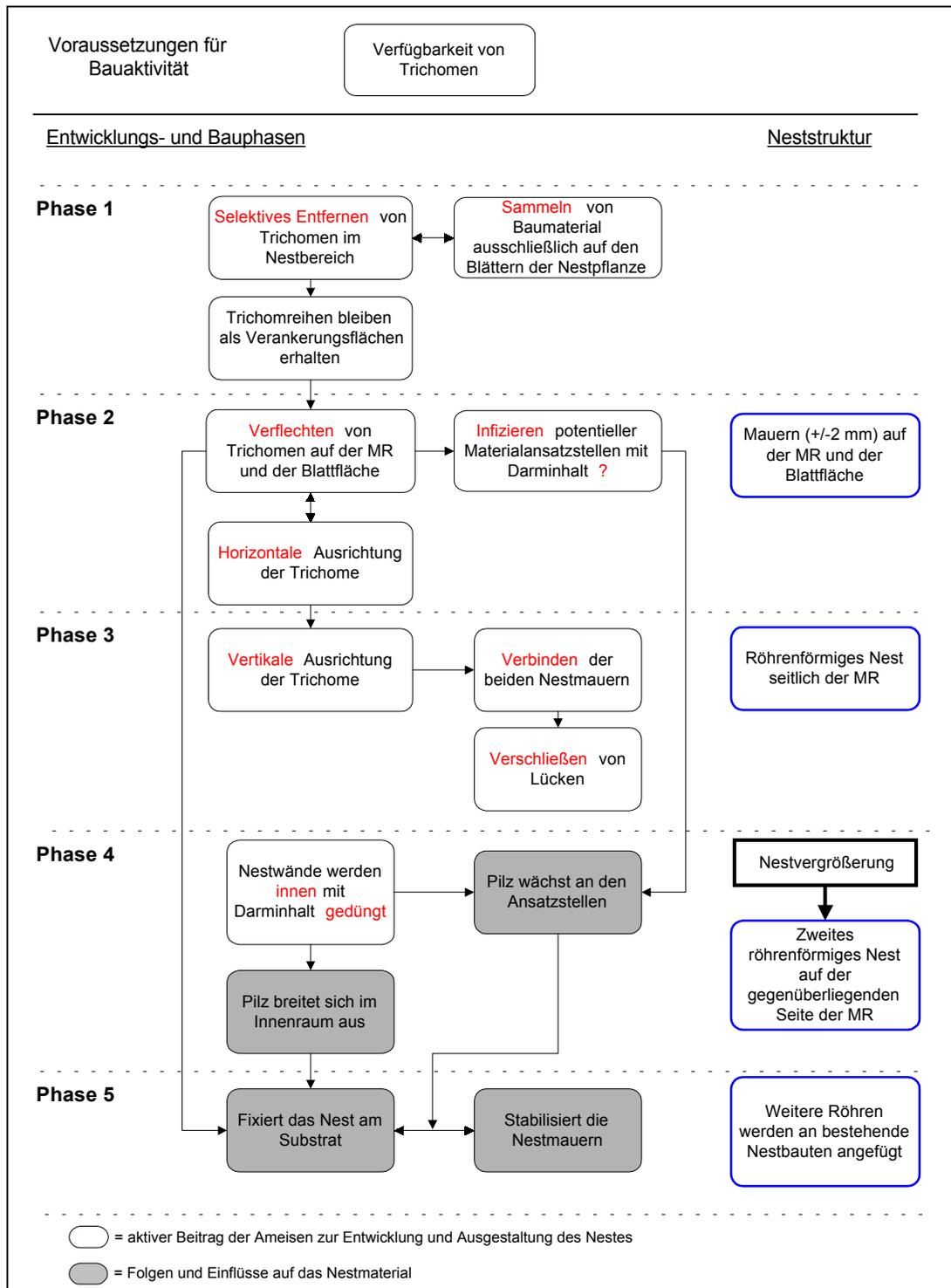
Dabei konnten die Nester an der Basis der abzweigenden Seitenrippen in der Breite bis zu 2 cm erreichen. Da bei den Aufsammlungen auch teilweise abgebaute Nestkonstruktionen entdeckt wurden, kann man annehmen, dass *Monomorium* sp. 1 Material älterer Nester recycelt und sie in die neuen Bauten einarbeitet. Auf diese Weise könnten die Nester schon zu Anfang mit Pilzhyphen infiziert werden. **Abbildung 47** (S. 128) fasst die unterschiedlichen Entwicklungs- und Bauphasen beim Nestbau von *Monomorium* sp. 1 zusammen.

### 3.3.7.2 Materialeigenschaften

Durch das enge Verflechten von abgebissenen Trichomen mit den intakten Trichomen der Blattfläche wurde die anfängliche Nestkonstruktion am Substrat verankert. Die Wände in frisch gebauten Nestern waren bei Verwendung von Trichomen von *Phyllagathis* sp. bis zu 2,1 mm stark (**Abbildung 45 d.**, S. 124). Das Gebilde aus einzelnen Blatthaaren war jedoch vergleichsweise fragil und konnte durch leichten Druck zerstört werden. Mit der Pinzette konnten Trichombüschel oder selbst locker verflochtene Einzeltrichome unschwer aus den Nestern herausgezogen werden. Dabei bleiben die Blatthaare vollständig intakt. Im Verbund konnten keine anderen Materialien festgestellt werden. Im Inneren von Nestern, die ich acht Wochen nach Fertigstellung einsammelte und später mit dem REM betrachtete, konnten bereits fadenförmige Pilzhyphen nachgewiesen werden (**Abbildung 46 c. & d.**, S. 125). Von den Ansatzstellen ausgehend, bedeckte das Myzel teilweise bereits 0,5–1 mm der Blattfläche und hatte sich ebenso nach oben entlang der Nestmauern ausgedehnt. In den Verbund aus Trichomen waren die Pilzhyphen kaum eingedrungen. In älteren Nestern war der gesamte Innenraum bis auf die MR und einen schmalen Bereich auf der Blattfläche von einem bis zu 1 mm starken Pilzmyzel überwachsen (**Abbildung 46 b.**, S. 125). Auf der Außenseite waren nur wenige Hyphen nachzuweisen; hier überwogen weiterhin die Blatthaare (**Abbildung 46 b.**). Die fadenförmigen Pilze gaben dem Verbund aus Blatthaaren zusätzliche Stabilität und hielten ihn zusammen. Einzelne Blatthaare ließen sich aus solchen Nestern nicht unversehrt mit der Pinzette herausziehen. Sie rissen ab oder zerbrachen, offensichtlich weil sie von den Pilzen fixiert wurden und fest mit diesen verflochten waren.

Bei der Auswertung des mit der Videokamera aufgezeichneten Bauvorganges konnte keine spezielle Verhaltensweise entdeckt werden, die für die Abgabe von Darminhalt in das frisch verbaute Material sprach. Allerdings waren nach Abschluss der Versuche (acht Wochen) in den Nestern kleine rote Farbtupfer zu sehen. Die Analyse auf Zucker mit Dextrostix und einem Handrefraktometer verlief negativ (n = 8). Da den Ameisen während der Versuche rotgefärbte Honiglösung zur Verfügung stand, sprach dies für eine Düngung des Materials mit Darminhalt. Bei zwei intakten Kolonien im Freiland, denen als zusätzliche Nahrungsquelle über einen Zeitraum von 10 Tagen gefärbte Honiglösung angeboten wurde, konnten ebenfalls Farbflecken (2 mm x 2 mm) an den Innenseiten der Nestwände festgestellt werden. Eine großflächige Färbung der inneren oder äußeren Nestwände war jedoch nicht zu beobachten.

Da auch nach der Ansiedelung von Pilzen keine zusätzlichen organischen Materialien (wie z. B. Kutikularesten oder tote Cocciden) in den Nestwänden festgestellt werden konnten, kann man annehmen, dass sich die Pilze vom ausgeschiedenen Darminhalt der Ameisen ernährten. Anders als bei *Monomorium* sp. 5 (**Nesttyp II, Abbildung 42 b.**, S. 120) und vielen *Technomyrmex*-Arten (siehe **Kapitel 3.3.4.2**, S. 81) durchdringt der Pilz allerdings nie das gesamte Nestmaterial, wahrscheinlich infolge einer auf den Innenraum beschränkten Düngung bei den *Monomorium*-Arten mit **Typ-I-Nestern (Abbildung 42 a.**, S. 120). Ob die *Monomorium*-Arbeiterinnen schon zu Anfang die späteren Ansatzstellen am Blatt und an der MR mit Darminhalt düngten, konnte bei den Verhaltensexperimenten nicht beobachtet werden. Das zufällige Einbringen von Hyphen während des Nestbaues ist eher unwahrscheinlich, da in den homogen strukturierten Nestwänden außer Blatthaaren praktisch keine anderen Materialien verwendet wurden. Bot man den Tieren allerdings altes Nestmaterial an, so wurde dieses in Teilen abgebaut und in neue Nester eingearbeitet. In einem daraufhin untersuchten frisch gebauten Nest fand ich die vertragenen Pilzhyphen verstärkt an den Ansatzstellen am Substrat.



**Abbildung 47:** Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungs- und Bauphasen beim Nestbau von *Monomorium* sp. 1 (**Nesttyp I**). **Phase 1:** Das Substrat wird im späteren Nestbereich von Trichomen befreit. Auf dem Scheitelpunkt der MR und der Blattfläche bleiben die Blatthaare unverehrt; sie dienen der Verankerung am Substrat. **Phase 2:** Die Blatthaare werden miteinander verflochten und im unteren Bereich der Nestmauern horizontal ausgerichtet. Möglicherweise geraten dabei schon Pilze in das Nest. **Phase 3:** Im oberen Bereich der Nestmauern werden die Trichome vertikal ausgerichtet. Durch die Verbindung der parallel verlaufenden Mauern entsteht ein röhrenförmiges Nest entlang der MR. **Phase 4 & 5:** Der Innenraum wird mit Darminhalt gedüngt, was die Ansiedelung und das Wachstum von stabilisierenden Pilzhyphen begünstigt. Durch das Anlegen weiterer Röhrenbauten auf der gegenüberliegenden Seite der MR und entlang von SR wächst die Nestkonstruktion.

### 3.3.8 *Crematogaster*

Die größten frei gebauten Nestkonstruktionen von Ameisen findet man in der artenreichen und weltweit verbreiteten Gattung *Crematogaster*. Besonders von einigen prominenten Arten aus Indien, Kambodscha, Vietnam und dem Malaiischen Archipel sind die voluminösen ovalen Kartonnester schon lange bekannt. Bereits Mitte des vorvergangenen Jahrhunderts beschrieb SYKES (1835) ein am Ast hängendes Nest von *C. physothorax* aus Indien. Wegen der hellbraunen Färbung des Nestes und den auf der Oberfläche sichtbaren Pflanzenfasern nahm er an, dass die Ameisen es unter Verwendung von Kuhdung konstruiert hätten. ROTHNEY (1895) schrieb, ohne eine nähere Darstellung, von einem „großen braunen Nest“ von *C. dohrni rogenhoferi* an einem Zweig, ebenfalls aus Indien. Etwas weitreichendere Informationen lieferte WROUGHTON (1892) für die Nester von *C. ebenius*, indem er das im Nest verwendete Material als „cow-dung-like“ beschreibt, das sehr wahrscheinlich – ähnlich wie bei Wespennestern – aus Pflanzengewebe bestehe. Schon früher zeigten mikroskopische Untersuchungen von MAYR (1878) an älteren Nestern aus der Sammlung des Zoologischen Hofkabinetts in Wien, dass die Nestoberfläche bei *C. rogenhoferi* aus nicht elastischen Platten, die sich aus pflanzlichen Faserzellen zusammensetzen, konstruiert ist. MAYR mutmaßte darüber hinaus, dass die filzartig verwobenen Fasern durch einen Kitt oder Leim, der zu einer starren Masse geworden war, zusammenhielten. Nach der genaueren Betrachtung der Wände von *C. rogenhoferi*-Nestern vermutete auch ROONWAL (1954), dass nicht näher zu analysierende Materialbestandteile in den Nestern von klebrigen Sekreten herrühren könnten. Von AYYAR (1937) stammt die detaillierte Beschreibung der inneren Architektur eines am Ast hängenden Nestes von *C. dohrni artifex* mit einer kurzen Erwähnung der chemischen Zusammensetzung des Nestmaterials (Anteil organischer zu anorganischen Stoffen). SOULIÉ (1961) erarbeitete eine eingehende Darstellung des äußeren und inneren Aufbaus von um Zweige gebauten ellipsoiden *Crematogaster*-Nestern aus Kambodscha (*C. vandeli*, *C. ledouxii* und *C. skounensis*). In jüngerer Zeit wurde den auffälligen Nestkonstruktionen dagegen kaum noch Beachtung geschenkt.

Aus den oben dargestellten älteren Berichten zu *Crematogaster*-Nestern wird eine erste Besonderheit deutlich. Im Gegensatz zu den in der vorliegenden Untersuchung bisher beschriebenen, meist an das Blattwerk gebundenen Nesttypen anderer arborikoler Ameisengattungen (vgl. **Kapitel 3.3.1–3.3.7**) nutzten *Crematogaster*-Arten verstärkt Äste und Zweige als Nestsubstrat. Bei der eingehenden Aufnahme der Nestbauten fanden sich neben Nestern, die diese Strukturen in das Innere integrierten, also sowohl Äste als auch seitliche Zweige ummantelten (Substratkategorie: „Um Zweige und Äste“, siehe **Tabelle 21**, S. 131 ff.), auch Konstruktionen, die in bisweilen imposanter Größe lateral auf der Oberfläche von Baumstämmen angelegt waren, ohne diese völlig zu umschließen (Substratkategorie: „Am Stamm“, siehe **Tabelle 21**).

Eine weitere Besonderheit hinsichtlich des Nestbaues und der allgemeinen Biologie bei *Crematogaster*, die eine strikte Einteilung in die bisher vorgestellten Substratkategorien und Nestfunktionen erschwert, ist in dem nicht selten anzutreffenden Phänomen der Parabiiose (WHEELER 1921, SWAIN 1980, SEIDEL 1994) mit Arten der Gattung *Camponotus* zu sehen. Spezies aus beiden Gattungen liefen beispielsweise gemeinsam auf Straßen und besuchten

gemeinsam Trophobiosestellen. In der Regel nutzten dabei die *Crematogaster*-Arten – ohne eigene Bautätigkeit – die von *Camponotus* konstruierten Strukturen, beispielsweise indem sie die gleichen Trophobionten besuchten, die von *Camponotus* in schützenden Lauspavillons gehalten wurden. Zusätzlich hielten sich die parabiologischen *Crematogaster*-Arten in Vielzahl sogar innerhalb der Nestanlagen von *Camponotus* auf, ohne dass sich die verschiedenen Arten bekämpften. In den nachweislich allein von *Camponotus* konstruierten Nestern im Wurzelsystem epiphytischer Pflanzen (*Camponotus (Myrmotarsus) sp. 1*, siehe **Kapitel 3.3.3.4**, S. 51) oder im Inneren von stammfaulen Bäumen (z. B. *Camponotus (M.) misturus*, **Kapitel 3.3.3.4.2**, S. 54) nistete *Crematogaster* jedoch nicht. Die eigene Brut pflegten diese Arten meist in natürlichen Hohlräumen in Baumstämmen oder Rattan (z. B. *C. sp. 11* in *Calamus manan*, Palmae), oft weit entfernt gelegen von den Nestern der assoziierten *Camponotus*. Die aktive Bautätigkeit beschränkte sich dabei nach meinen Untersuchungen auf das Verkleinern der Nestöffnungen und die Konstruktion kleinster Kartonstrukturen (2 cm x 0,2 cm) an den Wänden der Hohlräume. Diese Kartonstrukturen aus kleinen Erdpartikeln und verrottetem Pflanzenmaterial (n = 7) waren wegen ihrer feinen, überwiegend erdigen Zusammensetzung klar zu unterscheiden von den aus groben Holzfasern (Länge:  $\bar{x} = 0,9$  cm, s = 0,35, n = 100, siehe auch **Kapitel 3.3.3.4.4**, S. 60) und größeren Detrituspartikeln errichteten *Camponotus*-Lauspavillons. Da nicht bei allen parabiologischen *Crematogaster* eindeutig geklärt werden konnte, wo das eigentliche Nest lag, weil sich oft die Laufwege in der dichten Vegetation verloren, wurde in der **Tabelle 21** (S. 131 ff.) alternativ das Nestsubstrat der assoziierten *Camponotus*-Spezies angegeben. Bei allen mit *Camponotus* in Parabiologie lebenden *Crematogaster*-Spezies war das Metanotum seitlich jeweils geschwollen, was im Profil als deutliche runde Erhebung zu erkennen war. Es handelt sich dabei um eine morphologische Besonderheit, die sonst nur die Arten *C. difformis* und *C. inflata* aufwiesen. Die anderen als Freinestbauer einzustufenden Arten dieser Gattung hatten dagegen verschieden lange spitze Dornen auf dem Metanotum, deren Form und Länge zur Artdifferenzierung herangezogen wurden. Auffällige runde Erhebungen oder aufgeblähte Bereiche auf dem Metanotum zeigten diese Arten nicht.

Die Spezifität der parabiologischen *Crematogaster-Camponotus* Beziehungen verdienten noch sehr viel mehr Aufmerksamkeit. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit war eine intensivere Untersuchung dieses Fragenkomplexes jedoch nicht möglich. Die Gruppe der parabiologischen *Crematogaster*-Arten fällt nicht in die eingangs erläuterte Definition für Freinestbau (siehe **Kapitel 1.2**, S. 3); sie wurden deshalb auch nicht systematisch erfasst. Zur Vervollständigung und aus Gründen der Vergleichbarkeit habe ich die entdeckten neun Arten dennoch in der Zusammenschau in **Tabelle 21** berücksichtigt. Aus den gleichen Gründen sind dort auch die nichtparabiologischen arborealen Arten aufgeführt, die aktiv lediglich Trophobionten überbauten (Lauspavillons) und das eigentliche Nest in natürlichen Höhlungen anlegten (sechs Arten; *Crematogaster sp. 6*, *C. sp. 12*, *C. sp. 17*, *C. sp. 18*, *C. sp. 19*, *C. sp. 30*).

**Tabelle 21:** Arten der Gattung *Crematogaster* in Südostasien mit arborealen Nestanlagen und Lauspavillons. Nach Auswertung von 172 näher untersuchten Kolonien konnten insgesamt 50 Arten identifiziert werden. Davon wurden 23 Arten als Freinestbauer eingestuft. Die 27 **rot markierten** Arten modifizierten entweder (i) ihre Nester nur gering, weil sie Hohlräume in Bäumen oder Domatenstrukturen von Epiphyten nutzten, (ii) beschränkten ihre aktive Bautätigkeit lediglich auf die Überbauung von Trophobionten (Lauspavillons) oder/und (iii) standen in einer parabiologischen Beziehung zu Arten der Gattung *Camponotus*. Im letzteren Fall nutzten die *Crematogaster*-Arten ohne eigene Bautätigkeit die von verschiedenen *Camponotus*-Arten konstruierten Strukturen (Freinester, Lauspavillons) und nisteten selbst in natürlichen Hohlräumen.

\* Bei den Arten mit funktionell als Wohnnester einzustufenden Nestbauten wurden meist die Trophobiosestellen nicht entdeckt.

\*\* Gleichzeitig konnten bei einigen als Lauspavillonkonstrukteure aufgeführten Arten die eigentlichen Nestbauten nicht näher untersucht werden, weil sie entweder im Inneren von Baumstämmen lagen oder aber gar nicht entdeckt wurden.

<sup>(1)</sup> In einem Nest von *Camponotus* (*M.*) sp. 1 wurden vier geflügelte Weibchen von *Crematogaster* sp. 47 gefunden. Arbeiterinnen dieser *Crematogaster*-Art kamen bei *Ca.* (*M.*) sp. 1 weder in den Nestern noch auf den Laufwegen vor (vgl. **Kapitel 3.3.3.1**, S. 49).

| Unterfamilie:<br>Myrmicinae              | Fundorte      |        |         |         | Substrat         |                  |          |                | Koloniegröße, Trophobionten & Epiphyten |                         | Parabiose & Funktion  |   |           |           | Material & Bauart |                 |       |           |             |  |
|--|---------------|--------|---------|---------|------------------|------------------|----------|----------------|---|-------------------------|---|---|-----------|-----------|-------------------|-----------------|-------|-----------|-------------|--|
|  | West-Malaysia | Borneo | Palawan | Sumatra | Zwisch. Blättern | Blatt-Unterseite | Im Stamm | Am Stamm/Ästen | Um Zweige und Äste                      | Anzahl Pavillons (max.) | Trophobionten<br><br>Familie<br>(Gattung, Art)  | Epiphyten<br><br>Familie<br>(Gattung, Art)  | Parabiose | Stallnest | Wohnnest *        | Lauspavillon ** | Pilze | Gekammert | Ungekammert |  |
| <b>Gattung:<br/><i>Crematogaster</i></b> |               |        |         |         |                  |                  |          |                |   |                         |   |   |           |           |                   |                 |       |           |             |  |
| <b>Art (Anzahl Funde)</b>                |               |        |         |         |                  |                  |          |                |   |                         |   |   |           |           |                   |                 |       |           |             |  |
| <i>C. cf. artifex</i> (56)               | •             |        |         | •       |                  |                  |          |                | •                                       | 54                      | <u>Aleyrodidae</u><br><u>Coccidae</u>   |   |           | •         |                   | •               |       | •         |             |  |
| <i>C. difformis</i> (4)                  | •             |        |         |         |                  |                  | •        |                |   | 1                       |   |   |           |           | •                 |                 |       | •         |             |  |
| <i>C. inflata</i> (4)                    | •             |        |         | •       |                  |                  | •        |                |   | 1                       |   |   |           |           | •                 | •               |       | •         |             |  |
| <i>C. sp. 1</i> (5)                      | •             |        |         |         |                  |                  |          |                | •                                       | 15                      | <u>Pseudococcidae</u><br><i>Kermicus</i> sp.  | <u>Asclepiadaceae</u><br><i>Dischidia nummularia</i><br><u>Gesneriaceae</u><br><i>Aeschynanthus albidus</i>   |           | •         |                   |                 |       | •         |             |  |
| <i>C. sp. 2</i> (1)                      | •             |        |         |         |                  |                  | •        |                |   | 1                       |   |   |           |           | •                 |                 |       | •         |             |  |
| <i>C. sp. 3</i> (1)                      | •             |        |         |         |                  |                  |          | •              |   | 12                      | <u>Coccidae</u>   |   | •         |           |                   |                 |       | •         |             |  |
| <i>C. sp. 4</i> (1)                      | •             |        |         |         | •                |                  |          |                |   | 5                       | <u>Coccidae</u>   |   |           | •         |                   |                 |       | •         |             |  |
| <i>C. sp. 5</i> (2)                      | •             |        |         |         |                  |                  |          | •              |   | 1                       |   |   |           | •         |                   |                 |       | •         |             |  |
| <i>C. sp. 6</i> (1)                      | •             |        |         |         |                  |                  |          | •              |   | 5                       | <u>Coccidae</u>   |   |           |           |                   | •               |       |           | •           |  |
| <i>C. sp. 7</i> (1)                      | •             |        |         |         |                  |                  | •        |                |   | 1                       | <u>Pseudococcidae</u>   |   |           | •         |                   |                 |       |           | •           |  |
| <i>C. sp. 8</i> (1)                      | •             |        |         |         |                  |                  | •        |                |   | 1                       |   |   |           |           | •                 |                 |       |           | •           |  |
| <i>C. sp. 9</i> (1)                      | •             |        |         |         |                  |                  |          | •              |   | 1                       | <u>Coccidae</u>   |   |           | •         |                   |                 |       |           | •           |  |
| <i>C. sp. 10</i> (5)                     | •             |        |         |         |                  |                  | •        | •              |   | 7                       | <u>Coccidae</u> ,<br><u>Aphididae</u>   |   | •         |           | •                 | •               |       | •         |             |  |
| <i>C. sp. 11</i> (8)                     | •             | •      |         | •       |                  |                  | •        | •              |   | 35                      | <u>Coccidae</u><br><i>Coccus hesperidum</i><br><u>Pseudococcidae</u><br><i>Kermicus</i> sp. | <u>Asclepiadaceae</u><br><i>Hoya elliptica</i><br><u>Rubiaceae</u><br><i>Hydnophytum</i> sp.<br><i>Myrmecodia</i> sp.<br><u>Melastomataceae</u><br><i>Pachycentria constricta</i> |           | •         |                   | •               | •     |           | •           |  |

(Fortsetzung nächste Seite.)

| Unterfamilie:<br>Myrmicinae              | Fundorte      |        |         |         | Substrat         |                  |          |                | Koloniegröße, Trophobionten<br>& Epiphyten |                         | Parabiose<br>& Funktion                            |   |           |           | Material<br>& Bauart |                 |       |           |             |
|--|---------------|--------|---------|---------|------------------|------------------|----------|----------------|--|-------------------------|--|---|-----------|-----------|----------------------|-----------------|-------|-----------|-------------|
|  | West-Malaysia | Borneo | Palawan | Sumatra | Zwisch. Blättern | Blatt-Unterseite | Im Stamm | Am Stamm/Ästen | Um Zweige und Äste                         | Anzahl Pavillons (max.) | Trophobionten<br><br>Familie<br>(Gattung, Art)     | Epiphyten<br><br>Familie<br>(Gattung, Art)                            | Parabiose | Stallnest | Wohnest *            | Lauspavillon ** | Pilze | Gekammert | Ungekammert |
| <b>Gattung:<br/><i>Crematogaster</i></b> |               |        |         |         |                  |                  |          |                |  |                         |  |   |           |           |                      |                 |       |           |             |
| <b>Art (Anzahl Funde)</b>                |               |        |         |         |                  |                  |          |                |  |                         |  |   |           |           |                      |                 |       |           |             |
| <i>C. sp. 12</i> (1)                     | •             |        |         |         |                  | •                |          |                |  | 1                       |  |   |           |           |                      | •               |       | •         |             |
| <i>C. sp. 13</i> (1)                     | •             |        |         |         |                  |                  | •        |                |  | 1                       |  |   |           |           | •                    |                 |       | •         |             |
| <i>C. sp. 14</i> (1)                     |               |        |         | •       |                  | •                |          |                |  | 21                      | <u>Coccidae</u>                                    |   | •         |           |                      |                 | •     | •         |             |
| <i>C. sp. 15</i> (2)                     | •             |        | •       |         | •                | •                |          |                |  | 20                      | <u>Coccidae</u><br><i>Milviscutulus mangiferae</i> |   | •         |           |                      |                 | •     | •         |             |
| <i>C. sp. 16</i> (1)                     |               |        | •       |         |                  | •                |          |                |  | 3                       | <u>Coccidae</u>                                    |   | •         |           |                      |                 | •     | •         |             |
| <i>C. sp. 17</i> (1)                     |               | •      |         |         |                  | •                |          |                |  | 10                      | <u>Coccidae</u><br><i>Coccus hesperidum</i>        |   |           |           |                      | •               |       | •         |             |
| <i>C. sp. 18</i> (1)                     |               | •      |         |         |                  | •                |          |                |  | 3                       | <u>Coccidae</u>                                    |   |           |           |                      | •               | •     |           | •           |
| <i>C. sp. 19</i> (1)                     |               | •      |         |         |                  | •                |          |                |  | 21                      | <u>Pseudococcidae</u>                              |   |           |           |                      | •               | •     |           | •           |
| <i>C. sp. 20</i> (1)                     | •             |        |         |         |                  | •                |          |                |  | 43                      | <u>Coccidae</u>                                    |   | •         |           |                      |                 | •     | •         |             |
| <i>C. sp. 21</i> (2)                     | •             |        |         |         | •                | •                |          |                |  | 22                      | <u>Coccidae</u>                                    |   | •         |           |                      |                 | •     | •         |             |
| <i>C. sp. 22</i> (2)                     | •             |        |         |         |                  | •                |          |                |  | 4                       | <u>Coccidae</u>                                    |   | •         |           |                      |                 | •     | •         |             |
| <i>C. sp. 23</i> (1)                     |               |        |         | •       |                  |                  |          | •              |  | 6                       | <u>Pseudococcidae</u>                              |   | •         |           |                      |                 |       | •         |             |
| <i>C. sp. 24</i> (16)                    | •             | •      |         | •       |                  |                  |          | •              |  | 25                      | <u>Coccidae</u><br><u>Pseudococcidae</u>           |   | •         |           |                      |                 | •     | •         |             |
| <i>C. sp. 25</i> (5)                     | •             |        |         |         |                  |                  |          | •              |  | 12                      | <u>Pseudococcidae</u>                              |   | •         |           |                      |                 | •     | •         |             |
| <i>C. sp. 26</i> (6)                     | •             | •      |         |         |                  |                  |          | •              |  | 4                       | <u>Coccidae</u>                                    |   | •         |           |                      |                 | •     | •         |             |
| <i>C. sp. 27</i> (2)                     |               | •      |         | •       |                  |                  |          | •              |  | 6                       | <u>Coccidae</u>                                    |   | •         |           |                      |                 | •     | •         |             |
| <i>C. sp. 28</i> (2)                     |               |        |         | •       |                  |                  |          | •              |  | 1                       |  |   | •         |           |                      |                 |       | •         |             |
| <i>C. sp. 29</i> (3)                     |               | •      |         |         |                  |                  |          | •              |  | 23                      | <u>Coccidae</u>                                    |   | •         |           |                      |                 |       | •         |             |
| <i>C. sp. 30</i> (1)                     | •             |        |         |         |                  |                  |          | •              |  | 4                       | <u>Coccidae</u>                                    |   |           |           |                      | •               |       |           | •           |
| <i>C. sp. 31</i> (1)                     | •             |        |         |         |                  |                  |          | •              |  | 1                       | <u>Coccidae</u>                                    |   |           | •         |                      |                 |       | •         |             |
| <i>C. sp. 32</i> (3)                     | •             |        |         |         |                  |                  |          | •              |  | 1                       |  |   |           | •         |                      |                 |       | •         |             |
| <i>C. sp. 33</i> (2)                     | •             |        |         |         |                  |                  |          | •              |  | 1                       |  |   |           | •         |                      |                 |       | •         |             |
| <i>C. sp. 34</i> (5)                     |               |        |         | •       |                  |                  |          | •              |  | 1                       | <u>Coccidae</u>                                    |   | •         |           |                      |                 |       | •         |             |
| <i>C. sp. 35</i> (4)                     |               |        | •       |         |                  |                  |          | •              |  | 1                       |  |   |           | •         |                      |                 |       | •         |             |
| <i>C. sp. 36</i> (1)                     |               |        |         | •       |                  |                  |          | •              |  | 2                       |  |   | •         |           |                      | •               |       | •         |             |
| <i>C. sp. 37</i> (1)                     | •             |        |         |         |                  | •                |          |                |  |                         |  |   | •         |           | •                    |                 |       | •         |             |
| <i>C. sp. 38</i> (1)                     | •             |        |         |         |                  | •                |          |                |  |                         |  |   | •         |           | •                    |                 |       | •         |             |
| <i>C. sp. 39</i> (2)                     | •             | •      |         |         |                  |                  |          | •              |  | 1                       |  | <u>Asclepiadaceae</u><br><i>Hoya mitrata</i> ,<br><i>H. elliptica</i> | •         |           | •                    |                 |       | •         |             |

Tabelle 21 (Fortsetzung nächste Seite.)

| Unterfamilie:<br>Myrmicinae              | Fundorte      |        |         |         | Substrat         |                  |          |                | Koloniegröße, Trophobionten<br>& Epiphyten |                         | Parabiose<br>& Funktion   |  |           |           | Material<br>& Bauart |                |       |           |             |
|--|---------------|--------|---------|---------|------------------|------------------|----------|----------------|--|-------------------------|---|--|-----------|-----------|----------------------|----------------|-------|-----------|-------------|
|  | West-Malaysia | Borneo | Palawan | Sumatra | Zwisch. Blättern | Blatt-Unterseite | Im Stamm | Am Stamm/Ästen | Um Zweige und Äste                         | Anzahl Pavillons (max.) | Trophobionten<br><br>Familie<br>(Gattung, Art)  | Epiphyten<br><br>Familie<br>(Gattung, Art) | Parabiose | Stallnest | Wohnnest*            | Lauspavillon** | Pilze | Gekammert | Ungekammert |
| <b>Gattung:<br/><i>Crematogaster</i></b> |               |        |         |         |                  |                  |          |                |  |                         |   |  |           |           |                      |                |       |           |             |
| <b>Art (Anzahl Funde)</b>                |               |        |         |         |                  |                  |          |                |  |                         |   |  |           |           |                      |                |       |           |             |
| <i>C. sp. 40</i> (1)                     |               | •      |         |         |                  |                  |          | •              |  |                         |   |  | •         |           |                      | •              |       |           | •           |
| <i>C. sp. 41</i> (1)                     |               | •      |         |         |                  |                  |          | •              | 4  |                         | <u>Rubiaceae</u><br><i>Hydnophytum</i> sp.  |  | •         |           |                      |                |       |           | •           |
| <i>C. sp. 42</i> (1)                     | •             |        |         |         |                  |                  |          | •              | 1  |                         | <u>Asclepiadaceae</u><br><i>Hoya lacunosa</i>   |  |           | •         |                      |                |       |           | •           |
| <i>C. sp. 43</i> (1)                     |               | •      |         |         |                  |                  |          | •              | 2  |                         | <u>Asclepiadaceae</u><br><i>Dischidia major</i>   |  |           | •         |                      |                |       |           | •           |
| <i>C. sp. 44</i> (1)                     |               | •      |         |         |                  |                  |          | •              | 1  |                         | <u>Asclepiadaceae</u><br><i>Hoya mitrata</i>  |  |           | •         |                      |                |       |           | •           |
| <i>C. sp. 45</i> (3)                     |               | •      |         |         |                  |                  |          | •              | 7  |                         | <u>Asclepiadaceae</u><br><i>Dischidia major</i><br><u>Rubiaceae</u> ,<br><i>Hydnophytum</i> sp.,<br><i>Myrmecodia</i> sp. |  |           | •         |                      |                |       |           | •           |
| <i>C. sp. 46</i> (1)                     |               | •      |         |         |                  |                  |          | •              | 1  |                         | <u>Asclepiadaceae</u><br><i>Hoya mitrata</i>  |  |           | •         |                      |                |       |           | •           |
| <i>C. sp. 47</i> (1) <sup>(1)</sup>      | •             |        |         |         |                  |                  |          | •              | 1  |                         | <u>Asclepiadaceae</u><br><i>Hoya elliptica</i>  | •  |           | •         |                      |                |       |           | •           |

Neben der gemeinschaftlichen Nutzung von Ameisengärten mit *Camponotus* besiedelten einige arboreale *Crematogaster* auch selbst epiphytische Pflanzen. Drei Arten (*C. sp. 43*, *C. sp. 44* und *C. sp. 45*) nisteten in Höhlungen (Myrmekodomatien) umgewandelter Blätter (*Dischidia major*, *Hoya mitrata*) oder des Hypokotyls (*Hydnophytum* sp., *Myrmecodia* sp.). Hier beschränkte sich die zu beobachtende Bautätigkeit am Nestbau auf den Eintrag von nährstoffreichem Detritus, zusätzlich wurden außerhalb der Nester gelegene Trophobiosestellen von den Arbeiterinnen mit feinkörnigen, überwiegend erdigen Materialien überbaut. In der **Tabelle 21** (S. 131 ff.) wurden diese Arten in der Substratkategorie „Am Stamm“ aufgeführt, da die besiedelten Epiphyten (und damit die Ameisennester) auf den Stämmen oder Ästen von Bäumen lokalisiert waren. Die Nester von zwei *Crematogaster*-Arten (*C. sp. 1*, *C. sp. 42*) wurden dagegen im Wurzelbereich von Epiphyten gefunden (*Crematogaster*-Nesttyp IV, Substratkategorie: „Um Zweige und Äste“). *C. sp. 1* baute ausschließlich um Bambushalme (*Gigantochloa scortechinii*, Poaceae, n = 5) Nester mit einem selbst konstruierten ausgedehnten Kammern- und Gangsystem (Höhe max.: 5 mm, für weitere Angaben siehe WEISSFLOG 1991), die von verschiedenen Epiphyten besiedelt waren (siehe auch KAUFMANN et al. 2001). Die Nestbauten bestanden überwiegend aus Pflanzenfasern, Detritus und einem geringen Anteil von Kutikularesten. Dagegen war

das einzige von *C. sp. 42* entdeckte Nest aus erdigem, teilweise ebenfalls mit Fragmenten toter Insekten versetztem Material aufgebaut. Der Innenraum war von vielen Gängen durchzogen, eine einheitliche Kammerstruktur war nicht zu erkennen.

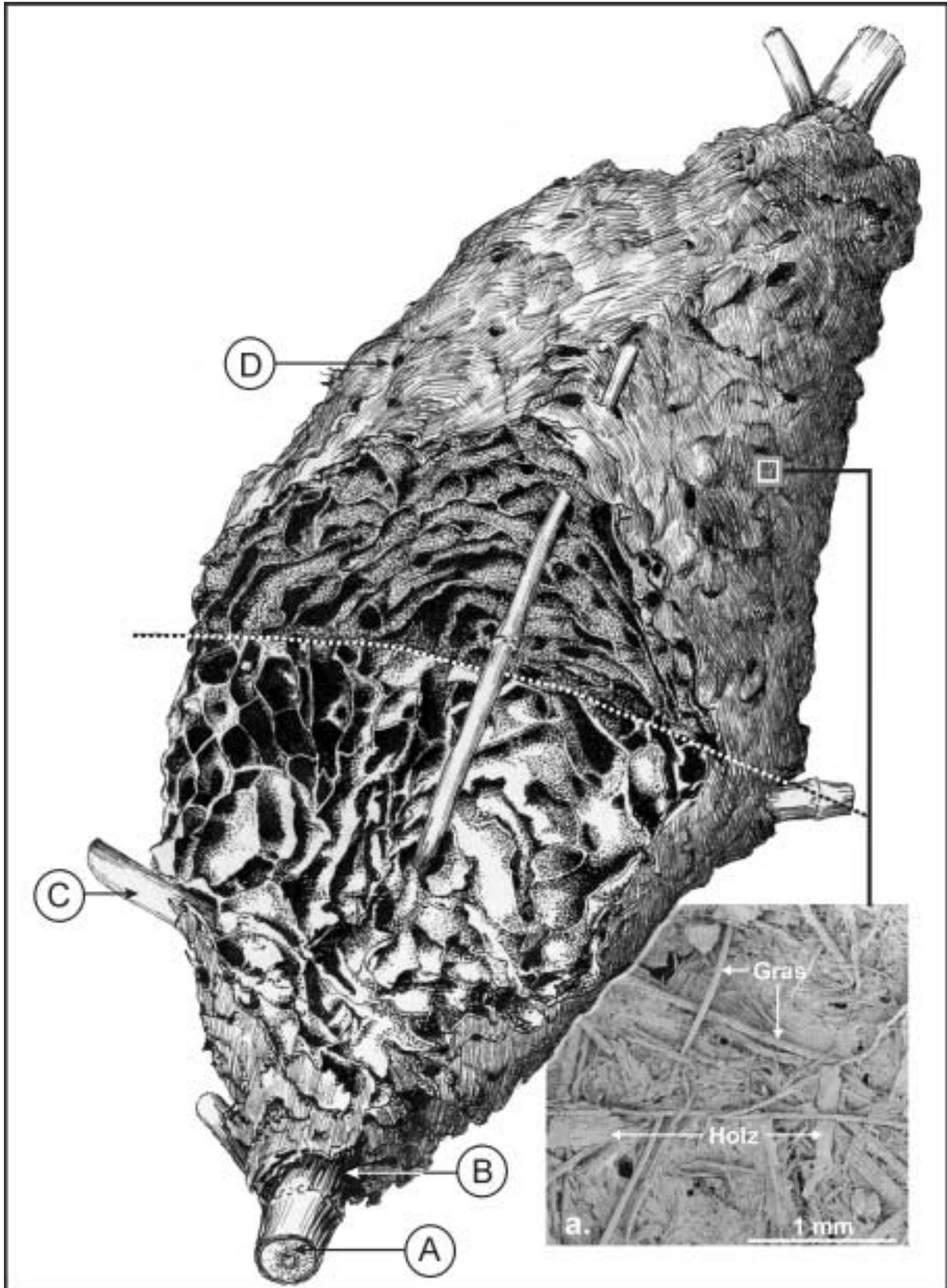
Insgesamt fanden sich 23 Arten<sup>11</sup> der Gattung *Crematogaster*, die ihre Nester nicht in natürliche oder selbst „ausgeräumte“ Hohlräumen von Bäumen hineinbauten, sondern sich aktiv frei in der Laubregion der Holzgewächse Nisträume konstruierten, und die damit der Definition für aktiven Freinestbau entsprachen (vgl. **Kapitel 1.2**, S. 3).

Nach architektonischen sowie material- und substrattechnischen Kriterien lassen sich drei distinkte Nesttypen unterscheiden.

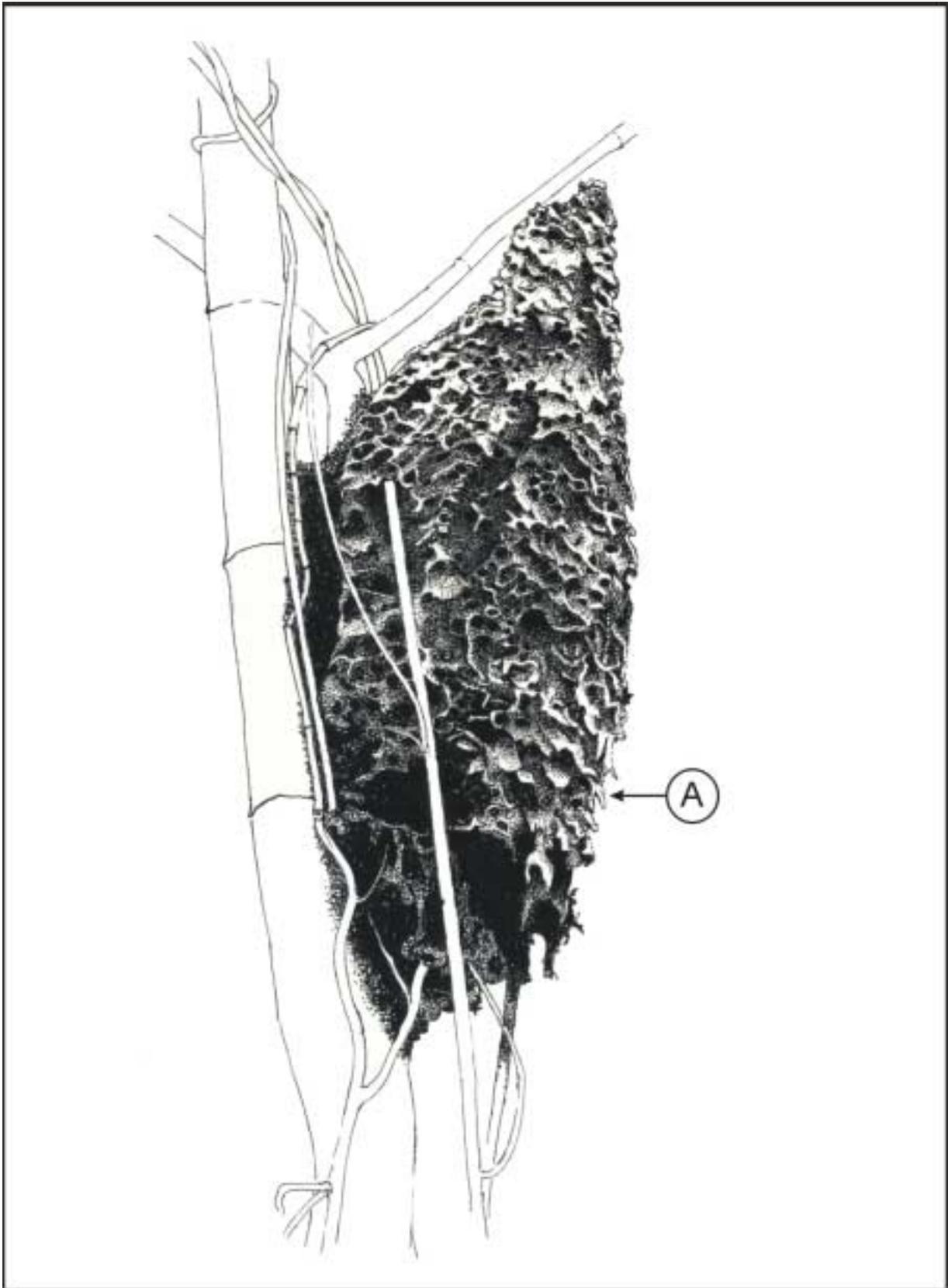
**Typ I:** Diese Nester waren als ovoide Objekte um Äste und Zweige konstruiert (**Tabelle 21**, S. 131). Sie umhüllten in der Regel einen durch den Mittelpunkt ziehenden Ast, der mithin als eine Art Achsenstab fungierte. Seitlich davon wachsende Zweige wurden ebenfalls in die Konstruktion integriert. Die Gänge und Kammern im Inneren waren annähernd konzentrisch um den Mittelpunkt angeordnet. Auf der homogenen Oberfläche fanden sich unregelmäßig verteilt wenige Nestöffnungen. In der Hauptsache gelangten die Ameisen in das Nestinnere, indem sie die entlang des jeweiligen Achsenstabes gelegene große Eingangsöffnung nutzten. Das größte entdeckte Nest dieses Typs hatte eine Höhe von 46 cm. Alle Nester zeigten eine durchweg hellbraune Färbung, die auf die überwiegende Verwendung von langen Pflanzenfasern (z. B. von Fragmenten vertrockneter Grashalme) zurückzuführen war. Im Inneren der Nester fanden sich meist Trophobionten an Ästen oder an den Seitenzweigen (Coccidae, Pseudococcidae, Aleyrodidae). Die größte Kolonie von *Crematogaster cf. artifex*, der bei weitem am häufigsten gefundenen Art mit **Typ-I**-Nestern, besiedelte insgesamt 22 Nestbauten und 32 Lauspavillons, verteilt auf sieben Nestbäume (*Piper aduncum*). Die den **Nesttyp-I** besiedelnden Ameisen waren bis auf die mit Epiphyten assoziierten Arten (*C. sp. 1* und *C. sp. 42*) polymorph (Länge Majors: 5,2 mm, Minors: 3,8 mm, n = 205) und zeigten durchweg eine bräunlich-rötliche Färbung auf Kopf und Thorax, während der Gaster unterschiedlich braun oder schwarz gefärbt war. Nester dieses Typs fanden sich bei den Arten *Crematogaster cf. artifex*, *C. sp. 1*, *C. sp. 28*, *C. sp. 29*, *C. sp. 33*, *C. sp. 35*, *C. sp. 36* und *C. sp. 43* (vgl. **Tabelle 21**, S. 131 ff.); es wurden insgesamt 73 Kolonien mit diesem Nesttyp genauer ausgewertet.

---

<sup>11</sup> Im Tiefland-Regenwald von Pasoh (West-Malaysia) entdeckte ROSCISZEWSKI (1995) insgesamt 30 Arten der Myrmicinen-Gattung *Crematogaster*. Davon waren drei Arten als Freinestbauer zu charakterisieren. Die übrigen Arten nisteten am Boden, in Baumstämmen, in hängendem Totholz oder unter der Baumrinde.



**Abbildung 48:** *Crematogaster* Nesttyp-I. Schnitt in zwei rechtwinklig zueinander stehenden Ebenen durch ein Nest (22 cm x 11,5 cm) von *Crematogaster* cf. *artifex* an *Piper aduncum* (Piperaceae). **a.**) Die Nester des **Typs I** waren fast ausschließlich aus langen Gras- und Holzfasern konstruiert. **(A)** Ast (Achsenstab) der Nestpflanze, der durch den Mittelpunkt des Nestbaus zieht. **(B)** Haupteingang. **(C)** Stützende Seitenzweige. **(D)** Kleinere, selten benutzte Nesteingänge.

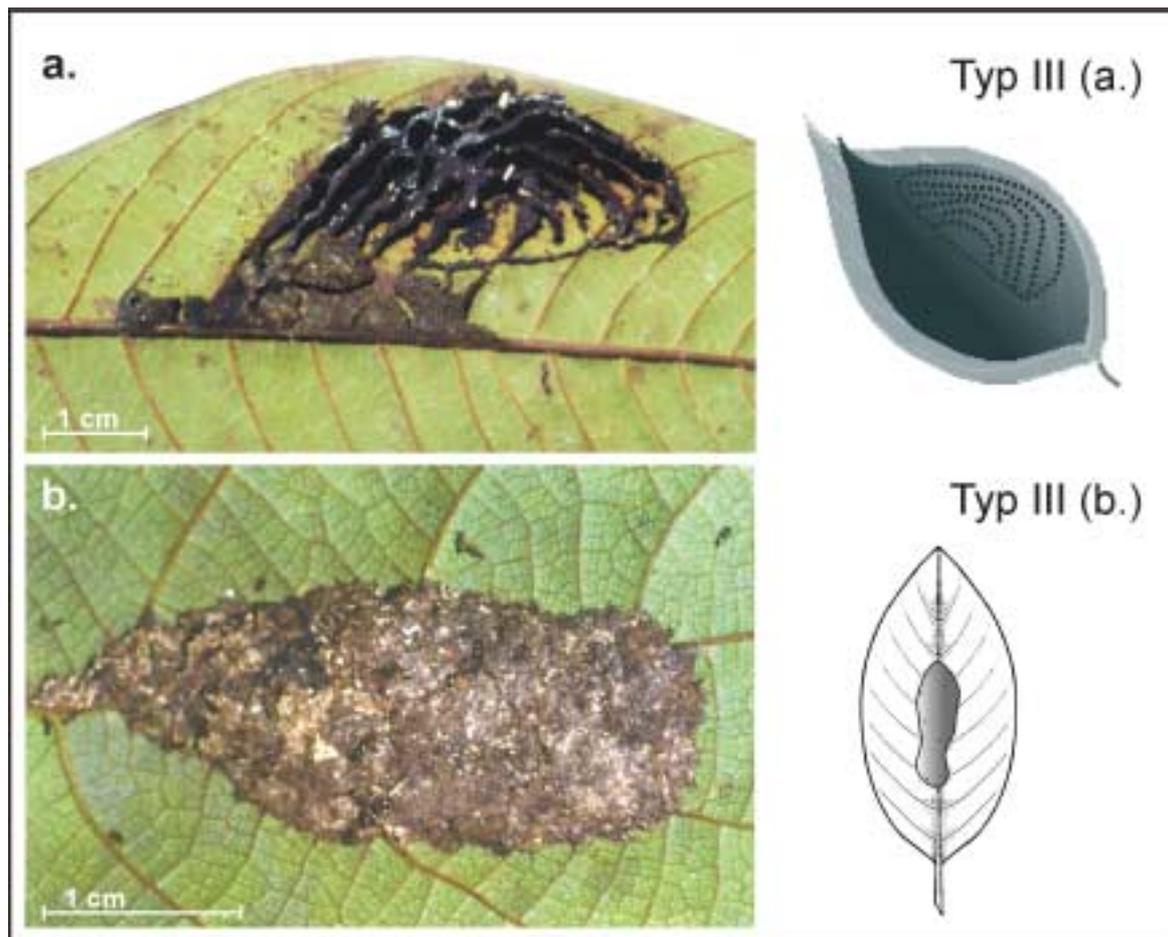


**Abbildung 49:** *Crematogaster* Nesttyp-II. Das dargestellte Nest von *Crematogaster* sp. 24 hatte die Maße 45 cm x 22 cm und war lateral am Stamm eines *Piper aduncum* (Piperaceae) befestigt. Eine am Stamm wachsende Kletterpflanze war von den Tieren in das Nest integriert worden. (A) Schützende „Vordächer“ über den zahlreichen Nesteingängen.

**Typ II:** Nester mit einer kegelförmigen, nach oben spitz zulaufenden äußeren Gestalt, die lateral an Baumstämmen oder auf Ästen angelegt waren, ohne das Substrat in den Nestmittelpunkt zu integrieren (**Abbildung 49**, S. 136). Viele kleine Öffnungen auf der Oberfläche, die als Ein- und Ausgänge genutzt wurden, waren jeweils von schüppchenartigen Vordächern überbaut, die verhinderten, dass herunterfließendes Wasser über diese Öffnungen ins Nestinnere gelangte. Die Nester hatten eine auffällig schwarze Färbung, die von verschiedenen Pilzen, die auf den Nestwänden wuchsen, herrührte. Sie waren dadurch schon aus der Entfernung von den hellbraunen Nestern des **Typs I** zu unterscheiden. Lange Pflanzenfasern wurden zum Bau dieser Nester nicht verwendet. Die Nestwände bestanden zu einem nicht unerheblichen Teil aus kleinen Holzfragmenten, die – als Besonderheit bei freinestbauenden Ameisen – meist mit Teilen von Moospflanzen versetzt waren (z. B. *C. sp. 5*, *C. sp. 23*, *C. sp. 24*, *C. sp. 32*). Die innere Architektur zeigte einen schwammähnlichen Aufbau. Es erfolgte keine Ausrichtung des Kammern- und Gangsystems um einen Mittelpunkt. Die Nester des **Typs II** erwiesen sich im Vergleich zu **Typ-I**-Nestern als wesentlich härter und weniger flexibel. Ein Nest von *Crematogaster sp. 24*, der am häufigsten entdeckten und genauer untersuchten Art mit Nestern des **Typs II**, war mit einer Länge von 114 cm bei einer mittleren Breite von 42 cm das größte entdeckte Ameisennest überhaupt. Die Arbeiterinnen der in den **Typ-II**-Nestern entdeckten Ameisenarten (*C. sp. 5*, *C. sp. 23*, *C. sp. 24*, *C. sp. 25*, *C. sp. 26*, *C. sp. 27*, *C. sp. 32* und *C. sp. 34*) waren alle durchweg schwarz bis dunkelbraun gefärbt und hatten eine maximale Körperlänge von 5,4 mm. Insgesamt wurden Nestbauten des **Typs II** bei 40 verschiedenen Kolonien bearbeitet. Alle Arten bildeten sehr große Völker mit bis zu sieben Einzelnestern, verteilt auf mehrere Nestpflanzen. Bei den meisten Arten wurden Trophobionten im Nest gefunden. Zusätzliche Lauspavillons wurden sowohl an Ästen als auch unter Blättern entdeckt.

**Typ III:** Diese Nester waren zwischen oder unter Blättern angelegt und konnten durchweg funktionell als Stallnester charakterisiert werden. Insgesamt wurde dieser Typus bei sieben *Crematogaster*-Arten entdeckt. Für alle Arten liegen jedoch nur jeweils ein bis zwei Funde vor. Alles in allem konnten lediglich bei 10 Kolonien Daten zur Nestcharakteristik aufgenommen werden. *Crematogaster*-Arten mit **Nesttyp III** müssen demnach als sehr selten eingestuft werden. Die besiedelnden Ameisen waren mit einer durchschnittlichen Körperlänge von 1,9 mm ( $n = 40$ ) auffällig klein und mit Ausnahme des dunklen Gasters immer hellbraun gefärbt. Nester dieses Typs waren alle zu unterschiedlichen Anteilen von einem septierten Pilzmyzel durchwachsen<sup>12</sup>. Meist hatte der dunkelschwarze Pilz die gesamten Nestwände (Wandstärke  $\approx 1,5$  mm) durchdrungen und wuchs von den Ansatzstellen der Nestmauern ausgehend flächig über den Boden ins Nestinnere. Bei der lichtmikroskopischen Analyse konnte darüber hinaus ein großer Anteil an Blatthaaren und vereinzelt Kutikularesten von Ameisen und Homopteren sowie holzige Rindenteile festgestellt werden.

<sup>12</sup> Die Pilze gehören zur Klasse der Ascomyceten (Schlauchpilze). Wie bereits unter **Fußnote 7** (S. 73) ausgeführt, war bislang keine Artbestimmung möglich. Es kann daher zum jetzigen Zeitpunkt keine Aussage zur Spezifität der Pilze gemacht werden.



**Abbildung 50:** *Crematogaster* Nesttyp III. a.) Nest von *Crematogaster* sp. 21, zwischen Blättern angelegt. Die bogenförmig angeordneten Nestgänge wurden beidseitig von einem schützenden Blatt verdeckt. Die Nestwände bestanden aus Trichomen und Kutikularesten, die in eine Matrix aus septierten Pilzhypphen eingebunden waren. b.) Nest von *Crematogaster* sp. 20 auf der Unterseite eines Blattes. Die vielfach gekammerten und aus bis zu drei Stockwerken aufgebauten Nester waren über die MR gebaut. An den Ansatzstellen und den inneren Nestwänden fanden sich ebenfalls Pilzhypphen, die bei einigen Nestern vollständig die aus holzigen Rindenteilen und Trichomen aufgebaute Nestaußenseite durchzogen.

Die verwendeten Trichome stammten immer von den jeweiligen Nestblättern, wobei dieses Baumaterial nicht nur innerhalb des Nestbereiches geerntet wurde, sondern von der gesamten Blattfläche (vgl. hierzu im Gegensatz *Monomorium* Kapitel 3.3.7, S. 118 ff.). In zwei Fällen (*Crematogaster* sp. 15, *C.* sp. 21) waren die aus Trichomen und Pilzen bestehenden Nester an den Rändern mit einem feinen Seidengespinnst überzogen. Wie eine eingehendere Untersuchung zeigte, stammte dieses Seidenmaterial von Staubläusen (Psocoptera), die damit ihre Larven und Eier schützen (JACOBS & RENNER 1988). Die Ameisen nahmen von diesen „Mitbewohnern“ auf der Nestaußenseite keinerlei Notiz. Selbst als mehrere Psocopteren und Arbeiterinnen von *Crematogaster* sp. 20 zusammen in ein Probengläschen gegeben wurden, kam es zu keiner sichtbaren Verhaltensreaktion von Seiten der Ameisen. Psocopteren sind in den Feuchtregenwäldern häufig anzutreffen. Gewöhnlich halten sie sich unter losen Rindenstücken oder in der Bodenstreu auf, man findet sie aber ebenso im Laubdach, wo sich viele Arten von Pilzen ernähren (MCCLURE 1978).

Es ist denkbar, dass sich die auf den Nestern gefundenen Staubläuse von den im Nest wachsenden Schlauchpilzen ernährten. Für die Ameisen erleichtert das feine Gespinnst möglicherweise den Ausbau des Nestes, da zusätzlich hinzukommende Baumaterialien müheloser zu befestigen sind. Interessanterweise konnte bei den ebenfalls aus Pilzen bestehenden Nestern von *Technomyrmex* (siehe **Kapitel 3.3.4.3**, S. 81) niemals eine solche Seidenauflage nachgewiesen werden.

Die gefundenen Konstruktionen zwischen zwei Blättern (**Typ III a.**, **Abbildung 50 a.**, S. 138) waren seitlich der Mittelrippe angelegt (Länge ( $\bar{x}$ ): 4,7 cm, Breite ( $\bar{x}$ ): 2,9 cm, n = 31). Es konnte jeweils nur eine Etage festgestellt werden (Höhe max.: 0,7 cm), die ihrerseits in verschieden große Gänge unterteilt war. Die Trophobionten konnten in allen Nestern dieses Typs an den Unterseiten der Blätter gefunden werden. An Blattoberseiten, die in einigen Fällen als „Dach“ der Nestbauten fungierten, konnten nie Trophobionten entdeckt werden. *Crematogaster* sp. 4 baute ausschließlich Nester zwischen Blättern, während bei *C.* sp. 15 insgesamt vier Nester (10 %) und bei *C.* sp. 21 zwei Nester (5 %) unter einem Einzelblatt angelegt waren.

Dagegen waren die auf der Unterseite einzelner Blätter (**Nesttyp III b.**) angelegten Nester über die Mittelrippe gebaut (+/-2,5 cm breit, **Abbildung 50 b.**, S. 138) und in bis zu drei übereinander liegenden Etagen angeordnet. Die innere Architektur wurde bestimmt von weitgehend bogenförmig zur MR angeordneten Arkadengängen, die von kleinen Säulen gestützt wurden. Im Bereich der Ansatzstellen bestanden die fertigen Stallnester ausnahmslos aus einem fadenförmigen perlschnurartigen Pilzmyzel, das von dort ausgehend bei den meisten Arten den gesamten Nestbau durchwachsen hatte. Die Nester des **Typs III b.** repräsentierten damit weitgehend den bei *Technomyrmex* vorgefundenen **Nesttyp II** (vgl. **Kapitel 3.3.4**, S. 68 ff.). Im Freiland waren diese beiden Nesttypen aus der Entfernung kaum zu unterscheiden. Lediglich die wesentlich kleineren Körpermaße und die bräunliche Färbung der *Crematogaster*-Arbeiterinnen sowie die insgesamt geringere räumliche Ausdehnung von deren Nestern (Nestbreite ( $\bar{x}$ ): *Crematogaster*: 2,3 cm, n = 82, *Technomyrmex*: 5 cm, n = 316) gaben erste Hinweise zur Identität der tatsächlichen Nestbewohner. Aufgrund der offensichtlichen Ähnlichkeiten der inneren Architektur, bei der Materialverwendung und bei der Substratwahl ist eine identische Konstruktionsabfolge beim Nestbau, wie sie bei *Technomyrmex* sp. 9 (**Kapitel 3.3.4.1**, S. 73) im Experiment ermittelt wurde, sehr wahrscheinlich. Demnach ist auch zu vermuten, dass sich die in den Nestern nachgewiesenen Pilze infolge einer speziellen Düngung durch die Ameisen ansiedelten und auf diese Weise die Nester stabilisierten und am Substrat fixierten (vgl. zur Herkunft der Pilze **Kapitel 3.3.4.3**, S. 81). Eingehende Analysen zum Nestbauverhalten konnten bei den *Crematogaster*-Arten mit **Nesttyp III** nicht durchgeführt werden, da diese Arten in den länger besuchten Hauptuntersuchungsgebieten (siehe **Kapitel 2.4**, S. 20) gar nicht und in den anderen Gebieten nur vereinzelt entdeckt wurden.

### 3.3.8.1 Experimente zum Bauverhalten

Für die Experimente zum Bauverhalten wurden stellvertretend für die oben dargestellten **Nesttypen I** und **II** die zwei Arten *Crematogaster* cf. *artifex* und *Crematogaster* sp. 24 ausgewählt. Beide Arten waren tag- und nachtaktiv, auffällig aggressiv, bildeten individuenreiche Kolonien und dominierten große Territorien. Insgesamt war die Spezies *C.* sp. 24 wesentlich seltener als *C.* cf. *artifex*. Im Gebiet des GFSC kamen beide Arten jedoch gemeinsam vor, teilweise auf benachbarten Nestbäumen. Mehrfach wurden Territorialkämpfe zwischen *C.* sp. 24 und *C.* cf. *artifex* um außerhalb der Nester gelegene Trophobiosestellen beobachtet. In der Regel etablierte sich nach Auseinandersetzungen, die bis zu drei Tage dauern konnten, ein etwa 2 m breites „Niemandland“ zwischen den Kolonien.

Beobachtungen während der Trockenzeit (Januar bis Mai) im Freiland deuteten schon frühzeitig darauf hin, dass insbesondere *C.* cf. *artifex* nur während der Nachtstunden und am frühen Morgen neue Nester anlegte oder vorhandene Nester ausbaute. *C.* sp. 24 zeigte ebenfalls in der Nacht die hauptsächliche Bauaktivität. Wenn es am Morgen geregnet hatte, baute diese Art aber auch vereinzelt bis zum Nachmittag. Da bei beiden Arten die im Bau befindlichen Nestanlagen besonders am Morgen vollständig befeuchtet waren, ist anzunehmen, dass das Vorhandensein von Wasser bzw. eine gewisse Grundfeuchtigkeit des Baumaterials einen Einfluss auf die Baubereitschaft haben muss. Bei der Auswertung von Nestbauten der anderen *Crematogaster*-Arten mit **Typ-I-** und **Typ-II-Nestern** und der Betrachtung von deren allgemeiner Biologie konnten sehr viele Ähnlichkeiten mit den hier im Detail untersuchten Vertretern festgestellt werden (vgl. **Tabelle 21**, S. 131 ff.). Es ist daher stark zu vermuten, dass auch die anderen Arten ein analoges Bauverhalten zeigen.

Die Entstehung von Nestern des **Typs I** wurde am Beispiel von *Crematogaster* cf. *artifex*<sup>13</sup> untersucht. Diese Art baute große, runde bis ellipsoide Kartonnester (**Abbildung 48**, S. 135). Es ist die wohl häufigste freinestbauende Art in West-Malaysia. Sie wurde in fast allen

<sup>13</sup> Die Erstbeschreibung von MAYR (1878) und der Bestimmungsschlüssel von BINGHAM (1903) wurden bereits in der Diplomarbeit (WEISSFLOG 1991) zur Artbestimmung von *Crematogaster* cf. *artifex* angewandt. Seitdem wurde der dort ermittelte Arname (*C.* cf. *artifex*) von verschiedenen Autoren ohne Prüfung in deren eigenen Arbeiten mehrfach zitiert und praktisch als Synonym für alle *Crematogaster* mit dem oben dargestellten Nesttyp I benutzt. Meine weiterführenden Untersuchungen haben mittlerweile gezeigt, dass es eine ganze Reihe morphologisch sehr ähnlicher Arten gibt, die sympatrisch vorkommen und auch ähnliche Nester bauen (siehe dazu auch MAYR 1878). Einige der von MAYR und BINGHAM aufgelisteten morphologischen Merkmale von *C. artifex* korrespondieren in der Tat ganz klar mit Merkmalen der in der vorliegenden Arbeit eingehend untersuchten *Crematogaster*-Art. Andere, besonders farbliche Merkmale sind nicht ganz eindeutig und erschweren eine definitive Artabgrenzung. Zur Verifizierung wurde zusätzlich die von MAYR gelieferte beschreibende Darstellung eines Nestes von *C. artifex* herangezogen. Diese brachte ebenfalls Hinweise, dass es sich bei der hier bearbeiteten Art zumindest um eine *C. artifex* sehr nahe stehende Spezies handeln muss. Eine eindeutige Klärung des Artnamens kann in diesem Fall jedoch nur durch den Abgleich mit dem Typenmaterial in der Sammlung des ZOOLOGISCHEN HOFKABINETTS in Wien erfolgen, was im Rahmen der vorliegenden Arbeit aber nicht möglich war. Aufgrund distinkter Merkmale (Pilosität, Form der Mandibeln, netzartige Skulpturierung auf Kopf und Thorax, Gestalt des Metanotums, Ausbildung und Länge von Dornen auf dem Metanotum), die ich bei allen 50 entdeckten *Crematogaster*-Arten vergleichend untersucht habe, behalte ich den vorläufig vergebenen Artnamen *Crematogaster* cf. *artifex* trotz der geschilderten Bedenken in der vorliegenden Dissertation bei.

untersuchten Sekundärhabitaten auf der Halbinsel und in Sumatra unterhalb 1000 m ü. NN entdeckt.

Die Nester waren meist kurz unter der Baumspitze an exponierten Punkten im Höhenbereich zwischen drei bis sieben Metern angesiedelt und vornehmlich an offenen, anthropogen beeinflussten Standorten zu finden. Selten stand eine der Nestpflanzen (im Gebiet GFSC auffällig oft *Piper aduncum*) im Schatten anderer Bäume. Die Nester waren dadurch sowohl der Sonneneinstrahlung als auch dem tropischen Regen ohne Schutz ausgesetzt. Im Inneren des Regenwaldes kam diese Art nicht vor. Da die Tiere ihr Fouragiergebiet im Allgemeinen großflächig auch über den Boden ausdehnten und man die Ameisenstraßen, die zum Nest führten, gut verfolgen kann, ist es unwahrscheinlich, dass eventuell hoch in den Baumwipfeln gelegene Nester von *C. cf. artifex* übersehen wurden. In einem Waldrandgebiet am GFSC konnten auf einer Fläche von 4500 m<sup>2</sup> neun Kolonien mit jeweils zwei bis 22 Nestbauten verschiedener Größen (min.: 3 cm x 2 cm, max.: 46 cm x 22 cm) abgegrenzt werden. Dazu kamen noch eine Vielzahl von Lauspavillons aus weniger kompaktem Kartonmaterial, die meist auf Seitenzweigen angelegt wurden. In den meisten Nestern fanden sich am Stamm der Nestpflanze saugende Trophobionten (Aleyrodidae, Coccidae), deren Honigtau die Hauptnahrung von *C. cf. artifex* bildete. Daneben wurden aber auch die verschiedensten Arthropoden gejagt, in das Nest transportiert und verzehrt. *C. cf. artifex* lagerte bei Bedarf auch Nahrung in den Nestkammern. Eine Versuchskolonie im Labor in Frankfurt wurde über längere Zeit reichlich mit Schaben (Blattidae) und Mehlwürmern (Tenebrionidae) gefüttert. Die in Stücke zerteilte Beute wurde sofort nach Bereitstellung von den Arbeiterinnen in das Nest getragen. Nach 14 Tagen konnte beobachtet werden, dass die Tiere mehr als normal üblich Abfälle aus dem Nest warfen. Die Analyse dieser Abfälle zeigte, dass neben Kutikularesten auch in großer Menge Fleisch entsorgt wurde, in dem sich eine Vielzahl von Nematoden befanden. Offensichtlich konnten die Larven das angebotene Futter nicht mehr bewältigen, woraufhin es aus Gründen der Nesthygiene von den Arbeiterinnen entfernt wurde.

Sämtliche Nestbauten einer Kolonie waren im Freiland über ausgedehnte Straßensysteme in der Vegetation und am Boden miteinander verbunden. Im größten entdeckten Nest wurden 75 000 Arbeiterinnen gezählt. Die einzige Königin konnte in der Regel im voluminösesten Nest entdeckt werden. Sie war immer im Zentrum der Nestkonstruktion in einer speziellen Königinnenkammer untergebracht, die sich dadurch auszeichnete, dass die Nestwände dort um ein Vielfaches stärker ausgebildet waren. In einigen Fällen waren die zu dieser Kammer führenden Gänge derart verkleinert, dass es der physogastrischen Königin aufgrund ihrer Größe unmöglich war die umgebenden Kammern zu erreichen. Einzelne koloniegründende Königinnen konnten trotz intensiver Suche danach nicht gefunden werden. Jedoch wurden in zwei Fällen kleinere Nester (10 cm x 5 cm, 12 cm x 4 cm) mit einer physogastrischen Königin im Nestzentrum entdeckt. Daraus könnte man ableiten, dass frisch begattete Weibchen in kleinere Nestbauten der eigenen Kolonien eindringen, sich mit den darin befindlichen Arbeiterinnen zusammenschließen und gemeinsam die erste Brut hochziehen (abhängige Koloniegründung durch Teilung). Das Vorkommen eines unabhängigen Koloniegründungsmodus bei *Crematogaster cf. artifex* ist dennoch nicht auszuschließen.

Die Nester wurden um einzelne Zweige, aber auch im Bereich von Astgabelungen angelegt. Im letzteren Fall wurden beide abzweigenden Äste in das fertige Nest integriert. Seitlich des jeweiligen Nestastes wachsende Zweige und auch frische Blätter oder entlang des Stammes wachsende Kletterpflanzen wurden von den Tieren in das Nestinnere eingebaut. In älteren Nestern waren solche inkorporierten Pflanzenteile immer abgestorben. Obwohl die aus organischen Materialien aufgebauten Nester von *C. cf. artifex* grundsätzlich beste Voraussetzungen für das Wachstum von Epiphyten boten (vgl. **Kapitel 3.3.3.4.1, Tabelle 9**, S. 54), konnten niemals lebende Pflanzen in den Nestern entdeckt werden ( $n \geq 1000$ ). Ebenso dienten die Nester nicht als Substrat für Pilze.

Wie in **Abbildung 48** (S. 135) und **Abbildung 53** (S. 150) dargestellt, bestand das Nestinnere aus vielen konzentrisch um den Mittelpunkt angeordneten Schichten, die ihrerseits in Kammern von unterschiedlicher Größe unterteilt waren (Länge: 0,5–1,8 cm,  $n = 400$ ). Innerhalb einer solchen Schicht waren die Kammern vertikal und horizontal über kurze Gänge miteinander verbunden. Horizontale Verbindungsgänge bestanden immer zu mindestens zwei anderen Kammern. In den Außenbereichen der Nester fungierte somit jede Nestkammer auch als Durchgangsraum. Die Ameisen gerieten folglich nicht in eine „Sackgasse“, sofern sie sich in einer Schicht des Nestes bewegten. Die angrenzenden Schichten waren über unregelmäßig verteilte Zwischengänge erreichbar. Die Kammern der inneren Lagen waren bis zu 10 mm hoch, nach außen hin wurden sie immer niedriger und erreichten in der äußersten Schicht nur noch eine maximale Höhe von 2 mm. Die Nestwände waren in der Regel nur 0,5 mm stark ( $n = 200$ ), die Wände der innersten Kammern konnten dagegen bis zu 0,6 cm dick sein (allerdings nur, wenn im Nest auch die Königin untergebracht war,  $n = 32$ ).

Auf der Außenseite des Nestes waren mehrere kleine Öffnungen verteilt, die aber normalerweise nicht als Ein- und Ausgänge benutzt wurden. Als Haupteingang nutzten die Tiere vielmehr einen ca. 2 mm hohen Spalt zwischen dem zentralen Ast und dem Nestkarton. Dieser Gang durchzog von unten nach oben den gesamten Nestbereich und diente als der hauptsächlichste Kommunikationsweg zwischen den einzelnen Schichten.

Die hellbraune Oberfläche des Nestes war sehr homogen und gleichmäßig gestaltet und bestand, genau wie die inneren Nestwände, zum überwiegenden Teil aus zerkauten langen pflanzlichen Fasern (Holzschnipsel und Grasteile mit einer max. Länge von 10 mm, Breite: 0,08 mm,  $n = 150$ ), die die Tiere mit einer nicht identifizierten körpereigenen Klebesubstanz versetzten. Das Material war von leichtem Gewicht und einzelne Nestpartien, die herausgetrennt wurden, konnten ohne großen Kraftaufwand zerrissen werden. Das Nestmaterial war damit in seiner Konsistenz ähnlich einem mittelfesten Papier. Deshalb und auch wegen der hellbraunen Färbung der Konstruktionen verdienen diese Nester durchaus die Bezeichnung Kartonnest. Festigkeit und Stabilität bekam die Gesamtkonstruktion durch das oben geschilderte „Wellpappenprinzip“ und die konzentrische Anordnung der einzelnen Kammern um einen im Mittelpunkt gelegenen Achsenstab.

Die Konstruktion von Nestern des **Typs II** wurde beispielhaft bei *Crematogaster* sp. 24 untersucht. Diese Art konnte in West-Malaysia, in Borneo und in Sumatra vornehmlich in Sekundärhabitaten entdeckt werden und baute die größten im Rahmen der vorliegenden Arbeit gefundenen Nester (max.: 114 cm x 42 cm) seitlich an Baumstämmen in Höhen zwischen 2,50 m bis 12 m (**Abbildung 49**, S. 136). In zwei Fällen konnten Nester dieser Art sogar an Telefonmasten in 5 m Höhe entdeckt werden. *C. sp. 24* bildete große Kolonien mit bis zu 12 freien Einzelnestern und einer Vielzahl von Lauspavillons an Zweigen und Blättern, die über ein weitreichendes Straßensystem miteinander verbunden waren. Mehrfach konnten Ansammlungen von Arbeiterinnen beobachtet werden, die sich in natürliche Hohlräume der Nestbäume zurückgezogen hatten und die Eingänge mit groben Holzschnipseln und Detritus verbauten. Im Inneren dieser Höhlungen waren jedoch keine Kartonstrukturen zu finden. Neben Honigtau von Cocciden und Pseudococciden nutzten die Tiere verschiedene Insekten als Nahrung. In einem Nest mit den Maßen 42 cm x 19 cm konnten 45 000 Arbeiterinnen gezählt werden. Die einzelne Königin konnte immer in dem ältesten (größten) Nestbau gefunden werden, eine spezielle Königinnenkammer besaßen Nester des **Typs II** nicht. Die innere Architektur zeigte einen schwammartigen Aufbau (**Abbildung 57**, S. 160). Es erfolgte keine Ausrichtung der Kammern um einen Mittelpunkt, ebenso war keine strikte Trennung zwischen einzelnen Schichten erkennbar. Die sich mehrfach verzweigenden Gänge, die das Nest horizontal und vertikal durchzogen, hatten eine maximale Größe von 0,5 cm x 0,5 cm. Die aus feinstem Material verschiedener Herkunft (Moose, Holzschnipsel, Rindenteile, Blatthaare, Sandkörner) aufgebauten Nestwände waren kompakt und fest; sie hatten eine Stärke von 1,5 mm (n = 50) und konnten nur mit erheblichem Kraftaufwand zerbrochen werden. Beidseitig waren die Nestmauern von einem dünnen Pilzmyzel überzogen, welches älteren Nestern eine charakteristische schwarze Färbung verlieh.

#### 3.3.8.1.1 Spezielle Methoden

Um die verschiedenen Schritte bei der Neukonstruktion eines Nestes beobachten zu können, wurden jeweils große Nester der beiden Spezies in der in **Kapitel 2.3.1** (S. 18) beschriebenen Weise gesammelt und danach die Arbeiterinnen (>40 000) mit Brut und Königin, aber ohne altes Nestmaterial in eine präparierte Metallwanne (150 cm x 120 cm x 30 cm) umgesetzt. Mit Hilfe eines Foliendaches war die Versuchsarena vor Regen geschützt. Zur Vermeidung einer eventuellen Überhitzung am Boden, welche die Ameisen insbesondere in der Zeit der Betäubung hätte gefährden können, wurde die Folie in etwa 1,50 m Höhe über der Arena angebracht und die Versuche immer erst gegen 17.00 Uhr begonnen. Zusätzlich stand den Tieren jeweils ein Bambusinternodium als Unterstand zur Verfügung. Die Flucht der Arbeiterinnen wurde mit Klebeleim verhindert. Über eine Konstruktion aus ca. 2 m langen Ästen hatten die Tiere Zugang auf einen 3 m hohen Nestbaum (*Piper aduncum* oder *Ficus* sp.).

Um den Einfluss der Trophobionten auf die Nestbauaktivität abschätzen zu können, wurden diese zu Anfang von den Versuchspflanzen entfernt. Später wurden Cocciden und Pseudococciden von Blättern und Zweigen im Freiland gesammelt und den jeweiligen

Versuchskolonien auf den Pflanzen angeboten. Als Nahrung standen Honiglösung und Wasser, die für spezielle Experimente mit Lebensmittelfarben eingefärbt wurden, und Arthropodenfleisch zur Verfügung. Nach 24 Std. wurde in der Versuchsarena zunächst trockener, Lignin-freier Zellstoff als potentiell Baumaterial angeboten, später kamen verschiedene andere Materialien hinzu. Die Beobachtungen zum Nestbauverhalten wurden bei jeder der beiden experimentell bearbeiteten *Crematogaster*-Arten an zehn Versuchskolonien phasenweise über bis zu sieben Woche durchgeführt und mit Foto- bzw. Videokamera dokumentiert. Zusätzlich stand an den natürlichen Standorten in den Untersuchungsgebieten am GFSC und den Genting Highlands eine Vielzahl von Nestbauten über drei Jahre unter Beobachtung. Vier Kolonien von *C. cf. artifex* wurden darüber hinaus für mehrere Jahre im Labor in Frankfurt gehalten und experimentell manipuliert. Die Betrachtungen zum Bauverhalten gestalteten sich bei den individuenreichen Kolonien von *C. cf. artifex* und *C. sp. 24* sehr schwierig, da die große Anzahl der am Nestbau beteiligten Arbeiterinnen verhinderte, dass die Verhaltensmuster von Einzeltieren im Detail aufgelöst werden konnten. Selbst die Markierung einzelner Individuen mit Farbtupfern auf dem Gaster konnte bei der riesigen Anzahl von Arbeiterinnen die längere Beobachtung einzelner Individuen nicht gewährleisten.

### 3.3.8.2 *Crematogaster cf. artifex* (Nesttyp I)

#### 3.3.8.2.1 Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität

Nachdem die Tiere aus der Narkose erwacht waren (vgl. **Methodenkapitel 2.3.1**, S. 18), transportierten sie zunächst bei allen zehn Versuchsansätzen die Brut in die angebotenen Bambusinternodien am Boden der Versuchsarenen. Bereits in der folgenden Nacht nach Beginn der ersten Versuchsreihe fouragierten sehr viele Arbeiterinnen (ca. 20 000) auf der Pflanze. Diese hohe Aktivität zeigten die Tiere fortan über 24 Std., jedoch kam es in den folgenden drei Tagen zunächst nicht zum Bauen eines neuen Nestes. Da im Freiland bereits beobachtet werden konnte, dass die Wände frisch gebauter Nestbauten von *C. cf. artifex* stark befeuchtet waren, wurden als nächstes der angebotene Zellstoff und die Versuchspflanze mit Wasser besprüht. Daraufhin sammelten die Tiere zwar das Baumaterial, allerdings nur, um den Eingang des Bambusinternodiums zu verkleinern. Innerhalb der darauffolgenden 14 Tage wurde mehrmals täglich der Zellstoff gewässert und ab dem achten Tag nach Versuchsbeginn zusätzlich eine wassergefüllte Schale, frisches und vertrocknetes Gras, frische und verfaulte Zweige von *Piper aduncum*, Moos, Sand und ein Pflanztopf, gefüllt mit feuchter Erde, angeboten. Auch die Bereitstellung dieser zusätzlichen potentiellen Baumaterialien und mehrfach einsetzender Regen, der die Versuchspflanze zusätzlich befeuchtete, führten nicht zum Bau von Nestern auf der Pflanze. Vielmehr begannen die Arbeiterinnen erstaunlicherweise damit, in der angebotenen Erde Gänge zu graben und Teile der Brut dorthin zu transportieren. Am 18. Tag wurde dann der Boden der Versuchsarena langsam mit Wasser geflutet und außerdem weitere Äste angelegt, damit die Tiere über die Pflanze einen direkten Zugang zu den angebotenen Materialien hatten. Daraufhin begannen die Arbeiterinnen von *C. cf. artifex* an vier Stellen auf

dem *Piper aduncum* mit dem Bau neuer Nester. Zu diesem Zeitpunkt befanden sich noch keine Trophobionten auf der Versuchspflanze, was darauf hindeutet, dass deren Anwesenheit keinen Einfluss auf das Auslösen von Bauaktivität von *C. cf. artifex* hatte. Aufgrund dieser Beobachtungen wurde bei den nachfolgenden Versuchen spätestens am zweiten Tag die Versuchsarena geflutet, was jedes Mal ein Ausweichen der Ameisen auf die Pflanze zur Folge hatte. Bei allen Versuchen konnte danach Bauverhalten beobachtet werden. Möglicherweise ist der entscheidende Auslöser für die Konstruktion arborikoler Nestbauten bei dieser *Crematogaster*-Art – neben dem Vorhandensein geeigneter Baumaterialien und einer gewissen Grundfeuchtigkeit – das Ausweichen vor den in tropischen Gebieten häufig auftretenden Wassermassen am Boden.

#### 3.3.8.2.2 Die Konstruktion eines neuen Nestes

Den Tieren wurde in den weiteren Versuchen ausschließlich leicht befeuchteter Lignin-freier Zellstoff angeboten. Gleich in der folgenden Nacht begannen bis zu ca. 30 000 Arbeiterinnen, an mehreren Stellen neue Nester anzulegen. Teile des Zellstoffs wurden mit den Mandibeln herausgelöst, auf die Pflanzen getragen (**Abbildung 51 a.**, S. 148) und in Bereichen von Astgabeln zunächst eine etwa 3 mm hohe, kreisförmige Mauer angelegt (**Abbildung 52 a.**, S. 149, & **Abbildung 53 a.**, S. 150). Neu hinzukommendes Material wurde von der jeweiligen Transporteurin auf die bestehende Mauer gesetzt und mit den Mandibeln zu langen schmalen Komponenten ausgezogen (**Abbildung 51 c.**). Die Materialien wurden dabei nicht parallel zur Baukante eingearbeitet, was eine sukzessive Erhöhung der Mauer jeweils um die Faserbreite bedeutet hätte. Wie in **Abbildung 53 b.** (S. 150) dargestellt, legten die Tiere stattdessen die länglich ausgezogenen Zellstoffkomponenten etwa in einem Winkel von 15° bis 30° zur bestehenden Baukante (bzw. zu Beginn zur Astoberfläche) an. In der Gesamtheit wurde auf diese Weise ein Stützgerüst aus langfaserigen Einzelkomponenten konstruiert (**Abbildung 51 d.**, S. 148). Die Stärke dieses Gerüsts aus den vorbearbeiteten Materialien entsprach bereits der späteren Nestwandstärke (0,5–1 mm). Innerhalb von 2 Std. entstand eine erste Kammer, die den Nestast etwa zur Hälfte umhüllte (**Abbildung 52 b.**, S. 149). Auf derselben Höhe wurden jeweils seitlich davon die zweite und die dritte Kammer angelegt; damit umhüllte die noch lückenhafte Stützkonstruktion den Ast bereits vollständig (**Abbildung 53 a.**, S. 150).

Durch die in unterschiedlichen Richtungen und Winkeln relativ zur Baukante angebrachten Materialien wiesen die Nestwände zunächst noch bis zu 3 mm große Zwischenräume auf, die nun von vielen Arbeiterinnen geschlossen wurden (**Abbildung 51 d.**, S. 148). Mit den Mandibeln wurden dazu benachbarte Zellstoffteile zusammengezogen und mit zusätzlich herbeigeschafftem Zellstoff selbst kleinste Lücken geschlossen. Das Material wurde dabei nicht gequetscht oder auffibrilliert und bekam niemals eine breiige Konsistenz. Im nächsten Arbeitsschritt waren mehrere tausend Arbeiterinnen damit beschäftigt, die Fläche sowohl innen als auch außen auf charakteristische Weise zu bearbeiten.

Dabei wurde die Mundöffnung bei fast geschlossenen Mandibeln der Oberfläche genähert (**Abbildung 51 e.**, S. 148). Die Auswertung der Videoaufnahmen zeigte, dass die

Arbeiterinnen dann durch das Öffnen der Oberkiefer die Nestfläche mit den Außenleisten der Mundwerkzeuge glatt strichen. Darüber hinaus drückten sie dabei die Mundöffnung vollständig auf die Oberfläche und beschmierten das Material mit einem kaum sichtbaren Flüssigkeitsfilm (**Abbildung 51 e. & f.**). Mit dieser Arbeit waren bis zu ca. 20 000 Arbeiterinnen gleichzeitig sowohl auf den Außen- als auch an den Innenflächen der Kammern beschäftigt. Auf diese Art bekamen die Nestwände nach und nach eine glatte, homogene Oberfläche, die vollständig aus zerfasertem Zellstoff bestand und während der Bearbeitung sehr feucht war. Im Folgenden wurden um die zuerst entstandene dreizellige Ummantelung des Nestastes sukzessive schmaler werdende Zellen in Schichten angebaut (**Abbildung 53 a.**, S. 150). Dies geschah in der Form, dass auf der bis dahin einheitlichen Nestoberfläche an einer Stelle nach dem oben beschriebenen Verfahren („Stützgerüst“) eine einzelne Kammer aufgesetzt wurde. Daran schlossen sich auf der gleichen Ebene weitere Kammern an, bis nach und nach eine einheitliche dreidimensionale Kugel von aneinander grenzenden Kammern mit einer geschlossenen, homogenen Oberfläche entstand.

Die rasterelektronische Betrachtung getrockneter Materialproben lieferte keinen Hinweis auf die Verwendung von zusätzlichen hyalinen Klebesubstanzen<sup>14</sup> (**Abbildung 52 e. & f.**, S. 149). Auffällig war, dass die Ansatzstellen neuer Kammerwände in den verschiedenen Nestschichten niemals in einer Flucht lagen, sie waren vielmehr von Schicht zu Schicht seitlich versetzt angebracht (vgl. z. B. **Abbildung 53 a.**, Zelle 4, S. 150). Dadurch ähnelte der innere Aufbau in seiner Struktur einer doppelseitigen mehrlagigen Wellpappe. Wellpappe ist eine stabile Leichtbaukonstruktion, ihre Stabilität ergibt sich aus der Formsteifigkeit durch die gebildeten Papierzellen und durch die Anzahl der übereinander liegenden Schichten. Dieses Prinzip verleiht den Nestkonstruktionen von *C. cf. artifex* eine besonders hohe Stabilität gegen mechanische Einwirkungen, die durch den mittig gelegenen Achsenstab noch erhöht wird. Die einzelnen Phasen der Nestentwicklung sind in **Abbildung 54** (S. 154) zusammenfassend dargestellt.

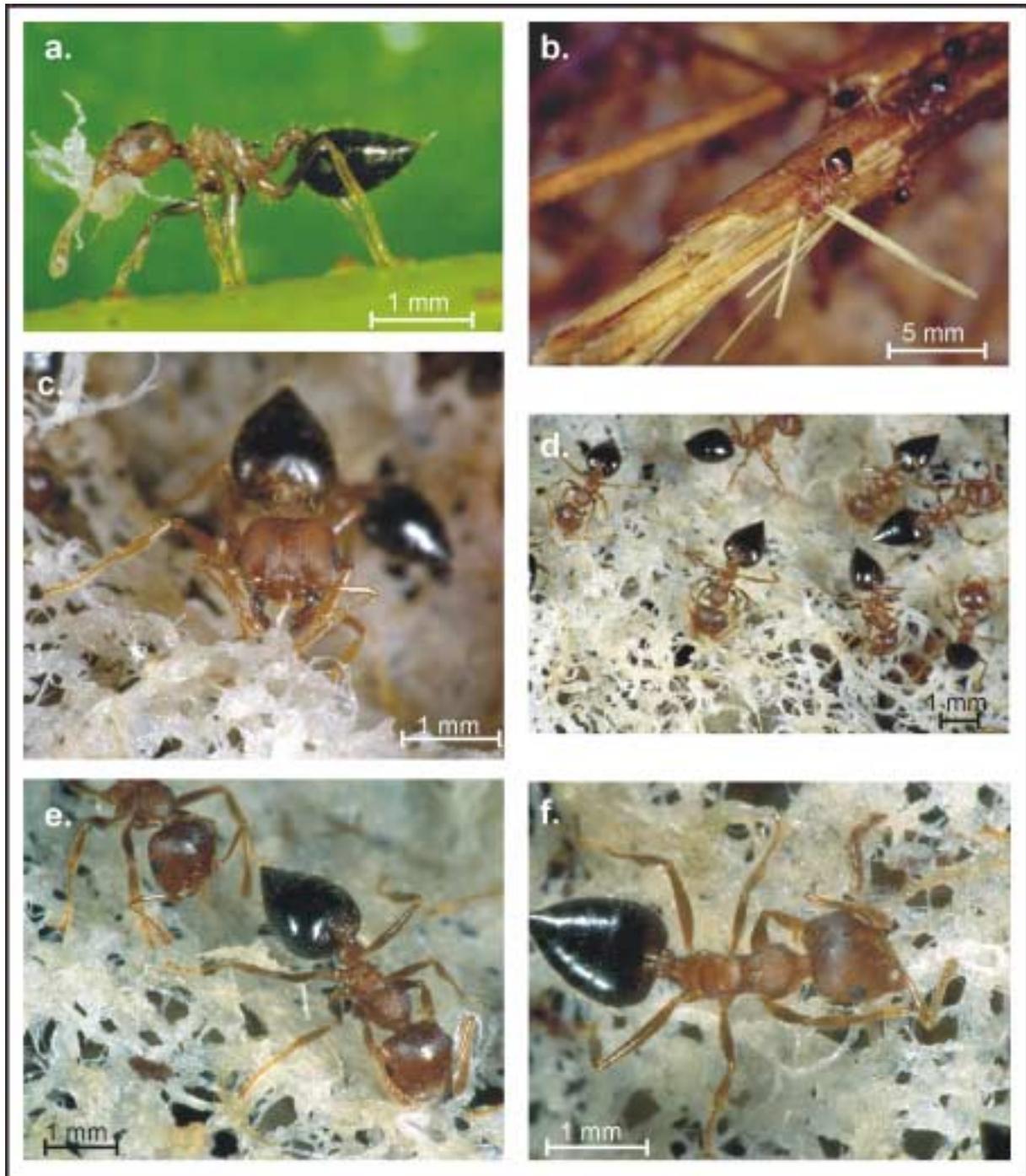
Am Morgen (7.00 Uhr) stellten die Tiere die Bautätigkeit ein. Bis zu diesem Zeitpunkt bestanden vier neu gebaute Nester aus bis zu drei Kammerschichten. Die während der Bauphase stark befeuchteten und fragilen Nestoberflächen konnte man durch Berührung leicht zerstören. Dagegen waren sie etwa eine Stunde nach Sonnenaufgang vollständig getrocknet und zeigten eine feste und weitgehend stabile Oberfläche.

Es sollte deshalb die Herkunft der über die Mundöffnung zugesetzten Flüssigkeit geklärt werden. Dazu wurde am folgenden Abend das in der Versucharena bereitgestellte Wasser mit roter Farbe gefärbt. Die Arbeiterinnen hatten Zugang nur zu zwei frisch gebauten Nestern. Um 20.30 Uhr setzte bei der beobachteten Kolonie wieder starke Bautätigkeit ein und kurz darauf wurden trinkende Arbeiterinnen am Wassergefäß beobachtet.

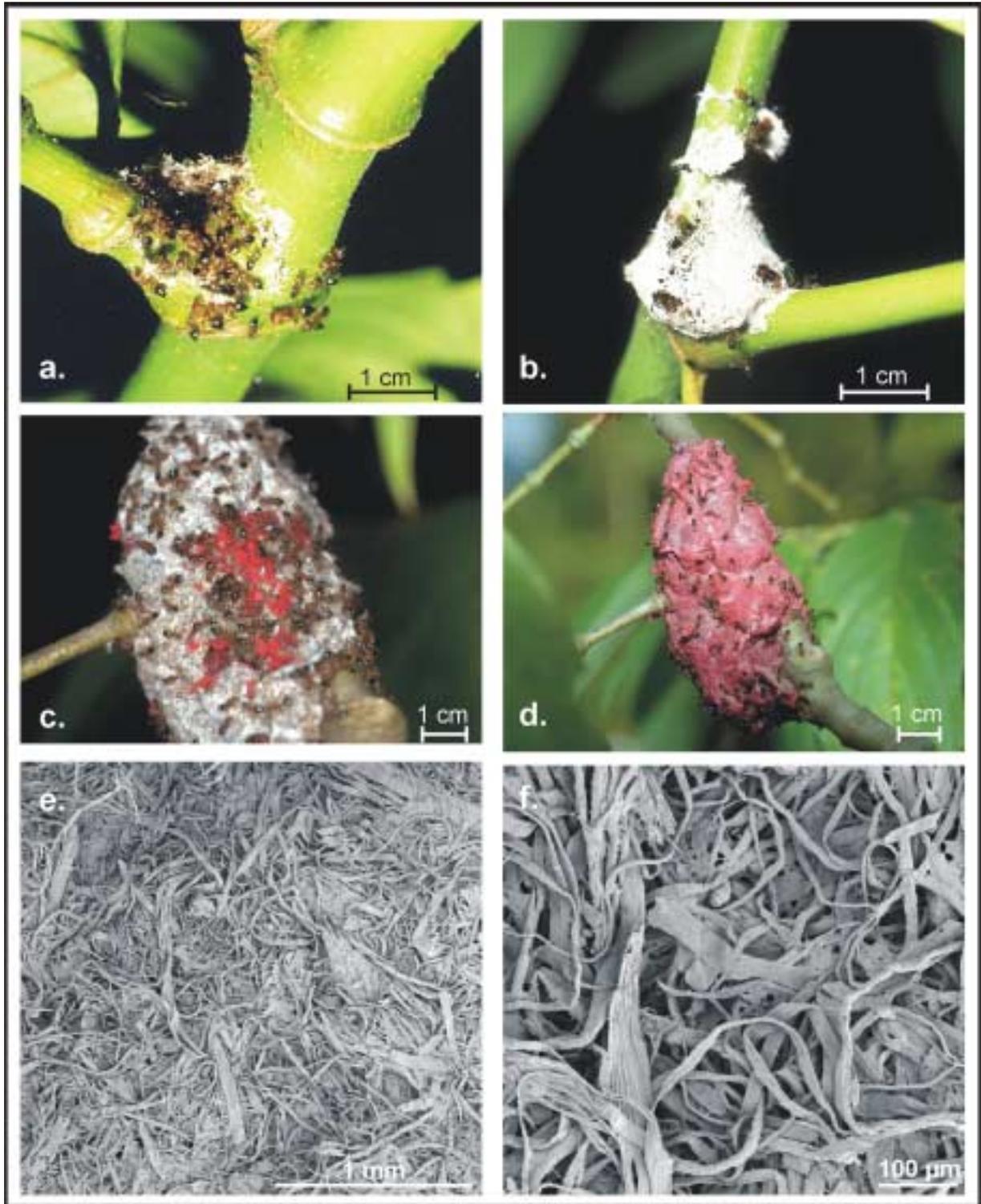
---

<sup>14</sup> Bei den Papiernestern mancher sozialer Faltenwespen tritt das erhärtete Sekret aus der Labialdrüse der Tiere, das die Pflanzenfasern verklebt, zwischen den Fasern als hyaline, transparente Kitthaut bereits lichtmikroskopisch deutlich in Erscheinung (z. B. SCHREMMER et al. 1985). Bei eigenen rasterelektronischen Untersuchungen von Nestmaterial der mitteleuropäischen Feldwespe *Polistes dominulus* (Vespidae) waren ebenfalls größere Kittschollen zwischen den Fasern erkennbar.

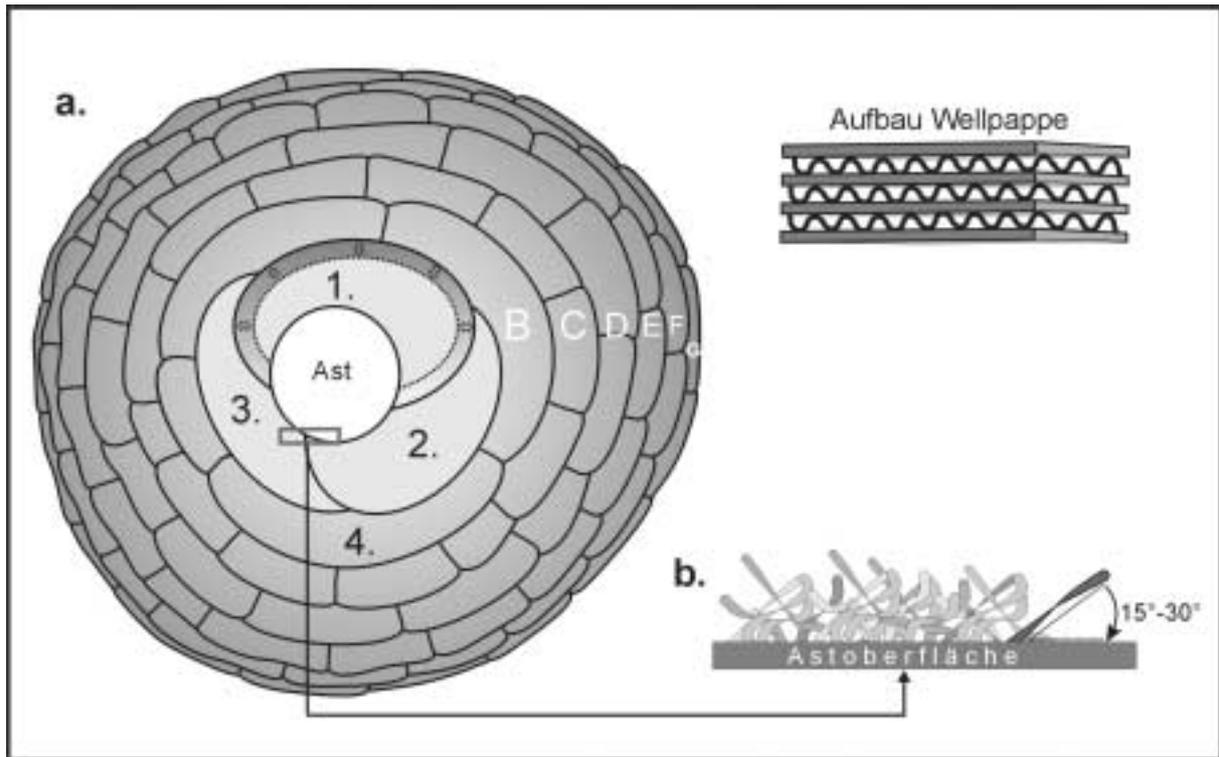
Bereits um 22.00 Uhr waren erste rot gefärbte Flecken auf beiden Nestern zu sehen. Am nächsten Morgen waren die Nestbauten fast vollständig mit roter Farbe eingefärbt (**Abbildung 52 c. & d.**, S. 149). Nur an den zuletzt bearbeiteten Baukanten blieb ein 2 mm breiter Kranz aus ungefärbten weißen Zellstoffkomponenten erhalten. Der Wechsel von roter Farbe auf grün gefärbtes Wasser in der nächsten Nacht – bei Zugang zu allen vier neuen Nestern – zeigte das gleiche Ergebnis. Kurz nach Bereitstellung des gefärbten Wassers waren deutliche grüne Flecken auf zwei Nestern sichtbar; frische rote Farbe kam bei diesen Nestern nicht mehr hinzu. Es wurde also Wasser aufgenommen, zum Nestbau transportiert und während der Oberflächenbearbeitung flächig auf das zu verarbeitende Material aufgetragen. Im Falle einer vorherigen Darmassage hätten auch am zweiten Versuchstag zumindest teilweise rote Flecken auf dem Nestmaterial sichtbar sein müssen. Da darüber hinaus ein Auftupfen des Gasters niemals beobachtet werden konnte (Aufzeichnungszeit Video insgesamt 720 Min.), kann die Möglichkeit einer Zugabe von Flüssigkeit aus dem Rektum ausgeschlossen werden.



**Abbildung 51:** Nestbauverhalten von *Crematogaster cf. artifex*. **a.)** Der angebotene Zellstoff wurde aus dem Verband gelöst und auf die Versuchspflanzen transportiert. **b.)** Im natürlichen Habitat sammelten die Tiere bis zu 3 cm lange Fasern von am Boden liegenden Grashalmen und totem Holz. Die Arbeiterinnen lösten dazu rückwärts laufend schmale Stücke heraus und bissen schließlich das Materialteil am Ende ab. **c.)** Der im Experiment verwendete kompakte Zellstoff wurde aufeinander geschichtet, mit den Mandibeln zu langen schmalen Komponenten ausgezogen und daraus eine Art Stützgerüst konstruiert. **d.)** Die verbleibenden Zwischenräume wurden danach von einer Vielzahl von Arbeiterinnen unter Verwendung weiterer Zellstoffkomponenten verschlossen. **e. & f.)** Zuletzt wurde bei fast geschlossenen Mandibeln die Mundöffnung der Oberfläche genähert und dann durch Öffnen der Oberkiefer die Nestfläche mit der Außenleiste der Mundwerkzeuge glatt gestrichen. Gleichzeitig benetzten die Tiere dabei mit winzigen Flüssigkeitströpfchen das Material. Auf diese Weise entstand eine homogene Nestoberfläche.



**Abbildung 52:** Entwicklung und Oberflächenbeschaffenheit von frisch gebauten Nestern bei *Crematogaster cf. artifex*. **a.)** Zu Beginn legten die Arbeiterinnen kreisförmige Mauern im Bereich von Astgabelungen an. **b.)** Aus den sukzessive erhöhten Mauern entstand eine erste geschlossene Kammer, die den Nestast zur Hälfte umfasste. **c. & d.)** Zur besseren Materialverarbeitung wurde von den Tieren das rot gefärbte Wasser geschluckt und in der zweiten Phase der Bearbeitung auf die Nester aufgetragen. **e. & f.)** REM-Aufnahme von Materialproben neuer Nestbauten, die ausschließlich aus Zellstoff hergestellt wurden.



**Abbildung 53:** Nestentwicklung und Materialverarbeitung bei *Crematogaster cf. artifex* a.) Querschnitt durch ein Nest, aufgebaut nach dem „Wellpappenprinzip“, und chronologische Reihenfolge (1.–3.; B.–G.) der Nestentwicklung. Die Seitenmauern von neuen Zellen wurden von den Tieren immer seitlich versetzt zu den darunter liegenden Zellen angelegt (siehe z. B. Zelle 4.) Dadurch erhielt die Konstruktion eine besonders hohe Stabilität gegen mechanische Einwirkungen, die durch den mittig gelegenen Achsenstab noch erhöht wurde. Spätestens mit der dritten angelegten Zelle war der Nestast in das Innere der Konstruktion integriert. Die ersten Kammern (1.–3.) dienten in älteren Nestern als Königinnenkammern und hatten dann deutlich verstärkte Nestwände (⇔). Die Höhe der nach außen folgenden Schichten (B.–G.), die ihrerseits in verschiedenen große Kammern unterteilt waren, nahm kontinuierlich ab. Während beispielsweise die Zellen der Schicht B. etwa 1 cm hoch waren, erreichten die äußeren Schichten (F. & G.) maximal 2 mm Höhe. In älteren Nestern konnten bis zu 24 aufeinander folgende Kammerringe gezählt werden. b.) Langfaserige Materialteile wurden nicht parallel, sondern jeweils in verschiedenen Richtungen im Winkelabstand von 15°–30° zur Astoberfläche (Baukante) angesetzt. Dadurch entstand zunächst ein engmaschiges, aber noch lückenhaftes Stützgerüst, dessen Zwischenräume später auf charakteristische Weise von den Tieren verschlossen wurden.

### 3.3.8.2.3 Materialeigenschaften

Naturnester setzten sich in überwiegendem Maße aus vergleichsweise sehr langen und kaum gequetschten Pflanzenfasern (Breite der Fasern  $\bar{x} = 0,1$  mm, Länge:  $\bar{x} = 2,4$  cm,  $n = 92$ ) sowie zu einem geringeren Anteil aus holzigen Komponenten zusammen (**Abbildung 48**, S. 135). Im Freiland bestanden frisch gebaute Nester oder Anbauten an bestehende Nester zu Anfang ausschließlich aus solch langen Fasern und zeigten noch große Lücken in der Oberfläche. Die Tiere wurden im natürlichen Habitat beobachtet, wie sie lange Fasern (bis zu 3 cm Länge) von am Boden liegenden vertrockneten Grashalmen und totem Holz in charakteristischer Weise sammelten (vgl. **Abbildung 51 b.**, S. 148). Dazu wurden an Bruchstellen einzelne Fasern herausgehobelt, bis sie mit den Mandibeln zu fassen waren. Die Arbeiterinnen lösten nach und nach rückwärts laufend etwa 2–3 cm lange schmale Stücke heraus und bissen schließlich das Materialteil am Ende ab. Die im anfänglichen Stützgerüst verbleibenden Zwischenräume wurden später mit kleinen Materialteilen

geschlossen, die die Tiere von am Boden liegendem totem Holz abschabten (im Experiment z. B. von einer Sperrholzplatte).

Nach heftigem Regen waren die exponiert angelegten Nester zumindest in den äußeren Schichten stark durchnässt und konnten leicht beschädigt werden. Im trockenen Zustand war die pappeähnliche Oberfläche dagegen fest. Zur Prüfung der wasserabweisenden Eigenschaften von Naturnestern und im Experiment verwendeten Nestmaterials wurde mit einer Pipette jeweils ein gleich großer Wassertropfen auf die Proben gegeben und die Zeit gestoppt, die der Tropfen benötigte, um in das Material einzudringen ( $n = 35$ ). Als Kontrolle diente ein Blatt Lignin-freien Zellstoffs (3 mm). Bei der Kontrolle zerliefen die Tropfen sofort und waren nach drei Sekunden völlig eingesogen. Bei dem Labornest und bei dem natürlichen Nest blieben die Tropfen an der Oberfläche haften. Nach ca. 80 Sek. ( $s = 12,03$ ) war etwa die Hälfte der Flüssigkeit einzelner Tropfen aufgesogen. Ein dicker Flüssigkeitsfilm blieb jedoch innerhalb der nächsten zehn Minuten sichtbar und verschwand erst nach 15 Minuten.

**Tabelle 22:** Klebetest mit Nestmaterial von *Crematogaster cf. artifex*. Die mit Flüssigkeiten aus frisch verbautem Material benetzten Papierquadrate hafteten bei allen Versuchen mindestens 120 Min. und konnten mit verschiedenen Gewichten für längere Zeit belastet werden (min.= 20 g, max.= 150 g,  $\bar{x} = 54$  g). Dagegen fielen die Wasserproben der Kontrollen meist schon frühzeitig selbst ohne Gewichte ab. Spätestens beim Versuch, das erste Gewicht (2 g) anzuhängen, hielten die Kontrollproben nicht mehr am Objektträger.

| Test Nr. | Flüssigkeit aus Nestmaterial |                         |                         | Regenwasser              |                         |                         |
|----------|------------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|
|          | Zeit ohne Gewicht (Min.)     | angehängtes Gewicht (g) | Zeit mit Gewicht (Std.) | Zeit ohne Gewicht (Min.) | angehängtes Gewicht (g) | Zeit mit Gewicht (Min.) |
| 1        | 120                          | 20                      | 120                     | 15                       | –                       | –                       |
| 2        | 120                          | 30                      | 120                     | 120                      | –                       | –                       |
| 3        | 120                          | 30                      | 120                     | 20                       | –                       | –                       |
| 4        | 120                          | 40                      | 120                     | 20                       | –                       | –                       |
| 5        | 120                          | 150                     | 120                     | 10                       | –                       | –                       |
| 6        | 120                          | 60                      | 120                     | 30                       | –                       | –                       |
| 7        | 120                          | 50                      | 120                     | 60                       | –                       | –                       |
| 8        | 120                          | 60                      | 120                     | 50                       | –                       | –                       |
| 9        | 120                          | 50                      | 120                     | 120                      | –                       | –                       |
| 10       | 120                          | 50                      | 120                     | 10                       | –                       | –                       |

In weiteren Tests sollte geklärt werden, ob von den Arbeiterinnen neben Wasser zusätzliche Substanzen in das Nestmaterial eingebracht werden. Die Experimente zu den Adhäsionsqualitäten (vgl. **Kapitel 2.2.4.1**, S. 16) von frisch verbauten Materialien zeigten, dass bearbeiteter Zellstoff weit bessere Klebeeigenschaften aufwies als die feuchten unbearbeiteten Kontrollen (**Tabelle 22**, S. 151). In allen Tests mit Flüssigkeit aus frisch verbautem, Lignin-freiem Zellstoff hielten die angehängten Papierquadrate ohne Gewichte für mindestens 120 Min.. Die verschiedenen Lasten, die auch nach einer maximalen Versuchszeit von 5 Tagen (= 120 Std.) noch an der Objektträgerfläche hafteten, variierten zwischen 10 g und 60 g. In einem Fall konnte die 0,5 cm x 0,5 cm große Papierfläche mit 150 g belastet werden. Bei zusätzlichen 10 g fiel die Prüfkonstruktion herunter.

Daraus war zu schließen, dass während der Konstruktionsphasen eine (mehrere?) zusätzliche Substanz(en) in die Nester eingebracht wurden. Daraufhin wurde mit Dextrostix auf Zucker und mit Albustix sowie Ninhydrin (Sprühreagenz) auf Eiweiße im Material getestet (**Kapitel 2.2.4**, S. 15). Die mehrfach durchgeführten Tests verliefen alle negativ, von *Crematogaster* cf. *artifex* wurden also weder Glucose noch Aminosäuren (Eiweiße) eingearbeitet<sup>15</sup>.

Die zusätzlich eingebrachte Klebesubstanz ermöglicht es den Tieren offensichtlich, ihre weitgehend ungeschützten Nester dauerhaft an Ästen und Zweigen zu befestigen und in gewissem Maße wasserabweisend und haltbar gegen Witterungseinflüsse zu machen. Eine vergleichbare Nestposition wurde im Verlaufe der vorliegenden Untersuchung nur noch bei den in Ameisengärten lebenden Arten *Camponotus* (*M.*) sp. 1 (**Kapitel 3.3.3**, S. 48) sowie zwei weiteren *Crematogaster*-Arten (*C.* sp. 1, *C.* sp. 42, **Tabelle 21**, S. 131 ff.) gefunden. Im Gegensatz zu diesen waren die Konstruktionen von *C.* cf. *artifex* jedoch nie von stabilisierenden Epiphyten besiedelt. Da das natürliche Material der Nester sich grundsätzlich als geeignetes Substrat für das Wachstum von Epiphyten erwiesen hatte (vgl. **Kapitel 3.3.3.4.1**, **Tabelle 9**, S. 54), stellte sich die Frage, ob die Tiere eine Ansiedelung von Epiphyten aktiv verhindern können. Dazu wurden den Arbeiterinnen von *C.* cf. *artifex* im Experiment Samen verschiedenster Pflanzen und andere frische Pflanzenteile (Gras, Blätter) direkt auf ältere Nester gelegt. Es wurde beobachtet, wie die Arbeiterinnen auf die verschiedenen Angebote reagierten. Aus **Tabelle 23** (S. 152) gehen die eindeutigen Ergebnisse der Versuche mit verschiedenen pflanzlichen Gegenständen als prozentuale Verteilung hervor.

**Tabelle 23:** *Crematogaster* cf. *artifex*. Eintrageversuche mit verschiedenen Pflanzenteilen. Getestet wurden neben Gras- und Blattstücken unterschiedliche Pflanzensamen, die zur Zeit der Tests verfügbar waren und größtenteils vom Forest Research Institute of Malaysia (FRIM) stammten (vgl. dazu **Kapitel 3.3.3.4.3**, S. 56). Alle Versuche wurden zwischen 8.00 Uhr und 12.00 Uhr durchgeführt. Zum besseren Aussortieren verworfener Gegenstände waren unter den Nestern in 1 m Höhe weiße Stofftücher (2 m x 2 m) gespannt. Jeweils fünf gleiche Objekte wurden zur selben Zeit auf Nestern platziert. Jede Probe wurde zehnmal getestet. Um zu verhindern, dass die Gegenstände vom Wind verweht bzw. durch Bewegungen des Nestastes herunterfielen, wurden sie leicht mit der Pinzette in die Nestoberfläche gedrückt. Als Beginn der Versuchsperiode wurde der Zeitpunkt gewählt, an dem die erste Ameise auf die Gegenstände stieß (da die Nester alle bewohnt waren, dauerte das selten länger als 2 Min.), von da an wurde 30 Min. lang das Verhalten der Tiere protokolliert. Nach 3 Std. wurden die Nester und die aufgespannten Stofftücher auf die Gegenstände kontrolliert und die verworfenen Objekte gesammelt und gezählt.

| Versuchsobjekt<br>– Pflanzenart –                                | <i>Crematogaster</i> cf. <i>artifex</i> |           |
|--|---|-----------|
|  | eingetragen                             | verworfen |
| frische Samen von<br><i>Hoya elliptica</i> Hook (Asclepiadaceae) | –                                       | 100 %     |
| getrocknete Samen von<br><i>Hoya elliptica</i>                   | –                                       | 100 %     |
| <i>Dischidia nummularia</i> Blume (Asclepiadaceae)               | –                                       | 100 %     |
| <i>Neonauclea</i> sp. Merrill (Rubiaceae)                        | –                                       | 100 %     |
| <i>Helianthus annuus</i> Linn. (Compositae)                      | –                                       | 100 %     |
| <i>Ageratum conyzoides</i> Sieber, ex. Streud. (Compositae)      | –                                       | 100 %     |
| frische Blattteile von <i>Piper aduncum</i> (Piperaceae)         | –                                       | 90 %      |
| frisches Gras (0,2–3 cm)   | –                                       | 80 %      |

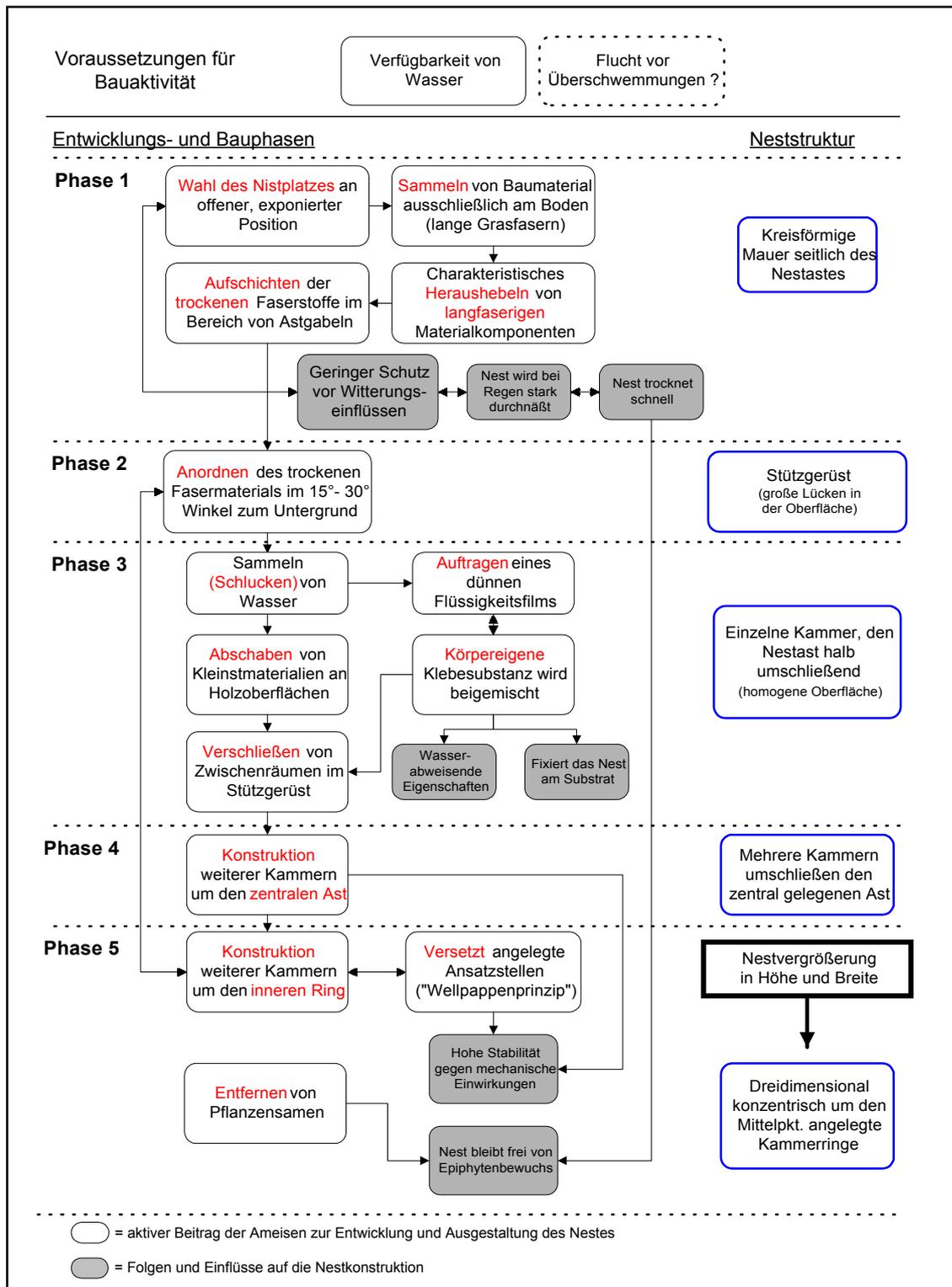
<sup>15</sup> Eine im Rahmen des DFG-Schwerpunkt-Programms „Mechanismen der Aufrechterhaltung tropischer Diversität“ angedachte weitergehende Analyse der Materialien im Labor von PROF. G. GOTTSBERGER (Universität Ulm) konnte aus finanziellen Gründen nicht verwirklicht werden.

Bis auf zwei längere Grasfasern und ein größeres Blattfragment (>2,5 cm) wurden alle aufgelegten Gegenstände systematisch von der Nestoberfläche entfernt. Eine Reaktion der Ameisen gegen die Objekte war bei allen Versuchen innerhalb von max. 5 Min. zu beobachten. Signifikante Verhaltensunterschiede gegen die verschiedenen Pflanzenteile waren nicht erkennbar. Während der Beobachtungszeit wurden mindestens 80 % der Gegenstände aktiv vom Nest entfernt und nach 3 Std. konnten keine Versuchsobjekte mehr auf dem Nest festgestellt werden.

Zusätzlich auf einem Ast in 10 cm Entfernung zum Nesteingang angebotene Samen (n = 5, 8 Versuche) der Ameisenpflanze *Hoya elliptica* (Asclepiadaceae) wurden zu 60 % aktiv von der Pflanze entfernt, die restlichen Samen wurden ignoriert, obwohl ständig Arbeiterinnen die Stelle passierten. Kein einziger *Hoya*-Same wurde von den Arbeiterinnen in das Nest transportiert. Die Ergebnisse zeigen, dass *C. cf. artifex* aktiv die Ansiedelung von Pflanzen in den Nestern verhinderte. Dafür sprach auch die eingangs erwähnte Beobachtung, dass beim Bau eingebettete Kletterpflanzen am Stamm des Nestbaumes nach einiger Zeit abgestorben waren.

In einem abschließenden Langzeitversuch wurde in zehn bewohnte Nester im natürlichen Habitat jeweils eine epiphytische *Hoya elliptica* (Asclepiadaceae) eingepflanzt. Dazu wurde mit einem Messer eine Nestportion (6 cm tief, 2 cm breit) ausgeschnitten und die vorher frisch gesammelten feuchten Epiphyten mit den Wurzeln und anhaftender Erde eingesetzt. Zusätzlich wurden die Pflanzen mit einer Schnur am Nest befestigt, so dass das Herunterfallen verhindert wurde. Es zeigte sich, dass alle ein Jahr später kontrollierten Pflanzen abgestorben waren, man fand lediglich vertrocknete blattlose Triebe auf den Nestern. Die Nestbauten waren weiterhin bewohnt, die Ameisen hatten die Schnittstellen ausgebessert und mit frischem Material überbaut. An den eingesetzten Pflanzen konnten keine Bissverletzungen durch die Ameisen festgestellt werden, die verantwortlich für das Absterben hätten sein können.

Neben den nachgewiesenen Verhaltensweisen von *C. cf. artifex* gegen Pflanzenbewuchs auf den Nestern verhindert offensichtlich zusätzlich die sonnenexponierte Position der Nestbauten, dass sich die zum Wachstum von Epiphyten notwendige Feuchtigkeit langfristig in dem Material halten kann. Epiphytenwurzeln als stabilisierendes Element, wie man sie beispielsweise bei den Nestern von *Camponotus (M.)* sp. 1 finden kann (vgl. **Kapitel 3.3.3**, S. 48), treten aus diesen Gründen bei *C. cf. artifex* nie auf. Die einzelnen Phasen der Nestentwicklung und die speziellen Verhaltensweisen von *C. cf. artifex* sind in **Abbildung 54** (S. 154) zusammenfassend dargestellt.



**Abbildung 54:** Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungs- und Bauphasen beim Nestbau von *Crematogaster cf. artifex* (Nesttyp I). **Phase 1:** Nach der Wahl eines geeigneten Nistplatzes im Bereich einer Astgabel wird das Baumaterial vorbereitet und kreisförmig zu einer 3 mm hohen Mauer aufgeschichtet. **Phase 2:** Durch Anordnung von langen Grasfasern im Winkel von 15°–30° zum Untergrund entsteht eine Stützkonstruktion. **Phase 3:** Die verbleibenden Lücken werden flächig verschlossen unter Zuhilfenahme von abgeschabten Holzteilen, Wasser und einer (mehreren?) körpereigenen Klebesubstanz(en). **Phase 4 & 5:** Das Nest wird durch die Konstruktion weiterer Kammern in Höhe und Breite vergrößert. Das Versetzen der Kammerwände von Etage zu Etage stabilisiert die Gesamtkonstruktion. Das aktive Entfernen von Pflanzensamen durch die Ameisen und die exponierte Nestposition verhindern die Ansiedelung und das Wachstum von Epiphyten.

### 3.3.8.3 *Crematogaster* sp. 24 (Nesttyp II)

#### 3.3.8.3.1 Voraussetzungen für das Auslösen von Bauaktivität

Aufgrund der Vorversuche mit der wesentlich häufigeren *C. cf. artifex* und ersten Beobachtungen zum Nestbauverhalten von *C. sp. 24* im natürlichen Habitat wurde gleich zu Anfang der Experimente als Baumaterial ausschließlich befeuchteter Zellstoff und angefärbtes Wasser angeboten. Auf das Besprühen der Nestpflanze mit Wasser wurde verzichtet. Die Tiere hatten lediglich Zugang zu den äußeren, relativ dünnen Zweigen ( $\leq 1$  cm) der Versuchspflanze (*Piper aduncum*), von der alle an Ästen und Blättern saugenden Homopteren entfernt worden waren. Es sollte untersucht werden, ob die Arbeiterinnen auch bei Fehlen eines breiten Stammes oder einer Astgabelung die bekannte Nestform anlegen, oder aber, wie bei *C. cf. artifex* zu beobachten, ihre Nester auch um dünnere Zweige herum bauen würden.

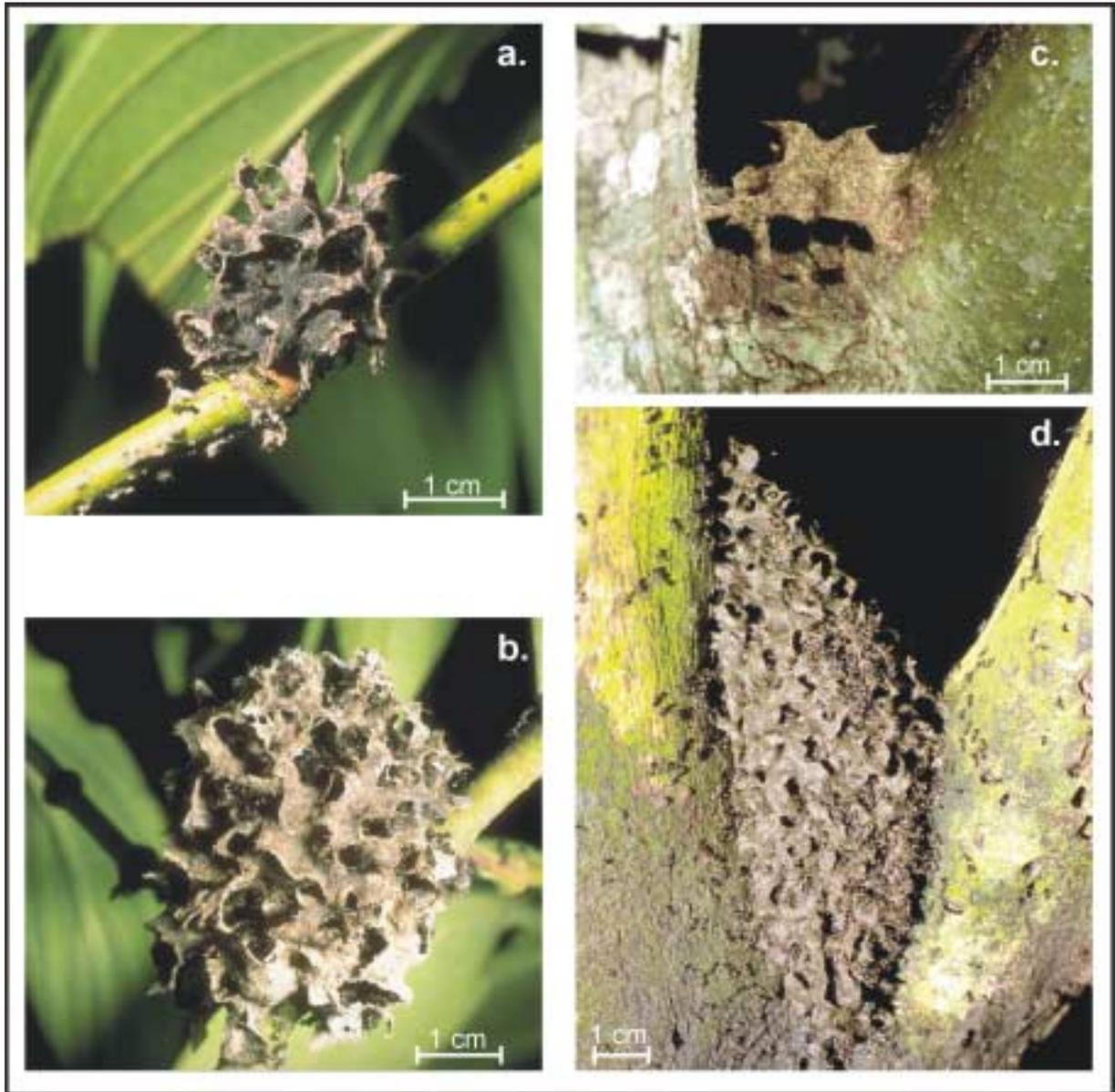
Die Arbeiterinnen von *Crematogaster* sp. 24 sammelten, nachdem sie aus der Narkose erwacht waren, die Brut und zogen sich ebenfalls zunächst in das bereitgelegte Bambusinternodium zurück. Bei Einbruch der Dunkelheit fouragierten sehr viele Tiere auf der Versuchspflanze, und einige fingen bereits an, den befeuchteten Zellstoff zu sammeln und auf die Pflanze zu tragen. In der Nacht begannen annähernd 20 000 Arbeiterinnen mit der Konstruktion eines neuen Nestes. Bis um 14.00 Uhr des folgenden Tages (17 Std. später) hatten die Tiere ein 12 cm hohes Nest konstruiert. Eingefärbtes Wasser nahmen die Arbeiterinnen von *C. sp. 24* im Experiment nicht an, folglich konnte auch keine Farbveränderung auf dem Nest festgestellt werden. Auch im Freiland ließen sich keine von angefärbtem Wasser stammenden Farbtupfer auf den Nestbauten feststellen, obwohl den Ameisen Behälter mit angefärbtem Wasser in Nestnähe zur Verfügung standen. Ausschlaggebend für den raschen Beginn der neuen Nestkonstruktion war höchstwahrscheinlich die Verfügbarkeit des befeuchtet angebotenen Zellstoffs.

#### 3.3.8.3.2 Die Konstruktion eines neuen Nestes

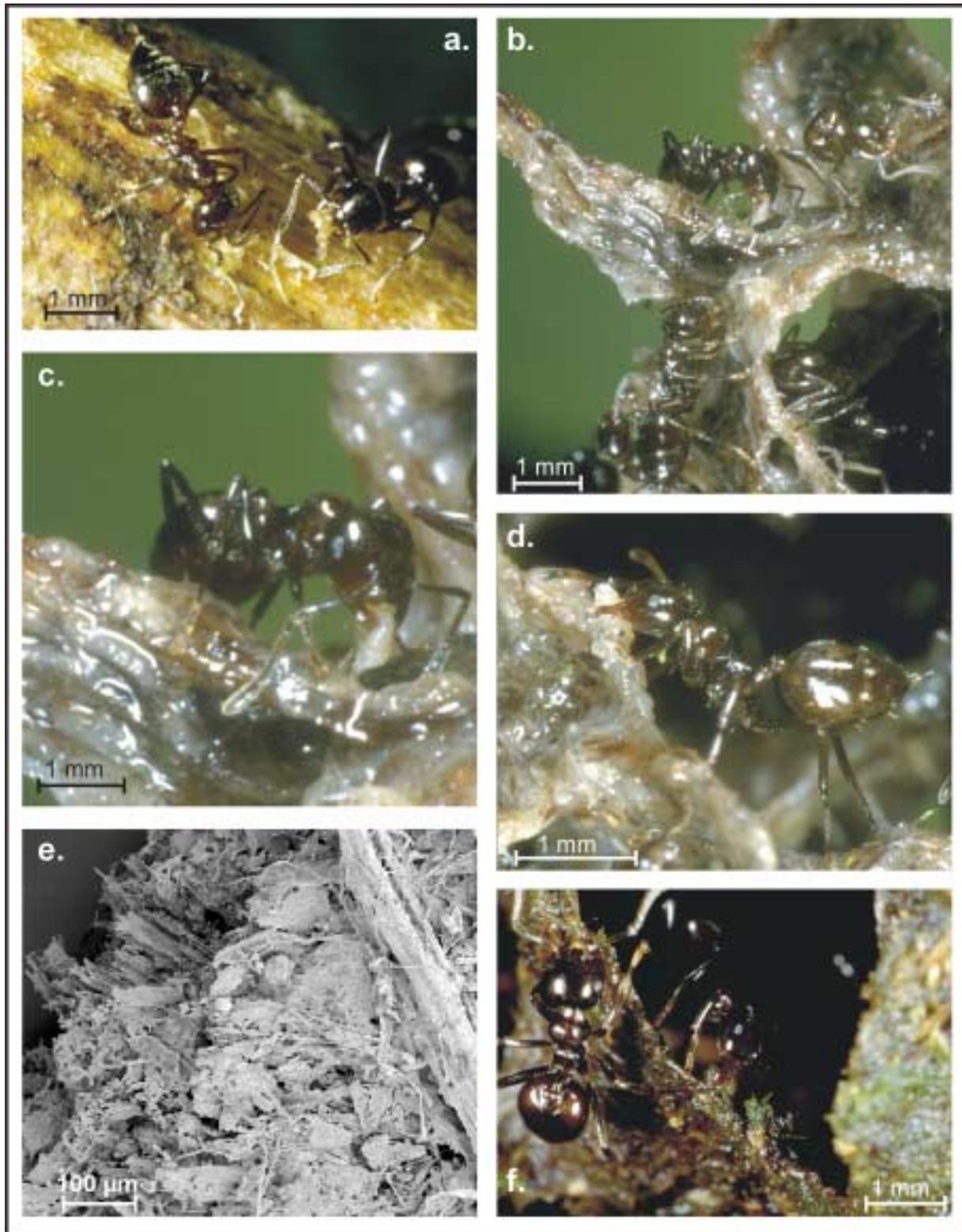
Die Arbeiterinnen von *Crematogaster* sp. 24 sammelten im Experiment hauptsächlich Zellstoff, sie schabten aber auch kleine Materialteile von den Zweigoberflächen der Versuchspflanzen ab. Ausgangspunkt für ein neues Nest waren in Reihe angeordnete schmale Wände (Höhe: 3 mm x Breite: 1 mm) mit einer Länge von bis zu 2,8 cm. Die ca. 0,5 breiten Abstände zwischen zwei Wänden wurden durch rundbogenförmige Verbindungsstrukturen überbrückt, so dass nach oben geschlossene Kammern entstanden (**Abbildung 55 c.**, S. 157). Die Wände der folgenden Etagen waren meist in derselben Richtung angelegt, allerdings etwas seitlich versetzt vom Scheitelpunkt des darunter liegenden Rundbogens (**Abbildung 55 a. & c.**). Zwischen den unterschiedlichen Etagen wurden in unregelmäßigen Abständen verbindende Öffnungen konstruiert (**Abbildung 55 b.**). Über mehrere Stockwerke entstand so eine verwobene schwammartige Neststruktur aus verschieden großen Einzelzellen (**Abbildung 55 a. & c. & b. & c. & d.**, S. 160). Aus **Abbildung 55 a. & b.** wird deutlich, dass *C. sp. 24* die Nestbauten auch an dünneren

Zweigen am Untergrund fixierte, um dann in die Höhe zu bauen. Zum Umschließen des tragenden Nestastes, wie bei *C. cf. artifex*, kam es bei dieser Art auch im Experiment nicht. Ein im Freiland beobachtetes Nest, das in einer Astgabel gebaut wurde, hatte nach 30 Std. Bautätigkeit eine Höhe von 15 cm erreicht (**Abbildung 55 d.**).

Der gesammelte Zellstoff wurde von den Arbeiterinnen in kleinen Portionen auf die entstehenden Mauern gesetzt und der Wandform angepasst (**Abbildung 56 b. & c.**, S. 158). Dazu liefen die Tiere entlang der Baukante und bearbeiteten diese dabei beidseitig mit den Mandibeln, bis sie der endgültigen Wandstärke entsprach (**Abbildung 56 d.**). Unterhalb der Baukante (ca. 3 mm) bearbeiten andere Tiere währenddessen die Oberfläche. Während *C. cf. artifex* die Nester überwiegend auf der Fläche bearbeitete, waren die Arbeiterinnen von *C. sp. 24* wesentlich konzentrierter an der jeweiligen Baukante beschäftigt. Das Nest war während der Bautätigkeit vollständig durchnässt, was in erster Linie an den befeuchteten Materialien lag. Angebotenes Wasser wurde von den Tieren nicht zum Bauen verwendet; es kann aber nicht ausgeschlossen werden, dass geringe Flüssigkeitsmengen in der Nacht auf der Nestpflanze gesammelt wurden. Die Auswertung der Videoaufnahmen in Slowmotion deutet darauf hin, dass die vor den Mandibeln sichtbare Flüssigkeit dem Baumaterial anhaftete und erst bei der Bearbeitung der nassen Materialien frei wurde (vgl. **Abbildung 56 c. & f.**, S. 158). Die einzelnen Phasen der Nestentwicklung bei *C. sp. 24* sind in **Abbildung 58** (S. 162) zusammenfassend dargestellt.



**Abbildung 55:** Nestarchitektur von *Crematogaster* sp. 24. a. & b.) Im Experiment entstandenes Nest auf einem Zweig, das überwiegend aus Zellstoff konstruiert war. Zu Anfang wurden schmale Wände angelegt und dann durch rundbogenförmige Verbindungsstrukturen zusammengeführt. c.) Beginn einer Nestkonstruktion im Freiland zwischen zwei Ästen. Die bogenförmigen Nestkammern wurden von den Tieren später mit Darminhalt gedüngt. d.) Nestform nach 30 Std. Bautätigkeit. Die auf der Außenseite fortgeführten Wandstrukturen dienen in älteren Nestern als Regenschutz für die Nesteingänge.



**Abbildung 56:** Nestbauverhalten und Materialzusammensetzung bei *Crematogaster* sp. 24. a.) Nestbaumaterial wurde auf Ästen und Stämmen gesammelt und noch vor Ort zu kleinen transportablen Portionen verdichtet. b.–d.) Die kleinen Materialien wurden von der sammelnden Arbeiterin direkt auf die Baukante gelegt und parallel dazu mit den Mandibeln eingearbeitet. e.) REM-Aufnahme von frischem Nestmaterial. Neu gebaute Nester im Freiland bestanden überwiegend aus Holzfragmenten und Moosen. f.) Besonders häufig wurde von Stammoberflächen abgeschabtes Moos als Baumaterial verwendet und in kleinen Portionen in die Baukante eingearbeitet.

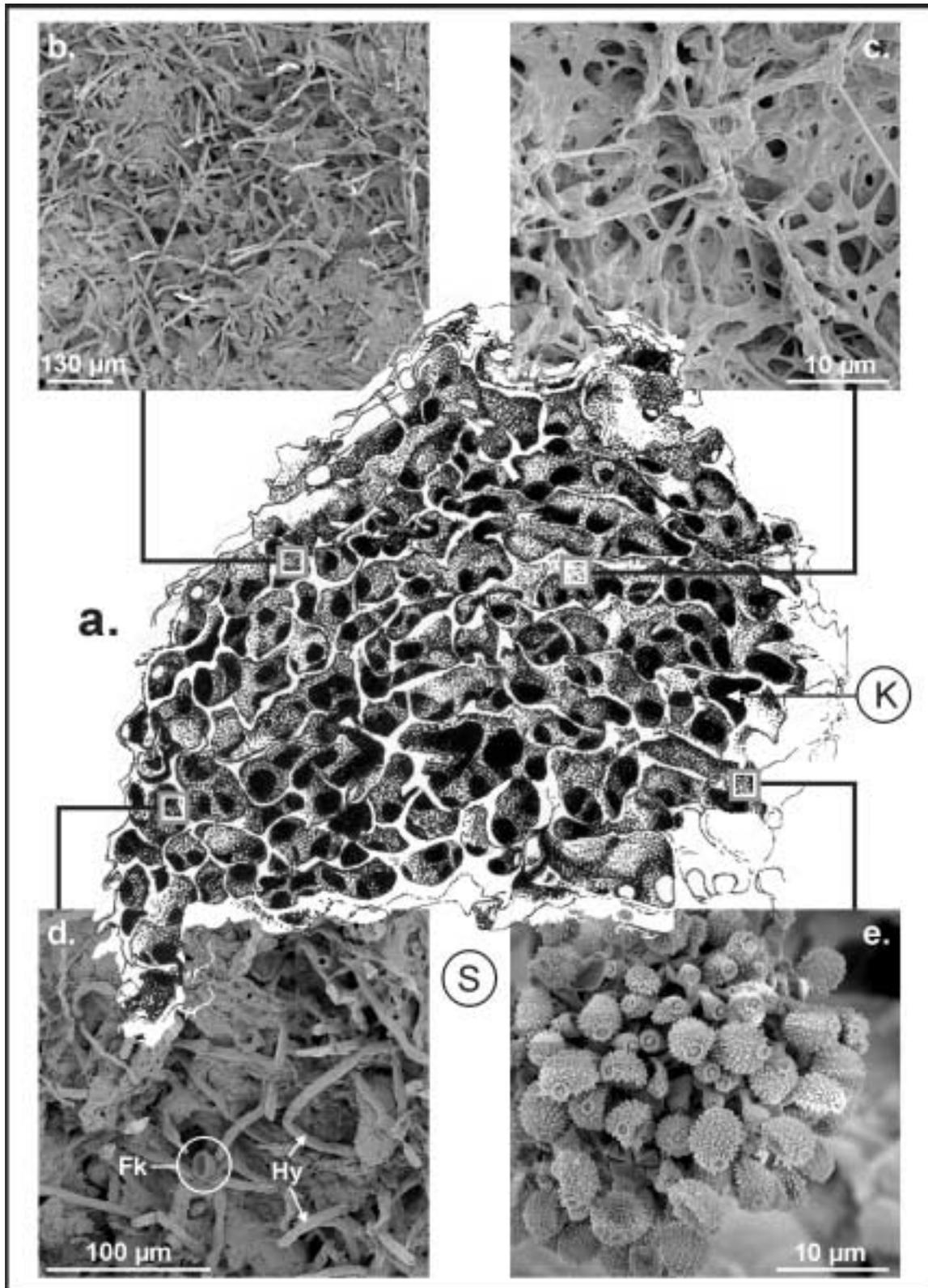
## 3.3.8.3.3 Materialeigenschaften

Nester im natürlichen Habitat bestanden überwiegend aus kleinen Holzsnipseln und in ganz besonderem Maße aus Moospflanzen, die die Tiere von Stammoberflächen gewannen (Breite der Materialien  $\bar{x} = 150 \mu\text{m}$ , Länge:  $\bar{x} = 1,1 \text{ mm}$ ,  $n = 78$ , **Abbildung 56 e.**, S. 158). Das Material wurden von den Oberflächen abgeschabt und noch an der Sammelstelle mit den Mandibeln geknetet und zu kleinen transportablen Portionen verdichtet (**Abbildung 56 a. & f.**). Aus frisch verbaute Zellstoff gewonnene Flüssigkeit beinhaltete keine klebewirksamen Substanzen, die mit dem angewandten Versuchsaufbau (vgl. **Kapitel 2.2.4.1**, S. 16) hätten nachgewiesen werden können. Wie aus **Tabelle 24** (S. 159) ersichtlich, fielen bei den Tests mit Flüssigkeit aus frischem Baumaterial die angehängten Papierquadrate im Mittel nach 53 Min. ( $s = 45,8 \text{ Min.}$ ) ab und konnten nicht mit Gewichten belastet werden. Ähnlich verhielt es sich mit der Kontrolle (Regenwasser:  $\bar{x} = 57 \text{ Min.}$   $s = 34,9 \text{ Min.}$ ).

**Tabelle 24:** Klebetest mit Nestmaterial von *Crematogaster* sp. 24. Die mit Flüssigkeit aus frisch verbaute Material benetzten Papierquadrate hielten maximal 120 Min. Beim Versuch nach dieser Zeit das erste Gewicht (2 g) anzuhängen, hielten die Proben nicht mehr am Objektträger. Das gleiche zeigte sich bei den Kontrollversuchen.

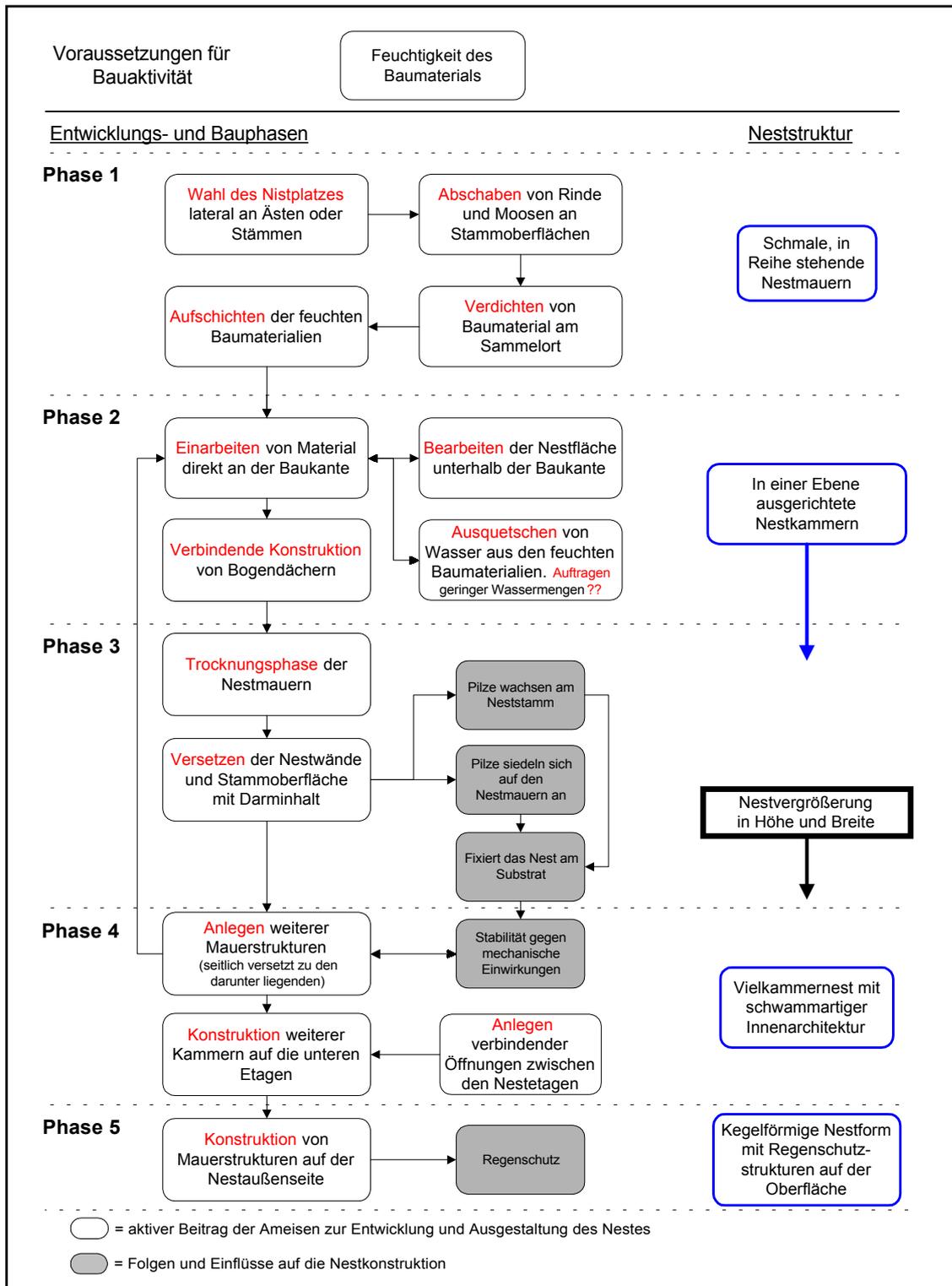
| Test Nr. | Flüssigkeit aus Nestmaterial |                         |                         | Regenwasser              |                         |                         |
|----------|------------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|
|          | Zeit ohne Gewicht (Min.)     | angehängtes Gewicht (g) | Zeit mit Gewicht (Std.) | Zeit ohne Gewicht (Min.) | angehängtes Gewicht (g) | Zeit mit Gewicht (Min.) |
| 1        | 20                           | –                       | –                       | 120                      | –                       | –                       |
| 2        | 10                           | –                       | –                       | 90                       | –                       | –                       |
| 3        | 20                           | –                       | –                       | 20                       | –                       | –                       |
| 4        | 120                          | –                       | –                       | 60                       | –                       | –                       |
| 5        | 20                           | –                       | –                       | 40                       | –                       | –                       |
| 6        | 60                           | –                       | –                       | 120                      | –                       | –                       |
| 7        | 120                          | –                       | –                       | 100                      | –                       | –                       |
| 8        | 120                          | –                       | –                       | 120                      | –                       | –                       |
| 9        | 10                           | –                       | –                       | 120                      | –                       | –                       |
| 10       | 30                           | –                       | –                       | 10                       | –                       | –                       |

Anschließend durchgeführte Tests auf Glucose (Dextrostix) und Eiweiß (Albustix) in verbaute Zellstoff (vgl. **Kapitel 2.2.4**, S. 15) zeigten erwartungsgemäß keine positiven Befunde. Sowohl bei den Labornestern als auch bei frisch gebauten Nestern im Freiland drangen mit der Pipette auf die trockenen Oberflächen aufgebrauchte Wassertropfen sofort in das Material ein ( $n = 10$ ). Auf älteren Nestern dagegen drang das Wasser im Mittel erst nach 10 Min. völlig ein ( $s = 190 \text{ Sek.}$ ,  $n = 10$ ). Die einzelnen Materialteile von natürlich entstandenen Nestern ließen sich rasterelektronisch nur in ganz frisch verbaute Material nachweisen. Bei der genaueren Materialanalyse von Innen- und Außenwänden konnten Hyphen verschiedener Pilze und sogar Fruchtkörper entdeckt werden (**Abbildung 57**, S. 160), die die Nestwände vollständig überzogen. Im Zentrum mehrerer bewohnter Nester war darüber hinaus schon makroskopisch ein die Kammerwände überziehender weißer Belag erkennbar, der ebenfalls von einem Pilz verursacht wurde (**Abbildung 57 b.**).



**Abbildung 57:** Nestarchitektur und Feinstruktur bei *Crematogaster* sp. 24. a.) Die Abbildung zeigt einen 10,5 cm x 7 cm großen Querschnitt aus dem oberen Drittel eines Nestbaus (vgl. **Abbildung 49**, S. 136). Zu erkennen ist die „schwammartige“ innere Struktur der Konstruktion. An der mit (S) gekennzeichneten Seite war das Nest am Stamm befestigt. (K) Kommunikationsgänge, die das Nest in vertikaler Richtung durchzogen. b.) Feiner Pilzhyphenbewuchs, der die äußeren und inneren Nestwände stabilisierte und ihnen eine schwarze Färbung verlieh. c.) Dichter Pilzbewuchs im Nestzentrum, der makroskopisch als weißer Bewuchs zu erkennen war. d.) Von Pilzen durchwachenes Material im äußeren Bereich des Nestes. (Hy) Schlauchförmige Pilzhyphen, (Fk) Fruchtkörper von Pilzen. e.) Anderer Typus von Fruchtkörpern, die nur auf der Nestaußenseite gefunden wurden.

Die intensive Auswertung von Videomaterial (Gesamtdauer Videoaufnahmen von *C. sp. 24* = 500 Min.) erbrachte keine Hinweise dafür, dass die Ameisen frisches Material mit Darminhalt düngen würden. Niemals konnte ein Tier beobachtet werden, das während der Bauaktivität in das Material gekotet hätte. Um Hinweise zur Herkunft der Pilze zu bekommen, wurde in der Nähe von im Bau befindlichen Nestern rot gefärbtes Honigwasser in kleinen Schalen angeboten. Nachdem ich mich vergewissert hatte, dass in der Nacht weiter am Nest gebaut worden war, wurde das Material am Morgen auf Farbveränderungen überprüft. Es konnten jedoch zunächst keine Hinweise für eingebrachtes Honigwasser entdeckt werden. Während der Kontrolle beobachtete ich, dass mehrere Arbeiterinnen zuerst unterhalb der Nester auf die Stammoberfläche koteten und später andere Tiere auf die mittlerweile in der Sonne getrockneten Nester Darminhalt auftrugen. Dies war anhand kleiner roter Flecken auf den Oberflächen gut sichtbar. Der Versuch wurde anschließend an drei anderen Nestern wiederholt. Bei allen Tests wurde während der hauptsächlichen Bauphase in der Nacht und am frühen Morgen kein Darminhalt in das Material abgegeben. Erst später, nachdem das Material getrocknet war, liefen Arbeiterinnen auf der Oberfläche umher und koteten in Abständen von ca. 1 cm auf die Nester. Die Abgabe von Darminhalt war anhand roter Flecken sichtbar, es ergab sich jedoch keine durchgehend rot gefärbte Fläche. Die roten Flecken konnten auch immer unterhalb der Nester auf dem Stamm festgestellt werden. Bei älteren Nestern war dieser Bereich, genau wie das Nest, von einem dünnen Pilzbewuchs überzogen, der in Einzelfällen bis zu 2 m auf dem Stamm nach unten reichte. Die Ergebnisse legen nahe, dass die verschiedenen Pilze im Nest und auf den Stämmen der Nestpflanzen die Ausscheidungen der Ameisen als Substrat nutzten. Die einzelnen Phasen der Nestentwicklung bei *C. sp. 24* sind in ihrer chronologischen Abfolge in **Abbildung 58** (S. 162) zusammenfassend dargestellt.



**Abbildung 58:** Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungs- und Bauphasen beim Nestbau von *Crematogaster* sp. 24 (**Nesttyp II**). **Phase 1:** Nach der Wahl eines geeigneten Nistplatzes lateral an Ästen oder Stämmen werden abgeschabte Moospflanzen und Holzteilchen gesammelt, zu transportablen Paketen verdichtet und zu schmalen Mauern aufgeschichtet. **Phase 2:** Zufügen und Einpassen von Material auf die Baukante und Bearbeiten der Oberfläche kurz unterhalb der Baukante. Es entstehen geschlossene, in Reihe angeordnete, rundbogenförmige Kammern. **Phase 3:** Nach einer Trocknungsphase wird das Material mit Darminhalt versetzt. Daraufhin siedeln sich später verschiedene Pilzarten an. **Phase 4:** Das Nest wird durch die Konstruktion weiterer Kammern in Höhe und Breite vergrößert. Durch das seitliche Versetzen der Mauerstrukturen wird die über mehrere Etagen reichende Konstruktion stabilisiert. **Phase 5:** Nicht geschlossene Mauerstrukturen über den Eingängen gewährleisten einen gewissen Regenschutz.

## 4 Diskussion

Neben der Beschaffung von Nahrung gehört die Konstruktion des Nestes wahrscheinlich zu den Aufgaben, die die meiste Zeit und Energie einer Ameisenkolonie in Anspruch nimmt. Genauso wie das Ausbeuten von Nahrungsressourcen ist Nestbau ein dauernd ausgeführtes Verhalten (reparieren, neue Teilnester anlegen). Beide Tätigkeiten sind in hohem Maße Investitionen in die Aufzucht von Arbeiterinnen und Geschlechtstieren, und jede Ameisenart wird bestrebt sein, den Aufwand und die Kosten dafür zu minimieren.

Aus den vorgestellten Ergebnissen zu den Themenkomplexen „allgemeiner Freinestbau“ und „spezielles Bauverhalten arborikoler Ameisen“ ergeben sich eine ganze Reihe von Erkenntnissen, die im Folgenden zusammenfassend diskutiert werden sollen. Im ersten Teil der Diskussion sollen die beiden Schlüsselfaktoren Nahrungs- und Nistressourcennutzung und deren möglicher Einfluss auf die Ökologie und Zusammensetzung arborealer Ameisengemeinschaften betrachtet werden. Im zweiten Teil werden die divergenten Typen arborealer Ameisennester hinsichtlich ihrer substrat- und materialtechnischen Unterscheidungsmerkmale diskutiert. Darüber hinaus sollen die ethoökologischen Besonderheiten der verschiedenen aktiv freinestbauenden Ameisenarten und die vorliegenden Resultate zum Bauverhalten der anderen eusozialen Insektengruppen mit frei gebauten Nestern einer vergleichenden Analyse unterzogen werden. Die allgemeine Bestandsaufnahme und die detaillierte Untersuchung ausgewählter freinestbauender Ameisen brachten viele Ergebnisse auch zur generellen Biologie der verschiedenen Arten, die im Folgenden jedoch nur hinsichtlich ihres Einflusses auf die Variabilität von Freinestern diskutiert werden. Hierzu gehören z. B. die divergenten Koloniegründungsmodi, die Interaktionen mit anderen Arthropoden, das Rekrutierungsverhalten und die beobachtete unterschiedliche Aktivitätsrhythmik.

### 4.1 Diversität, Abundanz und Struktur arborealer Ameisenzöosen

In einer vereinfachten Definition, die Beispiele für Zwischenstufen und Übergangsstadien zunächst unberücksichtigt lässt, kann man die zu beobachtenden Verhaltensweisen arborealer Ameisen zur Schaffung und Nutzung von Nistgelegenheiten in der Baumkronenregion in drei Hauptkategorien unterteilen.

- **„Mieter“** nisten in Myrmekodomatien lebender Pflanzen oder in Höhlungen, die durch bohrende Insekten zugänglich gemacht wurden.
- **„Gräber“** besitzen die Fähigkeit, Hohlräume in totem Holz oder unter der Baumrinde entsprechend ihren Raumbedürfnissen subtrahierend auszubauen und zu vergrößern.
- **„Erbauer“** sind selbst in der Lage, additiv Nistraum zu schaffen. Diese Gruppe konnte sich dadurch grundsätzlich unabhängig vom begrenzenden Raumangebot der Pflanzen machen, mit der Folge, dass sich individuenreiche und konkurrenzstarke Kolonien dauerhaft etablieren können.

In der vorliegenden Arbeit wurden 100 Arten bzw. Morphospezies aus acht Gattungen identifiziert, die auf unterschiedlichste Weise aktiv freie Nester unabhängig von limitierenden Pflanzenhöhlungen konstruieren können. Am häufigsten wurden Arten der Gattungen *Polyrhachis* (39), *Crematogaster* (23), *Dolichoderus* (11), *Technomyrmex* (10) und *Camponotus* (10) als Freinestbauer identifiziert; diese fünf Gattungen stellten 93 % der ermittelten Spezies. Es ist keine neue Erkenntnis, dass in den tropischen Regenwäldern der Artenreichtum bei Insekten viel höher ist als in den gemäßigten Breiten. Trotzdem ist die hohe Anzahl arboreal freinistender Arten beeindruckend, wenn man bedenkt, dass für die taxonomisch wesentlich besser untersuchte Ameisenfauna Mitteleuropas zusammen etwa 111 Ameisenarten bekannt sind, wovon lediglich acht als arboreal eingestuft werden und keine Art außerhalb der Bäume gelegene Nester baut (SEIFERT 1996). Bei der Vielzahl der untersuchten tropischen Habitate ist verständlich, dass Angaben zur tatsächlichen Zahl von Arten mit Freinestbau in Südostasien bestenfalls näherungsweise gemacht werden können. Über die wirkliche Zahl kann nur spekuliert werden; sie ist ohne Zweifel weit höher anzusetzen.

Die Wissenschaft scheint gegenwärtig nicht in der Lage, den gesamten Artenreichtum tropischer Lebensräume abzuschätzen. Eine vollständige Artenliste liegt bislang nicht für ein einziges tropisches Ökosystem vor. Die Benebelung ausgewählter Kronenbereiche mit Insektiziden hat in den letzten Jahren in wachsendem Maße Einblicke in die grundsätzliche Zusammensetzung von Arthropodengemeinschaften der oberen Baumstraten geliefert. Obwohl diese zeitintensiven Datenerhebungen nur in wenigen Gebieten durchgeführt wurden, lassen sich aus den bisher erzielten Resultaten fünf wichtige Muster zur taxonomischen Strukturierung ablesen, die durch vereinzelt durchgeführte Handaufsammlungen auf ausgewählten Bäumen unterstützt werden (z. B. WILSON 1987a, ROSCISZEWSKI 1995).

- Ameisen sind in den Baumkronenregionen tropischer Wälder hochgradig abundant; sie stellen in der Regel mehr als die Hälfte aller Arthropodenindividuen und 20 %–40 % der Insektenbiomasse.
- Dagegen ist ihre Artendiversität gering im Vergleich zu Coleoptera, Diptera oder Chalcididae (Hymenoptera) (STORK 1988, MAY 1990, STORK & BRENDLELL 1990). So wurden beispielsweise auf 10 Bäumen in Brunei (Ladan Hills Forest Reserve) annähernd 24 000 Arthropoden gesammelt, die 3059 Arten zugeordnet werden konnten (STORK 1991). Die Artenzahl pro Baum variierte bei dieser Untersuchung zwischen 288 und 1007. Davon waren im Durchschnitt 3,2 % Ameisen. Die höchste bekannte Artenzahl von Ameisen pro Baum, die durch Benebelung mit Insektiziden ermittelt wurde, beträgt 77 (HARADA & ADIS 1997).
- Die meisten Ameisengattungen sind sowohl bei den Benebelungsexperimenten als auch bei Handaufsammlungen nur mit einer bis wenigen Arten vertreten.
- Bei allen Fogging-Experimenten wurden nur wenige Arten als dominant im Sinne einer hohen Individuenzahl ermittelt. Die weitaus meisten Arten waren mit einer sehr geringen Anzahl von Einzeltieren vertreten.

- Bemerkenswerterweise verteilen sich die weltweit ermittelten zahlenmäßig dominanten Ameisenarten auf vergleichsweise wenige Gattungen. Beispielsweise dominierten Arten der Gattung *Camponotus* die Aufsammlungen in Peru (WILSON 1987a) sowie in Borneo (STORK 1991, FLOREN & LINSENMAIR 1997). *Dolichoderus*-Arten dominierten nach Individuenzahl in Brasilien (ADIS et al. 1984), Peru (TOBIN 1991) und in Borneo (FLOREN & LINSENMAIR 1997). Die Dolichoderinen-Gattung *Technomyrmex* war in Borneo (FLOREN & LINSENMAIR 1997) und in Neuguinea (ROOM 1975) auffällig abundant. Ebenfalls in hoher Individuenzahl gefunden wurden *Crematogaster*-Arten bei Aufsammlungen in Peru (WILSON 1987a), Brasilien (ADIS et al. 1984), Afrika (MAJER 1976) und Borneo (STORK 1991, FLOREN & LINSENMAIR 1997). Überrepräsentiert waren auch die beiden bekannten *Oecophylla*-Arten, *O. longinoda* in Afrika (MAJER 1976) und *O. smaragdina* in Australien (MAJER 1990). Individuen der Myrmicinen-Gattung *Myrmicaria*<sup>16</sup> konnten von STORK (1991) in großer Zahl in Borneo gesammelt werden, und die in ihrer Verbreitung auf die Neotropis beschränkten Gattungen *Azteca* und *Monacis* (Dolichoderinae) waren bei Sammlungen in Peru zahlenmäßig überproportional vertreten (ADIS et al. 1984, TOBIN 1991).

Der letztgenannte Punkt verdeutlicht, dass die weltweit ermittelten dominanten Ameisenarten lediglich zehn Gattungen aus drei Unterfamilien angehören; davon sind acht Gattungen auch in der Paläotropis zu finden. Die Zahl der Gattungen erhöht sich nur unwesentlich, wenn man die zweit- und dritt-abundanten Arten mit einbezieht. Diese geringe Anzahl ist erstaunlich, wenn man bedenkt, dass die Familie Formicidae gegenwärtig in ca. 300 Gattungen unterteilt werden kann (HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Nach dem klassischen Modell des Ameisen-Mosaiks<sup>17</sup> sind „dominante“ Arten individuenreicher als andere anwesende Arten. Sie sind arboreal, polydom und unterhalten trophobiotische Beziehungen mit Homopteren; ihre Kolonien können sich über große Areale ausdehnen. Sie sind eingeschränkt durch Nistplatzpräferenzen und das Vorhandensein von Trophobionten (LESTON 1973a, LESTON 1973b).

Die Definition von „Dominanz“ kann bei der Benebelungsmethode letztlich nur auf ein zahlenmäßiges Übergewicht einzelner Arten angewandt werden. Die Überprüfung einer tatsächlichen ökologischen Dominanz (sensu LESTON 1973a) ist mit dieser Methode wegen fehlender Einblicke in die Ernährungs- und Nistbiologie der einzelnen Arten nicht möglich.

Aus den oben aufgeführten Darstellungen zur Zusammensetzung von Ameisenzönosen ergibt sich die Frage, welche Gemeinsamkeiten die Mitglieder der vermeintlich dominanten Gattungen verbinden und welche Faktoren das beobachtete Ungleichgewicht bestimmen.

<sup>16</sup> Die von N. E. STORK am häufigsten gesammelte *Myrmicaria* wurde von B. BOLTON (NHM, London) als *M. lutea* bestimmt (D. DAVIDSON, pers. Mitt.).

<sup>17</sup> Eine dreidimensionale, mosaikartige Verteilung von dominanten Ameisenarten, deren Kolonieareale sich in der Regel nicht überlappen, wurde von mehreren Autoren für tropische Plantagen nachgewiesen (STRICKLAND 1950, STRICKLAND 1951, WAY 1953, ROOM 1971, MAJER 1972, LESTON 1973a, ROOM 1975). Ergebnisse von LESTON (1978) deuten darauf hin, dass ein Ameisenmosaik nicht nur in Monokulturen, sondern auch in heterogen strukturierten Sekundärwäldern in Brasilien existiert. Für einen umfassenden Überblick der verschiedenen Definitionen des Ameisenmosaik-Phänomens und den dazu vorliegenden divergenten Interpretationen siehe SCHELLERICH-KAADEN (2001).

Da derzeit keine brauchbare taxonomische Untergliederung der orientalischen Arten vorliegt und die Identität der tatsächlich dominanten Arten nur in ganz wenigen Fällen geklärt werden konnte (für die Paläotropis nur für *Oecophylla smaragdina*, *Myrmicaria lutea* und *Dolichoderus sulcaticeps*), muss zur Beantwortung dieser Frage zunächst auf Gattungsebene nach Ähnlichkeiten gesucht werden.

#### 4.1.1 Nahrungsressourcen

Entscheidend wichtig für den Energiehaushalt einer Ameisenkolonie ist das zur Verfügung stehende Nahrungsangebot. Ein Bindeglied zwischen den oben genannten Gattungen (Arten?) ist möglicherweise eine ähnliche Nutzung von Nahrungsressourcen.

Wie bereits ausgeführt, beruht der evolutionäre Erfolg der Ameisen in großem Maße auf Kooperation und Symbiose mit anderen Organismen. Durch enge Beziehungen mit einer ganzen Reihe von Insekten aus der Ordnung der Hemiptera (= Rhynchota, DIXON 1985, KLOFT et al. 1985, RISEBROW & DIXON 1987) und Lepidoptera (HINTON 1951, PIERCE 1987, MASCHWITZ & FIEDLER 1988) konnten sich die ursprünglich karnivoren Ameisen effektiv pflanzliche Nahrungsressourcen erschließen. Die Rhynchota sind vor allem durch die zu einem Stechrüssel umgebildeten Mundwerkzeuge ausgezeichnet, mit dem viele Arten der Sternorrhyncha und Auchenorrhyncha die Siebröhren von Gefäßpflanzen anstechen. Die darin enthaltene Assimilationsflüssigkeit gelangt daraufhin unter Druck in den Nahrungskanal der Tiere. Da Phloemsaft überwiegend aus verschiedenen Zuckern besteht, andere essentielle Nährstoffe wie Aminosäuren aber nur in geringer Konzentration enthalten sind, müssen Phloemsauger große Mengen von Flüssigkeit aufnehmen und geben einen Großteil davon in Form von flüssigem, stark zuckerhaltigem Kot wieder ab (NIXON 1951, WAY 1963, KÖRNER 1981, VÖLKL et al. 1999, YAO & AKIMOTO 2001). Diese als Honigtau bezeichnete Flüssigkeit wird von den Ameisen gesammelt und stellt für viele Arten einen Hauptnahrungsanteil dar. Wie MASCHWITZ (1990a, 1990b, 1992) ausführte, dürfte der große Erfolg der Ameisen aus den Unterfamilien der Formicinae, Dolichoderinae und teilweise der Myrmicinae zu einem wesentlichen Teil auf diesen durch mutualistische Nährsymbiosen verkürzten Anschluss an die Primärproduktion zurückzuführen sein. Zusätzliche pflanzliche Nahrungsressourcen für Ameisen stehen meist in Form von extrafloralem Nektar (OLIVEIRA & BRANDÃO 1991, FIALA & LINSENMAIR 1995) oder nährstoffreichen Futterkörperchen (FIALA et al. 1994) zur Verfügung.

In einer Kurzdarstellung zu ersten Ergebnissen von Benebelungsexperimenten in Manaus (Brasilien) konnte TOBIN (1991) zeigen, dass 70 % aller arborealen Arthropodenindividuen Ameisen waren. Dabei entfielen 90 % der gesammelten Ameisenbiomasse auf die Unterfamilie der Dolichoderinae. Ausgehend von der Annahme, dass sich Ameisen überwiegend räuberisch ernähren (SUDD & FRANKS 1987), stellte TOBIN die Frage, weshalb Ameisen um ein Vielfaches abundanter sind als andere Insektengruppen, obwohl letztere ja die vermeintliche Nahrung darstellen müssten („ant-biomass paradox“). Neben methodischen Erklärungen (die Foggingmethode unterschätzt die tatsächlichen Biomassenverhältnisse von flugfähigen hochmobilen Herbivoren zu den vergleichsweise

standorttreuen Ameisen) wies er dabei auch auf die trophobiotische bzw. von Pflanzensäften abhängige Ernährungsweise als Schlüssel zum Verständnis der hohen Abundanz von Ameisen in den Baumkronen hin. Demnach sollte die vorgelagerte Stellung der abundanten Ameisenarten in der Nahrungspyramide – Primärkonsumenten (Honigtau und Pflanzennektar) versus Sekundärkonsumenten (Prädatoren) – ihre zahlenmäßige Dominanz erklären (TOBIN 1995, S. 140).

Wie oben bereits ausgeführt, war der Einfluss von Nährsymbiosen und dem Sammeln von Nektar auf die Nahrungszusammensetzung bei Arten der drei Unterfamilien Dolichoderinae, Formicinae und Myrmicinae keine neue Feststellung (vgl. auch z. B. WAY 1963, KÖRNER 1981, MASCHWITZ & HÄNEL 1985). Auch bei den Modellen des Ameisenmosaiks wurde schon früh auf die Relevanz der Ameisen-Homopteren-Nährsymbiosen und deren Einfluss auf die Dominanzstrukturen hingewiesen (vgl. LESTON 1973b, LESTON 1973a). Es ist nicht ungewöhnlich, anzunehmen, dass die Ameisenarten dort am häufigsten anzutreffen sind, wo sich ihre Nahrungsgrundlage befindet. Folgt man der These von TOBIN, so müsste pflanzliche Nahrung in besonderem Maße bei den als dominant eingestuften Arten eine bedeutende Rolle spielen, während die nichtdominanten Arten in der Hauptsache andere Nahrungsquellen nutzen würden. Dafür gibt es aber keinerlei Hinweise. Im Gegenteil: Genauere Studien arborealer Ameisengemeinschaften konnten zeigen, dass die meisten arborikolen Arten primär pflanzliche Nahrung nutzen, entweder direkt in Form von Nektar und Futterkörpern oder indirekt über phloemsaugende Insekten (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, DAVIDSON & MCKEY 1993, FIALA et al. 1994, FIALA & LINSENMAIR 1995, DILL 1996, LIEFKE et al. 1998, SCHELLERICH-KAADEN 2001).

Berücksichtigt man neben den Freinestbauern auch alle Arten, die Nester als „Mieter“ oder „Gräber“ nutzten, so wurden Trophobiosen alleine in der vorliegenden Untersuchung für 82 Ameisenarten nachgewiesen und können für annähernd 25 weitere Arten vermutet werden (z. B. *Polyrhachis*). Die Pflanzensauger, die in den Nestern von freinestbauenden Ameisen gefunden wurden, gehören überwiegend zur Überfamilie Coccoidea, die sich derzeit in 20 Familien mit insgesamt über 6000 beschriebenen Arten unterteilen lässt (MILLER & KOSZTARAB 1979). Bei weitem am häufigsten wurden Vertreter der Cocciden (Napfschildläuse) gefunden. Pseudococciden (Woll- oder Schmierläuse) wurden am zweithäufigsten angetroffen. Selten fanden sich Diaspididae (Deckelschildläuse) in den Nestern. An Trophobiosestellen konnten bei *Camponotus (Karavaievia) gombaki* und *Technomyrmex* sp. 14 Pflanzensauger der Familie Margarodidae nachgewiesen werden. Ebenfalls in wenigen Fällen wurden Aphiden (Blattläuse) vorgefunden, die als die Schwestergruppe der Cocciden angesehen werden (HECKROTH 1999). Die wenigen Stallneststrategen der Gattung *Polyrhachis* pflegten neben Cocciden und Pseudococciden auch Aphiden, während die Webeameisen der Untergattung *Camponotus (Karavaievia)* und alle freinestbauenden Arten der Gattung *Monomorium* im Inneren der Nester ausschließlich Cocciden hielten. Napfschildläuse bildeten auch den überwiegenden Anteil der assoziierten Trophobionten bei den Gattungen *Technomyrmex*, *Dolichoderus* und *Crematogaster*.

Eine konträre Meinung zur Ernährungsweise arborealer Ameisen vertreten FLOREN & LINSENMAIR (1997, 2000). Bei deren Benebelungsexperimenten in Sabah ließen sich 60 % der dominanten Spezies der Unterfamilie Dolichoderinae zuordnen. Davon wurden 56 % als Vertreter der *D. thoracicus*-grp. bestimmt. Als weitere dominante Dolichoderine konnte die freinstbauende *D. sulcaticeps* ermittelt werden. Auf den Versuchspflanzen (*Aporosa* = *Aporosa* (SCHOT 1995) *lagenocarpa*, *A. subcaudata*, *Xanthophyllum affine*) fanden die Autoren keine assoziierten Trophobionten und schlossen daraus, dass Trophobiosen im Gebiet des Kinabalu-Parks relativ selten vorkommen. Weiter spekulierten sie, dass wegen des geringen Vorkommens Honigtau liefernder Insekten andere Futterquellen wie Pollen, die Mikrofauna auf Blättern oder Nematoden der Ernährung der Ameisenkolonien dienen könnten.

Meine eigenen 10-tägigen Untersuchungen in Poring konnten dagegen keinen auffälligen Unterschied zu anderen Gebieten aufzeigen. Insgesamt konnten dort 13 arboreale Spezies der Dolichoderinen-Gattungen *Dolichoderus*, *Technomyrmex* und *Philidris* mit assoziierten Homopteren (Coccidae, Pseudococcidae, Membracidae) nachgewiesen werden. Das gleiche Bild ergab sich für *Monomorium* (3 Arten), *Myrmecaria arachnoides*, *Crematogaster* (6 Arten), *Camponotus* (3 Arten) und *Polyrhachis* (6 Arten). Die Spezies *D. thoracicus* sp. 2 (mit *Saissetia neglecta*, Coccidae) und *Monomorium* sp. 1 (mit *Coccus hesperidum*, Coccidae) wurden gar auf den ein Jahr zuvor benebelten Versuchsbäumen (*Aporosa lagenocarpa*) und auch auf benachbarten Bäumen gefunden.

Die Kolonien von *Dolichoderus (thoracicus)* spp. (**Kapitel 3.3.5.1**, S. 91) oder *D. sulcaticeps* können aus bis zu 30 000 Individuen bestehen und sich auf mehrere Nestbäume verteilen. Es ist anzunehmen, dass bei dem Benebeln einzelner Bäume mit Insektiziden nur ein Teil der *Dolichoderus*-Kolonien in die Sammelbehälter am Boden gelangte und die in den Nestern lokalisierten Cocciden nur unvollständig erfasst wurden. Bei den Dolichoderinen der *D. sulcaticeps*-grp. (**Tabelle 15**, S. 88, ROHE 1991) und *D. cuspidatus*-grp. (DILL 1996, DILL & MASCHWITZ 1998), die beide mit mehreren Vertretern am Mount Kinabalu vorkommen, bildet Honigtau nachweislich die Hauptnahrungsquelle, und auch für die Mitglieder der *D. thoracicus*-grp. steht außer Zweifel, dass sie enge Beziehungen zu Trophobionten sowohl in den Nestern als auch außerhalb auf Blättern und Ästen unterhalten (**Tabelle 15**, S. 88, WAY 1991). Darüber hinaus treten verschiedene Trophobionten häufig als dritter Partner in den genauer untersuchten Ameisen-Pflanzen-Beziehungen im Kinabalu-Park auf (MASCHWITZ et al. 1989a, HECKROTH et al. 1998, MATTES et al. 1998, AGOSTI et al. 1999), die allerdings mit der Insektizidnebeltechnik nur unzureichend erfasst werden können. Insgesamt gesehen finden sich viele Beispiele für eine in der Hauptsache auf Trophobiosen beruhenden Ernährung auch für den Primärwald im Kinabalu Park, die offensichtlich bei den Benebelungsexperimenten übersehen wurden. Dagegen gibt es noch keine gesicherten Belege für den von FLOREN & LINSENMAIR (1997) vermuteten Verzehr von Mikrofauna oder

von Nematoden, wenngleich von einer akzessorischen proteinhaltigen Nahrungsnutzung der arborealen Ameisen sicherlich auszugehen ist <sup>18</sup>.

Adulte Arbeiterinnen können vermutlich praktisch ausschließlich mit der Ernährung aus proteinarmem Honigtau oder Nektar auskommen und den Bedarf an Kohlehydraten decken (DILL 1996, HECKROTH 1999); zur Entwicklung der Ameisenbrut werden dagegen Proteine bzw. Aminosäuren sowie Vitamine und Mineralstoffe benötigt. Bei *Crematogaster* in myrmekophytischen *Macaranga* führt die ausschließliche Nahrungsversorgung mit Honigtau zum Absterben der Brut (HECKROTH 1999). Die zur Aufzucht benötigten Proteine erhalten die Tiere wahrscheinlich durch den Verzehr von Futterkörperchen, die die Pflanzen exklusiv für die spezialisierten Ameisen zur Verfügung stellen (FEDERLE 1998). Viele trophobiotisch lebende Arten ergänzen ihre Honigdiät durch zusätzlich gejagte tierische Beute oder fressen an Aas. Annähernd alle im Experiment untersuchten Arten der Freinestbauer nahmen zusätzlich angebotenes Arthropodenfleisch an. Außerdem deuten die Funde von Kutikularresten in Nestern und Pavillons von *Philidris* spp. (**Kapitel 3.2**), *Camponotus* (*M.*) sp. 1 (**Kapitel 3.3.3.4.2**), *Technomyrmex* (**Kapitel 3.3.4.2**), *Dolichoderus* (**Kapitel 3.3.5**) und *Crematogaster* (**Kapitel 3.3.8**) ebenfalls auf Insektenfleisch als zusätzliche Nahrung hin.

*Camponotus* (*Colobopsis*) *schmitzi* nistet in Domatien der karnivoren *Nephentes bicalcarata*. Diese Ameisen ernähren sich zu einem großen Teil von Beutetieren, die in die Fangtrichter der Kannenpflanze fallen (CLARKE & KITCHING 1995). Eine andere, mit *Macaranga puncticulata* assoziierte *Colobopsis*-Art aus Malaysia jagt auch außerhalb der Wirtspflanzen effektiv nach tierischer Nahrung (FEDERLE et al. 1998). Von einigen *Dolichoderus*-Arten (MACKAY 1993, DILL 1996) und mehreren Arten der Gattung *Polyrhachis* (DEJEAN et al. 1994, LENOIR & DEJEAN 1994, LIEFKE et al. 1998) konnte das Sammeln von Beutestücken beobachtet werden, und auch die *Oecophylla*-Arten jagen sehr effektiv und man findet Beutereste in großer Zahl in den Nestern (eigene Beobachtungen, LEDOUX 1950, WAY 1954, HÖLLDOBLER & WILSON 1978).

Zwar liegen keine quantitativen ernährungsbiologischen Untersuchungen zur Rolle verschiedener Nahrungsressourcen bei der Ernährung arborealer Ameisen vor, doch scheinen nach den derzeitigen Informationen der Honigtau phloemsaugender Insekten und Pflanzensäfte für die meisten Arten der Formicinae, Dolichoderinae und Myrmicinae die dominierende Nahrungsressource zu sein und die Haupt-Kohlehydratquelle. Der Bedarf an Aminosäuren, Vitaminen und anderen essentiellen Nährstoffen dürfte durch das gelegentliche Fressen tierischer Beuteobjekte und Aas gedeckt werden.

Die in myrmekophytischen Rattanpalmen nistenden Arten der *Camponotus*-Untergattung *Myrmoplatys* nehmen im Experiment keine oder nur sehr geringe Mengen tierischer Nahrung an (LEHMANN 1998).

<sup>18</sup> Fouragierende Arbeiterinnen von *Technomyrmex* sp. 9 und *T.* sp. 7, bleiben zeitweilig stehen und fressen – scheinbar – an Stellen auf der Blattoberfläche, an denen keine Zeichen von Nahrung wie z. B. Aas, Honigtau oder Futterkörper erkennbar sind. Das gleiche Verhalten wurde auch bei der Zweigameise *Cladomyrma* spp. (Formicinae) beobachtet (AGOSTI et al. 1999, J. MOOG, pers. Mitt.). Erst mikroskopische Analysen können jedoch klären, ob dabei Kleinstpartikel von der Oberfläche aufgenommen und möglicherweise verspeist werden. Solche weiterführenden Arbeiten könnten unter Umständen drängende Fragen zur Ernährung arborealer Ameisen beantworten und detaillierte Anhaltspunkte zur Rolle verschiedener Nahrungsressourcen liefern.

Als Proteinquelle dienen den Ameisen, die die Wirtspflanzen nie verlassen, höchstwahrscheinlich die in den Domatien lebenden Trophobiosepartner (M. WERNER pers. Mitt.). Auf diese Weise können die Ameisen ständig an die zur Aufzucht der Brut benötigten Proteine gelangen, ohne außerhalb der Wirtspflanzen zu jagen. Das Fressen von Honigtau liefernden Homopteren durch überwiegend trophobiotisch lebende Ameisen konnte schon mehrfach nachgewiesen werden (PONTIN 1958, DAS 1959, VANDERPLANK 1960, SCHREMMER 1984, ROSENGREN & SUNDSTRÖM 1991, WARD 1991, DILL 1996) und spielt sicherlich eine nicht zu unterschätzende Rolle bei der Versorgung arborealer Ameisenkolonien.

Die Annahme einer hauptsächlichen Nutzung pflanzlicher Nahrungsressourcen gibt eine hinreichende Erklärung für die Vorherrschaft der drei genannten Unterfamilien in tropischen arborealen Habitaten. Eine alleinige Begründung für die zahlenmäßige Dominanz weniger Gattungen oder gar von einigen Arten bei den Benebelungsexperimenten kann sie jedoch nicht geben.

#### 4.1.2 Diversität von Nistressourcen

Neben der Nahrung ist für Baumameisen besonders der Nistraum von entscheidender Bedeutung. Eine offensichtliche Gemeinsamkeit, die alle mit der Insektizidnebeltechnik als dominant charakterisierten Gattungen verbindet, ist nach der Bestandsaufnahme in der vorliegenden Arbeit das Vorkommen freinestbauender Arten. Bis auf die Ausnahmen *Polyrhachis* und *Monomorium* sind die von mehreren Autoren als abundant eingestuft und in der Paläotropis vertretenen Gattungen die gleichen, für die auch Arten mit aktivem Freinestbau nachgewiesen werden konnten.

Die sechs Gattungen *Camponotus*, *Oecophylla*, *Crematogaster*, *Myrmecaria*, *Dolichoderus* und *Technomyrmex* stellen 56 % der gefundenen freinestbauenden Arten (**Tabelle 2**, S. 25). Dies gibt Hinweise dafür, dass neben einer auf pflanzliche Produkte konzentrierten Ernährungsweise die Fähigkeit, aktiv eigene Nester zu konstruieren, möglicherweise zu dem großen Erfolg weniger Gattungen und zur Dominanz einzelner Arten beiträgt. Dies liegt auf der Hand und wurde auch von anderen vermutet (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, DAVIDSON 1997, 1998). Als beispielhaft werden dabei aus Mangel an genügend detaillierten Beobachtungen im wesentlichen die beiden gut untersuchten *Oecophylla*-Arten und die in Ameisengärten nistenden *Camponotus femoratus* und *Crematogaster limata parabiatica* (DAVIDSON 1988) aus Südamerika genannt.

Dass die Fähigkeit des Freinestbaus die Etablierung von dominanten Ameisenarten fördert, geht auch aus den Untersuchungen von SCHELLERICH-KAADEN (2001) zur Struktur von Ameisenzönosen in Bambushainen hervor. In jedem untersuchten Hain wurden Dominante angetroffen. Bei allen handelte es sich um aktiv „kartonbauende“ Arten. Nur diese Arten waren in der Lage, ihre Nester und Lauspavillons über den ganzen Halm und über einen Großteil der Halme eines besiedelten Haines zu verbreiten. Alle als Dominante eingestuft Arten unterhielten trophobiotische Beziehungen, waren arboreal, polydom und hatten in der Regel einander ausschließende Kolonieareale.

Eine der Grundfragen bei den aktuellen Untersuchungen zu den „Mechanismen der Aufrechterhaltung tropischer Diversität“ lautet: Ist die Nutzung von Nistraumressourcen gekennzeichnet durch starke Spezialisierungen, oder aber wirken Zufallsprozesse bei deren Nutzung entscheidend mit, d. h., weisen die Nutzerarten weitgehende Nischenüberlappungen im Hinblick auf ihre Nistweise auf (LINSENMAIR 1990)? Man muss bei der Beantwortung dieser Frage wohl davon ausgehen, dass sich stochastische und deterministische Mechanismen nicht gegenseitig ausschließen, sondern sich auf vielfältige Weise überschneiden können (BARTHLOTT & POREMBSKI 1998, SCHELLERICH-KAADEN 2001). Weder die „Insecticidal Fogging“-Methode, die lediglich Momentaufnahmen von Ameisenzönosen bietet, noch die in der vorliegenden Arbeit angewandten Methoden erlauben ausführliche Antworten auf diese Frage. Deshalb kann die Problematik in der vorliegenden Untersuchung auch nicht umfassend diskutiert werden. Selbst wenn man sich allein auf die Möglichkeiten der Nistraumnutzung arborealer Ameisen konzentriert und die Nutzerarten vergleichend betrachtet, können bestenfalls Tendenzen aufgezeigt werden.

Ein Beispiel stark deterministischer Einnischung bilden die engen Ameisen-Pflanzen-Beziehungen in myrmekophytischen Systemen (JOLIVET 1996, MOOG et al. 1998, AGOSTI et al. 1999, FIALA et al. 1999). Bei der Untersuchung der Ameisen mit aktivem Freinestbau findet man eine hohe Variabilität hinsichtlich der zum Nestbau verwendeten Materialien sowie der Ansprüche an das Nestsubstrat. Trotzdem lassen sich zum Teil gattungsspezifische Spezialisierungen in bezug auf die Nistressourcen beobachten.

Generell sind die Freinestbauer jedoch, anders als die weitgehend deterministisch eingensichten obligaten Pflanzenameisen, bei der Auswahl des Nistplatzes nicht auf vorgegebene Hohlraumstrukturen (Domatien etc.) ganz bestimmter Pflanzen angewiesen, sondern erhöhen ihre Beweglichkeit in der Nistplatzwahl durch die Auswahl vergleichsweise häufig zu findender Substrattypen und Nestmaterialien. Bei allen untersuchten Freinestbauern konnte keine Spezialisierung auf eine bestimmte Pflanzenart festgestellt werden. Stochastische Besiedlungsprozesse gewinnen damit in dieser Ameisengilde – im Vergleich mit den myrmekophytischen Ameisenarten – an Bedeutung (MASCHWITZ et al. 1998).

#### 4.1.2.1 Nestverteilung und Nestfunktion

Die als Freinestbauer ermittelten Spezies zeigen hinsichtlich ihrer Koloniestruktur und Nestorganisation einige nennenswerte Parallelen. Bei allen Gattungen lebt die Mehrzahl der Arten in polydomen Kolonieverbänden, die ihre manchmal mehr als 200 Nestanlagen meist auf einzelne oder wenige Nestpflanzen verteilen. In den Gattungen *Camponotus* und *Monomorium* sind alle Arten polydom organisiert, bei *Dolichoderus* und *Technomyrmex* sind es 90 % und bei *Crematogaster* 70 %. Polydomie findet man auch bei *Myrmecaria arachnoides* und *Oecophylla smaragdina*. Besonders deutlich wird diese Tendenz einer Verteilung der Kolonieverbände auf mehrere Nester, wenn man nur die am häufigsten gefundenen Arten pro Gattung betrachtet (**Kapitel 3.3.1.1–3.3.8**). Im Allgemeinen besteht zwischen den Einzelnestern ein reger Austausch, indem Arbeiterinnen Nahrung, die verschiedenen Brutstadien und oftmals auch die Trophobionten von Nest zu Nest tragen.

Offenbar bilden die Kommunikationspheromone ein nestübergreifendes, gemeinschaftliches Netzwerk.

Da Ameisen im Allgemeinen von einem zentralen Nestplatz aus foragieren, zu dem sie auch wieder zurückkehren müssen, um die Nahrung einzutragen, bringt eine Verteilung mehrerer Nestanlagen im Foragiergebiet zweifelsohne Vorteile für die Kolonie. Je länger der Weg zu einem Futterplatz ist, desto mehr Energie muss aufgewendet werden, um ihn zu erreichen und zum Nest zurückzukehren. In die Energiebilanz zur Futtersuche von einem zentralen Nestplatz aus geht außer der rein mechanischen Arbeit beim Zurücklegen des Weges auch der Aufwand für eventuell zu legende bzw. zu suchende Duftspuren ein. Verteilt sich eine Kolonie auf viele Nester, bedeutet das für das Einzeltier eine Reduzierung der Wegstrecke zwischen dem nächstgelegenen Nest und der auszubeutenden Nahrungsressource. Darüber hinaus wird dadurch ein Überlappen und Kreuzen von Wegstrecken einzelner Individuen vermindert (HÖLLDOBLER & LUMSDEN 1980).

Als weitere Gemeinsamkeit innerhalb der als abundant genannten Gattungen fällt ins Auge, dass mit Ausnahme von *Myrmecaria arachnoides* funktionell als Stallnester zu charakterisierende Nestkonstruktionen überwiegen. Insbesondere bei *Technomyrmex* (100 %), *Dolichoderus* (100 %), *Camponotus* (70 %), *Crematogaster* (82 %), aber auch bei *Monomorium* (100 %) und *Oecophylla smaragdina* besteht eine ausgeprägte Tendenz, die assoziierten Trophobionten und die Brut in den selben Bauten unterzubringen. Offensichtlich besteht bei den meisten Arten ein enger Zusammenhang zwischen Feinestbau und trophobiotischer Ernährungsweise.

Im Vorgang des Nahrungserwerbs lassen sich im Allgemeinen drei Phasen unterscheiden (SCHWERDTFEGGER 1978): Das Suchen und Finden, das Prüfen des gefundenen Nahrungsobjektes und das Aufnehmen der als brauchbar festgestellten Nahrung. Das Suchen und Finden entfällt, wenn die Nahrung im eigenen Nest verfügbar ist. Darüber hinaus ist Futter im Stallnest unabhängig von unterschiedlichen Tag-Nacht-Aktivitäten oder verminderten Aktivitätsphasen während Schlechtwetterperioden jederzeit vorrätig. Es gibt keine Anlaufwege, der umbaute Raum wird doppelt genutzt und bietet zudem Sicherheit vor konkurrierenden Ameisen.

Viele Hinweise in der Literatur belegen, dass Pflanzensauger durch ihre Ameisenpartner Schutz gegen Fraßfeinde und Parasitoide genießen (z. B. EL-ZIADY & KENNEDY 1956, BARTLETT 1961, WAY 1963, GIBERNAU & DEJEAN 2001). Besonders wirksam wird dieser Schutz, wenn die Trophobionten verborgen im Ameisennest untergebracht sind. Oftmals ist die Ansiedelung der Trophobionten im Nest sehr wahrscheinlich auf einen aktiven Transport durch die Ameisen zurückzuführen. So ist am ehesten gewährleistet, dass eine genügend große Anzahl von Pflanzensaugern in den Nestern lebt und ausreichend Nahrung für die Ameisen liefert. Das Eintragen von Läusen in bestehende Nester konnte bei Vertretern der Gattung *Technomyrmex*, *Dolichoderus* und *Crematogaster* beobachtet werden. Für *Dolichoderus* sp. 1, *D.* sp. 8, *Technomyrmex* sp. 7, *T.* sp. 9 und *Crematogaster* sp. 24 konnte geklärt werden, dass die Trophobionten den Ameisen später noch als Honigtauspender zur Verfügung standen. Bei den meisten anderen Beobachtungen war dagegen nicht klar, ob es sich um lebende oder tote Pflanzenläuse handelte, die möglicherweise als Beute im Nest

verzehrt wurden. Denkbar ist auch, dass die windverbreiteten Jungstadien von Cocciden bei der Landung auf einer Pflanze selbständig die schützenden Ameisennester aufsuchen und sie auf diese Weise – ähnlich wie die Domatien verschiedener Myrmekophyten der Gattung *Macaranga* – besiedeln (HECKROTH 1999).

Gerade die polydomen, stallnestbauenden Arten sind auch diejenigen, deren Kolonien oft zu mehreren in eng umrissenen Arealen zu finden sind. Auffälligerweise kamen in den Primärwaldgebieten des „lower dipterocarp forest“ und des „hill dipterocarp forest“ besonders die Vertreter aus den Gattungen *Camponotus* (*Karavaievia*), *Technomyrmex*, *Dolichoderus*, *Monomorium* und in einem einzigen Fall auch *Myrmicaria arachnoides* aggregiert vor. Ansammlungen von bis zu 20 verschiedenen Kolonien der gleichen Ameisenart auf einer Fläche von 500–4500 m<sup>2</sup> waren keine Seltenheit. Ein ähnlich geklumpstes Vorkommen, jedoch entlang von Waldrändern, in gestörten Habitaten und in Plantagen ließ sich bei den auf stammgebundenes Substrat spezialisierten *Crematogaster* (**Kapitel 3.3.8.2 & 3.3.8.3**) und mit Abstrichen auch bei *Oecophylla smaragdina* beobachten.

In der Regel wird davon ausgegangen, dass zwischen Arten mit gleichen Nischenansprüchen die Konkurrenz am stärksten ist (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Diese Arten sollten eine „over-dispersed“ (BEGON et al. 1991), also eine gleichmäßige Verteilung haben. Wenngleich das beobachtete Phänomen einer geklumpten oder „under-dispersed“ Verteilung in der vorliegenden Untersuchung nicht systematisch bearbeitet wurde, so deutet das gemeinsame Vorkommen derselben Arten möglicherweise auf eine Anziehung spezieller Teile der Umwelt (Primärwald versus gestörtes Habitat) und auf geringe Ausbreitungstrecken einzelner Arten hin. Offensichtlich lassen sich zumindest einige Nachkommen dieser Kolonien bevorzugt im jeweiligen Habitat nieder und gründen ein neues Volk nicht weit entfernt von der Mutterkolonie. Nach DJIETO-LORDON & DEJEAN (1999) wird die Wahl eines neuen Nistplatzes bei *Oecophylla longinoda* und *Tetramorium aculeatum* außer von intra- und interspezifischer Konkurrenz auch durch frühe Prägung der Brutstadien auf die ursprüngliche Nestpflanze bestimmt. Demnach bevorzugen die weiblichen Geschlechtstiere zur Gründung einer neuen Kolonie häufig die gleichen Pflanzenarten, auf denen sie selbst aufgewachsen sind. Diese Tendenz spiegelt sich auch bei meinen Beobachtungen wider. Meist nutzen die geklumpt vorkommenden Arten im jeweiligen Gebiet dieselben Pflanzenarten. Dies wurde besonders deutlich bei den Gattungen *Technomyrmex* (z. B. *Phyllagathis* sp.), *Monomorium* (z. B. *Aporosa* sp.) und *Crematogaster* (z. B. *Piper aduncum*). Wegen der Konzentrierung der Nestanlagen auf einen bis wenige Bäume (besonders ausgeprägt bei *Dolichoderus*, *Technomyrmex*, *Monomorium* und *Crematogaster* mit Nesttyp III) und die damit verbundene Nähe zu den Nahrungsquellen tritt, trotz gleicher ökologischer Ansprüche, keine unmittelbare Konkurrenz zwischen den artgleichen Kolonien auf. Bei *Crematogaster* cf. *artifex* dringen die begatteten Weibchen höchstwahrscheinlich in königinfreie Filialnester des gleichen Volkes ein und gründen so eine neue Kolonie; hier fördert allein der Modus der Koloniegründung eine „under-dispersed“ Verteilung (vgl. **Kapitel 3.3.8.1**, S. 141).

Bei der Mehrheit der Gattungen mit freinestbauenden Arten kann man die drei nachfolgend zusammenfassend dargestellten Muster beobachten:

(i) Viele nahe beieinander liegende Filialnester (Polydomie), (ii) Anwesenheit von Trophobionten (Stallnester) und (iii) das geklumpfte Auftreten artgleicher Kolonien in überschaubaren Arealen. Diese Merkmale fördern sicherlich die Etablierung großer individuenreicher Kolonien, die sowohl eine zahlenmäßige als auch eine ökologische Dominanz erreichen können, indem sie absolute Territorien besetzen und gegen Konkurrenten verteidigen.

Auch die Gattung *Monomorium* erfüllt diese Voraussetzungen. Arten dieser Gattung scheinen aber keine dominante Rolle in den Aufsammlungen zu spielen. Eine mögliche Erklärung dafür könnte die geringe Körpergröße der Arbeiterinnen aller freinestbauenden *Monomorium*-Arten und deren auf trichomtragende Blätter spezialisierte Nistweise liefern (vgl. **Kapitel 3.3.7**). Möglicherweise gehen während des Aussortierens der Proben kleine Organismen eher verloren oder werden übersehen, fallen nicht in die Sammelbehälter, weil sie wegen ihres geringen Gewichts vorher vom Wind vertragen werden, oder verhaken sich am Substrat und fallen nicht zu Boden. Insbesondere der letztgenannte Punkt könnte auf die winzigen *Monomorium*-Arbeiterinnen zutreffen<sup>19</sup>. Die Tiere bewegen sich außerhalb der Nester durch ein dichtes Gewirr von Pflanzenhaaren; sie genießen dadurch höchstwahrscheinlich Schutz vor größeren, räuberischen Ameisenarten, die in ihrer Fortbewegung von den Blatthaaren behindert werden<sup>20</sup>. Ferner wurden bei einigen mit der Insektizidnebeltechnik gesammelten Daten die dominanten Ameisen entsprechend ihres Anteils an der Gesamtbiomasse charakterisiert. Hier sind selbstverständlich kleinere Ameisenarten nicht vertreten. So erreichen beispielsweise Major-Arbeiterinnen der in der Kronenregion fouragierenden Riesenameisen *Camponotus gigas* bei bis zu 2,8 cm Körperlänge ein Gewicht von 372 mg (PFEIFFER 1996). Die Arbeiterinnen der freinestbauenden Art *Monomorium* sp. 1 wiegen dagegen nicht mehr als 0,2 mg (bei 1,6 mm Körperlänge). Um die Biomasse (Trockengewicht) eines einzelnen Soldaten von *C. gigas* aufzuwiegen, bedürfte es somit über 1800 Individuen von *Monomorium* sp. 1 bzw. nur 25 *C. gigas*-Arbeiterinnen entsprächen der mit etwa 45 000 Arbeiterinnen größten entdeckten *Monomorium*-Kolonie.

Die Gattung *Polyrhachis* ist mit 39 entdeckten aktiv freinestbauenden Arten die bei weitem artenreichste Gattung. Bei den Benebelungsexperimenten traten Vertreter dieser Gattung jedoch ebenfalls nie dominant auf. Die meisten in der Baumschicht lebenden *Polyrhachis*-Arten, insbesondere aus den Untergattungen *Myrmhopla*, *Myrmatopa* und *Myrmothrinax*, legen nur einen einzelnen Nestbau an oder verteilen die Kolonie auf wenige Nester, die in

<sup>19</sup> Für diese Annahme sprechen die Beobachtungen während der experimentellen Arbeit mit *Monomorium* sp. 1. Um die Tiere auf die Versuchspflanzen umsetzen zu können, wurden die Nestblätter zu Beginn in Kunststoffbehälter überführt und die Tiere mit Enfluan betäubt. Die narkotisierten Arbeiterinnen mussten später einzeln mit der Pinzette aussortiert werden, da sie sich zwischen den dichten Blatthaaren verhakt hatten und ein Ausschütteln der Nestbewohner nicht möglich war.

<sup>20</sup> Nach eigenen Beobachtungen verringern Arbeiterinnen von *Crematogaster* cf. *artifex* und der ameisenjagenden *Aenictus gracillis* ihre Laufgeschwindigkeit merklich, wenn sie über die trichomtragende Unterseite von Blättern der Euphorbiacee *Aporosa* sp. laufen. Ein Einfluss von Trichomen auf die Lauffähigkeit und Geschwindigkeit größerer Ameisenarten konnte für myrmekophytische Pflanzen schon mehrmals belegt werden (DAVIDSON et al. 1988, DAVIDSON et al. 1989, NICKOL 1993, JANKA et al. 2000).

vergleichsweise großen Abständen zueinander stehen (**Kapitel 3.3.1.1**, S. 31). Nahe beieinander liegende Nestbauten kennt man innerhalb *Polyrhachis* nur von den in Bambusinternodien nistenden *P. schellerichae* und *P. arachne*. Die Koloniegroößen der freinestbauenden Arten schwanken zwischen 40 Individuen bei *P. muelleri* und maximal 6500 bei *P. furcata* (LIEFKE et al. 1998); sie erreichen also nicht annähernd die Größe, wie sie bei den häufigen Arten der anderen Gattungen zu finden ist. Lediglich drei der ermittelten *Polyrhachis*-Arten hielten Trophobionten in selbst konstruierten Lauspavillons, die aus Seide und Pflanzenmaterialien bestanden. Eine sekundäre, der Ernährung dienende Funktion haben die *Polyrhachis*-Nester in der Regel nicht; die Bauten sind typischerweise Wohnnester (vgl. **Kapitel 2.2.3**). Bis auf *P. hodgsoni* kultivierte keine der vielen freinestbauenden *Polyrhachis*-Arten Trophobionten im Nest.

Das Fehlen von Stallneststrategen ist möglicherweise auf die besondere Art des Nestbaues bei *Polyrhachis* zurückzuführen. Annähernd 80 % aller älteren *Polyrhachis*-Nester waren im Inneren von einem Seidenschlauch ausgekleidet, d. h., dass bis auf kleine Ausstiegsöffnungen der gesamte Innenbereich des Nestes, einschließlich der Blattunterseite, von einem dünnen Seidenhäutchen umgeben war. Dadurch wird sehr wahrscheinlich die Ansiedelung von phloemsaugenden Rhynchota verhindert oder zumindest erschwert. Eine solche Überbauung des Substrates im Nestinneren ist innerhalb der Weberameisen ungewöhnlich. Bei *Oecophylla smaragdina* kommt sie nicht vor, und in der *Camponotus*-Untergattung *Karavaievia* scheint nur *Camponotus (K.) texens* gelegentlich die Blattfläche mit Seide zu überziehen. Die Spezies der Untergattung *C. (Karavaievia)* konstruieren äußerlich ähnliche Nester wie viele *Polyrhachis*-Arten. Die Kolonien der meist auf einen- bis wenige Nestbäume verteilten Völker von *C. (Karavaievia)* spp. sind jedoch um ein Vielfaches individuenreicher als die meisten *Polyrhachis*-Kolonien (**Tabelle 6**, S. 41). Das Fehlen von Trophobionten in vielen *Polyrhachis*-Nestern muss nicht zwangsläufig eine Folge des geschlossenen Nestinnenraumes sein. Auch andere biologische Unterschiede zwischen den Weberameisen könnten dafür verantwortlich sein. Denkbar ist beispielsweise, dass die Fähigkeit, Läuse zu tragen und auf diese Weise aktiv die Ansiedelung von Trophobionten im Nest zu unterstützen, bei den *C. (Karavaievia)*-Arten und bei *Oecophylla smaragdina* weiter fortgeschritten ist. Zudem sind die Vertreter der letztgenannten Gattungen sehr aggressiv und verteidigen ihre Nist- und Nahrungsressourcen effektiv gegen Konkurrenten, ein Verhalten, welches bei *Polyrhachis* nur wenig ausgeprägt ist (SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997, LIEFKE et al. 1998).

Das Fehlen von Trophobionten im Nest bedingt zunächst weitere Wege zur Gewinnung der für den Energiestoffwechsel notwendigen Kohlehydrate. Ferner sind ameisenfreie Ansammlungen von Trophobionten im Regenwald recht selten anzutreffen. Nach Entdeckung müssen sie gegen Konkurrenten verteidigt werden, was zusätzlich Energie kostet. Die Abhängigkeit von zufällig verteilten Trophobiosestellen bedingt wiederum eine weiträumige Verteilung der Nestbauten, um erstens genügend Trophobiosestellen in einem gegebenen Areal zu entdecken und zweitens, um die Wegstrecken zwischen Nahrungsressource und Nestbau zu verringern. Unter diesen Voraussetzungen scheint eine Ansammlung vieler Nestbauten in einer einzelnen Baumkrone oder verteilt auf wenige

Pflanzen energetisch nicht sinnvoll. Diese Annahme könnte den geringen Anteil von *Polyrhachis* bei Aufsammlungen in der Kronenregion plausibel machen.

Eine weitere nennenswerte Ausnahme findet man auch bei der Myrmicine *Myrmicaria arachnoides*. Ganz ähnlich wie bei vielen in der Baumschicht lebenden *Polyrhachis*-Arten und im Gegensatz zu den meisten anderen Freinestbauern liegen auch bei *M. arachnoides* die Nester oft weit voneinander entfernt, verteilen sich in der Regel auf mehrere Nestbäume und beherbergen keine Trophobionten. Bisweilen wurde ein Gebiet von über 300 m<sup>2</sup> von einer einzelnen Kolonie besiedelt (z. B. Kolonie II, **Tabelle 18**, S. 103). Bei 12 Funden verteilten sich die Kolonien auf weniger als 25 Einzelnester, die immer auf viele Nestbäume verteilt waren. Abweichend von diesem weiträumigen Verteilungsmuster einzelner Kolonien wurden ein einziges Mal vier Kolonien von *M. arachnoides* entdeckt, die jeweils benachbarte Nestbäume mit vielen Einzelnestern besiedelten. Die Distanz zwischen den verschiedenen Kolonien betrug maximal 25 m.

Eine mögliche Erklärung für diese ungewöhnliche Ansammlung könnten die auf den Nestbäumen zahlreich vorhandenen ungeschützten Trophobiosestellen bieten. Darunter waren sehr viele Wachszikaden (Flatidae), die wegen der enormen Menge an ausgeschiedenem Honigtau als sehr ergiebige Futterquelle zu werten sind (PFEIFFER 1996). Unter Umständen kann eine dauerhaft vorhandene und besonders ertragreiche Nahrungsquelle auch bei den Wohnneststrategen die Distanz zwischen Einzelnestern direkt beeinflussen. Sehr wahrscheinlich sind die Arbeiterinnen von *M. arachnoides* nicht in der Lage, die Rhynchota durch aktives Tragen im Nest anzusiedeln. Dadurch ergibt sich eine Abhängigkeit von natürlichen Homopteren-Aggregationen. Durch die weiträumige Verteilung der Einzelnester verkürzen sich auch hier die Laufwege zu den unregelmäßig auftretenden Futterplätzen.

In den Aufsammlungen von STORK (1991) war *Myrmicaria lutea* mit Abstand die häufigste Spezies. Dies ist der einzige bekannte Fall, bei dem Vertreter der Gattung *Myrmicaria* zahlenmäßig dominant auftraten. Da *M. lutea* und *M. arachnoides* vermutlich eine sehr ähnliche Nestbiologie haben (EMERY 1900), ist ein identischer – insgesamt gesehen aber seltener – Fall einer Aggregation von Nestbauten infolge nahe beieinander liegender Nahrungsressourcen auch bei den Bienenexperimenten von STORK denkbar. Unter diesen Umständen könnte auch *Myrmicaria* zahlenmäßig dominant auf wenigen Bäumen auftreten.

Sicherlich hat noch eine ganze Reihe weiterer Faktoren einen Einfluss darauf, ob eine Ameisenart dominant auftritt oder nicht. Bemerkenswert sind aber besonders die oben ausgeführten Kongruenzen hinsichtlich Freinestbau und Ernährung in den als dominant eingestuften Gattungen. Infolge der Unabhängigkeit von natürlichen Nistplätzen und durch die Fähigkeit, in dem selbst geschaffenen Nestraum auch die Hauptenergiequelle unterzubringen, verkürzen sich die Laufwege zur Nahrungsbeschaffung. Daraus resultieren räumlich nahe beieinander liegende Nestanlagen. Diese diversen Spezialisierungen in der Nutzung von Nist- und Nahrungsressourcen erlauben die Ansiedelung individuenreicher, konkurrenzstarker und letztlich zahlenmäßig dominanter Kolonieverbände. Zusätzliche Hinweise für diese Annahme liefern die wenigen Beispiele, bei denen die Identität der

dominanten Arten geklärt werden konnte. Sowohl die beiden *Oecophylla*-Arten (MAJER 1976) als auch *Dolichoderus sulcaticeps* und die meisten Arten der *Dolichoderus thoracicus*-grp. legen frei gebaute Stallnester an. Die in bestimmten Gebieten der Neotropis dominante *Camponotus femoratus* lebt in aktiv gestalteten Ameisengärten und hat dort ebenfalls direkten Zugang zu Honigtau liefernden Homopteren sowie zu den extrafloralen Nektarien und Früchten der in den Nestern wachsenden Epiphyten (KLEINFELDT 1986, DAVIDSON 1988).

In arborealen Ameisenzönosen wird Nistraum oft als limitierende Ressource angesehen und eine heftige Konkurrenz um die besiedelbaren Strukturen vermutet (WILSON 1959, BRIAN 1978, CARROLL 1979, WILSON 1987a, DAVIDSON & EPSTEIN 1989). Die aktuellen Ergebnisse von SCHELLERICH-KAADEN (2001) zeigen jedoch, dass eine relativ hohe Menge besiedelbarer Halm- und Astinternodien in Bambushainen unbesetzt bleiben, so dass von einer Limitierung dieser Nistressource durch hohen Besiedlungsdruck nicht ausgegangen werden kann. Auch verschiedene andere Studien weisen auf eine nur unvollständige Nutzung vorhandener Nistressourcen hin (GÖTZKE 1993, BYRNE 1994, FERNÁNDEZ-ESCUADERO & TINAUT 1999). Die Konkurrenz um Nistraum scheint also weniger ausgeprägt als vermutet.

Ob ein vorhandener Raum in Bambusinternodien, in Sägegras-Halmen (COLE 1982), in Totholz (BYRNE 1994), unter der Rinde lebender Bäume (GÖTZKE 1993) oder im Boden (FERNÁNDEZ-ESCUADERO & TINAUT 1999) tatsächlich von einer Ameisenart genutzt wird, hängt jedoch von vielen, schwer zu beurteilenden Parametern ab. Der Nistraum muss, wie oben ausgeführt, nahe bei den Nahrungsressourcen liegen, und das angrenzende Fouragiergebiet sollte frei von konkurrierenden Ameisenarten sein. Weiter sollten die Nesteingänge einerseits die Passage der Insassen ermöglichen und auf der anderen Seite gegen Eindringlinge leicht zu verteidigen sein. Außer der inneren Struktur des potentiellen Nestraumes ist sicherlich das jeweilige Mikrohabitat ein ganz wichtiges Auswahlkriterium. Der Raum sollte dauerhaft besiedelbar sein und die Bewohner nicht zu unregelmäßigen Nestumzügen zwingen, weil beispielsweise die Struktur in kurzer Zeit von Mikroorganismen zersetzt wird (z. B. Totholz). Mit Sicherheit ist nicht jeder verfügbare Ort auch als besiedelbare Ressource anzusehen. Die Nistplatzselektion ist vielmehr in ganz entscheidender Weise von der Qualität der Örtlichkeit abhängig. Dazu kommt, dass neben den genannten Parametern in natürlichen Strukturen in der Regel nur ein sehr begrenzter Raum zur Verfügung steht. Die Dimensionen und Abmessungen des Nistraumes sind, neben der Verfügbarkeit von Nahrung, sicherlich die wichtigsten Faktoren der Koloniegrößeregelung bei Ameisen (WILSON 1959, BROWN 1960, CARROLL 1979). Diese Annahme kann mit den hier vorgelegten Ergebnissen ohne Zweifel bestätigt werden.

Pflanzenameisen können ebenfalls enorme Koloniegrößen erreichen. In der Regel bieten die Wirtspflanzen den Ameisen ausreichend Nahrung in Form zuckerhaltigen extrafloralen Nektars oder proteinreicher Futterkörperchen (FIALA & MASCHWITZ 1991, FIALA & MASCHWITZ 1992, HEIL et al. 1997, HEIL et al. 1998, FIALA et al. 1999). Zusätzlich kultivieren die Ameisen oft trophobiotische Cocciden oder Pseudococciden im Inneren der Myrmekodomatien (HECKROTH et al. 1998, AGOSTI et al. 1999). Für Kolonien der Pflanzenameise *Pseudomyrmex concolor* konnte FONSECA (1993) zeigen, dass das Koloniewachstum auf

Bäumen der Gattung *Tachigali* (Fabaceae) insbesondere durch den Nistraum limitiert ist. Ähnliches wird für *Crematogaster*-Kolonien auf *Macaranga hosei* vermutet (FEDERLE 1998). Diese grundsätzliche Limitierung durch den besiedelbaren Raum entfällt bei Ameisen, die sich selbst einen Unterschlupf konstruieren können. Hier beschränkenden vielmehr statische Zwänge, Substrateigenschaften und besonders das Vorhandensein bestimmter Baumaterialien die Ausbildung und die Dimensionen der Nestanlagen und beeinflussen auf diese Weise direkt die Koloniegröße.

## 4.2 Das Nest

Fast jede Untersuchung biologischer Fragestellungen bei Bienen und Wespen beinhaltet eine Beschreibung des jeweiligen Nestbaus und innerhalb der eusozialen Arten gibt es nur ganz wenige Gruppen oder Gattungen, deren Nester unbekannt sind. Die Architektur von Vespidae-Nestern wurde schon früh als taxonomisches Merkmal genutzt (SAUSSURE 1853–1858, PAGDEN 1958, RICHARDS 1977, RICHARDS 1978) und sogar zur Identifikation der Bewohner auf Gattungs- und Artniveau herangezogen (SAKAGAMI & YOSHIKAWA 1968, WENZEL 1998).

Ganz anders ist die Situation bei tropischen arborealen Ameisen. Nestbeschreibungen existieren nur von ganz wenigen Arten, und eine vergleichende Betrachtung zur Architektur und besonders zur ökologischen Relevanz unterschiedlicher Nesttypen ist bisher nicht möglich.

Viele Entomologen, von denen hier nur einige genannt werden können, haben sich bis heute mit der Klassifikation der Nestbauten von eusozial lebenden Wespen (JEANNE 1975, MATSUURA & YAMANE 1990, WENZEL 1998), Bienen (MICHENER 1974), Ameisen (FOREL 1892b, WHEELER 1910, SUDD 1967) und Termiten (NOIROT 1970b) beschäftigt und die Mannigfaltigkeit der Nestkonstruktionen nach unterschiedlichen Kriterien systematisiert. So unterteilen EVANS & WEST-EBERHARD (1970) die Nester der Vespoidea nach der Nestlage und dem verwendeten Baumaterial. Auf derselben Grundlage beruht die Einteilung der Isoptera nach COLLINS (1988). RICHARDS & RICHARDS (1951) gliedern die Nester der Vespidae anhand der verschiedenartigen inneren und äußeren Architektur und der unterschiedlichen Anheftung des Nestes am Substrat. SAKAGAMI (1982) stellt in seiner Übersicht der Apidae-Nester heraus, dass die Nestbauten der Honigbienen (Apini) fast nur aus Wachs angelegt sind. Dagegen verwenden die stachellosen Bienen (Meliponini) und Hummeln (Bombini) neben Wachs auch Harze, Pflanzenreste und Lehm. Während bei den Honigbienen die Zellengröße trotz unterschiedlicher Funktion immer gleich ist, bauen die Hummeln Honig- und Brutzellen unterschiedlicher Größe und Form. Auch hier wird aufgrund von architektonischen Besonderheiten und der Verwendung verschiedener Baumaterialien klassifiziert. Bienen und Wespen, die beiden flugfähigen Gruppen der sozialen Insekten, konstruieren immer hexagonal gebaute Zellen, in die sie ihre Eier legen und in denen die Brut großgezogen wird. Bei diesen Nestbauten ist eine Einteilung auf der Grundlage unterschiedlicher Architektur (Anordnung, Verteilung und Anzahl der Zellen) naheliegend.

Dagegen ist es ein charakteristisches Merkmal der Nester von Ameisen und Termiten, dass sie aus in Größe und Form unregelmäßigen Kammern und Gangsystemen aufgebaut sind, in denen sich die Adulten und die Brut gemeinsam aufhalten. Die Nester wirken damit zwar weniger geordnet, doch bieten sie den Vorteil, dass die Brutstadien innerhalb des Nestbaues jeweils in die für die Entwicklung günstigsten Zonen (Temperatur, Feuchtigkeit) transportiert werden können.

WHEELER (1910) klassifizierte die Ameisenbauten in erster Linie aufgrund ihrer unterschiedlichen Lage. Daraus ergeben sich folgende Gruppen: Erdnester, in Pflanzen angelegte Nester, Nester an „ungewöhnlichen“ Orten (z. B. in Häusern) und „hängende Nester“. Der letzten Kategorie wird der Großteil der Karton- und Seidenbauten der Gattungen *Crematogaster*, *Camponotus*, *Dolichoderus* (*Hypoclinea*), *Azteca*, *Oecophylla* und *Polyrhachis*, aber auch die in hohlen Baumstämmen zu findenden Kartonnester von *Lasius fuliginosus* zugeordnet.

Ganz andere Klassifikations-Kriterien bilden die Grundlage der Ameisennester-Einteilung nach SUDD (1982). Er unterscheidet in der Hauptsache nach den verschiedenen Bautätigkeiten der Ameisen. Es gibt danach zunächst zwei Verhaltensweisen, die bei der Mehrzahl der Formicinen anzutreffen sind: zum einen das Aushöhlen von Material, um Kammern oder Gänge zu gestalten, und zum anderen das Ablagern verschiedener Materialien zum Zweck des Auffüllens und Unterteilens von Höhlungen sowie der Schaffung von Hügeln und Kratern außerhalb des Nestes. In einer Unterkategorie werden die Arten zusammengefasst, die unterschiedliche Baumaterialien aktiv bearbeiten können und dabei deren physikalische Eigenschaften verändern. Hierzu zählt SUDD die „Karton- und Seidennestbauer“.

In der vorliegenden Arbeit, die sich ausschließlich auf die arborealen Nestbauten konzentrierte, wurden neben architektonischen Unterschieden auch Differenzen in der Substratwahl, Materialbeschaffenheit und in der Funktion der Nestkonstruktionen berücksichtigt. Als weiteres Kriterium zur Klassifikation arborealer Nestanlagen diente die Verschiedenartigkeit der Materialbearbeitung und der Substratvorbereitungen durch die Ameisen. Einige dieser Nestcharakteristika sind quantitativer, andere qualitativer Natur.

Während die Anzahl der freinestbauenden Ameisenarten sicherlich nur annähernd erfasst werden konnte, ist bei der Darstellung der verschiedenen Nesttypen zu erwarten, dass die erfolgreichsten, auf der Basis ethoökologischer sowie material- und substrattechnischer Unterschiede ermittelten Erscheinungsformen aufgeklärt werden konnten (vgl. **Tabelle 25**, S. 180).

Wie die meisten biologischen Kategorien stellen auch diese Nestcharakterisierungen keine perfekten Abgrenzungen dar, und es können den hier untersuchten Nesttypen, je nach dem Blickwinkel und den Präferenzen des Betrachters, noch weitere, mehr ins Detail gehende Differenzierungen hinzugefügt werden. Da sich ein erfolgreiches Bauprinzip in einer raschen Radiation niederschlagen sollte, sind völlig neue Konstruktionstypen jedoch nicht zu erwarten. Seltene, nicht entdeckte Nesttypen sollten nur geringfügig von den hier vorgestellten abweichen oder aber eine Synthese von zwei oder mehreren Prinzipien bilden.

| Freinestbauer |                          |                | Polyrhachis |    | Camponotus (K.) micragyne |    |     | Camponotus (M.) sp. 1 | Technomyrmex |    | Dolichoderus |    |     |    | Myrmicaria arachnoides |    |     | Monomorium |    | Crematogaster |    |     |    | Oecophylla smaragdina |   |   |  |
|---------------|--------------------------|----------------|-------------|----|---------------------------|----|-----|-----------------------|--------------|----|--------------|----|-----|----|------------------------|----|-----|------------|----|---------------|----|-----|----|-----------------------|---|---|--|
| Kat. I        | Kat. II                  | NesttypNr. ⇒   | 1           | 2  | 3                         | 4  | 5   | 6                     | 7            | 8  | 9            | 10 | 11  | 12 | 13                     | 14 | 15  | 16         | 17 | 18            | 19 | 20  | 21 | 22                    |   |   |  |
|               |                          | GattungstypNr. | I           | II | I                         | II | III | I                     | I            | II | I            | II | III | IV | I                      | II | III | I          | II | I             | II | III | IV | I                     |   |   |  |
| Substrat      | Blattunterseite          |                | •           | •  | •                         | •  | •   |                       |              | •  | •            | •  | •   | •  | •                      | •  |     | •          | •  |               |    |     | •  |                       | • |   |  |
|               | Zwischen Blättern        |                |             |    |                           |    |     |                       |              |    |              |    |     |    |                        |    |     |            |    |               |    |     |    |                       |   | • |  |
|               | Um Zweige                |                |             |    |                           |    |     |                       | •            |    |              |    |     |    |                        |    |     | •          |    |               |    |     |    | •                     |   |   |  |
|               | Am Stamm                 |                |             |    |                           |    |     |                       |              |    |              |    |     |    |                        |    |     |            |    |               |    |     |    |                       |   |   |  |
| Baumaterial   | Pflanzenmat. & Detritus  |                | ♦           | ♦  | ♦                         |    |     | •                     | ♦            |    | •            | •  |     |    | •                      | •  | •   |            |    | •             | •  |     | •  |                       |   |   |  |
|               | Lange Pflanzenfasern     |                |             |    |                           |    |     |                       |              |    |              |    |     |    |                        |    |     |            |    | •             |    |     |    |                       |   |   |  |
|               | Pilzhypen                |                |             |    |                           | •  | •   | •                     | •            | •  | •            |    |     |    |                        |    |     |            | ♦  | •             |    |     | •  |                       |   |   |  |
|               | Blatthaare               |                |             |    |                           | •  | •   | •                     |              |    |              |    |     |    |                        |    |     |            | •  | ♦             |    |     |    |                       |   |   |  |
|               | Moos                     |                | ♦           | ♦  |                           |    |     |                       |              |    |              |    |     |    |                        |    |     |            |    |               |    | •   |    |                       |   |   |  |
|               | Erde                     |                |             |    |                           |    |     |                       | •            |    |              |    |     |    |                        |    |     |            |    |               |    |     |    | •                     |   |   |  |
|               | Fremdseide               |                |             | •  |                           |    |     |                       |              |    |              |    | ♦   | •  |                        |    |     |            |    |               |    |     |    |                       |   |   |  |
|               | Larvalseide              |                | •           |    | •                         | •  | •   |                       |              |    |              |    |     |    |                        |    |     |            |    |               |    |     |    |                       |   | • |  |
| Befestigung   | Pilzstabilisiert         |                |             |    |                           | ♦  | ♦   | ♦                     | •            | •  | •            |    |     |    |                        |    |     | ♦          | •  |               | •  | •   |    |                       |   |   |  |
|               | Klebstoffstabilisiert    |                |             |    |                           |    |     | ♦                     |              |    |              |    |     |    |                        |    |     |            |    | •             |    |     |    |                       |   |   |  |
|               | Wurzelstabilisiert       |                |             |    |                           |    |     |                       | •            |    |              |    |     |    |                        |    |     |            |    |               |    |     |    | •                     |   |   |  |
|               | Trichomstabilisiert      |                |             |    |                           |    | •   | •                     |              |    |              |    |     |    |                        |    |     |            | •  | ♦             |    |     |    |                       |   |   |  |
|               | H-Brückenstabilisiert *  |                |             |    |                           |    |     |                       |              |    |              |    |     |    | •                      | •  | •   |            |    |               |    |     |    |                       |   |   |  |
|               | Fremdseidenstabilisiert  |                |             | •  |                           |    |     |                       |              |    |              |    | ♦   | •  |                        |    |     |            |    |               |    |     |    |                       |   |   |  |
|               | Larvalseidenstabilisiert |                | •           | ♦  | •                         | ♦  | ♦   |                       |              |    |              |    |     |    |                        |    |     |            |    |               |    |     |    |                       |   | • |  |
| Bearbeitung   | Kneten und Quetschen     |                |             |    |                           |    |     |                       |              |    |              |    |     |    | •                      | •  | •   |            |    |               |    |     |    |                       |   |   |  |
|               | Aufschichten             |                |             |    |                           |    |     | •                     | •            | •  | •            | •  |     |    |                        |    |     | •          | •  |               | •  | •   | •  | •                     |   |   |  |
|               | Modellieren              |                |             |    |                           |    |     | •                     | •            | •  | •            |    | •   |    | •                      | •  | •   |            |    |               | •  | •   | •  | •                     |   |   |  |
|               | Verdrillen               |                |             | •  |                           |    |     |                       |              |    |              |    |     | •  |                        |    |     |            |    |               |    |     |    |                       |   |   |  |
|               | Verzahnen / Verflechten  |                |             |    |                           |    | •   | •                     |              |    |              |    |     |    |                        |    |     |            | •  | •             | •  |     |    |                       |   |   |  |
|               | Weben                    |                | •           | •  | •                         | ♦  | ♦   |                       |              |    |              |    |     |    |                        |    |     |            |    |               |    |     |    |                       |   | • |  |
| Architektur   | Bogenkammern             |                | •           | •  |                           | •  | •   | •                     | •            | •  | •            | •  | •   | •  | •                      | •  | •   | •          | •  | •             | •  | •   | •  | •                     |   |   |  |
|               | Säulen                   |                |             |    |                           |    |     |                       | •            | •  |              |    |     |    |                        |    |     |            |    | •             |    | •   | •  |                       |   |   |  |
|               | Einkammernest            |                | •           | •  |                           | •  | •   |                       |              |    |              | •  | •   | •  |                        |    |     |            |    |               |    |     |    |                       |   | • |  |
|               | Mehrkammernest           |                |             |    | •                         |    |     |                       |              | •  |              |    |     |    | •                      | •  | •   | •          | •  |               |    |     |    |                       |   |   |  |
|               | Vielkammernest           |                |             |    |                           |    |     | •                     |              | •  |              |    |     |    |                        |    |     |            |    | •             | •  | •   | •  | •                     |   |   |  |

Tabelle 25: Legende siehe folgende Seite.

Legende zu **Tabelle 25** S. 180: Nesttypen freinistender Ameisen in Südostasien. Die Nesttypisierung ergibt sich aus Unterschieden in der Substrat- und Materialwahl, durch divergente Befestigungs- und Verarbeitungstechniken sowie durch eine verschiedenartige Nestarchitektur. Diese fünf Hauptkategorien (**Kat. I**) lassen sich jeweils in mehrere Unterkategorien (**Kat. II**) aufspalten. Daraus ergeben sich 22 charakteristische Nesttypen. Bei *Polyrhachis*, *Oecophylla* und der Untergattung *Camponotus* (*Karavaievia*) erfolgte die Einteilung aufgrund von Unterschieden der Gründungsneester und fertiger Bauten. Die Nesttypisierung von *C. (Karavaievia) micragyne* beruht auf Nestanlagen, die diese *Camponotus* zusammen mit *Monomorium* sp. 2 bewohnte. Bei den anderen Arten wurden neben den allgemeinen Analysen der Nestanlagen umfangreiche Experimente zum Bauverhalten durchgeführt und die Resultate zu einer detaillierteren Klassifikation herangezogen.

Im Ergebnisteil wurden die Nesttypen separat für jede bearbeitete Ameisengattung mit römischen Ziffern nummeriert (I–IV). Daraus ergeben sich pro Gattung bzw. Untergattung ein (z. B. *C. Myrmotarsus*) bis vier (z. B. *Dolichoderus*) Typ(en) von Nestern. Aus Gründen einer besseren Gesamtübersicht sind die Nesttypen dagegen in der **Tabelle 25** mit fortlaufenden Ziffern gekennzeichnet.

(●) Ausschlaggebende Unterkategorie, die zu mehr als 50 % die Charakterisierung bestimmt.

(◆) Die Unterkategorie beeinflusst zu einem geringen Anteil die Nesttyp-Charakterisierung (unter 50 %). Bei neuen Nestern können die mit (◆) gekennzeichneten Unterkategorien zunächst überwiegen. Im Laufe der Nestentwicklung verliert diese Unterkategorie jedoch zunehmend an Bedeutung und eine andere mit (●) gekennzeichnete Kategorie gewinnt an Relevanz.

(\*) Bei den Wasserstoffbrücken oder Wasserstoffbindungen handelt es sich nicht um eine besondere Bindungsart, sondern lediglich um eine stark ausgeprägte Wirkung der Polarität (siehe **Kapitel 4.2.2.1.1**, S. 189).

## 4.2.1 Substrattypen arborealer Ameisennester

Die Mehrzahl der Freinestbauer nutzt Blätter als Substrat. Insgesamt waren mehr als drei Viertel aller gefundenen Nestbauten auf blattgebundenen Oberflächen angelegt (**Kapitel 3.1.1**, S. 24). Die bevorzugte Position dieser Nester war auf der Blattunterseite. Zusammen betrachtet ergibt sich, dass 64 % aller im Rahmen der vorliegenden Arbeit aufgenommenen Nestbauten auf der Unterseite einzelner Blätter zu finden waren.

Von allen Nestbauten auf Stamm- und Astoberflächen waren 75 % von *Crematogaster*-Arten besiedelt. Diese Nestposition konnte ansonsten nur noch bei den mit Epiphyten assoziierten *Camponotus (Myrmotarsus)* und bei zwei *Polyrhachis*-Arten gefunden werden.

### 4.2.1.1 Oberflächen von Blättern als Substrat

Die Position auf der Unterseite von Blättern bedeutet allgemein einen verbesserten Schutz der Nestkonstruktionen. Dienen Blätter als Dach bzw. als Untergrund für die Bauten, so sind sie sowohl vor Regen als auch vor zu starker Sonneneinstrahlung geschützt. Wie WILLMER (1986) zeigen konnte, sind die tageszeitlichen Temperaturschwankungen auf den Blattunterseiten sehr gering. In den Nachtstunden ist sogar ein geringfügiger Temperaturanstieg zu verzeichnen. Dagegen variieren die Temperaturen auf der Blattoberseite ganz erheblich und können in der Nacht noch unter den Werten der Blattunterseite liegen. Ein weiterer mikroklimatisch positiver Faktor ist in der Nähe der Nester zu den überwiegend auf der Blattunterseite zu findenden Stomata zu sehen. Da mehr als 90 % des von einer höheren Pflanze transpirierten Wassers über die Spaltöffnungen verloren gehen (RAVEN et al. 1985), erlangen Unterblattneester auf passivem Wege eine regelmäßige Zufuhr von Feuchtigkeit. Ein Nestklima mit hoher relativer Luftfeuchte benötigen nach JANET (1904) vor allem die Eier und die jüngeren Larvenstadien, da sie durch ihr dünnes Integument auch über die Oberfläche leicht Flüssigkeiten verlieren können, wogegen die Puppen besonders wärmebedürftig, aber relativ trockenresistent sind.

Im Vergleich mit stamm- und astgebundenen Nestbauten, wie sie z. B. bei den *Crematogaster*-Nesttypen I & II zu finden sind, benötigen die komplexen Konstruktionen unter oder zwischen Blättern erheblich weniger Material, da weite Bereiche der Oberfläche mit Hilfe des Blattwerks gestaltet werden können.

Die Blattunterseite als Anheftungsstelle für Nestbauten bringt offensichtlich eine Reihe von Vorteilen mit sich. Ein entscheidender Nachteil scheint dagegen die relativ kurze Lebenszeit der Blätter zu sein. Sie vertrocknen und fallen früher oder später ab. Wenngleich die Blätter in den Tropen bedeutend langlebiger sind als in gemäßigten Breiten, müssen Kolonien mit dieser Nestposition doch häufiger umziehen. Ein sparsamer Umgang mit dem herbeigeholten Baumaterial ist sicher vorteilhaft. Nach eigenen Beobachtungen recyceln praktisch alle Freinestbauer mit blattgebundenem Nistsubstrat große Teile von verlassenen Nestern (z. B. *Technomyrmex* sp. 7, *T.* sp. 9, *Dolichoderus* sp. 1, *Myrmecaria arachnoides*). Dieses Verhalten ist auch von *Polyrhachis muelleri* (DOROW et al. 1990) und *Camponotus texens* (MASCHWITZ et al. 1985) bekannt und konnte auch für Wespen nachgewiesen werden (MATSUURA & YAMANE 1990, REEVE 1991). Auf diese Weise minimieren die Tiere beträchtlich die Kosten für den neuen Nestbau. Darüber hinaus zeigten Verhaltensexperimente mit *Technomyrmex* sp. 9, dass die Trophobionten in den Stallnestern auch eine Art Alarmfunktion erfüllen. Bei nachlassender Honigtauproduktion der Pflanzensauger können die Ameisen frühzeitig erkennen, dass ein Nestblatt vom Baum fallen wird, und verlassen daraufhin den Nestbau<sup>21</sup>.

Auch einige Wespen bauen Nester unter oder zwischen Blättern. Nach JEANNE (1975) ist die Bauposition auf Blättern für die Nester kleiner Wespenkolonien vorteilhafter als an Ästen. Er begründet dies zum einen damit, dass Blätter insgesamt häufiger anzutreffen sind als Äste. Zum anderen geht er davon aus, dass räuberische Ameisen vornehmlich auf Ästen fouragieren und deshalb Wespennester von Arten, die sich nicht effektiv verteidigen können, am Blatt besser geschützt sind. Tatsächlich aber sind blattgebundene Nestanlagen bei der Mehrheit der tropischen Wespennester eher selten (VECHT 1967), und besonders Papiernester der Gattung *Vespa* (Vespinæ) sind in der Regel nicht unter Blättern angelegt, sondern in Hohlräumen oder als freihängende Gebilde an Zweigen befestigt (EVANS & WEST-EBERHARD 1970, MATSUURA 1971, 1990). Schutz vor Prädatoren gewährt den *Vespa*-Arten eine das Nest umspannende dicke „Papierhülle“.

Die Bauten der tropischen Termiten zeigen bei vergleichender Betrachtung der Nestpositionen deutliche Parallelen, aber auch wichtige Unterschiede zu der Gesamtheit der Ameisennester (NOIROT 1970b, NOIROT 1977, COLLINS 1988). Man findet die Nester im Inneren von Baumstämmen (Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Termitinae, Macrotermitinae),

<sup>21</sup> Um den Stofftransport zum Blatt künstlich zu unterbinden, wurden Blattstiele auf der Unterseite mit einer Rasierklinge angeritzt (n = 10). Das danach leicht abknickende Blatt wurde mit Klebestreifen in seiner ursprünglichen Lage fixiert. Auf diese Weise wurde ausgeschlossen, dass eine Lageveränderung des Nestblattes Reaktionen bei den Ameisen hervorruft. Als Nullprobe dienten Blätter, an denen in identischer Weise Klebestreifen befestigt waren. Bereits 15 Min. nach Unterbrechung der Leitgefäße konnte ein massives Transportverhalten beobachtet werden. Von den Ameisen wurden die ersten Puppen und Larven in sichere Nester auf benachbarten Blättern geschafft. Etwa 30 Min. später konnten Arbeiterinnen beobachtet werden, die Cocciden aus den Nestern transportierten. In der Regel hatten die Arbeiterinnen nach 24 Std. die Nester verlassen und dabei die Brut und den Großteil der Cocciden mitgenommen.

als Gangsysteme auf der Außenseite (z. B. *Rhinotermitidae*) und ebenso als freie Gebilde aus kartonähnlichem Material um Äste herum gebaut (*Nasutitermitinae*). Auf der Unterseite von Blättern sind die Bauten der Termiten jedoch nie zu finden.

Einer der entscheidenden Unterschiede zwischen Wespen, Termiten und Ameisen ist die Art der Ernährung. Mit ziemlicher Sicherheit steht die häufig anzutreffende Position der Freinestbauten unter bzw. zwischen Blättern in engem Zusammenhang mit der trophobiotischen Ernährungsweise der Ameisen. Die Tatsache, dass die von den Homopteren angestochenen Phloemanteile der Leitbündel auf der Unterseite der Blätter lokalisiert sind, hat sicher einen sehr entscheidenden Einfluss bei der Wahl des Nestsubstrates.

Sehr wahrscheinlich stand bei vielen Ameisen auch die Sicherung von Trophobiosestellen am Anfang der Entwicklung zum Freinestbau. Wie bereits ausgeführt, beschränkt sich die Bautätigkeit einer Reihe von Ameisenarten nicht nur auf den Ausbau des eigentlichen Nestes. Selbst viele erd- und stammnistende Formen schützen ihre Trophobiosepartner, indem sie „Lauspavillons“ meist aus grobem pflanzlichen Material oder Erde anlegen. Hier könnten erste Verarbeitungstechniken erprobt werden. *Pogonomyrmex badius* bietet ein Beispiel für eine mögliche Vorstufe zum Lauspavillonbau. Die Arbeiterinnen platzieren kleine Sandkörner in den Honigtau von Pflanzensaugern (MORRILL 1972). Nachdem die Oberfläche benetzt ist, tragen die Tiere die Körner in das Nest und lecken die anhängende Flüssigkeit ab. Dieser „Werkzeuggebrauch“ wurde auch von *Aphaenogaster rudis* beschrieben (FELLERS & FELLERS 1976). Werden die aufgelegten Sandkörner nicht wegtransportiert, könnten sich aus einer solchen Verhaltensweise durchaus geschlossene „Lauspavillons“ entwickelt haben. Hat sich erst einmal eine bestimmte Materialverarbeitungstechnik ausgebildet, die dauerhafte Unterstände ermöglicht, ist der Weg vom Umzug aus dem Hohlraumnest in ein frei gebautes Nest grundsätzlich vorstellbar. In dieser Phase erfolgt ein Funktionswandel vom reinen Läusestall zum Stallnest. Ist diese Entwicklung erst einmal eingeschlagen, sind die weiteren notwendigen Schritte (z. B. Eintragen von Läusen, Optimierung der Nestarchitektur und der Nestfixierung) gut begründbar. Das weitgehende Fehlen von stammnistenden Arten in den Dolichoderinen-Gattungen *Technomyrmex* und *Dolichoderus* deutet darauf hin, dass diese Gruppe schon recht früh in der Evolution diesen Weg der Nischenerweiterung vollzogen hat. In diesem Sinne kann auch die enge Abhängigkeit von Läusebesiedlung und initialem Nestbauverhalten bei *Technomyrmex* erklärt werden. Für die freinestbauenden Arten dieser Gattung ist die Anwesenheit von Trophobionten der Auslöser für Bauverhalten. Auch die Gründungsnester sind schon im frühen Stadium von Cocciden besiedelt.

Die mit spezifischen Läusen assoziierten Wanderhirten aus der Gattung *Dolichoderus* haben wahrscheinlich aus Gründen einer höheren Mobilität sekundär den Bau von Stallnestern und Lauspavillons aufgegeben (DILL 1996).

Aus Sicht der beteiligten Trophobionten in den Stallnestern sollte sich das Nest auf der mittleren Blattader nahe dem Blattgrund befinden, weil sämtliche Stoffe, die in das Blatt hinein oder aus dem Blatt heraus transportiert werden, diese Stelle passieren (WITHAMS 1978). In der Tat ist, bis auf wenige Ausnahmen, die Mittelrippe stets in die Nestbauten

integriert. Dagegen sind praktisch alle Nester nicht an der Basis, sondern in der Mitte des Blattes ausgerichtet. Die Gründe hierfür könnten der bessere Prädatorenschutz (sensu JEANNE 1975) und eine effektivere Deckung vor extremen Witterungsverhältnissen sein. Möglicherweise spielen auch statische Besonderheiten eine Rolle.

Die meisten Arten mit einem blattgebundenen Substrattyp leben kryptisch in Stallnestern und sind in ihrem Fouragiergebiet auf das Blattwerk der Nestpflanze beschränkt. Man findet diese Arten fast ausschließlich im geschlossenen Waldesinneren. Die ebenfalls auf Blättern nistenden Weberameisen der *Camponotus*-Untergattung *Karavaievia* und *Oecophylla smaragdina* dagegen können als klassische Vertreter ökologisch dominanter Arten bewertet werden. Sie verhalten sich sehr aggressiv und verteidigen große Territorien (vgl. **Kapitel 4.1**). Darüber hinaus bevorzugen sie ein offenes Habitat am Waldrand, an Flussufern und in Baumsturzlücken. Mit einigen Abstrichen gilt dies unter den Blattnestern sonst nur noch für *Myrmicaria arachnoides* (vgl. **Kapitel 4.1.2.1**).

#### 4.2.1.2 Oberflächen von Stämmen und Ästen als Substrat

Die Außenseite von Stämmen und Ästen wird vergleichsweise selten als Substrat zur Befestigung von Nestbauten verwendet (**Tabelle 25**, S. 180). Äste und Zweige bilden einen relativ stabilen Untergrund und können in vielfältiger Weise als Halte- und Stützstrukturen genutzt werden. Deswegen und wegen der grundsätzlichen Verfügbarkeit großer Flächen auf Stämmen und Ästen erreichen Nester auf diesem Substrat die größten Dimensionen. Bis auf die Ausnahmen von *Polyrhachis* spp. fanden sich in allen stammgebundenen Nestbauten auch Trophobionten. Während jedoch die meisten Blattnester auf den Honigtau der im Nest lebenden Homopteren beschränkt sind, pflegen die *Crematogaster*-Arten (Nesttyp I & II) und *Camponotus* (*Myrmotarsus*) die Trophobionten hauptsächlich außerhalb der Nester in überbauten Lauspavillons. Diese bestehen bei allen genannten Arten jedoch aus vergleichsweise fragilem Material, das in keinem Fall die stabilen Eigenschaften der Nestbauten aufweist.

Die Läuseställe sind über stark frequentierte Trails mit dem Nest verbunden, sie können unter Umständen weit entfernt liegen.

Bei einigen Arten aus der Gattung *Pheidole* (Myrmicinae) findet man aus Erdkörnern konstruierte Schutzwege, die vom Nest bis zu den Trophobiosestellen reichen. Diese Galerien sind räumlich mit dem Nest verbunden und zeigen ähnliche physische Eigenschaften wie die Bruträume. Überdachte Laufwege am Boden kennt man auch von Treiberameisen (SCHNEIRLA 1971, WEISSFLOG et al. 2000) und von Termiten. Diese Galerien gewähren Schutz vor Prädatoren, Parasitoiden und vor Austrocknung. Die Fertigung ausgedehnter Schutzbauten außerhalb der Nester könnte ebenso die Evolution von frei gestalteten Nestern initiiert haben. Neben der Sicherung von Nahrungsressourcen käme mit der Nistraumerweiterung ein weiterer Selektionsdruck hinzu, auf den die Ameisen reagieren konnten.

Bei den *Crematogaster*-Arten die ihre Nester auf Stämmen und Ästen bauen geht ein Großteil des verarbeiteten Materials in die Stützkonstruktionen des Nestes. Die zusätzliche Produktion von Klebesubstanzen (*Crematogaster* cf. *artifex*) könnte dabei eine höhere

energetische Investition verlangen als das Bereitstellen eines nährstoffreichen Substrats für Pilze oder Epiphyten (*Crematogaster* sp. 24, *Camponotus* (*M.*) sp. 1).

Die durch das stammgebundene Substrat mögliche Nestgröße hat individuenreiche Kolonien zur Folge. Alle Stamm- und Astnister dominieren ihre großräumigen Fouragiergebiete, die an Flussufern (vgl. **Kapitel 3.3.3**, *C. Myrmotarsus* sp. 1) oder am Waldrand liegen (vgl. **Kapitel 3.3.8.2 & Kapitel 3.3.8.3**, *Crematogaster* Nesttyp I & II).

#### 4.2.2 Materialtypen arborealer Ameisennester

Für Ameisenarten, die in Höhlungen nisten, ist die bestimmende Nistressource der Raum (= Substrat), der unter Umständen durch Aufbeißen von Öffnungen („Mieter“) oder grabende Tätigkeit noch zugänglich gemacht werden muss. Für freinestbauende Arten fällt dagegen neben dem Substrat besonders das zum Bau genutzte Material als limitierende Ressource ins Gewicht. Die Wahl des Baumaterials beeinflusst unmittelbar die aufzuwendende Energie für den Nestbau. Allseits verfügbares Material reduziert den Aufwand für die Suche und den Transport. Die aufzubringende Energie wird ebenso verringert, wenn die Bearbeitungsmechanismen, die nötig sind, um das Material zu nutzen, relativ simpel gehalten werden können. Eine zu starke Spezialisierung auf ein bestimmtes Material limitiert die Habitatwahl. Weiter ist sicherlich ein sparsamer Umgang mit den benötigten Materialien anzustreben und ebenso ein minimaler Aufwand für die Instandhaltung und Pflege des Materials. Darüber hinaus sollte der gewählte Baustoff natürlich den extremen klimatischen Bedingungen in der Baumkronenregion, nämlich starken Niederschlägen, vermehrter Sonnenstrahlung und „Windstress“ (KOJIMA & JEANNE 1986), widerstehen.

Das zum Nestbau verwendete Material der meisten sozialen Insekten kann nach STARR (1991) in vier Kategorien unterteilt werden: (i) Pflanzenmaterial, (ii) Wachs und Harz, (iii) Schlamm und Kot sowie (iv) Seide. Innerhalb der eusozialen Bienen, Wespen und auch der Termiten können auffällige Übereinstimmungen bei der Verwendung von Baumaterialien aus den Kategorien i–iii festgestellt werden, insbesondere dann, wenn man sich bei der Betrachtung auf die epigäisch nistenden Formen konzentriert.

Vespinæ und Polistinæ nutzen in erster Linie Fasern pflanzlicher Herkunft (Kategorie i) für ihre vielfältig gestalteten Nestbauten. Das bevorzugte Material der Polistinæ sind lange Holzfasern. Die Nutzung von Pflanzenhaaren als zusätzliches Baumaterial kennt man von einigen *Dolichovespula*, *Polistes*, *Provespa* und *Protopolybia* (DUNCAN 1928, MACHADO 1980, MATSUURA & YAMANE 1990). Viele *Provespa*- und die meisten *Vespa*-Spezies nutzen ausschließlich kurze Holzsnipsel (MACDONALD 1977, MASCHWITZ & HÄNEL 1988), die sie von lebenden oder verrottenden Pflanzenoberflächen abraspeln. Funde fossiler Wespennester, die rezenten Papiernestern von Polistinen ähneln, geben Hinweise darauf, dass die Wespen schon vor mehr 63 Millionen Jahren pflanzliche Produkte zum Nestbau nutzten. CARPENTER (1988) vermutet, dass bereits der gemeinsame Vorfahre der sozialen Faltenwespen die Fähigkeit zur Manipulation von Pflanzenfasern besaß.

Durch das Versetzen mit Drüsensekret und extra gesammeltem Wasser (KARSAI & WENZEL 2000) entsteht ein feuchter und gut modellierbarer Faserbrei. Das Einspeicheln der Nestwände konnte sogar bei solitären Grabwespen (Sphecidae) beobachtet werden (QURESHI & AHMAD 1978).

Der Wespenspeichel ist eine wasserklare Flüssigkeit, die außerhalb des Wespenkörpers sehr schnell erhärtet. Einmal hart gewordener Speichel wird in Wasser nicht wieder flüssig. Das Sekret wird später auch bei der Instandhaltung der Nester aufgetragen. Es kann die Nestwände vor Regen schützen; zudem stabilisiert es die Nestbauten und fixiert sie am Substrat (HERMANN & BLUM 1981, HANSELL 1989b, WENZEL 1991, KUDÔ et al. 1998, YAMANE et al. 1998).

Die meisten chemischen Analysen von Wespensekret zeigen, dass es sich in der Hauptsache aus verschiedenen Proteinen zusammensetzt (ESPELIE & HIMMELSBACH 1990, MASCHWITZ et al. 1990, SINGER et al. 1992, KUDÔ et al. 2000). Die südostasiatische *Ropalidia opifex* (Polistinae, Ropalidiini) baut Nester gar aus purem proteinhaltigem Speichelsekret aus der Labialdrüse, indem sie die offenen Ränder nebeneinander liegender Blätter verschließt (MASCHWITZ et al. 1990). Im Gegensatz dazu fanden SCHREMMER et al. (1985) in der Nesthülle von *Protopolybia charterogoides* (zitiert unter dem Namen *Pseudochartergus charterogoides*) als Hauptbestandteil Chitin. Eine Präsenz von Proteinmaterial konnten die Autoren bei ihren Untersuchungen allerdings nicht ausschließen.

Mit großer Wahrscheinlichkeit wirkt sich die Zugabe von klebenden, wasserunlöslichen Sekreten in das Baumaterial sowohl auf eine bessere Fixierung der Nester am Substrat als auch auf die Festigkeit und Stabilität der fertigen Nestbauten aus. Experimente zu den Klebequalitäten von frisch verbautem Fasermaterial, wie sie in der vorliegenden Arbeit durchgeführt wurden, sind für Wespennester nicht bekannt. Zwar finden KUDÔ et al. (2000) auch in Gründungsnestern von *Polistes chinensis* verschiedene Aminosäuren, es gibt jedoch keine Untersuchungen dazu, inwieweit schon zu Anfang die Eigenschaften des Wespensekrets zum Tragen kommen und ob das Sekret die Fasern bereits im frühen Stadium verklebt. Möglicherweise entfällt auch ein großer Teil der Haltequalitäten von Wespennestern auf spezielle architektonische Eigenheiten bei den verschiedenen Wespenbauten. So wird die Verbindung zwischen Nest und Substrat bei den Polistinae und Vespinae über schmale Haltestrukturen (ein sogenannter Nestpetiolus; DOWNING & JEANNE 1987, DOWNING & JEANNE 1990) hergestellt, an denen dann die Waben bzw. die Nesthüllen ansetzen. Im Endstadium können die Nester mancher Arten an einer Vielzahl dieser Haltestrukturen befestigt sein (GADAGKAR 1991). Nach JEANNE (1975) sind diese das Nest vom Substrat separierenden Strukturen auch als Antwort auf den Druck räuberischer Ameisen zu verstehen, da die Nester dadurch zum einen vor Entdeckung durch Ameisenräuber besser geschützt sind und zum anderen der auf den Petiolus beschränkte Zugang zum Nest leichter zu verteidigen ist. Viele tropische Wespenarten beschmieren den Petiolus mit zusätzlichen klebrigen Substanzen. Diese „ant-guards“ (WILLIAMS 1919) können die Passage der Ameisen erschweren (JEANNE 1970, SCHREMMER 1978, TURILLAZZI 1981), aber nicht immer gänzlich verhindern (CHADAB 1979, YOUNG 1979, O'DONNELL & JEANNE 1990). Allein durch die Art, wie diese Verbindungselemente einen Nestzweig umgreifen, können sie unter Umständen aber auch unterschiedliche Gewichte tragen. Genauso könnte

die Verschiedenartigkeit von Materialien (langfaserige Elemente versus kurze Pflanzenfragmente) bei der Konstruktion von Petiolus und Zellen- bzw. Nesthüllen unterschiedliche verstärkende Eigenschaften der einzelnen Nestelemente hervorrufen (GORDON 1976).

Honigbienen sind in einer besonderen Situation, indem sie den Baustoff für ihr Nest selbst herstellen. Das Wabenwachs (Kategorie ii) bildet in seiner Gesamtheit als Waben das Nest der Honigbienen. Die Waben sind senkrecht und zueinander parallel in Hohlräumen angeordnet. Die in Asien vorkommenden Arten *Apis florea* und *Apis dorsata* konstruieren frei an Ästen hängende Waben, die ohne eine schützende Hülle auskommen. Jede Wabe besteht aus mehreren tausend kleinen hexagonalen Zellen. Das Wachs wird von den Arbeiterinnen einer bestimmten Altersklasse aus ventralen Hinterleibsdrüsen in Form kleiner Wachsplättchen sezerniert, mit Mandibeldrüsensekret emulgiert und mittels der löffelförmig gestalteten Mandibeln verbaut (FRISCH 1974, HEPBURN 1986). Zum Verkitten von Lücken und Spalten verwenden Bienen in geringerer Menge auch Harz, das sie an Baumknospen sammeln und in den Körbchen der Hinterbeine eintragen. Von erdnistenden solitären Pelzbienen (*Anthophora*) weiss man, dass sie die Erde beim Graben mit gesammeltem Wasser aufweichen (WITT 1998). Die ersten fossilen Bienennester sind aus dem Trias (vor etwa 220 Mill. Jahren) bekannt (WITT 1998).

Den Termiten dienen als Baumaterial Erde, Holzpartikel und in ganz besonderem Maße ihre Fäkalien (Kategorie iii), mit dem die übrigen Bestandteile verkittet sowie Galerien ausgekleidet werden (SANDS 1960, STUART 1969, NOIROT 1970b, MIURA & MATSUMOTO 1997). Bei den meisten Termiten wird Kot in liquider Form ausgeschieden (NOIROT 1970a). Das Verwenden des eigenen Kots zum Bauen der Nester ist den Termiten nur möglich, weil die Exkremente rasch erhärten und nicht in Fäulnis übergehen. Die steinharten Bauten der Termiten können oft mehrere Meter hoch werden und bestimmte Savannenlandschaften dominieren. Die arborealen Nester der Gattung *Nasutitermes* (Termitidae) bestehen aus Holzfragmenten und wenigen Erdpartikeln, die die Tiere beim Bau mit Kot benetzen und dann mit den Mundwerkzeugen glätten und verstreichen (FRISCH 1974, CLARKE & GARRAWAY 1994, MARTIUS 1994, THORNE et al. 1996).

NOIROT (1970b) nimmt an, dass Speichel höchstens eine untergeordnete Rolle beim Bauen spielt ein Nachweis für zusätzlich beigemischte Sekrete fehlt bislang (GRASSÉ 1939, GRASSÉ 1959). Noch nicht untersucht, aber denkbar ist, dass zusätzlich eingebrachte Sekrete die Kontamination durch saprophytische Pilze und andere Mikroorganismen unterdrücken und so das schnelle Zersetzen der Nesthüllen verhindert wird. Von der hypogäischen *Reticulitermes santonensis* (Rhinotermitidae) ist bekannt, dass das Baumaterial zur besseren Verarbeitung zusätzlich mit Wasser benetzt wird, welches die Tiere im Reservoir der Labialdrüsen zum Nest transportieren (GRUBE & RUDOLPH 1999). BATRA & BATRA (1966) belegen einen verbesserten Zusammenhalt der Nestwände bei *Odontotermes*-Arten in Indien durch Pilze der Gattung *Termitomyces*, die in das „Kartonmaterial“ aus Kot und Holzfragmenten hineinwachsen.

Für die meisten Feinestbauten von Ameisen wurde bislang grundsätzlich eine identische Materialwahl und Verarbeitung wie bei den sozialen Faltenwespen angenommen. Darauf deutet schon der Begriff Kartonnest für alle nicht aus Seide konstruierten arborealen Ameisennester hin. Wie gezeigt werden konnte, machen sich die tropischen Ameisen sehr unterschiedliche Materialien beim Bau der Nester zunutze. Je nach Anteil der hauptsächlich verarbeiteten Baustoffe kann man vier Nestmaterialtypen unterscheiden: (i) Nester aus pflanzlichen Materialien, (ii) Pilznester, (iii) Seidennester und (iv) Ameisengärten (Wurzelnester). Die Wahl des jeweiligen Baumaterials wirkt sich direkt auf die benötigten Bearbeitungsmechanismen und die Art und Weise der Nestfixierung am Substrat aus (vgl. **Tabelle 25**, S. 180).

#### 4.2.2.1 Nester aus pflanzlichen Materialien („Kartonnester“)

Die Verwendung von Rinden- und Holzfragmenten, Moos, Epiphyllen und anderen pflanzlichen Materialien als Initialbaustoffe für neue Nester ist auch bei den hier untersuchten Ameisen weit verbreitet. Bei vielen Arten geht der Gebrauch dieser Stoffe jedoch nicht über das Anfangsstadium der Konstruktion hinaus; die älteren Nester bestehen nur noch zu einem geringen Anteil aus den ursprünglich verbauten pflanzlichen Stoffen.

Fertige Nestkonstruktionen aus pflanzlichen Materialien, die in der Beschaffenheit vergleichbar sind mit den Papiernestern der Faltenwespen, findet man bei *Myrmecaria arachnoides* (**Kapitel 3.3.6.2**, S. 111), den kartonbauenden Arten der *Dolichoderus sulcaticeps*-grp. (**Kapitel 3.3.5**, S. 87) und bei verschiedenen *Crematogaster*-Arten mit stammgebundener Nestposition (**Kapitel 3.3.8.2.3**, S. 150). Die Verwendung körpereigener Sekrete konnte nur bei *Crematogaster cf. artifex* zweifelsfrei nachgewiesen werden, ist aber auch für die anderen *Crematogaster*-Arten mit ähnlicher Nestarchitektur (Nesttyp I) zu vermuten.

Bei den Vespidae variieren Form und Beschaffenheit der Nestwände von Art zu Art; ihre Ausbildung wird unter anderem durch die Wahl des Nistplatzes beeinflusst (DUNCAN 1939, MATSUURA 1971). So sind die Papiernester von *Vespa vulgaris* und *V. flavopilosa*, die exklusiv in Höhlungen nisten, vergleichsweise brüchig und fragil. Dagegen zeichnen sich die frei gebauten Nester von *V. germanica*, *V. pennsylvanica* und den meisten *Dolichovespula*-Arten durch eine robustere Nesthülle aus (SPRADBERY 1973, MACDONALD et al. 1975, AKRE & DAVIS 1978, GREENE 1979).

Obwohl eine ganze Reihe vergleichender Arbeiten zur Architektur von Wespennestern vorliegt (z. B. EVANS & WEST-EBERHARD 1970, JEANNE 1975, DOWNING & JEANNE 1987, WENZEL 1991, WENZEL 1998), existieren nur sehr wenige Studien zur Qualität von Wespenpapier (MCGOVERN et al. 1988). Aktuelle materialtechnische Untersuchungen von COLE et al. (2001) deuten darauf hin, dass die Qualität des Wespenmaterials von der Länge der verwendeten Fasern und der Dauer des Bearbeitungsprozesses abhängig sein könnte. Die Verwendung längerer Fasern in den freihängenden Nestern von *Dolichovespula sylvestris* und *D. norwegica* und ein intensiveres Durchkauen der Materialien führen zu einem festeren Papier als bei der in unterirdischen Tierbauten oder Höhlungen nistenden

*Vespula vulgaris*, die weniger intensiv bearbeitete kurze Holzschnipsel zum Bau der Nesthülle verwendet. COLE et al. (2001) führten allerdings keine Beobachtungen zum Bauverhalten durch, so dass die vermuteten verschiedenartigen Bearbeitungsmechanismen rein spekulativ bleiben.

Unterstützt werden ihre Annahmen aber durch die von anderen durchgeführten gründlichen Analysen an industriell hergestellten Papiermaterialien. So können nachweislich die physikalischen Eigenschaften von Papier unmittelbar durch die Länge und die Ausrichtung der verwendeten Fasern sowie durch den Bearbeitungsprozess beeinflusst werden (TROBAS 1982).

Die grundlegenden Bearbeitungsschritte bei der Produktion von Wespenpapier und industriell hergestellten Papiersorten sind sehr ähnlich (SÄNDIG 1971, BIERMANN 1993, GÖTSCHING & KATZ 1999). Bei der industriellen Papierherstellung wird Holzstoff unter Zugabe von Wasser in eine Wasser-Stoff-Suspension gebracht. Anschließend wird diese Suspension gemahlen. Die Art der Mahlung bestimmt im Wesentlichen die Eigenschaft des Papiers. Bei der „röschigen Mahlung“ bleibt die Faserstruktur erhalten. Die Fasern werden nur in unterschiedliche Länge geschnitten, während bei der „schmierigen Mahlung“ die Fasern mehr gequetscht werden (WURZ 1947, KEIM 1956). Durch das Quetschen werden die Fasern fibrilliert. Dabei tritt Wasser in die Faserhohlräume ein, ihre Oberfläche wird vergrößert, sie quillt stark und bildet kolloidalen Faserschleim.

Aus Holzfasern können ohne den Zusatz besonderer Hilfsstoffe Papierblätter hergestellt werden (BÖR 1994). Dies wird möglich durch sogenannte Faser-Faser-Bindungen. Im feuchten Zellstoff sind die OH-Gruppen von Polysaccharidketten zunächst mit Wasser besetzt. Wird dieses durch Trocknung entfernt, so verbinden sich räumlich nahe genug gelagerte OH-Gruppen durch Wasserstoffbrücken (JAYME & HUNGER 1957a, 1957b). PAGE (1960) zeigte, dass sich derartige Verbindungen auch bei Dehnung von Papierblättern nicht verändern.

Durch die schmierige Mahlung des Holzstoffes kommt es zu einer Oberflächenvergrößerung der Fasern, und ihre Berührungsflächen erhöhen sich beträchtlich, so dass vermehrt Faser-Faser-Bindungen ausgebildet werden und es zu einer besseren Verfilzung und Blattbildung kommt. Nach RYDHOLM (1965) sollte die Mahlung in einem stark polaren Medium (z. B. Wasser) ausgeführt werden, wodurch das Quellen der Fasern und das Einsaugen von Flüssigkeit gefördert wird. So entstehen Papiere von hoher Festigkeit.

#### 4.2.2.1.1 *Myrmicaria arachnoides*

Eine ähnliche, auf zusätzliche Hilfsstoffe verzichtende Papierproduktion ist nach meinen Untersuchungen auch bei den Nestern von *M. arachnoides* zu vermuten. Die Wandstärke von *M. arachnoides*-Nestern beträgt im Mittel 0,3 mm; sie ist damit vergleichbar mit der Stärke der Nesthüllen von den Arten der Gattung *Vespa* (Vespidae), die zwischen 0,2 und 0,7 mm betragen (MATSUURA & YAMANE 1990). Die Ameisen bearbeiten das natürlicherweise auf Oberflächen von Stämmen und Ästen gesammelte Baumaterial sehr intensiv mit den Mandibeln, was sicherlich ein Auffibrillieren und eine Vergrößerung der Faseroberfläche mit sich bringt (vgl. **Abbildung 40**, S. 116). Mittels ihrer Körperhaare transportieren die

Arbeiterinnen große Mengen Wasser zu den Nestern. Darüber hinaus benetzen sie aktiv das gesammelte Baumaterial, indem sie es in Wasseransammlungen einweichen (**Abbildung 35**, S. 107). Dadurch kommt es wie oben für industriell hergestelltes Papier beschrieben, zum Quellen der Fasern und zur Ausbildung von Faser-Faser-Verbindungen. Während der Bearbeitung entsteht ein breiiger Faserschleim, mit dem verbleibende Zwischenräume in den Nestwänden verschlossen werden. Diese feuchte und schleimige Konsistenz des Materials unterstützt wahrscheinlich auch die Adhäsion des Baumaterials am Substrat.

Die Oberflächen der von *M. arachnoides* als Nestsubstrat genutzten Blätter stellen sich in den Rasteraufnahmen als Flächen mit vielen kleinen Unebenheiten dar. Deswegen ist anzunehmen, dass sich normalerweise das Baumaterial und die Substratfläche nur an wenigen Punkten berühren, nämlich dort, wo zwei Wölbungen sich treffen. Nur hier ziehen sich die Moleküle an. Die Haftung ist also dementsprechend gering. Benetzt man die Oberfläche jedoch mit einer Flüssigkeit, so passt sich diese den Strukturen der obersten Schicht an. Sie füllt die Täler und erhöht damit die Zahl der kraftausübenden Grenz-moleküle um ein Vielfaches. Die Summe der Anziehungskräfte erzeugt die Haftung (Adhäsion) (HARMS 1984, WALCHER 1985). Wichtig ist, dass die Flüssigkeit später trocknet bzw. erhärtet, um den nötigen Zusammenhalt (Kohäsion) und die Festigkeit zu bekommen.

Der Faserbrei könnte sich in gewisser Weise den Strukturen der Blattoberflächen anpassen und dadurch gegebenenfalls Unebenheiten ausfüllen. Infolge des Trocknungsprozesses könnte sich zwischen den verschiedenen Oberflächen eine vergleichsweise feste Bindung ausbilden. Unterstützt wird die Fixierung der Nestwände am Substrat durch die nach innen und außen verbreiterten Ansatzstellen. Hierdurch überdeckt in fertigen Nestern eine dünne Kartonschicht, die sich selbst im trockenen Zustand nur schwer ablösen lässt, unregelmäßig die Blattoberfläche. Diese auffälligen Verlängerungen der Ansatzstellen haben großflächige Kontaktpunkte des intensiv bearbeiteten Papiermaterials mit dem Substrat zur Folge. Das vergleichsweise minimale Eigengewicht der Konstruktionselemente bedingt wahrscheinlich, dass an den Kontaktflächen nur geringe Zugkräfte auftreten (MÜLLER & VOGEL 1974).

Während des Bearbeitungsprozesses mischen die Arbeiterinnen von *M. arachnoides* keine Substanzen mit klebenden Eigenschaften bei (**Tabelle 19**, S. 113). In älteren Nestern fanden sich außerdem keine Belege für nachträglich eingebrachte protein- oder zuckerhaltige Zusatzstoffe. Unwahrscheinlich, aber nicht auszuschließen ist, dass im Laufe der Zeit den Nestwänden diverse mit der angewandten Methode nicht nachweisbare Stoffe zugefügt werden, die ihrerseits einen Einfluss auf die Qualität des Nestpapiers haben.

Die Festigkeit eines Papiers ist in der Längs- (= Streichrichtung) bzw. Querrichtung nicht gleich groß. Infolge der unterschiedlichen Faserlagerung hat das Papier in der Längsrichtung eine größere Festigkeit als in der Querrichtung. Ebenso ist die Bruchdehnung in beiden Richtungen verschieden. Das Verhältnis ist hier jedoch umgekehrt; die Längsrichtung hat die kleinste, die Querrichtung die größte Dehnung (SÄNDIG 1971).

Wenngleich die auf die Nester wirkenden physikalischen Kräfte nicht quantitativ bestimmt wurden, so ist doch wahrscheinlich, dass die beobachtbare überwiegende Anordnung der Pflanzenfasern in longitudinaler Richtung im Nestmaterial von *M. arachnoides* einen Einfluss auf die Qualität der Nestwände hat. So sollte beispielsweise eine Flächenänderung infolge

der hygrokopischen Eigenschaften der Fasern in der Breite viel größer sein als in der Längsrichtung. Da die Fasern in den Bauten von *M. arachnoides* parallel zur Oberfläche ausgerichtet sind, wirken die Dehnungskräfte folglich insbesondere in Richtung des Nestdaches. Weil sich die Fasern in Längsrichtung weniger ausdehnen, werden wahrscheinlich entlang der Kontaktflächen am Blatt wesentlich kleinere Zug- und Scherkräfte auftreten (MÜLLER & VOGEL 1974, HANSELL 1984a).

Zu erwähnen ist auch, dass gleich ausgerichtete Fasern eine geringere Saugfähigkeit des Papiers bewirken (GÖTSCHING & KATZ 1999). In Verbindung mit Pflanzeninhaltsstoffen wie Wachsen, Suberinen und Harz, die bei intensiver Bearbeitung frei werden können (STRASBURGER 1978), ist somit eine wasserabweisende und dauerhafte Nestoberfläche auch ohne zusätzlich eingebrachte Substanzen denkbar.

Es besteht demnach im Grunde die Möglichkeit, papierähnliche Nester zu produzieren, ohne dem Material zusätzliche Stoffe beizumischen. Bei *M. arachnoides* und den freinstbauenden Arten der *Dolichoderus sulcaticeps*-grp. sind die Nester zwischen oder auf der Unterseite von Blättern angelegt und dadurch vor Witterungseinflüssen zum Großteil durch das Blattwerk geschützt (**Abbildung 33**, S. 104). Mit der richtigen Auswahl der Materialien, genügend Wasserreserven und einer spezialisierten Bautechnik können derartige Nestanlagen ohne die kostenintensive Produktion körpereigener Substanzen auskommen und der Zusammenhalt des Nestmaterials sowie die Fixierung am Substrat höchstwahrscheinlich allein durch die Ausbildung von Wasserstoffbrücken (siehe **Tabelle 25**, S. 180, & **Kapitel 4.2.2.1**) gewährleistet werden.

Verlängerte Haare auf den Köpfen der Ernteameisen *Pogonomyrmex barbatus* (Myrmicinae), sogenannte Psammophoren, interpretierte WHEELER (1907) zunächst als Werkzeuge zum Transport von Wasser. Bei seinen weiteren Verhaltensbeobachtungen konnte diese Annahme jedoch nicht bestätigt werden. SANTSCHI (1909) beobachtete zuerst, dass verschiedene Ameisenarten die Psammophoren zum Transport feuchter Sandkörner benutzen. Dass dies die tatsächliche Funktion der verlängerten Haarreihen sein könnte, wurde später von WHEELER & CREIGHTON (1934) akzeptiert. Für *Pogonomyrmex* spp. konnten SPANGLER & RETTENMEYER (1966) im Experiment den Transport einzelner völlig trockener Sandkörner mit Hilfe der Psammophoren belegen. Danach kann ein Einzeltier der an xerotherme Standorte angepassten *Pogonomyrmex occidentalis* während des Grabens viermal mehr Material abtransportieren, als es nur unter Einsatz der Mandibeln möglich wäre. Die Tiere nutzen die Psammophoren sogar zum Eintragen von Samen, der Hauptnahrungsquelle aller *Pogonomyrmex*-Arten (PORTER & JORGENSEN 1990). Die kryptisch in verrottendem Holz lebenden Arbeiterinnen von *Basicros manni* tarnen sich mit Erd- und Detrituspartikeln, die in einer dichten Behaarung des gesamten Körpers hängen bleiben (WILSON & HÖLLDOBLER 1986, HÖLLDOBLER & WILSON 1994). Die abstehende Behaarung bei Ameisen kann also viele ungewöhnliche Sonderfunktionen haben. Die lang abstehenden Borsten bei *M. arachnoides* unterstützen in auffälliger Weise den dringend benötigten Transport von Wasser zum Ort der Bautätigkeit. Ein Einzeltier kann dadurch wesentlich mehr an Flüssigkeit befördern, als es beispielsweise durch das Trinken von Wasser und das anschließende Ausspucken erreichbar wäre (**Abbildung 35**, S. 107, &

**Abbildung 36 b.**, S. 110). Es handelt sich jedoch nicht um eine Spezialisierung der arborealen Arten. Eine ähnlich auffällige Behaarung zeigen auch die erdnistenden Arten der Gattung *Myrmicaria* in Südostasien (eigene Beobachtung), obwohl man annehmen könnte, dass sich lang abstehende Borsten beim Fortbewegen in der Erde als hinderlich erweisen könnten. Unter Umständen dienen die verlängerten Haare bei diesen *Myrmicaria*, ähnlich wie bei den *Pogonomyrmex*-Arten, dem Transport kleiner Erdpartikel.

#### 4.2.2.1.2 *Crematogaster cf. artifex*

Die in exponierter Lage, meist an den Spitzen von Ästen und Zweigen, angebrachten Nestbauten von *Crematogaster cf. artifex* sind Witterungseinflüssen weitgehend schutzlos ausgesetzt. Eine solche Nestposition bedingt zwangsläufig eine spezialisierte Bautechnik und Materialverwendung, die die Konstruktion von robusten und widerstandsfähigen Nestbauten gewährleistet (**Kapitel 3.3.8.2.2**, S. 145). Grundeinheit der Nester sind lange, vergleichsweise breite Pflanzenfasern, die von den Tieren selektiv am Boden und an Baumstämmen gesammelt werden. In der Materialauswahl unterscheiden sich die Nester von *C. cf. artifex* damit grundlegend von den Konstruktionen der Vespinae. Während die maximale Faserlänge bei der freinestbauenden *Dolichovespula norwegica* nur 0,8 mm beträgt (COLE et al. 2001), können Einzelfasern in *C. cf. artifex*-Nestern 10 mm erreichen. Diese Fasern werden zunächst weitgehend unverändert beim Nestbau verwendet. Entgegen der bei *M. arachnoides* ermittelten Ausrichtung der Initialfasern in longitudinaler Richtung konstruiert *C. cf. artifex* zunächst ein lückenhaftes Stützgerüst aus Fasern, die in unterschiedlichen Richtungen und Winkeln relativ zur Baukante angebracht werden (vgl. **Abbildung 53 b.**, S. 150). Die Materialien werden dabei nicht gequetscht oder auffibrilliert und bekommen niemals eine breiige Konsistenz. Mit zusätzlich herbeigeschafften Rindenteilen und Zellstoff werden später die verbleibenden Lücken auf charakteristische Weise geschlossen (**Abbildung 51**, S. 148). Diese Bautechnik beruht somit auf der Trennung des tragenden Skeletts von den füllenden Teilen bei den Wänden. Auf menschliche Behausungen übertragen, ist diese Konstruktionsweise mit der Herstellung von Fachwerkhäusern vergleichbar, die im Allgemeinen aus einem Balkenskelett bestehen, dessen „Gefache“ mit Lehm, Holzgeflecht und Feldsteinen ausgefüllt werden (PHLEPS 1962). Im Experiment kann *C. cf. artifex* neue Nester auch aus Zellstoff bauen. Die Ameisen sind also grundsätzlich nicht beschränkt auf die im Freiland gezeigte Materialauswahl. Auffällig ist jedoch, dass bei Fehlen langfaseriger Materialkomponenten auch die Ersatzstoffe (Zellstoff) zunächst zu einem Stützgerüst modelliert werden (**Abbildung 51**, S. 148).

Nach HANSELL (1985, 1987, 1989a, 1996) ermöglichte erst die Verwendung pflanzlicher Materialien in Verbindung mit körpereigenen Substanzen den Bau großer Nester bei den sozialen Faltenwespen. Dabei ist es besonders wichtig, lange Fasern in eine Matrix aus Speichelsekret einzubetten, da diese wesentlich besser Zugkräften widerstehen als kurze Pflanzenfragmente oder Erde und die Konstruktion insgesamt leichter machen (GORDON 1976). Diese fortschrittliche „paper-nest-technology“ (HANSELL 1985) findet man bei den Polistinae und Vespinae. Tatsächlich können die Vertreter dieser beiden Unterfamilien sehr

große Nestbauten konstruieren, die mehrere tausend Individuen beherbergen (GREENE 1991, JEANNE 1991, MATSUURA 1991).

Die Nester der auf die Paläotropis beschränkten Unterfamilie Stenogastrinae (Vespidae) bestehen dagegen in der Regel aus Erde, Lehm und kurzen organischen Materialien (VECHT 1972, SPRADBERY 1975, OHGUSHI et al. 1983, SPRADBERY 1989, TURILLAZZI 1991, COSTER-LONGMAN & TURILLAZZI 1995), die nur zu einem geringen Anteil mit Drüsensekreten versetzt werden (HANSELL 1985). Die Individuenzahl pro Nest übersteigt selten mehr als 10 Tiere. Meist leben nur zwei bis vier Adulte in den Nestern (VECHT 1977, HANSELL 1983, TURILLAZZI 1986). Die geringe Nestgröße bei den Stenogastrinae ist auf die mangelnde Qualität des Nestpapiers zurückzuführen (HANSELL 1985), das im Vergleich mit den anderen Vespidae wesentlich brüchiger und weniger belastbar ist (HANSELL 1984a, 1984b). Darüber hinaus sind die Nestwände auffällig dicker und kompakter als bei Polistinen mit ähnlicher Körpergröße (HANSELL 1987). Der große Anteil massiger, erdiger Partikel in den Stenogastrinae-Nestern bedingt vergleichsweise schwere Bauten. Zudem verhindert die Verwendung kurzer Materialkomponenten die Konstruktion eines zugfesten Nestpetiolus, an dem große Nester aufgehängt werden können. Dieser Annahme entsprechend findet man bei den Stenogastrinae nie solche Befestigungselemente. Die Fähigkeit der Polistinae und Vespinae, lange Pflanzenfasern zu sammeln und zu verarbeiten, führt HANSELL auf deren verlängerte Mandibeln zurück. Demnach sind die vergleichsweise kurz ausgebildeten Mundwerkzeuge der Stenogastrinae dafür verantwortlich, dass für diese Tiere das zum Bau leichter Nester benötigte Material nicht zugänglich ist.

Auch für die hier untersuchten arborealen Ameisennester trifft die oben dargestellte Überlegung zu. Die meisten Ameisenarten verwenden kurze und ungleichförmige Materialien, was letztlich die Größe der Nestbauten einengt. Wegen der Fähigkeit, die Kolonien auf mehrere Nester zu verteilen (Polydomie), hat diese Einschränkung jedoch bei Ameisen nicht die gleichen Auswirkungen auf die Koloniegöße wie bei den Stenogastrinae. Die größten Einzelnester ohne stabilisierende Pilze oder Wurzeln konstruierten *M. arachnoides* und *C. cf. artifex*. Die Einarbeitung von extrem langen Pflanzenfasern ermöglicht *C. cf. artifex*, voluminöse und trotzdem leichte Nestanlagen anzulegen. Während die gleichgerichtete Anordnung der Materialkomponenten bei *M. arachnoides* als Antwort auf die insbesondere in vertikaler Richtung wirkenden Zugkräfte bei „Unter-Blatt-Nestern“ verstanden werden kann, erreicht *C. cf. artifex* durch das Arrangement der Initialfasern in verschiedenen Richtungen wahrscheinlich eine dem Substrat besser angepasste Kräfteverteilung im Nest. Da die um Zweige arrangierten Nester als einzige der untersuchten Ameisenbauten diese „vertikal-horizontal-diagonal“-Anordnung der Materialteile zeigen, ist ein solcher Aufbau höchstwahrscheinlich als eine dem speziellen Substrat angepasste Bauweise zu verstehen. Dadurch können die Nestbauten von *C. cf. artifex* die durch Wind verursachten Zugspannungen vermutlich besser kompensieren.

Neben dem spezialisierten Sammeln und Verarbeiten von Materialien sind zwei weitere Verhaltensweisen bei *C. cf. artifex* evident. Erstens trinken die Tiere Wasser, um es zum Nest zu transportieren und die Oberflächen damit zu benetzen, und zweitens versetzen sie die aufgebrauchte Flüssigkeit mit einer Substanz, die enorme Klebeeigenschaften aufweist

(Tabelle 22, S. 151). Die Verwendung körpereigener Sekrete zum Verkleben von Pflanzenfasern konnte bislang für Ameisen noch in keinem Fall nachgewiesen werden. Anders als bei den Wespen handelt es sich bei dem beigefügten Sekret offensichtlich nicht um Proteine. Auch Zucker ließ sich in frisch verbaute Nestmaterial nicht nachweisen. SOULIÉ (1961) vermutet die Zugabe von Mandibeldrüsensekret zum Nestmaterial nicht nur bei verschiedenen arboreszenten *Crematogaster*-Arten aus Kambodscha (FROMANTIN & SOULIÉ 1961), sondern auch bei der erdnistenden südeuropäischen *C. sordidula* (STÄGER 1935). Da chemische Analysen des Materials ebenso fehlen wie Experimente zum Bauverhalten, bleiben SOULIÉ'S Annahmen jedoch reine Spekulationen. Von mir durchgeführte Präparationen an *C. cf. artifex*-Arbeiterinnen brachten keine Hinweise für auffällig vergrößerte Drüsen oder Reservoirs. Die Ausdehnung der Mandibeldrüse entsprach auch in Zeiten starker Bauaktivität annähernd den Verhältnissen bei der in Mitteleuropa weit verbreiteten *Lasius niger* (Formicinae), die unterirdische Nester baut.

Die Materialverteilung in den Nestern von *C. cf. artifex* ist eher statisch, d. h. einmal verbautes Material verbleibt während der gesamten Nutzungsphase des Nestes an seinem Platz. Dagegen müssen bei den Vespiden mit dem Wachstum der Kolonie ständig innen neue Brutzellen angelegt werden. Dazu wird Material von der äußeren Hülle abgebaut und ins Nestinnere verlegt (AKRE et al. 1976, REED & AKRE 1983). Infolge des inneren Wachstums muss auch die Nesthülle erweitert werden. Dies geschieht mit frisch herbeigeschafften Materialien. Ein ähnlicher dynamischer Materialfluss verläuft ebenso von der Nesthülle zum Petiolus. Die Zellenwände und die Haltestrukturen bestehen folglich aus mehrfach recycelten und mit Sekreten versetzten Materialien, was höchstwahrscheinlich auf diese Bereiche eine stabilisierende Wirkung hat. Demgegenüber sollte die oft aus mehreren übereinander liegenden Papierbahnen bestehende Nesthülle am geringsten verstärkt sein, sie muss jedoch einen gewissen Schutz vor Regen bieten und dient nach JEANNE (1975) auch als Sicherung vor Prädatoren.

Es wird vermutet, dass die in hoher Konzentration z. B. im Nestmaterial von *Dolichovespula maculata* und *Polistes chinensis* vorliegende Aminosäure Prolin sowohl für den Zusammenhalt als auch für die wasserabweisenden Eigenschaften der Nestwände bei Wespen verantwortlich ist (vgl. BURSELL 1981, KUDÔ et al. 2000). Zu den unterschiedlichen Qualitäten der Nestkomponenten im Hinblick auf die Resistenz gegen Wasser liegen jedoch bislang keine Daten vor. Wie für *M. arachnoides* unter Kapitel 4.2.2.1.1 bereits ausgeführt, kann auch ohne die Zugabe spezieller Substanzen ein qualitativ hochwertiges und gegen Feuchtigkeit geschütztes Nestpapier entstehen.

Bei *C. cf. artifex* wirkt sich die Zugabe von Drüsensekreten im besonderen Maße auf die wasserabweisenden Eigenschaften der Nestbauten aus. Sowohl bei natürlichen Nestern als auch bei den im Experiment entstandenen Bauten drangen aufgebraute Wassertropfen nur schwerlich ein (Kapitel 3.3.8.2.3, S. 150). Schon zu Anfang zeigen die Nester diese Wasserresistenz, die wahrscheinlich durch die gleichen Substanzen erreicht wird, mit denen die Tiere auch die Fasern verkleben. Ein gewisser zusätzlicher Schutz vor Regen ist für die ohne Deckung durch umgebendes Blattwerk auskommenden Nester von *C. cf. artifex* unabdingbar. Wie Versuche mit frischem Nestmaterial zeigen, ist die imprägnierende

Substanz wasserunlöslich. Sie verhindert das Eindringen kleiner Mengen Wasser durchaus. Nach starken Niederschlägen sind die Nestbauten allerdings bis in ca. 3 cm durchfeuchtet. In der Sonne trocknen sie aber recht schnell, und die Außenwände sind danach wieder sehr stabil.

Die äußere Epikutikula von Insekten besteht aus einer Lipidschicht, die Wasserverlust durch Transpiration verhindert. Bei manchen Insekten machen dabei Kohlenwasserstoffe bis zu 98 % der Lipide aus (LOCKEY 1988, PETERS 1999). In der Kutikula der daraufhin untersuchten Wespen fanden sich artspezifische Kohlenwasserstoffe, die in gleicher Zusammensetzung auch auf den Oberflächen des Nestmaterials anzutreffen sind (ESPELIE & HERMANN 1988, ESPELIE & HERMANN 1990, SINGER et al. 1992). Diese Substanzen dienen nicht nur bei Wespen (SINGER & ESPELIE 1997), sondern auch bei Ameisen (BONAVITA-COUGOURDAN et al. 1987, BLOMQUIST et al. 1998) der innerartlichen Kommunikation und ermöglichen unter anderem die Erkennung von Nestgenossen. Es wurde beobachtet, dass die adulten Wespen der Art *Polistes fuscatus* hin und wieder das Abdomen auf die Nestoberfläche drücken und dabei möglicherweise Kohlenwasserstoffe auftragen (POST & JEANNE 1981, POST et al. 1984). Es ist durchaus denkbar, dass *C. cf. artifex* Stoffe in das Nestmaterial einbringt, die mit der hier angewandten Methode nicht nachweisbar waren (z. B. Lipide und Kohlenwasserstoffe). Nach meinen Beobachtungen können diese Stoffe, die unter Umständen die Wasserresistenz des Nestmaterials beeinflussen, allerdings nur über die Mundöffnung appliziert werden. Zur genauen Identifikation der Klebe- und Schutzsubstanz(en) und deren Herkunft bedarf es weiterführender Analysen, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit jedoch nicht durchgeführt werden konnten (vgl. **Fußnote 15**, S. 146).

Auch für Ameisen in den tropischen Regenwäldern besteht besonders während Trockenzeiten, aber auch durch starke tageszeitliche Schwankungen der relativen Luftfeuchte die Gefahr des Austrocknens (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). HOOD & TSCHINKEL (1990) stellten fest, dass die baumnistenden Arten Eigenschaften erworben haben, die sie resistenter gegen Trockenheit machen. In künstlich ausgetrockneten Behältern können sie länger überleben als Arten, die auf dem Boden leben. Der Grund dafür ist vermutlich die effizientere Reabsorption von Wasser aus dem Kot. Für *C. cf. artifex* ist anzunehmen, dass die Tiere neben dem spezialisierten Nestbauverhalten auch physiologische Anpassungen entwickelt haben, die es ihnen ermöglichen, an Extremstandorten zu nisten.

Die Verwendung körpereigener Stoffe ist nicht, wie zuvor postuliert (z. B. FOREL 1892a, WHEELER 1910, MUKERJI 1932, LEDOUX 1956, SKAIFE 1961, PAVAN 1963), ein allgemeines Merkmal der sogenannten „Kartonbauer“ (vgl. **Kapitel 1.2**, S. 5), sondern eine hoch spezialisierte Besonderheit von *C. cf. artifex* und mit ziemlicher Sicherheit auch der anderen *Crematogaster*-Spezies mit dem gleichen Nesttyp (**Kapitel 3.3.8.2**, S. 144, Nesttyp I). Erst die Beimischung körpereigener Substanzen in das auf spezielle Weise verarbeitete Baumaterial erlaubt die Konstruktion robuster Nestbauten, die auch an exponierten Orten dauerhaft den verschiedenen Witterungseinflüssen widerstehen können.

#### 4.2.2.2 Pilznester

Enge Ektosymbiosen mit Pilzen sind bei etwa 200 Arten des neuweltlichen Tribus Attini in der Unterfamilie Myrmicinae entstanden (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Die ursprünglichen Formen haben wohl primär Fäkalien, tote Insekten, Raupenkot und ähnliches zu Ernährung ihrer Pilzgärten genutzt (WEBER 1956, DINIZ et al. 1998, WETTERER et al. 1998a). Diese Art der Pilzsymbiose findet man auch heute noch bei einigen kleineren Vertretern der Attini (WEBER 1972). Die wirtschaftlich bedeutsamen Blattschneiderameisen aus den Gattungen *Atta* und *Acromyrmex* hingegen sind dazu übergegangen, grüne Blätter, Knospen und Blüten zu ernten, die in strenger Arbeitsteilung zerkaut und schließlich in die schwammartig strukturierten Pilzgärten eingebaut und mit Fäkalien gedüngt werden. Gonglydia, etwa stecknadelgroße Anschwellungen der Hyphenenden, die Glycogen, Aminosäuren und Lipide enthalten, werden von den Ameisen abgebissen und an die Brut verfüttert (QUINLAN & CHERRETT 1979, KERMARREC et al. 1986). Relativ neu ist die Erkenntnis, dass adulte Blattschneiderameisen auch Pflanzensaft direkt aufnehmen, während sie das Blattmaterial zerkauen, und daraus den überwiegenden Teil ihres Energiebedarfs abdecken (BARRER & CHERRETT 1972, BUSCHINGER 1999). Zu einem geringen Anteil können sich die kleinen Innendienst-Arbeiterinnen von *Atta sexdens* auch direkt von Pilzhyphen ernähren (BASS & CHERRETT 1995). Die Pilzgärten bestehen im wesentlichen aus dem Myzel einer einzigen Art. Da die Pilze praktisch nie Fruchtkörper bilden, ist ihre taxonomische Zugehörigkeit noch immer nicht gänzlich geklärt. Für einige Ameisenarten konnte jedoch die Verwendung von Basidiomyceten nachgewiesen werden (MÖLLER 1893, WEBER 1957, HERVEY et al. 1977). Um parasitische Pilze unter Kontrolle zu halten, benutzen die Ameisen gezielt Antibiotika. Vor allem ein hochvirulenter Pilz der Gattung *Escovopsis* kann in kurzer Zeit die gesamte Produktion der Ameisen zerstören. Um sich davor zu schützen, siedeln die Tiere auf ihrem Chitinpanzer spezielle Bakterien der Gattung *Streptomyces* an, die ein starkes Antibiotikum absondern. Da die Mikroorganismen auf allen 22 untersuchten Ameisenarten der Blattschneider gefunden wurden, nimmt man an, dass sie schon seit langem an der 50 Millionen Jahre alten Beziehung zwischen Ameise und Pilz beteiligt sind. Junge Königinnen nehmen zur Gründung eines Staates nicht nur ein Stück Pilzgeflecht mit, sondern auch Bakterien (CURRIE et al. 1999, WILKINSON 1999). Zwischen den Attini und ihren Pilzen hat sich eine enge und sehr wahrscheinlich einzigartige ernährungsbiologische Beziehung entwickelt. Bei Ameisen, die Pilze zum Nestbau verwenden, gibt es dagegen bislang keine Hinweise für eine derartige nutritive Beziehung. In den Pilzrasen der Nester wurden niemals verwertbare Gonglydia angetroffen.

Von den Termiten haben nur die Macrotermitinae Pilzkulturen im Nest entwickelt (SANDS 1969). Die Pilzgärten werden aus Kot und feinem Holzmaterial errichtet. Sie sind sowohl von Basidiomyceten als auch von Ascomyceten besiedelt. Anders als die Attini scheinen die Termiten nicht die rundlichen Hyphenanschwellungen zu bevorzugen, sondern fressen so ziemlich alles, einschließlich Substrat und Myzel (WALLER & LAFAGE 1987, BUSCHINGER 1999).

Bei den Experimenten mit isoliert gehaltenen *Technomyrmex*-Arbeiterinnen konnte kein Fressen von Hyphenbruchstücken nachgewiesen werden. Die Tiere starben, obwohl sie über

das bereitgestellte Nestmaterial genügend Myzelien zur Verfügung gehabt hätten. Es ist anzunehmen, dass dies auch für die anderen Ameisenarten mit strukturähnlichen Pilzen im Nest gilt (*Technomyrmex* spp., *Dolichoderus* spp., *Monomorium* spp., *Crematogaster* spp.) (**Kapitel 3.3.4.3**, S. 81). Fraßspuren an den Hyphen treten oft auf, weil die Tiere die Wachstumsrichtung des Pilzes aktiv lenken. Teile der fadenförmigen Hyphen werden abgebissen und an den benötigten Stellen im Nest eingearbeitet.

Ob die Ameisenbrut Nährstoffe von den Pilzen gewinnen kann, konnte im Rahmen der Versuche zum Bauverhalten nicht geklärt werden. Die Larven der Gallmücken *Asphondylia melanopus* beispielsweise sind im Inneren der Gallen von einem dichten Pilzrasen (*Macrophomopsis*, Ascomycota) umgeben. Die Larven scheiden Verdauungssekrete aus und nehmen anschließend das verflüssigte Pilzmyzel als Nahrung auf (KEHR & KOST 1999). Auch von Borken- und Holzkäfern ist bekannt, dass sich deren Larven von den Myzelien der „Ambrosiapilze“ in den Fraßgängen ernähren (BATRA 1967). Bei den genannten Gruppen handelt es sich um hoch spezialisierte Insekten-Pilz-Beziehungen (BUCHNER 1953, KUKOR & MARTIN 1987). Adulte Weibchen der Gattung *Asphondylia* zeigen morphologische Anpassungen auf der Körperoberfläche zur Sporenverbreitung (BISSETT & BORKENT 1985), und die Platypodidae (Coleoptera) haben Vertiefungen am Kopf entwickelt, die nachweislich dem Transport von Pilzsporen dienen (BRAUNS 1964). Könnte man eine solche Nährbeziehung für die Larven der mit Nestpilzen assoziierten Ameisenarten nachweisen, wäre das in **Kapitel 4.1.1** (S. 166 ff.) angesprochene „ant-biomass-paradox“ leicht auflösbar. Unter Umständen erfüllen die in großer Zahl in vielen Ameisennestern anzutreffenden Pilze zumindest akzessorische Aufgaben bei der Ernährung der Ameisenlarven. Diese Überlegung bleibt jedoch reine Spekulation, für die z. Zt. noch keine Belege vorliegen (siehe dazu auch **Fußnote 18**, S. 169).

In der Regel nisten alle Vertreter der Attini in der Erde oder in Holz und legen dort in speziellen Kammern ihre Pilzkulturen an (SCHULTZ & MEIER 1995, WETTERER et al. 1998b). In Costa Rica soll jedoch die pilzzüchtende *Apterostigma collare* Nester aus Pilzen, die sie mit toten Insekten und Kot düngt und von denen sich die Tiere auch ernähren, auf der Unterseite von Blättern bauen (BLACK 1987). Dieser Nistort ist ungewöhnlich, da die gleiche Art in verschiedenen Gebieten Lateinamerikas in verrottendem Holz lebt (SINGER & ESPELIE 1998, VILLESSEN et al. 1999) und auch andere Arten dieser Gattung Höhlungen als Nistplatz bevorzugen (MARTIN et al. 1973, MURAKAMI et al. 2000).

Weitere Berichte über Pilznester von Ameisen außerhalb von Hohlräumen sind sehr selten. In einer Kurzmitteilung informierte LAMBORN (1914) über Ascomyceten in den Lauspavillons von *Crematogaster* aus Afrika. Er glaubte, dass sich der Pilz von den Ausscheidungen der Cocciden ernährt und die Ameisen ihrerseits den Pilz fressen. In einer Antwort auf LAMBORN'S Entdeckung vermutete PERKINS (siehe ebenfalls in LAMBORN 1914) allerdings, dass es sich lediglich um die Ansiedelung saprophytischer Pilze auf dem Honigtau handelte, eine nicht selten beobachtbare Gegebenheit an verlassenen oder wenig besuchten Trophobiosestellen (eigene Beobachtungen, BARTLETT 1961, KUNKEL 1973).

Der nur in den Nestern der europäischen *Lasius fuliginosus* vorkommende Pilz *Cladosporium myrmecophilum* (ELLIOTT 1915) ernährt sich dagegen nachweislich von den

zuckerhaltigen Ausscheidungen von Aphiden und anderer Homopteren, die die Ameisen sammeln und in das Nestmaterial aus feinem Holzmehl und Erde einbringen. Diesem Pilz, der von den Ameisen offenbar nicht verzehrt wird, verdanken die in hohlen Baumstämmen gelegenen Kartonnester ihre Stabilität (MASCHWITZ & HÖLLDOBLER 1970). Ähnliche Pilzstrukturen finden sich ebenfalls in den Nestbauten der holz- oder erdnistenden *Lasius rabaudi* (KUTTER 1969) und nach WASMANN (1913) auch bei *Lasius emarginatus*. Meine eigenen rasterelektronischen Analysen des Nestmaterials von *L. emarginatus* aus Italien brachten jedoch für alle 12 untersuchten Nester keine Hinweise auf das Vorhandensein von Pilzen. Die Nestwände bestanden in allen Fällen ausschließlich aus feinem Holzmehl, wenig Erde und Kutikularesten (WEISSFLOG et al. in Vorbereitung).

Bei der vorliegenden Untersuchung der südostasiatischen Freinestbauer fanden sich Pilze im Nestmaterial in besonderem Maße bei Ameisenarten der Gattungen *Technomyrmex* und *Crematogaster* (**Kapitel 3.3.8**, S. 129 ff., Nesttyp II & Nesttyp III, **Tabelle 25**, S. 180, Nesttyp 19 & 29). Pilze machten auch in einigen *Dolichoderus*-Nestern, bei allen Nestbauten der Gattung *Monomorium* und in den Ameisengärten von *Camponotus (Myrmotarsus)* sp. 1 einen nicht unerheblichen Anteil der Nestkonstruktion aus (vgl. **Tabelle 25**). Zucker ließ sich bei den daraufhin untersuchten Nestbauten jedoch in keinem Fall nachweisen. Honigtau wird demnach bei den tropischen Freinestbauern nicht zur Ernährung der Nestpilze verwendet. Die Herkunft und die Art der Düngung der Pilze konnte im Experiment bei *Technomyrmex* sp. 9 und bei *Crematogaster* sp. 24 geklärt werden. Beide Arten düngen das Nestmaterial mit Fäkalien, auf dem sich dann die für die Fixierung und Stabilität der Nestbauten so wichtigen Pilze ansiedeln.

#### 4.2.2.2.1 Pilznester unter Blättern (z. B. *Technomyrmex* sp. 9)

Die anfänglich verwendeten Baumaterialien (Blatthaare, Epiphyllie und Rindenpartikel) stammten bei *Technomyrmex* sp. 9 ausnahmslos von der jeweiligen Nestpflanze. Die damit konstruierten Initialnester sind maximal aus zwei Ebenen aufgebaut, die im trockenen Zustand sehr instabil reagieren und bei Berührung leicht zerfallen. Im fortgeschrittenen Stadium bestehen alle untersuchten Nester des *Technomyrmex*-Nesttyps II (**Tabelle 25**, Nesttyp 8) vollständig aus dem fadenförmigen Myzel eines Schlauchpilzes (Ascomycota). HANSELL & TURILLAZZI (1995) entdeckten lange und weitverzweigende Myzelien im Nest von *Anischnogaster laticeps* (Stenogastrinae). Der Pilz hatte besonders die aus pflanzlichen Materialien und wenig Erde bestehenden Zellenwände durchwachsen. Die Autoren nehmen an, dass *A. laticeps* mit Hilfe des Pilzes dünnere Nestwände konstruieren kann als andere Arten der gleichen Gattung. KROMBEIN (1991) berichtet über einen weiteren Fund von Pilzhyphen (*Fusarium* sp., Tuberculariaceae) im Nestmaterial der Stenogastrine *Eustenogaster eximia*. Er vermutet, der Pilz sei durch das Sammeln von kontaminiertem Holzmaterial bzw. direkt durch das Einbringen von auf Rinde wachsenden Fruchtkörpern zufällig in das Nest gelangt und hätte keine besonderen stabilisierenden Einflüsse auf die Konstruktion. Diese Annahme erhält eine gewisse Unterstützung durch die

Nestbeschreibung von GREEN (1924), der Myzelien im Nestmaterial von *Eustenogaster eximia* nicht erwähnt.

In der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, dass strukturähnliche Pilzarten, wie sie auch in den Ameisennestern anzutreffen waren, weit verbreitet sind und sich auf vielen organischen Stoffen ansiedeln können (vgl. **Kapitel 3.3.4.3**, S. 81). Endophytische Pilze leben in fast allen gesunden Pflanzen, ohne Symptome hervorzurufen. Im Normalfall kann man zwischen 30 und 100 Pilzarten der Klassen Ascomycota oder der Fungi imperfecti pro Pflanze finden. Ein Teil der Pilze ist wirtsspezifisch, andere sind ubiquitäre Arten, die man aus fast jeder Pflanze isolieren kann (PETRINI 1991) und die auf künstlichem Nährböden auch außerhalb der Pflanzen gedeihen können (KEHR & KOST 1999).

In der Tat können wahrscheinlich schon bei dem Abnagen von Holzteilchen und Blattbewuchs die Bruchstücke von Hyphen oder gar Sporen in das Baumaterial der Ameisen gelangen. Dafür spricht auch die Tatsache, dass ähnliche Pilze nicht nur bei vielen freinestbauenden Ameisenarten häufig angetroffen wurden, sondern auch in einem Hohlraumnest von *Technomyrmex* sp. 21 und in einem Nest von *Liostenogaster nitipennis* (Stenogastrinae) wuchsen (**Kapitel 3.3.4.2**), das sich in direkter Nachbarschaft zu einer Kolonie von *Technomyrmex* sp. 9 befand. Bei dieser Wespenart waren die Außenbereiche der Brutzellen von einzelnen Pilzhyphen durchwachsen, die jedoch nicht in den Innenraum penetrierten.

Arbeiterinnen von *Cyphomyrmex longiscapus* (Attini) überfallen bei Verlust der eigenen Pilzkulturen selbst artfremde Nachbarkolonien und rauben aktiv Teile von deren Myzel, das dann im eigenen Nest als „Starter“ für eine neue Pilzkultur dient (ADAMS et al. 2000).

Alle auf der Unterseite von Blättern nistenden Ameisenarten mit Pilzen im Nest zeigen eine kryptische Lebensweise und fouragieren niemals außerhalb ihrer Nestpflanzen. Falls die pilznestbauenden Arten in der Lage sein sollten, aktiv Myzelien zu suchen, so wären sie dabei auf die nähere Nestumgebung beschränkt.

Die Fundamente von Gründungsnestern, in denen sich allein die koloniegründende Königin von *Technomyrmex* sp. 9 aufhielt, waren schon zum Teil von Pilzhyphen durchwachsen. Die starke Pubeszens der Königin, insbesondere auf dem Thorax, gestattet wahrscheinlich, dass Hyphenbruchstücke oder gar Sporen aus dem Mutternest passiv in den neuen Nestbau übertragen werden. Ob die Myzelienbruchstücke der Nestpilze tatsächlich Verbreitungsfunktionen erfüllen, muss in weiterführenden Studien geklärt werden. Präparationen der Infrabuccaltaschen von koloniegründenden Weibchen brachten keine Hinweise für eine aktive Mitnahme von Hyphen, wie es z. B. für *Atta sexdens*-Königinnen von IHERING (1898) und HUBER (1905) beschrieben wurde. Die Geschlechtstiere der Termiten hingegen nehmen Stücke ihres Futterpilzes wahrscheinlich im Enddarm mit (BUCHNER 1953). Ein solcher Verbreitungsmodus ist auch für die Königinnen von *Technomyrmex* denkbar. Allerdings würde das bedeuten, dass Teile des Pilzes auch gefressen werden. Wie bereits ausgeführt, gibt es dafür jedoch noch keinen Nachweis (siehe **Kapitel 4.2.2.2**).

Die Arbeiterinnen von *Technomyrmex* sp. 9 düngen gleich zu Anfang das verbaute Material mit Kot. Dies geschieht auf charakteristische Weise, indem die Arbeiterinnen blitzschnell die

Gasterspitze auf das kurz zuvor mit den Mandibeln aufgesetzte Pflanzenmaterial drücken. Vor allem die späteren Ansatzstellen der Nestwände werden so für die Ansiedelung von Pilzen vorbereitet. Zusätzliche Nährstoffe für den Pilz bieten wahrscheinlich die im Material nachgewiesenen Kutikulareste, die meist von den assoziierten Cocciden stammten.

Auch bei den Blattschneiderameisen der Gattung *Atta* und *Acromyrmex* bringen die kleineren Arbeiterinnen die Spitze ihres Hinterleibs auf die frischen Blattstücke und drücken einen Fäkalientropfen darauf. Dabei übertragen sie offenbar Stoffe, die für das Wachstum des Pilzes von Vorteil sind (WEBER 1947, WEBER 1966). Nach den Untersuchungen von MARTIN & MARTIN (1970) beinhalten die Fäkalien hauptsächlich freie Aminosäuren und verschiedene Enzyme. Die gleichen Enzyme finden sich auch in den Myzelien der Pilze (BOYD & MARTIN 1975b). Daraus wurde geschlossen, dass nicht die Pilze die Enzyme von den Ameisen beziehen, sondern umgekehrt die Ameisen die in den Fäkalien nachgewiesenen Enzyme von den Pilzen bekommen (BOYD & MARTIN 1975a). Da das Gemisch proteolytischer Enzyme den Verdauungstrakt der Ameisen weitgehend unverändert passiert (MARTIN et al. 1975), fungieren die Ameisen praktisch als eine Art Vehikel für den Pilz und platzieren lediglich die benötigten Enzyme an den richtigen Ort. Dadurch können die Pilzmyzelien viel leichter und rascher die für sie notwendigen Stoffe aufnehmen. Ein geringer Teil der von den Ameisen transportierten Enzyme wird möglicherweise von ihnen zurückbehalten und damit ein Mangel an körpereigenen Enzymen ausgeglichen (DUMPERT 1994).

Alle Pilze leben heterotroph, sie ernähren sich entweder saprophytisch, d. h. von totem organischen Material, oder parasitisch, also von lebendem Material. In beiden Fällen wird die Nahrung durch Resorption aufgenommen; zuvor wird sie von Enzymen, die durch die Zellwand nach außen sezerniert werden, vorverdaut. Das schnelle Wachstum von Pilzen in den Nestern von *Technomyrmex*, insbesondere an den Nestfundamenten, deutet darauf hin, dass von den Ameisen ein optimales Nährsubstrat bereitgestellt wird. Die für den Pilz verwertbaren Nährstoffe aus dem Kot der Ameisen sollten wohl in erster Linie aus dem dauernd verfügbaren Honigtau synthetisiert werden. Da die Kolonien von *Technomyrmex* spp. ihre Nestpflanzen nie verlassen und die Arbeiterinnen die meiste Zeit im Nest verbringen, stehen andere, proteinreiche Nahrungsquellen nur sporadisch und unvorhersagbar zu Verfügung.

Die saprophytischen Nestpilze besitzen eine Reihe von Eigenschaften, die für die Qualität der Nestbauten von großer Bedeutung sind. Sie zeigen zum Beispiel eine hohe Wachstumsrate (MÜLLER & LOEFFLER 1992) und begünstigen dadurch eine schnelle Ausdehnung der Nestbauten. Oft verdrillen und überlagern sich einzelne fadenförmige Hyphen miteinander und erhöhen so den Verflechtungsgrad und den Zusammenhalt des Netzwerkes noch mehr. Darüber hinaus nehmen Schlauchpilze über ihre Oberfläche rasch Wasser auf. Hier wird ein Schutz des Nestinneren vor Feuchtigkeit also nicht, wie bei den Arten mit „Kartonnestern“, über eine mehr oder weniger wasserresistente Nestoberfläche gewährleistet, sondern durch das Aufsaugen auftreffender Flüssigkeit in das Lumen der Pilzhyphen. Darüber hinaus sind die Nestkonstruktionen im feuchten Zustand besonders flexibel. Nimmt man feuchte Nester zwischen die Finger und übt Druck aus, so reagieren die

Nestwände fast schon gummiartig und nehmen nach dem Loslassen in kürzester Zeit wieder den Ausgangszustand an.

Von besonderem Interesse sind die oft bei saprophytischen Pilzen ausgebildeten Rhizoide. Dies sind spezialisierte Hyphen, mit denen sich der Pilz am Substrat befestigt (RAVEN et al. 1985). Bei den Nestern von *Technomyrmex* sp. 9 konnte demonstriert werden, dass die Pilzhyphen in die Blattepidermis inserieren (**Abbildung 19 b.**, S. 76) und dadurch die Konstruktionen fest mit dem Substrat verbinden. Dies ist der entscheidende Vorteil, den die Ameisen durch die Assoziation mit Pilzen gewinnen.

Ein weiterer Vorteil einer extensiven Nutzung von Pilzen beim Nestbau ergibt sich bei der vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Typen von Pilznestern. Die Ameisenarten des *Technomyrmex*-Nesttyps II, *Crematogaster*-Nesttyps III und *Monomorium*-Nesttyps II, die alle auf der Unterseite von Blättern nisten, erwiesen sich hinsichtlich der Inkorporation von Pilzmyzelien als am fortschrittlichsten. Bei diesen Arten bestehen die Nestwände komplett aus tiefschwarzem filzigem Pilzmyzel, was auf eine allumfassende Düngung der Nestkonstruktionen hinweist. Bei den Nestern des *Technomyrmex*-Nesttyps I und beim *Monomorium*-Nesttyp I fand sich dagegen nur auf der Innenseite der Nestwände ein dichtes Myzeliengewebe, während die Außenseite weitgehend pilzfrei war und aus winzigen Rindenpartikeln bzw. Blatthaaren bestand. Dieser Befund deutet auf einen ausgeprägteren Lenkungsmechanismus und eine aktivere Beeinflussung des Pilzwachstums bei den erstgenannten Arten hin. Wie im Experiment nachgewiesen werden konnte, düngen die Arbeiterinnen von *Technomyrmex* sp. 9 nicht nur die Ansatzstellen, sondern auch beständig die Nestoberfläche (**Kapitel 3.3.4.3**, S. 81). Dies ist bei den anderen Arten mit auf den Nestinnenraum beschränktem Pilzwachstum sicherlich nicht der Fall. Hier wird wahrscheinlich das ausschließliche Entsorgen von Nestabfall und Fäkalien an den Innenseiten des Nestraums, die Ausbreitung von Pilzen auf diesen Bereich beschränken. Korrespondierend mit der kleinräumlichen Düngung der Nestwände erreichen diese Nester niemals die Ausdehnungen der allseits gedüngten Nestbauten. Sie bestehen nur aus maximal zwei übereinander liegenden, vergleichsweise niedrigen Arkadengängen, während die anderen Nester aus bis zu fünf Etagen aufgebaut sein können.

Auch wenn der große Anteil an winzigen instabilen Materialien in fertigen Nestern keine mehrstöckigen Konstruktionen erlaubt, genießen die arborealen Ameisenarten mit dieser Bautechnik trotzdem die Vorteile der besseren Fixierung am Substrat, da die Pilzhyphen im besonderen Maße an den Ansatzstellen der Nestwände wachsen.

Von vielen arborealen Formicinen ist ebenso wie von anderen Ameisen bekannt, dass sie eine ausgeprägte Nesthygiene zeigen und Abfälle, die im Nest anfallen, rasch nach außen transportieren, um die Kontamination des Nestes durch Pathogene zu verhindern (z. B. HASHIMOTO 1997, siehe auch *Myrmecaria arachnoides*, **Abbildung 36**, S. 110, und *Crematogaster cf. artifex*, **Kapitel 3.3.8.2**, S. 144). Darüber hinaus findet man schon bei den frühesten Formen der heute lebenden Ameisen Sekrete der Metathorakaldrüsen, die das Wachstum von Mikroorganismen im Nest hemmen können (MASCHWITZ et al. 1970, MASCHWITZ 1974). Die in der vorliegenden Arbeit vorgestellten pilzbauenden Arten haben

offensichtlich Mechanismen entwickelt, die es ihnen erlauben, Pilze selektiv und ohne Schaden für die Kolonien im Nest anzusiedeln.

Die Assoziation von *Technomyrmex* sp. 9 mit Nestpilzen ist sicherlich bei weitem nicht so eng ausgebildet, wie man es von den neotropischen Blattschneiderameisen kennt. Die Vorhersagbarkeit des Pilzvorkommens in allen Nestern von *Technomyrmex* und die Vorteile, die die Ameisen dadurch gewinnen, deuten allerdings stark darauf hin, dass das Zusammenleben von Ameise und Pilz alles andere als nur zufällig ist.

Wenngleich die Identität der Pilze in den verschiedenen Ameisennestern nicht abschließend geklärt werden konnte, so scheint doch wahrscheinlich, dass nicht jede vom Wind verbreitete Spore oder jedes gesammelte Hyphenbruchstück auf den bereitgestellten Nährstoffen zu einem netzartigen Myzelium auswächst. Es ist anzunehmen, dass die Ameisen erst in einer Assoziation mit einer bestimmten Gruppe von mehr oder weniger spezialisierten Partnerpilzen dauerhafte und widerstandsfähige Nestbauten konstruieren können. Der Vorteil auf Seiten der Pilze liegt wohl im regelmäßigen Nachschub an Nährstoffen.

#### 4.2.2.2 Pilznester am Stamm (z. B. *Crematogaster* sp. 24)

Anders als *Technomyrmex* sp. 9 wird bei *Crematogaster* sp. 24 das frische Nestmaterial nicht gleich beim Einarbeiten mit Darminhalt gedüngt. Diese Art, die große Nestbauten seitlich an Stämmen anlegt, kotet erst nach dem Trocknen der Materialien auf die Nestwände und auch auf den nesttragenden Baumstamm (vgl. **Tabelle 25**, S. 180, Nesttyp 19). Ältere Nester sind ausnahmslos von einem dünnen Pilzbewuchs überzogen, der in Einzelfällen bis zu 2 m auf dem Stamm nach unten reichen kann. Die Ergebnisse legen nahe, dass die verschiedenen Pilze im Nest und auf den Stämmen der Nestpflanzen die Ausscheidungen der Ameisen als Substrat nutzen (**Kapitel 3.3.8.3**, S. 155). Die Arbeiterinnen sammeln kleinste Materialien, die sie parallel zur Baukante mit den Mandibeln einarbeiten. Im Freiland werden dazu überwiegend Holzfragmente und – als Besonderheit bei den untersuchten Freinestbauern – in vergleichsweise großer Menge verschiedene Moospflanzen (Bryophyta) genutzt. Lebendes, photosynthetisch aktives Moos ist in älteren Nestern nicht mehr nachweisbar. Da die Tiere offensichtlich keine spezielle Wassertransporttechnik besitzen, die die Beförderung der zum Verarbeiten der Materialien notwendigen Flüssigkeitsmengen erlaubt, ist wahrscheinlich, dass den Moospflanzen eine besondere Bedeutung bei der Anfangskonstruktion zukommt. Von wenigen Fällen abgesehen erfolgt die Wasseraufnahme bei den Moosen im Allgemeinen über die gesamte Oberfläche. Das hier vorhandene Kapillarsystem ermöglicht eine beträchtliche Wasserspeicherung, die bei manchen Lebermoosen durch „Wassersäcke“, bei einigen Laubmoosen durch besondere Wasserspeicherezellen noch erhöht wird. Einige Bryophyta können auf diese Weise das 300fache ihres Gewichtes an Wasser speichern (MÄGDEFRAU et al. 1977, JAHNS 1982). Während des Bearbeitungsprozesses der gesammelten Materialien gelangt anscheinend besonders über das in den Moospflanzen gespeicherte Wasser entsprechend Flüssigkeit zum Ort der Bautätigkeit. Die Tatsache, dass die Oberfläche frischer Nester aufgebrachte Wassertropfen sofort aufnimmt, lässt auch einen Einfluss der Bryophyten auf die Wasserhalteeigenschaften der Nestwände in der Anfangsphase der

Nestentstehung vermuten. Viele Moose führen regelmäßig in ihren Rhizoiden und Stammzellen Pilzhyphen, doch ist noch nicht geklärt, ob es sich dabei um Parasitismus oder um Symbiosen nach Art der Mykorrhiza handelt (STRASBURGER 1978, SMITH 1982). Ein weiterer, indirekter Beitrag der Moospflanzen auf die spätere Qualität der Nestwände könnte in der raschen Zuführung von saprophytischen Pilzen bestehen.

Nach Untersuchungen von MISHRA (1991) wird vermutet, dass *Crematogaster rogenhoferi*, eine Art, die in der Regel freie Nester um Zweige anlegt (BINGHAM 1903, ROONWAL 1954), dem Nestmaterial eine adhäsive Flüssigkeit beimischt, deren Herkunft aus dem Rektum vermutet wird. Dieser Interpretation liegen jedoch lediglich dem Problem völlig inadäquate chemische Analysen von Nestmaterial zugrunde. Wegen des Gehalts an Enzymen und Zellulose im untersuchten Material wird postuliert, dass die Tiere „irgendwo“ außerhalb des Nestes an Pilzen fressen und anschließend in das Nestmaterial koten. Nach der Schlussfolgerung von MISHRA ist *C. rogenhoferi* „auf dem Weg“ zu einer pilzzüchtenden Ameisenart. Das von ihm analysierte Material stammte jedoch teilweise aus Museumsbeständen unbekannter Herkunft (es ist demnach noch nicht mal geklärt, ob das Nest vorher tatsächlich von der Art *C. rogenhoferi* bewohnt wurde) und aus Baumhöhlungen, die diese Art in Indien gelegentlich besiedeln soll. Es ist einsichtig, dass dabei allerlei verschiedene Stoffe in das untersuchte Material gelangen konnten. Beobachtungen zur Biologie der Tiere, insbesondere deren Verhalten bei der Bautätigkeit, wurden bei dieser Untersuchung in keiner Weise durchgeführt, so dass die Schlussfolgerungen, wie bei fast allen bisherigen Untersuchungen zum Kartonnestbau, rein spekulativ und in diesem speziellen Fall äußerst abenteuerlich sind. Leider ist diese Publikation aus Mangel an seriösen Veröffentlichungen zum „Kartonnestbau“ arborealer Ameisen, bereits mehrfach kommentarlos zitiert worden.

Klebewirksame Substanzen ließen sich in frisch verbautem Nestmaterial von *Crematogaster* sp. 24 nicht nachweisen, und die Tests auf Zucker und Proteine verliefen alle negativ. Die von *Crematogaster* sp. 24 aufgetragene Rektalflüssigkeit hat sicherlich für sich allein keine Klebewirkung. Dazu ist die Menge viel zu gering. Sie dient aber als Initialnährstoff für eine ganze Reihe von Pilzen, die sich recht bald ansiedeln.

Anders als bei den Pilznestern auf der Unterseite von Blättern (**Kapitel 4.2.2.2.1**, S. 198) sind in den Bauten des *Crematogaster*-Nesttyps-II (vgl. **Tabelle 25**, S. 180) kaum fadenförmige Hyphen angesiedelt (vgl. **Abbildung 19 c.**, S. 76). Die in den Stammnestern lebenden Pilze bilden auf dem Ursprungsmaterial vielmehr einen geschlossenen, dünnen Überzug aus miteinander verschmolzenen Hyphen (**Abbildung 57 b. & c.**, S. 160). Als Folge daraus ergibt sich eine beidseitig der Nestwände nachweisbare Pilzbedeckung, die praktisch als „zweite Haut“ die Nestwände schützend überzieht und stabilisiert. Durch das Übergreifen dieses Pilzmantels auf den nesttragenden Baumstamm wird wahrscheinlich auch die Fixierung am Substrat unterstützt.

Im Gegensatz zu den Bauten von *C. cf. artifex* sind die Nester des *Crematogaster*-Nesttyps-II lateral auf der Oberfläche von Baumstämmen angelegt und werden nie in den Außenbereichen der Nestbäume angebracht. Während seitliche Zweige bei Wind oder starkem Regen mit mehr oder weniger heftigen Wippbewegungen reagieren, sind die Erschütterungen an den Baumstämmen naturgemäß wesentlich geringer. Analog wirken auf

Nestkonstruktionen an dem letztgenannten Substrat geringfügigere Zugspannungen. Dadurch können große Nester, wie sie z. B. *Crematogaster* sp. 24 baut, wahrscheinlich auch ohne die Verwendung von Klebstoffen ausreichend fixiert werden. Mit Hilfe der Nestpilze wird bei diesen Nestern wohl auch eine gewisse Resistenz gegen Regenwasser erreicht. Am Stamm herablaufendes Wasser wird zudem bei den Pilznestern des *Crematogaster*-Nesttyps-II über spezielle Ablaufdächer auf der Nestoberfläche abgeleitet (**Abbildung 49**, S. 136).

#### 4.2.2.3 Seidennester

Seide ist ein außerordentliches Material; sie ist hochelastisch und dazu erstaunlich leicht (RUDALL & KENCHINGTON 1971, GOSLINE et al. 1986). Spinnen haben ganze Batterien verschiedener Drüsen entwickelt, die es ihnen ermöglichen, ganz unterschiedliche Seidenfäden zu produzieren (FOELIX 1982). So stellt das Weibchen der Kreuzspinne aus sieben verschiedenen Drüsentypen mindestens ebenso viele verschiedene Seiden her. Manche dieser Fäden lassen sich auf das Vier- oder Fünffache ihrer ursprünglichen Größe auseinander ziehen. Andere können sehr schnell auf ein Hundertstel ihrer eigentlichen Länge zusammenschnurren. Seidenmaterial zeichnet sich außerdem durch hohe Reißfestigkeit und Bruchsicherheit aus (VOLLRATH 1992a, 1992b). Wegen all dieser Eigenschaften ist Seide als Baustoff für frei gebaute Nestkonstruktionen ein besonders geeignetes Material.

Die Fähigkeit, mit Hilfe von Larvalseide Gespinnstnester anzulegen, ist bei den Ameisen wenigstens fünfmal unabhängig voneinander entstanden. Neben den in der vorliegenden Arbeit vorgestellten Arten der Gattungen *Oecophylla*, *Polyrhachis* und *Camponotus* (*Karavaievia*), die in ihrer Verbreitung alle auf die paläotropisch-australische Region beschränkt sind, kennt man Webenester noch aus der neotropischen Region in der Gattung *Dendromyrmex* (WEBER 1944, WILSON 1981) und der *Camponotus*-Untergattung *Myrmobrachys* (FOREL 1905, SCHREMMER 1979a, 1979b). Diese Gattungen bzw. Untergattungen gehören alle zur Unterfamilie Formicinae, deren Larven einen Kokon spinnen, in dem sie sich verpuppen. Von anderen Ameisenarten aus Unterfamilien, deren Larven keinen Kokon bilden, wurde mehrfach vermutet, dass sie Seidennester produzieren können. Dazu gehört nach JACOBSON & FOREL (1909) die Dolichoderine *Technomyrmex bicolor textor*. Nach meinen Untersuchungen an freinistenden *Technomyrmex*-Arten muss man allerdings davon ausgehen, dass es sich dabei um Fremdseide handelte (vgl. **Kapitel 3.3.4**, S. 68). BARONI URBANI (1978) berichtet über eine *Leptothorax*-Art (Myrmicinae) aus Kuba, die ihre Nester mit Seide auskleidet. Bis heute ist jedoch nicht klar, ob dieses Material von den Ameisen selbst oder aber von Spinnen stammt.

Innerhalb der Hymenoptera war bislang die Produktion von Seide durch Adulte nur von wenigen Gattungen der Sphecidae, der Chalcidoidea, der Vespidae und der Colletidae bekannt (MATTHEWS 1991, CRAIG 1997, MELO 1997). PRINS (1975, 1978) fand Seidenmaterial in den Nestern von *Melissotarsus emeryi* (Myrmicinae) in Afrika und vermutete, dass auch hier die Arbeiterinnen die Seide selbst herstellen können. FISHER &

ROBERTSON (1999) konnten kürzlich zeigen, dass *Melissotarsus emeryi*-Arbeiterinnen tatsächlich Drüsen im Bereich der Mundöffnungen besitzen, die Seide produzieren. Die Tiere nisten in schmalen, selbst gegrabenen Gangnestern in lebendem Holz, die sie mit einer dünnen, unregelmäßigen Schicht aus Seide auskleiden. Auf den Protarsi von *Melissotarsus emeryi* findet man kurze Haare, die in Zweierreihen angeordnet sind und von denen man vermutet, dass sie der Bearbeitung und möglicherweise dem Vorstrecken der Seidenfäden dienen.

Über die Verwendung von Seide bei Arten der Gattung *Dolichoderus* wurde von MASCHWITZ et al. (1991) berichtet. Woher die Seide stammte, konnten die Autoren jedoch nicht nachweisen. Man hatte Hinweise dafür, dass auch hier die Arbeiterinnen für die Seidenproduktion verantwortlich sein könnten; Beobachtungen dazu fehlten aber. Meine Untersuchungen zu den seidenverwendenden *Dolichoderus* konnten spezielle Sammel- und Verarbeitungsmechanismen von Fremdseiden bei den Arbeiterinnen von *Dolichoderus* spp. nachweisen. Darüber hinaus wurde deutlich, dass Seidenreste nicht nur in bewohnten Spinnennetzen, sondern häufig auch auf Pflanzenoberflächen (z. B. Gespinste von Lepidoptera) zu finden sind und die Arbeiterinnen sehr schnell Nestgenossinnen zu einer solchen Seidenquelle rekrutieren. Die letztgenannten Punkte deuten stark darauf hin, dass bei den Versuchen von MASCHWITZ et al. (1991) die Arbeiterinnen der seidenwebenden *Dolichoderus* unbemerkt den Versuchspflanzen anhaftende Fremdseide sammelten, die sie in die neu entstandenen Nester einarbeiteten. Für eine hohe Verfügbarkeit von Seidenresten verschiedenster Herkunft, nicht nur in tropischen Regenwäldern, spricht auch die Tatsache, dass Vogelnester sehr oft zu einem nicht unerheblichen Teil aus Seidenmaterial konstruiert sind. Von Arten aus mehr als 23 Familien der Vögel ist bekannt, dass sie aktiv Seide sammeln (HANSELL 1984a). Fast alle der ca. 300 bekannten Kolibriarten verwenden Seide zum Nestbau, und selbst in 92 % der Nester von Buchfinken in England fand man Seidenmaterial (HANSELL 1993b).

Die positiven Eigenschaften von Seide für arboreale Nestbauten sind augenfällig. Zu bedenken ist aber, dass die Verarbeitung von Seidenfäden gewisse Schwierigkeiten mit sich bringt. Sie können z. B. verkleben und sich zu einer dichten unentwirrbaren Masse zusammenziehen.

Alle Weberameisen haben hochgradige Anpassungen an die Manipulation von Seide entwickelt. Am fortschrittlichsten sind dabei sicherlich die beiden Arten der Gattung *Oecophylla* (HÖLLDOBLER & WILSON 1983). Bei diesen wird die Larvalseide ausschließlich zum Bau der Nester verwendet und nicht mehr zum Kokonbau. Die Larven geben nur dann Seide ab, wenn sie von den Arbeiterinnen ergriffen werden, und zeigen keine Reste der Spinnbewegungen mehr, die für kokonbauende Larven typisch sind. Sie überlassen alle orientierenden Bewegungen den Arbeiterinnen, die sie tragen (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Bei *Polyrhachis* dagegen werden die Larven von den Arbeiterinnen am hinteren Ende gefasst, so dass deren Vorderende frei beweglich bleibt. Hier zeigen die Larven fast noch den gesamten Bewegungsablauf, der für kokonbauende Formicinen typisch ist (OFER 1970). Die Verwendung von Fremdseide zum Nestausbau konnte in der vorliegenden Arbeit für drei Arten der Weberameisengattung *Polyrhachis* nachgewiesen werden (**Tabelle 4**, S. 32). Von DWYER & EBERT (1994) wird über die Einarbeitung von Spinnenseide (Salticidae und

Clubionidae: Araneae) in Nester von *Polyrhachis (Cyrtomyrma) doddi* und *P. (C.) pilosa* berichtet. Insbesondere während der Koloniegründungsphase, wenn noch keine Larven vorhanden sind, scheint die Inkorporation fremder Seide zum Stabilisieren der Nestbauten sinnvoll. Beide Arten nutzen später aber auch Larvalseide. Spinnenseide, versetzt mit verschiedenen organischen Stoffen, verwendet auch *Polyrhachis laboriosa* (COLLART 1932). Da die Mehrzahl der Arten in dieser Gattung Nester aus Larvalseide konstruiert und die Manipulation von Larvenseide bei vielen Arten weit fortgeschritten ist, scheint es nicht verwunderlich, dass *Polyrhachis*-Arten auch externes Seidenmaterial bearbeiten können.

Im Gegensatz dazu haben die Larven der Dolichoderinae keine Seidendrüsen und bauen demzufolge auch keinen Kokon (WHEELER & WHEELER 1986). Die Fähigkeit zur Verarbeitung von Seidenmaterial konnte also in dieser Unterfamilie nicht durch den fortwährenden Kontakt mit Larvenseide entstehen.

*Dolichoderus* sp. 1 hat eine hochgradig spezialisierte Seidensammeltechnik entwickelt, die es den Tieren erlaubt, Seidenressourcen effektiv und schnell auszunutzen (**Tabelle 25**, S. 180). Fäden aus Seide werden zu kompakten Klumpen gepresst, später wieder entwirrt und fadenweise als Baumaterial verwendet. Die Arbeiterinnen umfassen die entdeckten Seidenfäden seitlich mit den Vorderbeinen und vollführen dabei sehr schnelle Auf- und Abwärtsbewegungen (**Abbildung 29 b. & c.**). Dadurch werden die kurzen Haare auf den Innenflächen ihrer Vorderbeintarsen ständig über das Seidenmaterial bewegt. Als Folge daraus werden die einzelnen Seidenfäden in sich verdrillt und aufgeplustert wie toupiertes Haar.

Eine ähnliche Seidenbearbeitung kennt man von den cribellaten Spinnen, die nach einer besonderen Spinndrüsenplatte in ihrem Spinnapparat benannt sind (lateinisch „cribellum“, kleines Sieb). Diese trägt Hunderte von ultrafeinen Spinnspulen. Das hindurchgepresste Spinnsekret drillt die Spinne mit einer als Kräuselkamm bezeichneten Doppelreihe von Borsten an den Hinterbeinen zur sogenannten Fadenwatte. Die Spinnen gehen dabei auf einem doppelfädigen, schon vorher gespannten Kabel entlang. Sie halten den Metatarsus eines Hinterbeines quer unter das Cribellum und stützen den zugehörigen Tarsus dabei auf das andere Hinterbein. Dann wird der Metatarsus beim langsamen Vorwärtsgehen mehrmals in der Sekunde waagrecht wie eine Bürste hin- und herbewegt (PETERS 1983, MORITZ 1993). Durch das Bürsten mit den Hinterbeinen werden die Seidenfädchen vorgestreckt und dadurch versteift oder elektrostatisch aufgeladen und bilden ein Gewirr winziger Spiralfedern (VOLLRATH 1992a). Die auf diese Weise hergestellten Cribellum-Fangfäden sind äußerst fängig und halten auch große Insekten fest.

In den Radnetzen der Kreuzspinnen-Verwandten findet man dagegen spezielle spiralförmige Fangfäden, die in den allermeisten Fällen mit einer hochviskosen Leimhülle überzogen sind. Die Klebrigkeit rührt von Glykoproteinen her, die in regelmäßigen Abständen wie Perlen auf der Schnur auf dem Faden aufgebracht sind (VOLLRATH et al. 1990).

*Dolichoderus* sp. 1 ist nicht wählerisch in der Auswahl der Seide. Neben Spinnenseide nutzen die Tiere auch Seidenreste aus den Nestern von Weberameisen. Durch die spezialisierte Bearbeitung der Seide kann das gebürstete und vorgestreckte Material wahrscheinlich rein mechanisch mit der rauen Oberfläche der Blattadern verbunden werden.

Zusätzlichen Halt bekommt die Anfangskonstruktion von *Dolichoderus* sp. 1 sicher auch durch teilweise vorhandene Klebefäden in der gesammelten Spinnenseide.

DEJEAN & DEJEAN (1998) untersuchten den Koloniegründungsmodus von *Discothyrea oculata* (Ponerinae) in Afrika. Dabei stellten sie fest, dass die koloniegründenden Königinnen bevorzugt Spinnenkokons nutzen und in gewissem Maße fähig sind, die Seide mit den Mandibeln und den Vorderbeinen zu manipulieren. Später geschlüpfte Arbeiterinnen transportieren gar die Seide an neue Nistplätze und kleiden damit den Innenraum aus bzw. verkleinern die Nestöffnungen (DEJEAN et al. 1999). Nach BROWN (1957) sind alle Arten der Gattung *Discothyrea* in ihrem Nahrungsspektrum spezialisiert auf die Eier von Arthropoden, und *D. oculata* frisst ausschließlich an Spinneneiern. Allein zur Ausbeutung der Nahrungsressourcen hat *D. oculata* wahrscheinlich Mechanismen entwickelt, die es ihnen ermöglichen, die Ootheken cribellater Spinnen zu öffnen, um an die darin lokalisierten Eier zu gelangen. Man könnte vermuten, dass dies praktisch die Prädisposition für die Fähigkeit der Seidenmanipulation war und sich daraus letztlich Nestbauten in arborealen Hohlräumen mit Seidenmaterial entwickelt haben könnten. Von den *D. oculata*-Arbeiterinnen wird berichtet, dass sie die Vorderbeine nutzen, um Ootheken zu öffnen und um Seidenstreifen abzulösen. Rasterelektronische Aufnahmen zeigen eine vergrößerte kammähnliche Haarreihe an den Tibien der Vorderbeine, die als besondere Anpassung an die Seidenverarbeitung interpretiert wird, obwohl z. B. *Discothyrea minuta*, eine Art, die weder in Spinnenootheken nistet noch exklusiv Eier von Spinnen frisst, die gleichen Strukturen aufweist (DEJEAN et al. 1999).

Bei den seideverwendenden *Dolichoderus* konnten keine morphologischen Modifikationen an den Vorderbeinen festgestellt werden, die als Anpassung an die Seidenverwertung gedeutet werden könnten (**Kapitel 3.3.5.2**, S. 99). Wahrscheinlich genügt es, die auch bei anderen *Dolichoderus*-Arten vorhandenen Haarreihen nur entsprechend effektiv einzusetzen.

Interessanterweise findet man innerhalb der *Dolichoderus thoracicus*-grp. Vertreter, die Vorstufen für die Einarbeitung von Seidenmaterial in die eigenen Nester zeigen. Im Experiment konnte beispielsweise für *Dolichoderus* sp. 8 nachgewiesen werden, dass die Tiere holzige Materialien in das Gespinst einer Salticide einarbeiteten, ohne die Seidenkonstruktion zu zerstören. Von angebotenen Seidenfäden nahmen die Tiere jedoch keine Notiz. Sie können sie wahrscheinlich nicht verarbeiten, weil ihnen die nötigen Verhaltensweisen und die dadurch möglichen Bearbeitungsmechanismen fehlen.

Seidenkonstruktionen von Ameisen auf der Unterseite einzelner Blätter sind wenig oder überhaupt nicht unterteilt, sondern bestehen meist nur aus einer einzigen Nestkammer. Offensichtlich ist es nur in begrenztem Rahmen möglich, mit diesem Material separierende Strukturen wie innere Nestwände oder tragende Dach- und Bodenkonstruktionen anzulegen. Bei den seidenverarbeitenden Vertretern der Gattungen *Polyrhachis*, *Camponotus* (*Karavaievia*) und *Dolichoderus* (Nesttyp III), die ihre Nester auf Blattunterseiten konstruieren, findet man in der Regel Nester, die aus einer einzigen großen Bogenkammer bestehen (Einkammernest). In sehr begrenztem Maße können die *Polyrhachis*- und *Camponotus* (*Karavaievia*)-Arten an eine bestehende Kammer noch ein oder zwei Nesträume des gleichen Stils anbauen. In diesem Fall sind die Nester häufig auf den Raum

zwischen zwei Blättern (Auflageblatt und Deckblatt) begrenzt, und die separierenden vertikalen Nestwände bestehen aus zwei aufeinander liegenden Seidenschichten. Nestbauten aus Seide, die auf der Unterseite eines einzelnen Blattes befestigt sind, bestehen immer nur aus einer Etage. Der Ausbau solcher Konstruktionen über mehrere Stockwerke scheint allein mit Seide nicht möglich. Eine dreidimensionale Strukturierung des Nestinnenraumes gelingt den seideverwendenden Ameisenarten offensichtlich nur unter Zuhilfenahme strukturierender Blätter und Zweige. Das beste Beispiel dafür liefern die *Oecophylla*-Arten, die durch Kettenbildung aus mehreren Arbeiterinnen das umgebende Blattwerk koordiniert in das Nest integrieren können (HÖLLDOBLER & WILSON 1977a). Andere Seidenweber, wie z. B. die neotropische *Camponotus (Myrmobrachys) senex textor*, unterteilen die Nester ebenfalls mit Hilfe von Blättern und dünnen Zweigen, an denen die klebrigen Seidenfäden fixiert werden (SCHREMMER 1979b). Ist ein solches Nest etabliert und seine Außenhaut genügend durch Blattwerk und Zweige verfestigt, findet man im Inneren auch unterteilende Nestwände, die aus mehreren getrennten Gespinstlagen errichtet sind. Diese Unterteilung ist möglich, weil die Arbeiterinnen von *Camponotus senex textor* die Außenseite der Nestwände mit einem besonders dichten Detritusbelag überziehen (SCHREMMER 1979a). Dieser Belag dient als Anheftungsfläche für weitere Gespinstfäden und wirkt später als verstärkendes Element zwischen den Seidenüberzügen. Solche mehrfach unterteilten Gespinstnester, deren kugelige Gestalt von Blättern und Zweigen gestützt wird, baut nach eigenen Beobachtungen auch *Polyrhachis dives* in Malaysia. Bei den Unterblattnestern ist die Konstruktion dagegen nicht durch eine festigende Außenhülle verstärkt. Arten mit dieser Bautechnik sind auf einlagige Nestkonstruktionen beschränkt. Das Seidenmaterial widersteht besonders Zugbeanspruchungen. Auf Druck und Biegekräfte reagiert es jedoch mit Verformung und ist deshalb nur begrenzt für die Konstruktion dreidimensionaler Nestbauten geeignet.

Einige Arten der Gattung *Polyrhachis* haben mit Hilfe ihrer Seide ganz erstaunliche Nesttarnungsstrategien entwickelt. *Polyrhachis muelleri* beispielsweise konstruiert transparente Einkammernester aus reiner Seide ohne zusätzliches Streckmaterial. Zusätzlich sind die Larven dieser Art grünlich gefärbt, was sie auf dem grünen Blattuntergrund nahezu unsichtbar macht. Es ist anzunehmen, dass diese Modifikationen vor allem einen verbesserten Schutz vor visuell jagenden Räubern bieten (DOROW & MASCHWITZ 1991, MASCHWITZ & DOROW 1993). Eine gegenteilige Tarnstrategie zeigt *Polyrhachis tubifex*. Diese Art bedeckt die an Stämmen angebrachten Seidenbauten mit Rindenteilen, Moos- und Flechtenpartikeln aus der näheren Umgebung. Auf der aus Fremd- und Larvalseide konstruierten Nestoberfläche lassen sich die verschiedenen Materialteile leicht befestigen. Die Nester von *P. tubifex* sind dadurch bestens getarnt und nach eigenen Erfahrungen fast nicht zu entdecken.

Die webenden *Dendromyrmex*-Arten repräsentieren wohl eine sehr frühe Entwicklungsstufe der Seidenweber (HÖLLDOBLER & WILSON 1983). Nach den Untersuchungen von WILSON (1981) werden die Nester bei den Arten *D. chartifex* und *D. fabricii* im Wesentlichen aus pflanzlichen Materialien gefertigt und mit Seidenfäden verstärkt. Dabei steuern einige Larven

auch Seide bei, ohne dass sie von den Arbeiterinnen getragen und durch Signale dazu aufgefordert werden. Sie liegen nur auf dem Nestboden und lassen Seide austreten, die dann zur Verstärkung der Nestwände verwendet wird. Es ist sehr wahrscheinlich, dass *Dendromyrmex* damit den ursprünglichen Seidenwebern sehr ähnlich ist. Bei den primitiven Formen könnten die Larven vor der Verpuppung aus Gründen einer besseren Fixierung am Substrat Seide auch über die Nestinnenwände gesponnen haben. Mit der zunehmenden Nutzung der Seide wird die Verwendung pflanzlicher Materialien überflüssig. Das Baumaterial ist permanent vorhanden und muss nicht mehr von weit entfernten Orten herbeigeht werden. Konstruktionen aus purer Seide wären demnach am stärksten abgeleitet.

#### 4.2.2.4 Trichomnester

Epidermale Anhangsgebilde verschiedener Form, Struktur und Funktion werden als Trichome bezeichnet. Sie treten als Schutz-, Stütz- und Drüsenhaare auf. An pflanzlichen Oberflächen kommen Trichome in mannigfaltiger Ausbildung vor. Sie können ein- oder vielzellig, verzweigt oder unverzweigt, lebend oder tot sein. Ihre Wand kann durch Silikat, Calciumcarbonat oder andere Einlagerungen verhärtet sein und ihnen damit einen borstenartigen Charakter verleihen (NULTSCH & GRAHLE 1983). Solche steifen Borsten (z. B. bei den Boraginaceae und den Brassicaceae) schützen die Pflanzen vor Tierfraß. Bei vielen Pflanzen haben sich aus Trichomen aufgebaute Acaridomaten auf der Blattunterseite entwickelt, die besonders räuberische und fungivore Milben beherbergen (O'DOWD & WILLSON 1991, O'DOWD & PEMBERTON 1994, AGRAWAL 1997). Die Pflanzen genießen dadurch einen gewissen Schutz vor herbivoren Milben und pathogenen Pilzen (O'DOWD & PEMBERTON 1998). Haarzellen sind manchmal stark verzweigt und oft abgestorben. Durch das Absterben der Zellen wird die Wasser verlierende Oberfläche drastisch reduziert. Lebten die Zellen, wäre wegen der durch die Verzweigungen bedingten großen Oberfläche ein zu starker Wasserverlust unvermeidlich. Viele, vor allem die stark verzweigten Haare dienen dem Transpirationsschutz. Haare sind an Blattoberflächen regelmäßig angeordnet, sie werden meist in annähernd gleichen Abständen voneinander angelegt (STRASBURGER 1978, RAVEN et al. 1985).

Untersuchungen von DAVIDSON et al. (1989), NICKOL (1993) und JANKA et al. (2000) konnten zeigen, dass lange Trichome auf Stämmen verschiedener Myrmekophyten für bestimmte Ameisenarten unüberwindliche Barrieren darstellen, weil ihre Körpergröße die Bewegung zwischen den dicht stehenden Haaren verhindert (siehe auch **Fußnote 20**, S. 174). Beobachtungen zu den physiologischen und ökologischen Funktionen von Blatthaaren sind vielfältig, Angaben zur Verwendung von Trichomen als Nestbaumaterial bei Ameisen sind dagegen sehr spärlich und existieren nur als Kurzmitteilungen ohne detaillierte Analysen zu diesem Themenkomplex.

So erwähnt SEFER (1957) Nester von *Dolichoderus mucronifer* auf Stämmen und Ästen von *Parinari montana* (Chrysobalanaceae) in Südamerika, die aus einem baumwollähnlichen Material bestehen, das wahrscheinlich von der Pflanze stammt und das bei den dortigen Indianern als Brennmaterial Verwendung findet. Auch PRANCE (1992) berichtet über solche

Nester auf *Parinari excelsa*. Nach seinen Beobachtungen kann *Dolichoderus (Hypoclinea)* sp. aus den Haaren von Blattunterseiten bis zu 1,5 m lange Nestbauten an Stämmen anlegen. Der Autor vermutet eine spezifische Beziehung. REM-Aufnahmen des Nestmaterials erbrachten keine Hinweise auf die Verwendung von Klebsubstanzen, sie zeigen aber, dass es sich bei den Blatthaaren um lange filzige Anhänge handelt, die tatsächlich den langen Samenhaaren der Baumwolle ähnlich sind. Nach DAVIDSON & MCKEY (1993) bauen sowohl *Wasmannia scrobifera* als auch verschiedene *Azteca*-Arten „Kartonnester“ auf behaarten Pflanzen. Welche Materialien dabei benutzt werden und wie diese Nester strukturiert sind, berichten die Autoren leider nicht.

Die in der vorliegenden Untersuchung bearbeiteten *Monomorium* spp. sind in ihrer Baumaterialauswahl einzigartig. Keine andere untersuchte Ameisenart nutzt dermaßen exklusiv borstige Trichome, um Nester auf der Unterseite von Blättern anzulegen. Nach meinen Literaturrecherchen war die Konstruktion arborealer Freinester innerhalb der Gattung *Monomorium* bislang überhaupt nicht bekannt (siehe **Kapitel 3.3.7**, S. 118, & WEISSFLOG 1991). Auch andere Freinestbauer mit blattgebundenem Nests substrat entfernen eventuell wachsende Trichome insbesondere entlang der Blattadern. Allerdings weniger, um Baumaterial zu gewinnen, sondern in erster Linie, um den sich ansiedelnden Trophobionten Platz zum Saugen zu bieten (siehe z. B. *Technomyrmex*, **Kapitel 3.3.4.1.3**, S. 75). Die dabei anfallenden Pflanzenhaare werden mit den Mandibeln kompakt zu Büscheln gepresst und gegebenenfalls in die Nestkonstruktionen eingearbeitet.

Ganz anders bei *Monomorium* sp. 1. Die Tiere sind auf blatthaartragende Oberflächen angewiesen und beißen selektiv Einzeltrichome ab. Außerdem lassen sie sowohl auf dem Scheitelpunkt der Mittelrippe als auch seitlich auf der Blattspreite Haarreihen intakt, die sie dann zum Verflechten benutzen. Aus zunächst querliegend eingebauten Trichomen wird nach und nach ein dichtes, sich selbst tragendes Flechtwerk konstruiert (**Kapitel 3.3.7.1.3**, S. 122). Im Anfangsstadium findet man bei diesen Arten also eine mit *Crematogaster* cf. *artifex* vergleichbare Materialanordnung (**Kapitel 4.2.2.1.2**, S. 192). Während bei den *Crematogaster*-Bauten danach jedoch die verbleibenden Zwischenräume unter Zuhilfenahme von Klebesubstanzen und Kleinmaterialien verschlossen werden, verdichtet *Monomorium* sp. 1 die Nestwände alleine mit vergleichsweise langfaserigen Baustoffen. Später wächst an der Innenseite, sehr wahrscheinlich infolge der Düngung mit Fäkalien, ein Pilzmyzel, welches zusätzliche Fixierung und Zusammenhalt bietet.

Besonders weil Trichome auf den Unterseiten von Blättern in der Kronenregion sehr häufig sind (BEQUAERT 1922, WHEELER & BEQUAERT 1929, DAVIDSON & MCKEY 1993) und sie außerdem kurze Wege zwischen Nistplatz und „Materialdepot“ gewährleisten, bietet sich ihre Verwendung als Nestbaumaterial geradezu an. Da das Lumen der Blatthaare luftgefüllt ist, sind sie zudem ein leichter Baustoff. Zusätzlich zeigen sie in der Regel einen gleichförmigen Habitus (Länge, Breite, Höhe etc.). Dadurch sind sie hauptsächlich für Nester mit Verflechtungsbauweise bestens geeignet, weil sie nicht weiterverarbeitet oder modifiziert, sondern nur entsprechend geerntet werden müssen. Bei all diesen Qualitäten stellt sich die Frage, weshalb nicht auch andere Ameisenarten diese Materialressource nutzen.

Sehr wahrscheinlich ist eine derartige Verwendung von Blatthaaren, wie man sie bei *Monomorium* vorfindet, nur Tieren mit einer geringen Körpergröße möglich. Nur diese

können sich im dichten Bewuchs auf den Blattunterseiten bewegen und borstige Einzeltrichome an der Basis abbeißen, genau platzieren und miteinander verzahnen. Weil sie längst nicht alle Haare „abrasieren“, sondern die Trichome außerhalb des Nestbereichs verschonen, genießen sie außerdem einen komfortablen Schutz vor jagenden Formicinen und anderen Prädatoren (RODA et al. 2000). Dies ist aber vielleicht nur eine sekundäre Funktion des Trichomrasens. Als die mit Abstand kleinsten Freinestbauer sind die nur 1,6 mm großen *Monomorium*-Arbeiterinnen, weit mehr als die größeren Ameisenarten, wegen ihres hohen Oberflächen-Volumen-Verhältnisses ständig der Gefahr des Austrocknens ausgesetzt. Die dichten Überzüge toter Haare schaffen mikroklimatisch günstige, windstille Räume, in denen sich Wasserdampf ansammeln kann (STRASBURGER 1978). Das setzt nicht nur die Transpirationsrate der Pflanzen herab, sondern vermindert auch für die Ameisen die Gefahr des Austrocknens. Unter Umständen ist der Zugang zur Kronenregion für kleine Arten deshalb besonders schwierig und Freinestbau nur im vergleichsweise günstigen Mikroklima trichomtragender Blätter möglich.

#### 4.2.2.5 Ameisengärten („Wurzelnester“)

Die Beziehungen von Ameisen und Epiphyten lassen sich grundsätzlich in zwei Kategorien unterteilen. Es handelt sich zum einen um epiphytische Pflanzen, die selbst öffnende Domatienhöhlungen im Spross, in Rhizomen oder Blättern bereitstellen, in denen Ameisen nisten („ant-houses“) (HUXLEY 1980, DAVIDSON & EPSTEIN 1989), und zum anderen um die bislang nur für die Neotropis nachgewiesenen Ameisengärten (ULE 1901).

Epiphyten mit Myrmekodomatien sind vor allem aus den Tropen Südostasiens bekannt. Man findet sie innerhalb der Familie Rubiaceae in den Gattungen *Hydnophytum*, *Myrmecodia*, *Myrmedoma*, *Myrmephytum*, *Squamalaria* (HUXLEY 1978) und *Anthoriza* (JEBB 1993). Darüber hinaus sind „ant-houses“ aus den Gattungen *Dischidia* und *Hoya* (Asclepiadaceae) bekannt (SCHLECHTER & WARBURG 1906/1907, LOHER 1910, JANZEN 1974), hierzu gehören auch die erst jüngst beschriebenen Multiblattdomatien von *Hoya mitrata* (WEISSFLOG et al. 1999). Auch die Ameisenfarne der Gattung *Lecanopteris* (Polypodiaceae) (YAPP 1902, JERMY & WALKER 1975, WALKER 1986, GAY 1991) werden zu diesem Typus gezählt.

Bei der ameisenassoziierten *Dischidia major* sind einige Blätter schlauchförmig gestaltet. Diese „Urnenblätter“ bilden einen Hohlraum, der meist von Ameisen der Gattung *Philidris* (Dolichoderinae) besiedelt wird (eigene Beobachtungen, JANZEN 1974). Über eine kleine Öffnung in der Nähe des Blattstiels wachsen Wurzeln in den Hohlraum des Urnenblattes hinein und durchdringen den von Ameisen eingetragenen Detritus. Die Pflanze deckt über die angehäuften Abfälle im Nest fast 30 % ihres Bedarfs an Stickstoff (TRESEDER et al. 1995), welcher als einer der limitierenden Ressourcen in lichtreichen Heidewäldern angesehen wird (DAVIDSON & EPSTEIN 1989). Eine weitere Besonderheit ist die hohe Anzahl der Spaltöffnungen an der Urneninnenseite. Wahrscheinlich kommt der Pflanze auch die erhöhte CO<sub>2</sub>-Konzentration in den besiedelten Blättern zugute. Für die Ameisen wiederum günstig ist die von der Pflanze weitgehend konstant gehaltene Sauerstoffkonzentration und Luftfeuchtigkeit in den Nestkammern (HUXLEY 1980). Festigung von Nestkarton durch die Wurzeln der Pflanzen spielt bei den „ant-house“-Assoziationen nach eigenen

Beobachtungen keine Rolle. Myrmekodomatien konnten in der Paläotropis bislang bei etwa 100 Pflanzenarten mit epiphytischer Lebensweise nachgewiesen werden (HUXLEY 1980, HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Der Terminus Ameisengarten ist gewöhnlich reserviert für eine Assoziation von Ameisen und einer taxonomisch diversen Gruppe von Angiospermen, die in arborealen Kartonnestern von Ameisen wachsen (bzw. in deren Wurzelbereich Ameisen nisten) und deren Samen von den assoziierten Ameisen verbreitet werden.

Epiphyten aus den Familien der Araceae (*Anthurium*, *Philodendron*), Bromeliaceae (*Aechmea*, *Streptocalyx*, *Nidularium*, *Neoreglia*), Cactaceae (*Epiphyllum*), Gesneriaceae (*Codonanthe*), Moraceae (*Ficus*), Piperaceae (*Peperomia*) und Solanaceae (*Markea*, *Juanulloa*) wurden in den Ameisengärten Südamerikas nachgewiesen (MADISON 1979, BUCKLEY 1982, DAVIDSON & EPSTEIN 1989). Die dominanten und häufigsten Ameisen in den Gärten gehören zu den Gattungen *Camponotus*, *Crematogaster*, *Azteca*, *Monacis* und *Solenopsis*. Nicht selten besiedeln sogar mehrere Ameisenarten (FOREL 1898, ORIVEL et al. 1996, ORIVEL et al. 1997) bzw. mehrere Pflanzen (ULE 1906b) gemeinsam einen solchen Garten.

Nach den Vorstellungen von ULE (1904, 1905) tragen Ameisen die Samen der beteiligten Epiphyten in vorhandene Nester ein, wo die Pflanzen dann von den Tieren kultiviert werden. WHEELER (1921) widersprach dieser Darstellung. Nach seiner Meinung wachsen zuerst die Epiphyten, und erst später gründet eine Ameisenkönigin ein Nest im Wurzelsystem der Pflanzen. Schon mehrfach konnte nachgewiesen werden, dass die assoziierten Ameisen in neotropischen Ameisengärten die Samen der beteiligten Epiphyten in die Nester eintragen und somit ULES Erstinterpretation bestätigt wird. Nach den Untersuchungen von BELIN-DEPOUX et al. (1987) gibt es beide Möglichkeiten bei der Initiierung eines Ameisengartens. In einem Fall sucht eine gründende Königin Schutz im Wurzelgeflecht von Epiphyten und etabliert dort eine neue Kolonie. Im anderen Fall sollen die Arbeiterinnen die Initiatoren sein, indem sie Kartonnester bauen und Epiphytensamen eintragen. Für die Ponerine *Pachycondyla goeldii* konnten ORIVEL et al. (1998) kürzlich das Eintragen von Samen in selbst gebaute Kartonnester belegen. Bei genügend Feuchtigkeit des Nestmaterials keimen die Samen, und die Wurzeln durchdringen die Nestkonstruktion. Offenbar werden die Ameisen in den Gärten in besonderer Weise von den Samen der Epiphyten angelockt (DAVIDSON et al. 1990). Dies gilt auch noch für Samen, die schon durch den Verdauungstrakt von Vögeln gewandert sind. Möglicherweise spielen dabei pheromonartige Stoffe eine Rolle (SEIDEL et al. 1990). In einigen Assoziationen dieses Typs schützen die Ameisen den Pflanzenpartner (WHEELER 1942), in anderen nicht (KLEINFELDT 1978). Vom Standpunkt der assoziierten Epiphyten gesehen liegt der Vorteil der Ameisenbesiedlung sicherlich in einem höheren Nährstoffeintrag und in einer effektiveren Samenverbreitung. In einer der wenigen systematischen Arbeiten zu diesem Phänomen konnte KLEINFELDT (1978) zeigen, dass die Wachstumsrate von *Codonanthe crassifolia* in Ameisengärten signifikant höher ist als ohne Ameisen.

Ganz besonders durch ihre Fähigkeit, im Baumkronenbereich Nährsalze einzubringen und anzureichern, Humussubstrat anzusammeln (Myrmekotrophie, BEATTIE 1989, BENZING 1991) und Samen zu verteilen, sind die Ameisen prädestiniert, in der Epiphytenzone eine zentrale Rolle zu spielen. Das Wurzelgeflecht der kultivierten Pflanzen hält das von den Ameisen herangetragene Erdmaterial zusammen und ermöglicht so die Konstruktion großer und dauerhafter Nestanlagen (ULE 1901, YU 1994). Nahrung erhalten die Ameisen außer über extraflorale Nektarien auch von saugenden Rhynchota an den Aufsitzerpflanzen.

Die Ameisengarten-Assoziationen in den Regenwäldern Südamerikas sind in der Regel nicht obligat, d. h. die Partner können auch getrennt voneinander existieren, erreichen durch die Gemeinschaft aber einen Konkurrenzvorteil (KLEINFELDT 1978). Sie zeigen eine vielschichtigere Zusammensetzung von Organismen als die „Eine Ameise–Eine Pflanze“-Beziehungen bei den typischen Myrmekophytensystemen. Parabiosen wurden bei anderen Ameisenpflanzen bislang noch nicht entdeckt. Ameisengärten repräsentieren damit die wahrscheinlich komplexesten Beziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen (BUCKLEY 1982). In der Neotropis sind Ameisengärten in bestimmten Gebieten sehr abundant und wurden besonders in neuerer Zeit eingehend untersucht (BELIN-DEPOUX et al. 1987, BELIN-DEPOUX & SARTHOU 1988, BELIN-DEPOUX et al. 1989, BELIN-DEPOUX 1991, CORBARA & DEJEAN 1996, ORIVEL et al. 1998).

Erstaunlicherweise war für Südostasien bislang noch in keinem Fall eine solche Beziehung nachgewiesen. Gelegentlich wird der Begriff Ameisengarten fälschlicherweise als Synonym für alle Ameisen-Epiphyten-Beziehungen in Südostasien verwendet. Dabei wird nicht unterschieden, ob Nistplatz für Ameisen in Form von Myrmekodomatien oder aber im Wurzelsystem der Aufsitzerpflanzen bereitgestellt wird (KIEW & ANTHONYSAMY 1987, KIEW & ANTHONYSAMY 1995). Es existieren zwar alte Darstellungen über im Wurzelsystem von Epiphyten (z. B. *Dischidia nummularia*, *Aeschynanthus* sp. *Hoya lacunosa*) lebende Ameisen. Darüber, ob die Ameisen den Pflanzen Nährstoffe zuführen oder gar den gerichteten Transport von Samen gewährleisten können, gibt es allerdings nur anekdotische Daten (VAN LEEUWEN 1913, 1929a, 1929b, 1929c). Ein experimenteller Nachweis dafür konnte bei diesen Arbeiten nicht erbracht werden. Auch KIEW & ANTHONYSAMY (1987) vermuten eine Samenverbreitung durch Ameisen bei *Pachycentra constricta*, *P. maingayi* (Melastomataceae) und *Vaccinium bancanum* (Ericaceae). Als Beweis dafür führen sie aber lediglich auf, dass diese Epiphyten häufig zusammen mit Ameisen gefunden werden. KLEINFELDT (1986) spekuliert, dass die arborikolen Formicinen der Paläotropis möglicherweise keine großen Freinester aus Karton anlegen könnten, und führt dies als Grund für das Fehlen von Ameisengärten in dieser Region an. Dies ist eine Annahme, die nach den hier vorgestellten Ergebnissen völlig unzutreffend ist.

In der vorliegenden Dissertation konnte erstmalig gezeigt werden, dass Ameisengärten, die genau der Definition von ULE (1901) entsprechen, auch im paläotropischen Faunengebiet zu finden sind. Bei der Bestandsaufnahme der arborealen Freinestbauer wurde außerdem eine Reihe von Ameisen-Epiphyten-Beziehungen aufgefunden, die höchstwahrscheinlich

ebenfalls als Ameisengärten zu bewerten sind (vgl. **Tabelle 3**, S. 27, & **Tabelle 21**, S. 131; *Crematogaster*-Nesttyp IV). Initiiert durch die Entdeckung und Bearbeitung der Ameisengartenassoziation von *Camponotus (Myrmotarsus)* sp. 1 konnten in der Zwischenzeit in Malaysia noch eine Reihe anderer „echter“ Ameisengartenbeziehungen aufgedeckt werden, meist mit Ameisenarten der Gattung *Crematogaster* (KAUFMANN et al. 2001).

Wie aber die Tiere dabei im Einzelnen ihre Nestbauten konstruieren und wie sie hinsichtlich Nestinitiierung und Nestvergrößerung mit den Epiphyten interagieren, wurde bisher noch nicht untersucht. Ich beschränke mich in der Diskussion auf die Beantwortung dieser zentralen Fragen der Nestentstehung und Nestentwicklung bei den entdeckten südostasiatischen Ameisengärten. In diesem Kontext spielt selbstverständlich auch die Bereitstellung von Nährstoffen und die Samenverbreitung durch die Ameisen eine gewichtige Rolle.

Die offenen Fragen nach der Art der Beziehung (mutualistisch versus fakultativ) und zur Evolution von Ameisengärten (Koevolution versus Habitatpräferenzen sensu JANZEN 1966, YU & DAVIDSON 1997) sollen an anderer Stelle vergleichend mit den Resultaten zu den „ant-house“-Assoziationen diskutiert und publiziert werden (WEISSFLOG et al. in Vorbereitung).

#### 4.2.2.5.1 Ameisengärten im Vergleich

Die häufigsten Besiedler der neotropischen Ameisengärten sind *Camponotus femoratus* und *Crematogaster* cf. *limata parabiatica*. Diese Arten dienen als das klassische Beispiel für die Ameisen-Epiphyten-Assoziationen in Lateinamerika (ULE 1906b, 1906a, WHEELER 1921, 1942, WEBER 1943a, PRANCE 1973, BUCKLEY 1982, BRIAN 1983, JOLIVET 1986, SUDD & FRANKS 1987, DAVIDSON 1988, HÖLLDOBLER & WILSON 1990, TOBIN 1995, DEJEAN et al. 1997). Nach den Untersuchungen von BELIN-DEPOUX et al. (1987) findet man in mehr als 80 % der Ameisengärten in Französisch-Guayana Arbeiterinnen beider Arten.

Die mit verschiedenen Pflanzen assoziierte *C. femoratus* lebt in polydomen und polygynen Kolonieverbänden. Die polymorphen Arbeiterinnen sind sehr aggressiv, und die Kolonien besiedeln große Territorien, die sie auch gegen Eindringlinge verteidigen.

Nach DAVIDSON (1988) besuchen *C. femoratus* und *Cr.* cf. *parabiatica* die gleichen Trophobiosestellen und nisten gelegentlich gemeinsam im Wurzelsystem der Epiphyten. In diesem Fall findet man außer den Arbeiterinnen auch die Brut beider Arten im Inneren der Ameisengärten. Während jedoch *Camponotus femoratus* auch alleine Ameisengärten bewohnt, scheint *Crematogaster* in Peru niemals ohne *Camponotus* in den Gärten zu nisten. Oft werden die Nester der wesentlich kleineren *Crematogaster* in Hohlräumen verschiedener Pflanzen angelegt. CEDENO et al. (1999) berichten, dass *Crematogaster* cf. *parabiatica* in Venezuela oft Nester in der Erde anlegt. Die Autoren fanden aber auch einige Ameisengärten, die nur von *Crematogaster* bewohnt waren. Sicherlich kommen beide Fälle vor (D. DAVIDSON, M. VERHAAGH, pers. Mitt.).

Bei den Untersuchungen von DAVIDSON (1988) trug nur *C. femoratus* die Pflanzensamen in das Nest ein, wohingegen *Cr. parabiatica* zwar Interesse an angebotenen Samen zeigte, sie aber nicht weiter als 2 cm transportieren kann. Weiter scheint die beteiligte *Crematogaster*

nur geringfügig Nährstoffe einzutragen und nicht in der Lage, die Gärten zu gestalten. Diese Art kann in Peru lediglich die gemeinsam besuchten Trophobiosestellen mit Erde überbauen, in Französisch-Guayana sollen sie dagegen auch Materialien in die Ameisengärten tragen (BELIN-DEPOUX et al. 1987).

Beim Vergleich mit der in der vorliegenden Arbeit untersuchten parabiologischen Ameisengarten-Assoziation von *Camponotus (Myrmotarsus)* sp. 1 und *Crematogaster* spp. (**Kapitel 3.3.3.1**, S. 49) werden viele Parallelen zu den neotropischen Systemen offenbar. Nicht nur, dass es sich bei den Beteiligten um Ameisenarten derselben Gattungen handelt, die Tiere interagieren auch ähnlich. Initiator und Hauptbewohner der Nestbauten ist immer *Camponotus (M.)* sp. 1, während die *Crematogaster* entweder fehlen oder in Stammhöhlungen nisten. Nur *C. (M.)* sp. 1 ist in der Lage, die Samen der beteiligten Pflanzen in die Feinestkonstruktionen zu transportieren. Darüber hinaus zeigt diese Art eine ausgeprägte Fähigkeit, wichtige Nährstoffe einzutragen, indem sie tote Insekten, Vogelkot und Detritus im Fouragiergebiet sammelt und in den Nestern deponiert.

Die Häufigkeit von ameisenassoziierten Epiphyten wird manchmal als Folge von nährstoffarmen Böden betrachtet (JANZEN 1974, BEATTIE 1985). Dieser Annahme widerspricht der Befund, dass Epiphyten ihre Nährstoffe in der Regel nicht vom Boden erhalten. Die Nährstoffzufuhr erfolgt vielmehr über herunterfallendes Laub, das kompostiert wird, und über am Stamm herabfließendes Wasser (KARSTEN 1933, WENT 1940, STEEGE & CORNELISSEN 1989). Es ist denkbar, dass viele Epiphyten eine anfängliche Anhäufung von organischem Material benötigen, um sich ansiedeln zu können (KEELER 1989). Wenn die Pflanzen größer sind, fungieren sie selbst quasi als Fallen für herunterfallendes Laub. Im übertragenen Sinn erfüllen die individuenreichen Kolonien von *C. (M.)* sp. 1 bei der Etablierung der Aufsitzerpflanzen die Funktion verlängerter Wurzeln. In den *Camponotus*-Ameisengarten-Assoziationen Südostasiens ist allein *Camponotus* für die Initiierung und Ausbildung der Nester verantwortlich.

Ebenso wie *Camponotus femoratus* bildet *Camponotus (M.)* sp. 1 polydome Kolonien und reagiert auf Störungen sehr aggressiv. Allerdings scheint die paläotropische *Camponotus* im Gegensatz zu *C. femoratus* nur eine Königin pro Kolonie zu haben.

Neben den parabiologischen Arten der Gattungen *Camponotus* und *Crematogaster* ist in den neotropischen Ameisengärten häufig noch eine dritte Ameisenart der Myrmicinen-Gattung *Solenopsis* vertreten (WEBER 1943b, KLEINFELDT 1986, DAVIDSON 1988, CEDENO et al. 1999). *Solenopsis parabiologicus* ist nach ORIVEL et al. (1997) ein Parasit, der von der Brut anderer Ameisen lebt. Bemerkenswerterweise findet man bei den Ameisengärten in Malaysia und Sumatra ebenfalls *Solenopsis* und damit in den neotropischen und südostasiatischen Systemen eine identische Zusammensetzung der Ameisengemeinschaften (**Kapitel 3.3.3.1**, S. 49). Über dieses als Lestobiose bekannte Verhältnis von „Diebesameisen“ zu verschiedenen anderen Ameisenarten berichtet FOREL (1869) bei der europäischen *Solenopsis fugax*. Die winzigen Arbeiterinnen dieser Art graben feine Gänge in die Nester größerer Ameisenarten und vergreifen sich an der Brut und an anderer verwertbarer Nahrung. Das Fressen von Brut konnte bei den beiden *Solenopsis*-Arten in den Ameisengärten nicht beobachtet werden. Allerdings gibt es Hinweise dafür, dass

*Solenopsis* sp. 1 an den eingetragenen Samen frisst und auf diese Weise die Ameisengarten-Assoziation parasitiert (**Kapitel 3.3.3.4.5**, S. 62).

Die erstaunlichen Ähnlichkeiten zwischen neotropischen und paläotropischen Ameisengarten-Assoziationen deuten darauf hin, dass es in den unterschiedlichen tropischen Gebieten zu einer konvergenten und parallelen Entwicklung von ähnlich präadaptierten Ameisen und Pflanzen gekommen ist. Zukünftige vergleichende ökologische und taxonomische Studien sollten diese Hypothese klären können.

Die Gemeinsamkeiten zwischen den Ameisengärten der beiden unterschiedlichen Tropenregionen lassen wahrscheinlich auch Rückschlüsse auf das bislang noch nicht im Detail analysierte Nestbauverhalten der neotropischen Ameisen zu.

#### 4.2.2.5.2 Entstehung und Entwicklung eines Ameisengartens

Im Experiment nutzt *Camponotus* (M.) sp. 1 eine Vielzahl verschiedener Materialien (Wurzelstücke und Samen von Epiphyten, feuchte Erde, grobe Holzstückchen, Kutikulareste und frische Blattteile etc.) zum Nestbau. Trockene Erde wird von den Tiere nicht verarbeitet, und auch lange Grashalme werden nicht zum Bauen genutzt. Das zunächst locker aufgeschichtete Material wird in einer Art „Stampfbautechnik“ in charakteristischer Weise von den Arbeiterinnen verdichtet und dabei eine vergleichsweise homogene Oberfläche geschaffen (**Kapitel 3.3.3.4.4**, S. 60). Mit dieser Bautechnik ist es möglich, geschlossene fragile Initialbauten von maximal 7 cm Höhe zu erstellen. Ein weiterer Ausbau kann nur mit Hilfe stabilisierender Wurzeln erreicht werden. Die Ansiedlung von Epiphyten geschieht auf zweierlei Weise: zum einen durch das Eintragen von Samen und zum anderen bei bereits etablierten Kolonien durch die frühzeitige Bereitstellung von Humus in Form von Initialnestbauten. Jungköniginnen suchen möglicherweise Schutz in Höhlungen oder Wurzelsystemen von Epiphyten und gründen dort eine neue Kolonie. Der Fund der einzigen funktionellen Königin von *Camponotus* (M.) sp. 1 im Kammersystem einer *Myrmecodia* sp. („ant-house-plant“) lässt einen solchen Koloniegründungsmodus vermuten. Allerdings handelte es sich in diesem Fall bereits um ein vor längerer Zeit gegründetes Volk, welches schon weitere Teilnester in Wurzelballen von *H. elliptica* besiedelt hatte.

Die besondere Wuchsform von *Hoya elliptica*, die sich entlang von Ästen und Zweigen in die Spitzen der Phorophyten windet, gewährleistet eine schnelle Besiedlung von Initialbauten durch die Pflanze. Bei ausreichender Feuchtigkeit zeigt *H. elliptica* im Vergleich mit anderen Pflanzen der Gattung *Hoya* eine ausgeprägtere Vergrößerung und Verästelung der feinen Wurzelausläufer. Sobald Triebe der Pflanze mit dem feuchten Material in Verbindung treten, bilden sich rasch Wurzeln aus, die die Konstruktion festigen und innerhalb kurzer Zeit die Vergrößerung der Nestbauten erlauben (**Kapitel 3.3.3.4.1**, S. 51).

Die anemochoren Samen von *H. elliptica* werden von *Camponotus* (M.) sp. 1 nur im frischen Zustand eingetragen. Die Samen anderer Pflanzen (*Neonauclea* sp., *Pterocymbium javanicum*, *Helianthus annuus*) werden mit auffälliger Häufigkeit aktiv vom Zweig entfernt und niemals in die Nester transportiert. Die Tiere sind also in der Lage, zwischen Samen verschiedener Herkunft und Qualität unterscheiden zu können, und tragen bei weitem nicht jeden verfügbaren Pflanzensamen in die Nester ein. Ein vergleichbares Bild ergibt sich bei

der assoziierten *Crematogaster* sp. 11. Allerdings transportieren die wesentlich kleineren *Crematogaster* die Samen nicht in die Freinester (Ameisengärten), sondern in ihre eigenen Nesthöhlungen in Stämmen. In der vorliegenden Arbeit wurde keine chemische Analyse der angebotenen Samen durchgeführt. Der Befund, dass zwischen frischen und getrockneten Samen von *H. elliptica* unterschieden wird und die Samen keine sichtbaren Elaiosomen anbieten, legt jedoch nahe, dass flüchtige Stoffe oder wenig konzentrierte Substanzen die Attraktivität der Samen bestimmen und so die Verbreitung über kurze Strecken gewährleisten (Myrmekochorie).

VAN LEEUWEN (1929a) fand in den Samen aller daraufhin untersuchten Ameisenepiphyten ölige Substanzen; er konnte allerdings nicht klären, ob diese tatsächlich die Attraktivität für die Ameisen ausmachen. Auch verschiedene andere Autoren weisen auf das Vorkommen von ölhaltigen Zellen in Epiphytensamen hin (HUXLEY 1980, BENZING 1991, BENZING & CLEMENTS 1991).

SEIDEL et al. (1990) und DAVIDSON et al. (1990) analysierten Samen neotropischer Ameisengartenpflanzen unterschiedlicher taxonomischer Zugehörigkeit. Sie fanden mehrere Aromaten, die bei Eintrageversuchen mit Samenattrappen attraktiv auf die Ameisen wirkten. Da einige der gefundenen attraktiven Stoffe auch in Ameisenlarven nachgewiesen wurden, spekulieren die Autoren, dass die Samen olfaktorisch der Ameisenbrut ähneln könnten und deshalb von den Ameisen eingetragen werden. Die Tatsache, dass die von *Camponotus* (*M.*) sp. 1 eingetragenen Samen in der Regel in den Brutkammern abgelegt und zudem offensichtlich nicht verspeist werden, könnte die Hypothese von SEIDEL et al. (1990) unterstützen (vgl. **Kapitel 3.3.3.4.5**, S. 62).

Da die Brutkammern in den Außenbereichen des Nestes gelegen sind, ergeben sich für die dort deponierten Pflanzensamen gewisse Vorteile. Zum einen gelangen die Keimlinge schnell ans Licht. Würden sie in den tieferen Lagen des Nestes abgelegt, hätten sie keine Chance, die dicken Innenmauern zu überwinden. Zum anderen werden die Nestbauten von *C. (M.)* sp. 1 vergrößert, indem auf den Außenseiten organische Materialien zugefügt werden. Dadurch sind diese Bereiche wahrscheinlich die nährstoffreichsten Bezirke innerhalb des Nestes und für die Versorgung der Jungpflanzen weit besser geeignet als die inneren Regionen, die praktisch nur aus Wurzeln bestehen. Zudem genießen die Samen inmitten der Brut auch besten Schutz und ein entsprechendes Mikroklima.

BELIN-DEPOUX (1991) geht davon aus, dass die Nestwände aus akkumuliertem Material in den neotropischen Ameisengärten vom Speicheldrüsensekret der Ameisen zusammengehalten werden. Diese Annahme trifft für *Camponotus* (*M.*) sp. 1 sicherlich nicht zu und ist nach meinen Erkenntnissen auch für andere Arten der Gattung höchst unwahrscheinlich. Durch das feine Wurzelwachstum und das starke Verzweigen in das bereitgestellte Material verfestigt und schützt besonders *Hoya elliptica* die gesamte Nestkonstruktion. Die Nester sind selbst bei starkem Regen bestens gegen das Eindringen von Wasser und das Aufweichen der Nestwände geschützt. Einen sicheren Halt am Phorophyten gewinnen sie durch die eng und fest um den Neststamm wachsenden *Hoya*-Triebe, die über kurze Wurzelstränge noch fixiert sind.

Dabei ergibt sich mittelfristig die Situation, dass bei ungehemmter Ausbreitung der Wurzeln sukzessive weniger Nistraum im Nest zur Verfügung stehen würde. Dem begegnen die Tiere durch das Abbeißen von Wurzelfäden, das Verdichten des Materials mit den Mandibeln sowie das gezielte Ablegen von Samen und nährstoffreichen Abfällen in den Außenbereichen des Nestes. Der Nestkern ist in älteren Gärten praktisch wurzelfrei. Man findet nur wenige sehr dicke und kaum verzweigende *Hoya*-Wurzeladern, die in einer Matrix aus festem Kartonmaterial und Pilzhyphen verlaufen. Über die Funktion und Herkunft der Pilze ist nichts bekannt. Zur Stabilisierung des Nestes leisten sie scheinbar keinen Beitrag. Entlang der feinen Wurzeln der Ameisengartenpflanze *Anthurium gracile* (Araceae) konnte von CEDENO et al. (1999) ein dichter schwarzer Überzug Stickstoff fixierender Cyanobakterien nachgewiesen werden. Die Autoren vermuten, dass diese Symbiose für die Dominanz dieser Pionierpflanze im Surumoni-Gebiet Venezuelas mitverantwortlich ist.

BELIN-DEPOUX (1991) fand Mykorrhiza entlang der Wurzeln von *Philodendron melinonii* in Ameisengärten, die von *Camponotus femoratus* besiedelt waren. Diese symbiontischen Pilze spielen bei der Aufnahme von Nährsalzen und organischen Kohlenstoffverbindungen insbesondere bei vielen Pflanzen der Tropen eine wichtige Rolle. Bei der Ektomykorrhiza umgeben die Hyphen des Pilzes die lebenden Zellen der Wurzelspitzen, ohne in das Gewebe einzudringen. Sie bilden dabei meist einen Hyphenmantel rings um die Wurzel. Hormone, die vom Pilz ausgeschieden werden, veranlassen die Wurzel, sich zu verzweigen. Das ausgedehnte Myzel durchzieht in der Regel das umgebende Erdreich und gewährleistet den Transport von Nährelementen zur Pflanze.

Die weite Verbreitung von Mykorrhiza und die Vorteile, die Gefäßpflanzen durch diese Symbiosen genießen, machen ihr Vorkommen auch im Wurzelsystem vieler Epiphyten wahrscheinlich. Pilze kommen in allen älteren Nestern von *Camponotus (M.)* sp. 1 vor. Ihr Wachstum beschränkt sich ausschließlich auf den wenig durchwurzelt Nestkern. Das Fehlen fein verzweigter Haarwurzeln und langfädiger Myzelien in diesem Bereich spricht gegen die Annahme einer ernährungsphysiologischen Funktion der Pilze. Die Struktur und die Begrenzung auf die inneren Bereiche des Nestes machen eine inhibitorische Funktion wahrscheinlicher. Unter Umständen unterdrücken die Pilze gar im Nestkern das Wachstum fein verzweigender Wurzeln. Die tatsächliche funktionelle Bedeutung und die Art der Nährstoffversorgung der Pilze können erst mit weiterführenden Untersuchungen geklärt werden.

#### 4.2.2.5.3 Funktion der Pflanzen

*Hoya elliptica* wurde ausschließlich in Verbindung mit *Camponotus* entdeckt. Selbst in Sumatra, wo diese Aufsitzerpflanze früher noch nicht nachgewiesen werden konnte, war das Wurzelsystem von *Camponotus (M.)* sp. 1 besiedelt. Auch RINTZ (pers. Mitt. und RINTZ 1978) fand *H. elliptica* in jedem Fall (ca. 10x) mit Ameisen im Wurzelballen; die Identität der Tiere konnte dabei allerdings nicht geklärt werden. Diese Befunde deuten auf eine gewisse Spezifität hin. Wie oben geschildert, zeigt die Pflanze eine Reihe von Anpassungen an die Besiedlung von Ameisengärten. Sie bildet rasch weit verzweigende Wurzeln aus und produziert Samen, die auf die Ameisen attraktiv wirken. Ich vermute, dass die hochwertige

Zusammensetzung des Nestbaumaterials bei *Camponotus* (M.) sp. 1 die Ansiedelung von *H. elliptica* fördert. Wahrscheinlich sind außer der Bereitstellung von Nährstoffen besonders die wasserspeichernden Eigenschaften der Initialbauten die Voraussetzung für ein schnelles Wachstum von *H. elliptica*. Das konnten auch die Versuche mit den Samen anderer Pflanzen belegen. Während die *Hoya*-Samen innerhalb weniger Tage keimten und Wurzeln bildeten, entwickelten sich aus den eingetragenen Samen der anderen Pflanzen keine Keimlinge (**Kapitel 3.3.3.4.5**, S. 62).

Nach den Ergebnissen von YU (1994) wird die Neststabilität in Ameisengärten nicht durch das Wurzelwachstum bestimmt, sondern allgemein durch die Transpirationsleistungen der Aufsitzerpflanzen. In seinen Experimenten entfernte er sämtliche Blätter der Nestepiphyten und stellte fest, dass die blattlosen Ameisengärten nach starken Regenfällen signifikant mehr Materialteile verloren und auseinander brachen als die nicht manipulierten Kontrollen. Demnach würden durch das Fehlen der Transpirationsorgane die Nestbauten zu nass und deshalb auseinander fallen. Die Pflanzen wirkten also wie Saugpumpen, die die Feuchtigkeit aus dem Nest entfernen. Nach meinen Ergebnissen wird die Befestigung hauptsächlich rein mechanisch über die das Material durchdringenden Wurzeln erreicht. Das Entfernen der photosynthetisch aktiven Strukturen bedingt meiner Meinung nach über kurz oder lang das Absterben der Pflanzen und damit auch der Wurzeln. Tote Wurzelstränge sind natürlich nicht mehr in der Lage, zu verzweigen und feine Fäden zu bilden. Folglich verlieren sie ihre Fähigkeit, Materialien zusammenzuhalten oder die Nester am Stamm zu fixieren. Unter Umständen wird über den von YU (1994) vermuteten Mechanismus tatsächlich eine gewisse Resistenz der Nestbauten gegen starke Niederschläge gewährleistet, die allgemein beobachtbare Stabilität der Nestbauten von *Camponotus* (M.) sp. 1 wird aber ganz gewiss über die festigenden Wurzeln besonders von *Hoya elliptica* erreicht (siehe **Abbildung 10**, S. 61).

Erstaunlich ist, dass die oft in Assoziation mit *Crematogaster* oder *Pholidris* gefundenen *Aeschynanthus* spp. und *Dischidia nummularia* (**Kapitel 3.2 & 3.3.8**) nie in den *Camponotus*-Gärten anzutreffen sind, obwohl beide Pflanzen z. B. im Gebiet des GFSC vorkommen. Man findet besonders *D. nummularia* in offenen Heidewäldern als Sekundärbesiedler von „ant-house“-Assoziationen sowie in vergleichsweise offenen Bambushainen in Ameisengärten (JANZEN 1974, KAUFMANN et al. 2001). Die *Camponotus*-Ameisengärten sind dagegen praktisch niemals in offenen ungeschützten Baumkronenbereichen zu finden. Sie sind zwar hoch im Kronenbereich angesiedelt, werden aber immer geschützt vom darüber liegenden Blattwerk. Damit unterscheiden sie sich von den neotropischen *Camponotus*-Ameisengärten, die meist in offenen Habitaten zu finden sind (DAVIDSON 1988). Die schattige Position ist vielleicht auch ein Grund dafür, dass sich *Dischidia nummularia* und *Aeschynanthus* spp. nicht auf den *Camponotus*-Ameisengärten ansiedeln. Beide Pflanzen müssen als heliophil eingestuft werden. Möglicherweise ist *Hoya elliptica* schattentoleranter als andere Ameisengartenpflanzen.

Die Gangsysteme und Kammern im Wurzelsystem von *Dischidia* und *Aeschynanthus* erscheinen im Vergleich mit *H. elliptica* ungeordnet und wenig strukturiert. Ein dreigeteilter Aufbau wie bei den untersuchten Ameisengärten (Nestbereich I–III, **Abbildung 14**, S. 67)

lässt sich bei diesen Epiphyten nicht nachvollziehen. Da die akkurate Nestarchitektur auch bei den überwiegend von *Lepisorus longifolius* (Polypodiaceae) bewachsenen Bauten beobachtet werden konnte, ist diese Gestaltung sehr wahrscheinlich allein auf die speziellen Nestbauaktivitäten von *Camponotus* (M.) sp. 1 zurückzuführen. Bei der untersuchten *Camponotus*-Kolonie Nr. IV wuchs *H. elliptica* nur in 3 von 10 Nestern. Alle anderen Ameisengärten dieser Kolonie waren ausschließlich von *L. longifolius* bewachsen (**Tabelle 7**, S. 50). Der Farn bildet ein reich verzweigtes Rhizom, das stark in die äußeren Nestbereiche hineinwächst, den Innenraum aber nicht erreicht. Die Verteilung der Farnpflanzen auf sieben weit im Gebiet verstreute Nestbauten deutet auf eine Verbreitung durch *Camponotus* (M.) sp. 1 hin. Sporenverbreitung durch Ameisen ist bisher noch nicht nachgewiesen, wird aber von TRYON (1985) und VAN LEEUWEN (1929c) für myrmekophytische Farne der Gattung *Lecanopteris* angenommen.

#### 4.2.2.5.4 Funktion der Ameisen

*Camponotus* (*Myrmotarsus*) sp. 1 erweist sich als idealer Partner in dem entdeckten Ameisengarten-System. Die Tiere verteilen ihre Kolonien auf eine Vielzahl von Nestbauten. In Verbindung mit einem ausgeprägten Samentrageverhalten sorgen sie auf diese Weise für eine weiträumige Verbreitung bestimmter Aufsitzerpflanzen. Bei der vergleichenden Betrachtung mit anderen freinestbauenden Ameisenarten ist auffällig, dass ein gerichteter Transport von Pflanzensamen sehr selten vorkommt. So zeigt beispielsweise *Crematogaster* cf. *artifex* ein gegenteiliges Verhalten. Bei dieser Spezies werden die Samen verschiedener Pflanzen aktiv vom Nest entfernt und es kommt folglich niemals zum Anwachsen von Epiphyten, obwohl das Nestmaterial ein grundsätzlich durchaus geeignetes Substrat darstellt (**Tabelle 23**, S. 152). Ein weiterer Grund für das Fehlen von Pflanzenbewuchs auf den Nestern des *Crematogaster*-Nesttyps I ist deren offene sonnenexponierte Position; sie verhindert, dass sich die zum Wachstum bestimmter Epiphyten notwendige Feuchtigkeit in den Nestern hält (z. B. *Hoya elliptica*, **Kapitel 3.3.8.2.3**, S. 150 ff.). Stabilität erreichen die Nester von *Crematogaster* cf. *artifex* durch die Verwendung von Klebstoffen und eine dem speziellen Nisthabitat angepasste Nestarchitektur.

Eine weitere positive Eigenschaft von *Camponotus* (M.) sp. 1 für das Zusammenleben mit Epiphyten ist ohne Zweifel in dem Eintragen nährstoffreicher Abfälle zu sehen. Die Tiere transportieren selbst die Leichen von Nestgenossinnen in ihre Nester ein. Dieses Verhalten konnte auch für die stammnistende *Camponotus* (*Myrmotarsus*) *misturus* nachgewiesen werden. Nach eigenen Beobachtungen separiert diese Art die Hohlräume in Baumstämmen mit einem groben Kartonmaterial, in das auch Insektenfragmente eingearbeitet werden. Solche Kartonstrukturen dienen als Ablagemöglichkeiten für die Brut. Sie sind allerdings trotz des Vorhandenseins potentieller Nährstoffe nicht von Pilzen oder Gefäßpflanzen bewachsen (n = 2). Leider konnte nicht getestet werden, ob *Camponotus misturus* auch Pflanzensamen gezielt in die Stammnester einträgt.

Die meisten Ameisenarten entsorgen tote Sozietätsmitglieder, indem sie die Leichen aus dem Nest tragen (Nekrophoresie) und außerhalb deponieren. Von anderen Arten z. B. aus den Gattungen *Formica*, *Oecophylla*, *Pheidole* und *Solenopsis* wird dagegen berichtet, dass

sie gelegentlich tote Nestgenossinnen als Nahrung nutzen (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Bei der europäischen *Formica polyctena* beobachtet man im zeitigen Frühjahr sogar regelrechte Kriege zwischen benachbarten Kolonien. Die dabei getöteten Arbeiterinnen werden in die Nester getragen und unabhängig von ihrer Koloniezugehörigkeit verspeist (MABELIS 1979). DRIESSEN et al. (1984) konnten zeigen, dass ein solcher Kannibalismus den Kolonien in Hungerzeiten das Überleben sichern kann. Auch *Camponotus (Myrmotarsus)* sp. 1 verhält sich höchst aggressiv und kriegerisch gegen Konkurrenten. Die bei Kämpfen getöteten Ameisen werden an strategisch günstigen Plätzen gesammelt und später in die Nester eingetragen. In die Kutikulareste erbeuteter Insekten und im besonderen Maße in die großen Köpfe der eigenen Supermajors wachsen später feine Wurzeln von *Hoya elliptica*, ein Zeichen dafür, dass die Pflanze dieses Nährstoffangebot verwerten kann. Möglicherweise ist diese Form des Kannibalismus in der Untergattung *Myrmotarsus*, gepaart mit der Bereitschaft, Abfälle und Samen im Nest zu deponieren, eine wichtige Prädisposition für das Zusammenleben mit Aufsitzerpflanzen.

In den neotropischen Ameisengärten nimmt das Phänomen der Parabiose einen großen Stellenwert ein (WHEELER 1921, WEBER 1943a). Nach der Definition von FOREL (1898) handelt es sich dabei um eine Lebensgemeinschaft von Kolonien verschiedener Ameisenarten, die im gleichen Nest, aber in unterschiedlichen Bereichen nisten. Die beiden Gattungen *Camponotus* und *Crematogaster* treten in Südostasien besonders häufig als Partner in Parabiosegemeinschaften auf, sie sind aber keineswegs auf das Zusammenleben in Ameisengärten beschränkt (**Tabelle 21**, S. 131, SEIDEL 1994). Bei allen daraufhin untersuchten Parabiosesystemen nisten die zu einer distinkten morphologischen Gruppe gehörenden *Crematogaster* in natürlichen Höhlungen in der Vegetation (**Kapitel 3.3.8**, S. 118 ff.). Auf die Ausbildung der Ameisengarten-Assoziationen in Südostasien hat die Parabiose nach meinen Untersuchungen keinen Einfluss, da die beteiligten *Crematogaster*-Arten offensichtlich keinen Beitrag in Form von Samenverbreitung oder Nährstoffakkumulation leisten.

Die Vergesellschaftung von Epiphyten und Ameisen könnte bei einigen Gruppen die Basis für die Evolution von Freinestbau sein. Der Wechsel von einem bodennahen Nistplatz in das Wurzelsystem von Humus akkumulierenden Aufsitzerpflanzen ist gut vorstellbar, weil die physikalischen Eigenschaften im Zentrum des Wurzelgeflechts mit den in der Erde vorkommenden Verhältnissen grundsätzlich vergleichbar sind. Ein solches Habitat könnten bodenlebende Formicinen zunächst ohne spezielle Verarbeitungstechniken und allein mit einer grabenden Bautätigkeit besiedeln und modifizieren. Derartige unspezifische Beziehungen, bei denen es zu keinem erkennbaren Nährstofftransport aus der Umgebung zum Nistplatz kommt, sind in tropischen Regenwäldern häufig zu finden. Nach eigenen Beobachtungen sind oft Arten der Gattungen *Pheidole*, *Crematogaster*, *Tetramorium*, *Tapinoma* und *Pholidris* beteiligt (vgl. auch BENZING 1970, LONGINO 1990, DEJEAN 1995, BLÜTHGEN 2000).

Als Beispiel für einen anderen Weg könnte die Ponerine *Diacamma* sp. 1 (**Kapitel 3.2**, S. 27) und auch die parabiologische *Crematogaster* sp. 11 (**Kapitel 3.3.3.4.3**, S. 56) dienen. Diese Arten besiedeln Hohlräume in Bäumen, deren Eingang sie mit Hilfe verschiedener Materialien vom Boden und aus der Vegetation verkleinern. Dabei transportieren die Tiere nicht selten auch Pflanzensamen, die sie in das restliche Baumaterial einarbeiten.

Ausgehend von den beiden oben angesprochenen Nistraumnutzungen sind viele Formen des aktuell beobachtbaren Freinestbaus denkbar. Sie könnten der erste Schritt hin zu einer spezielleren Ameisen-Epiphyten-Beziehung sein, insbesondere wenn das Samentrageverhalten bereits ausgeprägt ist. Es ist aber auch möglich, dass über einen solchen Umweg spezielle Verarbeitungstechniken von pflanzlichen Materialien erprobt werden und sich vergleichbare Frühformen nach und nach unabhängig von Epiphytenwurzeln machten. Beide Wege bedingen natürlich auch physiologische und ökologische Anpassungen an das veränderte Habitat in der Baumkronenregion.

### 4.2.3 Nestarchitektur

Die fundamentale Einheit der Nester von Wespen und Bienen ist die hexagonale Zelle aus Papier oder Wachs, eine Kammer, in der die gesamte Entwicklung vom Ei bis zum adulten Tier vonstatten geht. Dem Betrachter eines solchen Nestes bietet sich – viel deutlicher als in einem Ameisennest – das Bild einer planmäßigen Architektur. Ameisen bringen ihre Larven im Nest nicht isoliert in Zellen (Waben) unter. Das bestimmende Element in der Nestarchitektur von fast allen Ameisennestern ist die Bogenkammer oder der Bogengang (**Tabelle 25**, S. 180). Für eine horizontale und vertikale Nestvergrößerung durch die Aneinanderreihung mehrerer dieser Grundeinheiten bedarf es eines druckbelastbaren Materials.

Seidennestbauten auf der Unterseite von Blättern, wie sie Vertreter der Gattungen *Polyrhachis*, *Camponotus* (*Karavaievia*) und *Dolichoderus* (Nesttyp III) konstruieren, bestehen in der Regel aus nur einer einzigen Bogenkammer (Einkammernest). Der Grund hierfür ist wahrscheinlich die geringe Druck- und Biegebelastbarkeit des Materials (vgl. **Kapitel 4.2.2.3**, S. 204 ff.).

Mehr- und Vielkammernester, die aus einer unterschiedlichen Anzahl der elementaren Bogenkammern bestehen, sind nur in Verbindung mit fädigen oder kompakten Materialkomponenten realisierbar (**Tabelle 25**). Bei diesen vielfach strukturierten Nestbauten wird das bogenförmige Dach einzelner Kammern durch stützende Säulen getragen. Infolge einer fortlaufenden Aneinanderreihung offener, säulengestützter Bogenkammern entstehen bei einigen Ameisennestern lange Arkadengänge. Die Materialabhängigkeit von Mehr- und Vielkammernestern wird bei der Betrachtung von Nestbauten in den Gattungen *Technomyrmex* (Nesttyp I & II), *Monomorium* (Nesttyp I & II) und *Dolichoderus* (Nesttyp I & III) deutlich. Die bei diesen Arten angewandte Nesttypisierung zeigt klare Unterschiede hinsichtlich der Nestgröße und Nestarchitektur (**Tabelle 25**). Die kleinen Nester aus Rindenteilen, Trichomen und anderen pflanzlichen Materialien sind ausnahmslos aus einem bis höchstens zwei übereinander liegenden Stockwerken konstruiert (*Technomyrmex* sp. 7, *Monomorium* sp. 1 und *Dolichoderus* sp. 1). Erst mit der großflächigen Ansiedelung von

stabilisierenden Pilzhyphen können die stützenden Säulen und Decken der unteren Etagen dermaßen verstärkt werden, dass sie weitere Stockwerke tragen können (z. B. **Abbildung 18**, S. 75). Die Nestbauten der genannten Gattungen können dann aus bis zu fünf Etagen aufgebaut sein (vgl. **Kapitel 4.2.2.1**, S. 198). Intensiviert wird die Stabilität dieser auf der Unterseite von Blättern angelegten Mehretagennester durch versetzt angeordnete Stützpfeiler. Auf diese Weise wirken die von den Pfeilern ausgehenden Horizontalkräfte jeweils auf die Scheitelpunkte der darunter liegenden Bogendächer. Diese Anordnung unterstützt eine bessere Druckkraftverteilung und macht die Gesamtkonstruktion formstabiler (GORDON 1976, HANSELL 1984a).

Mit zunehmender Größe und Unterteilung der Nester muss offensichtlich ein immer größerer Anteil des Materials in Halte- und Stützstrukturen investiert werden. Die versetzte Anordnung von Pfeilern kann auch bei den Nestern mit stammgebundenem Substrat beobachtet werden. Ein Beispiel dafür ist das „Wellpappenprinzip“ bei *Crematogaster cf. artifex* (**Abbildung 53**, S. 150). Wellpappe ist eine stabile Leichtbaukonstruktion. Ihre Stabilität ergibt sich aus der Formsteifigkeit durch die gebildeten Papierzellen, durch die Kraftverteilung auf die unteren Schichten und durch die Anzahl der übereinander liegenden Papierplatten (WURZ 1947, GÖTSCHING & KATZ 1999). Die Vielzahl konzentrisch übereinander liegender „Papierlagen“ verleiht den Nestkonstruktionen von *C. cf. artifex* eine besonders hohe Stabilität gegen mechanische Einwirkungen, die durch einen mittig gelegenen Achsenstab noch erhöht wird. Die konzentrische Anordnung von Nestzellen um einen in der Mitte befindlichen Zweig ist auch aus einigen Wespengattungen bekannt (z. B. *Brachygastra* und *Agelaia*, NAUMANN 1968, JEANNE 1973). Nach JEANNE (1977) erlaubt die Inkorporation von Haltestrukturen wie Ästen und Zweigen, bei geringstem Materialverbrauch die größtmöglichen Nester zu konstruieren.

Die Festigkeit der tragenden Wände wird bei den *Crematogaster*-Bauten (Nesttyp I) in entscheidender Weise durch das Versetzen langfaseriger Pflanzenteile mit einer Klebesubstanz gewährleistet. Dagegen erreichen die Unterblattnester von *Myrmicaria arachnoides* bei Verwendung ähnlicher Materialien, aber ohne verbindenden Leim, nur Nesthöhen von maximal drei Etagen.

Die Mehr- und Vielkammernester sind durch die Menge der Bogenkammern und Gänge grundsätzlich stark separiert. Zum Aufbau dieser inneren Schichtung und Unterteilung bedarf es größerer Materialmengen, als wenn der umbaute Raum nur eine oder wenige Nestkammern umschließen würde. Bei allen sozialen Insekten beobachtet man das Phänomen, dass sich die Kolonienmitglieder im Raum aggregieren. Entnimmt man z. B. Ameisen aus ihrem Nest und setzt sie in Plastikschaalen, so werden sie sich schnell in einer Ecke versammeln. Oft wird dieses Verhalten durch Königinnenpheromone ausgelöst (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Die Errichtung großer Nestkammern sollte diesem Bestreben entgegenkommen, zudem erleichtern große Räume die Kommunikation.

In Vielkammernestern bedingt die kleinräumige Unterteilung sicherlich verschiedene Mikroklimazonen innerhalb der Nestkammern. COX & BLANCHARD (2000) konnten zeigen, dass der vom Metabolismus der Bewohner induzierte CO<sub>2</sub>-Gehalt in Ameisennestern unter

anderem von der Größe des Nesteingangs und von der Permeabilität der Nestwände abhängt. In den Regionen, die am weitesten von der Nestaußenwand entfernt sind, ist die CO<sub>2</sub>-Konzentration am höchsten. In Abhängigkeit von den Außenverhältnissen ist ein ähnlicher gradueller Verlauf, unter Umständen mit umgekehrten Vorzeichen, auch für die Werte der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit zu erwarten (FROUZ 2000). CO<sub>2</sub> hat vielfache physiologische und ethologische Effekte auf soziale Insekten. Es erhöht zum Beispiel die Ventilationsrate bei Termiten und Bienen (NICOLAS & SILLANDS 1989), veranlasst ein Grabverhalten bei *Solenopsis geminata* (HANGARTNER 1969) und steuert die Produktion von Juvenilhormonen bei Honigbienen (BÜHLER et al. 1983). Kohlendioxid ist wahrscheinlich ein einfaches Kommunikationspheromon bei Ameisen. Zu hohe Konzentrationen allerdings narkotisieren oder töten gar Ameisen (HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Um günstige mikroklimatische Verhältnisse für die Brut zu erreichen, müssen Ameisen in strukturierten Vielkammernestern sicherlich mehr Energie investieren. Da die Nestwände die Zirkulation von Pheromonen einschränken und außerdem eine direkte mechanische Kommunikation erschweren, wird wohl auch mehr Aufwand für den Informationsaustausch erforderlich sein.

In den vergleichsweise geräumigen Einkammernestern, wie sie *Polyrhachis*, *Camponotus* (*Karavaievia*) und *Dolichoderus* sp. 1 bauen, sollte die gewünschte CO<sub>2</sub>-Konzentration dagegen mit einem geringeren Aufwand erreicht werden. Über die großflächig un bebauten Blätter kann die Pflanze zudem das Kohlendioxid besser metabolisieren und so die Gas-Konzentration beeinflussen. Weil in diesen Nestern separierende Wände fehlen, benötigen Arten mit solchen Seidenbauten zudem weniger Baumaterial. Es ist schwerlich zu beurteilen, ob diese Ersparnis die Investition in die Seidenproduktion aufhebt. Die Betrachtung legt jedoch nahe, dass die seidensammelnde *Dolichoderus* sp. 1 mit dem geringsten Aufwand die optimalen Nestkammern schafft.

Die hoch kooperativen *Oecophylla*-Arten errichten durch die Einarbeitung separierender Blätter die voluminösesten Nestkammern überhaupt; bei scheinbar geringem Materialverbrauch (**Kapitel 3.3**, S. 30). Die innere Architektur von *Oecophylla*-Nestern weicht praktisch als einzige von der weit verbreiteten „Bogenkammer-Struktur“ ab.

Wegen der fehlenden Kooperation beim Nestbau bei den restlichen Freinestbauern sind deren Nestkammern in der Höhendimension in etwa auf die Größe einer einzelnen Arbeiterin beschränkt. Wie am Beispiel von *Myrmecaria arachnoides* demonstriert, gleichen die freinestbauenden Ameisen die Höhe der Kammern ihrer Körpergröße an. Die Tiere vermessen die Dimensionen, indem sie beim Bearbeiten der Baukante ein Hinterbein abgespreizt auf dem Blattuntergrund stehen lassen („Zirkelprinzip“, **Kapitel 3.3.7.1.3**, S. 122). Die Korrelation von Kammerhöhe und Körpergröße wird nur von *Oecophylla* aufgehoben.

Bei der Befestigung eines Nestes am Substrat muss ein Kompromiss zwischen dauerhaftem Halt auf der Oberfläche und der benötigten Materialmenge gefunden werden. Idealerweise sollte das Nest großflächig der Unterlage anliegen, um eine größtmögliche Verbindungsfläche herzustellen. Darüber hinaus sollte der gewählte Untergrund ohne weitere Modifikationen sofort bebaubar sein. Diese hypothetische Anheftung kann nur bei

den Seidenschlauchnestern von *Polyrhachis* spp. (**Abbildung 4 a.**, S. 38) und bei älteren Kartonnestern von *Myrmicaria arachnoides* (**Abbildung 38**, S. 114) gefunden werden. Dem gegenüber steht ein sparsamer Umgang mit den zur Verfügung stehenden Baumaterialien und – insbesondere bei den Ameisen – die Notwendigkeit, genügend Freiflächen für die assoziierten Trophobionten zu erhalten. Bei sozialen Wespen besitzen die untersten Zellen einen Boden aus Papiermaterial, erhärtetem Drüsensekret oder Kokonseide, mit dem sie direkt dem Substrat anhaften oder an einem speziell verstärkten Nestpetiolus befestigt sind (WENZEL 1998). Diese Bautechnik gewährleistet großflächige Verbindungspunkte zwischen Nest und Substrat und verhindert zudem, dass die Wespenbrut direkt mit der Substratoberfläche in Kontakt kommt, von wo Mikroorganismen übergreifen könnten.

Das hauptsächlich genutzte Substrat der arborealen Freinestbauer ist die Blattunterseite, die durch die Anordnung von Blattadern unterschiedlich strukturiert ist. Alle untersuchten Blattnester nutzen die Mittel- und Seitenrippen als Ansatzstellen für die Nestfundamente. Bis auf die oben genannten Ausnahmen lassen die Ameisen die Blattflächen dabei ungebaut. Dementsprechend steht in der Regel eine genügend große Freifläche für die Ansiedelung von phloemsaugenden Insekten zur Verfügung. Die Beispiele von *Polyrhachis* spp. und *M. arachnoides*, die Trophobiosestellen nur außerhalb des Nestes besuchen, legen den Schluss nahe, dass diese architektonische Besonderheit als Kompromiss zwischen den Anforderungen an eine stabile Befestigung und den Ansprüchen der Trophobionten auf Freiflächen im Nest gewertet werden kann.

Interessanterweise sind bei den Nestbauten, die ursprünglich aus pflanzlichen Materialien angelegt werden, die Fundamente entweder auf dem Scheitelpunkt oder auf der Innenseite der Blattadern angesetzt (z. B. *Technomyrmex*, **Abbildung 21 a**, S. 79). Das findet man auch bei den Koloniegründungen von *Polyrhachis* spp. (**Abbildung 3**, S. 37), die die Nester erst nach dem Schlüpfen der ersten Larven mit Seide auskleiden. Dagegen sind die Ansatzstellen aller älteren Seidennester jeweils auf der gegenüberliegenden Seite der Blattadern befestigt (z. B. *C. (Karavaievia)*, **Abbildung 6**, S. 43, & *Dolichoderus*, **Abbildung 28**, S. 95). Auf diese Weise tritt die fadendünne klebrige Seidenaufgabe mit einer größeren Fläche in Kontakt, was höchstwahrscheinlich einen festeren Halt für das fertige Nest mit sich bringt. Einen großflächigeren Nestsockel erreichen die zunächst mit Pflanzenmaterial und Detritus konstruierten Nestbauten durch die ein- oder beidseitige Verbreiterung der Nestansatzstellen (**Abbildung 19**, S. 76, & **Abbildung 37 c.**, S. 111)

#### 4.2.4 Bearbeitungsmechanismen

In der Regel werden die Manipulationen an den verschiedenen Materialien mit Hilfe der Mandibeln und der Beine ausgeführt. Einige wenige Fälle sind bekannt, bei denen externer Werkzeuggebrauch nachgewiesen werden konnte. So nutzt die Grabwespe *Ammophila azteca* kleine Steinchen, die sie in den Mundwerkzeugen hält, zum Verdichten und Glattstreichen des Nesteingangs (EVANS & WEST-EBERHARD 1970). Für modellierbares Material ist der Gehalt an Wasser sehr wichtig. Trockenes Material lässt sich nur schwerlich verarbeiten und in eine entsprechende Form bringen.

Je nachdem, welches Material genutzt wird, kann man sich zwei grundlegende Bearbeitungstechniken vorstellen. Zum einen das Modellieren einer weichen breiigen Masse, die durch Kneten und Quetschen mit den Mandibeln in die gewünschte Form gebracht wird. Zum anderen das Übereinander- und Nebeneinanderschichten von faserigen Komponenten, die durch Verdrillen oder Vernetzen angeordnet werden.

Bei Bienen, Wespen und bei den Termiten wird überwiegend eine modellierende Bearbeitungstechnik angewandt. Die körpereigenen, flüssig-adhäsiven Substanzen (Wachs, Sekret und Kot) werden dazu oft noch mit Wasser verdünnt (WITT 1998, GRUBE & RUDOLPH 1999). Auch viele Ameisenarten verarbeiten wassergetränktes Material, nur wenige versetzen es allerdings mit klebenden Sekreten. Wie gezeigt werden konnte, haben Ameisen darüber hinaus noch andere Fertigungsfähigkeiten erworben. So zum Beispiel das gezielte Verzahnen von Blatthaaren und das Verbinden von Baustoffen ohne die Zugabe von Leim. Weiter bearbeiten sie Materialien, indem sie das Wachstum von Pilzhyphen und Wurzelfasern aktiv lenken. Die Seidenweber zeigen mit dem Verspinnen noch eine zusätzliche Möglichkeit der Materialbearbeitung bei Ameisen.

Die durch das Material und dessen Fixierung am Substrat vorgegebene Verschiedenartigkeit der Bearbeitungstechniken hat bei den Ameisen zu sehr komplexen Verhaltensweisen geführt. Im Vergleich mit anderen sozialen Insekten findet man innerhalb der Ameisen eine mehr generalisierte Bautechnik, die möglicherweise variabler und effizienter ist als die Spezialisierung auf nur eine Materialkomponente.

### **4.3 Evolutionsbiologische Überlegungen und Ausblick**

Der Erfolg einer Ameisenkolonie hängt unmittelbar von der Wahl des Nistplatzes ab. Da die meisten Ameisenarten einen einmal ausgesuchten Nistplatz dauerhaft besetzen, bestimmt er nicht nur die Umgebung, in der sich die Brut entwickelt, sondern auch das Gebiet, in dem nach Nahrung gesucht wird. Grundsätzlich bietet das Nest den Ameisen Schutz für Eier, Brut und Adulte, es erleichtert die Schaffung eines günstigen Mikroklimas, und es verschafft den Tieren Raum für die Entwicklung vielfältiger sozialer Interaktionen.

An der Basis der Ameisenevolution standen karnivore Formen, die generalistisch in der Erde oder bodennah in verrottender Vegetation nisteten (SUDD 1967, MALYSHEV 1968, SUDD 1969, WILSON 1971, SUDD 1977, 1982, 1987b, BARONI URBANI 1989, HÖLLDOBLER & WILSON 1990, GOTWALD 1995). Wegen der schnellen Zersetzung in den Tropen sind natürliche Hohlräumstrukturen nicht im Überfluss vorhanden und nicht dauerhaft besiedelbar. Die Koloniegröße ist zudem beschränkt auf das zufällig verfügbare Raumangebot. Aufgrund ähnlicher Ansprüche herrschte wahrscheinlich eine starke intra- und interspezifische Konkurrenz um die zur Verfügung stehenden Nahrungs- und Nistressourcen. Aus Gründen der Konkurrenzvermeidung war es sicher vorteilhaft, Mechanismen zu entwickeln, die eine aktivere Gestaltung des Nistraumes gewährleisten. Mit der Fähigkeit, Materialteile gezielt aufzunehmen und an anderer Stelle abzulegen („Gräber“), war ein erster Schritt getan; nun konnte der vorhandene Raum ausgedehnt und die Nesteingänge zum besseren Schutz verkleinert werden.

Der Selektionsvorteil, den die hier vorgestellten Ameisenarten durch die Errichtung von Freinestern haben, liegt unmittelbar auf der Hand. Sie verschaffen sich damit eine verbesserte Kontrolle über die Nestdimensionen und können individuenreiche und konkurrenzüberlegene Kolonien hervorbringen. Zudem können negative Witterungseinflüsse minimiert und die vorhandenen Nahrungsressourcen besser ausgebeutet und verteidigt werden.

Die Fähigkeit, freie, von Höhlungen völlig unabhängige Nester zu bauen, findet man nur bei den Formicinae, Dolichoderinae und bei den Myrmicinae. Diese drei Unterfamilien gelten als die am weitesten entwickelten Ameisen und dominieren in der Kronenregion tropischer Regenwälder. Auffallend an dieser höher entwickelten Gruppe von Ameisen ist die Tendenz, pflanzliche Produkte als Hauptnahrungsressource zu nutzen (vgl. **Kapitel 4.1.1**).

Die vorliegenden Resultate zur Biologie einiger Arten aus den drei genannten Unterfamilien legen den Schluss nahe, dass diesen Tieren die erfolgreiche Besiedlung der Kronenregion nur durch veränderte und dem neuen Habitat angepasste Nestkonstruktionen möglich war. Freinestbau fügt sich aus einem ganzen Komplex biologischer und ethoökologischer Eigenheiten der verschiedenen Ameisenarten zusammen. Es ist plausibel, dass eine solch komplexe Lebensweise nicht in einem Schritt entstanden sein kann. Damit einhergehend musste sich natürlich auch eine Reihe physiologischer und ökologischer Anpassungen entwickeln. Um sich beispielsweise in der dreidimensional gestalteten Baumkronenregion zurechtzufinden, waren verbesserte Orientierungs- und Kommunikationssysteme erforderlich. Zur optimalen Ausbeutung und Weitergabe der meist aus flüssiger Pflanzennahrung bestehenden Nährstoffe ist darüber hinaus ein effektiver Verwertungsmechanismus gefordert, den die fortschrittlichen Ameisen z. B. durch die Bildung eines äußerst dehnbaren Kropfes mit einem Ventil zum Mitteldarm zur Aufnahme und Speicherung der flüssigen Nahrung erfahren haben. Diese Weiterentwicklung ist letztlich die Grundlage zum Nahrungsaustausch zwischen den Kolonienmitgliedern (EISNER & WILSON 1952, EISNER & BROWN 1958, ECKLOFF 1978). Morphologische Besonderheiten, die als Anpassung an das Leben in Freinestern gedeutet werden könnten, konnten in der vorliegenden Untersuchung nicht festgestellt werden.

Bei der Diskussion der einzelnen Aspekte des Freinestbaus bei Ameisen wurde bereits wiederholt auf Fragen der Evolution und mögliche Entwicklungsszenarien eingegangen, so z. B. im Zusammenhang mit der Verwendung bestimmter Baumaterialien (Trichome, Seide, Pilze, Epiphytenwurzeln), der unterschiedlichen Nestarchitektur und der Substratnutzung sowie der Ernährungsbiologie. Aus diesen Überlegungen geht hervor, dass Konkurrenzvermeidung und die Erweiterung des Nistraum- und Nahrungsspektrums die drei bestimmenden Faktoren in der Evolution des Nestbauverhaltens von Ameisen waren. Verhaltensänderungen können oft – vielleicht ausnahmslos – als Schrittmacher der Evolution dienen. Die Wahl eines neuen Nistplatzes oder das Erschließen einer neuen Nahrungsquelle erzeugen einen Selektionsdruck und können wichtige Adaptationsschübe auslösen.

Die evolutive Entstehung der ersten Freinestbauereigenschaften wird unter der Betrachtung der rezenten Vorstufen grundsätzlich plausibel. Die Baumkronenregion könnten die Ameisen über den Bau von Lauspavillons (Erweiterung des Nahrungsspektrums, vgl. **Kapitel 4.2.1.1**,

S. 181), schützender Laufwegsgalerien (Erweiterung des Nistraumspektrums, vgl. **Kapitel 4.2.1.2**, S. 184) oder über eine ursprüngliche unspezifische Nistweise im Wurzelsystem von Epiphyten (Erweiterung des Nistraumspektrums, **Kapitel 4.2.2.5.4**, S. 220) Schritt für Schritt erobert haben. Die Schwierigkeiten auf diesem Weg der Nischenerweiterung und Nischendifferenzierung sind dennoch vielfältig und betreffen in erster Linie die Auswahl des Nestssubstrates und die zum Bau verwendeten Materialien. Diese beiden Parameter beeinflussen direkt die Art und Weise der Baustoffverarbeitung, die Fixierung und die Stabilisierung von Freinestbauten. Die Baumaterialien sind unentbehrliche Ressourcen und können bei den einzelnen Arten nicht beliebig ausgetauscht werden.

Große, konkurrenzstarke Kolonien konnten sich sowohl auf stammgebundenen als auch auf blattgebundenen Substraten entwickeln. Letzteres vor allem deswegen, weil Ameisen in der Lage sind, in polydom organisierten Kolonieverbänden zu leben. Bei den Vertretern der anderen eusozialen Hymenopteren kommt dagegen Polydomie nur in wenigen Ausnahmefällen und dann meistens nur in der frühen Phase der Koloniegründung vor (z. B. RÖSELER 1991). Auch die Materialauswahl für den Bau der Nester hat grundsätzlich keine limitierende Auswirkung auf die Koloniegröße. Sowohl mit Hilfe von Pilzen (*Crematogaster*-Nesttyp-II) als auch mit Wurzeln (*Camponotus* (*M.*) sp. 1) und anderen pflanzlichen Materialien (*Crematogaster*-Nesttyp-I) lassen sich bei entsprechender Modifikation sehr große Einzelbauten realisieren.

Die prägnanten Unterschiede in material- und substrattechnischer Hinsicht sowie im Hinblick auf die Nestarchitektur deuten stark darauf hin, dass innerhalb der Formicinae, Dolichoderinae und Myrmicinae die Fähigkeit zum Freinestbau mehrfach unabhängig voneinander entstanden ist. Die Verhältnisse bei der rezenten Ponerinen-Gattung *Diacamma* (**Kapitel 3.2**, S. 27) könnten als ein Beispiel für Zwischenstufen herangezogen werden. Aus der Unterfamilie Ponerinae konnte sich nach derzeitigem Wissenstand nur *Pachycondyla goeldii* als Besiedler neotropischer Ameisengärten weitgehend frei von natürlichen Hohlräumen machen (CORBARA & DEJEAN 1996, ORIVEL et al. 1998).

In den Myrmicinen-Gattungen *Myrmecaria* und *Monomorium* hat sich Freinestbau nur bei wenigen Arten entwickelt. Beide Gruppen zeigen in der Materialnutzung sowie bei der Stabilisierung und Fixierung der Konstruktionen gattungsspezifische Eigenheiten. Die Festigung der Nestbauten wird über H-Brückenstabilisierung (*Myrmecaria*) und Trichomstabilisierung (*Monomorium*) erreicht. Pilzhyphenstabilisierte Nester bauen Vertreter der Gattungen *Technomyrmex*, *Dolichoderus* und *Crematogaster*. Wobei innerhalb der beiden letztgenannten Gattungen noch eine Reihe weiterer Fixierungsmechanismen auftreten können. Bei *Dolichoderus* und *Crematogaster* sind die Methoden der Materialverfestigung sehr vielfältig und haben jeweils eine große Radiation erfahren (Fremdseide, Pilze, Wurzeln, Klebstoff, **Tabelle 25**, S. 180). Den *Camponotus*-Arten war die Eroberung der Baumkronenregion mit Hilfe von wurzelstabilisierten Ameisengärten (*C. (Myrmotarsus)* sp. 1) und mit der Verwendung klebriger Larvalseide (*C. (Karavaievia)* spp.) möglich.

Beschränkt auf Seide zur Nestfixierung sind die Arten der Gattungen *Oecophylla* und *Polyrhachis*. Wegen der hohen Kooperation beim Nestbau erreicht *Oecophylla* bei der Substratwahl und besonders bei der Gestaltung der Nestarchitektur die höchsten Freiheitsgrade.

Die bei den Wespen realisierte Architektur der speichelfixierten Nestbauten wird als eine Antwort auf den Räuberdruck, der von Ameisen ausgeht, interpretiert (JEANNE 1975, WENZEL 1991).

Die großen Termitenvölker mussten Mechanismen entwickeln, die das Entsorgen enormer Mengen von Abbauprodukten der Bewohner und der assoziierten Futterpilze gewährleisten. Die Architektur der Termitennester wird bestimmt durch diese Erfordernisse (LÜSCHER 1955, 1956, 1961, NOIROT 1970b). Mit Hilfe ausgefeilter Luftschachtsysteme sowie durch eine angepasste Struktur und Größe der äußeren Nestgestalt regulieren die Tiere den Gasaustausch und die Temperatur im Nestinnenraum (GRASSÉ & NOIROT 1958, KORB & LINSENMAIR 1999, 2000). Dabei entsorgen sie durch die Bautätigkeit praktischerweise noch ihre flüssig-adhäsiven Fäkalien.

Sowohl Prädatorendruck als auch die Ansprüche an ein günstiges Mikroklima engen sicherlich die architektonischen Möglichkeiten für arboreale Ameisennester ein. Sie spielen aber wahrscheinlich nicht die entscheidende Rolle wie bei den Wespen oder Termiten. Die Nestarchitektur wird vielmehr limitiert durch die Art des Materials und dessen Anteil an den notwendigen Stütz- und Haltestrukturen und außerdem durch die Anwesenheit der Trophobionten im Nest.

Anders als Wespen und Termiten fehlt den Ameisen jegliche Prädisposition für die Produktion von liquiden Klebesubstanzen. Sie haben vielfältige Wege gefunden, Wasser zum Nest zu transportieren und damit ihren Möglichkeiten entsprechende Verarbeitungsmechanismen anzuwenden. Die fehlende gemeinsame Prädisposition der Ameisen für eine dauerhafte Fixierung von Baumaterialien, wie sie für freie Nestkonstruktionen notwendig ist, hat viele verschiedene Lösungen hervorgebracht und ist einer der Gründe für die hohe Variabilität der Freinestbauten bei Ameisen.

## 5 Zusammenfassung

Im Gegensatz zu den Arbeiterinnen der sozial lebenden Wespen und Bienen sind alle Ameisen flügellos. Die Flügellosigkeit der Ameisenarbeiterinnen bedingt, dass selbst kleinste Räume in der Erde oder in Holz von Kolonien besiedelt werden können. Sie war eine wichtige Voraussetzung für ihre Vorherrschaft auf dem Boden.

Die für bodennistende Arten als Baumaterial in Frage kommende Erde hat jedoch die Eigenschaft, dass z. B. starke Regenfälle die Stabilität der Bauwerke negativ beeinflussen können. Deshalb und weil Erde in den höheren Regionen des Laubdaches schwierig zu beschaffen ist, sind Erdnester für den Übergang zum Leben in den Baumkronen wenig geeignet. Höhlungen in verrottendem Holz stehen aufgrund der schnellen Zersetzung in den Tropen nur für einen relativ kurzen Zeitraum und wenig regelhaft zur Verfügung. Der dadurch vorherrschende Mangel an Nistraum im tropischen Regenwald ist möglicherweise der wichtigste Faktor der Koloniegrößeregelung bei Ameisen.

Erst mit dem Übergang zu aktivem Freinestbau ist es den Ameisen gelungen, sich (i) unabhängig von natürlichen Höhlen zu machen und dadurch große Kolonien zu etablieren, (ii) den Kronenraum als Habitat dauerhaft zu erschließen, (iii) negativen Witterungseinflüssen entgegenzuwirken und (iv) vorhandene Nahrungsressourcen in diesem Stratum permanent zu nutzen. Die in der vorliegenden Arbeit untersuchten freinestbauenden Ameisen sind selbst in der Lage, additiv Nistraum zu schaffen. Die Vertreter dieser Gilde legen ihre Nester nicht in der Erde oder in natürlichen oder selbst „ausgeräumten“ Hohlräumen von Bäumen an, sondern konstruieren aktiv frei in der Laubregion der Holzgewächse Nisträume bzw. Unterstände, indem sie Material zusammentragen oder herstellen, mit dem eine Abschottung des Brut- und Nahrungsraumes gegenüber der Umwelt erreicht wird. Die erfolgreiche Besiedlung der Kronenregion war den Ameisen nur durch veränderte Bautechniken und eine verbesserte und angepasste Materialverwendung möglich.

Gegenstand der vorliegenden Dissertation war zunächst die Bestandsaufnahme der freinestbauenden Ameisen der Baumkronenregion südostasiatischer Regenwälder. Der erste Schritt einer Analyse der Freinestkonstruktionen von Ameisen bestand darin, die Vielfältigkeit der verwirklichten Nestformen zu erfassen und darzustellen, Gemeinsamkeiten und Unterschiede herauszuarbeiten und die beteiligten Ameisenarten zu identifizieren. Im zweiten Teil der Arbeit wurden intensiv die proximalen Mechanismen des aktiven Nest- und Pavillonbaus untersucht. Dazu wurden die einzelnen Schritte der Nestentwicklung für sieben Ameisenarten aus sechs Gattungen in allen Details dargestellt und zusammenfassend beschrieben. Es wurde ermittelt, welche Baumaterialien die verschiedenen Ameisen nutzen und wie diese Materialien verwendet werden. Zur Bestimmung der verschiedensten Nesttypen wurden neben architektonischen Unterschieden auch Differenzen in der Substratwahl, Materialbeschaffenheit und in der Funktion der Nestkonstruktionen berücksichtigt. Als weiteres Kriterium zur Klassifikation arborealer Nestanlagen diente die Verschiedenartigkeit der Materialbearbeitung und der Substratvorbereitungen durch die Ameisen. Einige dieser Nestcharakteristika sind quantitativer, andere qualitativer Natur.

Im Verlauf der Untersuchung wurden 1767 Kolonien bearbeitet und eingeordnet. Davon konnten insgesamt 100 Arten bzw. Morphospezies bestimmt und als echte Freinestbauer im Sinne der vorher formulierten Definition charakterisiert werden. Die ermittelten Arten verteilten sich auf acht Gattungen aus den drei Unterfamilien Formicinae, Dolichoderinae und Myrmicinae. Diese drei Unterfamilien gelten als die am weitesten entwickelten Ameisen und dominieren in der Kronregion tropischer Regenwälder. Auffallend an dieser höher entwickelten Gruppe von Ameisen ist die Tendenz, pflanzliche Produkte als Hauptnahrungsressource zu nutzen.

Die artenreichste Gattung *Polyrhachis* (39 Arten) gehört der Unterfamilie Formicinae an; zusammen mit den Gattungen *Camponotus* (10) und *Oecophylla* (1) wurden allein 50 Arten aus dieser Unterfamilie gefunden. In der Gattung *Camponotus* konnten zwei Untergattungen (*C. Karavaievia*, *C. Myrmotarsus*) mit freinestbauenden Arten ermittelt werden. Mit 29 identifizierten Arten aus drei Gattungen stellten die Myrmicinae die zweitgrößte Unterfamilie, wobei allein 23 Arten auf die Gattung *Crematogaster* entfielen. In den beiden anderen Myrmicinen-Gattungen *Monomorium* (5 Arten) und *Myrmicaria* (1 Art) fanden sich nur vergleichsweise wenige Vertreter mit Freinestbau. Die dritte Unterfamilie, die Dolichoderinae, wird durch die Gattungen *Dolichoderus* und *Technomyrmex* mit zusammen 21 Arten repräsentiert.

Die als Freinestbauer ermittelten Ameisenarten zeigen hinsichtlich ihrer Koloniestruktur und Nestorganisation einige nennenswerte Parallelen. Die Mehrzahl der Arten lebt in polydomen Kolonieverbänden, die ihre manchmal mehr als 200 Nestanlagen meist nur auf eine einzelne oder wenige Nestpflanzen verteilen. In den Gattungen *Camponotus* und *Monomorium* sind alle Arten polydom organisiert, bei *Dolichoderus* und *Technomyrmex* sind es 90 % und bei *Crematogaster* 70 %. Polydomie findet man auch bei *Myrmicaria arachnoides* und *Oecophylla smaragdina*.

Als weitere Gemeinsamkeit fällt ins Auge, dass mit Ausnahme von *Myrmicaria arachnoides* und *Polyrhachis* spp. funktionell als Stallnester zu charakterisierende Nestkonstruktionen überwiegen. Insbesondere bei *Technomyrmex* (100 %), *Dolichoderus* (100 %), *Camponotus* (70 %), *Crematogaster* (82 %), aber auch bei *Monomorium* (100 %) und *Oecophylla smaragdina* besteht eine ausgeprägte Tendenz, die Honigtau liefernden Trophobionten und die Brut in denselben Bauten unterzubringen. Bei den meisten Arten besteht somit ein enger Zusammenhang zwischen Freinestbau und trophobiotischer Ernährungsweise. Diese enge räumliche Vereinigung von Nahrungs- und Nistressourcen bildet die Basis für die Entwicklung individuenreicher, konkurrenzstarker und ökologisch dominanter Ameisenarten in der Kronenregion.

Insgesamt wurden 22 unterscheidbare Nesttypen ermittelt und in allen Einzelheiten dargestellt. Auf 47 Bildtafeln wurden dazu fotografisch und zeichnerisch die Charakteristika der verschiedenen Nesttypen hinsichtlich der Nestarchitektur und ethologischer Besonderheiten der beteiligten Ameisenarten abgebildet. Während die Anzahl der freinestbauenden Ameisenarten sicherlich nur annähernd erfasst werden konnte, ist bei der Darstellung der verschiedenen Nesttypen zu erwarten, dass die erfolgreichsten, auf der

Basis ethoökologischer sowie material- und substrattechnischer Unterschiede ermittelten Erscheinungsformen aufgeklärt werden konnten.

Die vorgenommene Unterteilung der Hauptkategorie „Nestsubstrat“ in drei blattgebundene und zwei stammgebundene Unterkategorien zeigte, dass die zweifach geschützte und materialsparende Position zwischen Blättern, von zusammen 13 Arten aus den Gattungen *Polyrhachis* (6), *Camponotus (Karavaievia)* (2), *Oecophylla* (1) und *Crematogaster* (3) präferiert wurde. Nester auf der vergleichsweise ungeschützten Blattoberseite wurden nur von Arten der Gattung *Polyrhachis* gebaut. Die bevorzugte Position der *Polyrhachis*-Nester war auf der Blattunterseite, 67 % aller *Polyrhachis* Nester waren dort lokalisiert. Die Nester der Untergattung *Camponotus (Karavaievia)* waren zu 75 % und die von *Technomyrmex*, *Monomorium* und *Myrmicaria* gar zu 100 % auf der Blattunterseite angebracht. Zusammen betrachtet waren 64 % aller im Rahmen der vorliegenden Arbeit aufgenommenen Nestbauten auf der Unterseite einzelner Blätter zu finden.

Von allen Nestbauten auf Stamm- und Astoberflächen waren 75 % von *Crematogaster*-Arten besiedelt. Diese Nestposition konnte ansonsten nur noch bei zwei *Polyrhachis*-Arten und bei der mit Epiphyten assoziierten *Camponotus (Myrmotarsus)* gefunden werden.

Je nach Anteil der hauptsächlich verarbeiteten Baustoffe kann man in vier Nestmaterialtypen unterteilen: (i) Nester aus toten pflanzlichen Materialien, (ii) Pilznester, (iii) Seidennester und (iv) Wurzelnester (Ameisengärten). Am häufigsten vertreten waren die aus Larvalseide gefertigten Webenester der Gattungen *Polyrhachis*, *Camponotus (Karavaievia)* und *Oecophylla*; insgesamt 45 % aller Funde gehörten zu dieser Materialgruppe. Fremde Seide konnten neben drei *Polyrhachis*-Arten auch drei Arten aus der Gattung *Dolichoderus* verarbeiten. Bemerkenswert ist der hohe Anteil pilzbewachsener Nestbauten. In allen drei Unterfamilien fanden sich Arten, die zu unterschiedlichen Teilen Pilze in ihren Nestern hielten. In der Gattung *Technomyrmex* waren 70 % aller älteren Nester vollständig aus Pilzhyphen gebildet. Mehr als die Hälfte des Nestmaterials von *Monomorium*-Nestern bestand ebenfalls aus einem dichten Pilzmyzel. Pilze bildeten auch in den Nestern von einigen Arten der Gattungen *Dolichoderus*, *Crematogaster* und *Camponotus (Myrmotarsus)* die maßgebliche Materialkomponente. Folgt man der bisher verwendeten Begriffsdefinition, die arboreale Ameisennester in der Regel nach den hauptsächlich verwendeten Baumaterialien einteilt, so muss man zu den bislang bekannten Karton- und Seidennestern die dritte Gruppe der Pilznester hinzufügen.

Die Wahl des jeweiligen Baumaterials wirkt sich direkt auf die angewandten Bearbeitungsmechanismen und die Art und Weise der Nestfixierung und Neststabilisierung aus. Die Vertreter der Myrmicinen-Gattungen *Myrmicaria* und *Monomorium* zeigten in der Materialnutzung sowie bei der Stabilisierung und Fixierung der Konstruktionen gattungsspezifische Eigenheiten. Die Festigung der Nestbauten werden über H-Brückenstabilisierung (*Myrmicaria*) und Trichomstabilisierung (*Monomorium*) erreicht. Pilzhyphenstabilisierte Nester bauen Vertreter der Gattungen *Technomyrmex*, *Dolichoderus* und *Crematogaster*. Wobei innerhalb der beiden letztgenannten Gattungen noch eine Reihe weiterer Fixierungsmechanismen auftreten können. Bei *Dolichoderus* und *Crematogaster* sind die Methoden der Materialverfestigung sehr vielfältig und haben jeweils eine große

Radiation erfahren (Stabilisierung durch Fremdseide, Pilze, Wurzeln und Klebstoff). Den *Camponotus*-Arten war die Eroberung der Baumkronenregion mit Hilfe von wurzelstabilisierten Ameisengärten (*C. (Myrmotarsus)*) und mit der Verwendung klebriger Larvalseide (*C. (Karavaievia)*) möglich. Beschränkt auf Seide zur Nestfixierung sind die Arten der Gattungen *Oecophylla* und *Polyrhachis*.

Das bestimmende Element in der Nestarchitektur von fast allen Ameisennestern ist die Bogenkammer oder der Bogengang. Die innere Architektur von *Oecophylla*-Nestern weicht praktisch als einzige von dieser weit verbreiteten „Bogenkammer-Struktur“ ab. Bei allen anderen Ameisenarten sind die Nestkammern in der Höhendimension in etwa auf die Größe einer einzelnen Arbeiterin beschränkt. Wegen der kooperativen Zusammenarbeit vieler Arbeiterinnen bei *Oecophylla* wird die Korrelation von Kammerhöhe und Körpergröße in dieser Gattung aufgehoben. Morphologische Besonderheiten, die als Anpassung an das Leben in Freinestern gedeutet werden könnten, konnten in der vorliegenden Arbeit bei keiner der untersuchten Arten festgestellt werden.

Bei Bienen, Wespen und bei den Termiten wird überwiegend eine modellierende Bearbeitungstechnik angewandt. Die körpereigenen, flüssig-adhäsiven Substanzen (Wachs, Sekret und Kot) werden dazu oft noch mit Wasser verdünnt. Auch viele Ameisenarten verarbeiten wassergetränktes Material, nur einige wenige Vertreter der Gattung *Crematogaster* versetzen es allerdings mit klebenden Sekreten. Die durch das Baumaterial und dessen Fixierung am Substrat vorgegebene Verschiedenartigkeit der Bearbeitungstechniken hat bei den Ameisen zu sehr komplexen Verhaltensweisen geführt. So zum Beispiel das gezielte Verzahnen von Blatthaaren und das Verbinden von Baustoffen ohne die Zugabe von Leim. Weiter bearbeiten Ameisen Materialien, indem sie sie mit Fäkalien und anderen nährstoffreichen Substanzen düngen und so das Wachstum von Pilzhyphen und Wurzelfasern aktiv lenken. Die Seidenweber zeigen mit dem Verspinnen noch eine zusätzliche Möglichkeit der Materialbearbeitung bei Ameisen.

Im Vergleich mit anderen sozialen Insekten findet man innerhalb der Ameisen eine mehr generalisierte Bautechnik, die möglicherweise variabler und effizienter ist als die Spezialisierung auf nur eine Materialkomponente.

Generell sind die Freinestbauer, anders als die weitgehend deterministisch eingemischten obligaten Pflanzenameisen, bei der Auswahl des Nistplatzes nicht auf vorgegebene Hohlraumstrukturen (Domatien etc.) ganz bestimmter Pflanzen angewiesen, sondern erhöhen ihre Beweglichkeit in der Nistplatzwahl durch die Auswahl vergleichsweise häufig zu findender Substrattypen und Nestmaterialien. Bei allen untersuchten Freinestbauern konnte keine Spezialisierung auf eine bestimmte Pflanzenart festgestellt werden. Stochastische Besiedlungsprozesse gewinnen damit in dieser Ameisengilde, im Vergleich mit den myrmekophytischen Ameisenarten, an Bedeutung.

In der vorliegenden Dissertation konnte erstmalig experimentell gezeigt werden, dass die bislang nur aus der Neotropis bekannten Ameisengärten auch im paläotropischen Faunengebiet zu finden sind. Die erstaunlichen Ähnlichkeiten zwischen neotropischen und paläotropischen Ameisengarten-Assoziationen deuten darauf hin, dass es in den unterschiedlichen tropischen Gebieten zu einer konvergenten und parallelen Entwicklung von ähnlich präadaptierten Ameisen und Pflanzen gekommen ist.

Freinestbau ist mehrfach unabhängig voneinander entstanden. Sehr wahrscheinlich stand bei vielen Ameisen die Sicherung von Trophobiosestellen am Anfang der Entwicklung. Denkbar ist ebenso, dass die Vergesellschaftung von Epiphyten und Ameisen bei einigen Gruppen die Basis für die Evolution von Freinestbau war. Die Fertigung ausgedehnter Schutzbauten außerhalb der Nester, wie man sie beispielsweise bei der Myrmicinen-Gattung *Pheidole* findet, könnte ebenfalls die Evolution von frei gestalteten Nestern initiiert haben. Insgesamt wird deutlich, dass Konkurrenzvermeidung und die Erweiterung des Nistraum- und Nahrungsspektrums die drei bestimmenden Faktoren in der Evolution des Nestbauverhaltens von Ameisen waren.

Anders als bei Wespen und Termiten fehlt den Ameisen jegliche Prädisposition für die Produktion von liquiden Klebesubstanzen. Sie haben vielfältige Wege gefunden, Wasser zum Nest zu transportieren und damit ihren Möglichkeiten entsprechende Verarbeitungsmechanismen anzuwenden. Die fehlende gemeinsame Prädisposition der Ameisen für eine dauerhafte Fixierung von Baumaterialien, wie sie für freie Nestkonstruktionen notwendig ist, hat viele verschiedene Lösungen hervorgebracht und ist einer der Gründe für die hohe Variabilität der Freinestbauten bei Ameisen. Die in der vorliegenden Arbeit gezeigte variable Nistbiologie hat einen wichtigen Einfluss auf die Abundanzstrukturen tropischer arborealer Arthropodengemeinschaften und ist in hohem Maße für den großen Erfolg der Ameisen in diesem Habitat verantwortlich.

## 6 Literatur

- ADAMS, R. M. M., U. G. MUELLER, A. K. HOLLOWAY, A. M. GREEN & J. NAROZNIAK. 2000. Garden sharing and garden stealing in fungus-growing ants. *Naturwissenschaften* 87: 491–493.
- ADIS, J., Y. D. LUBIN & G. G. MONTGOMERY. 1984. Arthropods from the canopy of inundated and terra firme forests near Manaus, Brazil, with critical considerations on the pyrethrum-fogging technique. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 19: 223–236.
- AGOSTI, D., J. MOOG & U. MASCHWITZ. 1999. Revision of the Oriental ant genus *Cladomyrma*. *Am. Mus. Novit.* 3283: 1–24.
- AGRAWAL, A. A. 1997. Do leaf domatia mediate a plant-mite mutualism? An experimental test of the effects on predators and herbivores. *Ecological Entomology* 22: 371–376.
- AKRE, R. D. & H. D. DAVIS. 1978. Biology and pest status of venomous wasps. *Ann. Rev. Entomol.* 23: 215–238.
- AKRE, R. D., W. B. GARNETT, J. F. MACDONALD, A. GREENE & P. LANDOLT. 1976. Behavior and colony development of *Vespula pensylvanica* and *V. atropilosa* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 49: 63–84.
- AYYAR, P. N. 1937. A new carton-building species of ant in South India. *Crematogaster dohrni artifex*. *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.* 39 (2): 291–308.
- BARONI URBANI, C. 1978. Materiali per una revisione dei *Leptothorax neotropicali* appartenenti al sottogenere *Macromischa* Roger, n. comb. (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Basil.* 3: 395–618.
- BARONI URBANI, C. 1989. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. *Ethol. Ecol. Evol.* 1: 137–168.
- BARRER, P. M. & J. M. CHERRETT. 1972. Some factors affecting the site and pattern of leaf-cutting activity in the ant *Atta cephalotes* L. *J. Entomol.* 47: 15–27.
- BARTHOLOTT, W. & S. POREMBSKI. 1998. Inselberge: Struktur und ökogeographische Differenzierung einer tropischen Lebensgemeinschaft. *Bielefelder Ökologische Beiträge* 12: 23.
- BARTLETT, B. R. 1961. The influence of ants upon parasites, predators, and scale insects. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 54: 543–551.
- BASS, M. & J. M. CHERRETT. 1995. Fungal hyphae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. *Physiol. Entomol.* 20: 1–6.
- BATRA, L. R. 1967. Ambrosia fungi: a taxonomic revision, and nutritional studies of some species. *Mycologia* 59: 329–355.
- BATRA, L. R. & S. W. T. BATRA. 1966. Fungus-growing termites of tropical India and associated fungi. *Journal of the Kansas Entomological Society* 39: 725–738.
- BEATTIE, A. 1989. Myrmecotrophy: plants fed by ants. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 172–176.
- BEATTIE, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, New York. 182 S.
- BEGON, M., J. L. HARPER & R. T. COLIN. 1991. *Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften*. Birkhäuser Verlag, Basel. 1024 S.
- BELIN-DEPOUX, M. 1991. Écologie et évolution des jardins de fourmis en Guyane Française. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* 46: 1–38.
- BELIN-DEPOUX, M., J. C. ROELAND & C. SARTHOU. 1987. Aspects biologiques de „jardins de fourmis“ en Guyane française. *Rev. Cytol. Biol. végét.-Bot.* 10: 185–210.
- BELIN-DEPOUX, M., J. C. ROELAND & C. SARTHOU. 1989. Un exemple de microécosystèmes liés à l'épiphytisme: les jardins de fourmis en Guyane française. *Bull. Soc. Bot. Fr* 136: 133–134.
- BELIN-DEPOUX, M. & C. SARTHOU. 1988. Biologie des jardins de fourmis en Guyane française: nouvelles observations. *Rev. Cytol. Biol. végét.- Bot.* 11: 259–287.
- BENZING, D. H. 1970. An investigation of two bromeliad myrmecophytes: *Tillandsia butzii* Mez., *Tillandsia caput-medusae* E. Morren, and their ants. *Bull. Torrey Bot. Club* 97 (2): 109–115.
- BENZING, D. H. 1991. Myrmecotrophy: origins, operation, and importance. In: C. R. HUXLEY & D. F. CUTLER, eds. *Ant plant interactions*. Oxford University Press, Oxford. S. 353–373.
- BENZING, D. H. & M. A. CLEMENTS. 1991. Dispersal of the orchid *Dendrobium insigne* by the ant *Iridomyrmex cordatus* in Papua New Guinea. *Biotropica* 23: 604–607.

- BEQUAERT, J. 1922. IV: Ants in their diverse relations to the plant world. *In: Ants of the American Museum Congo Expedition, a contribution to the myrmecology of Africa. Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 45: 333–584.
- BERNARD, H. U. 1991. *Insight Guide: South East Asia Wildlife*. Apa Publ., Singapore. 430 S.
- BIERMANN, C. J. 1993. *Essentials of pulping and papermaking*. Academic Press, London. 472 S.
- BINGHAM, C. T. 1903. *The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Hymenoptera. Ants and cuckoo-wasps*. Taylor & Francis, London. 506 S.
- BISSETT, J. & A. BORKENT. 1985. Gall Midges (Diptera: Cecidomyiidae) are vectors for their fungal symbionts. *Symbiosis* 1: 185–194.
- BLACK, R. W. 1987. The biology of leaf nesting ants in a tropical wet forest. *Biotropica* 19 (4): 319–325.
- BLOMQUIST, G. J., J. A. TILLMAN, S. MPURU & S. J. SEYBOLD. 1998. The cuticle and cuticular hydrocarbons of insects: structure, function, and biochemistry. *In: R. K. VANDER MEER, M. D. BREED, K. E. ESPELIE & M. L. WINSTON, eds. Pheromone communication in social insects ants, wasps, bees, and termites*. Westview Press, Boulder, Colo. S. 34–54
- BLÜTHGEN, N., M. VERHAAGH, W. GOITIA & N. BLÜTHGEN. 2000. Ant nests in tank bromeliads - an example of non-specific interaction. *Insectes Sociaux* 47: 313–316.
- BOLTON, B. 1987. A review of the *Solenopsis* genus-group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Entomol.* 54: 263–452.
- BOLTON, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the world*. Harvard University Press, Cambridge (Mass.) & London. 222 S.
- BOLTON, B. 1995. *A new general catalogue of the ants of the world*. Harvard University Press, Cambridge (Mass.) & London. 504 S.
- BONAVITA-COUGOURDAN, A., J. L. CLEMENT & C. LANGE. 1987. Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. *J. Entomol. Sci.* 22: 1–10.
- BÖR, T. 1994. *Über die Bindungsmechanismen in Tissue unter Berücksichtigung von Faserrohstoff, Mahlung und Tissue-Produktionsbedingungen*. Dissertation an der Ludwig Maximilians Universität, München. 193 S.
- BOYD, N. D. & M. M. MARTIN. 1975a. Faecal proteinases of the fungus-growing ant, *Atta texana*: properties, significance and possible origin. *Insect Biochem.* 5: 619–635.
- BOYD, N. D. & M. M. MARTIN. 1975b. Faecal proteinases of the fungus-growing ant, *Atta texana*: their fungal origin and ecological significance. *J. Insect Physiol.* 21: 1815–1820.
- BRAUNS, A. 1964. *Taschenbuch der Waldinsekten*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 817 S.
- BRIAN, M. V. 1978. *Production ecology of ants and termites*. Cambridge University Press, Cambridge. 409 S.
- BRIAN, M. V. 1983. *Social Insects. Ecology and behavioural biology*. Chapman and Hall, London. 377 S.
- BROWN, W. L. 1957. Predation of arthropod eggs by the ant genera *Proceratium* and *Discothyrea*. *Psyche* 64: 115.
- BROWN, W. L. 1960. Ants, acacias and browsing mammals. *Ecology* 41 (3): 587–592.
- BUCHNER, P. 1953. *Endosymbiosen der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen*. Birkhäuser Verlag, Basel, Stuttgart. 771 S.
- BUCKLEY, R. C. 1982. Ant-plant interactions: a world review. S. 111–141. *In: R. C. BUCKLEY, ed. Ant-plant interactions in Australia*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- BÜHLER, A., B. LANZREIN & H. WILLE. 1983. Influence of temperature and carbon dioxide concentration on juvenile hormone titre and dependent parameters of adult worker honey bees (*Apis mellifera*). *J. Insect Physiol.* 29: 885–893.
- BURNS, D. P. 1964. Formicidae associated with the Tuliptree Scale. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 57: 137–139.
- BURSELL, E. 1981. The role of proline in energy metabolism. S. 135–154. *In: R. G. H. DOWNER, ed. Energy metabolism in insects*. Plenum Press, New York.
- BUSCHINGER, A. 1970. Neue Vorstellungen zur Evolution des Sozialparasitismus und der Dulosis bei Ameisen (Hym., Formicidae). *Biol. Zentralbl.* 89: 273–299.
- BUSCHINGER, A. 1999. Soziale Insekten. S. 469–506. *In: K. DETTNER & W. PETERS, eds. Lehrbuch der Entomologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- BUTZECK, S. 1999. Palawan – Wildnis der Philippinen. *Naturmagazin* 11/12: 39–42.

- BYRNE, M. M. 1994. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. *Biotropica* 26 (1): 61–72.
- CARPENTER, J. M. 1988. The phylogenetic system of the Stenogastrinae (Hymenoptera: Vespidae). *J. New York Entomol. Soc.* 96: 140–175.
- CARROLL, C. R. 1979. A comparative study of two ant faunas: the stem-nesting ant communities of Liberia, West Africa and Costa Rica, Central America. *Am. Nat.* 113: 551–556.
- CEDENO, A., T. MÉRIDA & J. ZEGARRA. 1999. Ant gardens of Surumoni, Venezuela. *Selbyana* 20: 125–132.
- CHADAB, R. 1979. Early warning cues for social wasps *Protopolybia exigua binominata* attacked by army ants. *Psyche* 86: 115–123.
- CHAUVIN, R. 1952. Sur la reconstruction du nid chez les fourmis *Oecophylles* (*Oecophylla longinoda* L.). *Behaviour* 4: 190–201.
- CLARKE, C. M. & R. L. KITCHING. 1995. Swimming ants and pitcher plants: A unique ant-plant interaction from Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 11 (4): 589–602.
- CLARKE, P. A. & E. GARRAWAY. 1994. Development of nests and composition of colonies of *Nasutitermes nigriceps* (Isoptera: Termitidae) in the mangroves of Jamaica. *Florida Entomologist* 77 (2): 272–280.
- CLARKE, S. R., G. L. DEBARR & C. W. BERISFORD. 1989. The life history of *Toumeyella pini* (King) (Homoptera: Coccidae) in loblolly pine seed orchards in Georgia. *Can. Entomol.* 121: 853–860.
- COHIC, F. 1948. Observations morphologiques et écologiques sur *Dorylus nigricans* Illiger. *Rev. Franc. Entomol.* 14: 229–276.
- COLE, B. J. 1982. The guild of sawgrass-inhabiting ants in the Florida Keys. *Psyche* 89: 351–356.
- COLE, M. R., M. H. HANSELL & C. J. SEATH. 2001. A quantitative study of the physical properties of nest paper in three species of Vespine wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Sociaux* 48: 33–39.
- COLLART, A. 1932. Une fourmi qui utilise la soie des araignées (*Polyrhachis laboriosa* F. Smith). *Bull. Mus. R. Hist. Nat. Belg.* 8: 1–4.
- COLLINS, N. M. 1988. Termites. S. 317. In: E. O. CRANBROOK, ed. *Key Environments Malaysia*. Pergamon Press plc., England, Oxford.
- CONOLE, L. E. 1993. Observations of nest mound decoration by the 'bulldog' ant *Myrmecia forficata* and other *Myrmecia* species in south-west Victoria. *Victorian Naturalist* 110: 217–218.
- CORBARA, B. & A. DEJEAN. 1996. Arboreal nest building and ant-garden initiation by a Ponerine ant. *Naturwissenschaften* 83: 227–230.
- CORNER, E. J. H. 1952. *Wayside trees of Malaya*. Government Printing Office, Singapore. 772 S.
- COSTER-LONGMAN, C. & S. TURILLAZZI. 1995. Nest architecture in *Parischnogaster alternata* Sakagami (Vespidae, Stenogastrinae), intra-specific variability in building strategies. *Insectes Sociaux* 42: 1–16.
- COX, M. D. & G. B. BLANCHARD. 2000. Gaseous templates in ant nests. *J. theor. Biol.* 204: 223–238.
- CRAIG, C. L. 1997. Evolution of arthropod silks. *Ann. Rev. Entomol.* 42: 231–267.
- CURRIE, C. R., J. A. SCOTT, R. C. SUMMERBELL & D. MALLOCH. 1999. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. *Nature* 398: 701–704.
- DAHL, F. 1901. Das Leben der Ameisen im Bismarck-Archipel, nach eigenen Beobachtungen vergleichend dargestellt. *Mitt. Zool. Mus. Berlin* 2: 1–69.
- DALE, W. L. 1963. Surface temperatures in Malaya. *Journal of Tropical Geography* 17: 58–71.
- DALE, W. L. 1964. Sunshine in Malaya. *Journal of Tropical Geography* 19: 20–26.
- DARLINGTON, P. J. 1971. The carabid beetles of New Guinea, Part IV: General considerations; analysis and history of fauna; taxonomic supplement. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ.* 142: 129–337.
- DAS, G. M. 1959. Observation on the association of ants with coccids of tea. *Bull. Entomol. Research* 50 (3): 437–448.
- DAVIDSON, D. W. 1988. Ecological studies of Neotropical ant gardens. *Ecology* 69 (4): 1138–1152.
- DAVIDSON, D. W. 1997. The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 153–181.

- DAVIDSON, D. W. 1998. Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecol. Entomol.* 23: 484–490.
- DAVIDSON, D. W. & W. W. EPSTEIN. 1989. Epiphytic associations with ants. S. 200–233. In: U. LÜTTGE, ed. *Vascular plants as epiphytes: evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag, Berlin.
- DAVIDSON, D. W., J. T. LONGINO & R. R. SNELLING. 1988. Pruning of host plant neighbors by ants: an experimental approach. *Ecology* 69 (3): 801–808.
- DAVIDSON, D. W. & D. MCKEY. 1993. The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *J. Hym. Res.* 2 (1): 13–83.
- DAVIDSON, D. W., J. L. SEIDEL & W. W. EPSTEIN. 1990. Neotropical ant gardens. II. Bioassays of seed compounds. *J. Chem. Ecol.* 16 (10): 2993–3013.
- DAVIDSON, D. W., R. R. SNELLING & J. T. LONGINO. 1989. Competition among ants for myrmecophytes and the significance of plant trichomes. *Biotropica* 21 (1): 64–73.
- DAVISON, G. W. H. 1995. *Belum: a rainforest in Malaysia*. Malaysian Nature Society, Kuala Lumpur, Malaysia. 201 S.
- DEJEAN, A., B. CORBARA, R. R. SNELLING & M. BELIN-DEPOUX. 1997. Ant-gardens in French Guiana: Relationships between supporting tree, epiphytes and ants. *Acta Bot. Gallica* 144: 333–345.
- DEJEAN, A. & A. DEJEAN. 1998. How a ponerine ant acquired the most evolved mode of colony foundation. *Insectes Sociaux* 45: 343–346.
- DEJEAN, A., M. GIBERNAU & T. BOURGOIN. 2000. A new case of trophobiosis between ants and heteroptera. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie* 323: 447–454.
- DEJEAN, A., A. GRIMAL, M. C. MALHERBE & J. P. SUZZONI. 1999. From specialisation in spider egg predation to an original nesting mode in a „primitive“ ant: a new kind of lestopobiosis. *Naturwissenschaften* 86: 133–137.
- DEJEAN, A., A. LENOIR & E. J. GODZINSKA. 1994. The hunting behavior of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). *Sociobiology* 23: 292–313.
- DEJEAN, A., I. OLMSTED & R. R. SNELLING. 1995. Tree epiphyte ant relationships in the low inundated forest of Sian Kaan Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Biotropica* 27 (1): 57–70.
- DEYRUP, M. 1991. *Technomyrmex albipes*, a new exotic ant in Florida (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomol.* 74: 147–148.
- DILL, M. 1996. *Wanderhirten. Ethoökologische und taxonomische Untersuchungen eines Symbiosekomplexes von Ameisen der Gattung Dolichoderus und Pseudococciden in Südostasien*. Dissertation am Fachbereich Biologie, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main. 387 S.
- DILL, M. & U. MASCHWITZ. 1998. The nomadic herdsman of Kinabalu Park: a unique lifestyle in ants. *Sabah Parks Nature Journal* 1: 61–67.
- DINIZ, J. L. M., C. R. F. BRANDAO & C. I. YAMAMOTO. 1998. Biology of *Blepharidatta* ants, the sister group of the Attini: a possible origin of fungus-ant symbiosis. *Naturwissenschaften* 85: 270–274.
- DIXON, A. F. G. 1985. *Aphid ecology*. Chapman and Hall, New York. 157 S.
- DJIETO-LORDON, C. & A. DEJEAN. 1999. Tropical arboreal ant mosaics: innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45: 219–225.
- DOFLEIN, F. 1905. Beobachtungen an den Weberameisen (*Oecophylla smaragdina*). *Biol. Zentralbl.* 25: 497–507.
- DOROW, W. H. O. 1995. Revision of the ant genus *Polyrhachis* Smith, 1857 (Hymenoptera: Formicidae: Formicinae) on subgenus level with keys, checklist of species and bibliography. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 185: 1–113.
- DOROW, W. H. O. & R. J. KOHOUT. 1995. A review of the subgenus *Hemioptica* Roger of the genus *Polyrhachis* Fr. Smith with description of a new species (Hymenoptera: Formicidae: Formicinae). *Zool. Med. Leiden* 69: 93–104.
- DOROW, W. H. O. & U. MASCHWITZ. 1990. The *arachne*-group of *Polyrhachis* (Formicidae, Formicinae): Weaver ants cultivating homoptera on bamboo. *Insectes Sociaux* 37 (1): 74–89.
- DOROW, W. H. O. & U. MASCHWITZ. 1991. Durchsichtige Nesthüllen und andere überraschende Strategien der Insekten im Kampf ums Überleben. *Natur und Museum* 122 (2): 64–69.

- DOROW, W. H. O., U. MASCHWITZ & S. RAPP. 1990. The natural history of *Polyrhachis (Myrmhopla) muelleri* Forel 1893 (Formicidae: Formicinae), a weaver ant with mimetic larvae and an unusual nesting behaviour. *Trop. Zool.* 3: 181–190.
- DOWNING, H. A. & R. L. JEANNE. 1987. A comparison of nest construction behavior in two species of *Polistes* wasps (Insecta, Hymenoptera: Vespidae). *J. Ethol.* 5: 53–66.
- DOWNING, H. A. & R. L. JEANNE. 1990. The regulation of complex behaviour in the paper wasp, *Polistes fuscatus* (Insecta, Hymenoptera, Vespidae). *Anim. Behav.* 39: 105–124.
- DRIESSEN, G. J. J., A. T. VAN RAALTE & G. J. DE BRUYN. 1984. Cannibalism in the red wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia* 63: 13–22.
- DUMPERT, K. 1985. *Camponotus (Karavaievia) texens* sp. n. and *C. (K.) gombaki* sp. n. from Malaysia in comparison with the other *Karavaievia* species (Formicidae: Formicinae). *Psyche* 92 (4): 557–573.
- DUMPERT, K. 1994. *Das Sozialleben der Ameisen*. P. Parey, Berlin. 257 S.
- DUMPERT, K., U. MASCHWITZ, A. WEISSFLOG, K. ROSCISZEWSKI & I. H. AZARAE. 1995. Six new weaver ant species from Malaysia: *Camponotus (Karavaievia) striatipes*, *C. (K.) melanus*, *C. (K.) nigripes*, *C. (K.) belumensis*, *C. (K.) gentingensis*, and *C. (K.) micragyne*. *Malaysian Journal of Science* 16 (2), Series A: 87–105.
- DUNCAN, C. D. 1928. Plant hairs as building material for *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae). *Pan-Pac. Entomol.* 5: 90.
- DUNCAN, C. D. 1939. A contribution to the biology of North American vespine wasps. *Stanford Univ. Publ. Biol. Sci.* 8: 1–272.
- DWYER, P. D. & D. P. EBERT. 1994. The use of spider silk in the initiation of nest-building by weaver ants (Formicidae: Formicinae: *Polyrhachis*). *Memoirs of the Queensland Museum* 37: 115–119.
- ECKLOFF, W. 1978. Wechselbeziehungen zwischen Pflanzenläusen und Ameisen. *Biologie in unserer Zeit* 8 (2): 48–53.
- EDWARDS, R. 1980. *Social Wasps: Their biology and control*. Rentokil, East Grinstead, UK. 204 S.
- EISNER, T. & W. L. BROWN. 1958. The evolution and social significance of the ant proventriculus. S. 503–508. In: E. C. BECKER, et al., ed. *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology, Montreal*. Mortimer Ltd., Ottawa.
- EISNER, T. & E. O. WILSON. 1952. The morphology of the proventriculus of a formicine ant. *Psyche* 59: 47–60.
- ELLIOTT, J. S. B. 1915. Fungi in the nests of ants. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 5: 138–142.
- EL-ZIADY, S. & J. S. KENNEDY. 1956. Beneficial effects of the common garden ant, *Lasius niger* L., on the black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Entomol. Soc. London Ser. A Gen. Entomol.* 31: 61–65.
- EMERY, C. 1887. Catalogo delle formiche esistenti nelle collezioni del Museo Civico di Genova. Parte terza: Formiche della regione Indo-Malese e dell' Australia. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale di Genova* 25: 427–473.
- EMERY, C. 1900. Formiche raccolte da Elio Modigliani in Sumatra, Engano e Mentawai. *Ann. Mus. Civ. Nat. Genova (Genova)* (2) 20: 661–722 (Pp. 657–688 dated 20.xii.1900; pp. 689–720 dated 21.xii.1900; pp. 721–722 dated 4.ii.1901.).
- EMERY, C. 1909. Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. *Biol. Centralbl.* 29: 352–362.
- ERWIN, T. L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropods. *Coleopt. bull.* 36 (1): 74f.
- ERWIN, T. L. 1983a. Beetles and other insects of tropical forest canopies at Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging. S. 59–75. In: S. L. SUTTON, T. C. WHITMORE & A. C. CHADWICK, eds. *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Scientific, Oxford.
- ERWIN, T. L. 1983b. Tropical forest canopies: The last biotic frontiers. *Bull. Ent. Soc. Amer.* 29 (1): 14–19.
- ERWIN, T. L. 1989. Canopy arthropod biodiversity: a chronology of sampling techniques and results. *Rev. Peru Entomol.* 32: 71–77.
- ESCHERICH, K. 1911. Zwei Beiträge zum Kapitel: Ameisen und Pflanzen. *Biol. Zentralbl.* 31: 44–51.

- ESPELIE, K. E. & H. R. HERMANN. 1988. Congruent cuticular hydrocarbons: Biochemical convergence of a social wasp, an ant and a host plant. *Biochem. Syst. Ecol.* 16: 505–508.
- ESPELIE, K. E. & H. R. HERMANN. 1990. Surface lipids of the social wasp *Polistes annularis* (L.) and its nest and nest pedicels. *J. Chem. Ecol.* 16: 1841–1852.
- ESPELIE, K. E. & D. S. HIMMELSBACH. 1990. Characterization of pedicel, paper, and larval silk from nests of *Polistes annularis* (L.). *J. Chem. Ecol.* 16: 1841–1852.
- EVANS, H. E. 1958. The evolution of social life in wasps. S. 449–457. *Proceedings of the Tenth International Congress of Entomology*, Montreal, 1956.
- EVANS, H. E. & M. J. WEST-EBERHARD. 1970. *The wasps*. The Univ. of Michigan Press. 265 S.
- FEDERLE, W. 1998. *Strukturmechanismen der Lebensgemeinschaft auf einer Ameisenpflanze*. Dissertation am Fachbereich Biologie, Bayerische Julius Maximilians Universität, Würzburg. 169 S.
- FEDERLE, W., U. MASCHWITZ & B. FIALA. 1998. The two-partner ant-plant system of *Camponotus (Colobopsis)* sp.1 and *Macaranga puncticulata* (Euphorbiaceae): Natural history of the exceptional ant partner. *Insectes Sociaux* 45: 1–16.
- FELLERS, J. H. & G. M. FELLERS. 1976. Tool use in a social insect and its implications for competitive interactions. *Science* 192: 70–72.
- FERNÁNDEZ-ESCUADERO, I. & A. TINAUT. 1999. Factors determining nest distribution in the high-mountain ant *Proformica longiseta* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology, Ecology & Evolution* 11: 325–338.
- FIALA, B. 1988. *Biologie, Funktion und Evolution eines malaysischen Myrmekophytensystems: Die Assoziation von Crematogaster borneensis (Form.: Myrmicinae) mit Bäumen der Gattung Macaranga (Euphorbiaceae)*. Dissertation am Fachbereich Biologie, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main. 229 S.
- FIALA, B., K. E. JAKOB, U. MASCHWITZ & K. E. LINSENMAR. 1999. Diversity, evolutionary specialization and geographic distribution of a mutualistic ant-plant complex *Macaranga* and *Crematogaster* in South East Asia. *Biol. J. Linn. Soc.* 66: 305–331.
- FIALA, B. & K. E. LINSENMAR. 1995. Distribution and abundance of plants with extrafloral nectaries in the woody flora of a lowland primary forest in Malaysia. *Biodiversity and Conservation* 4: 165–182.
- FIALA, B. & U. MASCHWITZ. 1991. Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. *Biol. J. Linn. Soc.* 44: 287–305.
- FIALA, B. & U. MASCHWITZ. 1992. Food bodies and their significance for obligate ant-association in the tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 10: 61–75.
- FIALA, B., R. RABENSTEIN & U. MASCHWITZ. 1994. Ant-attracting plant structures: food bodies of SE Asian Vitaceae. S. 174. In: A. LENOIR, G. ARNOLD & M. LEPAGE, eds. *Les Insectes Sociaux, 12th congress of the International Union for the Study of Social Insects IUSI, Paris, Sorbonne, 21–27 August*. Université Paris Nord.
- FISHER, B. L. & H. G. ROBERTSON. 1999. Silk production by adult workers of the ant *Melissotarsus emeryi* (Hymenoptera, Formicidae) in South African fynbos. *Insectes Sociaux* 46: 78–83.
- FITTKAU, E. J. & H. KLINGE. 1973. On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5 (1): 2–14.
- FLOREN, A. & K. E. LINSENMAR. 1997. Diversity and recolonization dynamics of selected arthropod groups on different tree species in a lowland rainforest in Sabah, Malaysia with special references to Formicidae. S. 344–381. In: N. E. STORK, J. ADIS & R. K. DIDHAM, eds. *Canopy arthropods*. Chapman & Hall, London.
- FLOREN, A. & K. E. LINSENMAR. 2000. Do ant mosaics exist in pristine lowland rain forests? *Oecologia* 123: 129–137.
- FOELIX, R. F. 1982. *Biology of spiders*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, and London, England. 306 S.
- FONSECA, C. R. 1993. Nesting space limits colony size of the plant-ant *Pseudomyrmex concolor*. *Oikos* 67: 473–482.
- FOREL, A. 1869. Observations sur les moeurs du *Solenopsis fugax*. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.* 3: 105–128.
- FOREL, A. 1892a. Die Ameisenfauna Bulgariens. *Verhandl. k. k. zool. bot. Gesell. Wien*: 305–318.

- FOREL, A. 1892b. Die Nester der Ameisen. *Neujahrsblatt der Naturforschenden Ges.* 95: 1–38.
- FOREL, A. 1898. La parabiose chez les fourmis. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 34: 380–384.
- FOREL, A. 1902. Myrmicinae nouveaux de l'Inde et de Ceylon. *Rev. Suiss. Zool. (Geneve)* 10: 165–249.
- FOREL, A. 1905. Einige biologische Beobachtungen des Herrn Prof. Dr. E. Göldi an brasilianischen Ameisen. *Biol. Centralbl.* 25: 170–181.
- FOREL, A. 1911. Fourmis de Bornéo, Singapore, Ceylan, etc. *Revue Suisse de Zoologie; Genève (Soc. Zool. Suisse)* 19 (2): 23–62.
- FRISCH, K. V. 1974. *Tiere als Baumeister*. Ullstein, Frankfurt, Berlin, Wien. 310 S.
- FROMANTIN, J. & J. SOULIE. 1961. Notes systématiques sur le genre *Cremastogaster* avec description de trois espèces nouvelles du Cambodge (Hymenoptera, Formicoidea). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 96: 87–112.
- FROUZ, J. 2000. The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nest of *Formica polyctena* ants. *Insectes Sociaux* 47: 229–235.
- GADAGKAR, R. 1991. *Belonogaster*, *Mischocyttarus*, *Parapolybia*, and independent founding *Ropalidia*. S. 149–190. In: G. K. ROSS & R. W. MATTHEWS, eds. *The social biology of wasps*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London.
- GAY, H. 1991. Ant-houses in the fern genus *Lecanopteris* Reinw. (Polypodiaceae): the rhizome morphology and architecture of *L. sarcopus* Teijsm. & Binnend. and *L. darmaedii* Hennipman. *Botanical Journal of the Linnean Society* 106: 199–208.
- GIBERNAU, M. & A. DEJEAN. 2001. Ant protection of a Heteropteran trophobiont against a parasitoid wasp. *Oecologia* 126 (1): 53–57.
- GORDON, J. E. 1976. *The new science of strong materials*. Penguin Books, Harmondsworth & New York. 281 S.
- GOSLINE, J. M., M. E. DEMONT & M. W. DENNY. 1986. The structure and properties of spider silk. *Endeavour* 10: 37–43.
- GÖTSCHING, L. & C. KATZ. 1999. *Papier-Lexikon*. Europäischer Wirtschaftsdienst, Gernsbach. 478 S.
- GOTWALD, W. H., JR. 1995. *Army ants: the biology of social predation*. Cornell University Press, Ithaca. 302 S.
- GÖTZKE, A. 1993. *Ameisenzönosen ausgewählter tropischer Baumkronen: Diversität und Ressourcennutzung der Gemeinschaft*. Diplomarbeit an der Bayerischen Julius Maximilian Universität Würzburg. (unveröffentlicht). 116 S.
- GRASSÉ, P. P. 1939. La reconstruction de nid et le travail collectif chez les termites. *J. Psychol.*: 370–396.
- GRASSÉ, P. P. 1959. La reconstruction de nid et les coordinations interindividuelles. *Insectes Sociaux* 6: 41–83.
- GRASSÉ, P. P. & C. NOIROT. 1958. Le comportement des termites à l'égard de l'air libre. L'atmosphère des termitères et son renouvellement. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim.* 20: 1–28.
- GREEN, E. E. 1924. Some episodes and aspects of insect life in Ceylon. *Proceedings of the Entomological Society of London*: clxiii–ccii.
- GREENE, A. 1979. Behavioral characters as indicators of yellowjacket phylogeny (Hymenoptera: Vespidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72: 614–619.
- GREENE, A. 1991. *Dolichovespula* and *Vespula*. S. 263–305. In: G. K. ROSS & R. W. MATTHEWS, eds. *The social biology of wasps*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London.
- GRIMALDI, D., D. AGOSTI & J. M. CARPENTER. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. *American Museum Novitates* 3208: 1–43.
- GRUBE, S. & D. RUDOLPH. 1999. Water supply during building activities in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux* 46: 192–193.
- HANGARTNER, W. 1969. Carbon dioxide, a releaser for digging behavior in *Solenopsis germinata* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 76: 58–67.
- HANSELL, M. H. 1983. Social behavior and colony size in the wasp *Parischnogaster mellyi* (Saussure) (Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespidae)). *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.* 86: 167–178.
- HANSELL, M. H. 1984a. *Animal architecture and building behaviour*. Longman, Essex, England. 324 S.

- HANSELL, M. H. 1984b. How to build a social life. *New Scientist* May 31: 16–18.
- HANSELL, M. H. 1985. The nest material of Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespidae) and its effect on the evolution of social behaviour and nest design. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 2: 57–63.
- HANSELL, M. H. 1987. Nest building as a facilitating and limiting factor in the evolution of eusociality in the Hymenoptera. S. 153–181. In: P. H. HARVEY & C. PARTRIGE, eds. *Oxford surveys in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.
- HANSELL, M. H. 1989a. Les nids des insectes sociaux. *La Recherche* 16 (205): 14–22.
- HANSELL, M. H. 1989b. Wasp papier-mâché. *Natural History* 8: 52–60.
- HANSELL, M. H. 1993a. The ecological impact of animal nests and burrows. *Functional Ecology* 7: 5–12.
- HANSELL, M. H. 1993b. Secondhand silk. *Journal of Natural History* 102 (5): 40–46.
- HANSELL, M. H. 1996. Wasps make nests: nests make conditions. S. 272–289. In: S. TURILLAZZI & M. J. WEST-EBERHARD, eds. *Natural history and evolution of paper-wasps*. Oxford University Press, Oxford.
- HANSELL, M. H. & S. TURILLAZZI. 1995. Nest structure and building material of three species of *Anischnogaster* (Vespidae Stenogastrinae) from Papua New Guinea. *Tropical Zoology* 8: 203–219.
- HARADA, A. Y. & J. ADIS. 1997. The ant fauna of tree canopies in central Amazonia: a first assessment. S. 382–400. In: N. E. STORK, J. ADIS & R. K. DIDHAM, eds. *Canopy Arthropods*. Chapman & Hall, London.
- HARMS, V. 1984. *Physik für Mediziner und Pharmazeuten*. Harms Verlag, Kiel. 240 S.
- HASHIMOTO, Y., S. YAMANE & T. ITIOKA. 1997. A preliminary study on dietary habits of ants in a Bornean rain forest. *Jpn. J. Ent.* 65 (4): 688–695.
- HASKINS, C. P. & E. F. HASKINS. 1950. Notes on the biology and social behavior of the archaic ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 43: 461–491.
- HECKROTH, H. P. 1999. *Schildläuse in einer myrmekophytischen Drei-Partner-Symbiose: Untersuchungen zur Sozioökologie von Cocciden (Hemiptera: Coccidae) in der südostasiatischen Macaranga (Euphorbiaceae)-Crematogaster (Hymenoptera: Formicidae) Ameisen-Pflanzen-Assoziation*. Dissertation am Fachbereich Biologie, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt. 205 S.
- HECKROTH, H. P., B. FIALA, P. J. GULLAN, H. I. AZARAE & U. MASCHWITZ. 1998. The soft scale (Coccidae) associates of Malaysian ant-plants. *Journal of Tropical Ecology* 14: 427–443.
- HEIL, M., B. FIALA, W. KAISER & K. E. LINSENMAIR. 1998. Chemical contents of *Macaranga* food bodies: adaptations to their role in ant attraction and nutrition. *Funct. Ecol.* 12: 117–122.
- HEIL, M., B. FIALA, K. E. LINSENMAIR, G. ZOTZ, P. MENKE & U. MASCHWITZ. 1997. Food body production in *Macaranga triloba* (Euphorbiaceae): a plant investment in anti-herbivore defence via symbiotic ant partners. *J. Ecol.* 85: 847–861.
- HEMMINGSEN, A. M. 1973. Nocturnal weaving on nest surface and division of labour in weaver ants (*Oecophylla smaragdina* Fabricius, 1775). *Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren.* 136: 49–56.
- HEPBURN, H. R. 1986. *Honeybees and wax: an experimental natural history*. Springer-Verlag, Berlin, New York. S.
- HERMANN, H. R. & M. S. BLUM. 1981. Defensive mechanisms in the social Hymenoptera. S. 77–197. In: H. R. HERMANN, ed. *Social insects. Volume 2*. Academic Press, New York.
- HERVEY, A., C. T. ROGERSON & I. LEONG. 1977. Studies on fungi cultivated by ants. *Brittonia* 29: 226–236.
- HINTON, H. E. 1951. Myrmecophilous Lycaenidae and other Lepidoptera – a summary. *Proc. Trans. S. London Entomol. Nat. Hist. Soc.* 1949–50: 111–175.
- HÖLLDOBLER, B. & C. J. LUMSDEN. 1980. Territorial strategies in ants. *Science* 210: 732–739.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1977a. Weaver ants. *Scientific American* 237 (6): 146–154.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1977b. Weaver ants: social establishment and maintenance of territory. *Science* 195: 900–902.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1978. The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 3: 19–60.

- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1983. The evolution of communal nest-weaving in ants. *American Scientist* 71 (5): 490–499.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 732 S.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1994. *Journey to the ants: a story of scientific exploration*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Mass. 228 S.
- HÖLLDOBLER, K. 1928. Zur Biologie der diebischen Zwergameise (*Solenopsis fugax*) und ihrer Gäste. *Biol. Zentralbl.* 48: 129–142.
- HOLTUM, R. E. 1968. *Ferns of Malaysia*. Government Printing Office, Singapore. 149 S.
- HOOD, W. G. & W. R. TSCHINKEL. 1990. Desiccation resistance in arboreal and terrestrial ants. *Physiol. Entomol.* 15: 23–25.
- HOPF, J. 1999. *Die Ameisenbesucher des Riesenbambus Gigantochloa scortechinii in West-Malaysia: Sozioökologie und Interaktionen*. Diplomarbeit am Fachbereich Biologie, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main (unveröffentlicht). 159 S.
- HUBER, J. 1905. Über die Koloniengründung bei *Atta sexdens* L. *Biol. Zentralbl.* 25: 606–619, 624–635.
- HUNG, A. C. F. 1967. A revision of the ant genus *Polyrhachis* at the subgenera level (Hymenoptera: Formicidae). *Trans. Amer. Ent. Soc.* 93: 395–411.
- HUXLEY, C. R. 1978. The ant-plants *Myrmecodia* and *Hydnophytum* (Rubiaceae), and the relationships between their morphology, ant occupants, physiology and ecology. *New Phytol.* 80: 231–268.
- HUXLEY, C. R. 1980. Symbiosis between ants and epiphytes. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* 55: 321–340.
- HUXLEY, C. R. & M. H. P. JEBB. 1991. The tuberous epiphytes of the Rubiaceae 1: a new subtribe – the Hydnophytinae. *Blumea* 36: 1–20.
- HUXLEY, C. R. & M. H. P. JEBB. 1993. The tuberous epiphytes of the Rubiaceae 5: a revision of *Myrmecodia*. *Blumea* 37: 271–334.
- IHERING, H. 1898. Die Anlage neuer Kolonien und Pilzgärten bei *Atta sexdens*. *Zool. Anz.* 21: 238–245.
- JACOBS, W. & M. RENNER. 1988. *Biologie und Ökologie der Insekten*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 690 S.
- JACOBSON, E. & A. FOREL. 1909. Ameisen aus Java und Krakatau. *Notes from the Leyden Museum* 31: 221–253.
- JAHNS, H. M. 1982. *Farne, Moose, Flechten Mittel-, Nord- u. Westeuropas*. BLV Verl. Ges., München. 256 S.
- JANET, C. 1904. *Observations sur les fourmis*. Ducourtieux et Gout, Limoges. 68 S.
- JANKA, H. I., G. ZIZKA, J. MOOG & U. MASCHWITZ. 2000. *Callicarpa saccata*, eine Ameisenpflanze aus Borneo mit Blattdomatien und extrafloralen Nektarien – und das Verbreitungsrätsel von Blattschen-Ameisenpflanzen. *Der Palmengarten* 64/1: 38–47.
- JANZEN, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20 (3): 249–275.
- JANZEN, D. H. 1974. Epiphytic myrmecophytes in Sarawak: mutualism through the feeding of plants by ants. *Biotropica* 6: 237–259.
- JAYME, G. & G. HUNGER. 1957a. Die Faser-zu-Faser-Bindung des Papierblattgefüges im elektronenoptischen Bild. *Papier* 11: 140–145.
- JAYME, G. & G. HUNGER. 1957b. Die Haftfestigkeit von Zellstoffblättern. *Wochenbl. Papierfabr.* 85: 900–901.
- JEANNE, R. L. 1970. Chemical defense of brood by a social wasp. *Science* 168: 1465–1466.
- JEANNE, R. L. 1973. Aspects of the biology of *Stelopolybia areata* (Say) (Hymenoptera: Vespidae). *Biotropica* 5: 183–198.
- JEANNE, R. L. 1975. The adaptiveness of social wasp nesting behavior. *Quarterly Review of Biology* 50: 267–287.
- JEANNE, R. L. 1977. Ultimate factors in social wasp nesting behavior. *Proceedings of Intern. Union for study of social insects, Wageningen, Netherlands* : 164–168.
- JEANNE, R. L. 1991. The swarm-founding Polistinae. S. 191–231. In: G. K. ROSS & R. W. MATTHEWS, eds. *The social biology of wasps*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London.

- JEBB, M. H. P. 1993. *Anthorrhiza camilla*— a new species of rubiaceous ant-plant. *Blumea* 37: 341–344.
- JERMY, A. C. & T. G. WALKER. 1975. *Lecanopteris spinosa* - a new ant-fern from Indonesia. *Fern Gaz.* 11: 165–176.
- JOLIVET, P. 1973. Les Plantes myrmécophiles du Sud-Est Asiatique. *Cah. Pacifique* 17: 41–69.
- JOLIVET, P. 1986. *Les fourmis et les plantes. Un exemple de coévolution*. Boubée, Paris. 254 S.
- JOLIVET, P. 1996. *Ants and plants. An example of coevolution*. Backhuys Publ., Leiden. 303 S.
- KARAWAJEW, W. 1928. Ameisen aus dem Indo-australischen Gebiet. IV. Ueber Ameisennester, hauptsächlich von *Polyrhachis*-Arten. *Mémoires de la Classe des Sciences Physiques et Mathématiques. Académie des Sciences de l'Ukraine* 6 (3): 307–328.
- KARSAI, I. & J. W. WENZEL. 2000. Organization and regulation of nest construction behavior in *Metapolybia* wasps. *Journal of Insect Behavior* 13 (1): 111–140.
- KARSTEN, G. 1933. Epiphyten. S. 711–726. In: R. DITTLER, G. JOOS, E. KORSCHULT, G. LINCK, F. OLTMANN & K. SCHAUM, ed. *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*. Gustav Fischer.
- KAUFMANN, E., A. WEISSFLOG, R. HASHIM & U. MASCHWITZ. 2001. Ant-gardens on the giant bamboo *Gigantochloa scortechinii* (Poaceae) in West-Malaysia. *Insectes Sociaux* 48: 125–133.
- KEELER, K. H. 1989. Ant-plant interactions. S. 207–242. In: W. G. ABRAHAMSON, ed. *Plant-animal interactions*. McGraw-Hill.
- KEHR, V. & G. KOST. 1999. Mikrohabitat Pflanzengalle: Das Zusammenleben von Gallmücken und Pilzen. *Biologie in unserer Zeit* 1: 18–25.
- KEIM, K. 1956. *Das Papier*. Otto Biersch Verlag, Stuttgart. 584 S.
- KERMARREC, A., M. DECHARME & G. FEBVAY. 1986. Leaf-cutting ant symbiotic fungi: A synthesis of recent research. S. 231–246. In: C. S. LOFGREN & R. K. VANDER MEER, eds. *Fire ants and leaf cutting ants: biology and management*. Westview Press, Boulder.
- KIEW, R. & S. ANTHONYSAMY. 1987. A comparative study of vascular epiphytes in three epiphyte-rich habitats at Ulu Endau, Johore, Malaysia. *Malay. Nat. J.* 41: 303–316.
- KIEW, R. & S. ANTHONYSAMY. 1995. Ant-garden and ant-tree associations involving *Dischidia* species (Asclepiadaceae) in Peninsular Malaysia. S. 95–102. R. Kiew, ed. *Proceedings of Botany 2000 ASIA International Seminar and Workshop, June 1994. The taxonomy and phytochemistry of the Asclepiadaceae in tropical Asia*. The Herbarium Department of Biology, Universiti Pertanian Malaysia, Malacca, Malaysia.
- KIRBY, W. 1837. *On the history, habits and instincts of animals*. (7th Bridge Water Treatise. 2nd Amer., Philadelphia).
- KLEBER, H. P., D. SCHLEE & W. SCHÖPP. 1988. *Biochemisches Praktikum*. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, Lübeck, Ulm. 263 S.
- KLEINFELDT, S. E. 1978. Ant-gardens: the interaction of *Codonanthe crassifolia* (Gesneriaceae) and *Crematogaster longispina* (Formicidae). *Ecology* 59: 449–456.
- KLEINFELDT, S. E. 1986. Ant-gardens: mutual exploitation. S. 283–294. In: B. JUNIPER & T. R. E. SOUTHWOOD, eds. *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, London.
- KLINGE, H. & E. FITTKAU. 1972. Filterfunktionen im Ökosystem des zentralamazonischen Regenwaldes. *Mittlg. Dt. Bodenk. Ges.* 16.
- KLOFT, W. J., A. MAURIZIO & W. KAESER. 1985. Waldtracht und Waldhonig in der Imkerei. Franz Ehrenwirth Verlag, München, 329 S.
- KOJIMA, J. & R. L. JEANNE. 1986. Nest of *Ropalidia (Icarielia) nigrescens* and *R. (I.) extrema* from the Philippines, with references to the evolutionary radiation in nest architecture within the subgenus *Icarielia* (Hymenoptera: Vespidae). *Biotropica* 18 (4): 324–336.
- KORB, J. & K. E. LINSENMAIR. 1999. The architecture of termite mounds, a result of a trade-off between thermoregulation and gas exchange? *Behav. Ecol.* 10: 312–316.
- KORB, J. & K. E. LINSENMAIR. 2000. Thermoregulation of termite mounds: what role does ambient temperature and metabolism of the colony play? *Insectes Sociaux* 47: 357–363.
- KÖRNER, H. K. 1981. Trophobiose – Honigttau als Nahrungsquelle für Ameisen. *Naturwissenschaftliche Rundschau* 34 (11): 450–456.
- KROMBEIN, K. V. 1991. Biosystematic studies of Ceylonese wasps, XIX. Natural history notes in several families (Hymenoptera: Eumenidae, Vespidae, Pompilidae and Crabronidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 515: 1–41.

- KROMBEIN, K. V., B. B. NORDEN, R. M. M. & F. R. RICKSON. 1999. Biodiversity of the domatia occupants (ants, wasps, bees, and others) of the Sri Lankan myrmecophyte *Humboldtia laurifolia* Vahl (Fabaceae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 603: 81–282.
- KUDÔ, K., H. YAMAMOTO & S. YAMANE. 2000. Amino acid composition of the protein in pre-emergence nests of a paper wasp, *Polistes chinensis* (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Sociaux* 47 (4): 371–375.
- KUDÔ, K., S. YAMANE & H. YAMAMOTO. 1998. Physiological ecology of nest construction and protein flow in pre-emergence colonies of *Polistes chinensis* (Hymenoptera, Vespidae): effects of rainfall and microclimates. *Ethol. Ecol. Evol.* 10.
- KÜHNE, D. 1980. *Tropenland im Widerspiel von Mensch und Natur*. Ernst Klett, Stuttgart. 188 S.
- KUKOR, J. J. & M. M. MARTIN. 1987. Nutritional ecology of fungus-feeding arthropods. S. 791–814. In: F. J. SLANSKY & J. G. RODRIGUEZ, eds. *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*. Hohn Wiley & Sons, New York.
- KUNKEL, H. 1973. Die Kotabgabe der Aphiden (Aphidina, Hemiptera) unter Einfluß von Ameisen. *Bonn. Zool. Beitr.* 24: 105–121.
- KUTTER, H. 1969. Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. *Neujahrsblatt, hrsg. von der Naturf. Ges. Zürich* 171: 1–62.
- LAMBORN, W. A. 1914. The growth of fungi on the shelters built over Coccidae by *Crematogaster* ants. *Proc. Ent. Soc. Lond.* II: 42–49.
- LEDOUX, A. 1950. Recherche sur la biologie de la fourmi fileuse (*Oecophylla longinoda* LATR.). *Annales des sciences naturelles* 11. ser. – *Zoologie et biologie animale* 12 (1): 313–461.
- LEDOUX, A. 1956. La Construction du Nid chez quelques Fourmis arboricoles de France et d'Afrique tropicale. *Proceedings Tenth Intern. Congress of Entomology* 2: 521–528.
- LEE, D. 1980. *The sinking ark*. Heinemann Educational Books, Kuala Lumpur. 58 S.
- LEHMANN, M. 1998. *Interaktionen zwischen Rattanpalmen und Ameisen unter besonderer Berücksichtigung der Assoziation zwischen Korthalsia scortechinii und ihren Camponotus Partnern*. Diplomarbeit am Fachbereich Biologie, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main (unveröffentlicht). 161 S.
- LE MASNE, G. 1956. Recherches sur les fourmis parasites. *Plagiolepis grassei* et l'évolution des *Plagiolepis* parasites. *C. R. Séances Acad. Sci.* 243: 673–675.
- LENOIR, A. & A. DEJEAN. 1994. Semi-claustral colony foundation in the formicine ants of the genus *Polyrhachis* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 41: 225–234.
- LESTON, D. 1973a. The ant mosaic – tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. *Pest Abstract and News Summaries* 19: 311–341.
- LESTON, D. 1973b. Ecological consequences of the tropical ant mosaic. S. 235–242. *Proceedings of the Seventh International Congress of the Union for the study of social insects*.
- LESTON, D. 1978. A neotropical ant mosaic. *Annals of the Entomological Society of America* 71 (4): 649–653.
- LIEFKE, C., W. H. O. DOROW, B. HÖLLDOBLER & U. MASCHWITZ. 1998. Nesting and food resources of syntopic species of the ant genus *Polyrhachis* (Hymenoptera, Formicidae) in West-Malaysia. *Insectes Sociaux* 45: 411–425.
- LIN, N. & C. D. MICHENER. 1972. Evolution of sociality in insects. *Q. Rev. Biol.* 47: 131–159.
- LINSENMAIR, K. E. 1990. Tropische Biodiversität: Befunde und offene Probleme. *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell.* 83: 245–261.
- LOCKEY, K. H. 1988. Lipids of the insect cuticle: Origin, composition and function. *Comp. Biochem. Physiol.* 89B: 595–645.
- LOHER, H. 1910. New or noteworthy plants. *Hoya darwinii*. *The Gardeners Chronicle* 47, 3 rd. Series: 66.
- LONGINO, J. T. 1986. Ants provide substrate for epiphytes. *Selbyana* 9: 100–103.
- LONGINO, J. T. 1996. Taxonomic characterization of some live-stem inhabiting *Azteca* (Hymenoptera: Formicidae) in Costa Rica, with special reference to the ants of *Cordia* (Boraginaceae) and *Triplaris* (Polygonaceae). *J. Hym. Res.* 5: 131–156.
- LONGINO, J. T. & N. M. NADKARNI. 1990. A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a neotropical montane forest. *Psyche* 97: 81–94.

- LÜSCHER, M. 1955. Der Sauerstoffverbrauch bei Termiten und die Ventilation des Nestes bei *Macrotermes natalensis* (Haviland). *Acta Tropica* 12: 289–307.
- LÜSCHER, M. 1956. Die Lüftererneuerung im Nest der Termiten *Macrotermes natalensis* (Haviland). *Insectes Sociaux* 3: 273–276.
- LÜSCHER, M. 1961. Air-conditioned termite nests. *Scient. Am.* 205: 138–145.
- MABELIS, A. A. 1979. Wood ant wars: the relationship between aggression and predation in the red wood ant (*Formica polyctena* Forst.). *Neth. J. Zool.* 29: 451–620.
- MACDONALD, J. 1977. Comparative and adaptive aspects of Vespinae nest construction. S. 169–172. *Proceedings of Intern. Union for study of social insects*. Wageningen, Netherlands.
- MACDONALD, J. F., R. D. AKRE & W. B. HILL. 1975. Locations and structure of nests of *Vespula atropilosa* and *V. pensylvanica* (Hymenoptera: Vespidae). *Melandria* 18: 1–66.
- MACHADO, V. L. L. 1980. Plants which supply „hair“ material for nest building of *Protopolybia sedula* (Saussure 1854). S. 189–192. In: P. JAISSON, ed. *Social Insects in the Tropics. Proceedings of the First International Symposium organized by the I.U.S.S.I. and the Sociedad Mexicana de Entomologia*. Université Paris-Nord, Cocoyoc, Morelos, Mexico.
- MACKAY, W. P. 1993. A review of the New World ants of the Genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 22: 1–148.
- MADISON, M. 1979. Additional observations on ant-gardens in Amazonas. *Selbyana* 5: 107–115.
- MÄGDEFRAU, K., W. FREY, H. HURKA & F. OBERWINKLER. 1977. *Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen*. Fischer-Verlag, Stuttgart. 233 S.
- MAIWALD, M. 1997. *Nistressourcen von sechs ausgewählten syntopen Polyrhachis-Arten im südostasiatischen Regenwald*. Diplomarbeit am Fachbereich Biologie, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main (unveröffentlicht). 121 S.
- MAJER, J. D. 1972. The ant mosaic in Ghana cocoa farms. *Bull. Entomol. Res.* 62: 151–160.
- MAJER, J. D. 1976. The ant mosaic in Ghana cocoa farms: further structural considerations. *J. Appl. Ecol.* 13: 145–155.
- MAJER, J. D. 1990. The abundance and diversity of arboreal ants in northern Australia. *Biotropica* 22 (2): 191–199.
- MALKMUS, R. 1988. Wanderungen im Mount Kinabalu-Nationalpark/Nordborneo. *Natur und Museum* 118 (6): 161–181.
- MALYSHEV, S. I. 1968. *Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution*. Methuen, London. 319 S.
- MANOKARAN, N., J. V. LAFRANKIE, K. M. KOCHUMMEN, E. S. QUAH, J. E. KLAHN, P. S. ASHTON & S. P. HUBBELL. 1992. *Stand table and distribution of species in the 50-ha research plot at Pasoh Forest Reserve*. Forest Research Institute Malaysia (FRIM), Kepong (Malaysia). 454 S.
- MARTIN, J. S. & M. M. MARTIN. 1970. The presence of protease activity in the rectal fluid of attine ants. *J. Insect Physiol.* 16: 227–232.
- MARTIN, M. M., N. D. BOYD, M. J. GIESELMANN & R. G. SILVER. 1975. Activity of faecal fluid of a leaf-cutting ant toward plant cell wall polysaccharides. *J. Insect Physiol.* 21: 1887–1892.
- MARTIN, M. M., G. M. J. & J. S. MARTIN. 1973. Rectal enzymes of Attine ants. Alpha-amylase and chitinase. *J. Insect Physiol.* 19: 1409–1416.
- MARTIN, S. J. 1993. Weight changes in adult hornets, *Vespa affinis* (Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Sociaux* 40: 363–368.
- MARTIUS, C. 1994. Termite nests as structural elements of the Amazon floodplain forest. *Andrias* 13: 137–150.
- MASCHWITZ, U. 1974. Vergleichende Untersuchungen zur Funktion der Ameisenmetathorakdrüse. *Oecologia* 16: 303–310.
- MASCHWITZ, U. 1990a. Der eine lebt vom anderen – Lebensgemeinschaften von Ameisen. *Forschung - Mitteilungen der DFG* 2/90: 16–19.
- MASCHWITZ, U. 1990b. Partnerschaften im tropischen Regenwald – Die Lebensgemeinschaften von Ameisen. *Universitas* 11: 1091–1096.
- MASCHWITZ, U. 1992. Gemeinsamkeit macht stark. Symbiose als Erfolgsstrategie tropischer Ameisen. *Natur und Museum* 122: 223–234.
- MASCHWITZ, U. & W. H. O. DOROW. 1993. Nesttarnung bei tropischen Ameisen. *Naturwissenschaftliche Rundschau* 46 (6): 237–239.

- MASCHWITZ, U., W. H. O. DOROW & T. BOTZ. 1990. Chemical composition of the nest walls and nesting behavior of *Ropalidia (Icarielia) opifex* van der Vecht, 1962 (Hymenoptera: Vespidae), a Southeast Asian social wasp with translucent nests. *Journal of Natural History* 24: 1311–1319.
- MASCHWITZ, U., W. H. O. DOROW, A. BUSCHINGER & G. KALYTITA. 2000. Social parasitism involving ants of different subfamilies: *Polyrhachis lama* (Formicinae) an obligatory inquiline of *Diacamma* sp. (Ponerinae) in Java. *Insectes Sociaux* 47: 27–35.
- MASCHWITZ, U., K. DUMPERT, T. BOTZ & W. ROHE. 1991. A silk-weaving dolichoderine ant in a Malaysian rain forest. *Insectes Sociaux* 38: 307–316.
- MASCHWITZ, U., K. DUMPERT & G. SCHMIDT. 1985. Silk pavilions of two *Camponotus (Karavaieva)* species from Malaysia: description of a new nesting type in ants (Formicidae: Formicinae). *Z. Tierpsychol.* 69: 237–249.
- MASCHWITZ, U., K. DUMPERT & K. R. TUCK. 1986. Ants feeding on anal exudate from tortricid larvae: a new type of trophobiosis. *J. Nat. Hist.* 20: 1041–1050.
- MASCHWITZ, U., B. FIALA, Y. F. LEE, V. K. CHEY & F. L. TAN. 1989a. New and little-known myrmecophytic associations from Bornean rain forests. *Malayan Nature Journal* 43: 106–115.
- MASCHWITZ, U. & K. FIEDLER. 1988. Koexistenz, Symbiose, Parasitismus: Erfolgsstrategien der Bläulinge. *Spektrum der Wissenschaft* 1988: 56–66.
- MASCHWITZ, U. & H. HÄNEL. 1985. The migrating herdsman *Dolichoderus (Diabolus) cuspidatus*: an ant with a novel mode of life. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 171–184.
- MASCHWITZ, U. & H. HÄNEL. 1986. *Dolichoderus cuspidatus*: the first nomadic ant. *Nature Malaysiana* 11 (1): 18–23.
- MASCHWITZ, U. & H. HÄNEL. 1988. Biology of the Southeast Asian nocturnal wasp, *Provespa anomala* (Hymenoptera: Vespidae). *Entomologia Generalis* 14 (1): 47–52.
- MASCHWITZ, U. & B. HÖLLDOBLER. 1970. Der Kartonnestbau bei *Lasius fuliginosus* Latr. (Hym. Formicidae). *Z. vergl. Physiologie* 66: 176–189.
- MASCHWITZ, U., K. KOOB & H. SCHILDKNECHT. 1970. Ein Beitrag zur Funktion der Metathorakaldrüse der Ameisen. *J. Insect Physiol.* 16: 387–404.
- MASCHWITZ, U., J. MOOG & A. WEISSFLOG. 1998. Ressourcennutzung arborikoler Ameisengemeinschaften in Südostasien: Diversitätserhaltende Mechanismen. S. 42. In: H. DALITZ, M. HAVERKAMP & S. W. BRECKLE, eds. *Abstracts zum DFG-Abschlußsymposium „Mechanismen der Aufrechterhaltung tropischer Diversität“*. Abteilung Ökologie, Universität Bielefeld, Bielefeld, Germany.
- MASCHWITZ, U., W. A. NÄSSIG, K. DUMPERT & K. FIEDLER. 1988. Larval carnivory and myrmecoxeny, and imaginal myrmecophily in Miletine Lycaenids (Lepidoptera, Lycaenidae) on the Malay Peninsula. *Tyô to Ga* 39: 167–181.
- MASCHWITZ, U., S. STEGHAUS-KOVAC, R. GAUBE & H. HÄNEL. 1989b. A South East Asian ponerine ant of the genus *Leptogenys* (Hym., Form.) with army ant life habits. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 24: 305–316.
- MATSUURA, M. 1971. Nesting sites of the Japanese *Vespa* species (Hymenoptera, Vespidae). *Kontyû* 39: 43–54.
- MATSUURA, M. 1991. *Vespa* and *Provespa*. S. 232–262. In: G. K. ROSS & R. W. MATTHEWS, eds. *The social biology of wasps*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London.
- MATSUURA, M. & S. YAMANE. 1990. *Biology of the Vespine wasps*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 323 S.
- MATTES, M., J. MOOG, M. WERNER, B. FIALA, J. NAIS & U. MASCHWITZ. 1998. The rattan palm *Korthalsia robusta* Bl. and its ant and aphid partners: studies of a myrmecophytic association in the Gunung Kinabalu National Park. *Sabah Parks Nature Journal* 1: 47–60.
- MATTHEWS, R. W. 1991. Evolution of social behavior in sphecid wasps. S. 570–602. In: G. K. ROSS & R. W. MATTHEWS, eds. *The social biology of wasps*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London.
- MAY, R. M. 1988. How many species are there on earth? *Science* 241: 1441–1449.
- MAY, R. M. 1990. How many species? *Philosophical Transaction of the Royal Society of London Series B*, 330: 293–304.
- MAYR, G. 1872. Formicidae Borneensis collectae a J. Doria et O. Begcari in territorio Sarawak annis 1865–1867. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale Genova* : 2: 3–25.

- MAYR, G. 1878. Beiträge zur Ameisen-Fauna Asiens. *Verhandl. k. k. Zool. bot. Gesell. Wien* 28: 645–686.
- MCCLURE, H. E. 1978. Some arthropods of the dipterocarp forest canopy of Malaysia. *Malayan Nat. Journal* 32 (1): 31–51.
- MCGOVERN, J. N., R. L. JEANNE & M. J. EFFLAND. 1988. The nature of wasp nest paper. *Tappi* 71: 133–139.
- MELO, G. A. R. 1997. Silk glands in adult sphecid wasps (Hymenoptera, Sphecidae, Pemphredoninae). *J. Hym. Res.* 6: 1–9.
- MENOZZI, C. 1932. Formiche dell'Isola di Nias. *Miscellanea Zoologica Sumatrana* 65: 1–13.
- MICHENER, C. D. 1974. *The social behavior of the bees: a comparative study*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 404 S.
- MILLER, P. R. & M. KOSZTARAB. 1979. Recent advances in the study of scale insects. *Annual Review of Entomology* 24: 1–27.
- MISHRA, S. C. 1991. Chemical composition and digestive enzymes of the nest of *Crematogaster dohrni* Rogenhoferi Mayr (Hymenoptera: Formicidae) and their significance. *J. Anim. Morphol. Physiol.* 38 (1+2): 19–28.
- MIURA, T. & T. MATSUMOTO. 1997. Diet and nest material of the processional termite *Hospitalitermes*, and cohabitation of *Termes* (Isoptera, Termitidae) on Borneo Island. *Insectes Sociaux* 44: 267–275.
- MÖLLER, A. 1893. *Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen*. Jena. 127 S.
- MOOG, J., T. DRUDE & U. MASCHWITZ. 1998. Protective function of the plant-ant *Cladomyrma maschwitzi* to its host, *Crypteronia griffithii*, and the dissolution of the mutualism. *Sociobiology* 31 (1): 105–129.
- MORITZ, M. 1993. Unterstamm Arachnata. S. 64–420. In: H. E. GRUNER, ed. *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*. Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, New York.
- MORRILL, W. L. 1972. Tool using behavior of *Pogonomyrmex badius* (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomol.* 55: 59–60.
- MÜHLENBERG, M. & U. MASCHWITZ. 1973. *Oecophylla smaragdina* (Formicidae). Nestbau und Brückenbildung, Trophobie (Freilandaufnahmen). Film E 1936. Encyclopaedia Cinematographica, Göttingen.
- MUKERJI, D. D. 1930. Report on a collection of ants in the Indian Museum, Calcutta. *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.* 34 (1): 149–163.
- MUKERJI, D. D. 1932. Nests of ants. *Zool. Anz.* 97 (11/12): 301–306.
- MÜLLER, E. & W. LOEFFLER. 1992. *Mykologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York. 379 S.
- MÜLLER, W. & G. VOGEL. 1974. *dtv-Atlas zur Baukunst*. Deutscher Taschenbuch Verlag, München. 600 S.
- MURAKAMI, T., S. HIGASHI & D. WINDSOR. 2000. Mating frequency, colony size, polyethism and sex ratio in fungus-growing ants (Attini). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 276–284.
- NAUMANN, M. G. 1968. A revision of the genus *Brachygastra* (Hymenoptera: Vespidae). *Univ. Kansas Sci. Bull.* 47: 929–1003.
- NAUMER, H. & W. HELLER. 1990. *Untersuchungsmethoden in der Chemie: Einführung in die moderne Analytik*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York. 387 S.
- NG, F. S. P. 1988. Forest tree biology. S. 102–125. In: E. O. CRANBROOK, ed. *Key Environments Malaysia*. Pergamon Press, Oxford.
- NICKOL, M. 1993. *Tococa guianensis*. Zur Biologie einer neotropischen Ameisenpflanze. *Der Palmengarten* 93 (1): 18–23.
- NICOLAS, G. & D. SILLANDS. 1989. Immediate and latent effects of carbon dioxide on insects. *Annu. Rev. Entomol.* 34: 97–116.
- NIEUWOLT, S. 1969. Klimageographie der malaiischen Halbinseln. *Mainzer Geograph. Studien* 2: 152.
- NIXON, G. E. J. 1951. The association of ants with aphids and coccids. Commonwealth Inst. Entom., London. 36 S.
- NOIROT, C. 1970a. The digestive system. S. 49–88. In: K. KRISHNA & F. M. WEESNER, eds. *Biology of termites*. Academic Press, New York and London.
- NOIROT, C. 1970b. The nests of termites. S. 73–125. In: K. KRISHNA & F. M. WEESNER, eds. *Biology of termites*. Academic Press, New York and London.

- NOIROT, C. 1977. Nest construction and phylogeny in termites. *Proceedings of Intern. Union for study of social insects*. Wageningen, Netherlands: 177–180.
- NULTSCH, W. & A. GRAHLE. 1983. *Mikroskopisch-Botanisches Praktikum*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. 207 S.
- O'DONNELL, S. & R. L. JEANNE. 1990. Notes on an army ant (*Eciton burchelli*) raid on a social wasp colony (*Agelaia yepocapa*) in Costa Rica. *J. Trop. Ecol.* 6: 507–509.
- O'DOWD, D. J. & R. W. PEMBERTON. 1994. Leaf domatia in Korean plants: floristics, frequency, and biogeography. *Vegetatio* 14: 137–148.
- O'DOWD, D. J. & R. W. PEMBERTON. 1998. Leaf domatia and foliar mite abundance in broadleaf deciduous forest of North Asia. *American Journal of Botany* 85 (1): 70–78.
- O'DOWD, D. J. & M. F. WILLSON. 1991. Associations between mites and leaf domatia. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 179–182.
- OFER, J. 1970. *Polyrhachis simplex*, the weaver ant of Israel. *Insectes Soc.* 17: 49–82.
- OHGUSHI, R., S. F. SAKAGAMI, S. YAMANE & N. D. ABBAS. 1983. Nest architecture and related notes of Stenogastrinae wasps in the province of Sumatra Barat, Indonesia (Hymenoptera, Vespidae). *Sci. Rep. Kanazawa Univ.* 28 (1): 27–58.
- OLIVEIRA, P. S. & C. R. F. BRANDÃO. 1991. The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. S. 198–212. In: C. R. HUXLEY & D. F. CUTLER, eds. *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- ORIVEL, J., A. DEJEAN & C. ERRARD. 1998. Active role of two ponerine ants in the elaboration of ant gardens. *Biotropica* 30 (3): 487–491.
- ORIVEL, J., C. ERRARD & A. DEJEAN. 1996. La parabiose dans les jardins de fourmis. *Actes Coll. Insectes Sociaux* 10: 11–20.
- ORIVEL, J., C. ERRARD & A. DEJEAN. 1997. Ant gardens: interspecific recognition in parabiocotic ant species. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 87–93.
- PAGDEN, H. T. 1958. Some Malayan social wasps. *Malayan Nat. J.* 12: 131–148.
- PAGE, D. C. 1960. Faser-zu-Faserbindungen Teil 1 – Eine Methode ihrer direkten Beobachtung. *Pap. Technol.* 1: 165–169.
- PAVAN, M. 1963. Données chimiques et biologiques sur les secretions des Formicidae et Aphidae. *Symp. Genet. Biol. It.* 12: 19–37.
- PAYNE, J., G. CUBITT & V. BAUER. 1994. *Tiere und Pflanzen der Inselwelt*. Naturbuch-Verlag, Augsburg. 208 S.
- PEETERS, C. & A. ANDERSEN. 1989. Cooperation between dealate queens during colony foundation in the green ant, *Oecophylla smaragdina*. *Psyche* 96: 39–44.
- PERRY, D. R. 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10: 155–177.
- PETERS, H. M. 1983. Struktur und Herstellung der Fangfäden cribellater Spinnen (Arachnida: Araneae). *Verh. Naturw. Ver. Hamburg* 26: 241–253.
- PETERS, W. 1999. Integument. S. 1–52. In: K. DETTNER & W. PETERS, eds. *Lehrbuch der Entomologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm.
- PETRINI, O. 1991. Fungal endophytes of tree leaves. S. 179–197. In: J. H. ANDREWS & S. S. HIRANO, eds. *Microbiol. Ecology of Leaves*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- PFEIFFER, M. 1996. *Sozialstruktur und Verhaltensökologie von Riesenameisen Camponotus gigas Latreille 1802 im Regenwald Malaysias auf Borneo*. Dissertation am Fachbereich Biologie, Bayerische Julius Maximilians Universität, Würzburg. 191 S.
- PHLEPS, H. 1962. *Deutsche Fachwerkbauten*. K. R. Langewiesche, Königstein im Taunus. 112 S.
- PIERCE, N. E. 1987. The evolution and biogeography of association between Lycaenid butterflies and ants. S. 89–116. In: P. H. HARVEY & L. PARTRIDGE, eds. *Oxford surveys in evolutionary biology*. Oxford University Press, New York.
- PONTIN, A. J. 1958. A preliminary note on the eating of aphids by ants of the genus *Lasius* (Hym., Formicidae). *Entomol. Mon. Mag.* 94: 9–11.
- PORTER, S. D. & C. D. JORGENSEN. 1990. Psammophores: do harvester ants (Hymenoptera: Formicidae) use these pouches to transport seeds? *J. Kansas Entomol. Soc.* 63: 138–149.
- POST, D. C. & R. L. JEANNE. 1981. Colony defense against ants by *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae) in Wisconsin. *J. Kansas Entomol. Soc.* 54: 599–615.

- POST, D. C., M. A. MOHAMED, H. C. COPPEL & R. L. JEANNE. 1984. Identification of ant repellent allomone produced by social wasp *Polistes fuscatus* (Hymenoptera: Vespidae). *J. Chem. Ecol.* 10: 1799–1807.
- PRANCE, G. T. 1973. Gesneriads in the ant gardens of the Amazon. *Gloxinian* 23: 27–28.
- PRANCE, G. T. 1992. Ant assoziation with *Parinari excelsa* (Chrysobalanaceae) in Marajó, Brazil. *Biotropica (Notes)* 24 (1): 102–104.
- PRINS, A. J. 1978. Hymenoptera. S. 823–875. In: M. J. A. WERGER, ed. *Biogeography and ecology of southern Africa*. Junk, The Hague.
- PRINS, A. J., Y. BEN-DOV & D. J. RUST. 1975. A new observation on the association between ants (Hymenoptera: Formicidae) and armoured scale insects (Homoptera: Diaspididae). *J. Entomol. Soc. South. Afr.* 38: 211–216.
- QUINLAN, R. J. & J. M. CHERRETT. 1979. The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). *Ecol. Entomol.* 4: 151–160.
- QURESHI, M. Y. & N. AHMAD. 1978. A study of the mud dauber nest (Hymenoptera). *Pakistan J. Sci.* 30: 79–83.
- RAPP, S. 1984. *Untersuchungen zur Biologie einer malaiischen Weberameise (Polyrhachis spec.)*. Diplomarbeit am Fachbereich Biologie, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main (unveröffentlicht). 83 S.
- RAVEN, P. H., R. F. EVERT & H. CURTIS. 1985. *Biologie der Pflanzen*. de Gruyter, Berlin, New York. S.
- REED, H. C. & R. D. AKRE. 1983. Comparative colony behavior of the forest yellowjacket, *Vespula acadica* (Sladen) (Hymenoptera: Vespidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 56: 581–606.
- REEVE, H. K. 1991. *Polistes*. S. 99–148. In: G. K. ROSS & R. W. MATTHEWS, eds. *The social biology of wasps*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London.
- RETTENMEYER, C. W. 1963. Behavioral studies of army ants. *The University of Kansas Science Bulletin* 44 (9): 281–465.
- RICHARDS, O. W. 1977. Hymenoptera. Introduction and key to families. S. 1–100. In: *Handbooks for the identification of British Insects*, London.
- RICHARDS, O. W. 1978. *The social wasps of the Americas excluding the Vespinae*. British Museum (Natural History), London. 588 S.
- RICHARDS, O. W. & M. J. RICHARDS. 1951. Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). *Trans. R. Entomol. Soc. London* 102: 1–170.
- RICHARDS, P. W. 1983. The three-dimensional structure of tropical rain forest. S. 3–10. In: S. L. SUTTON, T. C. WHITMORE & A. C. CHADWICK, eds. *Tropical Rain Forest: Ecology and Management; special publication of the British Ecological Society*. Blackwell Scientific Publ., London.
- RINTZ, R. E. 1978. The Peninsular Malaysian species of *Hoya* (Asclepiadaceae). *Malayan Nat. Journal* 30 (3/4): 467–522.
- RINTZ, R. E. 1980. The Peninsular Malayan species of *Dischidia* (Asclepiadaceae). *Blumea* 26 (1): 81–126.
- RISEBROW, A. & A. F. G. DIXON. 1987. Nutritional ecology of phloem-feeding insects. S. 421–448. In: F. J. SLANSKY & J. G. RODRIGUEZ, eds. *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*. John Wiley & Sons, New York.
- RODA, A., J. NYROP, M. DICKE & G. ENGLISH-LOEB. 2000. Trichomes and spider-mite webbing protect predatory mite eggs from intraguild predation. *Oecologia* 125 (3): 428–435.
- ROELAND, J. C. 1986. Les Jardins de Fourmis: Aspectes biologiques et écologiques. Université de Paris. S. 44.
- ROHE, W. 1989. Nest building by ants of the genus *Dolichoderus*. *Nature Malaysiana* 15 (1): 26–31.
- ROHE, W. 1991. *Systematik und Biologie westmalayischer Dolichoderus-Arten (Hymenoptera, Formicidae)*. Dissertation, Johannes Gutenberg Universität, Mainz. 140 S.
- ROOM, P. M. 1971. The relative distributions of ant species in Ghana's cocoa farms. *J. Anim. Ecol.* 40: 735–751.
- ROOM, P. M. 1975. Relative distributions of ant species in cocoa plantations in Papua New Guinea. *J. Appl. Ecol.* 12: 47–61.

- ROONWAL, M. L. 1954. On the structure and population of the nest of the common Indian tree ant *Crematogaster dohrni rogenhoferi* Mayr (Hymenoptera, Formicoidea). *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.* 52 (2,3): 354–364.
- ROSCISZEWSKI, K. 1995. *Die Ameisenfauna eines tropischen Tieflandregenwaldes in Südostasien: Eine faunistisch-ökologische Bestandsaufnahme*. Dissertation am Fachbereich Biologie, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main. 184 S.
- RÖSELER, P. F. 1991. Reproductive competition during colony establishment. S. 309–335. In: G. K. ROSS & R. W. MATTHEWS, eds. *The social biology of wasps*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London.
- ROSENGREN, R. & L. SUNDSTRÖM. 1991. The interaction between red wood ants, *Cinaria* aphids, and pines. A ghost of mutualism palt? S. 80–91. In: C. R. HUXLEY & D. F. CUTTLER, eds. *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- ROTHNEY, G. A. J. 1895. Notes on Indian ants. *Trans. Ent. Soc. Lond.* : 195–211.
- RUDALL, K. M. & W. KENCHINGTON. 1971. Arthropod silks: the problem of fibrous proteins in animal tissues. *Annu. Rev. Entomol.* 16: 73–96.
- RUST, J. & N. MOLLER ANDERSEN. 1999. Giant ants from the Paleocene of Denmark with a discussion of the fossil history and early evolution of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 125: 331–348.
- RYDHOLM, S. 1965. *Pulping Process*. Interscience Publishers, New York. 1269 S.
- SAKAGAMI, S. F. 1982. Stingless bees. S. 362–423. In: H. R. HERMANN, ed. *Social Insects*. Academic Press, New York.
- SAKAGAMI, S. F. & K. YOSHIKAWA. 1968. A new ethospecies of *Stenogaster* wasps from Sarawak, with a comment on the value of ethological characters in animal taxonomy. *Annot. Zool. Jpn.* 41: 77–84.
- SÄNDIG, J. 1971. *Handbuch der Papier- und Pappfabrikation (Vol. II)*. Martin Sändig, Verlagsabteilung T+W, Niederwalluf.
- SANDS, W. A. 1960. The initiation of fungus comb construction in laboratory colonies of *Ancistrotermes guineensis* (Silvestri). *Insectes Sociaux* 7: 251–259.
- SANDS, W. A. 1969. The association of termites and fungi. S. 495–524. In: K. W. KRISHNA, F. M. WEESNER, ed. *Biology of Termites*. Academic Press, New York and London.
- SANTSCHI, F. 1909. Sur la signification de la barbe des fourmis arénicoles. *Rev. Suisse Zool.* 17: 449–458.
- SAUSSURE, H. D. 1853–1858. *Etudes sur la famille des vespides. 2. Monographie des guêpes sociales, ou de la tribu des vespiens*. Masson, Paris. S.
- SHELLERICH-KAADEN, A. 2001. *Ameisengemeinschaften südostasiatischer Baumbambusse: Bestandsaufnahme der Artendiversität, Ressourcennutzung und Besiedlungsdynamik*. Dissertation am Fachbereich Biologie, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main. 265 S.
- SHELLERICH-KAADEN, A. L., W. H. O. DOROW, C. LIEFKE, R. W. KLEIN & U. MASCHWITZ. 1997. Biology of *Polyrhachis schellerichae*, a specialized bamboo-dwelling ant species from the Malay Peninsula (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). *Senckenbergiana biologica* 77: 77–87.
- SCHLECHTER, R. & O. WARBURG. 1906/1907. Asclepiadaceae novae Asiae australis et orientalis. II. S. 339–347. In: F. FEDDE, ed. *Repertorium novarum specierum regni vegetabilis*. Commissions-Verlag, Gebrüder Borntraeger, Berlin-Wilmersdorf.
- SCHNEIRLA, T. C. 1971. *Army ants: a study in social organization*. W. H. Freeman, San Francisco. 349 S.
- SCHOT, A. M. 1995. A synopsis of taxonomic changes in *Aporosa* Blume (Euphorbiaceae). *Blumea* 40: 449–460.
- SCHREMMER, F. 1978. Das Baumrinden-Nest der neotropischen Faltenwespe *Nectarinella championi*, umgeben von einem Leimring als Ameisen-Abwehr (Hymenoptera: Vespidae). *Entomol. Ger.* 3 (4): 344–355.
- SCHREMMER, F. 1979a. Das Nest der neotropischen Weberameise *Camponotus (Myrmobrachys) senex* Smith (Hymenoptera, Formicidae). *Zool. Anz.* 5: 273–282.
- SCHREMMER, F. 1979b. Die nahezu unbekannte neotropische Weberameise *Camponotus (Myrmobrachys) senex* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol. Gen.* 5: 363–378.

- SCHREMMER, F. 1984. Untersuchungen und Beobachtungen zur Ökoethologie der Pflanzenameise *Pseudomyrmex triplarinus*, welche die Ameisenbäume der Gattung *Triplaris* bewohnt. *Zool. Jahrb., Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere* 111: 385–410.
- SCHREMMER, F., L. MÄRZ & P. SIMONSBERGER. 1985. Chitin im Speichel der Papierwespen (Soziale Faltenwespen, Vespidae): Biologie, Chemismus, Feinstruktur. *Mikroskopie* 42: 52–56.
- SCHULTZ, T. R. & R. MEIER. 1995. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Syst. Entomol.* 20: 337–370.
- SCHWERDTFEGGER, F. 1978. *Lehrbuch der Tierökologie*. Parey, Hamburg und Berlin. 383 S.
- SEFER, E. 1957. A formiga *Dolichoderus mucronifer* Roger. *Norte Agronômico* 3 (3): 55–57.
- SEIBERT, T. F. 1992. Mutualistic interactions of the aphid *Lachnus allegheniensis* (Homoptera: Aphididae) and its tending ant *Formica obscuripes* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 173–178.
- SEIDEL, C. 1994. *Untersuchungen zur Assoziation von Camponotus mistura Fr. Smith (Formicidae: Formicinae) und Crematogaster sp. (Formicidae: Myrmicinae) in West-Malaysia*. Diplomarbeit am Fachbereich Biologie, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main (unveröffentlicht). 91 S.
- SEIDEL, J. L., W. W. EPSTEIN & D. W. DAVIDSON. 1990. Neotropical ant gardens. I. Chemical constituents. *J. Chem. Ecol.* 16 (6): 1791–1816.
- SEIFERT, B. 1996. *Ameisen: beobachten, bestimmen*. Naturbuch-Verl., Augsburg. 352 S.
- SINGER, T. L. & K. E. ESPELIE. 1997. Exposure to nest paper hydrocarbons is important for nest recognition by a social wasp, *Polistes metricus* Say (Hymenoptera, Vespidae). *Insectes Sociaux* 44: 245–254.
- SINGER, T. L. & K. E. ESPELIE. 1998. Nest and nestmate recognition by a fungus-growing ant, *Apterostigma collare* Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology* 104: 929–939.
- SINGER, T. L., K. E. ESPELIE & D. S. HIMMELSBACH. 1992. Ultrastructural and chemical examination of paper and pedicel from laboratory and field nests of social wasp *Polistes metricus* Say. *J. Chem. Ecol.* 18: 77–86.
- SKAIFE, S. H. 1961. *The study of ants*. Longmans, Green, London. 178 S.
- SMITH, A. J. 1982. *Bryophyte ecology*. Chapman & Hall, London. 511 S.
- SOULIE, J. 1961. Les nids et le comportement nidificateur des fourmis du genre *Crematogaster* d'Europe, d'Afrique du Nord et d'Asie du Sud-Est. *Insectes Sociaux* 8: 213–297.
- SPANGLER, H. G. & C. W. RETTENMEYER. 1966. The function of the ammochaetae or psammophores of harvester ants, *Pogonomyrmex* spp. *J. Kansas Entomol. Soc.* 39: 739–745.
- SPRADBERY, J. P. 1975. The biology of *Stenogaster concinna* van der Vecht, with comments on the phylogeny of Stenogastrinae (Hymenoptera: Vespidae). *J. Aust. Entomol. Soc.* 14: 309–318.
- SPRADBERY, J. P. 1989. The nesting of *Anischnogaster iridipennis* (Smith) (Hymenoptera: Vespidae) in New Guinea. *J. Aust. Entomol. Soc.* 28: 225–228.
- SPRADBERY, J. P. 1973. *Wasps. An account of the biology and natural history of social and solitary wasps*. Packard Publishing Ltd., Chichester. 408 S.
- STÄGER, R. 1935. Zur Lebensweise der kleinen Ameisenarten *Crematogaster sordidula* und *Plagiolepis pygmaea*. *Entomol. Anz.* 15: 56–58.
- STARR, C. K. 1991. The nest as the locus of social life. S. 520–539. In: G. K. Ross & M. R. W., eds. *The social biology of wasps*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London.
- STEEGE, H. T. & J. H. C. CORNELISSEN. 1989. Distribution and ecology of vascular epiphytes in lowland rain forest of Guyana. *Biotropica* 21 (4): 331–339.
- STEP, E. 1924. *Go to the ant; a popular account of the natural history of ants in all countries*. Hutchinson & Co, London. 267 S.
- STORK, N. E. 1987. Arthropod faunal similarity of Bornean rain forest trees. *Ecological Entomology* 12: 219–226.
- STORK, N. E. 1988. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 321–337.
- STORK, N. E. 1991. The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rain forest trees. *Journal of Tropical Ecology* 7: 161–180.

- STORK, N. E. & M. J. D. BRENDELL. 1990. Variation in the insect fauna of Sulawesi trees with season, altitude and forest type. S. 173–190. In: W. J. KNIGHT & J. D. HOLLOWAY, eds. *Insects and the rain forest of South East Asia (Wallacea)*. The Royal Entomological Society of London.
- STRASBURGER, E. 1978. *Lehrbuch der Botanik*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 1078 S.
- STRICKLAND, A. H. 1950. The entomology of swollen shoot of cacao. I. The insect species involved with notes on their biology. *Bull. Entomol. Research* 41: 725–748.
- STRICKLAND, A. H. 1951. The entomology of swollen shoot of cacao II. - The bionomics and ecology of the species involved. *Bull. Entomol. Research* 42: 65–103.
- STUART, A. M. 1969. Social behavior and communication. S. 193–232. In: K. KRISHNA & F. M. WEESNER, eds. *Biology of Termites*. Academic Press, New York.
- SUDD, J. H. 1967. *An introduction to the behavior of ants*. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 200 S.
- SUDD, J. H. 1969. The excavation of soil by ants. *Z. Tierpsychol.* 26: 257–276.
- SUDD, J. H. 1977. Nest construction in ants. *Proceedings of Intern. Union for study of social insects*. Wageningen, Netherlands : 173–176.
- SUDD, J. H. 1982. Ants: foraging, nesting, brood behavior, and polyethism. S. 107–155. In: H. R. HERMANN, ed. *Social insects*. Academic Press, New York.
- SUDD, J. H. & N. R. FRANKS. 1987. *The behavioural ecology of ants*. Chapman & Hall, New York. 206 S.
- SWAIN, R. B. 1980. Trophic competition among parabiotic ants. *Insectes Sociaux* 27 (4): 377–390.
- SYKES, W. H. 1835. Descriptions of new species of Indian ants. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* 1: 99–107.
- TAYLOR, R. W. 1978. *Nothomyrmecia macrops*: a living-fossil ant rediscovered. *Science* 201: 979–985.
- THORNE, B. L. 1997. Evolution in termites. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 27–54.
- THORNE, B. L., M. S. COLLINS & K. A. BJORNDAL. 1996. Architecture and nutrient analysis of arboreal carton nests of two neotropical *Nasutitermes* species (Isoptera: Termitidae), with notes on embedded nodules. *Florida Entomologist* 79 (1): 27–37.
- TISCHLER, W. 1976. *Einführung in die Ökologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York. 307 S.
- TJIA, H. D. 1980. The Sunda Shelf, Southeast Asia. *Zeitschrift für Geomorphologie N. F.* 24 (4): 405–427.
- TOBIN, J. E. 1991. A neotropical rainforest canopy, ant community: some ecological considerations. S. 536–538. In: C. R. HUXLEY & D. F. CUTLER, eds. *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- TOBIN, J. E. 1995. Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. S. 129–147. In: M. D. LOWMAN & N. M. NADKARNI, eds. *Forest canopies*. Academic Press, London.
- TRESEDER, K. K., D. W. DAVIDSON & J. R. EHLERINGER. 1995. Absorption of ant-provided carbon dioxide and nitrogen by a tropical epiphyte. *Nature* 375: 137–139.
- TROBAS, K. 1982. *ABC des Papiers. Die Kunst, Papier zu machen*. Akademische Druck u. Verlagsanstalt, Graz. 212 S.
- TRYON, A. F. 1985. Spores of myrmecophytic ferns. *Proc. R. Soc. Edinb.* 86B: 105–110.
- TSUJI, K., T. FURUKAWA, K. KINOMURA, H. TAKAMINE & K. YAMAUCHI. 1991. The caste system of the dolichoderine ant *Technomyrmex albipes* (Hymenoptera: Formicidae) morphological description of queens, workers and reproductively active intercastes. *Insect. Soc.* 38: 413–422.
- TURILLAZZI, S. 1981. Ant guards on nest of *Parischnogaster nigricans serrei* (Du Buysson) (Stenogastrinae). *Monitore Zool. Ital. (N. S.)* 15: 1–7.
- TURILLAZZI, S. 1986. Distinguishing features of the social behavior of stenogastrine wasps. S. 161. J. EDER & H. REMBOLD, eds. *Proc. 10th Int. Congr. IUSSI*, München.
- TURILLAZZI, S. 1991. The Stenogastrinae. S. 74–98. In: G. K. ROSS & R. W. MATTHEWS, eds. *The social biology of wasps*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London.
- ULE, E. 1901. Ameisengärten im Amazonasgebiet. *Englers Botanische Jahrbücher* 30, Beiblatt 68: 45–52.
- ULE, E. 1904. In und mit Pflanzen lebende Ameisen aus dem Amazonas-Gebiet und aus Peru. *Zoologische Jahrbücher Abt. für Systematik* 20: 677–707.

- ULE, E. 1905. Wechselbeziehungen zwischen Ameisen und Pflanzen. *Flora* 94: 491–497.
- ULE, E. 1906a. Ameisenpflanzen. *Eng. Bot. Jahrb.* 37: 335–352.
- ULE, E. 1906b. Eigentümliche mit Pflanzen durchwachsene Ameisennester am Amazonenstrom. *Naturwiss. Wochenschr.* 21: 145–150.
- VANDERPLANK, F. L. 1960. The bionomics and ecology of the red tree ant, *Oecophylla* sp., and its relationship to the coconut bug *Pseudothraupis wayi* Brown (Coreidae). *Journal of Animal Ecology* 29 (1): 15–33.
- VAN LEEUWEN, W. 1913. Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise einiger *Dischidia* Arten. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 27: 65–91.
- VAN LEEUWEN, W. 1929a. Kurze Mitteilung über Ameisen-Epiphyten aus Java. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 47: 90–97.
- VAN LEEUWEN, W. 1929b. Mierenepiphyten I. *Trop. Natuur* 18: 57–65.
- VAN LEEUWEN, W. 1929c. Mierenepiphyten II. *Trop. Natuur* 18: 131–139.
- VECHT, J. V. 1967. Bouwproblemen van socialen wespen. *K. Ned. Akad. Wetens Amsterdam* 76: 59–68.
- VECHT, J. V. 1972. A review of the new genus *Anischnogaster* in the Papuan region (Hymenoptera, Vespidae). *Zool. Meded. (Leiden)* 47: 240–256.
- VECHT, J. V. 1977. Studies of Oriental Stenogastrinae (Hymenoptera, Vespoidea). *Tijdschr. Entomol.* 120: 55–75.
- VIEHMEYER, H. 1915. Ameisen aus Singapore, beobachtet und gesammelt von H. Overbeck, beschrieben von H. Viehmeyer. *Arch. Naturgesch., ser. A (Berlin)* 81: 108–168.
- VIEIRA, R. S. & H. HÖFER. 1994. Prey spectrum of two army ant species in central Amazonia, with special attention on their effect on spider populations. *Andrias* 13: 189–198.
- VILLESEN, P., P. J. GERTSCH, J. FRYDENBERG, U. G. MUELLER & J. J. BOOMSMA. 1999. Evolutionary transition from single to multiple mating in fungus-growing ants. *Mol. Ecol.* 8: 1819–1825.
- VÖLKL, W., J. WOODRING, M. FISCHER, M. W. LORENZ & K. H. HOFMANN. 1999. Ant-aphid mutualisms: the impact of honeydew production and honeydew sugar composition on ant preferences. *Oecologia* 118: 483–491.
- VOLLRATH, F. 1992a. Die Seiden und Netze von Spinnen. *Spektrum der Wissenschaft* 5: 82–89.
- VOLLRATH, F. 1992b. Spider webs and silk. *Sci. Am.* 266: 70–76.
- VOLLRATH, F., W. J. FAIRBROTHER, R. J. P. WILLIAMS, E. K. TILLINGHAST, D. T. BERNSTEIN, K. S. GALLAGHER & M. A. TOWNLEY. 1990. Compounds in the droplets of the orb spider's viscous spiral. *Nature* 345: 526–528.
- WALCHER, W. 1985. *Praktikum der Physik*. B. G. Teubner, Stuttgart. 415 S.
- WALKER, T. G. 1986. The ant-fern, *Lecanopteris mirabilis*. *Kew Bull.* 41: 533–545.
- WALLER, D. A. & J. P. LAFAGE. 1987. Nutritional ecology of termites. S. 487–532. In: F. J. SLANSKY & J. G. RODRIGUEZ, eds. *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*. John Wiley & Sons, New York.
- WARD, P. S. 1991. Phylogenetic analysis of pseudomyrmecine ants associated with domatia-bearing plants. S. 335–352. In: C. R. HUXLEY & D. F. CUTLER, eds. *Ant-plant interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- WASMANN, E. 1891. *Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Ein Beitrag zur Biologie, Psychologie und Entwicklungsgeschichte der Ameisengesellschaften*. Aschendorffsche Buchdruckerei, Münster in Westfalen. 262 S.
- WASMANN, E. 1913. *Lasius emarginatus* Ol.; eine kartonnestbauende Ameise. *Biologisches Zentralblatt* 33: 264–267.
- WAY, M. J. 1953. The relationship between certain ant species with particular reference to biological control of the coreid, *Thraupis* sp. *Bulletin of Entomological Research*. 44: 669–691.
- WAY, M. J. 1954. Studies of the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. *Bulletin of Entomological Research* 45: 93–112.
- WAY, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing homoptera. *Ann. Rev. Entomol.* 8: 307–344.
- WEBER, N. A. 1943a. Parabiosis in neotropical „ant gardens“. *Ecology* 24: 400–404.

- WEBER, N. A. 1943b. The queen of a British Guiana *Eciton* and a new ant garden *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae). *Proc. Entomol. Soc. Washington* 45: 88–91.
- WEBER, N. A. 1944. The tree ants (*Dendromyrmex*) of South and Central America. *Ecology* 25: 117–120.
- WEBER, N. A. 1947. Lower Orinoco River fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae, Attini). *Bol. Entomol. Venez.* 6: 143–161.
- WEBER, N. A. 1956. Treatment of substrate by fungus-growing ants. *Anat. Rec.* 125: 604–605.
- WEBER, N. A. 1957. Fungus-growing ants and their fungi: *Cyphomyrmex costatus*. *Ecology* 38: 480–494.
- WEBER, N. A. 1966. Fungus-growing ants. *Science* 153: 587–604.
- WEBER, N. A. 1972. *Gardening ants, the attines*. Memoirs of the American Philosophical Society, Philadelphia. 146 S.
- WEISSFLOG, A. 1991. *Untersuchungen zur Biologie kartonnestbauender Ameisen in der Baumkronenregion des südostasiatischen Regenwaldes*. Diplomarbeit am Fachbereich Biologie, J. W. Goethe-Universität, Frankfurt am Main (unveröffentlicht). 118 S.
- WEISSFLOG, A., J. MOOG, W. FEDERLE, M. WERNER, R. HASHIM & U. MASCHWITZ. 1999. *Hoya mitrata* Kerr (Asclepiadaceae): a new myrmecotrophic epiphyte from Southeast Asia with a unique multileaved domatium. *Ecotropica* 5: 221–225.
- WEISSFLOG, A., E. STERNHEIM, W. H. O. DOROW, S. BERGHOFF & U. MASCHWITZ. 2000. How to study subterranean army ants: a novel method for locating and monitoring field populations of the South East Asian army ant *Dorylus (Dichthadia) laevigatus* Smith, 1857 (Formicidae, Dorylinae) with observations on their ecology. *Insectes Sociaux* 47 (4): 317–324.
- WENT, F. W. 1940. Soziologie der Epiphyten eines tropischen Urwaldes. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 50: 1–98.
- WENZEL, J. W. 1991. Evolution of nest architecture. S. 74–98. In: G. K. ROSS & R. W. MATTHEWS, eds. *The social biology of wasps*. Comstock Publishing Associates, Ithaca, London.
- WENZEL, J. W. 1998. A generic key to the nests of hornets, yellowjackets, and paper wasps worldwide (Vespidae: Vespinae, Polistinae). *American Museum Novitates* 3224: 1–39.
- WEST, R. 1965. Siegfried Ruhemann and the discovery of Ninhydrin. *Journal of Chemical Education* 42: 386–387.
- WETTERER, J. K., D. S. GRUNER & J. E. LOPEZ. 1998a. Foraging and nesting ecology of *Acromyrmex ostospinosus* (Hymenoptera: Formicidae) in a Costa Rican tropical dry forest. *Florida Entomol.* 81: 61–67.
- WETTERER, J. K., T. R. SCHULTZ & R. MEIER. 1998b. Phylogeny of fungus-growing ants (tribe Attini) based on mtDNA sequence and morphology. *Mol. Phylogen. Evol.* 9: 42–47.
- WHEELER, G. C. & J. WHEELER. 1986. Ten-year supplement to 'ant larvae: review and synthesis'. *Proc. Entomol. Soc. Washington* 88: 684–702.
- WHEELER, W. M. 1906. The habits of the tent-building ant (*Crematogaster lineolata* Say). *Bulletin American Museum of Natural History* 22: 1–18.
- WHEELER, W. M. 1907. On certain modified hairs peculiar to the ants of arid regions. *Biol. Bull.* 13: 185–202.
- WHEELER, W. M. 1910. *Ants, their structure, development and behaviour*. Columbia Univ. Press, New York [Reprint um 1960]. 663 S.
- WHEELER, W. M. 1921. A new case of parabiosis and the 'ant gardens' of British Guiana. *Ecology* 2: 89–103.
- WHEELER, W. M. 1942. Studies of neotropical ant-plants and their ants. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Univ.* 90 (1): 1–262.
- WHEELER, W. M. & J. C. BEQUAERT. 1929. Amazonian myrmecophytes and their ants. *Zoologischer Anzeiger* 82: 10–39.
- WHEELER, W. M. & W. S. CREIGHTON. 1934. A study of the ant genera *Novomessor* and *Veromessor*. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.* 69: 341–387.
- WHITMORE, T. C. 1972. *Tree flora of Malaya*. Longman, Kuala Lumpur. 472 S.
- WHITMORE, T. C. 1984. *Tropical rain forest of the Far East*. Univ. Press, Oxford. 353 S.
- WHITMORE, T. C. 1993. *Tropische Regenwälder – Eine Einführung*. Spektrum Akademischer Verl., Heidelberg. 275 S.

- WHITMORE, T. C. & C. P. BURNHAM. 1975. *Tropical rainforests of the Far East*. Clarendon Press, Oxford. 282 S.
- WHITTEN, A. & J. WHITTEN. 1992. Wild Indonesia – The wildlife and scenery of the Indonesian archipelago. S. 208. New Holland Publ., London.
- WHITTEN, A. S. J. DAMANIK, J. ANWAR & N. HISYAM. 1987. The Ecology of Sumatra. Gadjah Mada Univ. Press, Yogyakarta. 583 S.
- WILKINSON, D. M. 1999. Ants, agriculture and antibiotics. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 459–460.
- WILLIAMS, F. X. 1919. Philippine wasps studies II. Descriptions of new species and life history studies. *Bull. exp. Stn. Hawaii Sug. Plr's Ass. (Ent.)* 14: 19–186.
- WILLMER, P. 1986. Microclimatic effects on insects at the plant surface. S. 283–294. In: B. JUNIPER & T. R. E. SOUTHWOOD, eds. *Insects and the plant surface*. Edward Arnold, London.
- WILSON, E. O. 1959. Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. *Ecology* 40: 437–447.
- WILSON, E. O. 1971. *The insect societies*. Harvard Univ. Press, Cambridge Mass. 548 S.
- WILSON, E. O. 1981. Communal silk-spinning by larvae of *Dendromyrmex* tree-ants (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 28 (2): 182–190.
- WILSON, E. O. 1987a. The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: a first assessment. *Biotropica* 19 (3): 245–251.
- WILSON, E. O. 1987b. Causes of ecological success: the case of the ants. The sixth Tansley lecture. *Journal of Animal Ecology* 56: 1–9.
- WILSON, E. O. 1987c. The earliest known ants: an analysis of the Cretaceous species and an inference concerning their social organization. *Paleobiology* 13: 44–53.
- WILSON, E. O. 1992a. Der gegenwärtige Stand der biologischen Vielfalt. S. 19–36. In: E. O. WILSON, ed. *Ende der biologischen Vielfalt? Der Verlust an Arten, Genen und Lebensräumen und die Chancen für eine Umkehr*. Spektrum Akad. Verl., Heidelberg, Berlin, New York.
- WILSON, E. O. 1992b. *The diversity of life*. Belknap Press, Cambridge, Mass. 424 S.
- WILSON, E. O. & B. HÖLLDOBLER. 1986. Ecology and behavior of the neotropical cryptobiotic ant *Basiceros manni* (Hymenoptera: Formicidae: Basicerotini). *Insectes Sociaux* 33: 70–84.
- WITHAMS, T. G. 1978. Habitat selection by *Pemphigus* aphids in response to resource limitation and competition. *Ecology* 59: 1164–1176.
- WITT, R. 1998. *Wespen: beobachten, bestimmen*. Naturbuch Verlag, Augsburg. 360 S.
- WROUGHTON, R. C. 1892. Our ants. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 7: 13–60.
- WURZ, O. 1947. *Papierherstellung nach neuzeitlichen Erkenntnissen*. Ulrich Moser Verlag, Graz, Wien. S.
- YAMANE, S. K., T. T. KUDÔ, K. NIHON' YANAGI, M. SHINODA, K. SAITO & H. YAMAMOTO. 1998. Comparison of investment in nest construction by the foundress of consubgeneric *Polistes* wasps. *Polistes (Polistes) riparius* and *P. (P.) chinensis* (Hymenoptera, Vespidae). *J. Ethol.* 16: 97–104.
- YAO, I. & S. AKIMOTO. 2001. Ant attendance changes sugar composition of the honeydew of the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quericola*. *Oecologia* 128: 36–43.
- YAPP, R. H. 1902. Two Malayan 'myrmecophilous' ferns, *Polypodium (Lecanopteris) carnosum* (Blume), and *Polypodium sinuosum* Wall. *Annals of Botany* 16: 185–231.
- YOUNG, A. M. 1979. Attacks by the army ant *Eciton burchelli* on nests of the social paper wasp *Polistes erythrocephalus* in northeastern Costa Rica. *J. Kansas Entomol. Soc.* 52: 759–768.
- YU, D. W. 1994. The structural role of epiphytes in ant gardens. *Biotropica* 26 (2): 222–226.
- YU, D. W. & D. W. DAVIDSON. 1997. Experimental studies of species-specificity in *Cecropia*-ant relationships. *Ecological Monographs* 67 (3): 273–294.

## 7 Anhang

### 7.1 Abbildungsverzeichnis

|   |     |
|---|-----|
| <b>Abbildung 1:</b> Versuchsanordnung zur Messung der Adhäsionseigenschaften von Flüssigkeiten an einer Glasfläche.....                                   | 17  |
| <b>Abbildung 2:</b> Untersuchungsgebiete in Südostasien.....  | 20  |
| <b>Abbildung 3:</b> Beispielhafte Darstellung der Konstruktion eines Gründungsnestes von <i>Polyrhachis</i> .   | 37  |
| <b>Abbildung 4:</b> Innere Struktur eines Gründungsnestes von <i>Polyrhachis</i> sp.5: .....  | 38  |
| <b>Abbildung 5:</b> Entwicklung und Ausbau eines Nestes bei <i>Polyrhachis</i> .....  | 39  |
| <b>Abbildung 6:</b> Nestbau bei <i>C. (K.) texens</i> . .....   | 43  |
| <b>Abbildung 7:</b> Nestverteilung der Ameisenarten <i>C. (K.) micragyne</i> und <i>Monomorium</i> sp. 2.....   | 45  |
| <b>Abbildung 8:</b> Nestverteilung von <i>C. (Myrmotarsus)</i> sp. 1.....   | 53  |
| <b>Abbildung 9:</b> Ameisengärten und Trageverhalten der beteiligten Ameisen. ....  | 59  |
| <b>Abbildung 10:</b> Entwicklung eines Ameisengartens von <i>C. (Myrmotarsus)</i> sp. 1.....  | 61  |
| <b>Abbildung 11:</b> Verarbeiten und Tragen von Nestbaumaterialien bei <i>C. (Myrmotarsus)</i> sp.1 .....   | 62  |
| <b>Abbildung 12:</b> Zwischenstufen bei der Entwicklung eines Ameisengartens .....  | 65  |
| <b>Abbildung 13:</b> Ausgewachsener Ameisengarten von <i>Camponotus (Myrmotarsus)</i> sp. 1.....  | 66  |
| <b>Abbildung 14:</b> Querschnitt durch einen Ameisengarten von <i>C. (Myrmotarsus)</i> sp. 1.....   | 67  |
| <b>Abbildung 15:</b> Zwei charakteristische Nesttypen in der Gattung <i>Technomyrmex</i> .....  | 70  |
| <b>Abbildung 16:</b> Längsschnitte durch <i>Technomyrmex</i> -Nester.....   | 72  |
| <b>Abbildung 17:</b> Architektonisch unterscheidbare Nesttypen in der Gattung <i>Technomyrmex</i> .....   | 72  |
| <b>Abbildung 18:</b> Nestentstehung bei <i>Technomyrmex</i> sp. 9.....  | 75  |
| <b>Abbildung 19:</b> Ansatzstellen in einem Nest von <i>Technomyrmex strenuus</i> (Nest-Typ II) .....   | 76  |
| <b>Abbildung 20:</b> Bauverhalten <i>Technomyrmex</i> sp. 9.....  | 77  |
| <b>Abbildung 21:</b> Nestentwicklung bei <i>Technomyrmex</i> sp. 9.....   | 79  |
| <b>Abbildung 22:</b> Fertige Nestkonstruktion von <i>Technomyrmex</i> sp. 9.....  | 80  |
| <b>Abbildung 23:</b> Koloniegründungen bei <i>Technomyrmex</i> sp. 9.....   | 84  |
| <b>Abbildung 24:</b> Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungsphasen beim Nestbau von <i>Technomyrmex</i> sp. 9 (Nesttyp II). ..... | 86  |
| <b>Abbildung 25:</b> Typische Nestarchitektur von <i>Dolichoderus (thoracicus-grp.)</i> .....   | 90  |
| <b>Abbildung 26:</b> Rekrutierungsfrequenz von <i>Dolichoderus</i> sp. 1 auf angebotene Fremdseide.....   | 92  |
| <b>Abbildung 27:</b> Sammeln von Seidenmaterial zum Nestbau bei <i>Dolichoderus</i> sp. 1 .....   | 95  |
| <b>Abbildung 28:</b> Verschiedene Modalitäten der Nestentstehung bei <i>Dolichoderus</i> sp.....  | 95  |
| <b>Abbildung 29:</b> Sammeln und Verarbeiten von Seide bei <i>Dolichoderus</i> sp. 1.....   | 97  |
| <b>Abbildung 30:</b> Nestbau in der Gattung <i>Dolichoderus</i> . ....  | 98  |
| <b>Abbildung 31:</b> Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungsphasen beim Nestbau von <i>Dolichoderus</i> sp. 1. ....               | 101 |
| <b>Abbildung 32:</b> 24-Stunden Aktivitätskurve von <i>M. arachnoides</i> .....   | 103 |
| <b>Abbildung 33:</b> Verschiedene Nesttypen bei <i>Myrmicaria arachnoides</i> .....   | 104 |
| <b>Abbildung 34:</b> Unterschiede in der Außenaktivität von <i>M. arachnoides</i> .....   | 106 |
| <b>Abbildung 35:</b> Nestbauverhalten von <i>Myrmicaria arachnoides</i> I .....   | 107 |

---

|   |     |
|---|-----|
| <b>Abbildung 36:</b> Nestbauverhalten von <i>Myrmicaria arachnoides</i> II .....  | 110 |
| <b>Abbildung 37:</b> Nestbauverhalten von <i>Myrmicaria arachnoides</i> III. ....   | 111 |
| <b>Abbildung 38:</b> Schematische Darstellung der Nestentwicklung bei <i>Myrmicaria arachnoides</i> . ....  | 114 |
| <b>Abbildung 39:</b> Unterschiedliche Entwicklung des rundlichen Nesttyps von <i>M. arachnoides</i> . ....  | 115 |
| <b>Abbildung 40:</b> Schnitt durch ein Nest von <i>M. arachnoides</i> . ....  | 116 |
| <b>Abbildung 41:</b> Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungsphasen beim<br>Nestbau von <i>M. arachnoides</i> . ....                               | 117 |
| <b>Abbildung 42:</b> Verschiedene Nesttypen in der Gattung <i>Monomorium</i> in der Aufsicht. ....  | 120 |
| <b>Abbildung 43:</b> Verschiedene Nesttypen in der Gattung <i>Monomorium</i> im Querschnitt. ....   | 121 |
| <b>Abbildung 44:</b> Vernetzung von Blatthaaren in Nestern von <i>Monomorium</i> sp. 1. ....  | 123 |
| <b>Abbildung 45:</b> Nestentwicklung und Nestaufbau von <i>Monomorium</i> sp. 1. ....   | 124 |
| <b>Abbildung 46:</b> Materialzusammensetzung in Nestern von <i>Monomorium</i> sp. 1. ....   | 125 |
| <b>Abbildung 47:</b> Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungsphasen beim<br>Nestbau von <i>Monomorium</i> sp. 1. ....                              | 128 |
| <b>Abbildung 48:</b> <i>Crematogaster</i> Nesttyp I. ....   | 135 |
| <b>Abbildung 49:</b> <i>Crematogaster</i> Nesttyp II. ....  | 136 |
| <b>Abbildung 50:</b> <i>Crematogaster</i> Nesttyp III. ....   | 138 |
| <b>Abbildung 51:</b> Nestbauverhalten von <i>Crematogaster</i> cf. <i>artifex</i> . ....  | 148 |
| <b>Abbildung 52:</b> Nestentwicklung bei <i>Crematogaster</i> cf. <i>artifex</i> . ....   | 149 |
| <b>Abbildung 53:</b> Nestentwicklung und Materialverarbeitung bei <i>Crematogaster</i> cf. <i>artifex</i> .....   | 150 |
| <b>Abbildung 54:</b> Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungsphasen beim<br>Nestbau von <i>Crematogaster</i> cf. <i>artifex</i> (Nesttyp I).. .... | 154 |
| <b>Abbildung 55:</b> Nestarchitektur von <i>Crematogaster</i> sp. 24. ....  | 157 |
| <b>Abbildung 56:</b> Nestbauverhalten und Materialzusammensetzung bei <i>Crematogaster</i> sp. 24. ....   | 158 |
| <b>Abbildung 57:</b> Nestarchitektur und Feinstruktur bei <i>Crematogaster</i> sp. 24. ....   | 160 |
| <b>Abbildung 58:</b> Zusammenfassende Darstellung der unterschiedlichen Entwicklungsphasen beim<br>Nestbau von <i>Crematogaster</i> sp. 24 (Nesttyp II).. ....            | 162 |

## 7.2 Tabellenverzeichnis

|   |     |
|---|-----|
| <b>Tabelle 1:</b> Tests zur Verträglichkeit des Anästhetikums Enfluran. ....  | 18  |
| <b>Tabelle 2:</b> Artenzahl und Nestmerkmale von freinestbauenden Ameisenarten in Südostasien.....                                | 25  |
| <b>Tabelle 3:</b> Arboreal nistende Ameisenarten in Südostasien mit möglichen Vorstufen für<br>Freinestkonstruktionen. ....       | 27  |
| <b>Tabelle 4:</b> Arten der Gattung <i>Polyrhachis</i> in Südostasien mit arborealen Nestanlagen. ....                            | 32  |
| <b>Tabelle 5:</b> Koloniegründungen in der Gattung <i>Polyrhachis</i> . ....  | 35  |
| <b>Tabelle 6:</b> Entdeckte und bearbeitete Arten der <i>Camponotus</i> -Untergattung <i>Karavaievia</i> .....                    | 41  |
| <b>Tabelle 7:</b> Fundort und Anzahl der entdeckten Nestanlagen von <i>Camponotus (M.)</i> sp. 1.....                             | 50  |
| <b>Tabelle 8:</b> Maße der Nester von <i>Camponotus (M.)</i> sp. 1 . ....   | 52  |
| <b>Tabelle 9:</b> Wurzelzuwachs ausgewachsener Pflanzen der epiphytischen <i>Hoya elliptica</i> und<br><i>Hoya coriacea</i> ..... | 54  |
| <b>Tabelle 10:</b> Eintrageverhalten von toten Nestgenossinnen bei vier arborealen Ameisenarten.....                              | 55  |
| <b>Tabelle 11:</b> Eintrageversuche mit verschiedenen Pflanzensamen.....  | 57  |
| <b>Tabelle 12:</b> Arten der Gattung <i>Technomyrmex</i> in Südostasien mit arborealen Nestanlagen. ....                          | 69  |
| <b>Tabelle 13:</b> Verschiedene Nesttypen in der Gattung <i>Technomyrmex</i> .....  | 71  |
| <b>Tabelle 14:</b> Koloniegründungen von <i>Technomyrmex</i> sp. 9.....   | 83  |
| <b>Tabelle 15:</b> Arten der Gattung <i>Dolichoderus</i> in Südostasien mit arborealen Nestanlagen.....                           | 88  |
| <b>Tabelle 16:</b> Verfügbarkeit von Spinnennetzen und einzelner Seidenfäden.....   | 100 |
| <b>Tabelle 17:</b> Arten der Gattung <i>Myrmicaria</i> in Südostasien mit arborealen Nestanlagen.. ....                           | 102 |
| <b>Tabelle 18:</b> Entdeckte und bearbeitete Kolonien von <i>Myrmicaria arachnoides</i> .....                                     | 103 |
| <b>Tabelle 19:</b> Klebetest mit Nestmaterial von <i>Myrmicaria arachnoides</i> .....   | 113 |
| <b>Tabelle 20:</b> Arten der Gattung <i>Monomorium</i> in Südostasien mit arborealen Nestanlagen.. ....                           | 118 |
| <b>Tabelle 21:</b> Arten der Gattung <i>Crematogaster</i> in Südostasien mit arborealen Nestanlagen. ....                         | 133 |
| <b>Tabelle 22:</b> Klebetest mit Nestmaterial von <i>Crematogaster</i> cf. <i>artifex</i> .. ....                                 | 151 |
| <b>Tabelle 23:</b> <i>Crematogaster</i> cf. <i>artifex</i> . Eintrageversuche mit verschiedenen Pflanzenteilen.. ....             | 152 |
| <b>Tabelle 24:</b> Klebetest mit Nestmaterial von <i>Crematogaster</i> sp. 24.. ....  | 159 |
| <b>Tabelle 25:</b> Nesttypen freinistender Ameisen in Südostasien. ....   | 180 |

## 7.3 Autoren- und Artenindex

Adams, R. M. 199

Adis, J. 164, 165

Agosti, D. 168, 169, 171, 177

Agrawal, A. A. 209

Akre, R. D. 188, 194

### Ameisen

#### Dolichoderinae

*Azteca* sp. 6, 165, 179, 210, 212

*Dolichoderus bituberculatus* 87

*Dolichoderus butteli* 88, 89

*Dolichoderus mucronifer* 209

*Dolichoderus patens* 87, 88

*Dolichoderus sulcaticeps* 87, 88, 166, 168, 177, 188, 191

*Dolichoderus thoracicus* 87, 88, 90, 168, 177, 207, 257

*Liometopum microcephalum* 6

*Monacis* sp. 165, 212

*Philidris* sp. 27, 28, 168, 169, 211, 219, 221

*Technomyrmex albipes* 68

*Technomyrmex bicolor* 68, 204

*Technomyrmex strenuus* 68, 69, 71, 73, 76, 78, 257

#### Formicinae

##### *Camponotus*

*Camponotus (Colobobis) schmitzi* 169

*Camponotus femoratus* 170, 177, 214, 215, 218

*Camponotus gigas* 174

*Dendromyrmex* sp. 204, 208

##### *C. (Karavaievia)*

*C. (K.) asli* 41

*C. (K.) belumensis* 40, 42, 55, 56, 265

*C. (K.) dolichoderoides* 40

*C. (K.) exsectus* 40

*C. (K.) gentingensis* 40, 265

*C. (K.) gombaki* 40, 42, 167

*C. (K.) melanus* 40, 44, 46, 265

*C. (K.) micragyne* 40, 45, 46, 119, 180, 181, 257, 265

*C. (K.) nigripes* 40, 42, 265

*C. (K.) orinus* 40

*C. (K.) overbecki* 40

*C. (K.) texens* 40, 42, 43, 175, 182, 257

*Myrmobrachys* sp. 204, 208

*Myrmoplatys* sp. 169

*Myrmotarsus* sp.: 24, 25, 26, 29, 48, 53, 55, 59, 61, 62, 65, 66, 67, 130, 181, 184, 185, 198, 214, 215, 220, 221, 228, 231, 232, 233, 257

*Formica* sp. 3, 220, 221

*Lasius emarginatus* 198

*Lasius fuliginosus* 6, 179, 197

*Lasius niger* 194

*Lasius rabaudi* 198

*Oecophylla longinoda* 173

*Oecophylla smaragdina* 26, 46, 74, 92, 166, 171, 172, 173, 175, 184, 231

##### *Polyrhachis*

*Aulacomyrma* 31, 34

*Campomyrma* 31, 34

*Cyrtomyrma* 31, 32, 33, 206

*Hedomyrma* 31, 34

*Hemioptica* 31, 34

*Myrma* 31, 32, 33

*Myrmatopa* 31, 32, 36, 37, 174

*Myrmhopla* 31, 32, 33, 36, 37, 38, 174

*Myrmothrinax* 31, 32, 33, 174

*Polyrhachis arachne* 31, 32, 34, 175

*Polyrhachis bicolor* 31, 32, 92

*Polyrhachis dives* 31, 32, 92, 208

*Polyrhachis doddi* 34

*Polyrhachis furcata* 18, 31, 32, 35, 175

*Polyrhachis hector* 32

*Polyrhachis hodgsoni* 31, 32, 34, 175

*Polyrhachis laboriosa* 206

*Polyrhachis pilosa* 34, 206

*Polyrhachis schang* 31, 32

*Polyrhachis tibialis* 32

*Polyrhachis tubifex* 31, 32, 33, 208

*Polyrhachis muelleri* 36, 92, 100, 182, 208

#### Myrmicinae

*Acromyrmex* sp. 196, 200

*Aphaenogaster rudis* 183

*Apterostigma collare* 197

*Atta sexdens* 196, 199, 200

*Basiceros manni* 191

*Crematogaster auberti* 6

*Crematogaster cf. artifex* 6, 54, 55, 56, 129, 131, 134, 135, 140, 141, 142, 144, 146, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 156, 173, 174, 184, 188, 192, 193, 194, 195, 201, 203, 210, 220, 223, 258, 259

*Crematogaster depressa* 6

*Crematogaster limata* 170, 214

*Crematogaster physothorax* 6

*Crematogaster rogenhoferi* 6, 129, 203

*Crematogaster scutellaris* 6

*Crematogaster skouensis* 6

*Crematogaster sordidula* 194

*Crematogaster soror* 6

*Cyphomyrmex longiscapus* 199

*Melissotarsus emeryi* 204

*Monomorium pharaonis* 118

*Myrmicaria arachnoides* 26, 54, 88, 103, 104, 107, 110, 111, 113, 114, 116, 117, 168, 171, 172, 173, 176, 180, 182, 184, 188, 189, 201, 223, 224, 225, 231, 257, 258, 259

*Myrmicaria birmana* 102

*Myrmicaria lutea* 166, 176

*Pheidole* sp. 27, 29, 184, 220, 221, 234

*Pogonomyrmex badius* 183

*Pogonomyrmex* sp. 183, 191

*Solenopsis* sp. 27, 28, 49, 50, 64, 212, 215, 220, 224

- Ponerinae  
*Diacamma* sp. 27, 29, 222, 228  
*Discothyrea minuta* 207  
*Discothyrea oculata* 207  
*Pachycondyla goeldii* 212, 228
- Ayyar, P. N. 6, 129  
Baroni Urbani, C. 204, 226  
Barrer, P. M. 196  
Bartlett, B. R. 172, 197  
Bass, M. 196  
Batra, L. R. 187, 197  
Beattie, A. J. 213, 215  
Begon, M. 173  
Belin-Depoux, M. 212, 213, 214, 215, 217, 218  
Benzing, D. H. 213, 217, 221  
Bequaert, J. 210  
Bernard, H. U. 20, 21, 23
- Bienen**  
*Anthophora* sp. 187  
*Apis dorsata* 187  
*Apis florea* 187  
Biermann, C. J. 189  
Bingham, C. T. 11, 140, 203  
Bissett, J. 197  
Black, R. W. 6, 197  
Blomquist, G. J. 195  
Bolton, B. 1, 11, 48, 68, 87, 102, 118, 165  
Bonavita-Cougourdan, A. 195  
Bör, T. 189  
Boyd, N. D. 200  
Brauns, A. 197  
Brian, M. V. 14, 177, 214  
Brown, W. L. 3, 177, 207, 227  
Buchner, P. 197, 199  
Buckley, R. C. 212, 213, 214  
Bühler, A. 224  
Burns, D. P. 14  
Buschinger, A. 47, 196  
Butzeck, S. 23  
Byrne, M. M. 177  
Carroll, C. R. 3, 177  
Cedeno, A. 214, 215, 218  
Chadab, R. 186  
Chauvin, R. 30  
Clarke, P. A. 14, 169, 187  
Cohic, F. 14  
Cole, B. J. 177, 188, 192  
Collart, A. 206  
Collins, N. M. 178, 182  
Conole, L. E. 3  
Corbara, B. 213, 228  
Corner, E. J. H. 11  
Coster-Longman, C. 193  
Cox, M. D. 223  
Craig, C. L. 204  
Currie, C. R. 196  
Dahl, F. 14  
Dale, W. L. 21  
Darlington, P. J. 1  
Das, G. M. 170  
Davidson, D. W. 102, 165, 167, 170, 174, 177, 209, 210, 211, 212, 214, 215, 217, 219, 266  
Davison, G. W. H. 21  
Dejean, A. 14, 15, 169, 172, 173, 207, 213, 214, 221, 228  
Deyrup, M. 68  
Dill, M. 4, 11, 87, 167, 168, 169, 170, 183, 266  
Diniz, J. L. M. 196  
Dixon, A. F. G. 166  
Djipto-Lordon, C. 173  
Doflein, F. 4, 30  
Dorow, W. H. O. 4, 11, 31, 32, 34, 35, 182, 208, 265, 266  
Downing, H. A. 186, 188  
Driessen, G. J. J. 221  
Dumpert, K. 3, 4, 40, 46, 200, 265, 266  
Duncan, C. D. 185, 188  
Dwyer, P. D. 34, 205  
Edwards, R. 18  
Eisner, T. 227  
Elliott, J. S. B. 197  
El-Ziady, S. 172  
Emery, C. 11, 40, 47, 102, 176
- Epiphyten**  
*Aechmea* sp. 212  
*Aeschynanthus albidus* 28, 131  
*Anthoniza* sp. 211  
*Codonanthe* sp. 212  
*Dendrobium* sp. 50, 51, 52  
*Dischidia major* 28, 133, 211  
*Dischidia nummularia* 28, 29, 131, 152, 213, 219  
*Epidendrum imatophyllum* 118  
*Hoya coriacea* 53, 54, 259  
*Hoya elliptica* 29, 50, 51, 52, 53, 54, 57, 61, 63, 64, 65, 66, 131, 152, 153, 216, 217, 218, 219, 220, 221, 259  
*Hoya lacunosa* 213  
*Hoya mitrata* 132, 133, 211, 265  
*Hydnophytum* sp. 28, 118, 131, 133, 211  
*Lecanopteris* sp. 28, 211, 220  
*Lepisorus longifolius* 50, 51, 52, 59, 220  
*Myrmecodia* sp. 28, 50, 131, 133, 211, 216  
*Myrmedoma* sp. 211  
*Myrmephytum* sp. 211  
*Neoreglia* sp. 212  
*Nidularium* sp. 212  
*Pachycentria constricta* 28, 50, 51, 52, 131  
*Poikilospermum microstachys* 50, 51  
*Pyrossia* sp. 50  
*Squamelaria* sp. 211  
*Streptocalyx* sp. 212  
*Vaccinium bancanum* 213
- Erwin, T. L. 1, 9  
Escherich, K. 118  
Espelie, K. E. 186, 195, 197  
Evans, H. E. 2, 178, 182, 188, 225  
Federle, W. 68, 97, 169, 178, 265, 266  
Fellers, J. H. 183  
Fernández-Escudero, I. 177  
Fisher, B. L. 204

- Fittkau, E. J. 2, 8  
Floren, A. 1, 165, 168  
Foelix, R. F. 204  
Fonseca, C. R. 177  
Forel, A. 6, 11, 40, 48, 68, 87, 178, 195, 204, 212, 215, 221  
Frisch, K. v. 107, 187  
Fromantin, J. 194  
Frouz, J. 224  
Gadagkar, R. 186  
Gay, H. 211  
Gibernau, M. 15, 172  
Gordon, J. E. 187, 192, 223  
Gosline, J. M. 204  
Götsching, L. 189, 191, 223  
Gotwald, W. H., Jr. 4, 226  
Götzke, A. 177  
Grassé, P. P. 187, 229  
Green, E. E. 199  
Greene, A. 188, 193  
Grimaldi, D. 2  
Grube, S. 187, 226  
Hangartner, W. 224  
Hansell, M. H. 2, 186, 191, 192, 193, 198, 205, 223  
Harada, A. Y. 164  
Harms, V. 190  
Hashimoto, Y. 54, 201  
Haskins, C. P. 2, 3  
Heckroth, H. P. 11, 41, 85, 89, 167, 168, 169, 173, 177, 266  
Heil, M. 177  
Hemmingsen, A. M. 30  
Hepburn, H. R. 187  
Hermann, H. R. 186, 195  
Hervey, A. 196  
Hinton, H. E. 166  
Hölldobler, B. 4, 5, 6, 15, 30, 46, 49, 118, 165, 167, 169, 170, 172, 173, 191, 195, 196, 198, 205, 208, 212, 214, 221, 223, 224, 226  
Holtum, R. E. 11  
Hood, W. G. 195  
Hopf, J. 102  
Huber, J. 199  
Hung, A. C. F. 34  
Huxley, C. R. 11, 211, 217  
Ihering, H. 199  
Jacobs, W. 138  
Jacobson, E. 68, 87, 204  
Jahns, H. M. 202  
Janka, H. 68, 174, 209  
Janzen, D. H. 211, 214, 215, 219  
Jayme, G. 189  
Jeanne, R. L. 6, 178, 182, 184, 185, 186, 188, 193, 194, 195, 223, 229  
Jebb, M. H. P. 11, 211  
Jermy, A. C. 211  
Jolivet, P. 2, 118, 171, 214  
Karawajew, W. 87  
Karsai, I. 186  
Karsten, G. 215  
Kaufmann, E. 48, 133, 214, 219, 265  
Keeler, K. H. 215  
Kehr, V. 197, 199  
Keim, K. 16, 189  
Kermarrec, A. 196  
Kiew, R. 213  
Kirby, W. 6  
Kleber, H. P. 16  
Kleinfeldt, S. E. 177, 212, 213, 215  
Klinge, H. 2, 8  
Kloft, W. J. 166  
Kojima, J. 185  
Korb, J. 229  
Körner, H. K. 1, 26, 166, 167, 183  
Krombein, K. V. 68, 198  
Kudô, K. 5, 186, 194  
Kühne, D. 21  
Kukor, J. J. 197  
Kunkel, H. 197  
Kutter, H. 198  
Lamborn, W. A. 197  
Le Masne, G. 47  
Ledoux, A. 4, 30, 169, 195  
Lee, D. 22  
Lehmann, M. 169  
Lenoir, A. 169  
Leston, D. 165, 167  
Liefke, C. 14, 31, 167, 169, 175, 265  
Lin, N. 2  
Linsenmair, K. E. 1, 22, 165, 166, 167, 168, 171, 229  
Lockey, K. H. 195  
Loher, H. 211  
Longino, J. T. 5, 15, 221  
Lüscher, M. 229  
Mabelis, A. A. 221  
MacDonald, J. 185, 188  
MacKay, W. P. 87, 169  
Madison, M. 212  
Mägdefrau, K. 202  
Maiwald, M. 33, 34  
Majer, J. D. 165, 177  
Malkmus, R. 23  
Malyshev, S. I. 2, 226  
Manokaran, N. 1  
Martin, J. S. 18, 197, 200, 266  
Martius, C. 187  
Maschwitz, U. 1, 3, 4, 5, 6, 14, 31, 40, 43, 47, 87, 89, 104, 166, 167, 168, 171, 177, 182, 185, 186, 198, 201, 205, 208, 265, 266  
Matsuura, M. 5, 6, 18, 178, 182, 185, 188, 189, 193  
Mattes, M. 168  
Matthews, R. W. 204  
May, R. M. 1, 22, 164  
Mayr, G. 11, 129, 140  
McClure, H. E. 138  
McGovern, J. N. 188  
Melo, G. A. R. 204  
Menozzi, C. 87  
Michener, C. D. 2, 178  
Miller, P. R. 167  
Mishra, S. C. 203

- Miura, T. 187  
Möller, A. 196  
Moog, J. 118, 169, 171, 265, 266  
Moritz, M. 206  
Morrill, W. L. 183  
Mühlenberg, M. 4  
Mukerji, D. D. 6, 195  
Müller, W. 190, 191, 200  
Murakami, T. 197  
Naumann, M. G. 223  
Naumer, H. 16  
Ng, F. S. P. 22  
Nickol, M. 174, 209  
Nicolas, G. 224  
Nieuwolt, S. 21  
Noirot, C. 178, 182, 187, 229  
Nultsch, W. 209  
Ofer, J. 4, 205  
Ohgushi, R. 193  
Oliveira, P. S. 166  
Orivel, J. 212, 213, 215, 228  
Pagden, H. T. 178  
Page, D. C. 189  
Pavan, M. 195  
Payne, J. 21  
Peeters, C. 46  
Perry, D. R. 10  
Peters, H. M. 195, 206  
Petrini, O. 199  
Pfeiffer, M. 174, 176  
Phleps, H. 192  
Pierce, N. E. 166
- Pilze**  
*Cladosporium myrmecophilum* 6, 197  
*Termitomyces* sp. 187
- Pontin, A. J. 170  
Porter, S. D. 191  
Post, D. C. 195  
Prance, G. T. 209, 214  
Prins, A. J. 204  
Quinlan, R. J. 196  
Qureshi, M. Y. 186  
Rapp, S. 35, 36  
Raven, P. H. 17, 181, 201, 209  
Reed, H. C. 194  
Reeve, H. K. 182  
Rettenmeyer, C. W. 4, 191  
Richards, O. W. 8, 178  
Rintz, R. E. 11, 50, 53, 218, 266  
Risebrow, A. 166  
Roda, A. 211  
Roeland, J. C. 118  
Rohe, W. 6, 73, 88, 100, 168  
Room, P. M. 165  
Roonwal, M. L. 6, 129, 203  
Rosciszewski, K. 3, 11, 68, 87, 102, 118, 134, 164, 265, 266  
Röseler, P. F. 228  
Rosengren, R. 170  
Rothney, G. A. J. 129  
Rudall, K. M. 204
- Rust, J. 2  
Rydholm, S. 189  
Sakagami, S. F. 2, 178  
Sändig, J. 189, 190  
Sands, W. A. 187, 196  
Santschi, F. 191  
Saussure, H. 178  
Schellerich-Kaaden, A. 165, 167, 170, 171, 175, 177  
Schlechter, R. 211  
Schneirla, T. C. 4, 14, 184  
Schot, A. M. 168  
Schremmer, F. 146, 170, 186, 204, 208  
Schultz, T. R. 197  
Schwerdtfeger, F. 172  
Sefer, E. 209  
Seibert, T. F. 14  
Seidel, C. 129, 221  
Seidel, J. L. 212, 217  
Seifert, B. 164  
Singer, T. L. 186, 195, 197  
Skaife, S. H. 18, 195  
Smith, A. J. 21, 87, 203, 265  
Soulié, J. 6, 129, 194  
Spangler, H. G. 191  
Spradbery, J. P. 188, 193  
Stäger, R. 194  
Starr, C. K. 2, 185  
Steege, H. T. 215  
Step, E. 14  
Stork, N. E. 9, 164, 165, 176  
Strasburger, E. 17, 191, 203, 209, 211  
Strickland, A. H. 5, 6, 165  
Stuart, A. M. 187  
Sudd, J. H. 3, 166, 178, 179, 214, 226  
Swain, R. B. 129  
Sykes, W. H. 129  
Taylor, R. W. 3
- Termiten**  
Kalotermitidae 182  
Macrotermitinae 182, 196  
*Nasutitermes* 187  
*Odontotermes* 187  
*Reticulitermes santonensis* 187  
Rhinotermitidae 182, 187  
Termitinae 182
- Thorne, B. L. 2, 187  
Tischler, W. 8  
Tjia, H. D. 20  
Tobin, J. E. 1, 165, 166, 167, 214  
Treseder, K. K. 28, 211  
Trobas, K. 5, 189
- Trophobionten**  
*Coccus acutissimus* 69, 88  
*Coccus capparidis* 69, 118  
*Coccus hesperidum* 44, 45, 51, 69, 88, 118, 131, 132, 168  
*Coccus viridis* 41, 88  
*Drepanococcus chiton* 51  
*Drepanococcus chiton* 118, 131  
*Dysmicoccus cocotis* 88

- Eucalymnatus tessellatus* 69, 88  
*Exaeretopus* 69  
*Kermicus* 51, 131, 132  
*Malaicoccus* sp. 3  
*Milviscutulus mangiferae* 69, 88, 132  
*Paralecanium* sp. 40, 41  
*Protopulvinaria longivalvata* 88  
*Psoraleococcus multipori* 51  
*Pulvinaria urbicola* 51  
*Saissetia neglecta* 88, 168  
*Taiwansaissetia* sp. 69  
 Tryon, A. F. 220  
 Tsuji, K. 68  
 Turillazzi, S. 186, 193, 198  
 Ule, E. 5, 48, 211, 212, 213, 214  
 Van Leeuwen, W. 213, 217, 220  
 Vanderplank, F. L. 4, 170  
 Vecht, J. V. 182, 193  
 Viehmeyer, H. 40  
 Vieira, R. S. 1  
 Villesen, P. 197  
 Völkl, W. 166  
 Vollrath, F. 100, 204, 206  
 Walcher, W. 190  
 Walker, T. G. 211  
 Waller, D. A. 196  
 Ward, P. S. 170  
 Wasmann, E. 49, 198  
 Way, M. J. 1, 30, 165, 166, 167, 168, 169, 172  
 Weber, N. A. 196, 200, 204, 214, 215, 221  
 Weissflog, A. 2, 4, 5, 12, 13, 14, 68, 88, 118, 133, 140, 184, 198, 210, 211, 214, 265  
 Went, F. W. 215  
 Wenzel, J. W. 5, 6, 178, 186, 188, 225, 229  
**Wespen**  
*Dolichovespula* sp. 185, 188, 192, 194  
*Dolichovespula maculata* 194  
*Eustenogaster eximia* 198  
*Liostenogaster nitipennis* 82, 199  
*Polistes* sp. 146, 185, 186, 194, 195  
*Polistes chinensis* 186, 194  
*Polistes fuscatus* 195  
*Protopolybia* 185, 186  
*Protopolybia charterogoides* 186  
*Provespa* sp. 185  
*Ropalidia opifex* 186  
*Vespa* sp. 182, 185, 188, 189  
*Vespa flavopilosa* 188  
*Vespa germanica* 188  
*Vespa norwegica* 188, 192  
*Vespa pensylvanica* 188  
*Vespa vulgaris* 188  
 West, R. 16  
 Wetterer, J. K. 196, 197  
 Wheeler, G. C. 5, 6, 14, 48, 129, 178, 179, 191, 195, 206, 210, 212, 214, 221  
 Wheeler, W. M. 5, 6, 14, 48, 129, 178, 179, 191, 195, 206, 210, 212, 214, 221  
 Whitmore, T. C. 8, 11, 20, 22, 23  
 Whitten, A. 22, 23  
 Wilkinson, D. M. 196  
 Williams, F. X. 186  
 Willmer, P. 181  
 Wilson, E. O. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 15, 22, 30, 46, 118, 164, 165, 167, 169, 170, 173, 177, 191, 195, 196, 204, 205, 208, 212, 214, 221, 223, 224, 226, 227  
 Withams, T. G. 183  
 Witt, R. 187, 226  
 Wroughton, R. C. 129  
 Wurz, O. 189, 223  
 Yamane, S. 6, 18, 178, 182, 185, 186, 189  
 Yao, I. 166  
 Yapp, R. H. 211  
 Young, A. M. 186  
 Yu, D. W. 213, 214, 219

## 7.4 Eigene Publikationen

- AZARAE, H. I., A. WEISSFLOG, K. ROSCISZEWSKI & U. MASCHWITZ. 1996. A fly that mimics ant larvae. *Malayan Naturalist* 49 (3): 4-8.
- DISNEY, R. H. L., A. WEISSFLOG & U. MASCHWITZ. 1998. A second species of legless scuttle fly (Diptera: Phoridae) associated with ants (Hymenoptera: Formicidae). *J. Zool. Lond.* 246: 269-274.
- DISNEY, R. H. L., A. WEISSFLOG & U. MASCHWITZ. 1999. A new parasitoid species of *Megaselia* (Diptera: Phoridae) caught attacking a *Camponotus* species (Hymenoptera: Formicidae) in Sarawak. *Sociobiology* 32 (1): 181-186.
- DUMPERT, K., U. MASCHWITZ, A. WEISSFLOG, K. ROSCISZEWSKI & I. H. AZARAE. 1995. Six new weaver ant species from Malaysia: *Camponotus (Karavaievia) striatipes*, *C. (K.) melanus*, *C. (K.) nigripes*, *C. (K.) belumensis*, *C. (K.) gentingensis*, and *C. (K.) micragyne*. *Malaysian Journal of Science* 16 (2), Series A: 87-105.
- KAUFMANN, E., A. WEISSFLOG, R. HASHIM & U. MASCHWITZ. 2001. Ant-gardens on the giant bamboo *Gigantochloa scortechinii* (Poaceae) in West-Malaysia. *Insectes Sociaux* 48: 125-133.
- KISTNER, D. H., A. WEISSFLOG, K. ROSCISZEWSKI & U. MASCHWITZ. 1997. New species, new genera, and new records of myrmecophiles associated with army ants (*Aenictus* sp.) with the description of a new subtribe of staphylinidae (Coleoptera; Formicidae: Aenictinae). *Sociobiology* 29 (2): 123-221.
- LIEFKE, C., W. H. O. DOROW, G. WALDKIRCHER, A. WEISSFLOG, K. DUMPERT & U. MASCHWITZ. 1996. Species diversity in Old World tropic weaver ants: Why such extreme differences between different taxa? Poster at the International Senckenberg Conference „Global Biodiversity Research in Europe“, Frankfurt a.M., Germany.
- MASCHWITZ, U., J. MOOG & A. WEISSFLOG. 1998. Ressourcennutzung arborikoler Ameisengemeinschaften in Südostasien: Diversitätserhaltende Mechanismen. S. 42. In: H. DALITZ, M. HAVERKAMP & S. W. BRECKLE, eds. *Abstracts zum DFG-Abschlußsymposium „Mechanismen der Aufrechterhaltung tropischer Diversität“*. Abteilung Ökologie, Universität Bielefeld, Bielefeld, Germany.
- MOOG, J., B. FIALA, M. WERNER, A. WEISSFLOG & U. MASCHWITZ. 2000. Ant-plant diversity in Peninsular Malaysia, with special reference to the Pasoh Forest Reserve. Book section (accepted June 2000).
- WEISSFLOG, A., U. MASCHWITZ, R. H. L. DISNEY & K. ROSCISZEWSKI. 1995. A fly's ultimate con. *Nature* 378: 137.
- WEISSFLOG, A., K. ROSCISZEWSKI & U. MASCHWITZ. 1996. The „Trojanic Fly“ and other new ant-symbionts. The extreme diversity of driver ant guests. Poster at the International Senckenberg Conference „Global Biodiversity Research in Europe“, Frankfurt a. M., Germany
- WEISSFLOG, A., J. MOOG, W. FEDERLE, M. WERNER, R. HASHIM & U. MASCHWITZ. 1999. *Hoya mitrata* Kerr (Asclepiadaceae): a new myrmecotrophic epiphyte from Southeast Asia with a unique multileaved domatium. *Ecotropica* 5: 221-225.
- WEISSFLOG, A., E. STERNHEIM, W. H. O. DOROW, S. BERGHOFF & U. MASCHWITZ. 2000. How to study subterranean army ants: a novel method for locating and monitoring field populations of the South East Asian army ant *Dorylus (Dichthadia) laevigatus* Smith, 1857 (Formicidae, Dorylinae) with observations on their ecology. *Insectes Sociaux* 47 (4): 317-324.
- WITTE, V., H. HÄNEL, A. WEISSFLOG, H. ROSLI & U. MASCHWITZ. 1999. Social integration of the myrmecophilic spider *Gamasomorpha maschwitzi* (Araneae: Oonopidae) in colonies of the South East Asian army ant *Leptogenys distinguenda* (Formicidae: Ponerinae). *Sociobiology* 34 (1): 145-159.

## 7.5 Danksagung

Ausgangspunkt und Grundlage dieser Dissertationsschrift waren viele Forschungsreisen in die tropischen Regenwälder Südostasiens, die naturgemäß mit einer Reihe logistischer Probleme behaftet sind. Ohne die immer wieder erfahrene Anteilnahme und bereitwillige Hilfestellung von vielen Seiten wäre die Arbeit kaum möglich gewesen. Allen, die zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben, gilt mein aufrichtiger Dank!

Ausdrücklich danken möchte ich meinem „Schwiegerfreund“ WINFRIED NOLL für die zeichnerische Darstellung der Ameisennester und von Nestbauverhalten.

Für die freundliche Erlaubnis der Nutzung ihrer Forschungsstation möchte ich mich bei der University of Malaya bedanken, insbesondere DR. AZARAE HAJI IDRIS und DR. HASHIM ROSLI. Wichtige Hinweise und Denkanstöße zu Teilaspekten dieser Arbeit verdanke ich der Korrespondenz mit PROF. DR. DIANA DAVIDSON (University of Utha, USA), DR. R. E. RINTZ (Salem, USA), PROF. DR. DAVID KISTNER (California State University, USA) und DR. R. H. L. DISNEY (Cambridge University, UK).

Für die finanzielle Unterstützung danke ich dem DEUTSCHEN AKADEMISCHEN AUSTAUSCHDIENST (DAAD), der HESSISCHEN GRADUIERTENFÖRDERUNG (HG), der DEUTSCHEN FORSCHUNGSGEMEINSCHAFT (DFG) und ganz besonders meinem Bruder STEFAN WEIßFLOG, ohne den mein Biologiestudium nicht möglich gewesen wäre.

Für die Hilfe bei der Bestimmung der Tiere danke ich recht herzlich WOLFGANG DOROW, KRZYSZTOF ROSCISZEWSKI, MARTIN DILL, KLAUS DUMPERT, ARMIN JACOB und HANS-PETER HECKROTH.

Für viele wertvolle Diskussionen, Anregungen und konstruktive Kritik gilt mein Dank den Kollegen und Freunden aus der Arbeitsgruppe Ethoökologie der Universität Frankfurt, insbesondere JOACHIM MOOG, MICHAEL WERNER, RÜDIGER KLEIN und WALTER FEDERLE.

Für praktische Hilfe bei dem Lesen und der Korrektur des Manuskripts danke ich JOACHIM MOOG, CHRISTIANE TODD sowie ganz besonders EVA OTTO und PETRA ZUB.

Wichtiger Ansporn und Bestätigung waren mir das Interesse von URSULA und WINFRIED NOLL, meiner Eltern ERIKA und GUNTHER WEIßFLOG, meiner Geschwister SILVIA, STEFAN und CARMEN und ganz besonders meiner Freunde JÜRGEN MONGEL, STEFAN GESSENICH, THOMAS KELLNER, SILKE MARTHEN, JÜRGEN BROZIO, RALPH BRENDLE und JÖRG FELGNER. Eure moralische Unterstützung war höchst willkommen!

Die wichtigsten Voraussetzungen jedoch für das Zustandekommen dieser Arbeit waren das lebendige Interesse, die stete Diskussionsbereitschaft und die zuverlässige Betreuung meines Doktorvaters, PROF. DR. ULRICH MASCHWITZ (Frankfurt) sowie die Geduld und das Verständnis meiner Frau UNDINE WEIßFLOG-NOLL in der langen Zeit der Fertigstellung dieser Arbeit. Ihnen gilt mein herzlichster Dank.

## 7.6 Lebenslauf

wurde entnommen.

AW

## **7.7 Erklärung**

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

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

Hanau, Oktober 2001

