

Ameisengemeinschaften südostasiatischer Baumbambusse:  
Bestandsaufnahme der Artendiversität,  
Ressourcennutzung und Besiedlungsdynamik

Dissertation  
zur Erlangung des Doktorgrades  
der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich Biologie  
der Johann Wolfgang Goethe–Universität  
in Frankfurt am Main

von  
Angela Schellerich–Kaaden  
aus Frankfurt am Main

Frankfurt am Main  
2001  
(D F 1)

vom Fachbereich Biologie der  
Johann Wolfgang Goethe–Universität als Dissertation angenommen.

Dekan: Prof. Dr. K.–D. Entian

Gutachter: Prof. Dr. U. Maschwitz,  
Prof. Dr. W. Wiltschko

Datum der Disputation: 09. Juli 2001

## An Essay on Criticism

... „A little learning is a dang'rous thing;  
Drink deep, or taste not the Pierian spring:  
There shallow draughts intoxicate the brain,  
And drinking largely sobers us again.  
Fir'd at first sight with what the Muse imparts,  
In fearless youth we tempt the heights of Arts,  
While from the bounded level of our mind,  
Short views we take, nor see the lengths behind;  
But, more advanc'd, behold with strange surprise,  
New distant scenes of endless science rise!  
So pleas'd at first the tow'ring Alps we try,  
Mount o'er the vales, and seem to tread the sky,  
Th' eternal snows appear already past,  
And the first clouds and mountains seem the last:  
But, those attain'd, we tremble to survey  
The growing labours of the lengthen'd way,  
Th' increasing prospect tires our wand'ring eyes,  
Hills peep o'er hills, and Alps on Alps arise!“ ...

Alexander Pope (1711)

zitiert aus GRANT, D. (1985): Penguin Poetry Library: Pope. – London: Penguin Books. S. 20 – 21.

„The woods are beautiful, dark and deep  
but I have promises to keep...“

Robert Frost



## Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einleitung</b>	4
1.1	Tropische Artenvielfalt	4
1.2	Erklärungsmodelle	5
1.3	Das Ameisen–Mosaik–Modell	7
1.4	Bambus als Modellfall des Kronenraumes	8
1.4.1	Voruntersuchungen am Bambus	9
1.5	Aufgabenstellung der Arbeit	9
<b>2</b>	<b>Material und Methoden</b>	11
2.1	Untersuchungsgebiet	11
2.1.1	Geographische Lage und Vegetation	11
2.1.2	Klima	12
2.2	Bambus	13
2.2.1	Taxonomie und Verbreitung auf der Malayischen Halbinsel	13
2.2.2	Morphologie	14
2.2.3	Definition besiedelter Bambusstrukturen	15
2.3	Erfassungsmethoden	19
2.3.1	Allgemeines	19
2.3.2	Beobachtungen an Bambusschößlingen	19
2.3.3	Beobachtungen an jungen Halmen	20
2.3.4	Auswahl der Bambushaine	20
2.3.4.1	Die Bambusart und ihre Häufigkeit	20
2.3.4.2	Standort, Zugänglichkeit und Größe des Hains	21
2.3.5	Fällen und Absammeln der Halme	23
2.4	Taxonomische Bearbeitung der Formicidae	25
2.5	Quantitative und statistische Auswertung der Daten	29
2.5.1	Dominanz	29
2.5.2	Arten–Areal–Kurve	30
2.5.3	Diversität	30
2.5.3.1	$\alpha$ –Diversität	32
2.5.3.2	$\beta$ –Diversität	34
2.5.4	Statistik	35
2.5.4.1	Boxplot	36
2.5.4.2	Kruskal– und Wallis–Test	36
2.5.4.3	Korrelationsberechnungen	36
2.5.4.4	Multiple Regression	37
2.5.4.5	Diskriminanzanalyse	38
<b>3</b>	<b>Ergebnisse</b>	39
3.1	Taxonomische Struktur	39
3.1.1	Taxonomische Struktur der untersuchten Bambus–Ameisenfauna	39
3.1.2	Taxonomische Struktur in den einzelnen Bambushainen	42
3.1.3	Taxonomische Struktur bezogen auf die Nistressourcennutzungs– und Individuendominanz	46
3.1.3.1	Unterfamilienebene	46
3.1.3.2	Gattungsebene	47
3.2	Modell zur Besiedlungsdynamik von Bambusschößlingen und jungen Halmen	50
3.2.1	Der Bambusschößling	52
3.2.1.1	Ergebnisse der Dextrostixs– und Albustixs–Tests an Halmscheiden–Aurikeln von Bambusschößlingen	52
3.2.1.2	Beobachtungen an Bambushalmscheiden–Aurikeln	54

3.2.1.3	Beobachtungen an jungen Bambushalmen .....	58
3.2.1.4	Strukturnutzung .....	59
3.2.1.5	Verteilung der auftretenden Ameisen-Gattungen auf die Halmaltersklassen .....	61
3.2.2	Zusammenfassung .....	63
3.3	Nischenparameter der Bambus-Ameisengemeinschaften .....	66
3.3.1	Nest- und Aufenthaltsstrukturen .....	66
3.3.1.1	Kartonbauende Ameisenarten .....	67
3.3.1.2	Halminternodien .....	68
3.3.1.3	Astinternodien .....	70
3.3.1.4	Bohrgänge von Insektenlarven .....	73
3.3.1.5	Blatt- und Astscheiden .....	74
3.3.1.6	Sonstige .....	75
3.3.2	Nisthöhe .....	82
3.3.3	Trophobionten .....	95
3.3.3.1	Spezifität der trophobiotischen Beziehungen .....	97
3.3.4	Zustand der besiedelten Halm- und Astinternodien .....	99
3.3.5	Länge und Außendurchmesser der besiedelten Halm- und Astinternodien .....	102
3.3.5.1	Halminternodien .....	102
3.3.5.2	Astinternodien .....	104
3.3.6	Besiedlungsdruck .....	107
3.3.7	Koloniegründungen .....	108
3.3.8	Spezialisten und Generalisten .....	116
3.3.8.1	Bambusspezialisten .....	116
3.3.8.2	Nahrungsspezialisten .....	117
3.4	Synökologische Indizes .....	118
3.4.1	Individuendominanz .....	118
3.4.2	Ressourcennutzungsdominanz .....	119
3.4.3	Ökologische Dominanz .....	126
3.4.3.1	„Dominante“ Arten gemäß des Ameisen-Mosaik-Modells .....	126
3.4.3.2	„Nicht-dominante“ Arten im Ameisen-Mosaik .....	127
3.5	Diversität .....	130
3.5.1	$\alpha$ -Diversität .....	130
3.5.2	$\beta$ -Diversität .....	138
3.5.3	Arten-Areal-Kurve .....	140
3.6	Ergebnisse der statistischen Analysen .....	141
3.6.1	Multiple Regression: Gesamtauswertung der Haine .....	141
3.6.2	Multiple Regression: Einzelauswertung der Haine .....	145
3.6.3	Diskriminanzanalysen .....	146
3.6.4	Korrelationsberechnungen .....	150
<b>4</b>	<b>Diskussion</b> .....	<b>153</b>
4.1	Bemerkungen zur Methodik .....	153
4.1.1	Datenerhebung .....	153
4.1.2	Auswertungsmethoden: Diversität .....	155
4.1.3	Auswertungsmethoden: Statistik .....	162
4.2	Taxonomische Struktur der untersuchten Bambus-Ameisenfauna .....	163
4.2.1	Gattungs- und Artenzahlen .....	163
4.2.2	Dominanzverhältnisse .....	167
4.3	Arten-Areal-Kurve .....	169
4.4	Ameisen-Mosaik-Modell .....	170
4.4.1	Territorialität und Aggression .....	171
4.4.2	Numerische Dominanz .....	177

4.4.3	Gemeinschaft der „nicht-dominanten“ Arten.....	180
4.5	Hinweise auf deterministische oder stochastische Strukturierungs- mechanismen in der Bambus-Ameisengemeinschaft.....	186
4.5.1	Extraflorale Nektarien der jungen Bambushalme.....	186
4.5.2	Strukturnutzung und Nistverhalten von Ameisen auf jungen Bambushalmen.....	189
4.5.3	Nistressourcen als limitierender Faktor?.....	191
4.5.4	Koloniegründungen und Gründungskolonien.....	197
4.5.5	Hinweise auf Nischenauftrennungen?.....	200
4.5.5.1	Nistpflanze.....	201
4.5.5.2	Nistressource.....	203
4.5.5.3	Zustand der Halm- und Astinternodien.....	203
4.5.5.4	Nutzung von Halm- und Astinternodien unterschiedlicher Größe.....	205
4.5.5.5	Nisthöhe.....	207
4.5.5.6	Ernährungsweise: Spezialisierung und Limitierung.....	211
4.5.5.7	Determinismus und Stochastik.....	213
<b>5</b>	<b>Zusammenfassung</b> .....	<b>218</b>
<b>6</b>	<b>Literaturverzeichnis</b> .....	<b>221</b>
<b>7</b>	<b>Liste der Abbildungen und Tabellen</b> .....	<b>236</b>
<b>8</b>	<b>Anhang</b> .....	<b>239</b>
<b>9</b>	<b>Danksagung</b> .....	<b>263</b>
<b>10</b>	<b>Lebenslauf</b> .....	<b>264</b>

# 1 Einleitung

## 1.1 Tropische Artenvielfalt

Man geht heute davon aus, daß mehr als die Hälfte aller lebenden Arten in den tropischen Regenwäldern, die insgesamt nur 7 % der Festlandmasse bedecken, zu finden ist (WHITMORE 1993).

Die Baumkronenregion der tropischen Regenwälder erwies sich als besonders artenreich. Bevor ERWIN (1982) erste Ergebnisse seiner Untersuchung über Arthropoden der tropischen Kronenregion veröffentlichte, wurde die globale Fauna auf ca. 2 Millionen Arten geschätzt. Seither schwanken diese Schätzungen allein für die Insekten zwischen 5 und 30 Millionen Arten in den Tropenwäldern (ERWIN 1982, 1983, WILSON 1995, MAY 1996).

In der artenreichsten Tiergruppe, den Insekten, sind es die Ameisen und die Termiten, die in ihrer Biomasse und Individuenzahl besonders hervortreten. Im brasilianischen Regenwald ist die Biomasse der Ameisen fast viermal größer als die Biomasse aller dort vertretenen Vertebraten (WILSON 1990). Auch in der Kronenregion hat sich immer wieder gezeigt, daß oft Ameisen in Individuenzahl und Biomasse dominieren (ERWIN 1983, ADIS et al. 1984, BASSET et al. 1992, 1993).

Der Artenreichtum dieser Gemeinschaften läßt sich am besten anhand eines Beispiels veranschaulichen. Die Begasung eines Leguminosen-Baumes im Tambopata Nationalpark in Peru ergab eine arboreale Ameisengemeinschaft von 43 Arten aus 26 Gattungen (WILSON 1987). Diese Artenzahl entspricht in etwa der gesamten auf den Britischen Inseln anzutreffenden einheimischen Ameisenfauna (48 Arten aus 16 Gattungen) (BARRETT 1977). In einer neueren Untersuchung von HARADA & ADIS (1997) wurden bis zu 82 Ameisenarten auf einem Baum (Celastraceae: *Goupia glabra*), in einem Regenwaldreservat in Brasilien, entdeckt. Die Formiciden unterhalten vielfältige Beziehungen sowohl untereinander als auch zu anderen Tieren und Pflanzen. Je nach Art der Beziehungen können sie so entweder zur Erhaltung der Diversität beitragen (symbiontische Beziehungen, räuberische Beziehungen) (FRANKS & BOSSERT 1983, MASCHWITZ 1992) oder wie im Falle der sogenannten „Tramp“-Arten den Artenreichtum herabsetzen (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, S. 399 – 400).

## 1.2 Erklärungsmodelle

Die Entdeckung des gemäßigt–tropischen Diversitätsgradienten warf für die Wissenschaft viele neue Fragen auf. Wie können in den tropischen Regionen so viele Arten koexistieren? Welche Prozesse beeinflussen die Struktur und die Erhaltung solcher artenreicher Gemeinschaften? Die ersten Theorien hierzu konzentrierten sich auf das Klima und die anscheinende Stabilität der tropischen Wälder (Äquitabilitäts–Stabilitäts–Hypothese), diese wurden jedoch rasch entkräftet und durch andere Theorien ersetzt (TERBORGH 1993). Ein vermuteter Zusammenhang zwischen der Strukturheterogenität der Pflanzengemeinschaften und der Diversität der diese Gemeinschaften bewohnenden Tiere konnte in vielen Fällen nachgewiesen werden (HUSTON 1979).

Besonders in der zweiten Hälfte unseres Jahrhunderts wurden zahlreiche Modelle und Hypothesen entwickelt, die sich vereinfachend in zwei Gruppen teilen lassen: deterministische Gleichgewichtsmodelle und stochastische Fluktuationsmodelle. Tabelle 1 zeigt die generalisierten Eigenschaften solcher Modelle (nach LINSENMAIR 1990, KÖNIG & LINSENMAIR 1996).

Diesen Modellen zugrunde liegend finden sich „klassische“ Kontroversen über ökologische Begriffe wie Konkurrenz, Nische, Ressourcennutzung und deren Bedeutung für die Zusammensetzung von Lebensgemeinschaften. Die Diskussion über die Wirkung von interspezifischer Konkurrenz in Lebensgemeinschaften bzw. das Nichtvorhandensein einer solchen Wirkung hat die stochastischen Modelle überhaupt erst hervorgebracht und damit unser Verständnis über Lebensgemeinschaften entscheidend erweitert. Auf der einen Seite stehen Arbeiten zum Konkurrenzausschlußprinzip, zum Konzept der begrenzten Ähnlichkeit und Arbeiten, welche die Bedeutung und die Häufigkeit der interspezifischen Konkurrenz belegen. Auf der anderen Seite finden sich Untersuchungen, die zeigen, daß für bestimmte Organismen interspezifische Konkurrenz vermutlich ausgeschlossen werden kann, da aufgrund von Störungen (in Form von Predatoren, Parasiten oder abiotischen Einwirkungen) die beteiligten Arten selten eine Dichte erreichen, bei der Konkurrenz eine Rolle spielt (siehe zusammenfassende Darstellung einiger dieser Auseinandersetzungen in WALLACE 1987, KEDDY 1989, BEGON et al. 1991, FOX 1999). Dieser Kontroverse verdanken wir wichtige Modelle und Denkansätze wie die ausbeutervermittelte Koexistenz, das Konzept des Mosaikzyklus (REMMERT 1991) und die intermediäre Störungshypothese von CONNELL (1978), um nur einige zu nennen (siehe hierzu auch BEGON et al. 1991).

**Tab. 1:** Generalisierte Eigenschaften der deterministischen und der stochastischen Modelle (zusammengestellt nach LINSENMAIR 1990 und KÖNIG & LINSENMAIR 1996).

<b>Eigenschaften</b>	<b>deterministische Gleichgewichtsmodelle</b>	<b>stochastische Fluktuationsmodelle</b>
Zusammensetzung der Lebensgemeinschaft	geprägt durch biologische Interaktionen, z. B. Konkurrenz, Mutualismen etc.	zufällig
Nischen	viele enge Nischen mit geringer Überlappung, verursacht durch die obengenannten biologischen Interaktionen	starke Nischenüberlappungen aufgrund breiter Nischen der einzelnen Arten
Spezialistenanteil	hoch	niedrig
Generalistenanteil	niedrig	hoch
freie Nischen	werden durch Spezialisten besetzt	können von allen Zönosemitgliedern besetzt werden
Besiedlungserfolg	durch bessere Konkurrenzfähigkeit	durch rechtzeitige Anwesenheit
erwartete $\beta$ -Diversität	niedrig	hoch
Klimaxzustand	wird erreicht	wird nicht erreicht

Allen diesen Auseinandersetzungen ist gemeinsam, daß meist sowohl die eine Seite als auch die andere Seite Belege, die ihre Thesen stützen, anbringen können. So ist zum Beispiel für viele Formicidengemeinschaften intra- und interspezifische Konkurrenz sicher nachgewiesen (FOX & FOX 1982, FELLERS 1987, SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN 1988, HÖLLDOBLER & WILSON 1990, Anhang 6). Zwischen phytophagen Insekten hingegen scheint interspezifische Konkurrenz relativ selten zu sein (STRONG et al. 1984) und es wird vermutet, daß Herbivoren insgesamt selten nahrungslimitiert sind und deshalb auch selten um Ressourcen konkurrieren (BEGON et al. 1991).

Auch in der Frage, ob deterministische oder stochastische Mechanismen bei der Aufrechterhaltung artenreicher Gemeinschaften eine Rolle spielen, wurden Hinweise dafür gefunden, daß beide Mechanismenformen von Bedeutung sind. Die zahlreichen hochspezialisierten Ameisen-Pflanzen-Beziehungen im Regenwald sind Beispiele für deterministisch strukturierte Gemeinschaften (FIALA & MASCHWITZ 1990, 1992 a, 1992 b, STADT FRANKFURT AM MAIN 1990, FIALA et al. 1991, 1994, MASCHWITZ et al. 1991, 1996, DAVIDSON & MCKEY 1993, MOOG & MASCHWITZ 1994, JOLIVET 1996). Andere Untersuchungen bestätigen die Wirkung von Ungleichgewichtsmodellen in der Artenzusammensetzung diverser Lebensgemeinschaften (PAINE 1966, CONNELL 1975, 1978, SALE 1977, FIALA et al. 1994, FLOREN 1995). Je nach Betrachtungsebene lassen sich stochastische oder deterministische Einflüsse postulieren.

Schon CONNELL (1978) kommt zu dem Schluß, daß die von ihm verglichenen Gleichgewichts- und Nicht-Gleichgewichts-Hypothesen sich nicht gegenseitig ausschließen und je nach den Gegebenheiten vor Ort in unterschiedlicher Gewichtung zur Wirkung kommen.

Aufgrund der abiotischen und der biotischen Verschiedenheit der tropischen Wälder unterschiedlicher Kontinente sowie ihrer unterschiedlichen Geschichte (WHITMORE 1993) sind unterschiedliche Wirkmechanismen bzw. eine unterschiedliche Gewichtung derselben durchaus zu erwarten.

Diese Ergebnisse und Variationsmöglichkeiten lassen es wenig sinnvoll erscheinen, lokal gefundene Lösungen zu verallgemeinern. Es sollte nicht vergessen werden, daß die Polarisierung vieler biologischer Kontroversen zwar zur Weiterentwicklung unserer Kenntnisse beiträgt, aber uns auch oft vergessen läßt, daß unter verschiedenen Gegebenheiten beide Pole in der Natur wirksam sein können.

Nachdem ersichtlich wird, daß beide Modelle ihre Berechtigung haben, sollte die Frage nach den Strukturierungsmechanismen in artenreichen Lebensgemeinschaften neu formuliert und eine Synthese der Modelle angestrebt werden. Was bedeutet es, wenn man in einem System sowohl stark deterministisch als auch stochastisch geprägte Gemeinschaften vorfindet? Gibt es Wechselwirkungen zwischen solchen Systemen?

Die vorliegende Arbeit wurde zu einer Zeit geplant und durchgeführt, als die Frage nach dem Überwiegen stochastischer oder deterministischer Prozesse im Vordergrund stand. Trotzdem soll, neben der Suche nach stochastischen und deterministischen Einflüssen in den Bambusameisenzönosen, versucht werden, die eben genannten Fragen in die abschließenden Überlegungen mit einzubeziehen.

### **1.3 Das Ameisen-Mosaik-Modell**

Das Ameisen-Mosaik-Modell ist ein deterministisches Modell. Es beschreibt ein dreidimensionales Mosaik, das durch die nicht überlappenden Territorien „dominanter“ Ameisenarten entsteht und von STRICKLAND (1951), WAY (1953), LESTON (1970, 1971, 1973 a, b, c), ROOM (1971) und MAJER (1972) nach ihren Untersuchungen in tropischen Plantagen genauer beschrieben wurde. In den nachfolgenden Jahren wurden Ameisen-Mosaik im Kronenbereich weiterer Plantagen und Wälder in Zentral- und Südamerika, Afrika, Asien und Nordaustralien entdeckt (MAJER 1993). Nach ROOM (1971, 1975), TAYLOR (1977) und MAJER (1993) hat jede „Dominante“ eine eigene distinkte Untergemeinschaft an „nicht-dominanten“ Ameisenarten. Man geht davon aus, „...that each dominant appears to have its own sub-community of non-dominant ants with which it is able to co-exist and that there is little overlap in the species composition of these various sub-communities“ (MAJER 1993).

Bezüglich der Artendiversität bedeutet dies, daß die häufige Anwesenheit einer bestimmten „Dominanten“ in einem Areal die Artenvielfalt verringern würde, da mit dieser „Dominanten“ ja immer dieselben Arten vergesellschaftet sind. Die  $\beta$ -Diversität der Artengemeinschaften gleicher „dominanter“ Ameisenarten sollte niedriger sein als die  $\beta$ -Diversität der Artengemeinschaften unterschiedlicher „dominanter“ Arten. Somit hätten die „dominanten“ Ameisenarten je nach Häufigkeit eine strukturierende, diversitätssenkende Wirkung im System. Sind die Bambusameisengemeinschaften im Sinne des Ameisen-Mosaiks strukturiert und lassen sich aufgrund der Anwesenheit bestimmter „dominanter“ Arten Vorhersagen über die  $\beta$ -Diversität machen?

#### 1.4 Bambus als Modellfall des Kronenraumes

Der extrem schwierige Zugang zur Kronenregion behinderte lange Zeit den Erkenntnisgewinn über die dort lebenden Artengemeinschaften. Bestenfalls bei einer von 100 000 Arthropodenarten aus dem Kronenraum verfügen wir über Daten zur Ökologie (GREENWOOD 1987). Die in diesem Jahrhundert entwickelten Methoden wie „Canopy-Fogging“, das Errichten von „Canopy-Walkways“ oder das Erklettern der Bäume mit Steigklemmen und Seilsystemen lieferten wichtige Erkenntnisse über die Bedeutung der Kronenregion für die Artenvielfalt. Ihre Aussagekraft ist jedoch durch systemimmanente Nachteile eingeschränkt. Der entscheidende Nachteil der „Fogging“-Methode ist ihre selektive Erfassung der Kronenbewohner. So werden z. B. Organismen mit kryptischer Lebensweise, nachtaktive Organismen oder solche die wegfliegen oder sich festkrallen, gar nicht oder nicht repräsentativ erfaßt. Zudem liefert diese Methode keinerlei Informationen über Nischenparameter der gesammelten Arten. Räumlich-zeitlich dynamische Prozesse sind auf diesem Weg kaum zu erfassen.

Die Beobachtung über „Canopy-Walkways“ oder Klettermethoden ermöglicht direkte Einblicke ins System und hat sich als sehr wertvoll erwiesen, ist jedoch in der Reichweite begrenzt und erfaßt jeweils nur einen kleinen Ausschnitt der Zönose (siehe z. B. GÖTZKE 1993).

Das Fällen einzelner Bäume stellt einen groben Eingriff ins System dar, kommt in Forstreservaten als Methode nicht in Frage und steht im grobem Widerspruch zum Ziel der Erhaltung des Lebensraumes.

Aufgrund dieser Schwierigkeiten wurde bisher noch keine Ameisengemeinschaft eines Baumes annähernd vollständig mit wichtigen Nischenparametern der einzelnen Arten, wie z. B. Nestform oder Anwesenheit von Trophobionten, erfaßt.

Mit der Wahl von Baum-Bambusarten als Modellfall der Kronenregion konnte ein Großteil der aufgeführten Schwierigkeiten umgangen werden. Die untersuchten Bambusarten erreichen mit bis zu 28 m Stammlänge meist die untere Kronenregion. Die Halme sind hohl und bieten nach

der Bohrtätigkeit verschiedener Organismen eine Vielzahl an Nistmöglichkeiten für Ameisen. Bambus ist in tropischen Ökosystemen häufig vertreten und bildet hainartige Bestände. Das schnelle Wachstum der Schößlinge (maximal 70 cm pro Tag) (FRANKE 1989) und die hohe Regenerationsfähigkeit (Rhizomwachstum) erlauben die Entnahme einzelner Halme und sogar die Untersuchung ganzer Haine. Die Schößlinge der hier untersuchten Arten wachsen innerhalb weniger Monate auf die Endgröße heran.

Erfahrungsgemäß beginnt schon ein Jahr nach dem Fällen eines Hains das Wachstum neuer Halme aus den Halmanlagen des Rhizoms. Nach 4 – 6 Jahren ist wieder ein neuer kleiner Hain herangewachsen.

#### **1.4.1 Voruntersuchungen am Bambus**

Voruntersuchungen zeigten eine vielfältige Ameisenbesiedlung der Bambushalme (DOROW, MASCHWITZ pers. Mitt.) und lieferten erste Erkenntnisse über Bambusspezialisten (DOROW & MASCHWITZ 1990) sowie Interaktionen zwischen Ameisen und Trophobiosepartnern auf Bambus (MASCHWITZ et al. 1986, 1987). Die toten, am Boden liegenden Bambushalme werden durch andere, hauptsächlich bodenlebende, Arten besiedelt als die lebenden, aufrecht stehenden Halme (DOROW pers. Mitt.).

#### **1.5 Aufgabenstellung der Arbeit**

1. Die unterschiedlichen Voruntersuchungen hatten nicht die Bambusameisenzönosen als Ganzes zum Schwerpunkt, über die Zusammensetzung dieser Ameisengemeinschaften war also relativ wenig bekannt.

Eine Bestandsaufnahme der auf und in den ausgesuchten Bambushainen nistenden Ameisenarten wurde als Grundlage dieser Arbeit angestrebt, um einen Eindruck vom Artenreichtum und der Zusammensetzung dieser Zönosen zu erhalten.

2. Zum Verständnis der Bedeutung der verschiedenen Arten in ihrer Lebensgemeinschaft und des Aufbaues dieser Lebensgemeinschaften sind Kenntnisse zur Biologie und Ökologie der angetroffenen Arten unerlässlich. Eine weitere Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es deshalb durch die Aufnahme von Nischenparametern (z. B. Nisthöhe, Nestform, Anwesenheit von Trophobionten) den Aufbau und die Ressourcenaufteilung innerhalb der Bambusameisenzönosen darzustellen.

Finden sich Hinweise für eine unterschiedliche Einnischung der verschiedenen Arten? Wie groß ist der Anteil von Spezialisten und Generalisten in den untersuchten

Bambusameisenzönosen?

Sind die Ameisenzönosen der Bambushaine nach dem Prinzip des Ameisen-Mosaiks strukturiert? Sind die untersuchten Gemeinschaften in ihrer Artenzusammensetzung ähnlich oder deutlich verschieden ( $\beta$ -Diversität)?

3. Um ein möglichst vollständiges Bild der Bambusameisengemeinschaft zu erhalten, wurden auch Schößlinge und junge Halme in die Untersuchung mit einbezogen.

Lassen sich regelmäßig auftretende Besiedlungsmuster sowohl in Nutzungsweise als auch systematischer Zusammensetzung finden?

4. Schließlich soll versucht werden, anhand der gewonnenen Erkenntnisse Rückschlüsse auf die beim Aufbau und bei der Aufrechterhaltung dieser Gemeinschaften wirkenden Mechanismen zu ziehen.

Inwieweit läßt sich aus den Ergebnissen auf stochastische oder deterministische Mechanismen in den Bambusameisenzönosen schließen?

Mit Hilfe der Multiplen Regression soll untersucht werden, ob Faktoren wie z. B. Halmalter, Halmlänge oder die Anwesenheit „dominanter“ Arten im Sinne des Ameisen-Mosaiks auf die Artenzahl der Halme oder die Häufigkeit mit der Koloniegründungen auf den einzelnen Halmen auftreten Einfluß haben.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiet

Die Daten zur vorliegenden Arbeit wurden im Laufe von vier Forschungsaufenthalten am Gombak Field Studies Centre (GFSC) der University Malaya, Westmalaysia, Selangor, erhoben:

06.01.1991 – 04.04.1991,

07.01.1992 – 03.04.1992,

03.01.1993 – 02.04.1993,

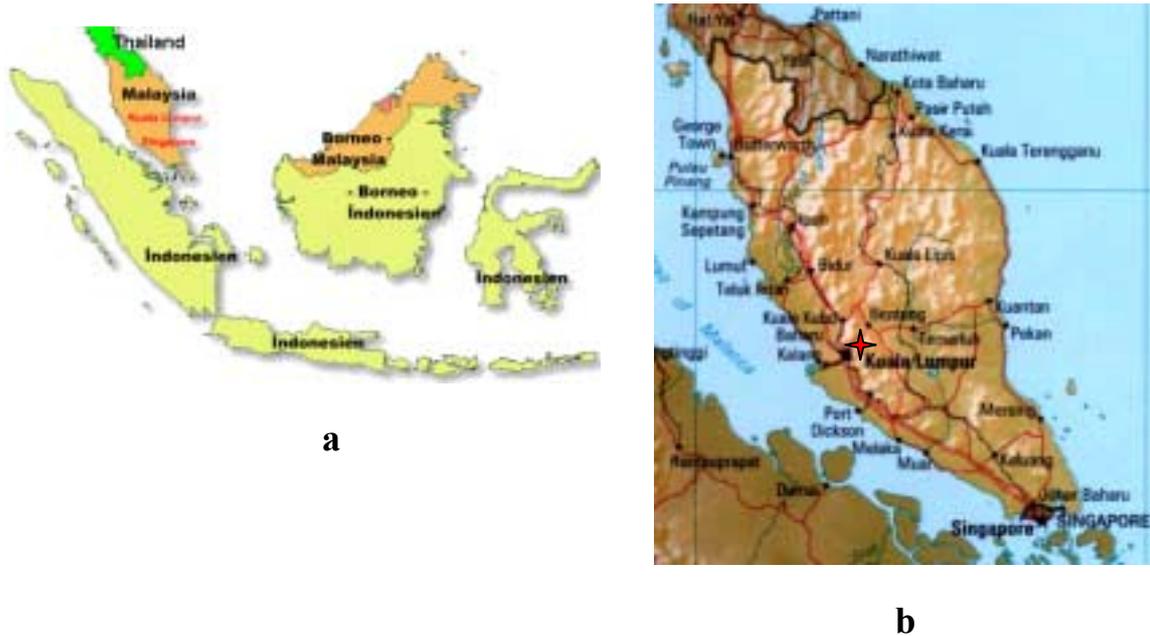
12.07.1993 – 26.09.1993.

#### 2.1.1 Geographische Lage und Vegetation

Die Malaiische Halbinsel erstreckt sich als südlichster Bereich des asiatischen Kontinents über 6° 40' N bis 1° 10' N (TJIA 1988), die Ostküste ist begrenzt vom Südchinesischen Meer, die Westküste von der Malaccastraße (Abb. 1 a, b).

Die Halbinsel gehört zur Malesischen Florenregion (WHITMORE 1984) und wird von Zoogeographen der Faunenregion Orientalis zugerechnet (AIKEN & LEIGH 1992). BOLTON (1994) verwendet für die Formicidae eine abweichende Einteilung der Faunenregionen und faßt die Malayische Halbinsel, die Philippinen, Ostmalaysia und Indonesien inklusive Neuguinea sowie die Inselsysteme des Pazifik als Indoaustralische Region zusammen.

Die Forschungsstation liegt ca. 30 km nordöstlich von Kuala Lumpur im Bundesstaat Selangor (3° 14' N, 101° 38' E) am Fluß Gombak in den Ausläufern der Hauptgebirgskette (Titi-Wangsa-Berge) (Abb. 1 b). Das Stationsareal umfaßt 126 ha in einer Höhe von 240 – 500 m über NN (SOEPADMO & THO 1972). Im Gebiet sind Reste natürlichen „Hill-Dipterocarp-Forests“ zu finden, jedoch überwiegt durch Holzeinschlag entstandener zirka 80 Jahre alter Sekundärwald mit von Bambus dominierten Bereichen (BISHOP 1973, FIALA 1988, RABENSTEIN 1995). In der Stationsumgebung ist die Bambusart *Gigantochloa scortechinii* besonders häufig (BISHOP 1973).



**Abb. 1:** Geographische Lage  
**a** der Malayischen Halbinsel und  
**b** des Untersuchungsgebietes im Bundesstaat Selangor. Der rote Stern rechts von Kuala Lumpur kennzeichnet die Lage des Gombak Field Studies Centre.

### 2.1.2 Klima

Westmalaysia liegt im äquatorialen Zonobiom mit Tageszeitenklima (auch perhumides Zonobiom) (WALTHER & BRECKLE 1984). Das Klima ist gekennzeichnet durch einen Jahresniederschlag von 2 000 – 3 000 mm in den Niederungen (WALTHER & BRECKLE 1984), hoher relativer Luftfeuchtigkeit (mittlere relative Luftfeuchte 95 %) (TJIA 1988) und hoher mittlerer Temperatur (durchschnittliche Jahrestemperatur  $26,7^{\circ}\text{C} \pm 1,6^{\circ}\text{C}$ ) (DALE 1963). Beeinflusst wird das Klima durch den Nordostmonsun (November/Dezember bis März) und den Südwestmonsun (Mai bis September/Okttober) (BISHOP 1973). Das Niederschlagsmaximum im Westen der Halbinsel liegt in den Monsun-Übergangsphasen (April, Oktober/November), während der Monsunphasen können Niederschlagsminima auftreten (TJIA 1988). Drei Feldaufenthalte fielen in die Zeit des Nordostmonsuns und ein Aufenthalt in die Zeit des Südwestmonsuns. Auf dem Gelände des GFSC wurden im Zeitraum von April 1992 bis Mai 1993 für die monatliche Temperatur, die relative Luftfeuchte und den Niederschlag folgende Jahresmittel berechnet:  $26,6^{\circ}\text{C}$ , 82,4 % und 2 291 mm (RABENSTEIN 1995).

## 2.2 Bambus

### 2.2.1 Taxonomie und Verbreitung auf der Malayischen Halbinsel

Trotz des strauch- bzw. baumartigen Habitus der meisten Bambusarten gehören diese Pflanzen zur Familie der Gräser (Gramineae: Bambusoideae, Bambuseae). Über die Anzahl der Gattungen und Arten innerhalb der Unterfamilie Bambusoideae findet man unterschiedliche Angaben von 49 bis 115 Gattungen und 800 bis 1 500 Arten (RECHT & WETTERWALD 1988, OHRNBERGER 1989, DRANSFIELD 1992, WONG 1995 b). Die Trennung der Arten erweist sich als schwierig, auch wenn in der Bambus-Taxonomie sowohl reproduktive als auch vegetative Merkmale verwendet werden. Viele Bambusarten blühen nur sporadisch, in Abständen von 10 bis 120 Jahren (HEYWOOD 1982), so daß reproduktive Pflanzenteile nicht immer zur Verfügung stehen. Auch heute noch werden neue Gattungen und Arten beschrieben beziehungsweise Arten aufgespalten (DRANSFIELD 1981, 1989 a, 1989 b, WIDJAJA 1987, WONG 1992), so daß die Taxonomie dieser Unterfamilie keinesfalls als abgeschlossen betrachtet werden kann.

Auf der Malayischen Halbinsel wurden bisher 59 Arten in 14 Gattungen gefunden (WONG 1995 b). 25 Arten sind eingeführt oder nur als Kulturpflanzen bekannt. 34 Arten sind einheimisch und von diesen 24 endemisch (WONG 1995 b). Folgende Gattungen findet man auf der Malayischen Halbinsel: *Bambusa*, *Chimonobambusa*, *Dendrocalamus*, *Dinochloa*, *Gigantochloa*, *Holttumochloa*, *Kinabaluchloa*, *Maclurochloa*, *Melocanna*, *Phyllostachys*, *Racemobambus*, *Schizostachyum*, *Soejatmia* und *Thyrsostachys*.

HOLTUM (1958) unterscheidet zwei Gruppen, die kultivierten „Dorf“-Bambusse und die wilden „Wald“-Bambusse, wobei jedoch auch wilde Arten genutzt werden (z. B. durch Ernte der Bambusschößlinge).

Die wilden Bambusse findet man an Wald- und Wegrändern, an Berghängen und Lichtungsrändern sowie einige Arten auch im Inneren des Waldes (DRANSFIELD 1988). Nach HOLTUM (1958) sind fast alle in Malaysia gefundenen Arten lichtbedürftig und wachsen im Waldschatten nur schwach.

*Gigantochloa scortechinii* (Abb. 2) ist die häufigste lokale Art und wächst gewöhnlich entlang der Waldränder am Fuße der Hauptgebirgskette (DRANSFIELD 1988). Drei der in dieser Arbeit untersuchten Bambushaine gehören zu dieser Art (Hain 1 – 3). Die anderen beiden Haine (Hain 4 und 5) sind der Art *Gigantochloa thoi* (Abb. 4 d, e) zuzuordnen. Diese Art ähnelt stark *G. levis*, aber nach WONG (1992) gehören die als *G. levis* beschriebenen Exemplare auf der Malaiischen Halbinsel zu *G. thoi*; *G. levis* ist nur in Ostmalaysia zu finden.



**Abb. 2:** Haine der im Untersuchungsgebiet häufigsten Bambusart *Gigantochloa scortechinii*.

### 2.2.2 Morphologie

(nach HOLTUM 1958, RECHT & WETTERWALD 1988, WEIB 1989 UND DRANSFIELD 1992)

Die Bambuspflanze setzt sich aus dem unterirdischen Rhizom und dem oberirdischen Halm zusammen, beide Teile sind in Nodien und Internodien segmentiert. Neue Halme entstehen aus Knospen am unterirdischen Rhizomteil alter Halme. Bei allen malaiischen Bambusarten wächst die Spitze des neuen Rhizoms nur ein kurzes Stück horizontal und formt so das Rhizom des neuen Halmes, danach wächst sie vertikal weiter und bildet noch unter der Erde den jungen Bambusschößling. Dieser Typ des Rhizoms wird pachymorph genannt und formt ein Sympodium. Diese horstige Wuchsform hat ihren Verbreitungsschwerpunkt in den Tropen und Subtropen.

Der junge Bambusschößling (im malaiischen „reibung“) besteht aus noch nicht gestreckten, weichen Internodien, die durch je eine Halmscheide geschützt werden. Die Halmscheiden dienen nicht nur dem Schutz der jungen Internodien, sondern enthalten auch Wachstumshormone. Sie werden oft als modifizierte Blätter interpretiert und sind aus der eigentlichen Halmscheide, einem Halmscheidenblatt, der Ligula und zwei Aurikeln (die nicht bei allen Arten vorhanden sind) zusammengesetzt (DRANSFIELD 1992) (Abb. 5, 7 c). Bestimmte Halmscheideneigenschaften wie z. B. Farbe, Art und Farbe der Behaarung, Vorhandensein oder Fehlen von Wachs, Stellung des Halmscheidenblattes sind nützliche Merkmale zur Unterscheidung der Bambusarten im Feld. In der Regel wächst der junge Halm erst zu seiner endgültigen Länge, bevor er sich verzweigt. Die Halmscheiden vertrocknen, spreizen sich vom

Halm weg und fallen schließlich ab. Bambus ist sehr schnellwüchsig, die endgültige Länge des Halmes, die bis zu 40 m betragen kann, wird in wenigen Wochen bis Monaten erreicht. An günstigen Standorten wurden bei großen Bambusarten bis zu 30 cm Wachstum pro Tag registriert (HOLTTUM 1958). Nach FRANKE (1989) kann das Längenwachstum junger Halme aber auch 50 – 70 cm pro Tag betragen.

Der Durchmesser des Halmes ist schon im Schößling festgelegt, es erfolgt kein Dickenwachstum. Zur Spitze hin nimmt der Durchmesser ab. Die Internodien der Halmmitte sind in der Regel länger als jene an der Basis und der Spitze des Halmes. Die Internodien der meisten Bambusarten sind hohl.

Jeder Nodus trägt alternierend eine Astknospe, gewöhnlich bleiben diese Astknospen an den unteren Nodi dormant (HOLTTUM 1958). Nach RECHT & WETTERWALD (1988) wird ein Bambushalm ungefähr 10 Jahre alt. Bei jungen, sich gut entwickelnden Pflanzen wachsen aus dem Rhizom anfangs in jedem Jahr dickere und höhere neue Halme, die Größe der Halme ist jedoch nicht nur alters-, sondern auch standortabhängig. Solange der Halm lebt, bilden sich jedes Jahr neue Zweige und Blätter. Ein Bambusblatt kann bis zu 2 Jahre alt werden. Die Größe des Blattes hängt vom Standort, der Ernährung und dem Alter der Pflanze ab. Das Bambusblatt wird aus den Spreiten der Blattscheiden gebildet; deren Aufbau entspricht dem für die Halmscheide beschriebenen (RECHT & WETTERWALD 1988).

### 2.2.3 Definition besiedelter Bambusstrukturen

Nachfolgend werden die wichtigsten von Ameisen auf dem Bambushalm genutzten Nist- bzw. Aufenthaltsressourcen in Form und Lage vorgestellt:

- Halminternodium (HI) (Abb. 3 h, 13 a),
- Astinternodium (AI) (Abb. 3 d),
- Halmscheide (HS) (Abb. 5),
- Halmscheidenblatt (HSB) (Abb. 5, 7 c),
- Aurikel (AU) (Abb. 7 c),
- Astscheide (AS), beim jungen Ast über die ganze Astlänge vertreten, bei älteren Ästen nur noch am Astansatz (Abb. 3 a, b),
- Blattscheide (BS), überall wo am Ast Blätter austreten; besonders häufig besiedelt am Astende (BSAE) (Abb. 3 c),
- Insektenbohrlöcher, aufgeteilt in
  1. Buprestidenbohrlöcher (BBL) (Abb. 3 g), am Halm unterhalb der Astansätze und an Astverzweigungen an den Verzweigungsansätzen zu finden,

2. Bohrgänge der Eurytomidae *Tetramesa gigantochloae* (Hymenoptera, Chalcidoidea; NARENDRA & KOVAC. 1995) (Abb. 3 e, f), in der Halminternodienrinde zu finden, wo oftmals mehrere Bohrgänge pro Internodium nebeneinander liegen,
3. Bohrlöcher unbekannter Larven, an den Astansätzen direkt am Halm und an Astverzweigungen zu finden,
  - Astansatz (AA) (Abb. 3 a, b),
  - Astverzweigung (AV) (Abb. 13 b)
  - Karton an verschiedenen Stellen des Halmes (K): der Karton wird von den betreffenden Ameisenarten selbst hergestellt und um bestimmte Halmteile herum bzw. in bestimmte Halmteile hineingebaut (Abb. 3 a, b, 13 a, b),
  - Detritus–Seidenpavillons unter Blättern (Abb. 3 i).

Vertikal lassen sich am Bambushalm drei Zonen unterscheiden:

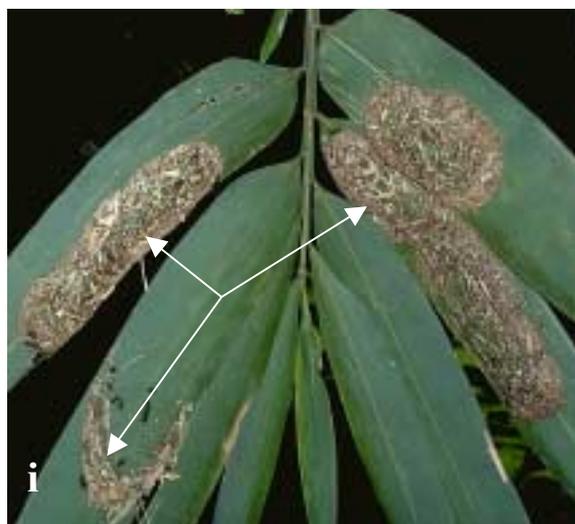
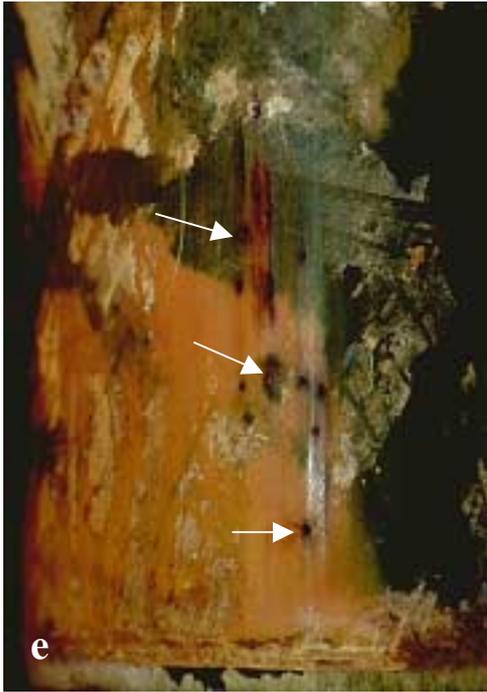
1. der untere unbelaubte Halmteil,
2. der mittlere Halmteil mit Ästen und Laub und
3. der Spitzenteil, ebenfalls mit Ästen und Laub, aber mit geringerem Durchmesser als der restliche Halm und oft pendelnd in die eine oder andere Richtung geneigt (Anhang 1). Die Länge dieses Spitzenteiles wurde bei Halmen > 10 m auf ca. 2 m, bei Halmen < 10 m auf ca. 1 m festgelegt.



**Abb. 3:** Bambusstrukturen, die von Ameisen als Nist- bzw. Aufenthaltsorte genutzt wurden.  
**a + b** Ansicht eines Nodus von *Gigantochloa scortechinii* mit Ästen, **AA** = Astansatz, **AS** = Astscheide, **K** = Karton;  
**c** Blattscheiden am Ende eines Astes von *G. thoi*, der Hohlraum in der Mitte wird von Ameisen genutzt;  
**d** aufgeschnittenes Astinternodium von *G. scortechinii*, im Inneren sind noch eine Arbeiterin und eine Königin von *Crematogaster* sp. 1 zu erkennen;

**Folgende Seite:**

- e** Bohrlöcher von *Tetramesa gigantochloae* in der Wand eines Halminternodiums von *G. scortechinii*;
- f** Weibchen von *Tetramesa gigantochloae* bei der Eiablage an einem jungen Halm von *G. scortechinii*;
- g** Bohrloch eines Buprestiden-Käfers am Halm unter den Astansätzen;
- h** Halminternodium von *G. thoi*, **N** = Nodus, **HI** = Halminternodium;
- i** Seiden-Detrituspavillons von *Polyrhachis arachne* unter Blättern von *G. scortechinii*.



## 2.3 Erfassungsmethoden

### 2.3.1 Allgemeines

Während der Feldaufenthalte wurden 146 Bambusschößlinge, 81 junge Halme und 168 adulte Halme bearbeitet. Dabei wurden 5 Bambushaine mit insgesamt 107 Halmen untersucht, die restlichen Halme und die Schößlinge entfallen auf Stichproben im Untersuchungsgebiet. In dieser Arbeit werden im wesentlichen die Ergebnisse der Auswertung der 5 im Ganzen gefällten Haine vorgestellt. Die Ergebnisse der Schößlinge und jungen Halme werden zur Entwicklung einer Besiedlungsdynamik dieser Wachstumsstadien genutzt. Die Stichproben adulter Halme werden zur Aufführung zusätzlicher bambusbesiedelnder Ameisengattungen und Arten (Anhang 2) herangezogen.

### 2.3.2 Beobachtungen an Bambusschößlingen

Schößlinge der folgenden Bambusarten wurden während der Bambuswachstumsaison 1993 (in Gombak ca. Juli bis November) untersucht: *Gigantochloa scortechinii*, *G. thoi*, *Dendrocalamus pendulus* und *Schizostachyum zollingeri*. Von den insgesamt 146 Schößlingen wurden 71 regelmäßig über einen längeren Zeitraum kontrolliert. Zusätzlich wurden 75 Schößlinge außerhalb dieser Kontrollreihen stichprobenartig untersucht. In diese Gruppe gehören alle *Schizostachyum*- und *Dendrocalamus*-Schößlinge. Bei allen wurden Höhe, Durchmesser und Zustand des Schößlings aufgenommen sowie besuchende Ameisen oder andere Insekten abgesammelt.

Aurikel der vier Bambusarten wurden auf die Sekretion von Zucker getestet. Aurikel von *Gigantochloa scortechinii* wurden zusätzlich auf die Sekretion von Proteinen getestet. Hierzu wurden Dextrostix (Hersteller: Merck) beziehungsweise Albustix (Hersteller: Merck) verwendet und die Teststreifen auf die Aurikel gepreßt. Trat eine Verfärbung ein, wurde diese mit der Reaktionsskala auf dem Teststreifenbehälter verglichen und der Wert im Feldvordruck (Anhang 3) notiert. In den Kontrollreihen wurden einige Schößlinge wiederholt, jedoch an unterschiedlichen Aurikeln, getestet.

Der größte Teil der Schößlinge wurde zu verschiedenen Tageszeiten untersucht, nur eine kleine Anzahl von *G. scortechinii*-Schößlingen wurde auch nachts untersucht (Test auf Zuckersekretion n = 4, Test auf Besucher n = 62). Alle Tests auf Proteinsekretion wurden tagsüber vorgenommen.

### 2.3.3 Beobachtungen an jungen Halmen

Insgesamt wurden 81 junge Halme gefällt und abgesammelt (zur Methode siehe 2.3.5), davon wurden 74 von Ameisen genutzt. Auf 7 Halmen wurden keine Ameisen gefunden. Die Halme gehörten zu vier Bambusarten: *Gigantochloa scortechinii* 63 Halme, *Schizostachyum zollingeri* 9 Halme, *G. thoi* 7 Halme und *Schizostachyum grande* 2 Halme. Die Halme von *Sch. grande* wurden in den Genting Highlands gefällt (in der Titi–Wangsa–Gebirgskette an der Grenze von Selangor und Pahang), der Rest auf dem Stationsgebiet.

Zur Einteilung der Halme in Halmaltersklassen siehe Abbildung 5 und Tabelle 14 unter 3.2.

Die Bearbeitung des Ameisenmaterials der jungen Halme ist auf Gattungsebene abgeschlossen. Auf Artebene wurde das Material der jungen Halme der fünf gefällten Haine bearbeitet.

### 2.3.4 Auswahl der Bambushaine

Bei der Auswahl der zu fällenden Haine spielten vor allem die Bambusart und ihre Häufigkeit im Untersuchungsgebiet, der Standort, die Größe des Hains und die Zugänglichkeit des Hains eine Rolle.

#### 2.3.4.1 Die Bambusart und ihre Häufigkeit

Da der untersuchte Bambus als Modellfall für die Baumkronenregion dienen sollte, wurden zwei Bambusarten mit geraden, aufrechten Halmen gewählt, deren Halme Baumgröße erreichen. Es handelt sich um *Gigantochloa scortechinii* (Hain 1 – 3) und *G. thoi* (Hain 4 und 5). *G. scortechinii* erreicht nach WIDJAJA (1987) Halmhöhen bis zu 20 m und Halmdurchmesser bis 12 cm. *G. thoi* erreicht nach WONG (1995) Halmhöhen von 10 – 16 m und Halmdurchmesser von 9 bis 12 cm. Erstere Art ist im Untersuchungsgebiet dominant, letztere wurde bestandsbildend an einem Hang in Stationsnähe gefunden. Die Halmlängen der Bambusarten variierten je nach Standort, so hatte der im Sekundärwald gelegene Hain 4 eine durchschnittliche Halmlänge von 22,82 m ( $n = 19$ ,  $sd = 3,8$  m,  $range = 13,5 - 27,6$  m). Die anderen Haine, die entweder am Flußufer oder an einem Standort mit Waldrandcharakter lagen, hatten durchschnittliche Halmlängen von 19,53 m in Hain 1 ( $n = 26$ ,  $sd = 1,9$  m,  $range = 16,1 - 23,6$  m), 15,0 m in Hain 2 ( $n = 9$ ,  $sd = 5,9$  m,  $range = 5,4 - 21,4$  m), 17,3 m in Hain 3 ( $n = 17$ ,  $sd = 2,6$  m,  $range = 13,2 - 24,2$  m) und 16,1 m in Hain 5 ( $n = 36$ ,  $sd = 4,7$  m,  $range = 6,2 - 23,1$  m).

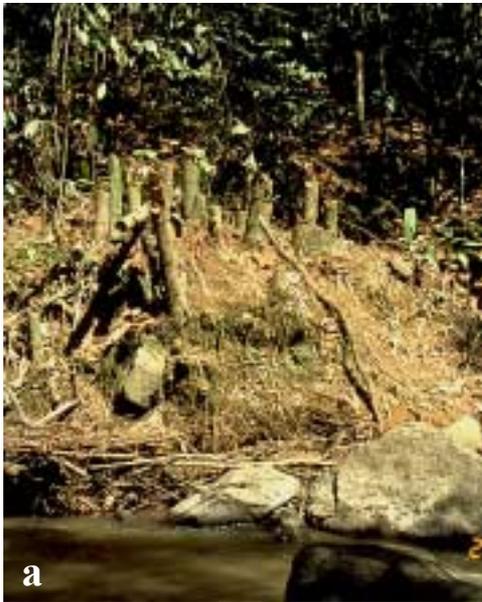
### 2.3.4.2 Standort, Zugänglichkeit und Größe des Hains

Bei der Zugänglichkeit der Haine wurde besonderer Wert darauf gelegt, daß sich in direkter Nachbarschaft zum Hain eine Fläche mit nur geringem Unterwuchs befand. Diese Fläche wurde dann zur Bearbeitung der gefälltten Halme genutzt. Bei dichtem Bewuchs hätte zuviel Pflanzenmaterial beseitigt werden müssen. Der Eingriff in das System sollte so gering wie möglich gehalten werden. Die gewählten Standorte sollten für den Bambus in dieser Region typisch (s. o.) und nicht zu stark gestört sein. Ein gewisses Maß an Störung ergibt sich durch die Entnahme von Bambusschößlingen als Nahrungsmittel durch Orang Aslis (malayische Ureinwohner) und Stationsmitarbeiter. Die Entnahme ausgewachsener Halme war an den ausgewählten Hainen als gering bis nicht vorhanden einzustufen (in der Regel ist an der Form des Stumpfes zu erkennen, ob er gefällt wurde oder durch natürliche Vorgänge abgebrochen ist).

Damit pro Aufenthalt ein bis zwei Haine gefällt werden konnten, durften die Haine nicht zu groß sein. Es wurden Haine mit 9, 17, 19, 26 und 36 Halmen ausgesucht. Im allgemeinen kann man davon ausgehen, daß Haine mit vielen Halmen älter sind als Haine mit nur wenigen Halmen. Der Halmzuwachs jedes Haines pro Wachstumssaison hängt von Standortfaktoren (Licht, benachbarte Pflanzen, Untergrund) sowie der Anwesenheit tierischer (inkl. des Menschen) und pflanzlicher Schädlinge ab. Auch artspezifische Unterschiede der Schößlingproduktion könnten einen Vergleich zwischen den beiden Arten erschweren. Vor Ort wurde das Halmalter am Ausmaß des Flechtenbewuchses abgeschätzt. Abgestuft nach der Anzahl älterer Halme ergibt sich folgende Rangskala vom jüngsten zum ältesten Hain: Hain 2, Hain 4 und Hain 3, Hain 1, Hain 5.

Hain 1 und Hain 2 (Abb. 4 a – c) befanden sich direkt am Ufer des Gombak–Flusses, die Halme von Hain 1 wurden auf einem sandigen Uferstück des Flusses, jene von Hain 2 auf Felsen direkt am Ufer bearbeitet. Hain 3 lag etwa 10 m vom Flußufer entfernt und die Halme wurden auf einer ca. 3 m breiten und ca. 10 m langen Fläche mit niedrigem Bambus– und Krautpflanzenbewuchs (hauptsächlich *Crinum asiaticum*, Amaryllidaceae) bearbeitet. WONG (1995 a) weist darauf hin, daß in von *G. scortechinii* dominierten Habitaten die Bodenflora verarmt ist und hauptsächlich aus Gemeinschaften mit Ingwer, Farnen und anderen an schattige Lichtverhältnisse angepaßten Arten besteht. Hain 4 lag an einem Abhang (Abb. 4 d) zwischen anderen Hainen derselben Art, Resten von Hill–Dipterocarp–Forest und Sekundärwald. Hier erfolgte die Bearbeitung der gefälltten Halme am Hang selbst und auf dem Pfad am Fuße des Hanges. Hain 5 lag am Fuße eines Hanges und war an drei Seiten von anderen Bambushainen (sowohl *G. thoi* als auch *G. scortechinii*) und Sekundärwuchs umgeben (Abb. 4 e). Die vierte

Seite hangaufwärts hatte mehr Waldrandcharakter, da hier niedriger Pflanzenbewuchs ohne große Bäume (> 10 m) folgte. Anhang 4 zeigt die Lage der gefälltten Haine auf dem Stationsgebiet.



**Abb. 4:**

- a** Hain 1 (*G. scortechinii*) am Ufer des Gombak nach Abschluß der Bearbeitung;
- b** Hain 1, zwei Jahre nach der Bearbeitung ist ein kleiner Hain nachgewachsen;
- c** Bearbeitung eines gefälltten Halmes von Hain 2 (*G. scortechinii*) am Ufer des Gombak;
- d** Habitat des an einem Hang gelegenen Hain 4 (*G. thoi*). Das Bild zeigt einen benachbarten *G. thoi*-Hain;
- e** Hain 5 (*G. thoi*) vor der Bearbeitung.

### 2.3.5 Fällen und Absammeln der Halme

Die Halme wurden mit Säge, Parang (malaiisches Buschmesser) und Axt gefällt. Meist fielen die Halme direkt zu Boden. Einige Halme blieben in benachbarten Bäumen oder Bambushainen hängen, konnten aber in der Regel ohne Probleme heruntergezogen werden. Wenige Halme hatten sich so stark verhakt, daß das Herunterziehen mit dem Verlust von Ästen oder der Halmspitze einherging ( $n = < 25$ ). Fielen die abgerissenen Teile zu Boden, wurden sie mitbearbeitet. Bei weniger als 10 Halmen blieben Äste oder die Halmspitze außerhalb der Reichweite hängen und mußten aufgegeben werden. Die Bedeutung dieser Verluste liegt in dem möglichen Verlust seltener Arten und damit der Unterschätzung der Artenzahl. Trotzdem ist die Gemeinschaft sehr gründlich erfaßt worden, und der aus den Ast- und Spitzeverlusten resultierende Fehler sollte gering sein. Bei Hain 1 und Hain 2, die direkt am Flußufer lagen, konnte es vorkommen, daß die Halme für kurze Zeit (wenige Sekunden) teilweise ins Wasser fielen. Erfahrungsgemäß wurden dabei höchstens fouragierende Ameisen weggespült.

Der untere unbelaubte Teil wurde vom oberen belaubten Teil abgetrennt und zuerst untersucht. Die Bearbeitung dieses Halmteils ging je nach Besiedlungsgrad relativ schnell vonstatten. Der Stamm wurde nach Anzeichen für Besiedlungsmöglichkeiten abgesucht. In diesem unbelaubten Halmbereich waren dies z. B. Löcher und Schlitze in der Rinde, Kartonstrukturen oder befestigtes Pflanzenmaterial (letztere spielten in diesem Halmbereich eher bei jungen Halmen eine Rolle). Einzelne Löcher und Schlitze wurden zugeklebt und die Halminternodien nach der Methode von KOVAC (1994, siehe dort Abb. S. 121) geöffnet. Bei Ameisenbesiedlung versuchten Ameisen durch die gesägten Öffnungen zu entkommen, was durch Einspritzen von Essigäther und Absammeln verhindert wurde. Wenn nötig, wurde ein zweites Mal Essigäther eingespritzt und die Öffnungen mit Klebeband verschlossen. Vor dem Öffnen des Internodiums wurde kurze Zeit gewartet, damit der Essigäther wirken konnte. Nach dem Öffnen wurden zuerst noch mobile Tiere, im Anschluß die betäubten oder bereits toten Tiere eingesammelt und in 70%igen Alkohol überführt. Larvenstadien wurden nicht quantitativ gesammelt, da ihre Bearbeitung nicht vorgesehen war. Die Trophobionten wurden ebenfalls nicht quantitativ gesammelt, sondern nur das Vorhandensein protokolliert und Stichproben für die qualitative Auswertung entnommen.

Oberflächliche Eurytomidenbohrgänge in der Rinde wurden mit Essigäther beträufelt, geöffnet und die Ameisen eingesammelt. Pflanzenteile, z. B. Halmscheiden und Halmscheidenblätter junger Halme wurden mit Essigäther behandelt und in Plastikbeuteln (Minigrip-Beutel, Schaffer Verpackungen GmbH) verschiedener Größe bis zur späteren Bearbeitung aufbewahrt. Der belaubte Teil wurde von unten nach oben untersucht. Dabei wurden einzelne Äste abgeschnitten und sowohl die Astinternodien als auch das gesamte Laub auf Ameisenbesiedlung

abgesucht. Einzeltiere wurden sofort in Alkohol überführt. Größere Nester bzw. Ansammlungen wurden in Plastikbeutel überführt, mit Essigäther behandelt und dort bis zur Bearbeitung aufbewahrt.

In einem Bearbeitungsbogen (Anhang 5) wurde bei Nestfunden bzw. Ameisennutzung Höhe, Art des Nestes bzw. Aufenthaltsortes, Vorhandensein von Königinnen (Feststellung nicht immer im Gelände möglich), Läusen sowie Unterfamilie und falls möglich Gattung der Ameisen vermerkt.

Die Nester wurden nicht für alle Arten quantitativ gesammelt, z. T. war dies methodisch begründet.

Wurde beim Fällen nicht schnell genug gearbeitet, brachen die Halme aufgrund der hohen Spannung unkontrolliert ab. Dabei rissen immer einige Halminternodien auf; bei diesen konnte im Falle einer Ameisenbesiedlung nur noch Höhe und Besiedlung registriert und wenige, manchmal keine, Tiere eingesammelt werden (< 10 Halme).

Bei gut trennbaren Arten mit vielen Nestern und hohen Individuenzahlen wurde z. T. auf das Einsammeln aller Nester verzichtet und nur Nestform, Höhe, An- oder Abwesenheit von Läusen und falls ersichtlich, von Königinnen oder Männchen protokolliert. In diesem Fall wurde wenn möglich die Individuenzahl pro Nest geschätzt. Falls dies nicht möglich war, wurde anhand des gesammelten Materials die mittlere Individuenzahl pro Nest berechnet.

Die Bearbeitung eines Halmes dauerte je nach Alter, Verzweigungsgrad, Belaubungsgrad und Grad der Besiedlung von 2 Stunden bis 1 ½ Tage. Konnte ein Halm nicht am selben Tag zu Ende bearbeitet werden, wurde der Restteil aufrecht an einem Halm des Hains befestigt und am nächsten Tag weiterbearbeitet. Erfahrungsgemäß blieben die Ameisen in ihren Nestern, so daß ein Verlust durch Abwanderung als unwahrscheinlich zu bewerten ist. Allein bei den kartonbauenden Arten (*Philidris* sp. 1, *Crematogaster* sp. 4, sp. 5 und sp. 6) wurden vereinzelt Kartonstrukturen ohne Ameisen gefunden. Es war nicht eindeutig nachzuvollziehen, ob diese Strukturen schon vor dem Fällen verlassen worden waren. Deshalb wurden sie in die Berechnung der Anzahl der Kartonstrukturen der einzelnen Karton bauenden Ameisenarten nicht einbezogen.

Die in Plastikbeuteln gesammelten Proben wurden im Anschluß auf der Feldstation bearbeitet. Bei Astinternodien wurden wenn möglich Länge und Durchmesser notiert. Bei *G.thoii*, der massive Astinternodien hatte, wurde zusätzlich die Länge des besiedelten Hohlraumes notiert.

## 2.4 Taxonomische Bearbeitung der Formicidae

Die taxonomische Zuordnung wurde sowohl an Alkoholmaterial als auch an aufgeklebten Tieren vorgenommen. Die Ameisen wurden von der rechten Körperseite her ventral zwischen den Coxen der Beinpaare auf kleine, dreieckige Kartonplättchen aufgeklebt. Bei einigen sehr kleinen Arten mit weichem Integument (betrifft hauptsächlich die Gattung *Tapinoma*) wurde auf diese Präparation verzichtet, da es sich zeigte, daß solche Individuen dazu neigten, nach kurzer Zeit zusammenzufallen und relevante Merkmale so nicht mehr zu erkennen waren. Manche Merkmale wie z. B. die Anzahl der Antennenglieder bei sehr blassen oder sehr kleinen Tieren waren bei Alkoholmaterial besser zu sehen.

Die Bestimmung auf Gattungsniveau erfolgte hauptsächlich mit den Gattungsschlüsseln von BOLTON in HÖLLDOBLER & WILSON (1990) und BOLTON (1994). Diese wurden ergänzt durch Arbeiten von MURPHY (1973), BOLTON (1991) und SHATTUCK (1992 a, b).

Der Stand der taxonomischen Bearbeitung der Ameisenfauna der südostasiatischen Region ist im Vergleich mit der neotropischen und äthiopischen Ameisenfauna als höchst unzureichend zu bezeichnen. Neuere Revisionen von auf Bambus vertretenen Gattungen sind selten, z. B. für *Cataulacus* (BOLTON 1974), *Cerapachys* (BROWN 1975), *Rhoptromyrmex* (BOLTON 1986) und *Polyrhachis* (DOROW 1996). Für besonders schwierige oder artenreiche Gattungen wie *Crematogaster*, *Tapinoma*, *Technomyrmex* und *Camponotus* gibt es keine jüngeren Revisionen. Für all diese Gattungen mußte auf ältere Publikationen, z. B. BINGHAM (1903) bzw. Publikationen aus anderen Faunenregionen (z. B. BOLTON [1987] für *Monomorium*) zurückgegriffen werden. Hier wurde nach für die Artunterscheidung tauglichen Merkmalen in den jeweiligen Gattungen gesucht.

War eine Identifizierung auf Artniveau mit der vorhandenen Literatur nicht möglich, wurden die Tiere anhand morphologischer Unterschiede in Morphospezies eingeteilt. Da meist ganze Nester gesammelt wurden, stand in der Regel genug Ameisenmaterial zur Verfügung, um durch den Vergleich zahlreicher Tiere Hinweise über die Variabilität von Merkmalen einer möglichen Morphospezies zu erhalten. Bei Koloniegründungen standen meist nur Königinnen zur Verfügung. Hier ergaben sich drei Möglichkeiten:

1. Die koloniegründende Königin ließ sich einer haininternen Art bzw. einer Art aus einem anderen Hain zuordnen, bei der Königinnen zum Vergleich zur Verfügung standen, z. B. *Cataulacus granulatus*, *Tapinoma* sp. 1, sp. 5 und sp. 6.
2. Die koloniegründende Königin gehörte zu einer Art, bei der keine Königinnen zum Vergleich zur Verfügung standen, z. B. *Crematogaster* sp. 12.

3. Es handelte sich um eine „hainfremde“ (noch nicht im Hain vertretene ) Art, die nur in einem Hain auftritt, z. B. *Rhoptromyrmex wroughtoni*, *Pheidole* sp. 1 und *Camponotus (Colobopsis)* sp. 2, bzw. um eine „hainfremde“ Art, die jedoch ebenfalls koloniegründend in einem (oder mehreren) der anderen Haine vertreten war, z. B. *Camponotus (Colobopsis)* sp. 5.

In dieser Arbeit werden bereits beschriebene Arten und Morphospezies, die noch beschrieben werden müssen, gleichrangig als Spezies gewertet. Die Morphospezies wurden innerhalb der Gattungen durchnummeriert.

Wenn möglich wurden auch ökologische Daten wie z. B. Nesttyp, An- oder Abwesenheit von Trophobionten (meist Pseudococciden) oder bei kartonbauenden Arten Unterschiede in der Kartonstruktur hinzugezogen, um den auf morphologischer Ebene gewonnenen Eindruck der unterschiedlichen Spezies zu stützen.

Die Auftrennung in Morphospezies wurde bei unklaren Fällen konservativ gehandhabt. Dies betrifft hauptsächlich die Dolichoderinengattungen *Tapinoma* und *Technomyrmex*, die sich in der Artenauftrennung als relativ schwierig erwiesen. So wurde z. B. die Morphospezies *Tapinoma* sp. 3 (*Dolichoderinae*) in vier Hainen gefunden. Sie ist insgesamt sehr variabel in Färbung, Augengröße und Länge des Antennenscapus, wird aber als eine Morphospezies behandelt, da die Ähnlichkeit insgesamt groß ist und auch ökologische Daten zum Teil übereinstimmen (Tab. 19 b – e). Bei der Gattung *Technomyrmex* wurden in einigen Fällen morphometrische Daten hinzugezogen, um die Artenauftrennung zu unterstützen, so z. B. bei Proben der Morphospezies *Technomyrmex* sp. 1.

Ein Großteil des *Tetraponera*-Materials wurde von Dr. PHIL WARD (University of California) bearbeitet. Das nicht verschickte Material wurde den von Dr. WARD bestimmten Proben zugeordnet, und von diesen wieder einige Proben an den Spezialisten geschickt, um die korrekte Zuordnung kontrollieren zu lassen. Die Arten *Tetraponera allaborans* und *Tetraponera* sp. 1 gehören zum *Tetraponera allaborans*-Artenkomplex, der sich im Feld nicht auftrennen läßt. Die beiden Arten sind sehr ähnlich und jede Art für sich sehr variabel. Nach Information von Dr. PHIL WARD handelt es sich möglicherweise um eine einzige stark variierende Art und er bezeichnet *T.* sp. 1 als Variante Nr. 4 von *T. allaborans* (P. WARD pers. Mitt.). Gleichzeitig weist er aber darauf hin, daß genaue molekulargenetische Untersuchungen unbedingt nötig sind, um mögliche Artgrenzen der Varianten von *T. allaborans* aufzuzeigen. Da das vorliegende Material anhand der Clypeusstruktur eindeutig aufgetrennt werden konnte und sich auch bezüglich der Einnischung unterschiedliche Tendenzen abzeichneten (siehe 3.3.1, 3.3.4), wurden *Tetraponera allaborans* und *T.* sp. 1 hier nicht zu einer Art zusammengelegt.

Das Material von *T. allaborans* hat deutliche Zähnen am Clypeusvorderrand, während das Material von *T. sp. 1* nur kleine rundliche Erhebungen am Clypeusvorderrand aufweist. Die Auftrennung nach diesem Merkmal erwies sich in der Nachbestimmung durch Dr. PHIL WARD jedesmal als korrekt. Insgesamt scheint die Variante 4 von *Tetraponera allaborans* (in dieser Arbeit *Tetraponera sp. 1*) größere Arbeiterinnen zu haben als *Tetraponera allaborans* (s. s.) (PHIL WARD pers. Mitt.).

In vier Hainen wurden sowohl *Tetraponera allaborans* als auch *Tetraponera sp. 1* gefunden. Dabei wurden in Hain 3, 4 und 5 auf einzelnen Halmen nicht von allen *Tetraponera*-Nestern Proben genommen; diese sind unter *Tetraponera ?* zusammengefaßt (Tab. 19 c – e).

Das *Polyrhachis*-Material wurde von W. H. O. DOROW (Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft) auf Untergattungs- und wenn möglich Artniveau bestimmt.

Die Einteilung in Morphospezies bei nicht auf Artniveau bestimmtem Material erfolgte durch die Verfasserin der vorliegenden Arbeit.

Das Probenmaterial von *Cataulacus muticus* wurde mit dem Typenmaterial von EMERY 1889 aus dem Museo Civico di Storia Naturale „Giacomo Doria“ (Genua) verglichen. Da das Typenmaterial nur aus einer Arbeiterin bestand, wurden kleinere Abweichungen (z. B. Arbeiterinnen-Größen) als Variationsbreite innerhalb der Art gewertet.

Zur Frage, ob es sich bei den auf Bambus nistend gefundenen Arten um Spezialisten oder Generalisten handelt, wurde folgendermaßen vorgegangen:

1. Bei bereits beschriebenen Arten wurde in der Literatur geprüft, ob sich Hinweise auf bambusspezialisierte bzw. generalistische Lebensweise finden lassen. So ist z. B. für *Cataulacus granulatus*, *Rhoptromyrmex wroughtoni*, *Cardiocondyla wroughtoni* und *Polyrhachis bicolor* bekannt, daß diese auch auf anderen Pflanzen nisten (BINGHAM 1903, KUGLER 1983, BOLTON 1986, LIEFKE 1993).
2. Einige morphologisch auffällige Arten wie z. B. eine unbeschriebene *Polyrhachis*-Art, eine *Crematogaster*- und eine *Tapinoma*-Art mit phragmotischer Königin wurden in der Region arbeitenden Arbeitsgruppenmitgliedern vorgelegt und ähnliches Material sofern vorhanden verglichen. Der Vergleich aller auf Bambus gefundenen Morphospezies mit dem Material einzelner Arbeitsgruppenmitglieder wäre zwar wünschenswert, steht jedoch noch aus.

In den Artenlisten der Haine 1, 3, 4 und 5 sind einige Zeilen mit Fragezeichen versehen (z. B. *Technomyrmex* sp. ? oder M ?). Diese sind jeweils auf einen der nachfolgend beschriebenen Sachverhalte zurückzuführen:

- die Ameisen entwichen bei der Probennahme (n = 5),
- die Ameisen wurden von anderen Ameisen (*Pheidole* sp.) aus der Probe geraubt (n = 1),
- die Probe war in so schlechtem Zustand, daß sie nicht zugeordnet werden konnte (n = 1),
- bei häufig auftretenden Ameisenarten wurde z. T. auf das Einsammeln aller Nester verzichtet, im nachhinein stellte sich in manchen Fällen jedoch heraus, daß es sich um zwei ähnliche, im Feld nicht zu unterscheidende Arten handeln konnte (n = 32),
- Entscheidungsschwierigkeiten bei der Zuordnung zu den Morphospecies; so konnten z. B. nicht alle koloniegründenden Königinnen einer Art zugeordnet werden, da sich nicht bei allen Morphospecies Königinnen in den Proben befanden (n = 22),
- einige Proben sind verschwunden (n = 6).

Tabelle 2 zeigt das Verhältnis der unklaren Proben zur Haingröße.

**Tab. 2:** Anzahl der unklaren Proben im Verhältnis zur Größe des jeweiligen Haines.

Hain	Halmzahl	? Proben	Proben gesamt	%
1	26	4	218	1,8
2	9	0	162	0
3	17	4	173	2,3
4	19	32*	216	14,8*
5	36	30	325	9,2

\* Zum großen Teil (18 Proben) auf das oben beschriebene Problem des *Tetraponera allaborans*-Komplexes zurückzuführen.

Die Bedeutung dieser Proben bezüglich der Individuenzahlen ist äußerst gering, da es sich meist um Proben mit geringer Individuenzahl (1 – <100) handelte. Die Gesamtartenzahl wird aufgrund dieser Proben wahrscheinlich aber unterschätzt. Die angegebenen Gesamtarten und Individuenzahlen sind also relative Zahlen.

## 2.5 Quantitative und statistische Auswertung der Daten

### 2.5.1 Dominanz

Der Begriff Dominanz kann unterschiedlich ausgelegt werden. Von vielen Autoren wird er rein statistisch definiert. Da es in der Regel nicht möglich ist, die Zahl der Individuen vollständig zu erfassen, handelt es sich um ein relatives Mengenmerkmal, welches die Häufigkeit der einzelnen Arten in den Proben zueinander ins Verhältnis setzt (SCHWERDTFEGGER 1975). Der **Dominanzgrad** einer Art errechnet sich nach folgender Formel:

$$D = \frac{100 \times b}{a}$$

wobei b = quantitatives Vorkommen der betreffenden Art und a = quantitatives Vorkommen sämtlicher Arten.

Durch Einfügen der Individuenzahlen erhält man die Individuendominanz. Fügt man die Aktivitätsdichte oder Biomasse ein, erhält man die Aktivitätsdominanz bzw. die Massendominanz (SCHWERDTFEGGER 1975). In dieser Arbeit wurde anhand der relativen Individuenzahlen die Individuendominanz und anhand der Ressourcennutzungszahlen die Ressourcennutzungsdominanz berechnet. Zur Darstellung der Dominanzstruktur einer Gemeinschaft werden die Arten nach absteigendem Dominanzgrad aufgelistet (Tab. 39 a – e). Es ist üblich, die Dominanzgrade zu Klassen zusammenzufassen. Auch hier gibt es verschiedene Vorgehensweisen (SCHWERDTFEGGER 1975, MÜHLENBERG 1989). In der vorliegenden Arbeit erfolgt die Einteilung nach TISCHLER (1949) und HEYDEMANN (1953, zitiert in SCHWERDTFEGGER 1975) in „eudominante Arten mit mehr als 10 %, dominante mit 10 % – 5 %, subdominante mit 5 % – 2 %, rezedente mit 2 % – 1 % und subrezedente mit weniger als 1 % des Vorkommens aller Arten“ (Tab. 37, 38).

Im Gegensatz zur statistischen Definition wird der Dominanzbegriff von einigen Autoren ökologisch definiert. DEBAUCHE (1962, zitiert in SCHWERDTFEGGER 1975) beschreibt Dominanz als „den Ausdruck für die Größe des Einflusses, den eine Art auf ihre Lebensstätte ausübt“. Die „dominanten“<sup>1</sup> Arten des sogenannten Ameisen–Mosaiks sind sowohl statistisch (Individuenzahl) als auch ökologisch (Verhaltensdominanz) definiert. In Anhang 6 sind Definitionen aus der Literatur zusammengestellt. Es fällt auf, daß sich hier die Dominanz aus mehreren ökologischen Faktoren und statistischen Dominanzen zusammensetzt, welche in ihrer Gesamtheit einen bestimmten Lebenstypus/Ökotypus ergeben. Zu diesen zählen u. a.

---

<sup>1</sup> Die in Ausführungszeichen gestellte Bezeichnung „dominant“ soll in dieser Arbeit für die dominanten Ameisenarten im Ameisen–Mosaik (Definition LESTON 1973 a – c + Anhang 6) stehen.

Individuenzahl/Individuendominanz, Aggressivität/Verhaltensdominanz, arboreale Lebensweise, rasches Populationswachstum, Polydomie und Mutualismus mit Homopteren.

### 2.5.2 Arten–Areal–Kurve

Für das Erstellen einer Arten–Areal–Kurve ist die zufällige Aufeinanderfolge der Aufnahmeflächen eine wichtige Voraussetzung, da ihre Anordnung den Verlauf der Kurve stark beeinflussen kann. Um die Spannbreite des Kurvenverlaufs zu zeigen, wurden zunächst die fünf untersuchten Haine in Bearbeitungsreihenfolge aufgetragen. Ergänzend wurden die Kurven mit der maximalen bzw. minimalen Steigung erstellt. Dazu wird der Hain mit der kleinsten bzw. der größten Artenzahl an den Kurvenanfang gestellt, gefolgt von den anderen Hainen in entsprechender Reihenfolge.

Aus diesen drei Kurven wurden die Mittelwerte berechnet und ein Mittelwertgraph erstellt. Zum Vergleich wurden zusätzlich mit Spielkarten zehn Zufallsreihenfolgen für die fünf Haine gezogen und diese wiederum in einem Mittelwertgraphen zusammengefaßt.

### 2.5.3 Diversität

Die  $\alpha$ -Diversität bezeichnet die Artendiversität innerhalb einer syntop lebenden Biozönose (LINSENMAIR 1990). Nach WHITTAKER (1972) wird sie als „within-habitat-diversity“ bezeichnet. Die Indizes zur Berechnung der  $\alpha$ -Diversität gewichten jeweils die Artenzahl bzw. Artenzahl und Abundanzen der beteiligten Arten (und damit die Bedeutung der seltenen oder häufigen Arten, MAGURRAN 1988) unterschiedlich stark. Die Zahl der zur Verfügung stehenden statistischen Methoden ist groß. Jeder Autor scheint eine andere Methode zu bevorzugen und viel Energie wurde darauf verwandt, die einzelnen Methoden zu vergleichen und ihre Nachteile darzulegen, obwohl dies nach HUSTON (1994) praktisch nichts zum ökologischen Verständnis der Diversität beigetragen hat. In der Methodendiskussion soll ausführlicher darauf eingegangen werden.

Da in dieser Untersuchung die Gemeinschaften außerordentlich gründlich erfaßt wurden, die Anzahl der Arten in den einzelnen Dominanzklassen bekannt ist und die unterschiedlichen Größen der einzelnen Haine einen Vergleich zwischen den Hainen meist nicht sinnvoll erscheinen lassen, wird auf die Berechnung der Hill-Serie verzichtet.

MAGURRAN (1988) kommt bezüglich der  $\alpha$ -Diversitäts-Indizes und Statistiken zu folgendem Ergebnis: „For reasons of standardization it would be prudent if ecologists would concentrate on one or a few indices. The log series index  $\alpha$ , the Berger–Parker dominance index, and a measure

of species richness (either S or the Margalef index) appear to combine most satisfactorily the advantages of being simple to calculate, easy to interpret and statistically and ecologically sound. In many cases it is valuable to go beyond a single diversity statistic and examine the shape of the species abundance distribution.“

An diese Empfehlung habe ich mich in der vorliegenden Arbeit gehalten, wobei ich auf eine Anpassung an die einzelnen Abundanz-Modelle verzichtet habe. Statt dessen werden nur die Rang-Abundanz-Graphen abgebildet. MAGURRAN (1988) betont, daß es keinen Grund gibt, warum eine gute Anpassung von Daten an eines der Modelle die ökologischen Vermutungen, auf denen dieses Modell basiert, rechtfertigen sollte. Nach GOTELLI & GRAVES (1996) gibt es für jede biologische Interpretation der Modelle eine korrespondierende statistische oder nicht-interaktive Erklärung. Die Rang-Abundanz-Graphen sollen hier nur einen optischen Eindruck der Dominanzstruktur liefern und so die Dominanztabellen ergänzen.

Wie bereits oben dargestellt, erschwert die unterschiedliche Größe der Haine einen direkten Vergleich des Artenreichtums bzw. der Diversitätsmaße. Die Artenzahl einer Probe steigt im allgemeinen mit der Probengröße bzw. dem Sammlungsaufwand an (MAGURRAN 1988). In solchen Fällen ist nach MAGURRAN (1988) und ACHTZIGER et al. (1992) die Rarefaction-Methode das Maß der Wahl. Hier wird die erwartete Artenzahl jeder Probe für eine standardisierte Probengröße (z. B. die kleinste Probe) berechnet. Der Begriff Probengröße bezieht sich hier auf die Individuenzahl in jeder Probe. Die kleinste Gesamtindividuenzahl in den untersuchten Bambushainen stimmt jedoch nicht mit dem an Halmen (und damit dem Sammlungsaufwand) kleinsten Hain überein. Deshalb habe ich mich entschlossen, zum Vergleich der Artenzahlen in den verschiedenen Hainen, die zur Rarefaction analoge Formel nach SHINOZAKI (1963, zitiert in ACHTZIGER et al. 1992) zu verwenden. Hier werden reine An- und Abwesenheitsdaten in Probeneinheiten verwertet und als Ergebnis erhält man „diejenige Artenzahl ..., die aufgrund der Kenntnis über das Vorkommen der einzelnen Arten in einer Erfassungsserie (Arten-Frequenz-Verteilung) bei einer bestimmten Anzahl von Erfassungseinheiten q zu erwarten wäre“ (ACHTZIGER et al. 1992). Die Erfassungseinheiten sind in der vorliegenden Untersuchung Bambushalme, und die Erfassungsserien entsprechen den einzelnen Bambushainen.

Zusätzlich wird die durchschnittliche Artenzahl pro Bambushalm angegeben, was der Artendichte nach SCHWERDTFEGGER (1975) entspricht.

Unter 2.5.3.1 werden die in der vorliegenden Arbeit angewandten  $\alpha$ -Diversitätsmaße vorgestellt.

Die  **$\beta$ -Diversität** ist ein Maß der Unterschiedlichkeit (oder Ähnlichkeit) der Artenzusammensetzung in verschiedenen Habitaten, meist untersucht entlang eines bestimmten Gradienten (MAGURRAN 1988). Im englischen Schrifttum wird sie als „between-habitat-diversity“ (WHITTAKER 1972) oder „differentiation diversity“ (MAGURRAN 1988) bezeichnet. Da die Festlegung der Untersuchungsebene keinen eindeutigen Regeln unterliegt, wird der Begriff inzwischen zur Unterscheidung der Artenzusammensetzung von Proben (auch aus einem homogenen Habitat), Habitaten und Gemeinschaften verwendet (SOUTHWOOD 1978). Auch hier gibt es eine Vielfalt von Berechnungsmöglichkeiten, welche entweder die Unähnlichkeit oder die Ähnlichkeit der Gemeinschaften erfassen. Hierbei handelt es sich zum einen um Indizes, die mit An- und Abwesenheitsdaten arbeiten und zum anderen um solche, die die proportionalen Abundanzen der einzelnen Arten der Gemeinschaft mit einbeziehen. In 2.5.3.2 werden die in dieser Arbeit verwendeten Indizes vorgestellt.

### 2.5.3.1 $\alpha$ -Diversität

Zur Charakterisierung der einzelnen Gemeinschaften wurde die Zahl der Arten in den einzelnen Hainen angegeben. Die Artenzahl einer Probe wird auch als **Artenreichtum S** bezeichnet. Die **Artendichte** nach SCHWERDTFEGER (1975) (durchschnittliche Artenzahl pro Flächeneinheit, hier Bambushalm) sowie der Median der Artenzahl pro Halm wurden für die einzelnen Haine berechnet. Da die Probengröße nicht einheitlich ist, die Haine haben mehr oder weniger variierende Halmzahlen, wird die jeweilige Haingröße mit angegeben.

Der **Berger-Parker-Index**, der zu den Dominanzmaßen gehört, gibt die proportionale Bedeutung der häufigsten Art der Probe an (MAGURRAN 1988). Nach MAY (1975, zitiert in MAGURRAN 1988) ist er einer der zufriedenstellendsten Indizes, die zur Verfügung stehen. Er ist unabhängig von der Artenzahl, wird aber von der Probengröße beeinflusst und soll deshalb hier gemeinsam mit den Rang-Abundanz-Graphen die Dominanzstruktur beschreiben und damit auch einen Eindruck der Evenness in den einzelnen Hainen geben. Zumindest für die beiden Haine ähnlicher Größe kann auch ein Vergleich angestellt werden. Der Berger-Parker-Index ist in reziproker Form ebenfalls in der Hill-Serie enthalten. Die Angabe in reziproker Form hat den Vorteil, daß ein Anstieg des Wertes eine Erhöhung der Diversität und eine Reduktion der Dominanz dokumentiert (MAGURRAN 1988).

Der Berger–Parker–Index berechnet sich nach folgender Formel:

$$d = N \max / N$$

wobei  $N \max$  = Individuenzahl der abundantesten Art und  $N$  = Gesamtindividuenzahl der Probe (nach MAGURRAN 1988).

Er entspricht leicht abgewandelt dem Dominanzgrad von SCHWERDTFEGER (1975), der den prozentualen Anteil der einzelnen Arten an der Gesamtindividuenzahl wiedergibt (s. o.). Aus Gründen der Vergleichbarkeit werden die Werte für  $d$  und  $1/d$  trotz Redundanz der Aussage in Tabelle 41 angegeben.

Der **log–Serien–Index  $\alpha$**  wird von TAYLOR (1978, zitiert in MAGURRAN 1988) bevorzugt, da er eine gute Unterscheidungsfähigkeit zeigt und von der Probengröße nicht übermäßig beeinflusst wird. Im Vergleich zum Shannon– oder Simpson–Index wird er weniger durch die Abundanzen der häufigsten Arten beeinflusst, da er zu den Indizes gehört, die den Artenreichtum stärker gewichten. Am besten wird er mit einem Diversitätsindex kombiniert, der die relative Häufigkeit der Arten stärker gewichtet (wie z. B. dem Berger–Parker–Index) (MAGURRAN 1988). Der log–Serien–Index  $\alpha$  soll, auch wenn die Arten–Abundanzen der Probe nicht einer log–Serien–Verteilung folgen, ein zufriedenstellendes Diversitätsmaß sein (TAYLOR 1978, zitiert in MAGURRAN 1988).

Der log–Serien–Index  $\alpha$  wird nach der Formel

$$\alpha = \frac{N(1-x)}{x}$$

berechnet. Dabei wird zunächst das Verhältnis  $S/N$  ermittelt, wobei  $S$  = Gesamtartenzahl und  $N$  = Gesamtindividuenzahl.

Anschließend wird  $x$  durch Iteration des nachfolgenden Ausdrucks geschätzt:

$$S / N = [(1-x) / x] [-\ln(1-x)]$$

Sobald man auf diese Weise  $x$  erhalten hat, wird nach der oben genannten Formel  $\alpha$  berechnet (nach MAGURRAN 1988).

Die **Rarefaction**–Formel nach SHINOZAKI (1963, zitiert in ACHTZIGER et al. 1992) lautet:

$$S(q) = \sum_{i=1}^S \left[ 1 - \frac{\binom{Q - a_i}{q}}{\binom{Q}{q}} \right]$$

wobei

- S(q) = zu erwartende Artenzahl für eine bestimmte Anzahl an Erfassungseinheiten q,
- q = Erfassungseinheit,
- Q = Gesamtzahl Erfassungseinheiten,
- a<sub>i</sub> = Anzahl an Erfassungseinheiten, in denen die Art i vorkommt (festgestellte Artenfrequenz),
- S = festgestellte Gesamtartenzahl.

Dabei werden der Zähler und der Nenner der Formel wie folgt berechnet (MAGURRAN 1988):

$$\frac{x!}{y!(x - y)!}$$

S(q) wurde für die Haine 1, 3 – 5 mit q = 9, für die Haine 4 und 5 zusätzlich mit q = 17 und für den Hain 5 nochmals zusätzlich für q = 26 berechnet.

Mit den Werten dieser Berechnung werden meist sogenannte Shinozaki–Kurven gezeichnet, deren Verlauf zur Beurteilung der Sammlungsgüte und der β–Diversität herangezogen wird. Da die Stichprobengröße mit n = 5 Hainen sehr klein ist und die vorgenommene Rarefaction–Berechnung die β–Diversität innerhalb der Haine und nicht die zwischen den Hainen beurteilt, wird auf eine Darstellung solcher Kurven verzichtet.

### 2.5.3.2 β–Diversität

Auch zur Berechnung der β–Diversität steht eine Vielzahl von Indizes zur Verfügung. Zur allgemeinen Diskussion derselben sei auf MAGURRAN (1988) und WOLDA (1981) verwiesen. Einer der am häufigsten eingesetzten β–Diversitäts–Indizes β<sub>w</sub> (WHITTAKER 1960, zitiert in MEBNER 1995) wurde nicht eingesetzt, da die untersuchten Haine keine standardisierte Größe haben, dies zur Berechnung von β<sub>w</sub> jedoch verlangt wird.

In der vorliegenden Arbeit wurden folgende Ähnlichkeits-Indizes verwendet:

### 1. Sørensen Ähnlichkeitsindex:

$$A = \frac{100 \times 2b}{(c + d)}$$

Dabei gilt: b = Zahl der in beiden Tierbeständen vorkommenden Arten; c = die Zahl der in dem einen und d = die Zahl der in dem anderen der beiden Bestände gefundenen Arten.

### 2. Assoziationsindex (Dice-Index):

$$M = \frac{S_{1,2}}{\min(S_1, S_2)}$$

Dabei gilt:  $S_{1,2}$ ,  $S_1$ ,  $S_2$  analog b, c und d des Sørensen-Index, wobei im Nenner jeweils die kleinere Artenzahl eingesetzt wird.

Der Assoziationsindex wird bei unterschiedlichen Probengrößen angewandt, während der Sørensen-Index bei Proben gleicher oder ähnlicher Größe verwendet wird (WOLDA 1981). SCHAEFER & TISCHLER (1983) empfehlen, rezedente Arten bei der Berechnung des Sørensen-Ähnlichkeitsindex unberücksichtigt zu lassen, da diese das Bild verzerren können. Um den Einfluß der rezedenten Arten abzuschätzen, wurden der Sørensen- und der Dice-Ähnlichkeitsindex einmal mit und einmal ohne die rezedenten Arten berechnet. Diese Ähnlichkeits-Indizes sind solcherart konzipiert, daß im Falle vollständiger Übereinstimmung 1, im Falle vollständiger Nichtübereinstimmung 0 resultiert. Es sind binäre Indizes, welche die relativen Abundanzen der einzelnen Arten nicht berücksichtigen.

## 2.5.4 Statistik

Alle statistischen Berechnungen wurden mit dem von Prof. Dr. BRÄNDLE entwickelten Statistik-Programm „Statist“ und unter freundlicher Beratung von Prof. Dr. BRÄNDLE (Zoologisches Institut, Universität Frankfurt) durchgeführt. Zur Erläuterung der angewendeten Testverfahren sei hier auf die Literatur, z. B. SIEGEL (1987), HARMS (1992), SACHS (1992) und BACKHAUS et al. (1996) verwiesen.

### 2.5.4.1 Boxplot

Der Boxplot stellt eine schematische Häufigkeitsverteilung dar. Der Kasten kennzeichnet den Abstand zwischen dem ersten (25 % der Werte) und dem dritten Quartil (75 % der Werte) und enthält somit 50 % der beobachteten Werte. Dieser Quartilsabstand wird von Ausreißern praktisch nicht beeinflusst. Die Ausreißer werden in den ausgezogenen Linien an den Kastenenden dargestellt, wobei die Querstriche am Ende die Extremwerte kennzeichnen. Der im Kasten eingezeichnete Strich entspricht dem Median. Liegt der Median nicht in der Mitte des Kastens, handelt es sich um eine schiefe Verteilung (HARMS 1992).

In der vorliegenden Arbeit wurde der Boxplot eingesetzt, um die Verteilung verschiedener Arten in Halm- und Astinternodien unterschiedlicher Länge und unterschiedlichen Außendurchmessers zu verdeutlichen (Kapitel 3.3.5).

### 2.5.4.2 Kruskal- und Wallis-Test (H-Test für N unabhängige Stichproben)

Diese Methode wurde eingesetzt, um Unterschiede in der Nutzung von Halm- und Astinternodien verschiedener Längen und Außendurchmesser festzustellen. Es zeigte sich, daß in den meisten Fällen die Daten nicht normalverteilt (Lilliefors-Test) oder die Varianzen nicht homogen waren (Bartlett-Test) und eine parametrische Varianzanalyse deshalb nicht zulässig war.

Alle Daten wurden auf Rangebene mit dem H-Test auf Unterschiede getestet. Aufgrund eines hohen Anteils an Bindungen (ties) in den Datenblöcken (52 % – 93 %) wurde die korrigierte Form der Prüfgröße H berechnet.

Ergab der eingesetzte Test Unterschiede in den einzelnen Datenblöcken, wurden Einzelpaarvergleiche durchgeführt (Chi-Quadrat-Test).

### 2.5.4.3 Korrelationsberechnungen

Um zu testen, ob ein linearer Zusammenhang zwischen der Häufigkeit der „dominanten“ Ameisenarten (siehe Kapitel 3.4.3.1) und der Häufigkeit der vorherrschenden Halm- und Astinternodienbesiedler besteht, wurden Korrelationsberechnungen durchgeführt.

Der Bravais'sche Korrelationskoeffizient (Produktmoment-Korrelationskoeffizient)  $r$ , der ein Maß für die Enge der Beziehung zwischen den untersuchten Daten ist, kann Werte zwischen + 1 und - 1 annehmen. Das Vorzeichen kennzeichnet dabei die Art der Beziehung (HARMS 1992).

Mit

$$t = r \cdot \sqrt{\frac{n-2}{1-r^2}}$$

nach Fisher wird auf die Signifikanz des Korrelationskoeffizienten getestet (SACHS 1992).

#### 2.5.4.4 Multiple Regression

Die Regressionsanalyse dient der Analyse von Beziehungen zwischen einer abhängigen Variablen und, im Falle der multiplen Regression, mehreren unabhängigen Variablen. Wenn die Multiple Regression über die Gesamtregression einen F-Wert (Prüfung der Regressionsfunktion) ergibt, der nicht signifikant ist, bedeutet dies, daß keine der einbezogenen Variablen einen signifikanten Einfluß hat, gleichgültig, wie die Irrtumswahrscheinlichkeit der einzelnen Variablen ausfällt. Das Ergebnis ist dann dem Zufall zuzuschreiben.

In der vorliegenden Arbeit wurde die Multiple Regressionsanalyse eingesetzt, um zu prüfen, ob unabhängige Variablen, wie z. B. Halmlänge, Häufigkeit „dominanter“ Arten und die Gesamtzahl der zur Verfügung stehenden Internodien,

1. die Artenzahl pro Halm,
2. die Anzahl der Koloniegründungen pro Halm,
3. die Anzahl der unbesiedelten Halminternodien und
4. die Anzahl der unbesiedelten Astinternodien beeinflussen.

Im Falle von Hain 1 wurden nur die Fragestellungen **1** und **2** untersucht, da bei diesem Hain nicht alle Variablen erfaßt wurden. In die Rechnung einbezogen wurden jeweils die gleichen 5 unabhängigen Variablen: Halmalter, Halmlänge, die Häufigkeit der „Dominanten“ nach LESTON (1973 a – c) auf dem Halm, die Häufigkeit der Arten, die den größten Teil der zugänglichen Astinternodien eines Haines besiedeln, und die Zahl der auf jedem Halm insgesamt in Astinternodien nistenden Arten.

Die restlichen Haine 2 bis 5 wurden sowohl für sich als auch in ihrer Gesamtheit ausgewertet. Wie aus dem Ergebnisteil 3.6.1 und 3.6.2 ersichtlich, führten die vorgenommenen Multiplen Regressionsanalysen zu keinem einheitlichen Ergebnistrend. Da diese Ergebnisse darauf hindeuteten, daß die Haine nicht als homogene Grundgesamtheit behandelt werden können, wurde die nachfolgend beschriebene Diskriminanzanalyse durchgeführt, um diesen Verdacht zu überprüfen.

### 2.5.4.5 Diskriminanzanalyse

Zweck der durchgeführten Diskriminanzanalysen war es, zu prüfen, ob die Aussage der Multiplen Regressionsanalysen zutrifft, daß der Einfluß der Variablen in den einzelnen Hainen verschieden ist.

Es wurden zwei verschiedene Diskriminanzanalysen durchgeführt:

1. Eine kanonische Diskriminanzfunktion, deren Koeffizienten für die ersten beiden Eigenwerte graphisch orthogonal aufgetragen wurden, um die Gruppentrennung bildlich darzustellen. Zu jeder Diskriminanzfunktion gehört ein Eigenwert, und jede weitere Diskriminanzfunktion wird so ermittelt, daß sie jeweils einen maximalen Anteil an der verbleibenden Reststreuung erklärt (BACKHAUS et al. 1996).
2. Die Fisher'sche und die generalisierte Diskriminanzfunktion, um über das Unentbehrlichkeitsmaß den Beitrag der einzelnen Variablen zur Gruppentrennung darzustellen.

Falls sich nachweisen läßt, daß eine Reihe von unabhängigen Variablen geeignet ist, die gepoolten Meßwerte wieder korrekt auf die verschiedenen Haine zu verteilen, bedeutet das auch, daß ihr Einfluß auf die Zielvariablen in den verschiedenen Hainen unterschiedlich ist.

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Taxonomische Struktur

##### 3.1.1 Taxonomische Struktur der untersuchten Bambus–Ameisenfauna

In den fünf untersuchten Hainen wurden insgesamt 66 nistende Ameisenarten bzw. Morphospezies identifiziert (Tab. 3). Diese verteilen sich auf 21 Gattungen aus 6 Unterfamilien. D. h. aus allen 6 arboreal vorkommenden Unterfamilien der Indoaustralischen Region wurden bambusnistende Arten gefunden.

Mit einem Anteil von 37,9 % und 47,6 % an der Gesamtarten- und der Gesamtgattungszahl sind die Myrmicinae die arten- und gattungsreichste Unterfamilie (Tab. 4). Es folgen die Unterfamilien Dolichoderinae und Formicinae mit jeweils 28,8 % bzw. 22,7 % Anteil an der Gesamtartenzahl und 19,1 % Anteil an der Gesamtgattungszahl (Tab. 4). Letzterer ist um den 2½fachen Faktor geringer als der Anteil der Myrmicinen an der Gesamtgattungszahl.

Die artenreichsten Gattungen sind *Crematogaster* (Myrmicinae) und *Tapinoma* (Dolichoderinae) mit 11 Arten sowie *Polyrhachis* (Formicinae) mit 8 Arten (Tab. 5).

Die Gattungen–Arten–Relation nach SCHWERDTFEGGER (1975) zeigt einen Schwerpunkt auf Gattungen, die mit nur einer Art vertreten sind (52,4 %) (Tab. 6). Die Myrmicinen haben den höchsten Anteil an dieser Kategorie (Tab. 6) woraus ihre im Vergleich zu den Dolichoderinen und Formicinen relativ geringe Artenzahl pro Gattung resultiert (Tab. 4).

Die Dolichoderinen zeigen das ausgewogenste Verhältnis in der Verteilung auf Gattungsklassen mit unterschiedlicher Artenzahl (Tab. 6). Durch den geringen Anteil an Gattungen mit nur einer Art erreicht diese Unterfamilie neben den Pseudomyrmecinae die höchste durchschnittliche Artenzahl pro Gattung (Tab. 4). Man beachte, daß sowohl Myrmicinae, Dolichoderinae als auch Formicinae mit jeweils 2 Gattungen schon 60 %, 84 % und 87 % ihrer Gesamtartenzahl erreichen (Tab. 4, 5).

Die Pseudomyrmecinae sind in den Tropen der Alten Welt nur mit einer Gattung vertreten (die Unterfamilie enthält insgesamt nur drei Gattungen) und erreichen in dieser Untersuchung die höchste durchschnittliche Artenzahl pro Gattung (Tab. 4).

Insgesamt ist zu beachten, daß für einige artenreiche Gattungen, wie z. B. *Crematogaster* und *Camponotus*, eine Revision noch aussteht.

**Tab. 3:** Ameisenarten, die in den fünf in Gombak (Westmalaysia) untersuchten Bambushainen nistend angetroffen wurden. **lfd. Nr.** = laufende Nummer

Unterfamilie	Art	lfd. Nr.	Unterfamilie	Art	lfd. Nr.
Ponerinae	<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	1	Dolichoderinae	<i>Philidris</i> sp. 1	33
				<i>Tapinoma</i> sp. 1	34
Cerapachyinae	<i>Simopone</i> sp. 1	2		<i>Ta.</i> sp. 2	35
				<i>Ta.</i> sp. 3	36
Pseudomyrmecinae	<i>Tetraponera allaborans</i>	3		<i>Ta.</i> sp. 4	37
	<i>T. attenuata</i>	4		<i>Ta.</i> sp. 5	38
	<i>T. binghami</i>	5		<i>Ta.</i> sp. 6	39
	<i>T.</i> sp. 1	6		<i>Ta.</i> sp. 7	40
	<i>T.</i> sp. 3	7		<i>Ta.</i> sp. 8	41
				<i>Ta.</i> sp. 10	42
Myrmicinae	<i>Crematogaster</i> sp. 1	8		<i>Ta.</i> sp. 11	43
	<i>Cr.</i> sp. 2	9		<i>Ta.</i> sp. 12	44
	<i>Cr.</i> sp. 3	10		<i>Technomyrmex</i> sp. 1	45
	<i>Cr.</i> sp. 4	11		<i>Te.</i> sp. 4	46
	<i>Cr.</i> sp. 5	12		<i>Te.</i> sp. 10	47
	<i>Cr.</i> sp. 6	13		<i>Te.</i> sp. 11	48
	<i>Cr.</i> sp. 7	14		<i>Te.</i> sp. 12	49
	<i>Cr.</i> sp. 8	15		<i>Dolichoderus</i> sp. 2	50
	<i>Cr.</i> sp. 12	16		<i>D.</i> sp. 4	51
	<i>Cr.</i> sp. 14	17			
	<i>Cr.</i> sp. 15	18	Formicinae	<i>Camponotus</i> sp. 1	52
	<i>Cataulacus granulatus</i>	19		<i>C.</i> sp. 2	53
	<i>C. muticus</i>	20		<i>C.</i> sp. 3	54
	<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	21		<i>C.</i> sp. 5	55
	<i>Monomorium</i> sp. 1	22		<i>C.</i> sp. 6	56
	<i>M.</i> sp. 2	23		<i>Polyrhachis arachne</i>	57
	<i>M.</i> sp. 4	24		<i>P. bicolor</i>	58
	<i>M.</i> sp. 5	25		<i>P. schellerichae</i>	59
	<i>Vombisidris</i> sp. 1	26		<i>P.</i> sp. 1	60
	<i>Quadristruma</i> sp.1	27		<i>P.</i> sp. 2	61
	<i>Tetramorium</i> sp. 1	28		<i>P.</i> sp. 3	62
	<i>T.</i> sp. 2	29		<i>P.</i> sp. 5	63
	<i>Vollenhovia</i> sp. 2	30		<i>P.</i> sp. 6	64
	<i>Rhoptromyrmex wroughtoni</i>	31		<i>Gesomyrmex</i> sp. 1	65
	<i>Pheidole</i> sp. 1	32		<i>Paratrechina</i> sp. 1	66

**Tab. 4:** Taxonomische Struktur der Ameisenfauna von fünf Bambushainen in Gombak, Westmalaysia.

1. Zahl der Gattungen, Arten und prozentualer Anteil der einzelnen Unterfamilien an der Gesamtartenzahl und an der Gesamtgattungszahl sowie die durchschnittliche Artenzahl pro Gattung.

Unterfamilie	Zahl der Gattungen	Artenzahl	% Anteil der UF an der Gesamtartenzahl	% Anteil der UF an der Gesamtgattungszahl	Artenzahl / Gattung
Ponerinae	1	1	1,5	4,8	1,0
Cerapachyinae	1	1	1,5	4,8	1,0
Pseudomyrmecinae	1	5	7,6	4,8	5,0
Myrmicinae	10	25	37,9	47,6	2,5
Dolichoderinae	4	19	28,8	19,1	4,8
Formicinae	4	15	22,7	19,1	3,8
Summe	21	66			

**Tab. 5:** Taxonomische Struktur der Ameisenfauna von fünf Bambushainen in Gombak, Westmalaysia.

2. Artenzahl und prozentualer Anteil an der Gesamtartenzahl für die einzelnen Gattungen, sortiert in absteigender Folge. Die in Klammern gesetzten Anfangsbuchstaben kennzeichnen die Zugehörigkeit zu den einzelnen Unterfamilien.

Gattung	Artenzahl	% Anteil
<i>Crematogaster</i> (M)	11	16,7
<i>Tapinoma</i> (D)	11	16,7
<i>Polyrhachis</i> (F)	8	12,1
<i>Technomyrmex</i> (D)	5	7,6
<i>Tetraponera</i> (PS)	5	7,6
<i>Camponotus</i> (F)	5	7,6
<i>Monomorium</i> (M)	4	6,1
<i>Cataulacus</i> (M)	2	3,0
<i>Tetramorium</i> (M)	2	3,0
<i>Dolichoderus</i> (D)	2	3,0
<i>Vollenhovia</i> (M)	1	1,5
<i>Gnamptogenys</i> (P)	1	1,5
<i>Simopone</i> (C)	1	1,5
<i>Cardiocondyla</i> (M)	1	1,5
<i>Rhoptromyrmex</i> (M)	1	1,5
<i>Vombisidris</i> (M)	1	1,5
<i>Quadristruma</i> (M)	1	1,5
<i>Pheidole</i> (M)	1	1,5
<i>Philidris</i> (D)	1	1,5
<i>Paratrechina</i> (F)	1	1,5
<i>Gesomyrmex</i> (F)	1	1,5

### 3.1.2 Taxonomische Struktur in den einzelnen Bambushainen

In den einzelnen Hainen reicht die Zahl der nistenden Arten von 13 bis mindestens 38 Arten, die der Gattungen von 10 bis 16 und die der Unterfamilien von 4 bis 6 (Tab. 7).

Die Unterfamilien Myrmicinae, Dolichoderinae und Formicinae stellen in allen Hainen die meisten Gattungen. Diese Tendenz wiederholt sich auf Artniveau, wenngleich die Pseudomyrmecinae in einigen Fällen die gleiche oder eine höhere Artenzahl als die Formicinae erreichen (Tab. 7).

Die Unterfamilie Myrmicinae weist in allen fünf Hainen die höchste Gattungszahl auf sowie in drei Hainen die höchste Artenzahl (Tab. 7). In Hain 1 hat die Unterfamilie Dolichoderinae ebenso viele Arten und in Hain 2 eine Art mehr als die Unterfamilie Myrmicinae.

Die Gattungen–Arten–Relation zeigt auch in den einzelnen Hainen einen Schwerpunkt auf den Gattungen mit nur einer Art (45,5 % – 71,4 %) (Tab. 8). In Hain 4 sind jedoch annähernd ebenso viele Gattungen mit zwei Arten wie solche mit einer Art vertreten (Tab. 8). In drei Hainen treten Gattungen mit fünf oder mehr Arten auf (Tab. 8, 9). Die durchschnittliche Zahl der Arten pro Gattung ist in Hain 4 und Hain 5 am größten (Tab. 7).

Nur acht der insgesamt 21 in den untersuchten Bambushainen nistenden Gattungen treten mit mehr als einer Art auf: *Tetraponera*, *Crematogaster*, *Cataulacus*, *Monomorium*, *Tapinoma*, *Technomyrmex*, *Polyrhachis* und *Camponotus* (Tab. 9). In allen Hainen sind 3 – 6 dieser Gattungen jeweils die artenreichsten (Tab. 9).

Die Gattung *Tetraponera* nistete in Hain 3 mit insgesamt 5 Arten. Dabei ist eine dieser Arten, *Tetraponera* sp. 3, eine neue bisher unbeschriebene Art (PHIL WARD pers. Mitt.), die in Hain 3 mit einer koloniegründenden Königin vertreten war.

Die Gattung *Polyrhachis* erreicht mit 6 Arten in Hain 5 ihre höchste Artenzahl (Tab. 9). Bei Hain 5 ist durch Beobachtung oder Sammlung belegt, daß mindestens noch zwei weitere *Polyrhachis*–Arten in unmittelbarer Nähe des Haines auftraten: die Bambusspezialistin *P. hodgsoni* und *Polyrhachis hector*.

Damit zeigen zwei Gattungen eine punktuelle Artenhäufung im Untersuchungsgebiet.

Auch die Gattungen *Tapinoma* und *Crematogaster* erreichen in Hain 5 mit je 6 Arten ihre größte Artenzahl, und in insgesamt drei Hainen (1, 4, 5) stellen sie die Gattungen mit der größten Artenzahl. Die restlichen Gattungen sind in den Hainen mit 1 – 3 Arten vertreten (Tab. 9). In Hain 2 treten nur Gattungen mit ein und zwei Arten auf, während in den restlichen Hainen jeweils mindestens eine Gattung mit mehr als zwei Arten zu finden ist (Tab. 9).

**Tab. 6:** Verteilung der Gattungen der einzelnen Ameisenunterfamilien auf Artenzahlklassen. Artenzahlklassen, die nicht vertreten sind, werden nicht aufgeführt. In den letzten drei Spalten wird die Gattungs–Arten–Relation nach SCHWERTFEGGER (1975) angegeben.

**P** = Ponerinae, **C** = Cerapachyinae, **PS** = Pseudomyrmecinae, **M** = Myrmicinae, **D** = Dolichoderinae, **F** = Formicinae und **Gatt. ges.** = Gattungen gesamt.

----- = keine Gattung mit dieser Artenzahl.

<b>P</b>	<b>C</b>	<b>PS</b>	<b>M</b>	<b>D</b>	<b>F</b>	<b>Gattungen mit</b>	<b>Gatt. ges.</b>	<b>%</b>
1	1	-----	6	1	2	1 Art	11	52,4
-----	-----	-----	2	1	-----	2 Arten	3	14,3
-----	-----	-----	1	-----	-----	4 Arten	1	4,8
-----	-----	1	-----	1	1	5 Arten	3	14,3
-----	-----	-----	-----	-----	1	8 Arten	1	4,8
-----	-----	-----	1	1	-----	11 Arten	2	9,5

**Tab. 7:** Taxonomische Struktur der einzelnen Haine: angegeben ist die Zahl der Gattungen und Arten, mit denen die einzelnen Ameisenunterfamilien in den Hainen vertreten sind sowie der Prozentanteil der Gattungen an der Gesamtgattungszahl (**% Anteil G**) der jeweiligen Haine, der Prozentanteil der Arten an der Gesamtartenzahl (**% Anteil A**) der jeweiligen Haine und die jeweilige durchschnittliche Anzahl der Arten pro Gattung.

<b>Unterfamilie</b>	<b>Gattungen</b>	<b>Artenzahl</b>	<b>% Anteil G</b>	<b>% Anteil A</b>
<b>Hain 1 (26 Halme)</b>				
Ponerinae	1	1	7,1	5,0
Cerapachyinae	1	1	7,1	5,0
Pseudomyrmecinae	1	2	7,1	10,0
Myrmicinae	5	7	35,7	35,0
Dolichoderinae	4	7	28,6	35,0
Formicinae	2	2	14,3	10,0
UF gesamt: 6	G gesamt: 14	A gesamt: 20		
Arten pro Gattung	1,4			
<b>Hain 2 (9 Halme)</b>				
Pseudomyrmecinae	1	2	10,0	15,4
Myrmicinae	4	4	40,0	30,8
Dolichoderinae	3	5	30,0	38,5
Formicinae	2	2	20,0	15,4
UF gesamt: 4	G gesamt: 10	A gesamt: 13		
Arten pro Gattung	1,3			
<b>Hain 3 (17 Halme)</b>				
Cerapachyinae	1	1	8,3	5,0
Pseudomyrmecinae	1	5	8,3	25,0
Myrmicinae	5	7	41,7	35,0
Dolichoderinae	2	3	16,7	15,0
Formicinae	3	4	25,0	20,0
UF gesamt: 5	G gesamt: 12	A gesamt: 20		
Arten pro Gattung	1,7			
<b>Hain 4 (19 Halme)</b>				
Pseudomyrmecinae	1	2	9,1	9,1
Myrmicinae	6	11	54,5	50,0
Dolichoderinae	2	6	18,2	27,3
Formicinae	2	3	18,2	13,6
UF gesamt: 4	G gesamt: 11	A gesamt: 22		
Arten pro Gattung	2,0			
<b>Hain 5 (36 Halme)</b>				
Cerapachyinae	1	1	6,3	2,6
Pseudomyrmecinae	1	3	6,3	7,9
Myrmicinae	8	14	50,0	36,8
Dolichoderinae	3	10	18,8	26,3
Formicinae	3	10	18,8	26,3
UF gesamt: 5	G gesamt: 16	A gesamt: 38		
Arten pro Gattung	2,4			

**Tab. 8:** Taxonomische Struktur der einzelnen Haine: angegeben ist die Gattungs–Arten–Relation nach SCHWERDTFEGER (1975) in den einzelnen Hainen sowie der %-Anteil an der Gesamtgattungszahl der einzelnen Haine.

**Hain 1**

Gattungen mit	1 Art	2 Arten	3 Arten
Anzahl	10	2	2
%-Anteil	71,4	14,3	14,3

**Hain 2**

Gattungen mit	1 Art	2 Arten
Anzahl	7	3
%-Anteil	70,0	30,0

**Hain 3**

Gattungen mit	1 Art	2 Arten	3 Arten	4 Arten	5 Arten
Anzahl	7	4	0	0	1
%-Anteil	58,3	33,3	-----	-----	8,3

**Hain 4**

Gattungen mit	1 Art	2 Arten	3 Arten	4 Arten	5 Arten
Anzahl	5	4	0	1	1
%-Anteil	45,5	36,4	-----	9,1	9,1

**Hain 5**

Gattungen mit	1 Art	2 Arten	3 Arten	4 Arten	5 Arten	6 Arten
Anzahl	9	1	3	0	0	3
%-Anteil	56,3	6,3	18,8	-----	-----	18,8

**Tab. 9:** Taxonomische Struktur der einzelnen Haine: angegeben ist die Zahl der Arten, mit denen die Gattungen in den einzelnen Hainen vertreten sind sowie der jeweilige %-Anteil an der Gesamtartenzahl der einzelnen Haine. In der Gattung *Camponotus* ist die Untergattung *Colobopsis* getrennt aufgeführt.

Gattung	Hain 1		Hain 2		Hain 3		Hain 4		Hain 5	
	Arten	%-Anteil								
<i>Gnamptogenys</i>	1	5,0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Simopone</i>	1	5,0	-----	-----	1	5,0	-----	-----	1	2,6
<i>Tetraponera</i>	2	10,0	2	15,4	5	25,0	2	9,1	3	7,9
<i>Crematogaster</i>	3	15,0	1	7,7	2	10,0	5	22,7	6	15,8
<i>Cataulacus</i>	1	5,0	1	7,7	2	10,0	2	9,1	1	2,6
<i>Vombisidris</i>	1	5,0	-----	-----	1	5,0	1	4,6	1	2,6
<i>Tetramorium</i>	-----	-----	-----	-----	1	5,0	1	4,6	-----	-----
<i>Vollenhovia</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	1	2,6
<i>Cardiocondyla</i>	1	5,0	-----	-----	1	5,0	1	4,6	1	2,6
<i>Monomorium</i>	1	5,0	1	7,7	-----	-----	1	4,6	2	5,3
<i>Quadristruma</i>	-----	-----	1	7,7	-----	-----	-----	-----	-----	-----
<i>Pheidole</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	1	2,6
<i>Rhoptromyrmex</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	1	2,6
<i>Tapinoma</i>	3	15,0	2	15,4	2	10,0	4	18,2	6	15,8
<i>Technomyrmex</i>	2	10,0	2	15,4	-----	-----	2	9,1	3	7,9
<i>Philidris</i>	1	5,0	1	7,7	1	5,0	-----	-----	-----	-----
<i>Dolichoderus</i>	1	5,0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	1	2,6
<i>Polyrhachis</i>	1	5,0	1	7,7	2	10,0	2	9,1	6	15,8
<i>Camponotus</i>	1	5,0	-----	-----	-----	-----	-----	-----	3	7,9
<i>Colobopsis</i>	-----	-----	1	7,7	1	5,0	1	4,6	-----	-----
<i>Gesomyrmex</i>	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	1	2,6
<i>Paratrechina</i>	-----	-----	-----	-----	1	5,0	-----	-----	-----	-----
Arten gesamt	20		13		20		22		38	

### 3.1.3 Taxonomische Struktur bezogen auf die Nistressourcennutzungs- und Individuendominanz

#### 3.1.3.1 Unterfamilienebene

Die **Myrmicinae**, die in fast allen Hainen den höchsten prozentualen Anteil an der Gesamtgattungszahl der jeweiligen Haine haben (Tab. 7), erreichen in drei bzw. zwei der fünf Haine einen bedeutenden prozentualen Anteil an der Nistressourcennutzung (RN) (siehe Kapitel 2.2.3 und Tab. 19 a – e) bzw. der Gesamtindividuenzahl (GIZ)<sup>2</sup>.

In Hain 2 und 3 besiedeln die **Dolichoderinae** mit 86 % und 65 % den größten Teil der insgesamt genutzten Nistressourcen. Auch an der GIZ haben sie mit je 71 % bzw. 74 % den höchsten Anteil im Hain (Tab. 10, 11). Die **Myrmicinen** nutzen hier 5 % bzw. 18 % der besiedelten Nistressourcen und haben einen GIZ-Anteil von 4 % bzw. 13 %.

In Hain 1 ist der prozentuale Ressourcennutzungsanteil von **Myrmicinen** und **Dolichoderinen** mit 45 % und 43 % annähernd gleich (Tab. 10).

Die **Pseudomyrmecinae** nutzen in den einzelnen Hainen 8 % – 29 % der Nistressourcen (Tab. 10). Ihr Anteil an der GIZ beträgt in Hain 3, 4 und 5 jeweils 2 % – 5% und in Hain 2 13 % (Tab. 11).

Die **Formicinae** besiedeln nur in Hain 5 mehr als 10 % der besiedelten Nistressourcen (Tab. 10). Ihr Anteil an der GIZ kann jedoch bis zu 18 % erreichen (Tab. 11). Zum Vergleich mit dem Anteil an der Gesamtgattungszahl siehe Tabelle 7. Die restlichen Unterfamilien sind meist mit RN- und GIZ-Anteilen < 10 % vertreten.

---

<sup>2</sup> Die GIZ wurde nur in den Hainen 2 – 5 aufgenommen. Bei den angegebenen GIZ der Haine handelt es sich um relative GIZ, da nicht alle Nester quantitativ gesammelt wurden, siehe hierzu Material und Methoden.

**Tab. 10:** Prozentualer Anteil der einzelnen Unterfamilien an den insgesamt genutzten Ressourcen in jedem Hain.  
----- = Unterfamilie im Hain nicht vertreten.

Unterfamilie	Hain 1	Hain 2	Hain 3	Hain 4	Hain 5
Ponerinae	0,3 %	-----	-----	-----	-----
Cerapachyinae	0,3 %	-----	0,4 %	-----	0,7 %
<b>Pseudomyrmecinae</b>	<b>11,0 %</b>	8,0 %	<b>12,0 %</b>	<b>29,0 %</b>	9,0 %
<b>Myrmicinae</b>	<b>45,0 %</b>	5,0 %	<b>18,0 %</b>	<b>47,0 %</b>	<b>62,0 %</b>
<b>Dolichoderinae</b>	<b>43,0 %</b>	<b>86,0%</b>	<b>65,0 %</b>	<b>16,0 %</b>	<b>15,0 %</b>
Formicinae	0,5 %	1,6 %	4,0 %	9,0 %	<b>14,0 %</b>
?	0,3 %	-----	1,0 %	0,4 %	0,2 %
Von Ameisen genutzte Ressourcen	392	485	246	258	571

Durch doppelt genutzte Strukturen und Rundung der Zahlen können Werte geringfügig > oder < 100 % auftreten.

**Tab. 11:** Prozentualer Anteil der einzelnen Unterfamilien an der Gesamtindividuenzahl der gesammelten Ameisen in den einzelnen Hainen.  
----- = Unterfamilie im Hain nicht vertreten.

Unterfamilie	Hain 2	Hain 3	Hain 4	Hain 5
Cerapachyinae	-----	0,01%	-----	0,03 %
<b>Pseudomyrmecinae</b>	<b>13,0 %</b>	5,0 %	2,0 %	2,0 %
<b>Myrmicinae</b>	4,0 %	<b>13,0 %</b>	<b>70,0 %</b>	<b>76,0 %</b>
<b>Dolichoderinae</b>	<b>71,0 %</b>	<b>74,0 %</b>	9,0 %	6,0 %
<b>Formicinae</b>	<b>12,0 %</b>	8,0 %	<b>18,0 %</b>	<b>17,0 %</b>
?	-----	0,03 %	0,004 %	0,002 %
Gesamtindividuenzahl	35 367	9 923	24 572	47 528

### 3.1.3.2 Gattungsebene

Hier ist auffällig, daß in jedem Hain jeweils 2 Gattungen schon 59 % – 83 % der zur Verfügung stehenden Nistressourcen besiedeln (Tab. 12). In Hain 1 sind dies *Philidris* und *Crematogaster* mit 29 % bzw. 34 % RN-Anteil; in den Hainen 2 und 3 die Gattungen *Philidris* (21 % und 43 %) und *Tapinoma* (62 % und 22 %) (Tab. 12). Die Ressourcennutzung wird in den Hainen 4 und 5 von den Gattungen *Crematogaster* (42 % und 47 %) und *Tetraoponera* (29 %) bzw. *Polyrhachis* (12 %) dominiert.

Bezüglich der Gesamtindividuenzahl ergibt sich ein ähnliches Bild. In den einzelnen Hainen haben jeweils 2 Gattungen einen Anteil von 65 % – 87 % an der Gesamtindividuenzahl (Tab. 13). Mit Ausnahme von Hain 4 stimmen die in der GIZ dominierenden Gattungen mit den in den RN dominierenden Gattungen überein. In Hain 4 hat die Gattung *Polyrhachis* mit 18 % den zweitgrößten Anteil an der GIZ (Tab. 13), was auf die Anwesenheit der Bambusspezialisten *Polyrhachis arachne* und *P. schellerichae* zurückzuführen ist, die jeweils Koloniestärken mit deutlich mehr als tausend Arbeiterinnen erreichen (Tab. 39 d).

Auch der relativ hohe Anteil der Gattungen *Tetraponera* und *Polyrhachis* an der GIZ in Hain 2 (Tab. 13) ist auf die Anwesenheit von Bambusspezialisten mit individuenstarken Kolonien (*Tetraponera binghami* und *Polyrhachis arachne*) (Tab. 39 b) zurückzuführen. Im Vergleich zur Koloniestärke nutzt *Polyrhachis arachne* eine relativ geringe Anzahl an Nistressourcen (siehe auch Tabelle 19 b, 39 b).

Größere Abweichungen von den Anteils-Verhältnissen der Gattungen an den Gesamtartenzahlen der einzelnen Haine (Tab. 9) ergeben sich in Bezug auf die RN hauptsächlich in den Hainen 1 – 3, wo die Gattung *Philidris* 21 % – 43 % der Ressourcen besiedelt. Da diese Gattung aber mit nur einer Art auftritt, ist ihr prozentualer Anteil an der Gesamtartenzahl des jeweiligen Haines entsprechend gering (5 % – 8 %).

Die Gattung *Tetraponera* hat in Hain 3 mit 25 % den höchsten Gesamtartenanteil (Tab. 9), der RN-Anteil der fünf *Tetraponera*-Arten in Hain 3 beträgt jedoch nur 12 % (Tab. 12). In Hain 4 sind zwei *Tetraponera*-Arten vertreten, die 29 % der insgesamt besiedelten Ressourcen nutzen (Tab. 9, 12) .

Ein ähnliches Abweichungsbild ergibt sich beim Vergleich der GIZ-Anteile und der Anteile der einzelnen Gattungen an der Gesamtartenzahl. Die Gattung *Philidris* hat in Hain 2 und 3, bei niedrigem Gesamtartenanteil, mit 18 % und 39 % den zweitgrößten bzw. größten Anteil an der GIZ (Tab. 13). Den größten bzw. zweitgrößten Anteil in diesen Hainen hat die Gattung *Tapinoma*, 47 % bzw. 35 % (Tab. 13). In Hain 5 haben die Gattungen *Crematogaster*, *Tapinoma* und *Polyrhachis* jeweils gleich viele Arten, den größten Anteil an der GIZ haben *Crematogaster* und *Polyrhachis* (Tab. 9, 13). *Tapinoma* stellt hier weniger als 5 % der Gesamtindividuenzahl des Haines.

Zum Anteil der einzelnen Arten an der Ressourcennutzung und der GIZ siehe Kapitel 3.3.1 und 3.4.1.

**Tab. 12:** Prozentualer Anteil der häufigsten Gattungen an den insgesamt genutzten Nistressourcen in den einzelnen Hainen. Unter „Rest“ sind die Gattungen mit geringer Nistressourcennutzung zusammengefaßt.  
----- = Gattung nicht vertreten im Hain bzw. in der Kategorie „Rest“ enthalten.

Gattung	Hain 1	Hain 2	Hain 3	Hain 4	Hain 5
<i>Tetraoponera</i>	11,0 %	8,0 %	12,0 %	<b>29,0 %</b>	9,0 %
<i>Crematogaster</i>	<b>34,0 %</b>	0,2 %	9,0 %	<b>42,0 %</b>	<b>47,0 %</b>
<i>Cataulacus</i>	5,0 %	5,0 %	7,0 %	2,0 %	7,0 %
<i>Monomorium</i>	-----	-----	-----	-----	4,0 %
<i>Tapinoma</i>	7,0 %	<b>62,0 %</b>	<b>22,0 %</b>	13,0 %	4,0 %
<i>Technomyrmex</i>	6,0 %	3,0 %	-----	2,0 %	10,0 %
<i>Philidris</i>	<b>29,0 %</b>	<b>21,0 %</b>	<b>43,0 %</b>	-----	-----
<i>Polyrhachis</i>	0,3 %	1,0 %	3,0 %	8,0 %	<b>12,0 %</b>
<i>Camponotus</i>	-----	-----	-----	-----	4,0 %
Rest	8,0 %	2,0 %	4,0 %	4,0 %	6,0 %

**Tab. 13:** Prozentualer Anteil der häufigsten Gattungen an der Gesamtindividuenzahl (GIZ) gesammelter Ameisen in den einzelnen Hainen. Unter „Rest“ sind die Gattungen mit geringem Anteil an der GIZ zusammengefaßt.  
----- = Gattung nicht vertreten im Hain bzw. in der Kategorie „Rest“ enthalten.

Gattung	Hain 2	Hain 3	Hain 4	Hain 5
<i>Tetraoponera</i>	13,0 %	5,0 %	2,0 %	2,0 %
<i>Crematogaster</i>	-----	9,0 %	<b>69,0 %</b>	<b>65,0 %</b>
<i>Cataulacus</i>	4,0 %	3,0 %	1,0 %	2,0 %
<i>Monomorium</i>	-----	-----	-----	7,0 %
<i>Tapinoma</i>	<b>47,0 %</b>	<b>35,0 %</b>	9,0 %	3,0 %
<i>Technomyrmex</i>	5,0 %	-----	0,04 %	2,0 %
<i>Philidris</i>	<b>18,0 %</b>	<b>39,0 %</b>	-----	-----
<i>Polyrhachis</i>	12,0 %	8,0 %	<b>18,0 %</b>	<b>16,0 %</b>
Rest	0,4 %	0,5 %	0,4 %	2,0 %

#### Kurzgefaßt:

Insgesamt 6 Ameisen–Unterfamilien (UF), 21 Gattungen und 66 Arten bzw. Morphospezies wurden in den untersuchten Bambushainen gefunden (Tab. 3, 4).

Die Myrmicinae sind die gattungs– und artenreichste UF, gefolgt mit deutlichem Abstand von den UF Dolichoderinae und Formicinae; dabei erreichen alle drei Unterfamilien jeweils mit zwei Gattungen bereits 60 % – 87% ihrer Gesamtartenzahl (Tab. 4, 5).

Sowohl in der Gesamtbetrachtung als auch in den einzelnen Hainen überwiegt die Zahl der Gattungen, die mit nur einer Art vertreten sind (Tab. 6, 8).

Bei Betrachtung der Ressourcennutzung und des jeweiligen Anteils an der GIZ zeigt sich, daß auch in Unterfamilien, die mit zahlreichen Gattungen auftreten, nur jeweils 1 – 2 dieser Gattungen individuenstark auftreten und große Teile der zur Verfügung stehenden Ressourcen nutzen. Es fällt auf, daß die drei artenreichsten Gattungen *Crematogaster*, *Tapinoma* und *Polyrhachis* gemeinsam mit zwei weiteren Gattungen *Tetraoponera* und *Philidris* in den einzelnen Hainen an Bedeutung überwiegen (Tab. 12, 13).

### 3.2 Modell zur Besiedlungsdynamik von Bambusschößlingen und jungen Halmen

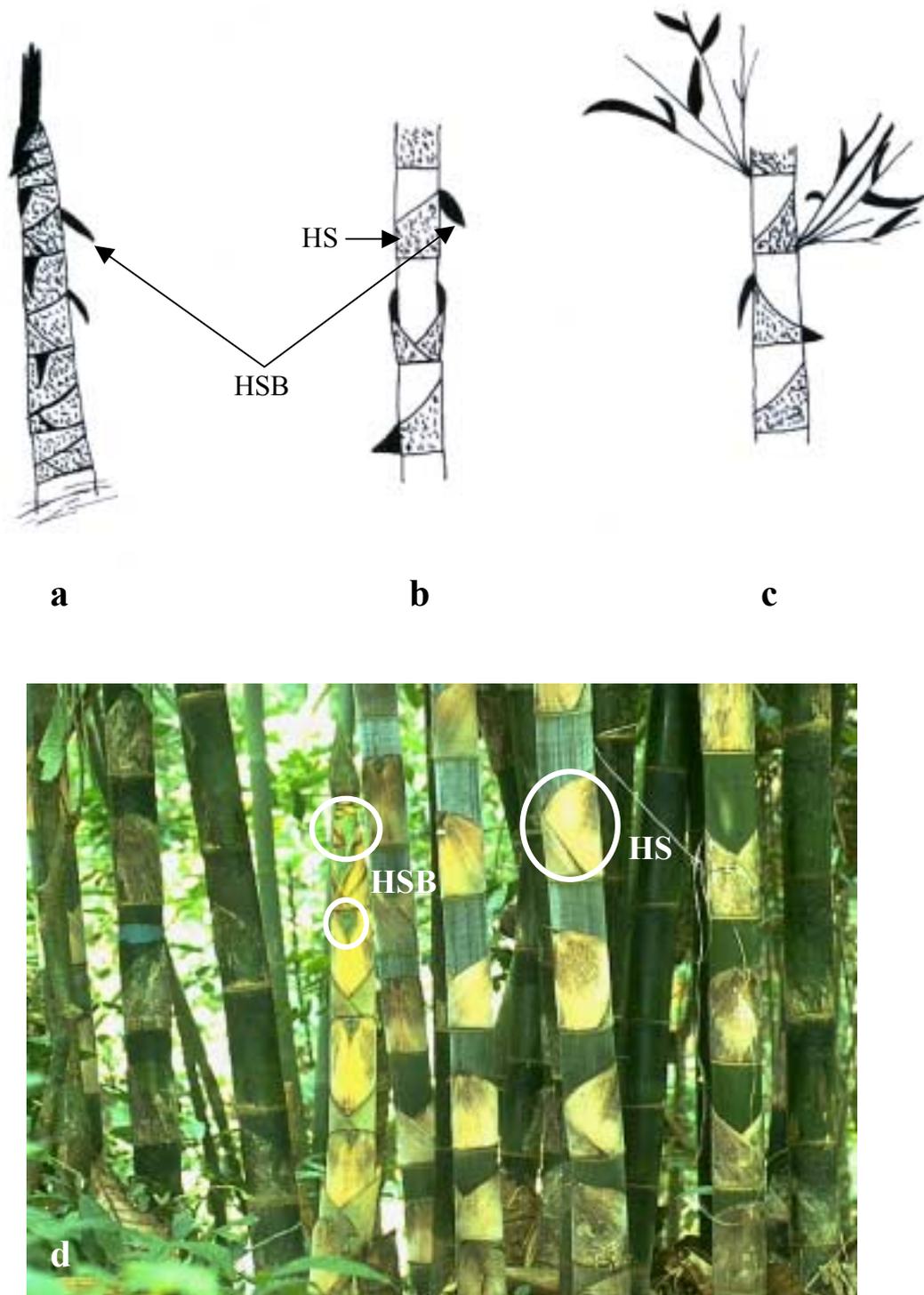
Die untersuchten Schößlinge und jungen Halme wurden in zwei Altersklassen eingeteilt:

1. Zu dieser Altersklasse gehören Schößlinge, deren Halminternodien noch vollständig von den Halmscheiden bedeckt sind, und junge Halme, deren Halminternodien zum großen Teil ihr Streckungswachstum schon abgeschlossen haben, aber noch keine austreibenden Äste und Laub zeigen (Abb. 5 a, b, d),
2. Bezeichnet junge Halme mit austreibenden bzw. schon ausgetriebenen Ästen und Laub (Abb. 5 c).

Der Großteil der hier dargestellten Ergebnisse stützt sich auf Beobachtungen an der im Untersuchungsgebiet häufigsten Bambusart *Gigantochloa scortechinii*. Die bisherigen Beobachtungen an den anderen Bambusarten sind jedoch übereinstimmend, und so werden die Ergebnisse für alle Bambusarten zusammenfassend dargestellt (Tab. 14).

**Tab. 14:** Anzahl der gefällten jungen Halme in den einzelnen Halmaltersklassen und ihre Nutzung durch Ameisen.

Altersklasse	1	2	insgesamt	%
davon mit Ameisen	38	36	74	91
davon ohne Ameisen	3	4	7	9
Halmzahl gesamt	41	40	81	



**Abb. 5:** a Altersklasse 1, Bambusschößlinge, deren Halminternodien noch vollständig von den Halmscheiden bedeckt sind;  
 b Altersklasse 1, weiter fortgeschritten: Bambusschößlinge mit Halminternodien, die ihr Längenwachstum zum großen Teil abgeschlossen, aber noch keine Äste ausgetrieben haben;  
 c Altersklasse 2, junge Halme mit austreibenden Ästen und Laub;  
 d Bambusschößlinge der Altersklasse 1 eines *Gigantochloa scortechinii*-Haines.  
 HS = Halmscheide, HSB = Halmscheidenblatt.

### 3.2.1 Der Bambusschößling

Es wurde beobachtet, daß verschiedene Formicidenarten und andere Insektentaxa Bambushalmscheiden–Aurikel und Blattscheiden–Aurikel besuchen (MASCHWITZ et al. 1986, 1987, CALLAGHAN 1992, DRANSFIELD 1992, KOVAC 1994). Unter anderem wurden die Larven der Tortricide *Semutophila saccharopa* (MASCHWITZ et al. 1986) sowie Wanzen der Gattungen *Cloesmus* und *Notobitus* (MASCHWITZ et al. 1987) an Bambusaurikeln fressend gefunden. CALLAGHAN (1992) beschreibt den Besuch von Lycaeniden an extrafloralen Nektarien von Bambus in Nigeria, Afrika. KOVAC (1994) beobachtete den Besuch von Ameisenarten und anderen Insektenarten wie z. B. *Allotinus unicolor* (Lycaenidae) im Untersuchungsgebiet. Alle Autoren gehen davon aus, daß es sich bei den Bambusaurikeln um extraflorale Nektarien<sup>3</sup> handelt. Jedoch erbringt keiner von ihnen einen qualitativen oder quantitativen Beweis für diese Vermutung. Auch in der Literatur über Ameisen–Pflanzen–Beziehungen, extraflorale Nektarien und Bambussystematik wurde bisher kein qualitativer Beweis dieser Behauptung gefunden (HOLTTUM 1958, BENTLEY & ELIAS 1983, BEATTIE 1985, WIDJAJA 1987, OLIVEIRA & OLIVEIRA–FILHO 1991, DRANSFIELD 1992, KOPTUR 1992, WONG 1995 a, 1995 b). Die hier durchgeführten Tests auf Glucose– und Proteinsekretion stellen also den ersten Versuch eines qualitativen Beleges des Vorhandenseins extrafloraler Nektarien an Bambushalmscheiden–Aurikeln malaiischer Bambusarten dar. Die Ergebnisse hierzu wurden veröffentlicht (SCHELLERICH–KAADEN et al. 1998) und werden nachfolgend kurz zusammengefaßt.

#### 3.2.1.1 Ergebnisse der Dextrostix– und Albustix–Tests an Halmscheiden–Aurikeln von Bambusschößlingen

Die Aurikel der vier untersuchten Bambusarten scheiden Zucker in unterschiedlichen Konzentrationen ab (Tab. 15), 72 % – 95% der Tests verliefen positiv (Tab. 16). Für *Gigantochloa scortechinii*, wo zusätzlich mit Albustix getestet wurde, konnte die Sekretion von Protein in kleinen Mengen nachgewiesen werden (Tab. 15). Hier verliefen 81,3 % der Tests positiv (Tab. 16).

Diese Ergebnisse, gemeinsam mit den unter 3.2.1.2 und in der Einleitung beschriebenen Beobachtungen von Formiciden und anderen Insekten an den Aurikeln, bestätigen die Vermutung, daß es sich bei den Bambushalmscheiden–Aurikeln um extraflorale Nektarien handelt.

---

<sup>3</sup> Extraflorale Nektarien sind spezialisierte Pflanzenorgane oder Pflanzengewebe, die zucker– und proteinhaltigen Nektar sezernieren. Im Gegensatz zu den Floralen Nektarien liegen sie auf vegetativen Strukturen und spielen bei der Bestäubung keine Rolle (ELIAS 1983).

Die unterschiedliche Anzahl der untersuchten Aurikel spiegelt z. T. die unterschiedliche Häufigkeit der Bambusarten im Untersuchungsgebiet; so wurde von *Schizostachyum zollingeri* nur ein Hain auf einer Lichtung (typisches Habitat für diese Art, HOLTTUM 1958) im Untersuchungsgebiet gefunden.

**Tab. 15:** Glukosekonzentration, gemessen mit Dextrostix (Firma Merck) an Halmscheiden–Aurikeln von *Gigantochloa scortechinii*, *G. thoi*, *Dendrocalamus pendulus* und *Schizostachyum zollingeri*.  
Proteinkonzentration, gemessen mit Albustix (Firma Merck) an Halmscheiden–Aurikeln von *Gigantochloa scortechinii*.

g/l	<i>G.</i>	<i>G. thoi</i>	<i>D. pendulus</i>	<i>S. zollingeri</i>	g/l	<i>G.</i>
+*	4	2	1	0	15 – 20	8
0,45 – 0,90	11	4	8	1	30	3
0,90 – 1,30	16	7	3	1	100	2
1,30 – 1,75	10	3	3	0		
1,75 – 2,50	3	0	1	1		
Max**	12	3	2	1		

\* Eine Farbreaktion war zu erkennen, stimmte jedoch nicht mit der angegebenen Farbe für die minimale Konzentration von 0,45–0,90 g/l überein.

\*\* Maximale Farbreaktion von Dextrostix bei 250 mg Glukose/100 ml.

**Tab. 16:** Ergebnisse der Tests auf Zuckersekretion mit Dextrostix (Merck) an Halmscheiden–Aurikeln von *Gigantochloa scortechinii*, *Gigantochloa thoi*, *Dendrocalamus pendulus* und *Schizostachyum zollingeri*.  
Ergebnisse der Tests auf Proteinsekretion mit Albustix (Merck) an Halmscheiden–Aurikeln von *Gigantochloa scortechinii*.

Dextrostix Reaktion	<i>G. scortechinii</i>	<i>G. thoi</i>	<i>D. pendulus</i>	<i>S. zollingeri</i>	Albustix Reaktion	<i>G. scortechinii</i>
positiv	56	19	18	4	positiv	13
negativ	17	7	0	0	negativ	1
unklar	2	0	1	1	unklar	2
Insg.	75	26	19	5	Insg.	16

### 3.2.1.2 Beobachtungen an Bambushalmscheiden–Aurikeln

#### Formicidae

Tabelle 17 gibt eine Übersicht über die Formicidengattungen und z. T. Arten sowie andere Insektentaxa, die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung auf Halmscheiden–Aurikeln beobachtet wurden. Dabei ist zu bemerken, daß die Ameisenbesucher die anderen Insektentaxa in der Besuchshäufigkeit, der Menge der anwesenden Individuen und meist auch in der Nutzungsdauer übertrafen.

Verschiedene Nutzungsstrategien wurden beobachtet. Einige Formicidenarten überbauten die Aurikel mehr oder weniger vollständig mit Karton, Detrituserdgemischen oder Strukturen aus Bambushaaren, z. B. *Crematogaster* sp., *Pheidole* sp., *Technomyrmex* sp., *Dolichoderus* sp., *Camponotus* sp. (Abb. 6 a – c). Nichtüberbaute Aurikel eines solchen Schößlings wurden oft zusätzlich von weiteren Ameisenarten genutzt.

In einem Fall konnte beobachtet werden, daß der ganze Schößling von Arbeiterinnen der Gattung *Myrmecaria* mit Erde überbaut wurde (Abb. 6 d). Der Test auf Zuckerabgabe an einem der Aurikel dieses Schößlings war positiv. *Pheidole* sp. wurde an einem fast vollständig erdüberbauten Schößling beobachtet, allerdings wurden hier nur die Aurikel und breite Gänge zwischen den Aurikeln verschiedener Höhe mit Erde überbaut (Abb. 6 c).

Einige Arten, darunter auch die Überbauenden, wurden sowohl tagsüber als auch nachts auf den Schößlingen beobachtet.

Der Großteil der beobachteten Formiciden besuchte die Aurikel, ohne sie zu überbauen. Nicht überbaute Aurikel wurden oft von mehr als einer Formicidenart genutzt.

Zu den „Nichtüberbauenden“ gehörten hier unter anderen Arten der Gattungen *Crematogaster*, *Tapinoma*, *Camponotus* und *Meranoplus mucronatus* (Abb. 7). Auf anderen Schößlingen wurde ein Tag–Nacht–Wechsel der besuchenden Ameisenarten beobachtet.

Bei den Kontrollgängen wurde festgestellt, daß im Laufe der Zeit die besuchenden Arten wechselten, was auf eine Verschiebung des Fouragierbereiches mancher Arten hindeuten könnte. Auch wurden Arten beobachtet, die nachts in anderer Individuendichte auftraten als tagsüber, z. B. ein Schößling wo *Meranoplus mucronatus* Tag und Nacht in vergleichbarer Individuendichte auftrat, während *Technomyrmex* sp. an diesem Schößling nachts stärker aktiv war als tagsüber.

Die bisherigen Ergebnisse zeigen, daß schon die Bambusschößlinge für viele Formicidenarten eine wichtige Rolle spielen. Zwei Diplomanden der Arbeitsgruppe untersuchten vertiefend die Ameisenbesucher, Struktur und Funktion der Aurikelnektarien sowie das Kosten–Nutzen–Verhältnis für die Bambusschößlinge (STEIN 1998, HOPF 1999).

### Andere Insektentaxa

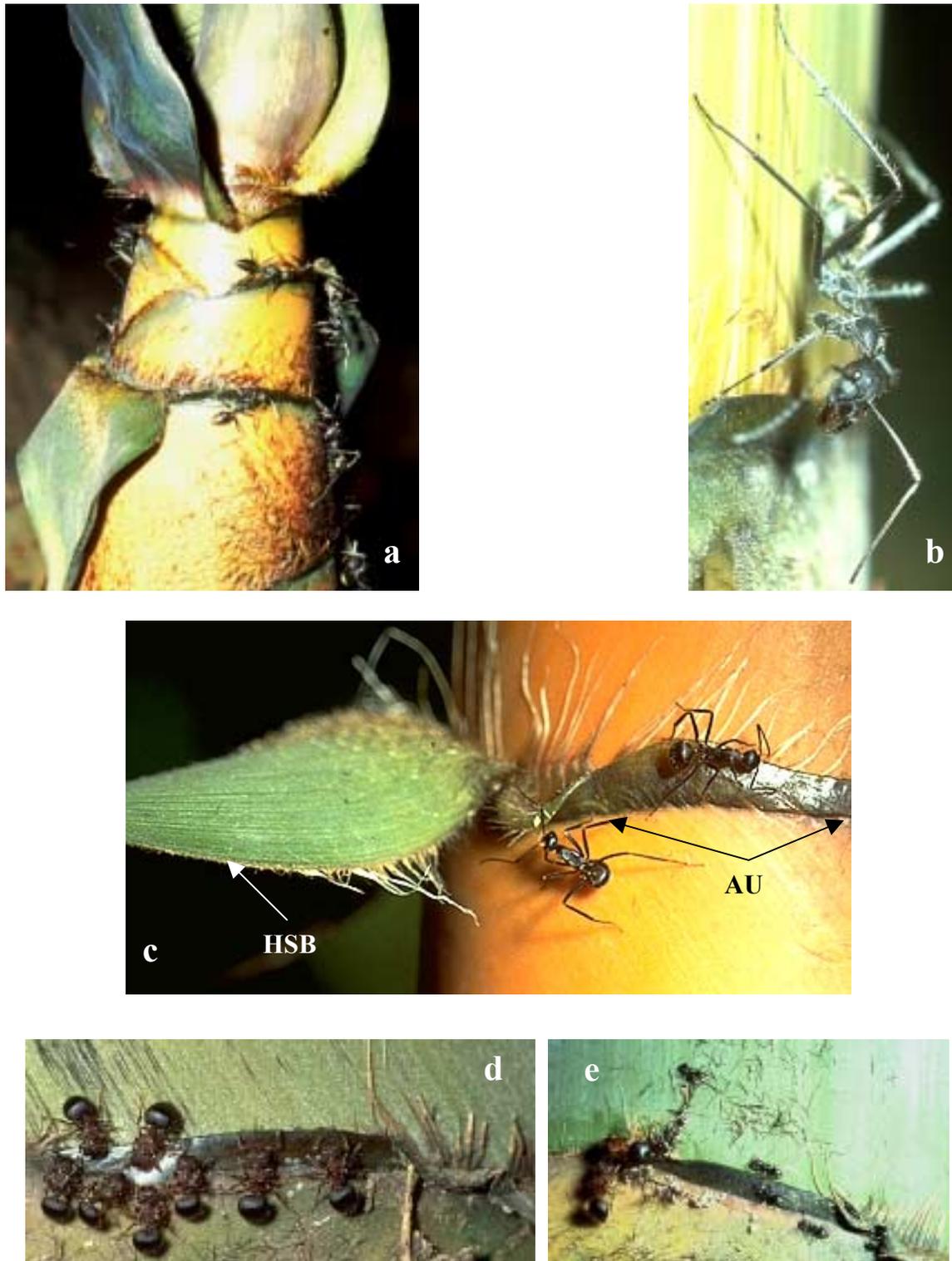
Am häufigsten wurden Tortricidenlarven mit ihren Gespinsten (Abb. 8 a) auf den Aurikeln oder in ihrer Nähe beobachtet. Auch Dipteren, Meliponinen und Coleopteren konnten regelmäßig an den Aurikeln angetroffen werden (Abb. 8 b, c). Die anderen Taxa wurden nur sporadisch gesichtet. So wurden z. B. die Imagines einer Schmetterlingsart (deren Fang leider nicht gelang) nur auf Aurikeln weniger Schößlinge eines kleinen Waldbereiches angetroffen.

**Tab. 17:** Ameisengattungen (–arten) und andere Insektentaxa, die auf Halmscheiden–Aurikeln von *Gigantochloa scortechinii*, *G. thooi*, *Dendrocalamus pendulus* und *Schizostachyum zollingeri* beobachtet wurden.

<b>Formicidae</b>	<b>andere Insektentaxa</b>
<i>Diacamma</i> sp.	Dermantera
<i>Odontomachus</i> sp.	Homoptera
<i>Crematogaster</i> spp.	Auchenorrhyncha
<i>Pheidole</i> spp.	Heteroptera
<i>Myrmecaria</i> sp.	Coleoptera: Curculionidae
<i>Meranoplus mucronatus</i>	Diptera: u.a. Culicidae
<i>Cataulacus</i> sp.	Lepidoptera: Tortricidae u.a.
<i>Tetramorium</i> sp.	Hymenoptera: Meliponinae
<i>Technomyrmex</i> sp.	
<i>Dolichoderus</i> sp.	
<i>Polyrhachis</i> sp.	
<i>Camponotus auriventris</i>	
<i>Camponotus</i> ssp.	
<i>Oecophylla</i> sp.	
<i>Paratrechina</i> sp.	
<i>Rhoptromyrmex</i> sp.	



**Abb. 6:** a *Camponotus* sp. überbaut einen Aurikel von *Gigantochloa scortechinii* mit einem Erde–Detritusgemisch;  
 b Gesamtansicht eines von *Camponotus* sp. überbauten Schößlings von *G. scortechinii*;  
 c von *Pheidole* sp. mit Erde überbaute Aurikel von *G. scortechinii*, die mit Tunneln aus Erde verbunden sind;  
 d Schößling von *G. scortechinii* der von *Myrmicaria* sp. vollständig mit Erde überbaut wurde.



**Abb. 7:** Ameisenarten, die Aurikel von *Gigantochloa scortechinii* besuchen, ohne diese zu überbauen.

**a + b** *Camponotus auriventris*.;

**c** *Camponotus* sp (**HSB** = Halmscheidenblatt, **AU** = Aurikel);

**d + e** *Meranoplus mucronatus*, die in **e** gerade von *Technomyrmex* sp. verdrängt wird, welche damit beginnt den Aurikel zu überbauen.

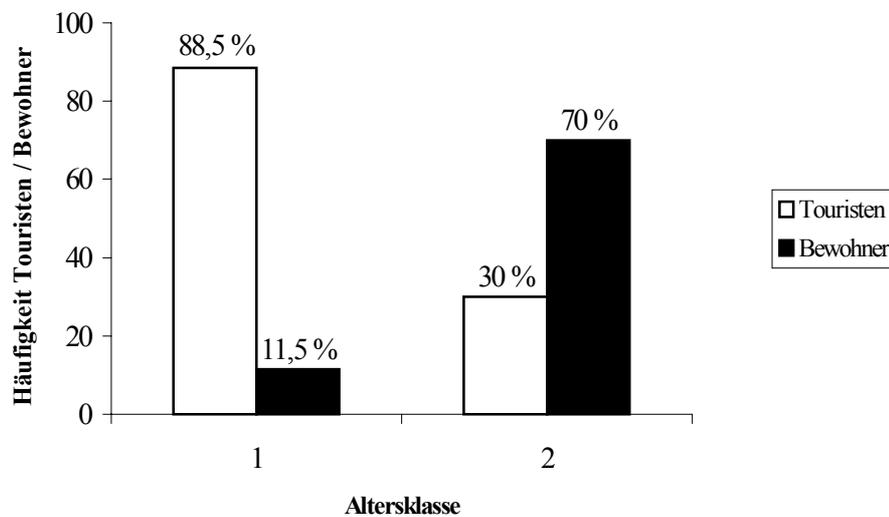


**Abb. 8:** Andere Insektentaxa, die neben Formiciden Bambusaurikel besuchen.  
**a** Tortricidenlarven in ihrem Gespinst an einem Aurikel von *Gigantochloa scortechinii*, Arbeiterinnen von *Camponotus* sp. überbauen den Aurikel;  
**b – c** Diptera an Aurikeln von *G. scortechinii*.

### 3.2.1.3 Beobachtungen an jungen Bambushalmen

Auf Halmen der Altersklasse 1 wurden hauptsächlich „Touristen“ (d. h. nicht nistende Ameisenarten) (88,5 %) angetroffen, nur selten traten nistende Arten auf (11,5 %) (Abb. 9). In der Altersklasse 2 kehrte sich dieses Verhältnis um; nun wurden überwiegend nistende Arten beobachtet (70 %), „Touristen“ spielten eine geringere Rolle (30 %) (Abb. 9). Die häufigsten

auf den jungen Halmen angetroffenen Gattungen waren *Technomyrmex*, ca. 24 %, *Camponotus*, ca. 24 %, *Tapinoma*, 13 % und *Crematogaster*, ca. 10 % (Tab. 18, S. 62).



**Abb. 9:** Prozentualer Anteil der als „Touristen“ bzw. Bewohner auf jungen Bambushalmen auftretenden Ameisenarten.

Altersklasse 1 = junge Bambushalme ohne austreibende Äste;

Altersklasse 2 = junge Bambushalme mit austreibenden Ästen und Laub.

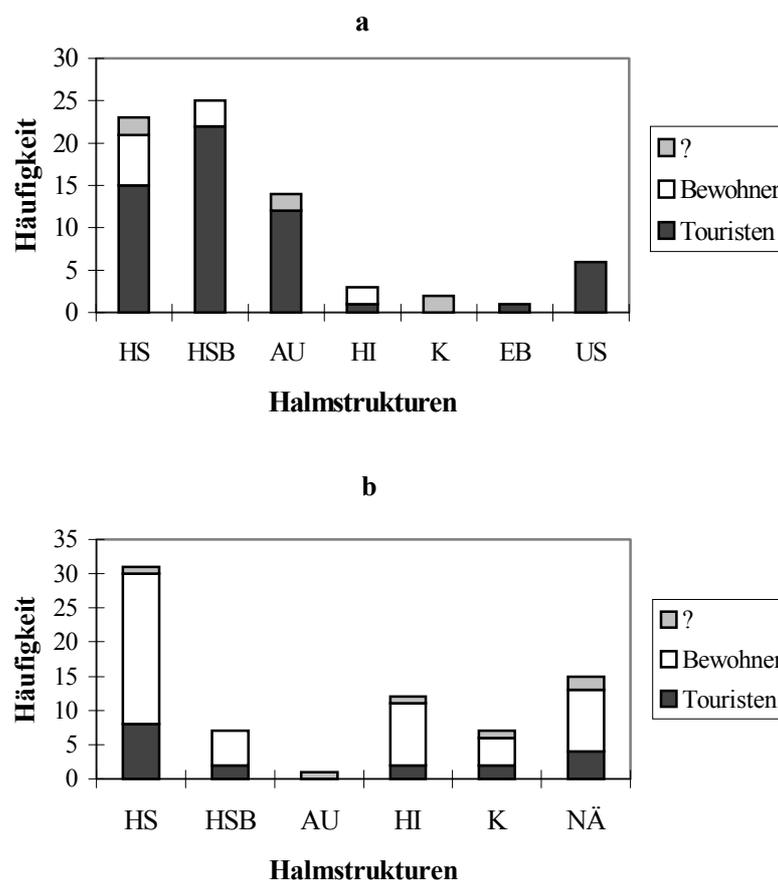
### 3.2.1.4 Strukturnutzung

In der Altersklasse 1 wurden hauptsächlich Halmscheiden, Halmscheiden–Blätter und Halmscheiden–Aurikel genutzt. Andere Strukturen spielten nur vereinzelt eine Rolle (Abb. 10 a). Einen Sonderfall stellt ein von der Bambusspezialistin *Tetraoponera binghami* besiedeltes Halminternodium in dieser Halmaltersklasse dar. Bisher ist dies die einzige bekannte Ameisenart, deren Arbeiterinnen in der Lage sind, sich durch Löcherbeißen aktiv Internodien junger Bambushalme zugänglich zu machen (KOVAC 1994, KLEIN pers. Mitt., siehe auch Fußnote 9, S. 116). Solange die extrafloralen Nektarien der Aurikel sezernieren, sind sie die für Ameisen attraktivste Struktur des Halmes. Mit der Einstellung ihrer Aktivität im Laufe des Halmwachstums wurden Ameisen sowohl an den noch verbleibenden aktiven Aurikeln als auch an Pflanzenläusen unter Halmscheidenblättern beobachtet. Die Halmscheiden liegen mit fortschreitendem Wachstum des Halmes nicht mehr ganz so eng an und bieten nun, wenn auch begrenzt, Hohlraum, der von den Ameisen als Zwischenstation bzw. Nistplatz genutzt werden kann.

Die Halmscheiden verbleiben relativ lange am jungen Halm und gehören auch in der Altersklasse 2 zu den am häufigsten genutzten Strukturen (Abb. 10 b). Allerdings sind sie jetzt,

bei langsam fortschreitender Vertrocknung, oft nur noch locker am Halm befestigt und bieten in zunehmendem Maße Hohlraum zur Besiedlung. Die vorher wichtigen Aurikel haben in dieser Altersklasse ihre Sezernierung zum größten Teil eingestellt, und die Halmscheiden-Blätter sind zum größten Teil vertrocknet oder abgefallen. In dieser Phase neu auftretende Strukturen gewinnen an Bedeutung, wie z. B. austreibende Äste und zugängliche Halminternodien (Abb. 10 b). Jetzt treten kartonbauende Arten, wie man sie auch auf adulten Halmen antrifft, vermehrt auf.

Es findet also eine Verschiebung in der Nutzung der Halmstrukturen statt, hervorgerufen durch das Verschwinden oder Auftreten verschiedener Strukturen in den zwei Altersklassen. Bei den Halmscheiden mit längerer Verweildauer und den in der 2. Altersklasse noch vorhandenen Halmscheiden-Blättern wird die Verschiebung der Nutzung durch „Touristen“ zur Nutzung durch nistende Arten deutlich (Abb. 10 a, b).

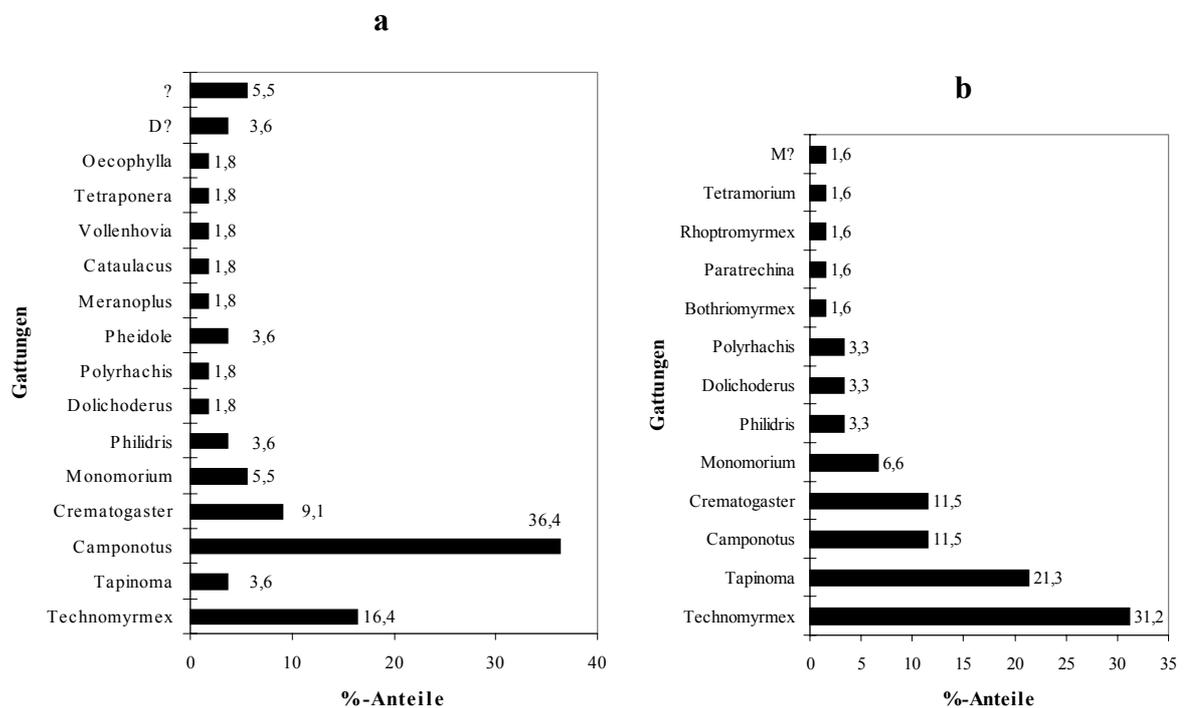


**Abb. 10:** Die Häufigkeit der von Ameisen genutzten Bambusstrukturen auf jungen Halmen;  
**a** der Halmaltersklasse 1  
**b** der Halmaltersklasse 2.  
**HS** = Halmscheide, **HSB** = Halmscheidenblatt, **AU** = Aurikel, **HI** = Halminternodium, **K** = Karton, **NÄ** = am Nodus entspringende Äste, **US** = unspezifisch, **EB** = Eurytomiden-Bohrgang, **?** = nicht einzuordnen.

### 3.2.1.5 Verteilung der auftretenden Ameisen-Gattungen auf die Halmaltersklassen

Die Änderung der Nutzungsart (Tourist zu Bewohner) mit dem Halmalter brachte auch eine Änderung in der Gewichtung der auftretenden Gattungen mit sich (Abb. 11 a, b, Tab. 18, S. 62). 70 % der in der Altersklasse 1 vorherrschenden Touristen wurden von drei der insgesamt 13 hier als Touristen auftretenden Gattungen gestellt: *Camponotus* (41,3 %), *Technomyrmex* (17,4 %) und *Crematogaster* (11 %) (Tab. 18). Die Gattung *Camponotus* war mit 36,4 % die am häufigsten angetroffene Gattung auf Halmen dieser Altersklasse (Abb. 11 a).

In der Halmaltersklasse 2 verschob sich der Nutzungsschwerpunkt zu den Bewohnern. 71 % der Bewohner wurden durch die beiden Gattungen *Technomyrmex* (38 %) und *Tapinoma* (33 %) gestellt (Tab. 18). Beide Gattungen waren mit insgesamt 52,5 % die am häufigsten angetroffenen Gattungen dieser Halmaltersstufe (Abb. 11 b). Die anderen Gattungen traten nur vereinzelt als Bewohner auf (Tab. 18). Die in dieser Altersklasse noch auftretenden Touristen wurden hauptsächlich durch die Gattungen *Camponotus* (37,5 %), *Crematogaster* (18,8 %) und *Technomyrmex* (18,8 %) vertreten (Tab. 18).



**Abb. 11:** Ameisengattungen, die auf jungen Halmen **a** der Altersklasse 1 und **b** der Altersklasse 2 beobachtet wurden und der prozentuale Anteil der einzelnen Gattungen in den einzelnen Halmaltersklassen.

**Tab. 18:** Prozentualer Anteil der verschiedenen auf jungen Halmen angetroffenen Ameisengattungen an den Nutzungsklassen**B** = Bewohner,**T** = Tourist und**?** = unbekannt.

Die Spalten **B 1 / 2** und **T 1 / 2** zeigen den prozentualen Anteil dieser Nutzungsklassen in den beiden Halmaltersklassen. Die Fälle unter **?** konnten nicht eindeutig einer der beiden Klassen (Bewohner oder Tourist) zugeordnet werden.

Die letzte Spalte zeigt den Prozentanteil der einzelnen Gattungen an allen auf jungen Halmen angetroffenen Gattungen. **mind.** = mindestens.

<b>Gattung</b>	<b>Bewohner</b>	<b>B 1 / 2</b>	<b>Touristen</b>	<b>T 1 / 2</b>	<b>?</b>	<b>insgesamt</b>
<i>Technomyrmex</i>	34,8	16,7 / 38,0	17,7	17,4 / 18,8	18,2	24,4
<i>Tapinoma</i>	32,6	33,3 / 33,0	1,6	--- / 6,3	---	13,0
<i>Camponotus</i>	2,3	16,7 / ---	40,3	41,3 / 37,5	19,1	23,5
<i>Crematogaster</i>	4,7	--- / 5,4	12,9	11,0 / 18,8	18,2	10,4
<i>Monomorium</i>	4,7	--- / 5,4	3,2	4,4 / ---	27,3	6,1
<i>Iridomyrmex</i>	2,3	--- / 2,7	4,8	4,4 / 6,3	---	3,5
<i>Dolichoderus</i>	4,7	--- / 5,4	1,6	2,2 / ---	---	2,6
<i>Polyrhachis</i>	4,7	--- / 5,4	1,6	2,2 / ---	---	2,6
?	2,3	16,7 / ---	1,6	2,2 / ---	9,1	2,6
<i>Pheidole</i>	---	---	3,2	4,4 / ---	---	1,7
Dolichoderinae ?	---	---	3,2	4,4 / ---	---	1,7
<i>Tetraoponera</i>	2,3	16,7 / ---	---	---	---	0,9
<i>Bothriomyrmex</i>	---	---	1,6	--- / 6,3	---	0,9
<i>Meranoplus</i>	---	---	1,6	2,2 / ---	---	0,9
<i>Cataulacus</i>	---	---	1,6	2,2 / ---	---	0,9
<i>Vollenhovia</i>	---	---	---	---	9,1	0,9
<i>Rhoptromyrmex</i>	---	---	1,6	--- / 6,3	---	0,9
<i>Tetramorium</i>	2,3	--- / 2,7	---	---	---	0,9
<i>Paratrechina</i>	---	---	---	---	9,1	0,9
<i>Oecophylla</i>	---	---	1,6	2,2 / ---	---	0,9
Myrmicinae ?	2,3	--- / 2,7	---	---	---	0,9
Häufigkeit	43	---	62	---	11	115
Gattungen gesamt	mind. 10	4 / 8	mind. 14	mind. 11 / 7	6	mind. 18

### 3.2.2 Zusammenfassung

Halmaltersklasse 1:

Der aus dem Boden austretende Schößling/Bambussproß ist durch eng anliegende, feuchte Halmscheiden, zahlreiche winzige Haare und je nach Art durch eine dichte Wachsschicht gut geschützt (Abb. 5). Die meisten Halminternodien sind noch gestaucht, und die Halmscheiden mit Aurikeln und Ligulae sowie die Halmscheidenblätter sind frisch. Die extrafloralen Nektarien werden von einer Vielzahl von Ameisenarten und Arten anderer Insektentaxa besucht (Tab. 17).

Die Nistmöglichkeiten sind begrenzt, da die feuchten Halmscheiden sehr eng anliegen und so erstens der Raum zwischen Halmscheide und Halm noch nicht besiedelt werden kann und zweitens bohrenden Insekten der Zugang zur Halmoberfläche der noch nicht gestreckten Halminternodien erschwert wird. Somit stehen Halminternodien noch nicht zur Ameisenbesiedlung zur Verfügung. Besiedlungsfähige Halminternodien wurden immer erst an größeren Bambusschößlingen mit gestreckten Halminternodien gefunden.

In diesem Stadium ist der Bambussproß durch die Tätigkeit der extrafloralen Nektarien an den Halmscheiden–Aurikeln hauptsächlich als Nahrungslieferant für die Ameisen von Bedeutung. Auf Halmen dieser Entwicklungsstufe wurden bisher nur bambusbesuchende, nicht aber bambusbewohnende Ameisen gefunden.

Im Laufe des Wachstums des jungen Halmes trocknen Aurikel und Halmscheiden des unteren und mittleren Halmbereiches nach und nach aus (Abb. 5). Der obere noch im Wachstum begriffene Halmteil ist weiterhin durch frische Halmscheiden und aktive extraflorale Nektarien geschützt. Die den Halm nutzenden Ameisenarten wurden mit dem allmählichen Versiegen der extrafloralen Nektarien vermehrt gemeinsam mit Pflanzenläusen unter den Halmscheidenblättern beobachtet, z. B. *Camponotus* spp., *Tetramorium* sp.

Die Halmscheiden liegen nun nicht mehr so eng am Halm und bieten Hohlräume zwischen Halmscheide und Halm, die zur Besiedlung durch viele Arten geeignet sind. Erstmals traten bambusbewohnende Arten auf, die unter den Halmscheiden und Halmscheidenblättern nisteten, z. B. *Technomyrmex* spp. (Abb. 12), *Tapinoma* spp. (Dolichoderinae), *Monomorium* spp., *Cardiocondyla* sp. (Myrmicinae). Fast 70 % der Bewohner junger Bambushalme entfallen auf *Technomyrmex*– und *Tapinoma*–Arten (Tab. 18, S. 65). Die Arten, die diese ersten besiedelbaren Strukturen nutzen, sind als Pionierarten anzusehen.

Mit den Halmscheiden beginnen auch die Halmscheidenblätter zu vertrocknen und fallen nach und nach ab, so daß die Besucher und Bewohner entweder auf andere junge Halme ausweichen oder in andere Strukturen umziehen.

In diesem Stadium wurden auch einige Halminternodien mit Löchern, d. h. für Ameisen zugänglich, gefunden. Als Besiedler dieses Nistraums traten auf: *Tetraoponera binghami* (Pseudomyrmecinae), *Tapinoma* sp. (Dolichoderinae) und *Camponotus* sp. (Formicinae). Hierbei ist *Tetraoponera binghami* die einzige bekannte bambusbesiedelnde Art, deren Arbeiterinnen Löcher in die Halminternodienwände beißen und so aktiv Halminternodien als Nistraum erschließen können (KOVAC 1994).

Halmaltersklasse 2:

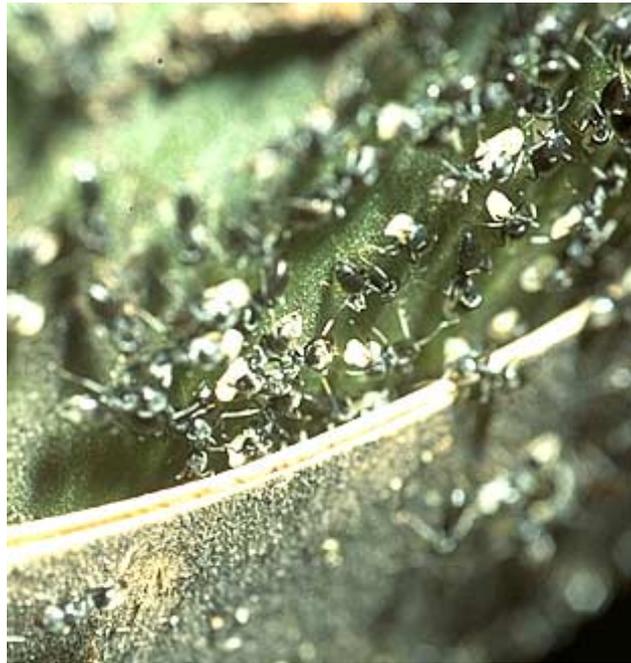
Hat der Halm seine volle Länge erreicht, wozu einige Bambusarten nur wenige Monate benötigen, sind viele Halmscheiden und Halmscheidenblätter des unteren und mittleren Halmbereiches vertrocknet und zum Teil schon abgefallen. Die Halmscheidenblätter fallen oft vor den Halmscheiden vom Halm. Im Bereich von 0 – 1 m halten sich die vertrockneten Halmscheiden am längsten (auch bei einjährigen und älteren Halmen sind ihre Reste noch zu finden) und werden vielfältig besiedelt.

Sind die meisten Halminternodien des jungen Halmes gestreckt, beginnt das Wachstum der Äste an den Nodi. Die jungen Äste werden noch eine Zeitlang durch die Halmscheiden geschützt, bis sie diese durch ihr Wachstum sprengen und beiseite schieben. Die jungen Äste sind zusätzlich durch Astscheiden geschützt. Durch die austretenden Äste und deren sich im Laufe ihres Wachstums entfaltendes Laub erfährt der Halm eine Strukturbereicherung. Bei der Betrachtung der Ameisenarten, die diese neuen Strukturen nutzen, fällt folgendes auf:

Einige der Pionierarten ziehen in diese Strukturen um. Zusätzlich treten erstmals kartonbauende *Crematogaster*-Arten auf. Da solche Arten auch auf älteren, voll entwickelten Halmen auftreten, kann man davon ausgehen, daß sie sich über die weiteren sich entfaltenden Strukturen ausbreiten und jede der anwesenden Arten den ihr genehmen Nistplatz aufsucht.

Man kann während des Wachstums des Bambussprosses also zwischen solchen Ameisenarten unterscheiden, die zeitlich begrenzt vorhandene Nahrungsressourcen nutzen und an anderen Orten nisten („Touristen“) und solchen, die auch die vorhandenen Nistmöglichkeiten nutzen und die Fähigkeit besitzen umzuziehen, wenn im Laufe des Halmwachstums alte Nistressourcen wegfallen und neue auftreten („Besiedler“).

Die Bedeutung des Bambushalmes für die nutzenden Ameisen verschiebt sich also im Laufe des Halmwachstums vom reinen Nahrungslieferanten (direkt in Form von extrafloralem Nektar und indirekt durch von Trophobiosepartnern abgegebene Ausscheidungen) zum Lieferanten von Nistplätzen und Nahrung (direkt über Blattscheidenaurikel [Stein 1998, eigene Beobachtungen] und in indirekter Form via Trophobiosepartner).



**Abb. 12:** Nest von *Technomyrmex* sp. unter einer Halmscheide von *Gigantochloa scortechinii*. Die Halmscheide wurde zum Teil entfernt, um die *Technomyrmex*-Arbeiterinnen mit Brut zu zeigen.

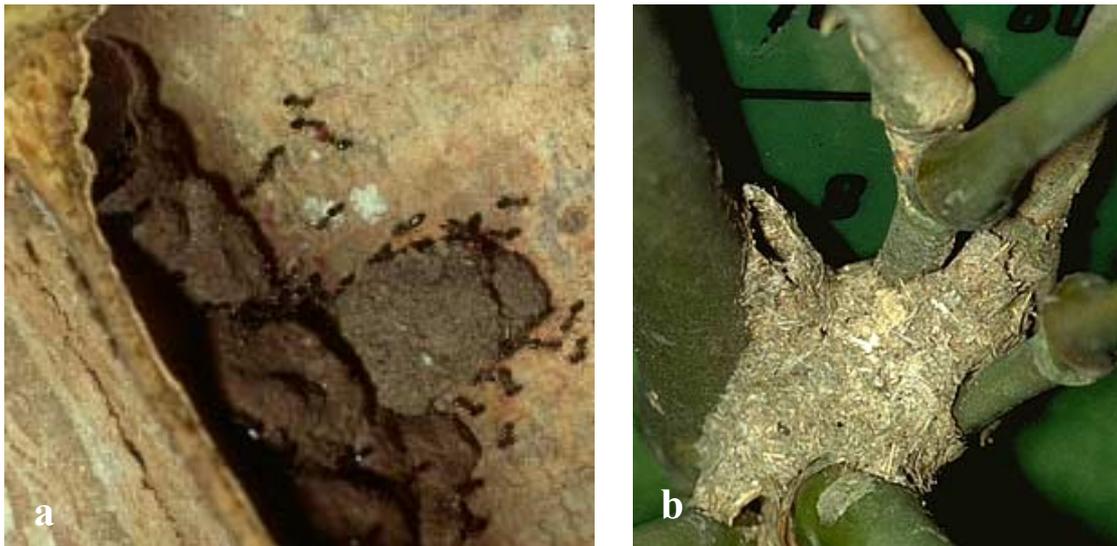
### 3.3 Nischenparameter der Bambus–Ameisengemeinschaften

#### 3.3.1 Nest– und Aufenthaltsstrukturen

Der ausgewachsene Halm ist reich strukturiert und bietet eine Fülle von Nist– und Aufenthaltsmöglichkeiten für Ameisen. Die wichtigsten von Ameisen genutzten Strukturen sind: Halm– und Astinternodien, von Insekten vorgebohrte Höhlungen in der Wand von Halminternodien und Astansätzen, Höhlungen in Ast– und Blattscheiden. Bei den aktiv nestbauenden Arten, die auf Bambus gefunden wurden, errichteten die kartonbauenden Arten bevorzugt ihren Karton am Nodus, an den Astansätzen oder in Halminternodien (Abb. 3 a, b, 13 a). Zusätzlich wurden oft Lauspavillons an Astverzweigungen angelegt (Abb. 13 b). Die mit Seide bzw. Seide–Detritus–Gemisch bauenden Arten (vertreten durch *Polyrhachis*–Arten) bauten bevorzugt unter und zwischen Blättern. All diese Strukturen werden hier und in den nachfolgenden Kapiteln zusammengefaßt als Nistressourcen bezeichnet.

Da es hier auf die Ressourcenaufteilung durch die Ameisen ankommt, sind alle Prozentzahlen auf die durch Ameisen genutzten Nistressourcen bezogen. Zum Vergleich der insgesamt zur Verfügung stehenden Halm– und Astinternodien, wozu auch leerstehende und von anderen Tieren genutzte Internodien zählen, siehe Kapitel 3.3.6.

In der Regel nutzten wenige Arten einen Großteil der jeweiligen Ressource, und viele Arten kamen nur vereinzelt vor. Ausnahmen werden unter den einzelnen Ressourcen besprochen. Dieses Verteilungsmuster ist korreliert mit den Abundanzen der einzelnen Arten, welche im nächsten Kapitel besprochen werden sollen.



**Abb. 13:** a Karton von *Crematogaster* sp. 6 in einem Halminternodium von *G. thoi*,  
b Lauspavillon von *Philidris* sp. 1 an einer Astverzweigung von *G. scortechinii*.

### 3.3.1.1 Kartonbauende Ameisenarten

In allen 5 Hainen wurden kartonbauende Ameisenarten angetroffen (Tab. 19 a – e). Einige dieser Arten werden hier nach der Definition von LESTON (1973 a, b, c) als „dominante“ Arten eingestuft: „Dominants are usually non–nomadic, arboreal, multi–nested, saccharophilic and predatory, practicing mutualism with Homoptera,...they have a potential for rapid population growth.“

Die hier vorgenommene Einteilung stützt sich hauptsächlich auf die Tatsache, daß diese Arten arboreal, individuenreich, mit mehreren Nestern und Zwischenlagern über Halme bzw. den Hain verbreitet und meist mit Trophobionten auftraten. Aggressives Verhalten gegen andere Ameisenarten konnte bei *Philidris* sp. 1 beobachtet werden. Aggressives Verhalten wie verbeißen in die Haut wurde bei mehreren der kartonbauenden Arten festgestellt (*Philidris* sp. 1, *Crematogaster* sp. 4 und 5) (KAUFMANN 1998, eigene Beobachtungen).

Als „Dominante“ wurden folgende Arten eingestuft: *Philidris* sp. 1 in Hain 1 – 3, *Crematogaster* sp. 2 und 3 in Hain 1, *Crematogaster* sp. 5, 6 und 7 in Hain 4 und *Crematogaster* sp. 4, 5 und 7 in Hain 5 (Tab. 19 a – e, siehe auch Kapitel 3.4.3.1).

Die meisten dieser Kartonbauer nutzten mehrere Strukturen als Nistplatz, Aufenthaltsort oder zur Haltung der Trophobionten, z. B. *Philidris* sp. 1 (Tab. 19 a – c) und *Crematogaster* sp. 4, 5, 6 und 7 (Tab. 19 d – e). Oft wurden Kartonnester von *Philidris* sp. 1 und *Crematogaster* sp. 4 und 6 in Halminternodien gebaut (Abb. 13 a). *Crematogaster* sp. 6 nutzte außerdem einen Großteil der von Ameisen besiedelten Astinternodien, wo wie in den Halminternodien Trophobionten gehalten wurden.

Bis zu drei „dominante“ Arten wurden in einem Hain angetroffen (Tab. 19 a). Ein Überlappen der Teilnester, Depots (Zwischenlager ohne Brut oder Läuse) und Lauspavillons dieser Arten wurde nicht beobachtet. Da es sich bei der Bestandsaufnahme um eine Momentaufnahme der Besiedlungszustände in den einzelnen Hainen handelt, kann meist keine Aussage zu gerade stattfindenden Verdrängungs– oder Eroberungsversuchen gemacht werden. Als Beispiel sei hier Hain 1 erwähnt, wo drei „dominante“ Arten, in abnehmender Bedeutung *Philidris* sp. 1, *Crematogaster* sp. 2 und *Crematogaster* sp. 3, nisteten. *Crematogaster* sp. 2 besiedelte insgesamt 5 Halme im Hain, die sich zum Teil über den Fluß zu einem Baum am anderen Ufer neigten und diesen berührten. In diesem Baum wurde eine auffällige Anzahl von Arbeiterinnen von *Crematogaster* sp. 2 beobachtet.

Hier sind vereinfacht zwei Besiedlungsgeschichten denkbar:

1. *Philidris* sp. 1 war die erste „dominante“ Art im Hain, hatte aber noch nicht alle Halme besiedelt. Über die zum Baum am anderen Ufer geeigneten Halme wanderte *Crematogaster* sp. 2 in den Hain ein und besiedelte die *Philidris*-freien Halme.
2. *Crematogaster* sp. 2 war die erste „dominante“ Art im Hain, und *Philidris* sp. 1 besiedelte freie Halme und verdrängte dabei die *Crematogaster*-Art, die über die den Fluß überbrückenden Halme auf den Baum am anderen Flußufer abwanderte.

Die Untersuchung der gefällten Haine sowie von Stichproben, die an beiden Flußufern genommen wurden, ergab eine mosaikartige Verteilung der „dominanten“ Arten mit einem Überwiegen von *Philidris* sp. 1 am linken Flußufer und einem häufigeren Auftreten von *Crematogaster*-Arten am rechten Flußufer. Diese Verteilung läßt die erste Variante der Besiedlungsgeschichte plausibler erscheinen. Die Anwesenheit einer zweiten *Crematogaster*-Art mit „dominanten“ Charakteristika kompliziert das Geschehen, hier wurden jedoch keine Hinweise auf mögliche Besiedlungsmechanismen gefunden.

In drei Hainen traten *Technomyrmex*-Arten auf, die ebenfalls Kartonstrukturen nutzten, wobei nicht klar ist, ob diese immer selbst gebaut oder von anderen Arten übernommen wurden.

#### Kurzgefaßt:

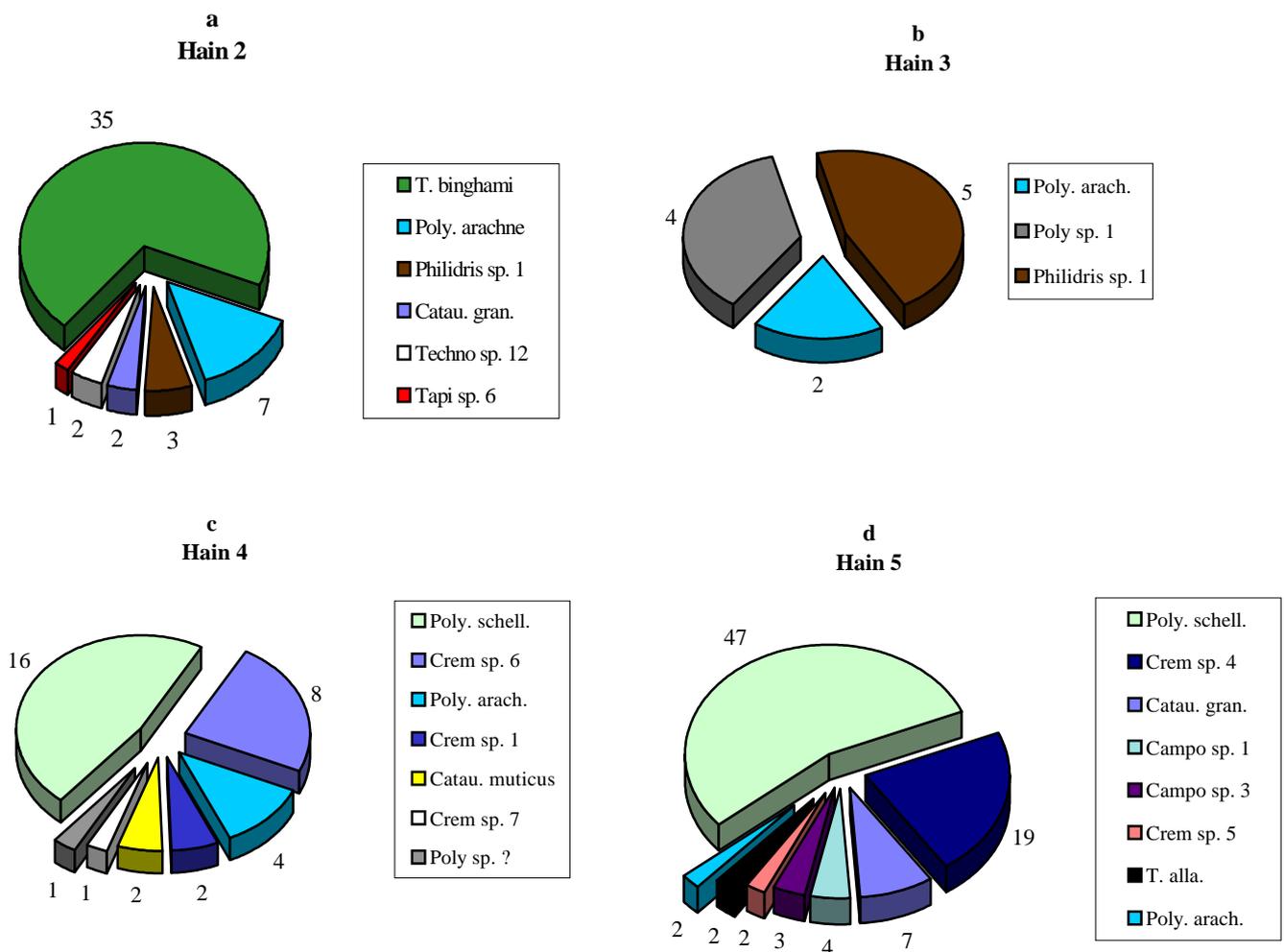
In den meisten Fällen gehören die kartonbauenden Arten zu den nach LESTON (1973 a, b, c) definierten „dominanten“ Arten. Mehrere solcher „dominanten“ Arten konnten in einem Hain vertreten sein, in diesen Fällen wurde keine gemeinsame Nutzung von Strukturen beobachtet. Oft sind 1 – 2 zusätzliche Arten vertreten, die in geringem Umfang Kartonstrukturen bauen oder übernehmen. Ihr Dominanzrang in der Gemeinschaft erreicht jedoch nicht den der „dominanten“ Arten (Tab. 39 a – e).

### **3.3.1.2 Halminternodien**

In den Hainen wurden 3 – 8 in Halminternodien nistende Arten gefunden (Tab. 19 a – e). Vier von diesen sind Bambusspezialisten: *Polyrhachis arachne*, *P. schellerichae*, *Tetraponera binghami* und *Cataulacus muticus* (DOROW & MASCHWITZ 1990, KLEIN et al. 1992, 1993, BUSCHINGER et al. 1994, SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997, MASCHWITZ et al. 2000).

*Polyrhachis schellerichae* und *Tetraponera* sp. near *attenuata* nutzten 47 % – 70 % der von Ameisen genutzten Halminternodien in den von ihnen besiedelten Hainen (Tab. 19 b, d, e, Abb.14 a, c, d). *Polyrhachis arachne* nistete im Gegensatz dazu in 2 % – 18 % der Halminternodien (Tab. 19 b – e). Kolonien von *Cataulacus muticus* wurden bisher nur in Halminternodien gefunden (MASCHWITZ pers. Mitt., Tab. 19 d). Nur neugegründete, junge Kolonien dieser Art nisteten in anderen Strukturen (Tab. 19 c) (hier jeweils eine Königin mit 5 bzw. 3 Arbeiterinnen).

Die meisten Arten nutzen zusätzlich andere Strukturen. So nisten *Cataulacus granulatus* (Tab. 19 a – e) und *Tetraponera allaborans* (Tab. 19 a, c, e) weitaus häufiger in Astinternodien als in Halminternodien. Als weitere Beispiele seien die „dominanten“ kartonbauenden Arten sowie *Crematogaster* sp. 1 (Tab. 19 a – e) genannt.



**Abb. 14:** Anzahl der von den einzelnen Ameisenarten genutzten Halminternodien in **a** Hain 2, **b** Hain 3, **c** Hain 4 und **d** Hain 5.

### Kurzgefaßt:

Es lassen sich drei Kategorien von in Halminternodien (HI) nistenden Arten unterscheiden:

1. Arten, die bisher nur in HI angetroffen wurden, hierzu gehören die meisten der oben genannten Bambusspezialisten;
2. Arten, deren ältere Kolonien bisher nur in HI, deren Gründungskolonien jedoch auch in anderen Strukturen gefunden wurden, z. B. *Cataulacus muticus*;
3. Arten, die hauptsächlich in anderen Strukturen nisteten, jedoch auch Halminternodien nutzten. Zu diesen Arten sind u. a. *Tetraponera allaborans* und *Cataulacus granulatus* zu rechnen.

### **3.3.1.3 Astinternodien**

Insgesamt wurden 6 – 21 Ameisenarten in Astinternodien (AI) angetroffen. Die meisten dieser Arten nisteten auch hier, während die kartonbauenden Arten (z. B. *Philidris* sp. 1 und *Crematogaster* sp. 4) (Tab. 19 a – c, e) hier hauptsächlich mit Trophobionten anzutreffen waren und in der Regel nur eine geringe Anzahl von AI nutzten. Eine Ausnahme hiervon ist *Crematogaster* sp. 6, die in Hain 4 den größten Teil der besiedelten AI nutzte (Tab. 19 d). Auch diese Ameisenart hielt in den meisten Astinternodien (31 von 34) Trophobionten.

In jedem Hain nutzte in der Regel eine kleine Zahl von Arten (2 – 5) die Mehrzahl der von Ameisen besiedelten AI (53 % – 88 %). Die restlichen 5 – 23 Arten teilten sich die verbleibenden 12 % – 47 %. Als Beispiel seien *Crematogaster* sp. 1, *Tetraponera allaborans*, *Cataulacus granulatus* und *Cardiocondyla wroughtoni* genannt, die 75 % der AI in Hain 1 besiedelten (Abb. 15 a, Tab. 19 a). Die verbleibenden 25 % der AI wurden von 11 Arten genutzt, die pro Art bis zu 10 AI, meist jedoch weniger als 5 AI besiedelten. Eine Ausnahme bildet Hain 2, wo eine Art, *Tapinoma* sp. 6, 90 % der AI besiedelte (Abb. 15 b, Tab. 19 b).

Diese Art ist polydom und polygyn, lebt in Trophobie mit *Kermicus wroughtoni* und scheint eine rasche Ausbreitungsfähigkeit zu besitzen. Insgesamt zeigt *Tapinoma* sp. 6 viele Eigenschaften, die in der Definition von LESTON (1973 a, b, c) für „dominante“ Ameisenarten aufgeführt werden. *Tapinoma* sp. 6 ist jedoch eine äußerst weichhäutige, kleine Art (< 4 mm). Während der Bearbeitung eines Halmes und dem Öffnen der Nester wurde niemals aggressives Verhalten, wie z. B. Verbeißen in die Haut beobachtet. Die Arbeiterinnen zeigten ein Verhalten, das Hölldobler & Wilson (1990, S. 261) als „panic alarm“ bezeichnen. Aufgrund der Tatsache,

daß Hain 2 mit nur 9 Halmen vermutlich ein noch sehr junger Hain ist, handelt es sich wahrscheinlich um eine Pionierart mit großer Besiedlungsfähigkeit (siehe auch Kapitel 4.5.3). Nur *Simopone* sp. 1 (*Cerapachyinae*) wurde ausschließlich in Astinternodien angetroffen. Alle anderen Arten nutzen mehr oder weniger ausgeprägt auch andere Strukturen, wobei der Besiedlungsschwerpunkt meist bei den Astinternodien bleibt, siehe z. B. *Crematogaster* sp. 1, *Tetraponera* sp. 1, *Cataulacus granulatus*, *Vombisidris* sp. 1 und *Tapinoma* sp. 6 (Tab. 19 a – e).

Der Schwerpunkt der besiedelten Strukturen konnte bei einzelnen Arten in den unterschiedlichen Hainen verschieden gelagert sein. So nistete z. B. *Tetraponera allaborans* in Hain 1 und 2 fast ausschließlich in AI, in Hain 1 wurde zusätzlich eine Blattscheide genutzt. In Hain 5 wurden von dieser Art zusätzlich Halminternodien und eine größere Anzahl von Blatt- und Astscheiden genutzt (Tab. 19 e). In Hain 4 wurden hauptsächlich Blattscheiden besiedelt, AI spielten hier eine untergeordnete Rolle (Tab. 19 d). Der Nutzungsschwerpunkt war hier, verglichen mit Hain 1, genau umgekehrt.

*Cardiocondyla wroughtoni* nistet in Hain 1 bevorzugt in AI, in Hain 5 in Blatt- und Astscheiden (Tab. 19 a, e). Zur Bedeutung der Astinternodien für Koloniegründungen siehe Kapitel 3.3.7.

#### Kurzgefaßt:

Anhand des Materials lassen sich folgende Kategorien unterscheiden:

1. Arten, die ausschließlich in Astinternodien (AI) angetroffen wurden. In diesem Fall nur eine Art: *Simopone* sp. 1;
2. Arten, die hauptsächlich AI besiedelten, jedoch auch andere Strukturen mehr oder weniger häufig nutzten, z. B. *Crematogaster* sp. 1, *Tetraponera* sp. 1, *Cataulacus granulatus*, *Vombisidris* sp. 1 und *Tapinoma* sp. 6;
3. Arten mit unterschiedlichen Besiedlungsschwerpunkten in den einzelnen Hainen, z. B. *Tetraponera allaborans* und *Cardiocondyla wroughtoni*;
4. Arten, die nur in einem Hain oder in geringer Abundanz auftraten, so daß keine allgemeinen Aussagen getroffen werden können.

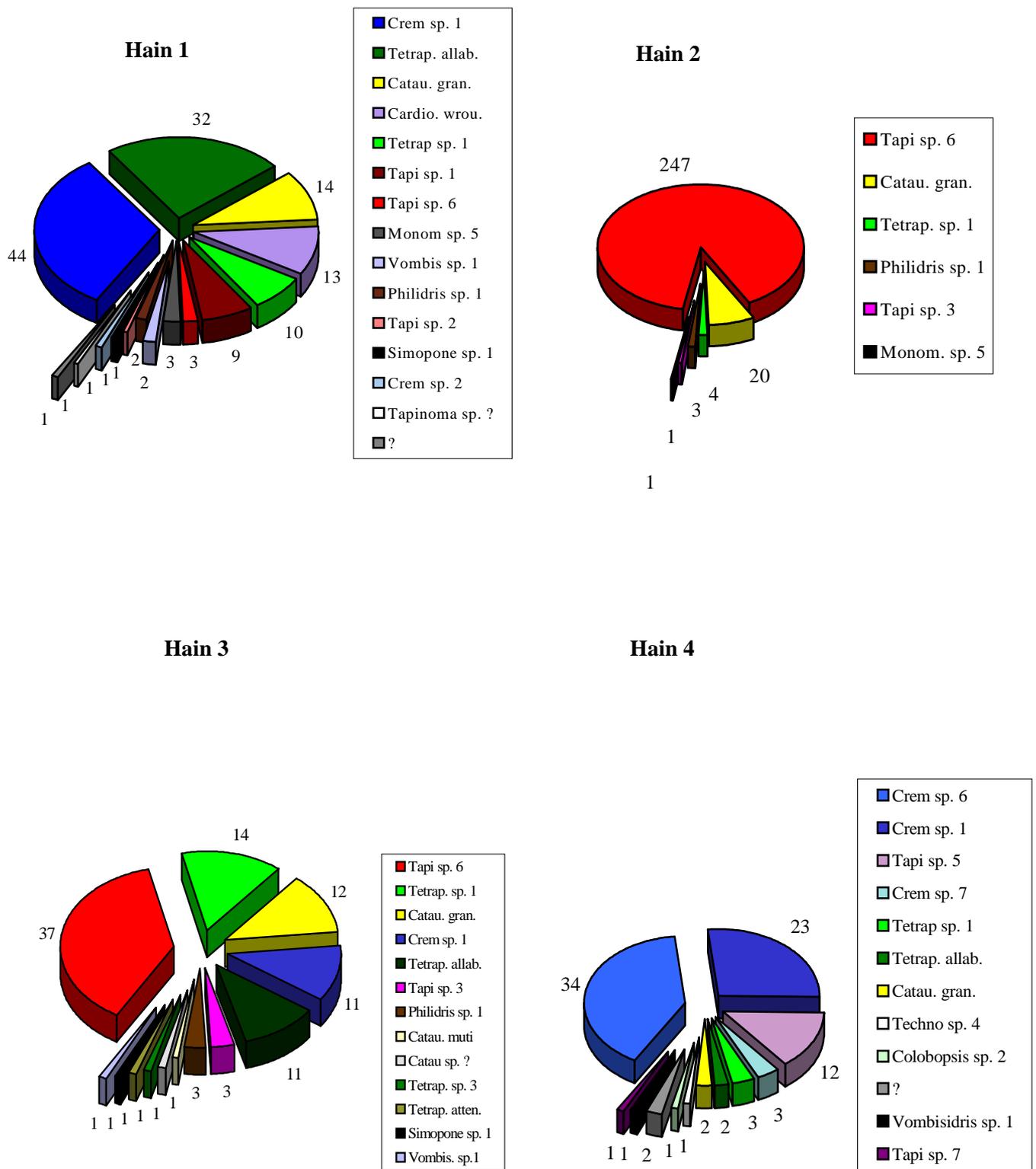


Abb. 15: Anzahl der von den einzelnen Ameisenarten genutzten Astinternodien in den Hainen 1 – 4.

### 3.3.1.4 Bohrgänge von Insektenlarven

Folgende Typen von Insektenbohrgängen ließen sich unterscheiden:

- A.** Fraßgänge von *Tetramesa gigantochloae*-Larven (Hymenoptera: Eurytomidae) in der Halminternodiumwand (Abb. 3 e) (siehe NARENDRA & KOVAC 1995).  
Diese Fraßgänge wurden nur in den unteren, unbelaubten Halmteilen von *G. scortechinii*-Hainen (1 – 3) gefunden und fehlten in den *G. thoi*-Hainen (4 + 5).  
Hier nisteten 4 bis 6 der in den jeweiligen Hainen ansässigen Ameisenarten (Tab. 19 a – c).  
Bei *Crematogaster* sp. 1 und *Technomyrmex* sp. 4 konnten diese Larvenfraßgänge 44 % – 48 % der genutzten Ressourcen ausmachen (Tab. 19 a). Die anderen Arten nutzten schwerpunktmäßig andere Strukturen oder waren nur mit geringer Häufigkeit vertreten (Tab. 19 a – c).
- B.** Fraßgänge von Bupraestidenlarven (Coleoptera) in der Halminternodienwand unter den Astansätzen oder bei besonders starken Ästen in der Astinternodienwand unter den Verzweigungen (Abb. 3 g). Bohrgänge von noch nicht identifizierten Larven an den Astansätzen am Halminternodium oder an den Verzweigungsstellen dickerer Äste.  
Drei bis sieben der in den Hainen nistenden Arten nutzten diese Bohr- und Fraßgänge (Tab. 19 a – e). Der Großteil der hier angetroffenen Arten nutzte schwerpunktmäßig andere Strukturen, als Beispiele seien *Philidris* sp. 1, *Tapinoma* sp. 6 und *Crematogaster* sp. 6 genannt (Tab. 19 a – d). Die restlichen Arten waren nur mit geringer Häufigkeit vertreten.

#### Kurzgefaßt:

1. Fraßgänge von Typ A wurden nur in den *G. scortechinii*-Hainen gefunden und fehlten in den *G. thoi*-Hainen. Auch insgesamt betrachtet, spielte dieser Ressourcentyp (Insektenbohrgänge Typ A + B) in den *G. thoi*-Hainen eine untergeordnete Rolle. In den *G. scortechinii*-Hainen traten diese Insektenbohrgänge häufiger auf und wurden entsprechend genutzt.
2. Die in A und B angetroffenen Arten lassen sich in drei Gruppen unterteilen.  
Erstens: Arten, die hauptsächlich andere Strukturen besiedeln und die Insektenbohrgänge zusätzlich nutzen.

Zweitens: Arten, bei denen dieser Ressourcentyp über 40 % der insgesamt genutzten Ressourcen ausmachen kann, siehe *Crematogaster* sp. 1 in Hain 3 und *Technomyrmex* sp. 4 in Hain 1. In Hain 1 stellen Insektenbohrgänge des Typs A + B ein Drittel der von *Crematogaster* sp. 1 genutzten Ressourcen.

Drittens: Arten, die nur in geringer Häufigkeit auftreten, so daß keine allgemeinen Aussagen getroffen werden können.

### 3.3.1.5 Blatt- und Astscheiden

In den *Gigantochloa scortechinii*-Hainen (Tab. 19 a – c) waren die Blatt- und Astscheiden (BS, AS) eher von untergeordneter Bedeutung. Hier nisteten 2 bis 6 Ameisenarten, und von den einzelnen Arten wurden 1 – 46 BS oder AS genutzt. Insgesamt wurden in diesen Hainen 2 – 51 BS bzw. AS genutzt. Keine der individuenreichen, etablierten Arten<sup>4</sup> siedelte ausschließlich in diesen Strukturen. Unter den mit geringer Abundanz auftretenden Arten fanden sich hier immerhin vier koloniegründende Königinnen, siehe z. B. „Dolichoderinae?“ in Hain 1 und *Crematogaster* sp. 12 in Hain 2 (Tab. 19 a – b, 39 b). Auch zwei Königinnen von etablierten Arten gründeten hier Kolonien (siehe Kapitel 3.3.7).

Von den Ameisen-Gemeinschaften der *Gigantochloa thoi*-Haine wurden diese Strukturen neben Astinternodien und Kartonstrukturen am häufigsten besiedelt (Tab. 19 d, e). In Hain 4 wurden 11 von 22 Arten hier angetroffen. In Hain 5 nutzten mindestens 24 von 38 Arten die Blatt- und Astscheiden (Tab. 19 d, e). Wie oben bereits dargestellt, hielt sich *Tetraponera allaborans* in Hain 4 fast ausschließlich in BS auf (96 %), während in Hain 5 noch mehr Astinternodien (insgesamt 62,0 %) als BS und AS (insgesamt 34,0 %) durch diese Art besetzt waren.

Auch für andere Arten, die meist in geringerer Abundanz vertreten waren, konnten die Blatt- und Astscheiden einen bedeutenden Anteil der besiedelten Strukturen ausmachen. Als Beispiel seien *Technomyrmex* sp. 4, bei der 80 % (Hain 4) bzw. 65 % (Hain 5), und *Cardiocondyla wroughtoni* genannt, bei der 66 % (Hain 5) der besiedelten Strukturen durch BS und AS repräsentiert wurden (Tab. 19 d, e).

Blatt- und Astscheiden sowie Astinternodien waren die einzigen Nistressourcenkategorien, die in jedem Hain für Koloniegründungen genutzt wurden (siehe Tab. 31, Kapitel 3.3.7).

---

<sup>4</sup> > 10 Teilnester oder > 100 Arbeiterinnen im Hain.

### Kurzgefaßt:

In den *Gigantochloa scortechinii*-Hainen spielten die Blatt- und Astscheiden eine untergeordnete Rolle und wurden von keiner der individuenreich etablierten Arten ausschließlich genutzt. In Hain 1 fanden 5 von 15 Koloniegründungen in diesen Strukturen statt (siehe Tab. 31, Kapitel 3.3.7).

In den *G. thoi*-Hainen gehörten diese Strukturen zu den am häufigsten besiedelten. Eine etablierte Art, *Tetraponera allaborans*, nutzte fast ausschließlich die Blatt- und Astscheiden in Hain 4 (Tab. 19 d). Es ist bemerkenswert, daß *Cataulacus granulatus*, die hauptsächlich in Astinternodien nistete, in Hain 5 auch Blattscheiden, wenn auch in geringer Zahl, besiedelte (Tab. 19 e). Auch für einige weniger abundante Arten war diese Ressource von Bedeutung. In Hain 4 fanden 17, in Hain 5 sieben von 14 Koloniegründungen in Blatt- bzw. Astscheiden statt (Tab. 31, siehe Kapitel 3.3.7).

#### **3.3.1.6 Sonstige**

Unter dieser Kategorie werden alle restlichen genutzten Strukturen wie hohle Aststümpfe, Blattpavillons, Halmscheiden zusammengefaßt. Auch Ameisen, die sich tief zwischen den Astansätzen oder auf Halmstrukturen aufhielten, wurden in diese Kategorie gestellt.

Drei bis mindestens 20 Ameisenarten wurden in den einzelnen Hainen aus Strukturen dieser Kategorie gesammelt (Tab. 19 a – e). Insgesamt wurde hier die größte Zahl an Ameisenarten angetroffen (Tab. 20). Zwischen den beiden Bambusarten ließ sich hier kein Unterschied in der Bedeutung für die Ameisengemeinschaft feststellen. Die abundanzstarken Arten nutzten diese Strukturkategorie nicht zwangsläufig häufiger als weniger abundante Arten. *Tapinoma* sp. 6 (Haine 1 – 3) und *Crematogaster* sp. 5 und 6 (in Hain 4) wurden kaum in Strukturen dieser Kategorie angetroffen.

Dagegen machte bei *Philidris* sp. 1 und *Crematogaster* sp. 4 diese Kategorie bisweilen den größten Anteil der genutzten Nistressourcen aus (Tab. 19 c, e). Auch *Crematogaster* sp. 5 nutzte in Hain 5 einen größeren Anteil Strukturen dieser Kategorie (Tab. 19 e).

Viele der hier gesammelten Ameisenarten sind insgesamt nur einmal oder höchstens fünfmal vertreten, siehe z. B. Hain 3 (Tab. 19 c).

Hier wurden insgesamt 2 – 11 Koloniegründungen pro Hain gezählt (Tab. 31, Kapitel 3.3.7).

Kurzgefaßt:

Bei dieser Nistressourcenkategorie handelt es sich um eine Zusammenfassung verschiedenster Strukturen. Die Zahl der hier angetroffenen Ameisenarten ist in allen 5 Hainen verhältnismäßig hoch (Tab. 19 a – e) und alle Haine zusammengefaßt betrachtet die höchste (Tab. 20). Sowohl dominante als auch rezedente Arten sind hier anzutreffen, wobei letztere überwiegen. Neben den Astinternodien und Blatt- und Astscheidern wurde hier die größte Zahl an Koloniegründungen gefunden. Aber man beachte, daß die hier zusammengefaßten Niststrukturen im einzelnen betrachtet weniger häufig als die anderen, einzeln aufgeführten Nistressourcen genutzt wurden.

**Tab. 19 a:** Verteilung der besiedelnden Ameisenarten im Hain 1 auf die unterschiedlichen Nistressourcen.

**HI** = Halminternodium, **AI** = Astinternodium, **K** = Kartonstrukturen, **EBG** = Eurytomidenbohrgang, **U + BBG** = Löcher unbekannter Herkunft sowie Bupraestidenbohrgänge, **BS + AS** = Blatt- und Astscheiden, **SO** = sonstige, **Läuse** +/-**Zahl** = vorhanden/Häufigkeit z. B. 18 x = in 18 Nistressourcen der Ameisenart gefunden, - = nicht vorhanden, ? = nicht bestimmbare Probe(n).

Ameisenart	HI	AI	K	EBG	U + BBG	BS + AS	SO	Gesamt	Läuse
<i>Philidris</i> sp. 1	3*	2	53**	2	5	5	42	112	+/18x
<i>Crematogaster</i> sp. 1	----	44	----	18	4	----	----	66	+/8x
<i>Crematogaster</i> sp. 2	2	1	46	1	----	----	5	55	+/12x
<i>Tetraponera allaborans</i>	----	32	----	----	----	1	----	33	+/3x
<i>Tapinoma</i> sp. 1	----	9	----	1	2	8	4	24	-
<i>Cataulacus granulatus</i>	6	14	----	----	----	----	1	21	-
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	----	----	----	8 (+1)	----	4	6	18	-
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	1	12 (+1)	----	----	----	1	2	16	-
<i>Crematogaster</i> sp. 3	----	----	11	----	----	1	----	12	+/1x§
<i>Tetraponera</i> sp. 1	----	10	----	----	----	----	----	10	-
<i>Monomorium</i> sp. 5	----	3	----	----	----	----	1	4	-
<i>Tapinoma</i> sp. 6	----	3	1	----	----	----	----	4	-
<i>Technomyrmex</i> sp. 1	----	----	3	----	----	2	----	5	-
Dolichoderinae ?	----	1	----	----	----	1	----	2	-
<i>Vombisidris</i> sp. 1	----	2	----	----	----	----	----	2	-
<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	----	----	----	----	----	----	1	1	-
<i>Simopone</i> sp. 1	----	1	----	----	----	----	----	1	-
<i>Dolichoderus</i> sp. 2	----	----	----	----	----	----	1	1	+
<i>Tapinoma</i> sp. 2	----	1	----	----	----	----	----	1	-
<i>Camponotus</i> sp. 1	1	----	----	----	----	----	----	1	-
<i>Polyrhachis</i> sp. 2	----	----	----	----	----	----	1	1	-
Myrmicinae ?	----	----	----	----	----	----	1	1	-
?	----	1	----	----	----	----	----	1	-
Gesamt:	13	136	114	30	11	23	65	392	
Arten gesamt	5	13 – 15	4	5	3	7	8 – 10	20	6
Halme im Hain								26	
Mittlere Zahl der Arten/Halm								4,4#	

\* 3x Kartonnester in HI.

\*\* Z. T. auch über Bohrlöchern.

§ Mindestens 1x mit Trophobionten.

# Standardabweichung  $n-1 = 1,8098$ ,  $S_n = 1,7747$ .

(+1) *Technomyrmex* sp. 4 zusammen mit *Crematogaster* sp. 1, *Cardiocondyla wroughtoni* zusammen mit *Tapinoma* sp. 1.

**Tab. 19 b:** Verteilung der besiedelnden Ameisenarten im Hain 2 auf die unterschiedlichen Nistressourcen.

Erklärung der Abkürzungen siehe Tabelle 19 a.

Bei den fett hervorgehobenen Arten handelt es sich um Bambusspezialisten.

– = nicht vorhanden, ? = nicht bestimmbar Probe(n).

Ameisenart	HI	AI	K	EBG	U + BBG	BS + AS	SO	Gesamt	Läuse
<i>Tapinoma</i> sp. 6	1	246	----	3	5	46	----	301	+/229 x
<i>Philidris</i> sp. 1	3#	3	75*	6	3	4	6	100	+/29 x
<b><i>Tetraponera binghami</i></b>	35	----	----	----	----	----	----	35	+/35 x
<i>Cataulacus granulatus</i>	2	20	----	----	----	----	----	22	–
<i>Technomyrmex</i> sp. 10	2	----	1	----	----	----	7	10	+/1 x
<b><i>Polyrhachis arachne</i></b>	7	----	----	----	----	----	----	7	+/7 x
<i>Tetraponera</i> sp. 1	----	4	----	----	----	----	----	4	+/1 x
<i>Tapinoma</i> sp. 3	----	1	----	1	----	----	----	2	–
<i>Technomyrmex</i> sp. 11	----	----	----	----	1	----	1	2	–
<i>Crematogaster</i> sp. 12	----	----	----	----	----	1	----	1	–
<i>Monomorium</i> sp. 4	----	----	----	1	----	----	----	1	–
<i>Quadristruma</i> sp. 1	----	----	(1)	----	----	----	----	(1)	–
<i>Camponotus</i> sp. 5	----	(1)	----	----	----	----	----	(1)	–
Gesamt:	50	274	76	11	9	51	14	485	
Arten gesamt	6	6	3	4	3	3	3	13	6
Halme im Hain								9	
Mittlere Zahl der Arten/Halm								5,0**	

\* Davon 5x auch Hymenopterenbohrlöcher von Karton bedeckt.

\*\* Standardabweichung  $n-1 = 1,5$ ;  $S_n = 1,4142$ .

# Eines davon abgebrochen und mit Karton überbaut.

( ) *Quadristruma* zusammen mit *Philidris* sp. 1; *Camponotus* sp. 5 zusammen mit *Cataulacus granulatus*.

**Tab. 19 c:** Verteilung der besiedelnden Ameisenarten im Hain 3 auf die unterschiedlichen Nistressourcen.

Erklärung der Abkürzungen siehe Tabelle 19 a.

Bei den fett hervorgehobenen Arten handelt es sich um Bambusspezialisten.

– = nicht vorhanden, ? = nicht bestimmbar Probe(n).

Ameisenart	HI	AI	K	EBG	U + BBG	BS + AS	SO	Gesamt	Läuse
<i>Philidris</i> sp. 1	5*	3	43	3	4	----	48	106	+/22 x§
<i>Tapinoma</i> sp. 6	----	37	----	4	3	1	2	47	+/25 x
<i>Crematogaster</i> sp. 1	----	11	----	10	----	----	----	21	+/3 x
<i>Tetraponera</i> sp. 1	----	14	----	----	----	----	1	15	–
<i>Cataulacus granulatus</i>	----	12	----	----	2	----	1	15	–
<i>Tetraponera allaborans</i>	----	11	----	----	----	----	----	11	+/2 x
<i>Tapinoma</i> sp. 3	----	3	----	3	----	----	----	6	–
<i>Polyrhachis</i> sp. 1	4	----	----	----	----	----	1	5	–
<b><i>Polyrhachis arachne</i></b>	2	----	----	----	----	----	1	3	+/2 x°
<b><i>Cataulacus muticus</i></b>	----	1	----	----	----	----	1	2	–
<i>Tetramorium</i> sp. 1	----	----	----	1	----	----	1	2	–
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	----	----	----	----	----	----	1	1	–
<i>Crematogaster</i> sp. 3	----	----	----	----	----	----	1	1	–
<i>Crematogaster</i> sp. ?	----	----	----	----	----	----	1	1	–
<b><i>Tetraponera binghami</i></b>	----	----	----	----	----	----	1	1	+ #
<i>Tetraponera attenuata</i>	----	1	----	----	----	----	----	1	–
<i>Tetraponera</i> sp. ?	----	----	----	----	----	1	----	1	?
<i>Tetraponera</i> sp. 3	----	1	----	----	----	----	----	1	–
<i>Simopone</i> sp. 1	----	1	----	----	----	----	----	1	–
<i>Vombisidris</i> sp. 1	----	1	----	----	----	----	----	1	–
<i>Camponotus</i> sp. 1	----	----	----	----	----	----	1	1	–
<i>Paratrechina</i> sp. 1	----	----	----	1	----	----	----	1	–
<i>Cataulacus</i> sp. ?	----	1	----	----	----	----	----	1	–?
?	----	----	----	----	----	----	1	1	–
Gesamt:	11	97	43	22	9	2	62	246	
Arten gesamt	3	12 – 13	1	6	3		11 – 12	20	6
Halme im Hain								17	
Mittlere Zahl der Arten/Halm								4,5**	

\*\* Standardabweichung  $n-1 = 1,5459$ ;  $S_n = 1,4997$ .

\* 2x Kartonnest in HI (eines davon noch zusätzlich mit Karton überbaut, da abgebrochen).

§ Mindestens 22x mit Trophobionten.

° Mindestens 2x mit Trophobionten.

# Koloniegründende Königin mit zwei Trophobionten in den Mandibeln.

**Tab. 19 d:** Verteilung der besiedelnden Ameisenarten in Hain 4 auf die unterschiedlichen Nistressourcen.

Erklärung der Abkürzungen siehe Tabelle 19 a.

Bei den fett hervorgehobenen Arten handelt es sich um Bambusspezialisten.

– = nicht vorhanden, ? = nicht bestimmbare Probe(n).

Ameisenart	HI	AI	K	U + BBG	BS + AS	SO	Gesamt	Läuse
<i>Tetraponera allaborans</i>	----	2	----	----	52	----	54	+/28 x
<i>Crematogaster</i> sp. 6	8 <sup>1</sup>	34	1	1	1	1	46	+/38 x
<i>Crematogaster</i> sp. 1	2	23	----	----	----	----	25	+/3 x
<i>Crematogaster</i> sp. 5	----	----	20	----	----	3	23	+/7 x§
<i>Tetraponera</i> sp. ?	----	----	----	----	18	----	18	+/?
<b><i>Polyrhachis schellerichae</i></b>	16	----	----	----	----	----	16	+/16 x
<i>Tapinoma</i> sp. 5	----	12	----	1	----	2	15	+/1 x
<i>Tapinoma</i> sp. 3	----	----	----	2	4	5	11	?
<i>Crematogaster</i> sp. 7	1 <sup>2</sup>	3	2	2	----	----	8	+/1 x§
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	----	1	----	----	4	----	5	+/2 x
<i>Crematogaster</i> sp. ?	----	1	----	----	1	3 (+1)	5	–
<b><i>Polyrhachis arachne</i></b>	4	----	----	----	----	----	4	+/4 x
<i>Tapinoma</i> sp. ?	----	1	----	----	1	1 (+1)	3	–
<i>Vombisidris</i> sp. 1	----	1	----	1	1	----	3	–
<i>Cataulacus granulatus</i>	----	2	----	1	----	----	3	–
<i>Tetraponera</i> sp. 1	----	3	----	----	----	----	3	–
<b><i>Cataulacus muticus</i></b>	2	----	----	----	----	----	2	+/2 x
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	----	----	----	----	2	----	2	–
<i>Crematogaster</i> sp. 8	----	----	1	1	----	----	2	–
<i>Tapinoma</i> sp. 4	----	----	----	----	2	----	2	–
<i>Tapinoma</i> sp. 7	----	1	----	----	1	----	2	–
?	----	1	----	----	----	----	1	?
<i>Tetramorium</i> sp. 2	----	----	----	----	(1)	----	(1)	–
<i>Technomyrmex</i> sp. 1	----	----	----	----	1	----	1	–
Dolichoderinae ?	----	----	----	----	----	1	1	–
<i>Camponotus</i> sp. 6	----	1	----	----	----	----	1	–
<i>Monomorium</i> sp. ?	----	----	----	----	1	----	1	–
<i>Polyrhachis</i> sp. ?	1	----	----	----	----	----	1	?
Gesamt:	34	86	24	9	88	17	258	
Arten gesamt	6 – 7	11 – 14	4	7	10 – 13	4 – 9	22	10
Halme im Hain							19	
Mittlere Zahl der Arten/Halm							4,7#	

# Standardabweichung  $n-1 = 2,1818$ ,  $S_n = 2,1236$ .<sup>1</sup> 5 – 6x Kartonnester in HI.<sup>2</sup> Kartonnester in HI.(+1) *Tapinoma* sp. ? drei ungeflügelte Königinnen bei *Tapinoma* sp. 3 gemeinsam mit einer ungeflügelten Königin von *Crematogaster* sp. ? in einer vertrockneten Astknospe.

§ Mindestangabe.

**Tab. 19 e:** Verteilung der besiedelnden Ameisenarten im Hain 5 auf die unterschiedlichen Nistressourcen.

Erklärung der Abkürzungen siehe Tabelle 19 a.

Bei den fett hervorgehobenen Arten handelt es sich um Bambusspezialisten.

– = nicht vorhanden, ? = nicht bestimmbare Probe(n).

Ameisenart	HI	AI	K	U + BBG	BS + AS	SO	Gesamt	Läuse
<i>Crematogaster</i> sp. 4	19*	6°	31	3	19	64	142	+/21 x
<i>Crematogaster</i> sp. 5	2	1	64	1	8	22	98	+/17 x
<i>Tetraponera allaborans</i>	2	29	-----	-----	16	-----	47	+/10 x
<b><i>Polyrhachis schellerichae</i></b>	47	-----	-----	-----	-----	-----	47	+/47 x
<i>Cataulacus granulatus</i>	7	29	-----	-----	2	1	39	–
<i>Technomyrmex</i> sp. 1	-----	1	7	1	9	5	23	+/4 x
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	-----	1	2	-----	15	5	23	+/6 x
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	-----	5	-----	-----	12	1	18	–
<i>Monomorium</i> sp. 2	-----	4	-----	-----	8	-----	12	+/1 x
<i>Technomyrmex</i> sp. ?	-----	1	-----	-----	6	2	9	z. T. +
<i>Monomorium</i> sp. 1	-----	4	-----	-----	4	2	10	–
<i>Crematogaster</i> sp. 1	-----	9	-----	-----	1	-----	10	–
<i>Crematogaster</i> sp. 7	-----	-----	7	-----	-----	1	8	?
<i>Tapinoma</i> sp. 10	-----	(1)§	-----	-----	7	1	8 (9)	+/2 x
<i>Polyrhachis</i> sp. 6	-----	2	-----	-----	4	2	8	+/1 x
<i>Crematogaster</i> sp. ?	-----	2	-----	-----	-----	5	7	–?
<i>Camponotus</i> sp. 2	-----	-----	-----	-----	4	2	6	–
<i>Tapinoma</i> sp. 8	-----	1	-----	-----	3	1	5	–
<i>Polyrhachis</i> sp. 5	-----	-----	-----	-----	2	3	5	–
<i>Camponotus</i> sp. 1†	4	-----	(9)	-----	-----	1	5 (14)	+†
<i>Simopone</i> sp. 1	-----	4	-----	-----	-----	-----	4	–
<i>Vollenhovia</i> sp. 2	-----	-----	-----	-----	4	-----	4	–
<i>Tapinoma</i> sp. ?	-----	1	-----	-----	3	-----	4	–
<i>Tetraponera</i> sp. ?	-----	1	-----	-----	3	-----	4	+/1 x
<i>Technomyrmex</i> sp. 12	-----	1	-----	-----	1	1	3	–
<i>Tapinoma</i> sp. 11	-----	-----	-----	-----	2	1	3	–
<i>Camponotus</i> sp. 3‡	(3)	-----	(2)	-----	-----	-----	(5)	+‡
<i>Tetraponera</i> sp. 1	-----	1	-----	-----	1	-----	2	–
<i>Dolichoderus</i> sp. 4	-----	-----	-----	-----	1	1	2	–
Dolichoderinae?	-----	-----	-----	1	-----	1	2	–
<b><i>Polyrhachis arachne</i></b>	2	-----	-----	-----	-----	-----	2	+/2 x
<i>Polyrhachis bicolor</i>	-----	-----	-----	-----	-----	2	2	–
<i>Polyrhachis</i> sp. 3	-----	-----	-----	-----	2	-----	2	–
<i>Tetraponera attenuata</i>	-----	1	-----	-----	-----	-----	1	–
<i>Monomorium</i> sp. ?	-----	-----	-----	1	-----	-----	1	–
<i>Vombisidris</i> sp. 1	-----	1	-----	-----	-----	-----	1	–
<i>Rhoptromyrmex wroughtoni</i>	-----	-----	-----	-----	-----	1	1	–
<i>Crematogaster</i> sp. 14	-----	1	-----	-----	-----	-----	1	–
<i>Crematogaster</i> sp. 15	-----	-----	-----	-----	1	-----	1	–
<i>Pheidole</i> sp. 1	-----	-----	-----	-----	-----	1	1	–
Myrmicinae?	-----	-----	-----	-----	(1)	-----	(1)	–
<i>Tapinoma</i> sp. 3	-----	-----	-----	-----	1	-----	1	–
<i>Tapinoma</i> sp. 4	-----	-----	-----	-----	1	-----	1	–
<i>Tapinoma</i> sp. 12	-----	1	-----	-----	-----	-----	1	–
<i>Polyrhachis</i> sp. ?	-----	-----	-----	-----	1	-----	1	z.T. +
<i>Gesomyrmex</i> sp. 1	-----	1	-----	-----	-----	-----	1	–
?	-----	-----	-----	-----	-----	1	1	?
Gesamt:	83	110	111	7	135	125	571	
Arten gesamt	8	21 – 25	6 – 7	3 – 5	25 – 30	20 – 24	mind. 38	15
Halme im Hain							36	
Mittlere Zahl der Arten/Halm							5,4#	

\* Davon 10 mit Kartonnestern; ° davon 3 mit Karton.

# Standardabweichung  $n-1 = 2,61$ ,  $S_n = 2,57$ .§ Zusammen mit *Cataulacus granulatus* in AI, aber *Tapinoma* sp. 10 in Rinde und *C. granulatus* in Hohlraum.† Gemeinsam mit *Crematogaster* sp. 5; ‡ gemeinsam mit *Crematogaster* sp. 4.

**Tab. 20:** Zahl der Ameisenarten insgesamt, welche die einzelnen Niststrukturen in den fünf Hainen nutzten.

Niststruktur	HI	AI	Karton	EBG	U + BBG	BS + AS	SO
Artenzahl	19	36	11	10	15	31	42

### 3.3.2 Nisthöhe

Bei der Untersuchung der Nisthöhe wurden nicht alle Arten berücksichtigt. Arten, die nur als Einzelfunde in den einzelnen Hainen und in nur einem Hain auftraten, wurden nicht miteinbezogen. Eine Ausnahme bilden hier die eudominanten, kartonbauenden *Crematogaster*-Arten in Hain 4 und 5.

Zur Untersuchung einer eventuellen Einnischung der Ameisenarten nach der Nisthöhe wurden hauptsächlich Halm- und Astinternodien verwendet, in einzelnen Fällen wurden jedoch auch andere Ressourcen mit einbezogen, z. B. bei den kartonbauenden Arten die Kartonstrukturen oder bei anderen Arten weitere häufig genutzte Strukturen.

**Tab. 21 a:** Hain 1: Verteilung der Ameisenarten auf die besiedelten Halminternodien (**HI**) der drei Halmzonen. In Klammern angegeben ist die Anzahl der trockenen (**tr**) HI.

Ameisenart	unten	Mitte	Spitze	insg.
<i>Cataulacus granulatus</i>	-----	3	3 (2 tr)	6 (2 tr)
<i>Philidris</i> sp. 1	3	-----	-----	3
<i>Crematogaster</i> sp. 2	-----	-----	2	2
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	1	-----	-----	1
<i>Camponotus</i> sp. 1	-----	1	-----	1
-----	-----	-----	-----	-----
Summe ameisenbesiedelte HI	4	4	5 (2 tr)	13 (2 tr)

**Tab. 21 b:** Hain 2: Verteilung der Ameisenarten auf die besiedelten Halminternodien (**HI**) der drei Halmzonen. Zusätzlich angegeben ist die Anzahl der durch andere Tiere besiedelten sowie der unbesiedelten HI. In Klammern angegeben ist die Zahl der **tr** = trockenen HI, **le** = lebenden HI.

<b>Ameisenart bzw. Kategorie</b>	<b>unten</b>	<b>Mitte</b>	<b>Spitze</b>	<b>insg.</b>
<i>Tetraponera binghami</i>	30	5	-----	35
<i>Polyrhachis arachne</i>	4	3	-----	7
<i>Philidris</i> sp. 1	2	-----	1 (tr)	3 (1 tr)
<i>Cataulacus granulatus</i>	-----	-----	2 (1 tr)	2 (1 tr)
<i>Technomyrmex</i> sp. 10	1	1	-----	2
<i>Tapinoma</i> sp. 6	-----	1	-----	1
-----				
Summe ameisenbesiedelte HI	37	10	3 (2 tr)	50 (2 tr)
davon in le HI	37	10	1	48
davon in tr HI	0	0	2	2
-----				
andere Tiere	4	1	-----	5
unbesiedelte HI	2	2	1	5
-----				
Summe HI	43	13	4 (2 tr)	60 (2 tr)

**Tab. 21 c:** Hain 3: Verteilung der Ameisenarten auf die besiedelten Halminternodien (**HI**) der drei Halmzonen. Zusätzlich angegeben ist die Anzahl der durch andere Tiere besiedelten sowie der unbesiedelten HI. In Klammern angegeben ist die Zahl der **tr** = trockenen HI, **le** = lebenden HI.

<b>Ameisenart bzw. Kategorie</b>	<b>unten</b>	<b>Mitte</b>	<b>Spitze</b>	<b>insg.</b>
<i>Philidris</i> sp. 1	1	1 (tr)	3 (1 tr)	5 (2 tr)
<i>Polyrhachis</i> sp. 1	1	3	-----	4
<i>Polyrhachis arachne</i>	-----	2	-----	2
-----				
Summe ameisenbesiedelte HI	2	6 (1 tr)	3 (1tr)	11 (2 tr)
davon in le HI	2	5	2	9
davon in tr HI	-----	1	1	2
-----				
andere Tiere	4	1	-----	5
unbesiedelte HI	18	4	2 (tr)	24 (2 tr)
unklar	1	-----	-----	1
-----				
Summe HI	25	11 (1 tr)	5 (3 tr)	41 (4 tr)

**Tab. 21 d:** Hain 4: Verteilung der Ameisenarten auf die besiedelten Halminternodien (**HI**) der drei Halmzonen. Zusätzlich angegeben ist die Anzahl der durch andere Tiere besiedelten sowie der unbesiedelten HI. In Klammern angegeben ist die Zahl der **tr** = trockenen HI, **le** = lebenden HI.

Ameisenart bzw. Kategorie	unten	Mitte	Spitze	insg.
<i>Polyrhachis schellerichae</i>	12	4	-----	16
<i>Crematogaster</i> sp. 6	6	2	-----	8
<i>Polyrhachis arachne</i>	4	-----	-----	4
<i>Crematogaster</i> sp. 1	-----	-----	2	2
<i>Cataulacus muticus</i>	2	-----	-----	2
<i>Crematogaster</i> sp. 7	-----	1	-----	1
<i>Polyrhachis</i> sp. ?	1	-----	-----	1
Summe ameisenbesiedelte HI	25	7	2	34
davon in le HI	25	7	2	34
davon in tr HI	0	0	0	0
andere Tiere	3	2	2	7
unbesiedelte HI	7	2	3	12
Summe HI	35	11	7	53

**Tab. 21 e:** Hain 5: Verteilung der Ameisenarten auf die besiedelten Halminternodien (**HI**) der drei Halmzonen. Zusätzlich angegeben ist die Anzahl der durch andere Tiere besiedelten sowie der unbesiedelten HI. In Klammern angegeben ist die Zahl der **tr** = trockenen HI, **le** = lebenden HI, **?** = Besiedlungshöhe nicht feststellbar.

Ameisenart bzw. Kategorie	unten	Mitte	Spitze	?	insg.
<i>Polyrhachis schellerichae</i>	34	13	-----	-----	47
<i>Crematogaster</i> sp. 4	12	6	1	-----	19
<i>Cataulacus granulatus</i>	-----	2	5 (2 tr)	-----	7 (2 tr)
<i>Camponotus</i> sp. 1	-----	1	3	-----	4
<i>Polyrhachis arachne</i>	-----	2	-----	-----	2
<i>Tetraponera allaborans</i>	-----	-----	2 (tr)	-----	2 (tr)
<i>Crematogaster</i> sp. 5	-----	1 (tr)	1	-----	2 (1 tr)
( <i>Camponotus</i> sp. 3*)	-----	1*	-----	-----	1
-----					
Summe ameisenbesiedelte HI	46	25	12	-----	83
davon in le. HI	46	24	8	-----	78
davon in tr HI	0	1	4	-----	5
-----					
andere Tiere	3	1	-----	1	5
unbesiedelte HI	26	8	1 (tr) 4	39 (1 tr)	
-----					
Summe HI	75	34 (1 tr)	13 (5 tr)	5	127 (6 tr)

\* Zusammen mit *Crematogaster* sp. 4.

**Tab. 22 a:** Hain 1: Verteilung der Ameisenarten auf die besiedelten Astinternodien (**AI**) der beiden Halmzonen. In Klammern angegeben ist die Anzahl der **tr** = trockenen AI, ? = unbestimmbare Probe(n).

<b>Ameisenart</b>	<b>mittlerer Halmteil</b>	<b>Halmspitze</b>	<b>insg.</b>
<i>Crematogaster</i> sp. 1	42	2	44
<i>Tetraoponera allaborans</i>	22	10	32
<i>Cataulacus granulatus</i>	8	6 (1 tr)	14(1tr)
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	11	2	13
<i>Tetraoponera</i> sp. 1	7 (3 tr)	3	10(3tr)
<i>Tapinoma</i> sp. 1	8	1	9
<i>Tapinoma</i> sp. 6	3	-----	3
<i>Monomorium</i> sp. 5	2	1	3
<i>Vombisidris</i> sp. 1	1	1	2
<i>Philidris</i> sp. 1	2	-----	2
<i>Simopone</i> sp. 1	1	-----	1
<i>Crematogaster</i> sp. 2	1	-----	1
<i>Tapinoma</i> sp. 2	-----	1	1
?	1	-----	1
<hr style="border-top: 1px dashed black;"/>			
Summe ameisenbesiedelte AI	109	27	136

**Tab. 22 b:** Hain 2: Verteilung der Ameisenarten auf die besiedelten Astinternodien (**AI**) der beiden Halmzonen. Zusätzlich angegeben ist die Anzahl der durch andere Tiere besiedelten sowie der unbesiedelten Astinternodien. In Klammern angegeben ist die Zahl der **tr** = trockenen AI, **le** = lebenden AI.

<b>Ameisenart bzw. Kategorie</b>	<b>mittlerer Halmteil</b>	<b>Spitze</b>	<b>insg.</b>
<i>Tapinoma</i> sp. 6	185 (5 tr)	61 (1 tr)	246 (6 tr)
<i>Cataulacus granulatus</i>	12 (4 tr)	8 (4 tr)	20 (8 tr)
<i>Tetraoponera</i> sp. 1	2 (tr)	2 (tr)	4 (tr)
<i>Philidris</i> sp. 1	3 (2 tr)	-----	3 (2 tr)
<i>Tapinoma</i> sp. 3	1	-----	1
<i>Camponotus</i> sp. 5	1 (tr)*	-----	1 (tr)
-----	-----	-----	-----
Summe Ameisen	203	71	274
davon in <b>le</b> AI	190	64	254
davon in <b>tr</b> AI	13	7	20
-----	-----	-----	-----
andere Tiere	10	1	11
unbesiedelte AI	55 (12 tr)	23 (2 tr)	78 (14 tr)
-----	-----	-----	-----
Summe AI	268 (25 tr)	95 (9 tr)	363 (34 tr)

\* Gemeinsam mit *Cataulacus granulatus*.

**Tab. 22 c:** Hain 3: Verteilung der Ameisenarten auf die besiedelten Astinternodien (**AI**) der beiden Halmzonen. Zusätzlich angegeben ist die Anzahl der durch andere Tiere besiedelten sowie der unbesiedelten Astinternodien. In Klammern angegeben ist die Zahl der **tr** = trockenen AI, **le** = lebenden AI.

<b>Ameisenart bzw. Kategorie</b>	<b>mittlerer Halmteil</b>	<b>Spitze</b>	<b>insg.</b>
<i>Tapinoma</i> sp. 6	28	9	37
<i>Tetraoponera</i> sp. 1	5 (4 tr)	9 (4 tr)	14 (8 tr)
<i>Cataulacus granulatus</i>	7	5 (2tr)	12 (2 tr)
<i>Tetraoponera allaborans</i>	7 (2tr)	4	11 (2 tr)
<i>Crematogaster</i> sp. 1	10 (1 tr)	1	11 (1 tr)
<i>Tapinoma</i> sp. 3	-----	3 (tr)	(3 tr)
<i>Philidris</i> sp. 1	2 (1 tr)	1 (tr)	3 (2 tr)
<i>Cataulacus muticus</i>	1 (tr)	-----	(1 tr)
<i>Cataulacus</i> sp. ?	1 (tr)	-----	(1 tr)
<i>Tetraoponera</i> sp. 3	1 (tr)	-----	(1 tr)
<i>Tetraoponera attenuata</i>	1 (tr)	-----	(1 tr)
<i>Simopone</i> sp. 1	1 (tr)	-----	(1 tr)
<i>Vombisidris</i> sp. 1	1 (tr)	-----	(1 tr)
-----	-----	-----	-----
Summe Ameisen	65	32	97
davon in <b>le</b> AI	51	22	73
davon in <b>tr</b> AI	14	10	24
-----	-----	-----	-----
andere Tiere	4	1	5
unbesiedelte AI	28 (1 tr)	7	35 (1 tr)
-----	-----	-----	-----
Summe AI	97 (15 tr)	40 (10 tr)	137 (25 tr)

**Tab. 22 d:** Hain 4: Verteilung der Ameisenarten auf die besiedelten Astinternodien (**AI**) der beiden Halmzonen. Zusätzlich angegeben ist die Anzahl der durch andere Tiere besiedelten sowie der unbesiedelten Astinternodien. In Klammern angegeben ist die Zahl der **tr** = trockenen AI, **le** = lebenden AI, **?** = unbestimmbare Probe(n).

<b>Ameisenart bzw. Kategorie</b>	<b>mittlerer Halmteil</b>	<b>Spitze</b>	<b>insg.</b>
<i>Crematogaster</i> sp. 6	31 (2 tr)	3 (1 tr)	34 (3 tr)
<i>Crematogaster</i> sp. 1	23 (1 tr)	-----	23 (1 tr)
<i>Tapinoma</i> sp. 5	11 (5 tr)	1	12 (5 tr)
<i>Crematogaster</i> sp. 7	3	-----	3
<i>Tetraoponera allaborans</i>	1	1	2
<i>Cataulacus granulatus</i>	-----	2	2
<i>Tetraoponera</i> sp. 1	3 (tr)	-----	3 (tr)
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	1	-----	1
<i>Camponotus</i> sp. 6	1	-----	1
<i>Tapinoma</i> sp. ?	1	-----	1
<i>Vombisidris</i> sp. 1	1	-----	1
<i>Crematogaster</i> sp. ?	1	-----	1
<i>Tapinoma</i> sp. 7	1 (tr)	-----	1 (tr)
?	1	-----	1
-----			
Summe Ameisen	79	7	86
davon in <b>le</b> AI	67	6	73
davon in <b>tr</b> AI	12	1	13
-----			
andere Tiere	38 (2 tr)	11 (2 tr)	49 (4 tr)
unbesiedelte AI	50 (5 tr)	9 (1 tr)	59 (6 tr)
-----			
Summe AI	167 (19 tr)	27 (4 tr)	194 (23 tr)

**Tab. 22 e:** Hain 5: Verteilung der Ameisenarten auf die besiedelten Astinternodien (**AI**) der beiden Halmzonen. Zusätzlich angegeben ist die Anzahl der durch andere Tiere besiedelten sowie der unbesiedelten Astinternodien. In Klammern angegeben ist die Zahl der **tr** = trockenen AI, **le** = lebende AI, **?** = unbestimmbare Probe(n), **??** Besiedlungshöhe nicht feststellbar.

Ameisenart bzw. Kategorie	mittlerer Halmteil	Spitze	??	insg.
<i>Tetraponera allaborans</i>	24 (4 tr)	5 (2 tr)	-----	29 (6 tr)
<i>Cataulacus granulatus</i>	20 (4 tr)	6 (3 tr)	2	28 (7 tr)
<i>Crematogaster</i> sp. 1	7	2 (1 tr)	-----	9 (1 tr)
<i>Crematogaster</i> sp. 4	5 (1 tr)	1 (tr)	-----	6 (2 tr)
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	4 (1 tr)	1	-----	5 (1 tr)
<i>Monomorium</i> sp. 1	1	3 (1 tr)	-----	4 (1 tr)
<i>Monomorium</i> sp. 2	4 (3 tr)	-----	-----	4 (3 tr)
<i>Simopone</i> sp. 1	3	1	-----	4
<i>Crematogaster</i> sp. ?	2	-----	-----	2
<i>Tapinoma</i> sp. ?	2 (1 tr)	-----	-----	2 (1 tr)
<i>Polyrhachis</i> sp. 6	2 (tr)	-----	-----	2 (tr)
<i>Tetraponera attenuata</i>	1	-----	-----	1
<i>Tetraponera</i> sp. 1	1	-----	-----	1
<i>Tetraponera</i> sp. ?	-----	1 (tr)	-----	1 (tr)
<i>Vombisidris</i> sp. 1	1	-----	-----	1
<i>Crematogaster</i> sp. 5	1	-----	-----	1
<i>Crematogaster</i> sp. 14	1	-----	-----	1
<i>Cataulacus</i> sp. ?	1	-----	-----	1
<i>Technomyrmex</i> sp. 1	1	-----	-----	1
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	-----	1	-----	1
<i>Technomyrmex</i> sp. 12	-----	1	-----	1
<i>Technomyrmex</i> sp. ?	1	-----	-----	1
<i>Tapinoma</i> sp. 8	1	-----	-----	1
<i>Tapinoma</i> sp. 10	(1	-----	-----	1)*
<i>Tapinoma</i> sp. 12	1	-----	-----	1
<i>Gesomyrmex</i> sp. 1	1	-----	-----	1
?	1	-----	-----	1
-----				
Summe Ameisen	86	22	2	110
davon in <b>le</b> AI	72	12	2	86/204
davon in <b>tr</b> AI	17	9	0	26/34
-----				
andere Tiere	4	-----	-----	4
unbesiedelte AI	93 (7 tr)	24 (1 tr)	5	122 (8 tr)
-----				
Summe AI	183 (24 tr)	46 (10 tr)	7	236 (34 tr)

\* Zusammen mit *Cataulacus granulatus*.

Folgende Verteilungstypen wurden beobachtet:

**1. Arten, die nur im unteren und mittleren Halmbereich auftraten.**

Zu diesen gehören hauptsächlich die Besiedler von Halminternodien, wie die Bambusspezialisten *Tetraponera binghami* und *Polyrhachis schellerichae*. Diese Spezialisten nutzten in ihren Hainen jeweils die meisten Halminternodien (Tab. 21 b, d, e); 86 % (Hain 2) bzw. 75 % (Hain 4) und 72 % (Hain 5) der Nester befanden sich im unteren, nicht belaubten Halmteil (n = 35, 16, 47). Auch im mittleren Halmabschnitt wurden die meisten Halminternodien durch Bambusspezialisten besetzt (Tab. 21 b, d, e).

Halminternodien im Spitzenbereich besiedelten die Bambusspezialisten nie.

Der Bambusspezialist *Polyrhachis arachne* nutzte trotz einer den anderen Spezialisten ähnlichen Koloniestärke deutlich weniger Halminternodien (Tab. 21 b, d). Diese Art trat etwa gleich oft im unteren und mittleren Halmbereich auf (Tab. 23).

Möglicherweise spielen abiotische Bedingungen und die Veränderungen der Nistressource in dieser Halmzone hierbei eine Rolle. Messungen abiotischer Daten wurden jedoch nicht durchgeführt.

Die Halminternodien selbst haben zur Spitze des Halmes hin einen geringeren Durchmesser und eine geringere Länge und werden somit insgesamt kleiner. Der Anteil der trockenen, abgestorbenen Halminternodien ist in diesem Bereich größer (Tab. 21 a–e).

Der Anteil der insgesamt von Ameisen besiedelten Halminternodien nimmt, ebenso wie die Zahl der zugänglichen Halminternodien, von unten bis zur Spitze ab (Tab. 24, 21 a – e). Da sich 62 % der besiedelbaren Halminternodien im unteren Bereich befinden, ist die einfachste Erklärung für die vorgefundene Verteilung, daß Arten, die eine große Menge dieser Ressource benötigen, sich dort aufhalten, wo eine entsprechende Anzahl angeboten wird. Dabei erscheint die Abhängigkeit von der Tätigkeit bohrender Organismen bedeutender als mögliche interspezifische Aggressionen.

Waren in einem Hain keine bzw. nur Gründungskolonien der Bambusspezialisten vertreten, war die Anzahl der genutzten Halminternodien insgesamt geringer (Abb. 14, Tab. 21 a, c).<sup>5</sup>

Für die Arten, die Halminternodien in geringerer Anzahl nutzten, läßt sich ein Besiedlungsschwerpunkt in bestimmten Halmbereichen nicht feststellen.

**2. Arten, die nur im mittleren und im Bereich der Halmspitze auftraten.**

Hier handelt es sich hauptsächlich um Astinternodienbesiedler und Kartonbauer, z. B. *Tetraponera* sp. 1 und *Crematogaster* sp. 5 (Tab. 23). Dazu gehören auch Arten, die

---

<sup>5</sup> In Hain 3 wurde nur eine koloniegründende Königin von *Tetraponera binghami* sowie eine junge, relativ kleine Kolonie von *Cataulacus muticus* und *Polyrhachis arachne* angetroffen.

zusätzlich Halminternodien und diese, im Gegensatz zur vorherigen Gruppe, bevorzugt im Spitzenbereich des Halmes nutzten, z. B. *Cataulacus granulatus* und *Tetraponera allaborans* (Tab. 23, 21 a, b, d, e). Bei der letzteren Art muß aber auf die geringe Stichprobengröße ( $n = 2$ ) hingewiesen werden.

77 % der besiedelbaren Astinternodien befanden sich im mittleren Halmteil (Tab. 24). Hier ist zu berücksichtigen, daß dieser Halmteil nach der im Methodenteil festgelegten Definition größer ist als der Spitzenteil des Halmes (siehe Anhang 1 sowie Kapitel 2.2.3)

### 3. Arten, die in allen drei Halmzonen auftraten.

Hier handelte es sich um eudominante kartonbauende Arten wie *Philidris* sp. 1, *Crematogaster* sp. 4 und *Crematogaster* sp. 6 oder um Arten, die ebenso wie diese Kartonbauer verschiedene Nistressourcen nutzten, die in verschiedenen Halmzonen lokalisiert sein konnten. So z. B. *Crematogaster* sp. 1 und *Tapinoma* sp. 6, die im unteren Halmbereich Eurytomidenbohrgänge nutzten, während sie im mittleren und oberen Halmteil Astinternodien und Halminternodien besiedelten (Tab. 23).

Insgesamt entsteht der Eindruck, daß der Nutzungsschwerpunkt der Halm- und Astinternodien durch die Verteilung der zugänglichen, potentiellen Nistplätze bestimmt ist. (Tab. 21 a – e, 22 a – e, 24). Eurytomidenbohrgänge z. B. finden sich nur im unteren nicht belaubten Halmteil.

#### Kurzgefaßt:

Für die meisten Arten läßt sich eine Spezialisierung auf eine der drei Halmzonen nicht feststellen. Allerdings wurden die Bambusspezialisten nie in Halminternodien im Spitzenbereich und *Cataulacus granulatus* nie in Halminternodien im unteren Halmbereich angetroffen.

Tendenziell kann man Arten unterscheiden, die, verglichen mit der Größe des Spitzenteils zur Größe des mittleren Halmteils, eine relativ große Anzahl von Internodien im Spitzenbereich nutzten (siehe *Tapinoma* sp. 6, *Tetraponera allaborans* und *Cataulacus granulatus*) und solche, die eine im Vergleich geringe Anzahl an Internodien im Spitzenbereich nutzten (siehe *Crematogaster* sp. 1, *Crematogaster* sp. 6 und *Cardiocondyla wroughtoni*) (Tab. 23). Einige Arten wurden in allen drei Halmzonen angetroffen, wobei diese Arten jeweils eine größere Zahl an Nistressourcen nutzten als die vorher genannten Arten (siehe *Philidris* sp. 1, *Crematogaster* sp. 1 und *Tapinoma* sp. 6) (Tab. 23).

Insgesamt entsteht der Eindruck, daß die Verteilung der potentiellen Nistressourcen die Verteilung der in diesen nistenden Ameisen bestimmt.

**Tab. 23:** Verteilung etablierter Arten auf die drei Halmzonen, Zusammenfassung der Daten aus fünf Bambushainen; etablierte Arten = vertreten mit > 10 Teilnestern bzw. > 10 Arbeiterinnen im Hain.

# = Bambusspezialist nur in HI, \* = Bambusspezialist, der auch andere Ressourcen nutzt.

Ameisenart oder Ressource	unten	Mitte	Spitze
<b>Halminternodien</b>			
<i>Polyrhachis arachne*</i>	8	7	-----
<i>Polyrhachis schellerichae</i> #	46	17	-----
<i>Polyrhachis</i> sp. 1	1	2	-----
<i>Tetraoponera binghami</i> #	30	5	-----
<i>Philidris</i> sp. 1	6	1	4
<i>CreMATogaster</i> sp. 4	12	6	1
<i>CreMATogaster</i> sp. 6	6	2	-----
<i>Cataulacus granulatus</i>	-----	5	10
<i>Cataulacus muticus</i> #	2	-----	-----
<i>Tetraoponera allaborans</i>	-----	-----	2
<i>CreMATogaster</i> sp. 1	-----	-----	2
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	1	-----	-----
<i>Tapinoma</i> sp. 6	-----	1	-----
<b>Astinternodien</b>			
<i>Tapinoma</i> sp. 6		216	70
<i>CreMATogaster</i> sp. 1		82	5
<i>CreMATogaster</i> sp. 6		31	3
<i>Tetraoponera allaborans</i>		54	20
<i>Tetraoponera</i> sp. 1		18	14
<i>Cataulacus granulatus</i>		47	27
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>		15	3
<i>Philidris</i> sp. 1		7	1
<i>CreMATogaster</i> sp. 4		5	1
<i>Simopone</i> sp. 1		5	1
<i>Vombisidris</i> sp. 1		4	1
<b>Kartonstrukturen</b>			
<i>Philidris</i> sp. 1	3	116	61
<i>CreMATogaster</i> sp. 2	-----	37	9
<i>CreMATogaster</i> sp. 3	-----	4	7
<i>CreMATogaster</i> sp. 4	-----	29	10
<i>CreMATogaster</i> sp. 5	-----	62	22
<b>Eurytomidenbohrgänge</b>			
<i>CreMATogaster</i> sp. 1	28		
<i>Philidris</i> sp. 1	11		
<i>Tapinoma</i> sp. 6	7		
<i>Tapinoma</i> sp. 3	4		
<b>Blatt- und Astscheiden</b>			
<i>Tetraoponera allaborans</i>		64	5
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>		15	-----
<i>CreMATogaster</i> sp. 4		12	7
<i>Tapinoma</i> sp. 6		30	16
<i>Technomyrmex</i> sp. 4		23	-----

**Tab. 24:** Verteilung der besiedelbaren Halm- und Astinternodien (**HI + AI**) auf die einzelnen Halmzonen. Zusammenfassung der Daten aus fünf Bambushainen. In der letzten Spalte ist die Gesamtzahl der besiedelbaren und unbesiedelten Halm- und Astinternodien sowie der %-Anteil der unbesiedelten Internodien angegeben. % = Anteil in den jeweiligen Halmzonen in Prozent, ? = unklare Fälle.

Ressource	unten	Mitte	oben	?	insg.
Halminternodien	182	73	34	5	294
%	62	24,8	11,6	1,7	-----
davon unbesiedelt	53	16	7	-----	76
%	70	21	9	-----	26
Astinternodien	-----	824	235	7	1066
%	-----	77	22	1	-----
davon unbesiedelt	-----	226	63	-----	289
%	-----	78	22	-----	27
Insgesamt HI + AI	182	897	269	12	1360
%	13	66	20	1	-----

### 3.3.3 Trophobionten

Trophobiotische Beziehungen zu Pflanzenläusen unterhielten in den *Gigantochloa scortechinii*-Hainen jeweils 6 Ameisenarten, in den *G. thoi*-Hainen 10 bzw. 15 Ameisenarten. Zu diesen Arten zählen alle Bambusspezialisten, alle nach LESTON (1973 a, b, c) als „dominant“ definierten Arten sowie häufig auftretende Arten, z. B. *Tetraponera allaborans* und *Crematogaster* sp. 1 (Tab. 25). Alle diese Arten waren in der Regel eudominant bis dominant (siehe Kapitel 3.4.1). Auch einige der vereinzelt auftretenden Arten wurden mit Trophobionten angetroffen, z. B. *Dolichoderus* sp. 2 in Hain 1 und *Polyrhachis* sp. 6 in Hain 5 (Tab. 25). *Tetraponera* sp. 1 besiedelte im Hain 2 ein Astinternodium mit Trophobionten, in den restlichen Hainen trat diese Art immer ohne Trophobionten auf.

Alle Arten hatten ihre Trophobionten direkt im Nest (Halm- und Astinternodien, Kartonstrukturen) oder in speziellen Karton- oder Seidendetritus-Pavillons. Außerhalb solcher Strukturen wurden auf ausgewachsenen Bambushalmen, bis auf seltene Ausnahmen, nie Trophobionten beobachtet, und in diesen Ausnahmefällen waren z. T. Ameisen anwesend. Der Anteil der Niststrukturen in denen Trophobionten angetroffen wurden variierte bei den einzelnen Arten (Tab. 19 a – e). Bei den Bambusspezialisten wurde in der Regel in allen Nestinternodien Pseudococcidae angetroffen und es kann davon ausgegangen werden, daß hier ein Großteil der Nahrung durch die Trophobiosepartner geliefert wird (DOROW & MASCHWITZ 1990, KLEIN et al. 1992, BUSCHINGER et al. 1994, SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997, MASCHWITZ et al. 2000) (Tab. 19 b – e).

Auch bei *Tapinoma* sp. 6, die in fast allen besiedelten Astinternodien (93 % bzw. 68 %) Pseudococciden hielt, liegt die Vermutung nahe, daß die Trophobionten einen bedeutenden Teil der Nahrung lieferten (Tab. 19 b – c).

Bei *Crematogaster* sp. 1 und *Tetraponera allaborans* traten in 12 % – 14 % bzw. 9 % – 39 % der genutzten Nistressourcen Trophobionten auf. Dabei variierte der Anteil der Nester mit Trophobionten in den einzelnen Hainen z. T. stark (Tab. 19 a – e). Hier ist anzunehmen, daß nur ein Teil der Ernährung über die Trophobionten abgedeckt wurde.

Bei *Philidris* sp. 1 traten in zirka 16 % – 29 % der genutzten Strukturen Trophobionten auf (Tab. 19 a – c), weshalb auch hier der Honigtau der Pseudococciden wahrscheinlich nur einen Teil des Nahrungsspektrums dieser Ameisenart ausmachte.

Auch bei den „dominanten“ *Crematogaster*-Arten (sp. 2, 3, 4, 5, 7), die zum Teil nur in einem Hain oder auf wenigen Halmen auftraten, kann davon ausgegangen werden, daß die Trophobionten nur einen Teil der benötigten Nahrung lieferten (Tab. 19 a, d, e). *Crematogaster* sp. 6, wo in 83 % der genutzten Strukturen auch Trophobionten auftraten (Tab. 19 d), bildet hier eine Ausnahme.

Die restlichen mit Trophobionten angetroffenen Ameisenarten traten nur vereinzelt auf und eine Aussage zur Bedeutung der Pseudococciden für die Ernährung dieser Arten ist daher nicht möglich.

Zum Teil wurden auch andere Insektenarten, z. B. eine nicht identifizierte Heteropterenlarve, gemeinsam mit verschiedenen Ameisenarten aus Blattscheiden oder mehrere nicht identifizierte Käferarten mit verschiedenen Ameisenarten aus Astinternodien gesammelt. Ob hier trophobiotische Beziehungen bestehen ist noch nicht geklärt.

#### Kurzgefaßt:

In jedem der untersuchten Haine wurden Ameisenarten mit trophobiotischen Beziehungen angetroffen. Die meisten dieser Arten waren eudominant oder dominant, einige traten nur vereinzelt auf. Alle Trophobionten wurden in den Nestern der jeweiligen Arten bzw. ohne Brut und Geschlechtstiere in z. B. Lauspavillons und Astinternodien angetroffen.

Die Häufigkeit mit der Trophobionten bei den verschiedenen Ameisenarten auftraten variierte.

### 3.3.3.1 Spezifität der trophobiotischen Beziehungen

Nicht alle Trophobiosepartner, die bei dieser Untersuchung vorgefunden wurden, sind bis zur Art bestimmt worden. Bisher wurden nur einige ausgewählte Proben den entsprechenden Spezialisten vorgelegt, so daß sich nur ein erster Überblick über die Pseudococciden–Arten ergibt, welche in den Nestern der Ameisen lebten.

Alle in Halminternodien nistenden Bambusspezialisten haben trophobiotische Beziehungen zu derselben Pseudococcidenart, *Kermicus wroughtoni* (Tab. 26). Von *Polyrhachis arachne* wurden bisher keine Lausproben zur Identifizierung vorgelegt, aber die Ähnlichkeit des Materials legt nahe, daß es sich bei diesen Pseudococciden ebenfalls um *K. wroughtoni* handelt. *Crematogaster* sp. 6 (Hain 4) hält *Kermicus wroughtoni* sowohl in Halminternodien als auch in Astinternodien. Bei dieser Art wurde ein Astinternodium mit der Pseudococciden–Art *Paraputo* group Nr. 19 gefunden.

Diese Pseudococciden–Art wurde in den meisten der eingeschickten Astinternodien–Proben identifiziert und lebte in den Nestern von mindestens drei Ameisenarten (Tab. 26). Die Spezifität der bisher im Bambus gefundenen trophobiotischen Beziehungen ist also als niedrig einzustufen.

#### Kurzgefaßt:

In den Halminternodien wurde bisher nur eine Art *Kermicus wroughtoni* als Trophobiont angetroffen. In den Astinternodien fungierten mindestens drei Pseudococciden–Arten als Trophobionten. Fast alle diese Arten wurden mit mehreren Ameisenarten angetroffen, so daß die Spezifität der trophobiotischen Beziehungen nicht hoch ist.

**Tab. 25:** Ameisenarten mit Trophobionten in den fünf untersuchten Hainen und ihre Zugehörigkeit zu den „dominanten“ Arten (Definition siehe 2.5.1, Anhang 6), Bambusspezialisten, häufigen Arten und vereinzelt auftretenden Arten. Die Angaben häufig und vereinzelt beziehen sich hier auf die Häufigkeit, mit der diese Arten in den untersuchten Hainen angetroffen wurden. Als vereinzelt werden solche Arten bezeichnet, die in nur einem Hain gefunden wurden. Solche Arten konnten durchaus eine hohe Individuenzahl erreichen.

Hain 1	Hain 2	Hain 3	Hain 4	Hain 5
<b>„dominante“ Arten</b>				
<i>Philidris</i> sp. 1	<i>Philidris</i> sp. 1	<i>Philidris</i> sp. 1	<i>Crematogaster</i> sp. 5	<i>Crematogaster</i> sp. 4
<i>Crematogaster</i> sp. 2			<i>Crematogaster</i> sp. 6	<i>Crematogaster</i> sp. 5
<i>Crematogaster</i> sp. 3			<i>Crematogaster</i> sp. 7	<i>Crematogaster</i> sp. 7
<b>Bambusspezialisten</b>				
	<i>Tetraoponera binghami</i>	<i>Tetraoponera binghami</i> *	<i>Polyrhachis arachne</i>	<i>P. arachne</i>
	<i>Polyrhachis arachne</i>	<i>Polyrhachis arachne</i>	<i>P. schellerichae</i>	<i>P. schellerichae</i>
			<i>Cataulacus muticus</i>	
<b>häufige Arten</b>				
<i>Tetraoponera allaborans</i>	<i>Tetraoponera</i> sp. 1+	<i>Tetraoponera allaborans</i>	<i>Tetraoponera allaborans</i>	<i>Tetraoponera allaborans</i>
<i>Crematogaster</i> sp. 1	<i>Tapinoma</i> sp. 6	<i>Crematogaster</i> sp. 1	<i>Crematogaster</i> sp. 1	
		<i>Tapinoma</i> sp. 6	<i>Technomyrmex</i> sp. 4	<i>Technomyrmex</i> sp. 1
				<i>Technomarmex</i> sp. 4
				<i>Camponotus</i> sp. 1
<b>vereinzelt auftretende Arten</b>				
<i>Dolichoderus</i> sp. 2+	<i>Technomyrmex</i> sp. 10		<i>Tapinoma</i> sp. 5	<i>Monomorium</i> sp. 2+
				<i>Tapinoma</i> sp. 10++
				<i>Polyrhachis</i> sp. 6+

\* Koloniegründende Königin mit 2 Individuen von *Kermicus wroughtoni* in den Mandibeln.

+ Nur ein Nest von mehreren mit Trophobionten.

++ Nur zwei Nester von mehreren mit Trophobionten.

**Tab. 26:** Bisher identifizierte Pseudococciden–Arten, die in den Nestern der unten aufgeführten bambusnistenden Ameisenarten angetroffen wurden.  
\* = Bambusspezialisten.

Nistressource/Ameisenart ↓	Hain	<i>Kermicus wroughtoni</i>	<i>Paraputo</i> group Nr. 19	<i>Paraputo</i> group Nr. 20
<b>Halminternodien</b>				
<i>P. schellerichae</i> *	4, 5	+	-----	-----
<i>P. arachne</i> *	2, 3, 4, 5	+	-----	-----
<i>Tetraoponera binghami</i> *	2	+	-----	-----
<i>Cataulacus muticus</i> *	4	+	-----	-----
<i>Crematogaster</i> sp. 6	4	+	-----	-----
<b>Astinternodien</b>				
<i>Crematogaster</i> sp. 6	4	+	+	-----
<i>Tetraoponera allaborans</i>	3, 4, 5	-----	+	-----
<i>Crematogaster</i> sp. 1	1,3	-----	+	+
<i>Tapinoma</i> sp. 6	2, 3	-----	+	-----

### 3.3.4 Zustand der besiedelten Halm– und Astinternodien

Im lebenden Bambushalm variiert die Zahl toter (vertrockneter) Halm– und Astinternodien von Halm zu Halm je nach Zustand und Halmalter, wobei die Anzahl der lebenden Halm– und Astinternodien überwiegt. Keine Ameisenart wurde ausschließlich in abgestorbenen Halm– oder Astinternodien nistend gefunden.

Drei von insgesamt 19 Arten besiedelten auch tote Halminternodien, 23 von insgesamt 36 Arten auch tote Astinternodien. Alle Arten nutzten deutlich mehr lebende als tote Halm– und Astinternodien, mit Ausnahme von *Tetraoponera* sp. 1 (Tab. 27). Diese Art besiedelte mehr tote Astinternodien als lebende (Tab. 27), das Verhältnis ist jedoch nicht signifikant ( $\chi^2 = 0,5$ ,  $p = 0,50$ ).

Durch die Fähigkeit zum Kartonbau ist *Pholidris* sp. 1 nicht auf eine einzelne Nistressource angewiesen und daraus erfolgt die unspezifische Ressourcennutzung dieser Art (Tab. 19 a – c). Die Trophobiose–Partner wurden in Lauspavillons an vielen verschiedenen Stellen gehalten. Die Anzahl der besiedelten Halm– und Astinternodien ist im Vergleich zur Anzahl der anderen genutzten Ressourcentypen eher gering (Tab. 19 a – c), und die Art ist nicht auf lebende Internodien angewiesen.

*Cataulacus granulatus* nutzte von allen Arten die größte Anzahl trockener Ast– und Halminternodien (Tab. 27). Diese Art wurde nie mit Trophobionten angetroffen und ist somit ebenfalls nicht auf lebende Internodien angewiesen.

**Tab. 27:** Zustand der von Ameisen besiedelten Halm- und Astinternodien. Ergebnisse der 5 untersuchten Haine zusammengefaßt. Angabe der Arten, die mit Trophobionten in ihren Nestern oder speziellen Lauspavillons angetroffen wurden.

Art	lebende HI	tote HI	lebende AI	tote AI	Trophobionten
<i>Tetraponera binghami</i>	35	0	0	0	+
<i>Tetraponera allaborans</i>	0	2	66	8	+
<i>Tetraponera</i> sp. 1	0	0	14	18	+*
<i>Tetraponera</i> sp. 3	0	0	0	1	-
<i>Tetraponera attenuata</i>	0	0	1	1	-
<i>Tetraponera</i> sp. ?	0	0	0	1	?
<i>Simopone</i> sp. 1	0	0	5	1	-
<i>Cataulacus granulatus</i>	5	10	56	18	-
<i>Cataulacus muticus</i>	2	0	0	1	+**
<i>Cataulacus</i> sp. ?	0	0	1	1	-
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	1	0	17	1	-
<i>Crematogaster</i> sp. 1	2	0	84	3	+***
<i>Crematogaster</i> sp. 2	2	0	1	0	+
<i>Crematogaster</i> sp. 4	19	0	4	2	+
<i>Crematogaster</i> sp. 5	1	1	1	0	+
<i>Crematogaster</i> sp. 6	8	0	31	3	+
<i>Crematogaster</i> sp. 7	1	0	3	0	+
<i>Crematogaster</i> sp. 14	0	0	1	0	-
<i>Crematogaster</i> sp. ?	0	0	3	0	-
<i>Monomorium</i> sp. 1	0	0	3	1	-
<i>Monomorium</i> sp. 2	0	0	1	3	+°
<i>Monomorium</i> sp. 5	0	0	3	0	-
<i>Vombisidris</i> sp. 1	0	0	4	1	-
<i>Philidris</i> sp. 1	8	3	4	4	+
<i>Tapinoma</i> sp. 1	0	0	7	3	-
<i>Tapinoma</i> sp. 2	0	0	1	0	-
<i>Tapinoma</i> sp. 3	0	0	1	3	-
<i>Tapinoma</i> sp. 5	0	0	7	5	+
<i>Tapinoma</i> sp. 6	1	0	280	6	+
<i>Tapinoma</i> sp. 7	0	0	0	1	-
<i>Tapinoma</i> sp. 8	0	0	1	0	-
<i>Tapinoma</i> sp. 10	0	0	1	0	+
<i>Tapinoma</i> sp. 12	0	0	1	0	-
<i>Tapinoma</i> sp. ?	0	0	2	1	-
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	0	0	1	0	+
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	0	0	2	0	+
<i>Technomyrmex</i> sp. 10	2	0	0	0	+
<i>Technomyrmex</i> sp. 12	0	0	1	0	-
<i>Technomyrmex</i> sp. ?	0	0	1	0	-
<i>Camponotus</i> sp. 1	5	0	0	0	+
<i>Camponotus</i> sp. 3	1	0	0	0	-
<i>Camponotus</i> sp. 5	0	0	0	1	-
<i>Camponotus</i> sp. 6	0	0	1	0	-
<i>Polyrhachis arachne</i>	15	0	0	0	+
<i>Polyrhachis schellerichae</i>	63	0	0	0	+
<i>Polyrhachis</i> sp. 1	4	0	0	0	-
<i>Polyrhachis</i> sp. 6	0	0	1	0	+°°
<i>Polyrhachis</i> sp. ?	1	0	0	0	?
<i>Gesomyrmex</i> sp. 1	0	0	1	0	-
?	0	0	3	0	?

\* Nur in Hain 2 1x mit Trophobionten.

\*\* Trophobionten nur in den Halminternodien.

\*\*\* In Hain 5 ohne Trophobionten.

° In einem AI mit Trophobionten.

°° Nur einmal mit Trophobionten.

*Tetraponera allaborans* ist kein typischer Halminternodien-Besiedler, nur insgesamt zwei abgestorbene Halminternodien wurden von dieser Art genutzt (Tab. 27). *T. allaborans* nistete eher, gemeinsam mit Trophobionten, in Astinternodien und Blattscheiden (Tab. 19 a, c – e). Die Trophobionten traten in verhältnismäßig wenigen Teilnestern auf (Tab. 19 a, c – e), und *T. allaborans* nutzte immerhin die drittgrößte Zahl trockener Astinternodien insgesamt (Tab. 27).

Die Bambusspezialisten, *Tetraponera binghami*, *Cataulacus muticus*, *Polyrhachis arachne* und *P. schellerichae*, wurden nie in abgestorbenen, trockenen Halminternodien gefunden (Tab. 27). Alle vier unterhalten trophobiotische Beziehungen zu der Pseudococcide *Kermicus wroughtoni* (3.3.3.1). Der Honigtau der Pseudococcidae ist vermutlich die Hauptnahrungsquelle der Bambusspezialisten (BUSCHINGER et al. 1994, SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997), so daß deren ausschließliches Vorkommen in lebenden Halminternodien wohl auf die Bedürfnisse ihrer trophobiotischen Partner zurückzuführen ist.

*Crematogaster* sp. 6 nistete ebenfalls nur in lebenden Halminternodien, auch diese Art hatte *Kermicus wroughtoni* als trophobiotischen Partner in allen Nestinternodien. *Crematogaster* sp. 6 nutzte zusätzlich den größten Anteil der Astinternodien in Hain 4, die meisten davon waren lebend und enthielten Trophobionten (Tab. 19 d, 27).

#### Kurzgefaßt:

Folgende Zusammenhänge hinsichtlich der Nutzung lebender und toter Halm- und Astinternodien konnten beobachtet werden:

1. Arten, die nur einen bzw. wenige Ressourcentypen besiedelten (hauptsächlich Halm- und Astinternodien) und deren Trophobionten sich im Nest aufhielten, nutzten hauptsächlich bis ausschließlich lebende Halm- und Astinternodien, z. B. *Crematogaster* sp. 6, *Tapinoma* sp. 6 und die Bambusspezialisten *Tetraponera binghami*, *Cataulacus muticus*, *Polyrhachis arachne* und *P. schellerichae*.
2. Bei Arten, in deren Nestinternodien nie oder nur in Ausnahmefällen Trophobionten beobachtet wurden, betrug der Anteil der besiedelten toten Halminternodien bis zu 67 % (*Cataulacus granulatus*) und der Anteil der toten besiedelten Astinternodien bis zu 56 % (*Tetraponera* sp. 1) (Tab. 27).

3. Arten, die ein größeres Spektrum an Nestressourcen nutzten, hielten auch ihre Trophobionten an unterschiedlichen Stellen und waren dadurch nicht ausschließlich auf lebende Internodien angewiesen, z. B. *Philidris* sp. 1.
4. Für die „seltenen“ Arten lassen sich aufgrund der geringen Datenbasis keine allgemeinen Aussagen treffen.

### 3.3.5 Länge und Außendurchmesser der besiedelten Halm- und Astinternodien

#### 3.3.5.1 Halminternodien

Die Länge der Halminternodien (HI) variiert mit der Höhe des Halmes. Die ersten aus dem Boden tretenden HI sind kleiner als die nachfolgenden; es erfolgt eine Zunahme der Internodienlänge mit zunehmender Höhe. Ungefähr ab der Mitte des Halmes dreht sich dieses Verhältnis um, und die HI werden bis zur Spitze hin allmählich wieder kleiner. Die kürzesten HI finden sich also in den ersten 1 – 2 m und im Spitzenteil des Halmes. Der Durchmesser der Halminternodien nimmt ebenfalls zur Spitze des Halmes hin ab.

Um zu prüfen ob bestimmte Ameisenarten kleinere Halminternodien als andere Arten nutzten wurde jeweils die HI-Länge und der Außendurchmesser der besiedelten HI gemessen.

Zu diesen Arten zählten solche, die schwerpunktmäßig andere Strukturen, z. B. Astinternodien, besiedelten, aber zusätzlich Halminternodien nutzten, die vorwiegend im Spitzenbereich der Halme lagen (Tab. 19 a – e, 21 a – e). Eine kleinere Anzahl der von diesen Arten besiedelten Halminternodien lag auch im mittleren Halmteil. Es handelt sich um die Arten *Cataulacus granulatus*, *Tetraponera allaborans* und *Crematogaster* sp. 1 (Abb. 16 a, b).

Dazu im Gegensatz stehen die Bambusspezialisten *Polyrhachis arachne*, *P. schellerichae* und *Tetraponera binghami*, die ausschließlich in Halminternodien nisteten, und die dominanten Kartonbauer, z. B. *Philidris* sp. 1, *Crematogaster* sp. 4 und 6, die neben einer Vielzahl anderer Strukturen auch Halminternodien nutzten. Diese Arten siedelten zwar auch in Halminternodien von geringerer Länge, der Schwerpunkt lag jedoch auf größeren Halminternodien (Abb. 16 a, b).

Die von den kartonbauenden Arten besiedelten Halminternodien lagen schwerpunktmäßig im unteren, nicht belaubten Halmteil, zusätzlich wurde eine geringere Anzahl von Halminternodien im mittleren und im Spitzenteil des Halmes genutzt (Tab. 23).

Da die Meßwerte der besiedelten HI (Länge und Außendurchmesser) einzelner Ameisenarten entweder nicht normalverteilt waren bzw. inhomogene Varianzen zeigten, konnte keine Varianzanalyse durchgeführt werden.

Der Kruskal-und-Wallis-(H)-Test ergab signifikante Unterschiede ( $p < 0,001$ ) im durchschnittlichen Wert der besiedelten HI-Längen und Durchmesser zwischen den Arten. Tabelle 28 zeigt die Artenpaare, für die der Einzelpaarvergleich mit dem Chi-Quadrat-Test signifikante Unterschiede ergab. Dabei werden nur Artenpaare mit  $p$  bis maximal 0,05 aufgeführt.

Nur für *Cataulacus granulatus* konnte ein statistisch signifikanter Unterschied zu Arten der Bambusspezialisten und dominanten Kartonbauer festgestellt werden. *Cataulacus granulatus* nutzt demnach signifikant kürzere Halminternodien als *Tetraponera binghami*, *Polyrhachis arachne*, *P. schellerichae* und *Crematogaster* sp. 6 (Tab. 28 a, Abb. 16 a). Außerdem besiedelt *C. granulatus* Halminternodien mit signifikant geringerem Außendurchmesser als *Philidris* sp. 1, *Tetraponera binghami* und *P. schellerichae* (Tab. 28 b, Abb. 16 b).

Die Anzahl der von *Tetraponera allaborans* und *Crematogaster* sp. 1 besiedelten Halminternodien, die für die Berechnungen und in der Abbildung 16 a und b zusammengefaßt wurden, war insgesamt zu gering, um statistisch signifikante Unterschiede zu ergeben.

Auch zwischen den Bambusspezialisten und den dominanten Kartonbauern ergaben sich keine statistisch signifikanten Unterschiede.

**Tab. 28:** Signifikante Testergebnisse der Einzelpaarvergleiche mit dem Chi-Quadrat-Test dargestellt für *Cataulacus granulatus* und Arten die gemeinsam mit *Cataulacus granulatus* in Hainen angetroffen wurden.

**a)** Halminternodienlänge, **b)** Halminternodien-Außendurchmesser.

Angegeben wird das jeweilige Signifikanzniveau (5 % oder 1 %).

Aufgeführt werden nur solche Artenpaare deren  $p$  maximal 5 % betrug.

**Tetraponera** = *Tetraponera binghami*, **P. sch** = *Polyrhachis schellerichae*, **P. ara** = *Polyrhachis arachne*, **Cre 6** = *Crematogaster* sp. 6, **Phil** = *Philidris* sp. 1 und

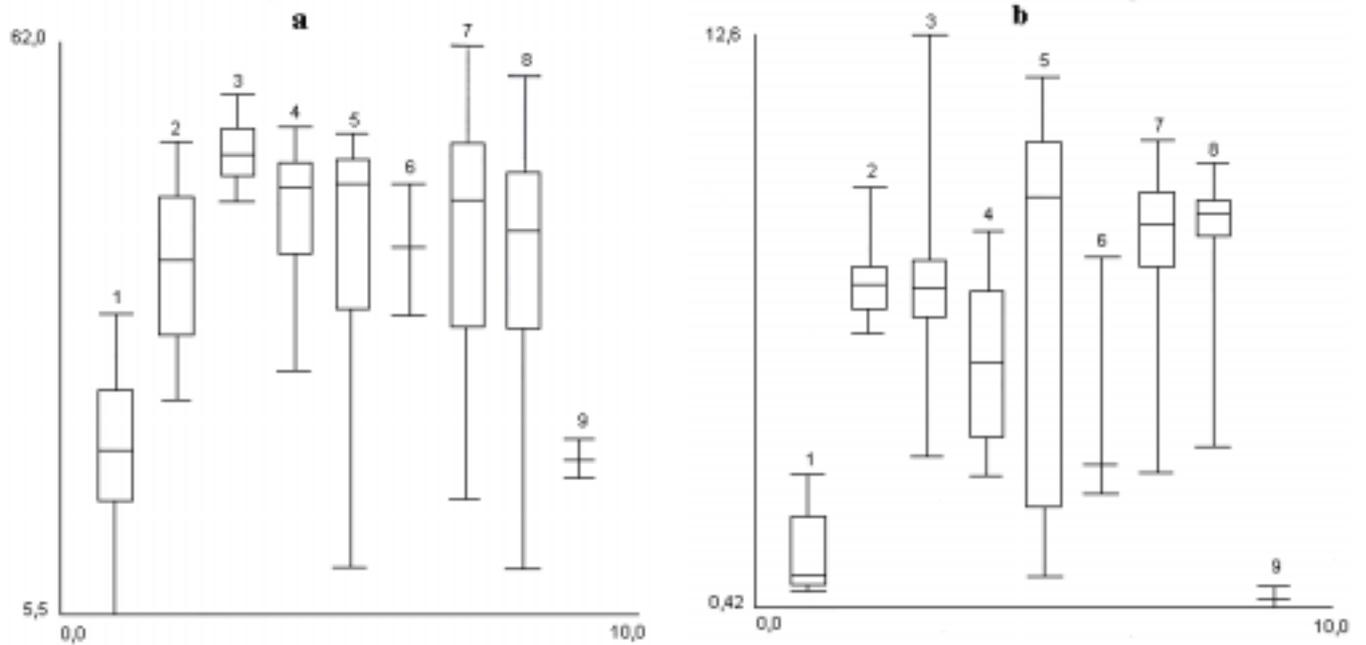
**C. gra** = *Cataulacus granulatus*.

a) Halminternodienlänge

	<b>Tetraponera</b>	<b>P. sch</b>	<b>P. ara</b>	<b>Cre 6</b>
<b>C. gra</b>	5 %	1 %	5 %	1 %

b) Halminternodien-Außendurchmesser

	<b>Phil</b>	<b>Tetraponera</b>	<b>P. sch</b>
<b>C. gra</b>	5 %	1 %	1 %



**Abb. 16:** Boxplots der durch die verschiedenen Ameisenarten genutzten Halminternodien unterschiedlicher  
**a** = Längen und  
**b** = Durchmesser.

**1** = *Cataulacus granulatus*,

**3** = *Crematogaster* sp. 6,

**5** = *Philidris* sp. 1,

**7** = *Polyrachis schellerichae*,

**9** = *Tetraponera allaborans* und  
*Crematogaster* sp. 1 zusammengefaßt.

**2** = *Crematogaster* sp. 4,

**4** = *Polyrachis arachne*,

**6** = *Polyrachis* sp 1,

**8** = *Tetraponera binghami*,

### 3.3.5.2 Astinternodien

Auch bei den Astinternodien (AI) wurde jeweils die Länge und der Außendurchmesser der ameyenbesiedelten AI gemessen, um die Werte einzelner Artpaare auf statistisch signifikante Nutzungsunterschiede zu untersuchen. Berücksichtigt wurden hierbei nur Paarvergleiche solcher Arten, die in mindestens einem Hain gemeinsam auftraten.

Während die Astinternodien von *Gigantochloa scortechinii* hohl oder von einem lockeren Mark gefüllt sind, sind die Astinternodien von *Gigantochloa thoi* massiv. In den *G. thoi*-Hainen müssen also von holzbohrenden Insekten angefertigte Gänge übernommen werden. Diese erstrecken sich entweder über die Gesamtlänge des Astinternodiums oder sind deutlich kürzer. Auch in den *G. scortechinii*-Hainen ist das Mark nicht immer vollständig entfernt, der zur Verfügung stehende Raum entspricht jedoch meist annähernd der Gesamtlänge des Astinternodiums.

In Hain 4 erreicht die nutzbare Länge der Astinternodien oft annähernd ihre Gesamtlänge und ähnelt hierin den Gegebenheiten in den *G. scortechinii*-Hainen. In Hain 5 traten neben fast vollständig zu nutzenden Astinternodien verhältnismäßig oft Insektengänge von ca. 4 – 5 cm Länge auf. Ob die deutlichen Längenunterschiede der übernommenen Gänge in den *G. thoi*-Hainen durch unterschiedliche Verursacher (Insektenlarven) zustande gekommen sind oder die Insektenbohrgänge von den Ameisen selbst vergrößert wurden, ist anhand des vorhandenen Materials nicht festzustellen.

In die nachfolgenden statistischen Berechnungen gingen aufgrund dieser Unterschiede nur die Werte der Astinternodienlängen und Außendurchmesser der Haine 1 – 4 ein.

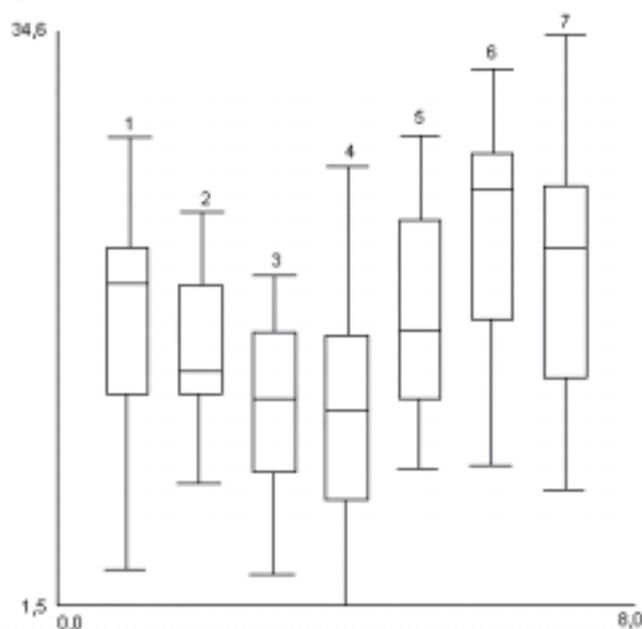
Da die Werte normalverteilt waren und homogene Varianzen zeigten, konnte sowohl eine Varianzanalyse als auch der H-Test nach Kruskal-und-Wallis durchgeführt werden. Wie bei den Halminternodien sollen hier jedoch nur die Ergebnisse des H-Tests und der Chi-Quadrat-Tests aufgeführt werden. Sie ergaben für mehrere Ameisenarten signifikante Unterschiede in Länge und Durchmesser der genutzten Astinternodien ( $p < 0,001$ ).

#### a) Astinternodienlänge

Für zwei Artenpaare konnten signifikante Unterschiede festgestellt werden. *Tetraoponera allaborans* besiedelte kürzere Astinternodien als *Crematogaster* sp. 6, und *Tapinoma* sp. 6 besiedelte kürzere Astinternodien als *Cataulacus granulatus* (Tab. 29 a, Abb. 17). Der Boxplot (Abb. 17) zeigt die Schwerpunkte der von den einzelnen Arten besiedelten Astinternodienlängen.

#### b) Astinternodien-Außendurchmesser

Drei Artenpaare zeigten nach dem Chi-Quadrat-Test signifikante Unterschiede des Außendurchmessers der genutzten Astinternodien. *Tetraoponera allaborans* und *Tapinoma* sp. 6 besiedelten Astinternodien mit geringerem Außendurchmesser als *Cataulacus granulatus* (Tab. 29 b). *Tetraoponera allaborans* besiedelte außerdem Astinternodien kleineren Außendurchmessers als *Crematogaster* sp. 6 (Tab. 29 b).



**Abb. 17:** Boxplots der durch die verschiedenen Ameisenarten genutzten unterschiedlichen Astinternodienlängen.

**1** = *Crematogaster* sp. 1,

**2** = *Tetraoponera* sp. 1,

**3** = *Tetraoponera allaborans*,

**4** = *Tapinoma* sp. 6,

**5** = *Tapinoma* sp. 5,

**6** = *Crematogaster* sp. 6,

**7** = *Cataulacus granulatus*.

**Tab. 29:** Signifikante Testergebnisse der Einzelpaarvergleiche mit dem Chi-Quadrat-Test, dargestellt für Arten, die mindestens in einem Hain gemeinsam auftraten.

**a)** Astinternodienlänge, **b)** Astinternodien-Außendurchmesser.

Angegeben wird das jeweilige Signifikanzniveau. Aufgenommen wurden nur solche

Artenpaare, deren Signifikanzniveau maximal 5 % betrug. **T. ala** = *Tetraoponera*

*allaborans*, **Crem 6** = *Crematogaster* sp. 6, **C. gra** = *Cataulacus granulatus*,

**Tapi 6** = *Tapinoma* sp. 6.

**a)** Astinternodienlänge

	<b>Crem 6</b>	<b>C. gra</b>
<b>T. ala</b>	5 %	-----
<b>Tapi 6</b>	-----	1 %

**b)** Astinternodien-Außendurchmesser

	<b>Crem 6</b>	<b>C. gra</b>
<b>T. ala</b>	5 %	1 %
<b>Tapi 6</b>	-----	1 %

### 3.3.6 Besiedlungsdruck

Von den besiedlungsfähigen Halm- und Astinternodien in den Hainen 2 – 5 wurden 8 % – 59 % der Halminternodien sowie 22 % – 52 % der Astinternodien leer vorgefunden. Die Besiedlung durch andere Tiere (hauptsächlich Insektenlarven, Pseudoskorpione, Spinnen und Phytotelmen<sup>6</sup>) betrug bei den Halminternodien 4 % – 15 % und bei den Astinternodien 2 % – 25 %. Die Besiedlung durch Ameisen betrug bei den Halminternodien 27 % – 83 %, bei den Astinternodien 44 % – 76 % (Tab. 30).

Im kleinsten Hain (Hain 2 mit 9 Halmen) steht die größte durchschnittliche Zahl an besiedelbaren Astinternodien und Halminternodien pro Halm zur Verfügung. Gleichzeitig ist Hain 2 der Hain mit den meisten besiedelbaren Astinternodien im Hain (Tab. 30). Der größte Hain (Hain 5 mit 36 Halmen) stellt zwar die größte Zahl an besiedelbaren Halminternodien pro Halm zur Verfügung, kommt aber durch die hohe Halmzahl nur auf die zweithöchste durchschnittliche Anzahl an besiedelbaren Halminternodien pro Halm. Ansonsten sind die Unterschiede der insgesamt und pro Halm angebotenen besiedelbaren Halm- und Astinternodien zwischen den Hainen relativ gering (Tab. 30).

Die mittlere Artenzahl pro Halm ist für alle 5 Haine relativ ähnlich und bewegt sich zwischen 4,4 bis 5,4 Arten pro Halm (Tab. 30).

Hain 3 weist prozentual die höchste Anzahl unbesiedelter Halminternodien auf. In diesem Hain ist keine adulte Kolonie eines Bambusspezialisten vertreten, sondern nur eine gründende Königin von *Tetraponera binghami* mit zwei Jugendstadien von *Kermicus wroughtoni* in den Mandibeln, eine Gründungskolonie von *Cataulacus muticus* und eine junge Kolonie von *Polyrachis arachne* (Tab. 39). Den Unterschied der Halminternodienbesiedlung in Hainen mit Bambusspezialisten bzw. mit nur jungen Gründungskolonien der Spezialisten verdeutlicht Abbildung 14 a – d.

Die Anzahl der in Halminternodien nistenden Ameisenarten ist in Hain 3 mit nur drei Arten deutlich niedriger als in den anderen Hainen (Abb. 14 a – d, Tab. 19 b – e).

---

<sup>6</sup> Ein Großteil der mit Phytotelmen-Lebensgemeinschaften auftretenden Halminternodien wurde gleichzeitig von Ameisen genutzt, die dort nisteten. Zum Thema Phytotelmen sei auf THIENEMANN (1934), FRANK & LOUNIBOS (1983) und KOVAC (1994) verwiesen.

**Tab. 30:** Anzahl der von Ameisen oder anderen Organismen besiedelten Halm- und Astinternodien (**HI**, **AI**) sowie Anzahl der leeren HI und AI in Hain 2 – 5. Für Hain 1 kann nur die Zahl der durch Ameisen besiedelten HI und AI angegeben werden, da die anderen Kategorien hier nicht gezählt wurden. Die durchschnittliche Zahl der Ameisenarten pro Halm wurde als mittlere Artenzahl aus allen Halmen eines Haines berechnet. Auch die Anzahl der besiedelbaren HI und AI pro Halm ist als Durchschnittswert angegeben.  
**o. A.** = ohne Angabe, **Ø** = durchschnittliche, **zug.** = zugängliche, **AA** = Ameisenarten.

	<b>Hain 1</b>	<b>Hain 2</b>	<b>Hain 3</b>	<b>Hain 4</b>	<b>Hain 5</b>
	HI/AI	HI/AI	HI/AI	HI/AI	HI/AI
<b>Ameisen</b>	13/136	50 / 274	11 / 97	34 / 86	83 / 110
<b>Andere</b>	o. A.	5 / 11	6 / 5	7 / 49	5 / 4
<b>unbesiedelt</b>	o. A.	5 / 78	24 / 35	12 / 59	39 / 122
<b>Insgesamt im Hain</b>	o. A.	60 / 363	41 / 137	53 / 194	127 / 236
<b>Ø Anzahl zug. HI + AI pro Halm</b>	o. A.	6,67 / 40,33	2,41 / 8,06	2,79 / 10,21	3,53 / 6,55
<b>Ø Zahl AA pro Halm</b>	4,4*	5,0*	4,5*	4,7*	5,4*

\* Standardabweichung (SD). Hain 1 SD = 1,7747, Hain 2 SD = 1,4142; Hain 3 SD = 1,4997, Hain 4 SD = 2,1236, Hain 5 SD = 2,57.

### 3.3.7 Koloniegründungen

In allen fünf Hainen wurden koloniegründende Königinnen und junge Kolonien angetroffen. In den einzelnen Hainen schwankte die Zahl der Koloniegründungen zwischen 5 und 27, die Zahl der jungen Kolonien zwischen 2 und 16 (Tab. 31). Die größte Anzahl an Koloniegründungen und jungen Kolonien wurde in den beiden *Gigantochloa thoi*-Hainen gefunden (Tab. 31, 32). Als koloniegründende Königinnen wurden solche gezählt, die mit oder ohne Brut an oder in verschiedenen Strukturen angetroffen wurden. Hierzu zählen auch jeweils zwei geflügelte Königinnen in Hain 1 und Hain 3, die sich mit großer Wahrscheinlichkeit auf der Suche nach geeigneten Gründungsplätzen befanden. Als junge Kolonien wurden solche Nester eingestuft, die neben einer oder mehreren Königinnen zusätzlich weniger als 20 Arbeiterinnen enthielten. Diese Definition wurde eingeschränkt auf solche Arten, von denen bekannt ist, dass die etablierten Kolonien im allgemeinen größere Volksstärken erreichen, z. B. *Gesomyrmex* sp. 1 in Hain 5 und *Cataulacus muticus* in Hain 3.

Bei polydomen Arten wie *Tetraoponera allaborans* und *Tapinoma* sp. 6 wurden ebenfalls Nester mit einer Königin und nur wenigen Arbeiterinnen gefunden. Bei einigen dieser Nester dürfte es

sich um „Ausbreitungsnester“ der Kolonie handeln. Im Falle von *Tetraoponera allaborans* wird die Beurteilung solcher Nester dadurch erschwert, daß in den Nestern dieser Art häufig nur eine geringe Anzahl an Arbeiterinnen angetroffen und der Anteil der fouragierenden Tiere nicht quantitativ erfaßt wurde. Für *T. allaborans* werden deshalb nur die Koloniegründungen aufgeführt und auf die Kategorie „junge Kolonie“ verzichtet.

Im Dominanzgefüge der einzelnen Haine spielen die durch Koloniegründungen und junge Kolonien vertretenen Arten (nachfolgend zusammengefaßt als Koloniegründungen) eine untergeordnete Rolle, sie erreichen subrezedenten oder rezedenten Status (Tab. 39 a – e). Eine Ausnahme bilden solche Arten, die bereits mit individuenreichen Kolonien im Hain etabliert sind, wie z. B. *Tapinoma* sp. 6 in Hain 2 oder *Tetraoponera allaborans* in Hain 5 (Tab. 19 b, e). Insgesamt wurden mindestens 38 Formicidenarten mit Koloniegründungen angetroffen, in den einzelnen Hainen waren dies jeweils mindestens 6 bis 16 Arten. Dabei sind die einzelnen Arten in den Hainen mit jeweils 1 bis maximal 6 Koloniegründungen vertreten, wobei der Schwerpunkt bei 1 – 2 Koloniegründungen pro Art liegt (Tab. 32). Häufiger koloniegründend auftretende Arten sind meist mit einer etablierten Kolonie im Hain vertreten, z. B. *Tetraoponera allaborans*, *Cardiocondyla wroughtoni* und *Technomyrmex* sp. 4 (Tab. 19 a – e, 32, 39 a – e). Insgesamt betrachtet kommen 22 Arten mit je einer, 9 Arten mit je 2 – 5 und 5 Arten mit je 6 – 12 Koloniegründungen vor (Tab. 32, letzte Spalte).

**Tab. 31:** Verteilung der Koloniegründungen und jungen Kolonien auf die einzelnen Ressourcenkategorien in den 5 Hainen.  
Erste Zahl = Zahl der Koloniegründungen / zweite Zahl = Zahl der jungen Kolonien.  
Berücksichtigt wurden nur solche, deren Status sicher war. In der letzten Spalte ist die Anzahl solcher „Nester“, deren Status unklar war, angegeben.  
Abkürzungen siehe Tabelle 19 a.

Hain	HI	AI	K	EBG	U + BBG	BS + AS	SO	Gesamt	Status unklar
1	-----	6 / 2	-----	1	-----	5	3	15 / 2	1
2	-----	1 / 3	1	-----	1	2	-----	5 / 3	-----
3	1	4 / 5	-----	-----/ 1	-----	1	8	13 / 7	-----/ 1
4	-----	4 / 1	-----	-----	1 / 1	13 / 4	2 / 2	20 / 8	-----
5	-----	9 / 8	-----	-----	-----/ 1	7 / 7	11	27 / 16	5

Astinternodien waren in fast allen Hainen bevorzugte Orte für Koloniegründungen. In Hain 4 wurden von den koloniegründenden Königinnen hauptsächlich Blatt- und Astscheiden genutzt. Die Kategorie „Sonstige“ (SO) umfaßt verschiedene Strukturen, so daß hier nicht von einer bevorzugten Nutzung gesprochen werden kann. Oftmals handelte es sich hier um ungeflügelte Königinnen, die auf einem Ast oder am Wirtelansatz angetroffen wurden. Das betrifft beispielsweise 4 der 8 sonstigen Koloniegründungen in Hain 3 sowie 4 der 11 sonstigen Koloniegründungen in Hain 5. Da alle diese Königinnen ungeflügelt waren, wird vermutet, daß sie durch die Bearbeitung des Halmes aufgeschreckt wurden oder einen möglichen Nistplatz noch nicht erreicht hatten. Ein Auflaufen vom Boden wird ausgeschlossen, da es sich im allgemeinen um arboreale Gattungen handelte. Lediglich bei einer geflügelten *Gnamptogenys*-Königin ist unklar, ob die Art wirklich auf Bambus nistet (Hain 1).

Koloniegründungen von *Tetraponera allaborans* (n = 15) und *Tapinoma* sp. 6 (n = 5) wurden ausschließlich in Strukturen aufgefunden, die auch durch mature Kolonien besiedelt wurden (Tab. 19 a – e, 33).

Die koloniegründenden Königinnen von *Technomyrmex* sp. 1, die in Hain 1, 4 und 5 auftraten, fanden sich fast ausschließlich in Blatt- oder Astscheiden (Tab. 32, 33). Eine etablierte Kolonie dieser Art nutzte zwar auch hauptsächlich Blatt- und Astscheiden, besiedelte jedoch zusätzlich noch weitere Strukturen in größerer Zahl (Tab. 19 e). Bei den meisten Arten ist die Anzahl der gefundenen Koloniegründungen zu klein, um allgemeine Aussagen über bevorzugte Strukturen zur Koloniegründung zu machen.

Auch sind die Einflüsse durch bereits auf dem Halm nistende Arten nicht bekannt (Konkurrenz). Möglicherweise wird jede potenzielle Nistressource genutzt. Dieser Eindruck entsteht z. B. bei Arten wie *Tapinoma* sp. 3 (Tab. 33).

Das für die besiedelten Strukturen Gesagte läßt sich auch auf die Besiedlungshöhe übertragen. Die Anzahl der Koloniegründungen und jungen Kolonien ist zu gering, um allgemeine Aussagen über eine eventuell bevorzugte Höhe bei Koloniegründungen zu treffen. Es ist zu erwarten, daß hierbei eine große Zahl von Faktoren eine Rolle spielt, und da zum Schwarm- und Koloniegründungsverhalten der Arten keine Beobachtungen vorliegen, blieben weitere Überlegungen rein spekulativ.

**Tab. 32:** Verteilung der Koloniegründungen (**KG** inklusive der jungen Kolonien) auf die einzelnen Haine.

<b>Ameisenart</b>	<b>Hain 1</b>	<b>Hain 2</b>	<b>Hain 3</b>	<b>Hain 4</b>	<b>Hain 5</b>	<b>Gesamt</b>
<i>Simopone</i> sp. 1	-----	-----	1	-----	4	5
<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	1	-----	-----	-----	-----	1
<i>Tetraponera allaborans</i>	4	-----	1	7	-----	12
<i>Tetraponera attenuata</i>	-----	-----	1	-----	-----	1
<i>Tetraponera binghami</i>	-----	-----	1	-----	-----	1
<i>Tetraponera</i> sp. 1	-----	-----	-----	-----	2	2
<i>Tetraponera</i> sp. 3	-----	-----	1	-----	-----	1
<i>Tetraponera</i> sp. ?	-----	-----	-----	-----	1	1
<i>Crematogaster</i> sp. 1	1	-----	1	1	3	6
<i>Crematogaster</i> sp. 3	-----	-----	1	-----	-----	1
<i>Crematogaster</i> sp. 12	-----	1	-----	-----	-----	1
<i>Crematogaster</i> sp. 14	-----	-----	-----	-----	1	1
<i>Crematogaster</i> sp. ?	-----	-----	1	1	3	5
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	4	-----	1	2	3	10
<i>Monomorium</i> sp. 5	1	-----	-----	-----	-----	1
<i>Monomorium</i> sp. ?	-----	-----	-----	1	1	2
<i>Tetramorium</i> sp. 1	-----	-----	1	-----	-----	1
<i>Tetramorium</i> sp. 2	-----	-----	-----	1	-----	1
<i>Vombisidris</i> sp. 1	-----	-----	-----	3	-----	3
<i>Rhoptryrmex wroughtoni</i>	-----	-----	-----	-----	1	1
<i>Pheidole</i> sp. 1	-----	-----	-----	-----	1	1
<i>Cataulacus granulatus</i>	-----	-----	1	-----	1	2
<i>Cataulacus muticus</i>	-----	-----	2	-----	-----	2
<i>Quadristruma</i> sp. 1	-----	1	-----	-----	-----	1
Myrmicinae ?	1	-----	-----	-----	1	2
<i>Tapinoma</i> sp. 1	1	-----	-----	-----	-----	1
<i>Tapinoma</i> sp. 3	-----	1	1	2	-----	4
<i>Tapinoma</i> sp. 6	-----	3	2	-----	-----	5
<i>Tapinoma</i> sp. 7	-----	-----	-----	1	-----	1
<i>Tapinoma</i> sp. 8	-----	-----	-----	-----	1	1
<i>Tapinoma</i> sp. 10	-----	-----	-----	-----	1	1
<i>Tapinoma</i> sp. ?	1	-----	-----	2	-----	3
<i>Technomyrmex</i> sp. 1	2	-----	-----	1	6	9
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	-----	-----	-----	5	2	7
<i>Technomyrmex</i> sp. 11	-----	1	-----	-----	-----	1
<i>Technomyrmex</i> sp. 12	-----	-----	-----	-----	3	3
<i>Technomyrmex</i> sp. ?	-----	-----	-----	-----	4	4
<i>Camponotus</i> sp. 5	-----	1	1	-----	-----	2
<i>Camponotus</i> sp. 6	-----	-----	-----	1	-----	1
<i>Polyrhachis</i> sp. 1	-----	-----	2	-----	-----	2
<i>Polyrhachis</i> sp. 2	1	-----	-----	-----	-----	1
<i>Polyrhachis</i> sp. 3	-----	-----	-----	-----	1	1
<i>Polyrhachis</i> sp. 6	-----	-----	-----	-----	1	1
<i>Gesomyrmex</i> sp. 1	-----	-----	-----	-----	1	1
?	-----	-----	1	-----	1	2
Arten insg.: mind. 38	8	6	15	10	16	
KG insgesamt	17	8	20	28	43	116

**Tab. 33:** Nistressourcen, die koloniegründende Königinnen und junge Kolonien (**KG**) der fünf untersuchten Bambushaine nutzten.  
Abkürzungen siehe Tabelle 19 a.

Ameisenart	HI	AI	K	EBG	U + BBG	BS + AS	SO	?	Gesamt
<i>Simopone</i> sp. 1	----	5	----	----	----	----	----	----	5
<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	----	----	----	----	----	----	1	----	1
<i>Tetraponera allaborans</i>	----	6	----	----	----	6	----	----	12
<i>Tetraponera attenuata</i>	----	1	----	----	----	----	----	----	1
<i>Tetraponera binghami</i>	----	----	----	----	----	----	1	----	1
<i>Tetraponera</i> sp. 1	----	1	----	----	----	1	----	----	2
<i>Tetraponera</i> sp. 3	----	1	----	----	----	----	----	----	1
<i>Tetraponera</i> sp. ?	----	1	----	----	----	----	----	----	1
<i>Crematogaster</i> sp. 1	----	5	----	1	----	----	----	----	6
<i>Crematogaster</i> sp. 3	----	----	----	----	----	----	1	----	1
<i>Crematogaster</i> sp. 12	----	----	----	----	----	1	----	----	1
<i>Crematogaster</i> sp. 14	----	1	----	----	----	----	----	----	1
<i>Crematogaster</i> sp. ?	----	2	----	----	----	----	3	----	5
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	----	4	----	----	----	6	----	----	10
<i>Monomorium</i> sp. 5	----	1	----	----	----	----	----	----	1
<i>Monomorium</i> sp. ?	----	----	----	----	----	1	1	----	2
<i>Tetramorium</i> sp. 1	----	----	----	----	----	----	1	----	1
<i>Tetramorium</i> sp. 2	----	----	----	----	----	1	----	----	1
<i>Vombisidris</i> sp. 1	----	1	----	----	1	1	----	----	3
<i>Rhoptryrmex wroughtoni</i>	----	----	----	----	----	----	1	----	1
<i>Pheidole</i> sp. 1	----	----	----	----	----	----	1	----	1
<i>Cataulacus granulatus</i>	----	2	----	----	----	----	----	----	2
<i>Cataulacus muticus</i>	----	1	----	----	----	----	1	----	2
<i>Quadristruma</i> sp. 1	----	----	1	----	----	----	----	----	1
Myrmicinae?	----	----	----	----	----	1	1	----	2
<i>Tapinoma</i> sp. 1	----	----	----	----	----	1	----	----	1
<i>Tapinoma</i> sp. 3	----	1	----	1	1	----	1	----	4
<i>Tapinoma</i> sp. 6	----	4	----	----	1	----	----	----	5
<i>Tapinoma</i> sp. 7	----	1	----	----	----	----	----	----	1
<i>Tapinoma</i> sp. 8	----	----	----	----	----	1	----	----	1
<i>Tapinoma</i> sp. 10	----	----	----	----	----	1	----	----	1
<i>Tapinoma</i> sp. ?	----	----	----	----	----	2	1	----	3
<i>Technomyrmex</i> sp. 1	----	----	----	----	----	8	1	----	9
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	----	2	----	----	----	5	----	----	7
<i>Technomyrmex</i> sp. 11	----	----	----	----	1	----	----	----	1
<i>Technomyrmex</i> sp. 12	----	1	----	----	----	1	1	----	3
<i>Technomyrmex</i> sp. ?	----	----	----	----	----	----	3	1	4
<i>Camponotus</i> sp. 5	----	1	----	----	----	----	1	----	2
<i>Camponotus</i> sp. 6	----	1	----	----	----	----	----	----	1
<i>Polyrhachis</i> sp. 1	1	----	----	----	----	----	1	----	2
<i>Polyrhachis</i> sp. 2	----	----	----	----	----	----	1	----	1
<i>Polyrhachis</i> sp. 3	----	----	----	----	----	1	----	----	1
<i>Polyrhachis</i> sp. 6	----	----	----	----	----	1	----	----	1
<i>Gesomyrmex</i> sp. 1	----	1	----	----	----	----	----	----	1
?	----	----	----	----	----	----	1	1	2
Arten insg.: mind. 38	1	20	1	2	4	15	13	?	
KG insgesamt	1	44	1	2	4	39	23	2	116

In allen Hainen ist die Zahl der Koloniegründungen (KG) durch bereits im Hain vertretene Arten (d. h. mehr als einmal gefunden) meist größer als die Zahl der KG durch hainfremde Arten (Tab. 34). Bei den KG durch bereits im Hain vertretene Arten läßt sich jedoch nicht ausschließen, daß zumindest ein Teil der Königinnen von anderen Hainen oder Pflanzen zugeflogen ist. Da anhand des vorliegenden Datenmaterials keine Rückschlüsse auf die Herkunft der einzelnen Königinnen gezogen werden können, wurde auf eine statistische Berechnung verzichtet. Aber es ist wahrscheinlich, daß der Anteil der haininternen Koloniegründungen höher ist als der Anteil von Koloniegründungen durch hainfremde Arten. Vergleicht man die Zahl der Koloniegründungen durch bereits gut im Hain etablierte Arten<sup>7</sup> mit der Zahl der Koloniegründungen von Arten, die mit geringerer Nest- bzw. Arbeiterinnenzahl auftreten, sind beide Gruppen gleich stark vertreten (Tab. 35). Die relativ große Zahl unklarer Fälle (n = 20) relativiert dieses Ergebnis jedoch. Auch hier ist eine endgültige Aussage vorerst nicht möglich.

Überlegungen zur Besiedlung freien Nistraums im Bambus:

Die Besiedlung neuen Nistraums erfolgt zum Teil aus haininternen Kolonien. Im Nest oder in Nestnähe begattete Königinnen suchen die nächste zur Verfügung stehende Nistressource auf. Daraus würde folgen, daß die weitere Besiedlung eines Haines durch die zuerst eingetroffenen Arten und deren Vermehrungsfähigkeit sowie deren Vermehrungsform stark beeinflusst wird, indem haininterne sich rasch, z. B. durch Knospung<sup>8</sup>, vermehrende Arten vorhandenen Nistraum schneller erreichen.

Darüber hinaus erfolgen Besiedlungen durch hainfremde Arten, d. h. durch von anderen Bambus-Hainen und Pflanzen zufliegende Königinnen. Auch Königinnen von bereits im Hain vertretenen Arten können aus anderen Bereichen zufliegen.

Dominante haininterne Arten können eventuell den Besiedlungserfolg neuer Arten beeinflussen, indem sie den freistehenden Nistraum durch eine rasche Vermehrung besetzen, wie man es z. B. für *Tapinoma* sp. 6 beobachten kann, die 68 % aller zur Verfügung stehenden Astinternodien in Hain 2 besetzt hielt (Ausbeutungskonkurrenz, BEGON et al. 1991) (Abb. 15 b).

---

<sup>7</sup> Definition: gut etabliert heißt > 10 (Teil-) Nester im Hain oder > 100 Arbeiterinnen im Hain.

<sup>8</sup> Knospung bedeutet Abtrennung von Kolonieteilen mit alten oder jungen Königinnen. Bei den jungen Königinnen wäre hierbei eine Begattung in Nestnähe zu postulieren. Über die Begattungsvorgänge der involvierten Arten ist jedoch meist noch nichts bekannt.

Dabei ist unklar, welche Rolle hierbei direkte intra- und interspezifische Konkurrenz (Interferenz, HÖLLDOBLER & WILSON 1990) spielt. Tatsächlich wurden einige Koloniegründungen in Nestern verschiedenartiger Ameisen beobachtet: eine ungeflügelte Königin von *Cardiocondyla wroughtoni* wurde in einem Nest von *Tapinoma* sp. 1 gefunden (Hain 1), *Quadristruma* sp. 1 wurde in einem Kartonnest von *Philidris* sp. 1 angetroffen (Hain 2), und in einem Fall teilten sich eine ungeflügelte Königin von *Crematogaster* sp. ? und drei ungeflügelte Königinnen von *Tapinoma* sp. ? ein Astinternodium mit einer Kolonie von *Tapinoma* sp. 3 (Hain 4). *Camponotus* sp. 5 (1 Königin, 1 Arbeiterin) teilte ein Astinternodium mit einer Kolonie von *Cataulacus granulatus* (Hain 2), *Tapinoma* sp. ? und *Tetramorium* sp. 2 teilten sich eine Astscheide (Hain 4). *Tapinoma* sp. 10 teilte sich in Hain 5 ein Astinternodium mit *Cataulacus granulatus*. Dabei nistete *Tapinoma* sp. 10 in Bohrgängen in der Rinde des Astinternodiums und *C. granulatus* im Hohlraum des Astinternodiums (Tab. 19 e).

**Tab. 34:** Anzahl der Koloniegründungen (inklusive jungen Kolonien) von bereits im Hain vorhandenen und hainfremden Arten in den einzelnen Hainen. Die letzte Spalte (?) zeigt die Anzahl der nicht zuzuordnenden Fälle.

Hain	vorhanden	hainfremde	?
1	13	2	2
2	4	4	0
3	9	9	2
4	14	10	4
5	18	13	12
<b>Insgesamt</b>	<b>58</b>	<b>38</b>	<b>20</b>

**Tab. 35:** Anzahl der Koloniegründungen (inklusive junger Kolonien) etablierter (> 10 [Teil-] Nester bzw. > 100 Arbeiterinnen im Hain) bzw. nicht etablierter Arten in den einzelnen Hainen. Die letzte Spalte (?) zeigt die Anzahl der nicht zuzuordnenden Fälle.

Hain	etablierte	nicht etablierte	?
1	10	5	2
2	3	5	0
3	6	12	2
4	10	14	4
5	19	12	12
<b>Insgesamt</b>	<b>48</b>	<b>48</b>	<b>20</b>

Kurzgefaßt:

In allen fünf Hainen wurden Koloniegründungen und junge Kolonien beobachtet. Bei der Ressourcennutzung lassen sich drei Kategorien unterscheiden.

1. Arten, deren Königinnen in den Strukturen angetroffen wurden, welche auch durch die maturen Kolonien dieser Arten besetzt werden.
2. Arten, deren Königinnen eine Struktur bevorzugt nutzen, während mature Kolonien dieser Arten weitere Strukturen häufig nutzen.
3. Arten, deren Königinnen anscheinend jede mögliche Struktur nutzen.

Die Anzahl der Koloniegründungen durch bereits im Hain vertretene Arten ist höher als die der Koloniegründungen durch hainfremde Arten. Allerdings können Königinnen haininterner Arten auch von anderen besiedelten Hainen/Pflanzen zufliegen. Es wird jedoch vermutet, daß bereits im Hain vertretene Arten zur Verfügung stehende Ressourcen schneller besetzen, da sie auch schneller an Ort und Stelle sein können. Dieser Vorteil ist aber nur so lange vorhanden, wie die beteiligten Arten kein Schwarmverhalten zeigen, sondern die jungen Königinnen im Nest oder in Nestnähe begattet werden. Über das Schwarm- und Koloniegründungsverhalten der meisten Arten ist jedoch nichts bekannt.

Einige der koloniegründenden Königinnen wurden in den Nestern anderer Ameisenarten angetroffen.

### 3.3.8 Spezialisten und Generalisten

#### 3.3.8.1 Bambusspezialisten

Von den 66 Ameisenarten der fünf Bambushaine sind vier Bambusspezialisten. *Tetraoponera binghami*<sup>9</sup>, *Polyrhachis arachne*, *Polyrhachis schellerichae* und *Cataulacus muticus* nisten ausschließlich in Bambus-Halminternodien. Alle vier Arten sind polydom, monogyn und pflegen enge trophobiotische Beziehungen zu einer Pseudococcide, *Kermicus wroughtoni*. *Polyrhachis schellerichae* wurde im Zuge dieser Arbeit erstmalig gefunden und neu beschrieben (DOROW 1996). Eine weitere, schon länger bekannte Bambusspezialistin, *Polyrhachis hodgsoni*, wurde in Stichproben anderer Haine beobachtet.

Verhalten und Koloniestruktur der Bambusspezialisten wurden bereits an anderer Stelle erläutert: DOROW & MASCHWITZ 1990, KLEIN et al. 1992, 1993, BUSCHINGER et al. 1994, SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997, MASCHWITZ et al. 2000.

Bis zu drei bambusspezialisierte Ameisenarten wurden in einem Hain angetroffen (Tab. 19 c, d). Hier war eine der drei Arten, *Cataulacus muticus*, mit einer relativ jungen, kleinen Kolonie vertreten (Tab. 39 c, d). Adulte Kolonien dieser Art können aus über 2 000 Arbeiterinnen bestehen (MASCHWITZ et al. 2000).

Der bisher bekannte Anteil an Bambusspezialisten in den untersuchten Bambushainen beträgt 6 %.<sup>10</sup> Es handelt sich hier um eine einseitige Spezialisierung, da auf seiten der Pflanze bisher keine Anpassungen an die Ameisenpartner gefunden wurden.

Es ist durchaus damit zu rechnen, daß sich die Zahl der Bambusspezialisten weiter erhöht, da bisher nur morphologisch auffällige Arten mit Sammlungsmaterial verglichen wurden.

Von mindestens 10 Arten ist sicher bekannt, daß sie keine Bambusspezialisten sind, sie wurden auch auf anderen Pflanzen beobachtet (Tab. 36).

---

<sup>9</sup> Nach Information von Dr. PHIL WARD handelt es sich hier um *Tetraoponera binghami* FOREL 1902 und nicht, wie bisher angenommen, um eine unbeschriebene Art *Tetraoponera* sp. near *attenuata* (KLEIN et al. 1992, BUSCHINGER et al. 1994) (PHIL WARD pers. Mitt.).

<sup>10</sup> Eine weitere Bambusspezialistin, eine *Crematogaster*-Art, die mit verschiedenen Epiphyten Ameisengärten bildet, wurde erst kürzlich in Gombak, Westmalaysia entdeckt (KAUFMANN et al. im Druck).

**Tab. 36:** Bambus besiedelnde Ameisenarten, die auch auf anderen Pflanzen nisten.

Ameisenart	Pflanze	Quelle
<i>Tetraponera allaborans</i>	abgestorbener Ast eines Baumes	ROSCISZEWSKI (1995)
<i>Tetraponera attenuata</i>	hängendes Totholz, lebende Liane	ROSCISZEWSKI (1995)
<i>Cataulacus granulatus</i>	hohle Äste, weitverbreitet	BINGHAM (1903), BOLTON (1974)
<i>Crematogaster</i> sp. 1	<i>Macaranga</i> sp.	A. JAKOB pers. Mitt.
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	<i>Shorea acuminata</i> weite Verbreitung in der Alten und Neuen Welt, auf/in verschiedenen Pflanzen	ROSCISZEWSKI (1995) KUGLER (1983)
<i>Rhoptromyrmex wroughtonii</i>	Erdnester, unter Rinde verrottender Baumstämme	BOLTON (1986)
<i>Monomorium</i> sp. 2	Kartonpavillons unter Blättern	ROSCISZEWSKI (1995)
<i>Tapinoma</i> sp. 5	<i>Xanthophyllum</i>	H. FELDHAAR pers. Mitt.
<i>Gesomyrmex</i> sp. 1	Baumhöhlungen, lebende, dünne Äste etc. z. B. auf <i>Uncaria</i> sp., <i>Macaranga</i> sp. und anderen Dikotylen	U. MASCHWITZ pers. Mitt.
<i>Polyrhachis bicolor</i>	<i>Eugenia malaccensis</i> , Palme	LIEFKE (1993)

### 3.3.8.2 Nahrungsspezialisten

In drei der fünf Haine wurden Nester einer Cerapachyinae, *Simopone* sp. 1, gefunden (Tab. 19 a, c, e). Die bisher untersuchten Mitglieder dieser Unterfamilie ernähren sich von anderen Ameisen (WILSON 1958 a, BROWN 1975). Da für *Simopone* sp. 1 keine Beobachtungen zum Verhalten vorliegen, kann nur vermutet werden, daß sie sich ebenfalls von Ameisen ernährt und innerhalb der Bambusameisenzönose auf Raubzug geht. In mehreren Nestern wurden die Überreste von Ameisen gefunden (u. a. *Tetraponera* sp.), was diese Vermutung stützt.

Bei den Bambusspezialisten kann davon ausgegangen werden, daß ein Großteil der Nahrung durch die Trophobiosepartner geliefert wird (DOROW & MASCHWITZ 1990, KLEIN et al. 1992, BUSCHINGER et al. 1994, SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997, MASCHWITZ et al. 2000) (Tab. 19 b, d, e).

Untersuchungen zum Nahrungsspektrum liegen für die meisten bambusnistenden Ameisenarten nicht vor. Die bei einigen Ameisenarten angetroffenen Trophobionten dürften in den meisten Fällen nur einen Teil des Nahrungsspektrums abgedeckt haben (siehe auch Kapitel 3.3.3). Eine Ausnahme bilden *Tapinoma* sp. 6 und *Crematogaster* sp. 6, wo das häufige Auftreten von Trophobionten darauf hindeutet, daß auch hier wahrscheinlich ein großer Teil der Ernährung durch deren Honigtau abgedeckt wurde. Wie bereits unter Kapitel 3.3.3 dargestellt ist die Spezifität dieser Beziehungen jedoch gering.

### 3.4 Synökologische Indizes

#### 3.4.1 Individuendominanz

In den untersuchten Hainen ist die Anzahl der eu- bis subdominanten Arten (hier zusammengefaßt als Hauptarten) geringer als die Anzahl der rezedenten und subrezedenten (hier zusammengefaßt als Begleitarten) (Tab. 37, 39 a – e). Diese Verteilung ist ein regelmäßig gefundenes Charakteristikum von Lebensgemeinschaften (SCHWERDTFEGGER 1975, MAGURRAN 1988, LINSENMAIR 1990). Eine Ausnahme bildet Hain 2, wo fast gleich viele Haupt- und Begleitarten auftreten. Die geringe Anzahl der rezedenten Arten ist hier vermutlich auf die Anwesenheit von *Tapinoma* sp. 6 (dominante Astinternodienbesiedlerin) und *Philidris* sp. 1 („dominante“ Art im Sinne von LESTON 1973 a, b, c) zurückzuführen, die den Großteil der vorhandenen Ressourcen nutzten (Tab. 39 b). Den höchsten Anteil an Begleitarten hat Hain 5 mit 33 Arten.

In den Hainen 3 und 4 ist das Verhältnis der Verteilung der Ameisenarten auf Haupt- und Begleitarten ähnlich (Tab. 37).

Die eudominanten Arten der Haine sind immer entweder „dominante“ Arten (siehe 2.5.1), z. B. *Philidris* sp. 1 in Hain 1, 2 und 3, *Crematogaster* sp. 6 und 4 in Hain 4 und 5 oder Bambusspezialisten, z. B. *Tetraponera binghami* in Hain 2 und *Polyrhachis schellerichae* in Hain 4 und 5 (Tab. 39 b, d, e). *Tapinoma* sp. 6, die in Hain 2 und 3 als Eudominante auftritt, läßt sich vorerst keiner dieser Gruppen zuordnen, da weder zum Verhalten noch zur Frage der Spezialisierung Untersuchungen vorliegen.

Dabei soll noch einmal darauf hingewiesen werden, daß diese Arten oft unterschiedliche Nistressourcen nutzen. So lassen sich die eudominanten Arten in Hain 2 in Kartonbauer (*Philidris* sp. 1), Astinternodienbesiedler (*Tapinoma* sp. 6) und Halminternodienbesiedler (*Tetraponera binghami*, *Polyrhachis arachne*) einteilen.

In der Gruppe der Dominanten und Subdominanten tritt ebenfalls eine „dominante“ Art im Sinne des Ameisen-Mosaik-Modells auf, *Crematogaster* sp. 5 sowie eine Bambusspezialistin, *Polyrhachis arachne* (Tab. 39 d, c).

Hauptsächlich besteht diese Gruppe jedoch aus Arten, die im Untersuchungsgebiet häufig auftraten (d. h. in vielen Hainen angetroffen wurden): *Cataulacus granulatus*, *Tetraponera allaborans*, *Tetraponera* sp. 1 und *Crematogaster* sp. 1, von denen jedoch keine Verhaltensdominanz, wie sie von den „dominanten“ Arten des Ameisen-Mosaik-Modells bekannt ist, zeigt. Die restlichen Arten sind nicht eindeutig zu charakterisieren.

Ein Großteil der Begleitarten (Rezedente und Subrezedente) wurde nur auf wenigen Halmen des jeweiligen Haines angetroffen, hatte also eine geringe Fundhäufigkeit. Einige Ameisenarten traten in mehreren Hainen auf und waren insgesamt im Untersuchungsgebiet häufig anzutreffen. Diese konnten in einem Hain rezedenten bis subrezedenten und in einem anderen Hain eudominanten bis subdominanten Status erreichen, z. B. *Polyrhachis arachne*, *Cataulacus granulatus* und *Tetraoponera allaborans* (Tab. 39 a – e).

Es ist sicherlich notwendig, die Individuendominanz in Zusammenhang mit anderen, ökologischen Faktoren zu betrachten, da die Bedeutung von Arten wie z. B. *Simopone* sp. 1, die als Ameisenräuber einzustufen ist und nur in geringer Abundanz auftritt, sonst unterschätzt wird.

**Tab. 37:** Individuendominanz der Ameisenarten in den Hainen 2 – 5, eingeteilt in Dominanzklassen (nach HEYDEMANN 1953 und TISCHLER 1959, zitiert in SCHWERDTFEGER 1975). In Hain 1 wurden keine quantitativen Individuenzahlen erhoben, so daß für diesen keine Individuendominanz berechnet werden konnte.

Hain	Artenzahl	Individuenzahl	> 10% eudominant	10 – 5,1 % dominant	5 – 2,1 % subdominant	2 – 1 % rezedent	< 1 % subrezedent
2	13	ca. 35 367	4	1	1	0	7
3	20	ca. 9 923	2	2	4	1	11
4	22	ca. 24 572	2	4	1	3	12
5	38	ca. 47 528	3	1	1	5	28

### 3.4.2 Ressourcennutzungsdominanz

Analog zur Individuendominanz (ID) nutzen auch hier wenige Arten den Großteil der Ressourcen, während eine größere Anzahl von Arten sich den Rest der Ressourcen teilt (Tab. 38, 39 a – e). Es zeigt sich, daß die ID nicht immer mit der Ressourcennutzungsdominanz (RD) übereinstimmen muß. In Hain 4 hat *Crematogaster* sp. 6 sowohl in der ID als auch in der RD eudominanten Status (Tab. 39 d). Mit 56 % Anteil an der Gesamtindividuenzahl nutzt diese Art aber nur 18 % der Nestressourcen.

*Polyrhachis arachne*, eine Bambusspezialistin (DOROW & MASCHWITZ 1990), besetzt in den untersuchten Hainen in der ID meist einen höheren Rang als in der RD. So erreicht sie in der ID in Hain 2, 3, 4 eudominanten bzw. dominanten Rang, während sie hier in der RD subdominant und rezedent auftritt (Tab. 39 b – d). Sie kann hohe Individuenzahlen erreichen, nutzt aber im Vergleich zu den anderen Bambusspezialisten mit vergleichbarer Individuenzahl eine viel geringere Zahl an Halminternodien; besonders deutlich wird dies im Hain 2 (Tab. 19 b, 39 b).

Im Falle von *Tetraponera allaborans* ist in Hain 4 und 5 der erreichte Rang in der RD deutlich höher als der in der ID. In der RD tritt diese Art hier als eudominant und dominant auf, in der ID als subdominant und rezedent (Tab. 39 d – e). Das hängt damit zusammen, daß die häufig genutzten Blattscheiden nur begrenzten Raum bieten und in jeder Blattscheide nur eine kleine Anzahl an Ameisen gefunden wurde. Während diese Art in Hain 3, wo sie nur Astinternodien besiedelt, eine durchschnittliche Bewohnerzahl von 20 Tieren pro Teilnest aufweist ( $n = 10$ ,  $SD = 9,9524$ ), sind es in Hain 4, wo fast ausschließlich Blattscheiden genutzt werden, nur durchschnittlich 8 Tiere pro Teilnest ( $n = 52$ ,  $SD = 7,3092$ ). In Hain 4 ist *Tetraponera allaborans* also eine dominante Blattscheidenbesiedlerin, aber keine dominante Art im klassischen Sinne (Individuendominanz). In allen anderen Fällen stimmen beide Dominanztypen relativ gut bis genau (im Falle der Eudominanten, Rezedenten und der Subrezedenten) überein (Tab. 39 a – e).

**Tab. 38:** Ressourcennutzungsdominanz der Ameisenarten in den Hainen 1 – 5, eingeteilt in Dominanzklassen.

Hain	Artenzahl	Ressourcenzahl	> 10 % eudominant	10 – 5,1 % dominant	5 – 2,1 % subdominant	2 – 1 % rezedent	< 1 % subrezedent
1	20	392	3	3	4	3	7
2	13	485	2	1	2	1	7
3	20	245	2	3	2	2	11
4	22	258	2	4	2	5	9
5	38	567	2	3	5	6	22

**Tab. 39 a:** In Hain 1 nistende Ameisenarten, aufgelistet nach ihrer Häufigkeit (Anzahl der genutzten Nistressourcen). Dominanzgrad nach SCHWERDTFEGGER (1975), berechnet aus der Anzahl der genutzten Ressourcen.

**DK** = Dominanzklassen, **eu** = eudominant, **do** = dominant, **sdo** = subdominant, **r** = rezedent, **sr** = subrezedent, **?** = nicht bestimmbar Probe(n).

Art	Nistressourcen	Dominanzgrad	DK
<i>Philidris</i> sp. 1	112	28,6	eu
<i>Crematogaster</i> sp. 1	66	16,8	eu
<i>Crematogaster</i> sp. 2	55	14,0	eu
<i>Tetraoponera allaborans</i>	33	8,4	do
<i>Tapinoma</i> sp. 1	24	6,1	do
<i>Cataulacus granulatus</i>	21	5,4	do
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	18	4,6	sdo
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	16	4,1	sdo
<i>Crematogaster</i> sp. 3	12	3,1	sdo
<i>Tetraoponera</i> sp. 1	10	2,6	sdo
<i>Technomyrmex</i> sp. 1	5	1,3	r
<i>Monomorium</i> sp. 5	4	1,0	r
<i>Tapinoma</i> sp. 6	4	1,0	r
<i>Vombisidris</i> sp. 1	2	0,5	sr
Dolichoderinae ?	2	0,5	sr
<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	1	0,3	sr
<i>Simopone</i> sp. 1	1	0,3	sr
<i>Dolichoderus</i> sp. 2	1	0,3	sr
<i>Tapinoma</i> sp. 2	1	0,3	sr
<i>Camponotus</i> sp. 1	1	0,3	sr
<i>Polyrhachis</i> sp. 2	1	0,3	sr
Myrmicinae ?	1	0,3	sr
?	1	0,3	sr
Arten gesamt: 20	392		

**Tab. 39 b:** In Hain 2 nistende Ameisenarten, aufgelistet nach ihrer Häufigkeit (Anzahl der genutzten Nistressourcen) und ihrer relativen Individuenzahl<sup>11</sup>. Dominanzgrad nach SCHWERDTFEGGER (1975), berechnet aus der Anzahl der genutzten Ressourcen und der jeweiligen relativen Individuenzahl.

**DK** = Dominanzklassen, **eu** = eudominant, **do** = dominant, **sdo** = subdominant, **r** = rezedent, **sr** = subrezedent, **?** = nicht bestimmbarer Probe(n), **A** = Arbeiterinnen, **K** = ungeflügelte Königinnen, **gK** = geflügelte Königinnen, **M** = Männchen.

Art	Nistressourcen	Dominanzgrad	DK	Individuenzahl	Dominanzgrad	DK
<i>Tapinoma</i> sp. 6	301	62,1	eu	113 K, 14gK, 439 M, ca. 16666 A	47,1	eu
<i>Philidris</i> sp. 1	100	20,6	eu	16 K, mind. 117 M, ca. 6387 A	18,1	eu
<i>Tetraponera binghami</i>	35	7,2	do	323 gK, 187 M, ca. 4450 A	12,6	eu
<i>Cataulacus granulatus</i>	22	4,5	sdo	11 gK, 9 K, 27 M, ca. 1311 A	3,7	sdo
<i>Technomyrmex</i> sp. 10	10	2,1	sdo	ca. 1871 A	5,3	do
<i>Polyrhachis arachne</i>	7	1,4	r	1 gK, 4336 A	12,3	eu
<i>Tetraponera</i> sp. 1	4	0,8	sr	7 K, 109 A	0,3	sr
<i>Technomyrmex</i> sp. 11	2	0,4	sr	1 K, ca. 49 A	0,1	sr
<i>Tapinoma</i> sp. 3	2	0,4	sr	1 K, 2 M, ca. 49 A	0,1	sr
<i>Monomorium</i> sp. 4	1	0,2	sr	13 K, 136 A	0,4	sr
<i>Crematogaster</i> sp. 12	1	0,2	sr	1 K	0,003	sr
<i>Quadristruma</i> sp. 1	1*	0,2	sr	1 K	0,003	sr
<i>Colobopsis</i> sp.1	1**	0,2	sr	1 K, 1 A	0,003	sr
Arten gesamt: 13	485			ca. 35 367 Individuen		

\* Bei *Philidris* sp. 1.

\*\* Bei *Cataulacus granulatus*.

<sup>11</sup> Die Individuenzahl ergibt sich durch Addition des gesammelten Probenmaterials. Die Anzahl der fouragierenden Arbeiterinnen wurde nicht erfasst. Für nicht quantitativ gesammelte Nester sowie nicht gesammelte Nester wird, wenn möglich, ein Mittelwert eingesetzt. Ca. = Individuenzahl der Art berechnet mit Mittelwertangaben für einzelne Nester; mind. = Individuenzahl der Art berechnet nur mit der Anzahl der gesammelten Individuen. Eine Mittelwertberechnung (MW) war hier nicht möglich, da entweder zu viele Schätzwerte oder eine zu geringe Probenzahl für MW vorlagen. Bei mind. wird die Zahl der Individuen unterschätzt (allerdings nicht übermäßig). Bei Arten, die nur durch Koloniegründung vertreten sind, werden die Königinnen zur Gesamtindividuenzahl hinzugezählt, ansonsten tragen nur die Arbeiterinnen zur Gesamtindividuenzahl bei.

**Tab. 39 c:** In Hain 3 nistende Ameisenarten, aufgelistet nach ihrer Häufigkeit (Anzahl der genutzten Nistressourcen) und ihrer relativen Individuenzahl. Dominanzgrad nach SCHWERDTFEGGER (1975), berechnet aus der Anzahl der genutzten Ressourcen und der jeweiligen relativen Individuenzahl.  
Abkürzungen wie in Tabelle 39 b.

Art	Nistressourcen	Dominanzgrad	DK	Individuenzahl	Dominanzgrad	DK
<i>Philidris</i> sp. 1	106	43,1	eu	mind. 4 K, ca. 3907 A	39,4	eu
<i>Tapinoma</i> sp. 6	47	19,1	eu	17 K, 3 gK, 147 M, ca. 3213 A	32,4	eu
<i>Crematogaster</i> sp. 1	21	8,5	do	56 K, 3 gK, 52 M, ca. 893 A	9,0	do
<i>Tetraoponera</i> sp. 1	15	6,1	do	6 K, 1 gK, 1 M, ca. 298 A	3,0	sdo
<i>Cataulacus granulatus</i>	15	6,1	do	17 K, 4 gK, 4 M, ca. 326 A	3,3	sdo
<i>Tetraoponera allaborans</i>	11	4,5	sdo	mind. 5 K, ca. 208 A	2,1	sdo
<i>Tapinoma</i> sp. 3	6	2,4	sdo	8 K, 3 gK, 1 M, ca. 224 A	2,3	sdo
<i>Polyrhachis</i> sp. 1	5	2,0	sdo	4 K, 9 M, ca. 126 A,	1,3	r
<i>Polyrhachis arachne</i>	3	1,2	r	ca. 666 A	6,7	do
<i>Cataulacus muticus</i>	2	0,8	sr	2 K, ca. 8 A junge Kolonien	0,1	sr
<i>Tetramorium</i> sp. 1	2	0,8	sr	1 K, ca. 20 A	0,2	sr
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	1	0,4	sr	1 K	0,01	sr
<i>Tetraoponera binghami</i>	1	0,4	sr	1 K	0,01	sr
<i>Tetraoponera attenuata</i>	1	0,4	sr	1 K	0,01	sr
<i>Tetraoponera</i> sp. ?	1	0,4	sr	?	-----	---
<i>Tetraoponera</i> sp. 3	1	0,4	sr	1 gK	0,01	sr
<i>Simopone</i> sp. 1	1	0,4	sr	1 K	0,01	sr
<i>Crematogaster</i> sp. 3	1	0,4	sr	1 K	0,01	sr
<i>Crematogaster</i> sp. ?	1	0,4	sr	1 K	-----	---
<i>Vombisidris</i> sp. 1	1	0,4	sr	1 K	0,01	sr
<i>Camponotus</i> sp. 5	1	0,4	sr	1 K	0,01	sr
<i>Paratrechina</i> sp. 1	1	0,4	sr	> 24 A	0,2	sr
<i>Cataulacus</i> sp. ?	1	0,4	sr	?	?	?
?	1	0,4	sr	1 K	-----	---
Arten gesamt: 20	246			ca. 9 923 Individuen		

**Tab. 39 d:** In Hain 4 nistende Ameisenarten, aufgelistet nach ihrer Häufigkeit (Anzahl der genutzten Nistressourcen) und ihrer relativen Individuenzahl. Dominanzgrad nach SCHWERDTFEGGER (1975), berechnet aus der Anzahl der genutzten Ressourcen und der jeweiligen relativen Individuenzahl.

**KG** = Koloniegründung, ansonsten Abkürzungen wie in Tabelle 39 b.

Art	Nistressourcen	Dominanzgrad	DK	Individuenzahl	Dominanzgrad	DK
<i>Tetraponera allaborans</i>	54	21,0	eu	14 K, 28 gK, 6 M, ca. 505 A	2,1	sdo
<i>Crematogaster</i> sp. 6	46	18,0	eu	1 K, mind. 440 M, ca. 13708 A	56,0	eu
<i>Crematogaster</i> sp. 1	25	9,7	do	40 K, 2 gK, ca. 1296 A	5,3	do
<i>Crematogaster</i> sp. 5	23	8,9	do	ca. 1459 A	5,9	do
<i>Tetraponera</i> sp. ?	18	7,0	do	mind. 29 A	-----	---
<i>Polyrhachis schellerichae</i>	16	6,2	do	229 gK, 594 M, ca. 2693 A	11,0	eu
<i>Tapinoma</i> sp. 5	15	5,8	do	36 K, 4 gK, 54 M, ca. 1505 A	6,1	do
<i>Tapinoma</i> sp. 3	11	4,3	sdo	7 K, 1 gK, 8 M, ca. 500 A	2,0	r
<i>Crematogaster</i> sp. 7	8	3,1	sdo	ca. 315	1,3	r
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	5	1,9	r	5 K, 2 M, ca. 10 A, insg. 4 x KG	0,04	sr
<i>Crematogaster</i> sp. ??	5	1,9	r	ca. 28 A, 1 K	-----	---
<i>Polyrhachis arachne</i>	4	1,6	r	ca. 1834 A	7,5	do
<i>Tapinoma</i> sp. ??	3 (+1)	1,2	r	4 K, ca. 60 A, 1 x ?, 1 x KG (drei K bei Tapi sp. 3)	-----	---
<i>Vombisidris</i> sp. 1	3	1,2	r	3 K	0,01	sr
<i>Cataulacus granulatus</i>	3	1,2	r	2 K, mind. 74 A	0,3	sr
<i>Tetraponera</i> sp. 1	3	1,2	r	1 M, mind. 19 A	0,1	sr
<i>Cataulacus muticus</i>	2	0,8	sr	3 K, 45 gK, 37 M, mind. 251 A	1,0	r
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	2	0,8	sr	2 K, ca. 8 A	0,03	sr
<i>Crematogaster</i> sp. 8	2	0,8	sr	ca. 54 A	0,2	sr
<i>Tapinoma</i> sp. 4	2	0,8	sr	1 K, mind. 104 A	0,4	sr
<i>Tapinoma</i> sp. 7	2	0,8	sr	3 K, ca. 49 A	0,2	sr
Myrmicinae ?	1	0,4	sr	1 K	-----	---
<i>Tetramorium</i> sp. 2	1	0,4	sr	1 K, ca. 9 A	0,04	sr
<i>Technomyrmex</i> sp. 1	1	0,4	sr	1 K	0,004	sr
Dolichoderinae ?	1	0,4	sr	3K, mind. 55 A	-----	---
<i>Camponotus</i> sp. 6	1	0,4	sr	1 K	0,004	sr
<i>Polyrhachis</i> sp. ?	1	0,4	sr	?	-----	---
<i>Monomorium</i> sp. ?*	1	0,4	sr	1 K	0,004	sr
Arten gesamt: 22	258			ca. 24 572 Individuen		

\* Da die koloniegründende Königin der einzige Vertreter dieser Gattung in diesem Hain war, wird *Monomorium* sp. ? hier als Art mitgezählt.

**Tab. 39 e:** In Hain 5 nistende Ameisenarten, aufgelistet nach ihrer Häufigkeit (Anzahl der genutzten Nistressourcen) und ihrer relativen Individuenzahl. Dominanzgrad nach SCHWERDTFEGGER (1975), berechnet aus der Anzahl der genutzten Ressourcen und der jeweiligen relativen Individuenzahl.  
Abkürzungen wie in Tabelle 39 b.

Art	Nistressourcen	Dominanzgrad	DK	Individuenzahl	Dominanzgrad	DK
<i>Crematogaster</i> sp. 4	142	24,9	eu	ca. 20 – 25000 A*, 2 K	42,0	eu
<i>Crematogaster</i> sp. 5	98	17,2	eu	ca. 10 – 15000 A*	21,0	eu
<i>Tetraponera allaborans</i>	47	8,2	do	ca. 903 A, 30 K, 7 gK	1,9	r
<i>Polyrhachis schellerichae</i>	47	8,2	do	ca. 7203 A, 1 K, 605 gK, 1310 M	15,2	eu
<i>Cataulacus granulatus</i>	39	6,8	do	ca. 1010 A, 20 K, 1 M	2,1	sdo
<i>Technomyrmex</i> sp. 1	23	4,0	sdo	mind. 710 A, 5 K, 6 M	1,5	r
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	23	4,0	sdo	mind. 285 A, 4 K,	0,6	sr
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	18	3,2	sdo	ca. 269 A, 39 K, 6 gK, 1 M, 7 ungeflügelte Männchen	0,6	sr
<i>Monomorium</i> sp. 2	12	2,1	sdo	ca. 579 A, 26 K, 1 M	1,2	r
<i>Monomorium</i> sp. 1	10	1,8	r	ca. 2953 A, 22 K, 86 M	6,2	do
<i>Crematogaster</i> sp. 1	10	1,8	r	ca. 329 A, 14 K, 1 M	0,7	sr
<i>Technomyrmex</i> sp. ?	9	1,6	r	nicht quantitativ	-----	---
<i>Tapinoma</i> sp. 10	8	1,4	r	ca. 943 A, 17 K, 3 gK, 3 M	2,0	r
<i>Polyrhachis</i> sp. 6	8	1,4	r	mind. 120 A, 1 K, 1 gK, 1 M	0,3	sr
<i>Crematogaster</i> sp. 7	8	1,4	r	ca. 508 A	1,1	r
<i>Crematogaster</i> sp. ?	7	1,2	r	mind. 27 A, 2 K (2 x KG)	-----	---
<i>Camponotus</i> sp. 2	(6)	1,1	r	mind. 65 A	0,1	sr
<i>Camponotus</i> sp. 3	(5)	0,9	sr	mind. 54 A	0,1	sr
<i>Tapinoma</i> sp. 8	5	0,9	sr	ca. 223 A, 21 K, 5 M	0,5	sr
<i>Camponotus</i> sp. 1	5 (14)	0,9 / 2,5	sr/sd	mind. 83 A	0,2	sr
<i>Polyrhachis</i> sp. 5	5	0,9	sr	ca. 132 A, 2 K, 4 gK, 23 M	0,3	sr
<i>Tapinoma</i> sp. ?	4	0,7	sr	mind. 282 A, 16 K, 2 M	-----	---
<i>Simopone</i> sp. 1	4	0,7	sr	ca. 16 A, 12 K, 1 gK	0,03	sr
<i>Vollenhovia</i> sp. 2	4	0,7	sr	mind. 106 A, 1 K, 9 gK, 10 M	0,2	sr
<i>Tetraponera</i> sp. ?	4	0,7	sr	2 K	-----	---
<i>Technomyrmex</i> sp. 12	3	0,5	sr	mind. 28 A, 5 K	0,1	sr
<i>Tapinoma</i> sp. 11	3	0,5	sr	mind. 67 A, 1 K	0,1	sr
<i>Tetraponera</i> sp. 1	2	0,4	sr	2 K	0,004	sr
<i>Dolichoderus</i> sp. 4	2	0,4	sr	mind. 57 A	0,1	sr
<i>Dolichoderinae</i> ?	2	0,4	sr	1 K, 1 x ohne Probe	-----	---
<i>Polyrhachis arachne</i>	2	0,4	sr	mind. 50 A, 10 gK, 5 M	0,1	sr
<i>Polyrhachis bicolor</i>	2	0,4	sr	ca. 65 A	0,1	sr
<i>Polyrhachis</i> sp. 3	2	0,4	sr	ca. 39 A, 2 K	0,1	sr
<i>Tetraponera attenuata</i>	1	0,2	sr	nicht quantitativ, 2 A	?	?
<i>Monomorium</i> sp. ?	1	0,2	sr	mind. 3 A, 1 K	-----	---
<i>Vombisidris</i> sp. 1	1	0,2	sr	mind. 24 A, 1 K, 3 M	0,1	sr
<i>Rhoptromyrmex wroughtoni</i>	1	0,2	sr	1 K	0,002	sr
<i>Crematogaster</i> sp. 14	1	0,2	sr	mind. 3 A, 1 K	0,006	sr
<i>Crematogaster</i> sp. 15	1	0,2	sr	ca. 286 A, 1 K	0,6	sr
<i>Pheidole</i> sp. 1	1	0,2	sr	1 K	0,002	sr
Myrmicinae ?	(1)	0,2	sr	1 K	-----	---
<i>Tapinoma</i> sp. 3	1	0,2	sr	mind. 13 A, 1 K, 3 M	0,03	sr
<i>Tapinoma</i> sp. 4	1	0,2	sr	mind. 88 A	0,02	sr
<i>Tapinoma</i> sp. 12	1	0,2	sr	mind. 21 A, 1 K	0,04	sr
<i>Polyrhachis</i> sp. ?	1	0,2	sr	mind. 5 A, ohne Probe	0,01	sr
<i>Gesomyrmex</i> sp. 1	1	0,2	sr	ca. 17 A, 1 K	0,04	sr
?	1	0,2	sr	1 K	-----	---
Arten gesamt: 38	571			ca. 47 528 Individuen		

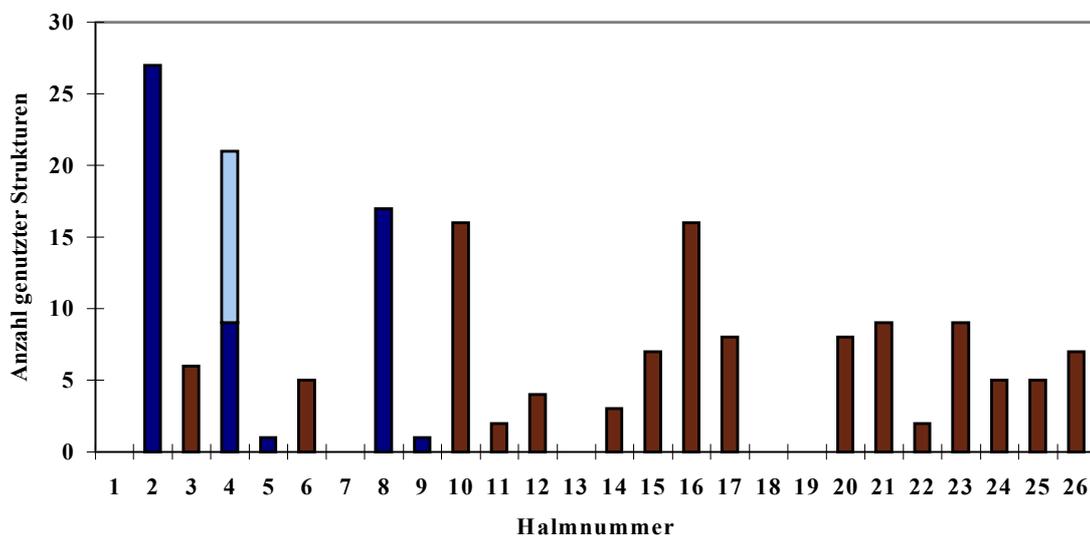
\* Zur Berechnung der Gesamtindividuenzahl und der Diversitätsindizes wurde die kleinere Individuenzahl verwendet.

### 3.4.3 Ökologische Dominanz

#### 3.4.3.1 „Dominante“ Arten gemäß des Ameisen–Mosaik–Modells

In allen Hainen wurden kartonbauende Arten angetroffen, deren Biologie der Definition „dominanter“ Arten in den Ameisenmosaik entspricht (Anhang 6). In Hain 1 sind das *Philidris* sp. 1 und *Crematogaster* sp. 2 und 3, in Hain 2 und 3 *Philidris* sp. 1, in Hain 4 und 5 ausschließlich *Crematogaster*–Arten, *C.* sp. 4, 5, 6, 7. In zwei Fällen besiedelten diese Arten nur wenige Halme und hatten relativ kleine Kolonien, z. B. *Crematogaster* sp. 5 in Hain 4 und *Crematogaster* sp. 7 in Hain 4 und Hain 5 (Tab. 19 d, e, 39 d, e).

Die Ergebnisse bestätigen die mosaikartige Verteilung dominanter Arten in den Bambushainen (siehe beispielhaft Hain 1, Abb. 18). Dabei kann es sowohl zum gegenseitigen Ausschluß kommen als auch zum gemeinsamen Vorkommen auf einem Halm, wobei jedoch meist eine der beteiligten Arten nur in geringer Individuenzahl bzw. Ressourcennutzung auftritt. Eine Aufteilung des besiedelten Halmes in zwei Hälften wurde ebenfalls beobachtet. Jeder Hain konnte auch Halme enthalten, auf denen keine der dominanten Arten vertreten war. Die hier beschriebenen Verteilungsmuster dieser Arten stimmen mit den für „dominante“ Arten in Ameisenmosaik beschriebenen überein (siehe z. B. MAJER 1993).



**Abb. 18:** Auftreten der Karton bauenden „dominanten“ Ameisenarten in Hain 1. **Dunkelblaue Balken** = *Crematogaster* sp. 2, **hellblauer Balken** = *Crematogaster* sp. 3, **braune Balken** = *Philidris* sp. 1. *Crematogaster* sp. 2 und *Philidris* sp. 1 schließen sich gegenseitig aus. *Crematogaster* sp. 2 und sp. 3 teilen sich einen Halm. Auf mehreren Halmen ist keine der „dominanten“ Karton bauenden Ameisenarten vertreten.

### 3.4.3.2 „Nicht-dominante“ Arten im Ameisen-Mosaik

Beim Ameisen-Mosaik-Modell wird davon ausgegangen, „...that each dominant appears to have its own sub-community of non-dominant ants with which it is able to co-exist and that there is little overlap in the species composition of these various sub-communities“ (MAJER 1993). Es wird davon ausgegangen, daß die Ameisen-Subgemeinschaften einer „dominanten“ Art immer aus den gleichen oder ähnlichen Arten zusammengesetzt sind. Daraus würde folgen, daß die Artenidentität zwischen Standorten gleicher „dominanter“ Arten größer ist als die zwischen Standorten verschiedener „dominanter“ Arten.

Um dies zu prüfen, wurde das Arteninventar der Subgemeinschaften aller „dominanten“ Arten aufgestellt und mit dem Dice-Index (da jeweils eine unterschiedliche Anzahl von Halmen genutzt und unterschiedliche Koloniestärken erreicht wurden) auf Artenidentität untersucht. Es zeigt sich, daß die Artenidentität der Subgemeinschaften der verschiedenen „dominanten“ Arten in einem Hain in der Regel deutlich größer ist als die Artenidentität der Subgemeinschaften gleicher „dominanter“ Arten in verschiedenen Hainen (Tab. 40). In einigen Fällen werden vergleichbare Werte erreicht, siehe *Crematogaster* sp. 7 und die „dominanten“ Arten in Hain 5 zum Vergleich (Tab. 40). Beim Vergleich der Artenidentität verschiedener „dominanter“ Arten in unterschiedlichen Hainen ergeben sich Werte von 0 – 1,0 (Tab. 40). Wenn man die Arten abzieht, die nur mit einer koloniegründenden Königin vertreten sind, sind die Werte insgesamt niedriger, die Grundtendenz bleibt aber erhalten (Tab. 40).

Betrachtet man die Verteilung der einzelnen „nicht-dominanten“ Arten, so zeigt sich, daß es Arten gibt, die bei allen der angetroffenen „dominanten“ Arten auftreten, z. B. *Tetraponera allaborans*, oder bei mehreren der dominanten Arten vorkommen, z. B. *Cataulacus granulatus*, *Technomyrmex* sp. 4, *Vombisidris* sp. 1, *Crematogaster* sp. 1 und *Polyrhachis arachne*, um nur einige zu nennen (Anhang 7).

Die Methodik der meisten Arbeiten zum Ameisen-Mosaik schließt eine genaue Analyse der Ressourcenaufteilung nicht mit ein. Die „nicht-dominanten“ Arten können eine Volksgröße erreichen, die derjenigen der „Dominanten“ annähernd entspricht oder diese sogar übertrifft (Tab. 39 b, d, e). Auch können diese „nicht-dominanten“ Arten einzelne Ressourcentypen in der Art nutzen, daß man sie als dominante Astinternodien- (*Tapinoma* sp. 6, Hain 2) oder Halminternodienbesiedler (Bambusspezialisten, z. B. *Tetraponera binghami*, *Polyrhachis schellerichae*, Hain 2, 4, 5) bezeichnen könnte. Insgesamt betrachtet, ist die Größe der Stichprobe zu gering, um allgemeingültige Aussagen zu treffen. Allerdings widerspricht die sich abzeichnende Tendenz der oben beschriebenen Annahme des Ameisen-Mosaik-Modells.



Die nachfolgend beschriebenen Ergebnisse unterstützen den Eindruck, daß die „dominanten“ Arten zwar andere „Dominante“ ausschließen können, die restliche Gemeinschaft sich aber in ihrer Zusammensetzung selbst reguliert. Als Beispiel sei der Einfluß von *Tapinoma* sp. 6 auf die Astinternodienbesiedlung in Hain 2 genannt. Siehe hierzu auch die Korrelationsberechnungen in Kapitel 3.6.4, S. 150.

Die Verteilung der Arten ähnelt der für die Mosaikzyklusmodelle beschriebenen Verteilung von Organismen in offenen Systemen (siehe BEGON et al. 1991, REMMERT 1991), in dem die Populationen der Arten in den Zellen eines Mosaiks verteilt sind und in diesen Zellen in unterschiedlicher Individuendichte auftreten. So ist z. B. *Tapinoma* sp. 6 in Hain 2 und 3 eine eudominante Art, tritt jedoch in Hain 1 (mit derselben „Dominanten“) als Rezedente auf. Daraus folgt, daß Arten, die in einem Hain als Eudominante bis Subdominante auftreten, in anderen Hainen als Rezedente bis Subrezedente auftreten können. Einigen Rezedenten könnte auch eine geringe Volksstärke zur Vermehrung ausreichen, so daß sie nie als dominante Arten auftreten, z. B. *Simopone* sp. 1 (Ceropachyinae), die nur mit kleinen Koloniegrößen angetroffen wurde, aber trotzdem als Ameisenjägerin eine wichtige Rolle im System spielen könnte. Von bisher untersuchten Ceropachyinen ist bekannt, daß sie kleine Koloniegrößen haben und auf Ameisen als Beute spezialisiert sind (WILSON 1958 a, 1959 a).

Aufgrund der geringen Stichprobengröße wurde der Einfluß der Entfernung auf die Artenidentität nicht statistisch untersucht. Anhang 4 zeigt die Lage der Haine im Untersuchungsgebiet und ihre Entfernung voneinander. Der Vergleich zeigt, daß bei den Hainen mit ca. 50 m Entfernung sowohl höhere als auch niedrige Artenidentitäten erreicht werden, vergleiche *Philidris* sp. 1 in Hain 1 – 3, *Crematogaster* sp. 6 in Hain 4 und *Crematogaster* sp. 4 in Hain 5 (Tab. 40). Gleichzeitig konnte zwischen den Subgemeinschaften von verschiedenen „Dominanten“ der ca. 500 m (Luftlinie) voneinander entfernten Haine eine ähnlich hohe Artenidentität auftreten wie bei näher beieinander liegenden Hainen mit gleicher „dominanter“ Art, vergleiche *Philidris* sp. 1 in Hain 1 und 3 mit *Philidris* sp. 1 in Hain 1 und *Crematogaster* sp. 4 in Hain 5 (Tab. 40). Die „nicht-dominanten“ Arten scheinen unabhängig von den „dominanten“ Arten mosaikartig im Gebiet verteilt zu sein.

### Kurzgefaßt:

Es wurden „dominante“ Arten im Sinne des Ameisen–Mosaik–Modells angetroffen. Diese schließen sich in der Regel gegenseitig aus (Abb. 18). Die Vorstellung, daß jede „dominante“ Ameisenart mit einer bestimmten Subgemeinschaft „nicht–dominanter“ Ameisenarten vergesellschaftet ist, läßt sich für die untersuchten Haine nicht bestätigen.

Die Zusammensetzung der Subgemeinschaften wird wahrscheinlich durch die mosaikartige Verteilung der „nicht–dominanten“ Arten beeinflußt und von den Arten innerhalb dieser Subgemeinschaft reguliert.

## **3.5 Diversität**

### **3.5.1 $\alpha$ –Diversität**

#### **a) Artenreichtum**

In den Hainen wurden 13 bis mindestens 38 Ameisenarten nistend angetroffen (Tab. 7). Das Probenmaterial von Hain 5 enthält einen hohen Anteil an unklaren Proben (siehe Tab. 2). Es ist damit zu rechnen, daß die Artenzahl in diesem Hain noch höher ist.<sup>12</sup>

Die unterschiedliche Haingröße der einzelnen Haine erlaubt einen direkten Vergleich der Artenzahlen nur für die Haine 3 und 4. In diesen Hainen sind sowohl die Halmzahlen als auch die Artenzahlen sehr ähnlich (Tab. 7). Aus vielen Untersuchungen ist bekannt, daß die Artenzahl mit der untersuchten Fläche anwächst (MAGURRAN 1988). Dieses Verhältnis erkennt man auch in den fünf Bambushainen, wobei Hain 1 mit 26 Halmen und 20 Arten etwas aus dem Rahmen fällt (Tab. 7, 41, S. 133). Die niedrige Artendichte (siehe c) und die Ergebnisse der Rarefaction–Berechnungen (siehe f) für diesen Hain bestätigen dies (Tab. 41, 42).

Zum Vergleich des Artenreichtums siehe auch unter f) die Ergebnisse der Berechnung der erwarteten Artenzahlen für die einzelnen Haine bei standardisierter Haingröße.

---

<sup>12</sup> Dieser Zuwachs betrifft allerdings nur „seltene“, nicht abundante Arten.

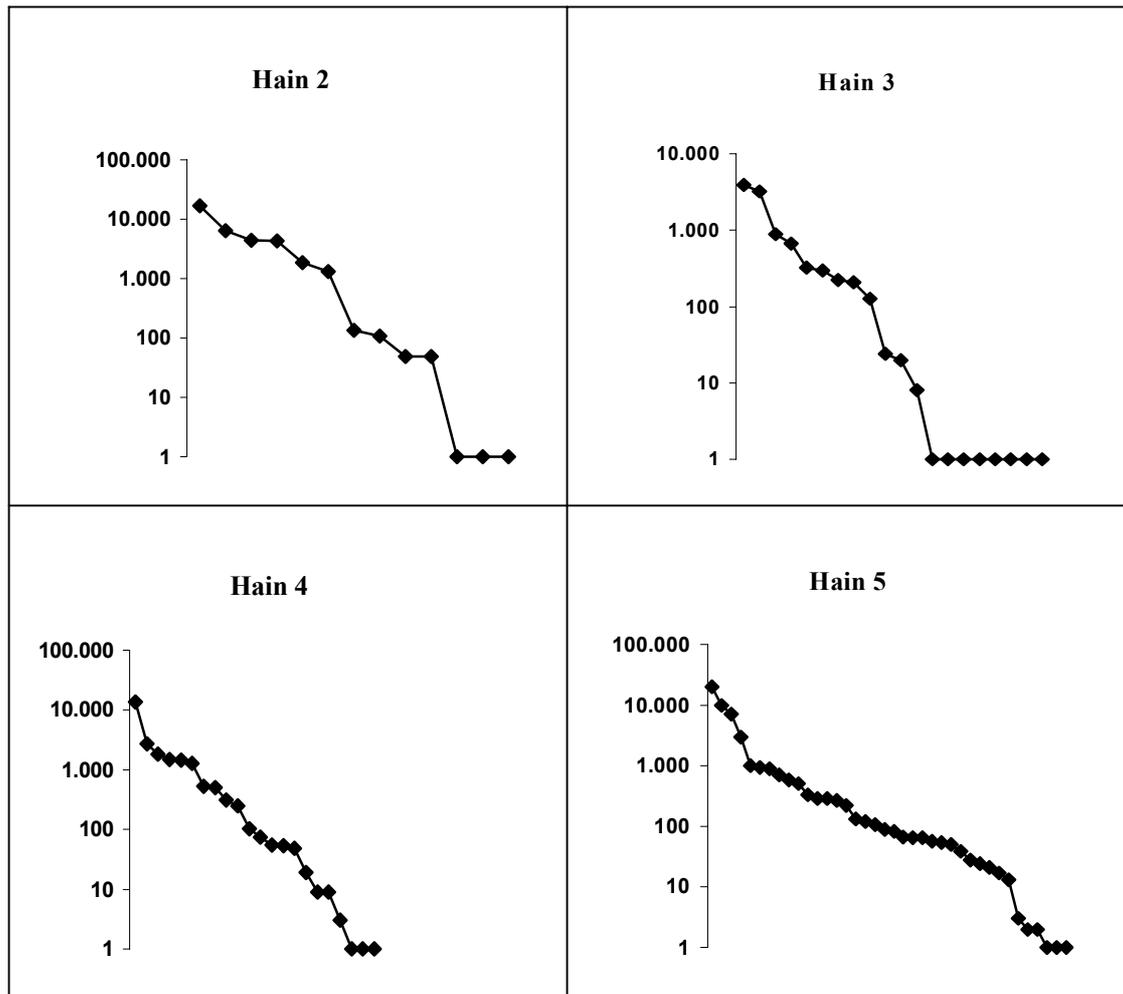
## b) Rang–Abundanz–Graphen

Die Rang–Abundanz–Graphen dienen als graphische Ergänzung der Dominanztabellen (Tab. 39 a – e) und Diversitätsberechnungen (Tab. 41).

In Hain 2 ist das Verhältnis der Artenzahlen in den verschiedenen Abundanzklassen am ausgeglichensten (Abb. 19, Tab. 37), gleichzeitig ist der Artenreichtum hier am geringsten (Tab. 41).

In Hain 5 sind deutlich mehr Arten in den niedrigen Abundanzklassen vertreten, dabei ist die Zahl der Arten, die hier mit mittleren Individuenzahlen auftreten deutlich höher als in den anderen Hainen (Abb. 19, Tab. 37, 39 b – e).

Hain 3 und 4 haben ähnliche Halm– und Artenzahlen und weisen auch für die Artendichte, den log–Serien–Index  $\alpha$  und die Zahl der genutzten Nistressourcen vergleichbare Werte auf (Tab. 39 c, d, 41). Das Verhältnis der eu– bis subdominanten sowie rezedenten bis subrezedenten Arten ist in beiden Hainen vergleichbar (Tab. 37). Im Rang–Abundanz–Graphen wird jedoch deutlich, daß in Hain 3 die Anzahl von Arten, die nur mit einem Individuum auftreten, größer ist und die in Hain 4 rezedenten Arten insgesamt individuenstärker auftreten (Abb. 19). Dies ist auf die vergleichsweise große Zahl von Arten zurückzuführen, die in Hain 3 nur durch koloniegründende Königinnen vertreten waren (Tab. 39 d). Insgesamt sind die Individuenzahlen im Hain 3, verglichen mit den anderen Hainen, niedrig (Tab. 39 d, Abb. 19), was gemeinsam mit der hohen Zahl von Koloniegründungen nicht etablierter Arten (Tab. 35) und der Tatsache, daß trotz der unmittelbaren Nähe von Hainen mit volksstarken Kolonien von Bambusspezialisten nur eine kleine Kolonie bzw. Gründungsstadien von Bambusspezialisten anwesend sind (Tab. 39 d), auf eine noch relativ kurze Besiedlungsgeschichte hindeuten könnte.



**Abb. 19:** Rang–Abundanz–Graphen der Haine 2 – 5. Die Abundanzen sind logarithmisch ( $\log_{10}$ ) über den nach ihrer Häufigkeit sortierten Arten aufgetragen.

### c) Artendichte

Um trotz der unterschiedlichen Haingrößen vergleichbare Werte zu erhalten, wurde die Artendichte nach SCHWERTFEGER (1975) berechnet. Zusätzlich wurde der Median der Artenzahl pro Bambushalm für jeden Hain angegeben.

Der Median der Artenzahl pro Halm zeigt eine bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen den Hainen (Tab. 41). Eine etwas größere Schwankungsbreite und realistischere Wiedergabe der Verhältnisse zeigt die Artendichte nach SCHWERTFEGER (1975), die aber auch hier meist etwa 5 Arten pro Halm beträgt (Tab. 41). Im Gegensatz zum Median wird hier jedoch deutlich, daß Hain 5 die höchste Artendichte pro Halm aufweist.

Hain 1 hat die geringste Artendichte (Tab. 41), d. h. die Wahrscheinlichkeit, mit jedem gefällten Halm auf eine neue Art zu treffen, ist geringer als z. B. bei Hain 5.

Die Ähnlichkeit der Werte ist in Anbetracht der zum Teil unterschiedlichen Standorte der Haine, der unterschiedlichen Halmgrößen und der oft unterschiedlichen beteiligten Arten beachtlich. Allerdings ist die Hainstichprobe insgesamt zu klein, um daraus den Schluß zu ziehen, daß eine durchschnittliche Artendichte von 4 – 5 Arten pro Halm für die Bambushaine im Untersuchungsgebiet charakteristisch ist.

**Tab. 41:** Haingröße, Artenzahl pro Hain, Median der Artenzahl pro Halm, Artendichte\* pro Halm und Variationsbreite der Artenzahl pro Halm, **d** = Berger–Parker–Index, **1/d** = reziproker Berger–Parker–Index,  **$\alpha$**  = log–Serien–Index  $\alpha$  der fünf untersuchten Bambushaine, **mind.** = mindestens.

	<b>Haingröße Halmzahl</b>	<b>Artenzahl/ Hain</b>	<b>Median Artenzahl/ Halm</b>	<b>Artendichte/ Halm nach SCHWERTD- FEGER</b>	<b>Variations -breite</b>	<b>d</b>	<b>1/d</b>	<b><math>\alpha</math></b>
<b>Hain 1</b>	26	20	4	4,4	1 – 8	---	---	---
<b>Hain 2</b>	9	13	5	5,0	3 – 8	0,47	2,12	1,2697
<b>Hain 3</b>	17	20	5	4,5	2 – 8	0,40	2,54	2,3960
<b>Hain 4</b>	19	22	5	4,7	2 – 8	0,56	1,79	2,3813
<b>Hain 5</b>	36	38	5	5,4	1 – mind. 10	0,42	2,38	4,0592

\* Nach SCHWERTDFEGER (1975) wird die Artendichte pro Flächeneinheit berechnet, hier berechnet pro Bambushalm.

#### **d) Berger–Parker–Index**

Der Berger–Parker–Index (BPI) entspricht in leicht abgewandelter Form dem Dominanzgrad nach SCHWERTDFEGER (1975), weshalb die Ergebnisse den unter 3.4.1 und 3.4.2 beschriebenen gleichzusetzen sind.

Berechnet nach der Individuenzahl, haben die abundantesten Ameisenarten in allen Hainen mit BPI–Werten von 0,40 bis 0,56 eine recht große Bedeutung, so daß die Diversität dieser Haine mit dem reziproken BPI insgesamt niedrig eingestuft wird. In Hain 3 und Hain 5 ist der Anteil der abundanten Arten an der Gesamtindividuenzahl mit 40 % – 42 % niedriger als in Hain 2 (47 %) und Hain 4 (56 %), weshalb diese Haine nach dem reziproken BDI eine höhere Diversität erreichen (Tab. 41).

### e) log–Serien–Index $\alpha$

Die Werte des log–Serien–Index  $\alpha$  ( $\alpha$ ) spiegeln die in den unterschiedlichen Hainen angetroffenen Artenzahlen wider. Der größte Hain mit den meisten Ameisenarten erreicht den höchsten  $\alpha$ –Wert, während der kleinste Hain mit der geringsten Artenzahl den kleinsten  $\alpha$ –Wert zeigt (Tab. 41). Entsprechend ihrer ähnlichen Größe und Artenzahl sind auch die  $\alpha$ –Werte der Haine 3 und 4 nahezu übereinstimmend. Leider kann  $\alpha$  für Hain 1 nicht berechnet werden, aber da hier im Verhältnis zur Haingröße eine relativ niedrige Gesamtartenzahl gefunden wurde, ist hier ein niedriger  $\alpha$ –Wert, zwischen denen der Haine 2, 3 und 4, zu erwarten. Auch hier wird die Diversität des Haines 5 höher eingestuft als die der Haine 2 und 4 (Tab. 41).

Der log–Serien–Index  $\alpha$  unterscheidet nicht in Fällen, wo Arten– und Individuenzahl identisch, die Evenness aber verschieden ist. Deshalb stimmt die Einstufung der Haine nach dem  $\alpha$  nicht genau mit der Einstufung durch den BPI überein, der als Dominanzmaß solche Fälle aufzeigt. Als Beispiel hierfür seien die Haine 3 und 4 genannt, die fast identische  $\alpha$ –Werte, aber deutlich unterschiedliche BPI–Werte aufweisen (Tab. 41, Spalte d, 1/d).

### f) Rarefaction nach SHINOZAKI

Von den fünf untersuchten Hainen ist Hain 2 mit neun Halmen am kleinsten, hier wurden insgesamt 13 Arten gefunden.

Die Standardisierung der Haingröße auf neun Halme nach SHINOZAKI (1963, zitiert in ACHTZIGER et al. 1992) ergibt mit jeweils 13 erwarteten Arten in Hain 1 und 3 eine genaue Übereinstimmung des Artenreichtums in den drei *G. scortechinii*–Hainen. Der Erwartungswert  $S(9)$  der beiden *G. thoi*–Haine liegt für Hain 4 mit 17 Arten immerhin noch in einem ähnlichen Bereich, während für Hain 5 der Erwartungswert von 22 Arten deutlich höher ist. Auch untereinander variieren die Erwartungswerte der *G. thoi*–Haine stärker als in den *G. scortechinii*–Hainen (Tab. 42). Hain 5 zeigt bei allen berechneten Probengrößen deutlich höhere erwartete Artenzahlen als die anderen Haine (Tab. 42). Auf eine Berechnung der erwarteten Artenzahl bei  $S(17)$  wurde für Hain 4 verzichtet, da hier die Halm– und Artenzahl den in Hain 3 gefundenen sehr ähnlich war (Tab. 42).

Für die standardisierte Haingröße  $S(17)$  liegt Hain 1 mit 17 erwarteten Arten unter der in Hain 3 gefundenen Zahl von 20 Ameisenarten (Tab. 42), was die Sonderstellung von Hain 1 bestätigt (siehe auch unter Artenreichtum S. 130 sowie Tab. 41).

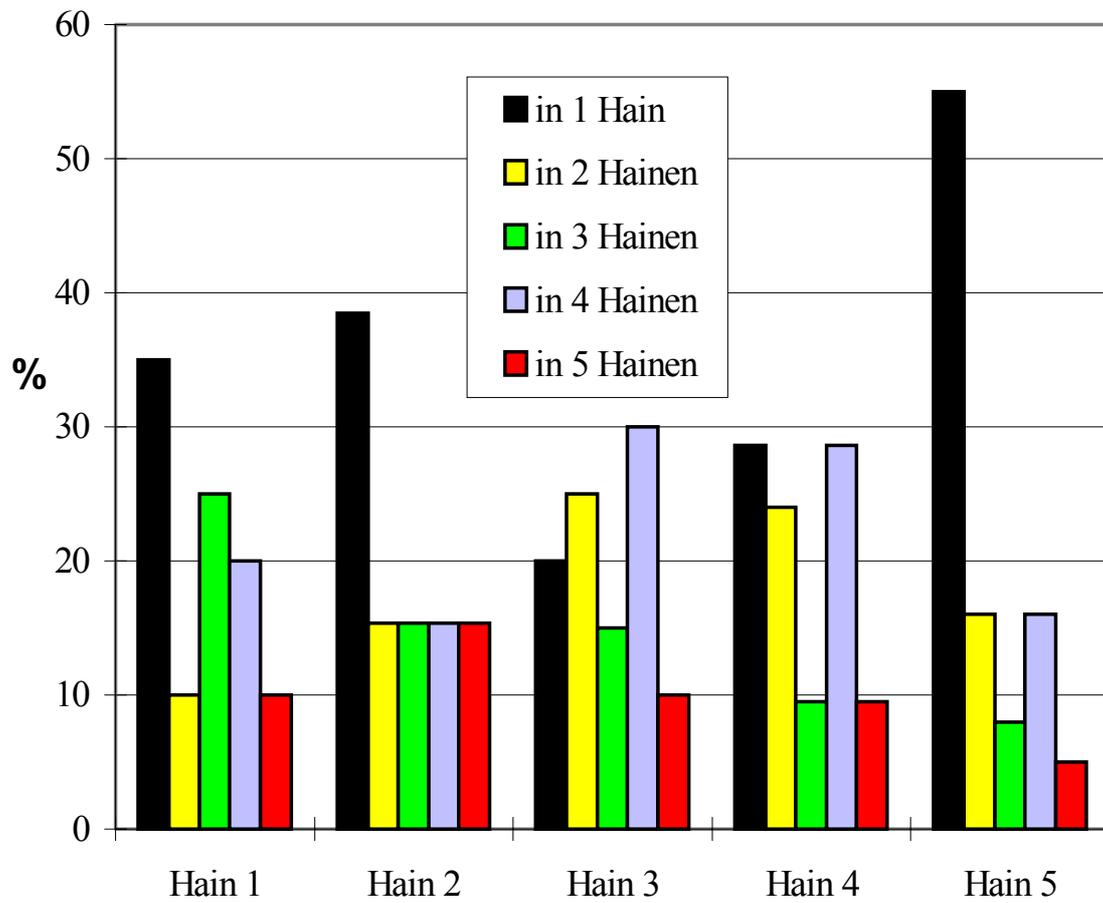
**Tab. 42:** Ergebnisse der Rarefaction-Berechnungen nach Shinozaki.  
**Q** = Gesamtzahl Halme, **S** = festgestellte Gesamtartenzahl, **S(q)** = zu erwartende Artenzahl bei Haingrößen von 9, 17 und 26 Halmen.

	<b>Q</b>	<b>S</b>	<b>S(9)</b>	<b>S(17)</b>	<b>S(26)</b>
<b>Hain 1</b>	26	20	13	17	----
<b>Hain 2</b>	9	13	----	----	----
<b>Hain 3</b>	17	20	13	----	----
<b>Hain 4</b>	19	22	17	----	----
<b>Hain 5</b>	36	38	22	32	36

### g) Fundhäufigkeit

Nur 3 % der Arten wurden in allen fünf Hainen angetroffen, d. h. sie hatten eine Präsenz von 100 %. Dagegen nisteten 66 % der Arten nur in einem Hain, ihre Präsenz betrug 20 % (Tab. 43, S. 137).

In den einzelnen Hainen ist die Zahl der Arten, die in keinem der anderen Haine auftraten, entweder dominierend oder doch zumindest sehr hoch. Zum Beispiel wurden mehr als 50 % der Arten aus Hain 5 in keinem der anderen Haine gefunden (Abb. 20). In den anderen Hainen waren 20 % – 38,5 % der Arten nur dort vertreten (Abb. 20). Der Artenreichtum der einzelnen Haine wurde also zum großen Teil durch „seltene“ Arten verursacht. Dieses Ergebnis führt schon weiter zur  $\beta$ -Diversität, da der hohe Anteil „seltener“ Arten im lokalen Artenreichtum natürlich die Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung der Haine beeinträchtigt (siehe 3.5.2). 83,7 % dieser „seltener“ Arten waren rezedent oder subrezedent. Bei der Berechnung der Fundhäufigkeit für das Auftreten der beteiligten Ameisenarten auf den einzelnen Halmen der Haine wiederholt sich das oben beschriebene Häufigkeitsmuster. Dabei ist in jedem Hain die Zahl der Arten, die nur auf einem Halm des jeweiligen Haines gefunden wurden, am höchsten (Anhang 8).



**Abb. 20:** Prozentuale Verteilung der Fundhäufigkeitsklassen (Ameisenarten gefunden in einem Hain,...,n Hainen) in den einzelnen Hainen.

**Tab. 43:** Angaben zur Fundhäufigkeit und Präsenz der Arten in den 5 untersuchten Bambushainen. Es wird zusätzlich der Prozentanteil an der Gesamtartenzahl angegeben.

gefunden in	5 Hainen	4 Hainen	3 Hainen	2 Hainen	1 Hain
Artenzahl	2	6	5	10	44
%-Anteil	3,0	9,0	7,5	15,0	66,0
% Präsenz	100	80	60	40	20
Arten	<i>Tetraonera</i> sp. 1 <i>Cataulacus granulatus</i>	<i>Tetraonera allaborans</i> <i>Crematogaster</i> sp. 1 <i>Cardiocondyla wroughtoni</i> <i>Vombisidris</i> sp. 1 <i>Tapinoma</i> sp. 3 <i>Polyrhachis arachne</i>	<i>Simopone</i> sp. 1 <i>Tapinoma</i> sp. 6 <i>Technomyrmex</i> sp. 1 <i>Technomyrmex</i> sp. 4 <i>Philidris</i> sp. 1	<i>Tetraonera attenuata</i> <i>Tetraonera binghami</i> <i>Crematogaster</i> sp. 3 <i>Crematogaster</i> sp. 5 <i>Crematogaster</i> sp. 7 <i>Cataulacus muticus</i> <i>Tapinoma</i> sp. 4 <i>Camponotus</i> sp. 1 <i>Camponotus</i> sp. 5 <i>Polyrhachis schellerichae</i>	<i>Gnamptogenys</i> sp. 1 <i>Tetraonera</i> sp. 3 <i>Crematogaster</i> sp. 2 <i>C.</i> sp. 4 <i>C.</i> sp. 6 <i>C.</i> sp. 8 <i>C.</i> sp. 12 <i>C.</i> sp. 14 <i>C.</i> sp. 15 <i>C.</i> sp. ? <i>Rhoptromyrmex</i> <i>Tetramorium</i> sp. 1 <i>Tetramorium</i> sp. 2 <i>Vollenhovia</i> sp. 2 <i>Monomorium</i> sp. 1 <i>M.</i> sp. 2 <i>M.</i> sp. 4 <i>M.</i> sp. 5 <i>Quadristruma</i> sp. 1 <i>Pheidole</i> sp. 1 <i>Tapinoma</i> sp. 1 <i>T.</i> sp. 2 <i>T.</i> sp. 5 <i>T.</i> sp. 7 <i>T.</i> sp. 8 <i>T.</i> sp. 10 <i>T.</i> sp. 11 <i>T.</i> sp. 12 <i>Technomyrmex</i> sp. 10 <i>T.</i> sp. 11 <i>T.</i> sp. 12 <i>Dolichoderus</i> sp. 2 <i>Dolichoderus</i> sp. 4 <i>Camponotus</i> sp. 2 <i>C.</i> sp. 3 <i>C.</i> sp. 6 <i>Polyrhachis bicolor</i> <i>P.</i> sp. 1 <i>P.</i> sp. 2 <i>P.</i> sp. 3 <i>P.</i> sp. 5 <i>P.</i> sp. 6 <i>Paratrechina</i> sp. 1 <i>Gesomyrmex</i> sp. 1

### 3.5.2 $\beta$ -Diversität

Zur Berechnung der  $\beta$ -Diversität wurden die Ähnlichkeitsindizes von Sørensen und Dice (SCHWERDTFEGER 1975, MEBNER 1995) herangezogen. Die Werte wurden einmal mit allen beteiligten Arten berechnet und einmal unter Ausschluß der rezedenten und subrezedenten Arten.

Es zeigte sich, daß die Werte des Sørensen- und des Dice-Ähnlichkeitsindex für Haine von vergleichbarer Größe gut übereinstimmten, während bei verschieden großen Hainen die Werte beider Indizes voneinander abwichen und die Korrektur des Dice-Ähnlichkeitsindex für ungleiche Probengrößen abzulesen war (Tab. 44). Deshalb werden nachfolgend nur die Werte des Dice-Index erläutert.

Über 50 % Artenidentität erreichten die benachbarten Haine 2 und 3 (ca. 7 m voneinander entfernt) sowie Hain 4 und 5 (ca. 50 m voneinander entfernt) (Tab. 44, Anhang 4). Mittlere Werte von 40 % – 50 % Artenidentität zeigten sowohl die benachbarten Haine 1 und 3 (ca. 50 m voneinander entfernt) als auch weiter voneinander entfernte Haine, z. B. 1 und 5, sowie 3 und 4 und 3 und 5 (ca. 500 m [Luftlinie] voneinander entfernt). Die niedrigsten Werte < 35 % wurden alle im Zusammenhang mit dem Hain 2 erzielt, und zwar sowohl zwischen benachbarten Hainen (ca. 50 m voneinander entfernt, Hain 1) als auch von weiter voneinander entfernten Hainen (ca. 500 m [Luftlinie] voneinander entfernt, Hain 4 und 5) (Tab. 44, Anhang 4).

Hierbei ist zu bemerken, daß Hain 2 in mehreren Punkten deutlich von den anderen Hainen abwich: mit nur 9 Halmen war er der kleinste Hain, er hatte mit 15,02 m (sd = 5,86) die niedrigste durchschnittliche Halmlänge, er bot die größte durchschnittliche Zahl besiedelbarer Astinternodien und die zweitgrößte Zahl besiedelbarer Halminternodien (Tab. 30), und das Besiedlungsmuster der Astinternodien unterschied sich deutlich von dem der anderen Haine (Abb. 15).

Unter Ausschluß der rezedenten und subrezedenten Arten entsteht ein anderes Bild. Die Ähnlichkeit der Artenzusammensetzung der meisten weiter voneinander entfernten Haine verringert sich deutlich, siehe z. B. Hain 1 und Hain 5 oder Hain 1 und Hain 4 (Tab. 44). Nur im Falle von Hain 3 und Hain 4 bleibt der Wert des Dice-Index vergleichbar hoch. Im Falle der nahe beieinanderliegenden Haine 1, 2 und 3 erhöhen sich die Werte des Dice-Index. Bei den Hainen 4 und 5 tritt jedoch eine Verringerung des Wertes ein, obwohl beide Haine, ebenso wie die Hainpaare 1/3 und 1/2, zirka 50 m voneinander entfernt sind. Diese Befunde sprechen eher gegen einen regelhaften Einfluß der Entfernung auf die  $\beta$ -Diversität.

Die hohe Artenidentität wurde also zum großen Teil durch Arten verursacht, die entweder mit unterschiedlichem Dominanzgrad in den verschiedenen Hainen vertreten waren oder solchen, die aufgrund ihrer Lebensstrategie (z. B. *Simopone* sp. 1) keine großen Abundanzen erreichten und immer rezedent in den verglichenen Hainpaaren auftraten. Der Anteil dieser Arten beträgt bei den Hainen 1 – 3 jeweils 50 % (Tab. 45). Bei den anderen Hainpaaren kann dieser Anteil bis zu 90 % ausmachen (Tab. 45).

**Tab. 44:** Artenidentität der untersuchten Haine, errechnet nach dem Sørensen–Quotienten/Dice–Index. Oben rechts berechnet mit allen Arten (eudominant bis subrezedent), links unten berechnet nur mit den eu– bis subdominanten Arten.

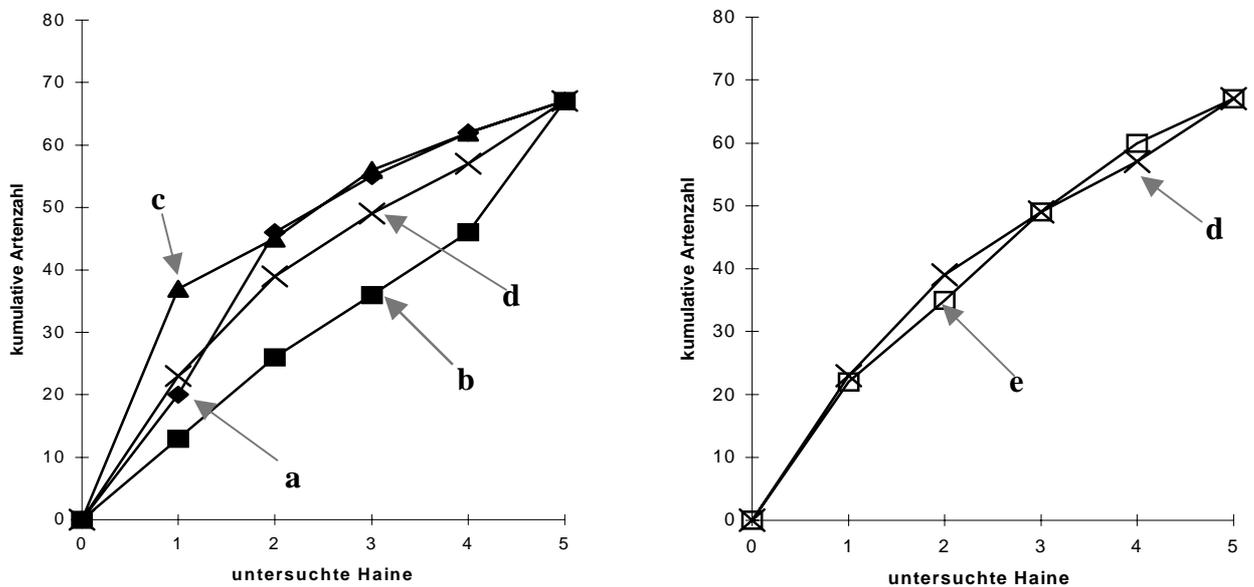
	1	2	3	4	5
1		0,24 / 0,31	0,50 / 0,50	0,38 / 0,40	0,34 / 0,50
2	0,25 / 0,33		0,48 / 0,61	0,23 / 0,31	0,16 / 0,31
3	0,56 / 0,63	0,57 / 0,67		0,43 / 0,45	0,34 / 0,50
4	0,24 / 0,29	0,16 / 0,20	0,40 / 0,43		0,43 / 0,59
5	0,13 / 0,20	0,18 / 0,20	0,15 / 0,20	0,33 / 0,40	

**Tab. 45:** Zahl der gemeinsamen Arten in den fünf untersuchten Hainen. Dabei gilt: Anzahl aller gemeinsamen Arten/Anzahl gemeinsamer Arten ohne rezedente Arten.

Hain 2	Hain 3	Hain 4	Hain 5	
4 / 2	10 / 5	8 / 2	10 / 1	<b>Hain 1</b>
	8 / 4	4 / 1	4 / 1	<b>Hain 2</b>
		9 / 3	10 / 1	<b>Hain 3</b>
			13 / 2	<b>Hain 4</b>

### 3.5.3 Arten–Areal–Kurve

Die Arten–Areal–Kurve ist eine Artenkumulationskurve, bezogen auf die Probengröße oder Probenanzahl (SCHWERDTFEGER 1975). Sie hat grundsätzlich die Form einer Sättigungskurve (deshalb auch manchmal Artensättigungskurve genannt). Die Arten–Areal–Kurve der untersuchten Haine zeigt noch keine Tendenz zu waagrechtem Verlauf, eine Sättigung wird nicht erreicht (Abb. 21). Die Zahl der untersuchten Haine hat nicht ausgereicht, um den Artenbestand der bambusbesiedelnden Ameisen im Untersuchungsgebiet erschöpfend zu erfassen. Dazu ist die Stichprobenzahl zu gering.



**Abb. 21:** Arten–Areal–Kurve der untersuchten fünf Bambushaine aufgetragen

- a) in Bearbeitungsreihenfolge,
- b) mit der minimalen Steigung,
- c) mit der maximalen Steigung,
- d) als Mittelwert aus a) – c),
- e) als Mittelwert aus zehn gezogenen Zufallsreihenfolgen.

### 3.6 Ergebnisse der statistischen Analysen

#### 3.6.1 Multiple Regression: Gesamtauswertung der Haine

Folgende Fragestellungen wurden mit der Methode der Multiplen Regression untersucht (Tab. 46):

1. Wird die Anzahl der Arten pro Halm beeinflusst durch
  - das Halmalter,
  - die Halmlänge,
  - die Häufigkeit der „Dominanten“ nach LESTON (1973 a, b, c) auf dem Halm,
  - die Arten, die den größten Teil der zugänglichen Halm- oder Astinternodien eines Haines besiedeln,
  - die Gesamtzahl der zur Verfügung stehenden Halm- oder Astinternodien oder
  - (nur in der Matrix von Hain 1 eingesetzt, Tab. 46) die Zahl der auf jedem Halm insgesamt in Astinternodien nistenden Arten?
  
2. Wird die Anzahl der Koloniegründungen (umfaßt Koloniegründungen und junge Kolonien) auf einem Halm beeinflusst durch
  - das Halmalter,
  - die Halmlänge,
  - die Häufigkeit der „Dominanten“ auf dem Halm,
  - die Häufigkeit der Arten, die den größten Teil der zugänglichen Astinternodien eines Haines besiedeln,
  - die Gesamtzahl der zur Verfügung stehenden Astinternodien,
  - die Zahl der auf jedem Halm insgesamt in Astinternodien nistenden Arten oder
  - die Zahl der etablierten Arten pro Halm (in der Matrix von Hain 1 statt dessen Artenzahl pro Halm)?
  
3. Wird die Anzahl der unbesiedelten zugänglichen Halminternodien (d. h. weder von Ameisen noch von anderen Tieren besiedelt) pro Halm beeinflusst durch
  - das Halmalter,
  - die Halmlänge,
  - die Häufigkeit der „Dominanten“ auf dem Halm,
  - die Häufigkeit der Arten, die den größten Teil der zugänglichen Halminternodien eines Haines besiedeln,
  - die Anzahl der von Ameisen oder anderen Tieren besiedelten Halminternodien auf dem Halm oder

- die Zahl der auf jedem Halm insgesamt in Halminternodien nistenden Arten?
4. Für die abhängige Variable „unbesiedelte zugängliche Astinternodien“ wurden dieselben unabhängigen Variablen wie unter 3. eingesetzt, wobei sich die letzten vier unabhängigen Variablen hier auf die Astinternodienbesiedlung beziehen (Tab. 46).

**Tab. 46:** Design der Multiplen Regressionsanalyse für die einzelnen Fragestellungen (1 – 4) für die Haine 2 – 5. Die für Hain 1 für die Fragestellungen 1 + 2 verwendeten unabhängigen Variablen werden mit \* gekennzeichnet. \*\* wurde für Hain 1 auch bei Fragestellung 1 eingesetzt. \*\*\* in der Matrix von Hain 1 statt dessen Artenzahl pro Halm.

Die erste, fett umrandete Reihe enthält die abhängigen Variablen, darunter aufgeführt folgen die jeweiligen unabhängigen Variablen, wobei:

**A/H** = Arten pro Halm, **KG** = Anzahl Koloniegründungen pro Halm, **unbesiedelte HI und AI** = Anzahl der unbesiedelten zur Verfügung stehenden Halm- und Astinternodien pro Halm, **HA** = Halmalter, **HL** = Halmlänge, **DoL** = „dominante“ Ameisen nach LESTON\_(1973 a, b, c), **DoH, DoA** = Häufigkeit der Arten, die den größten Teil der besiedelbaren Halm- und Astinternodien nutzen, **HIges, AIges** = Gesamtanzahl der besiedelbaren Halm- und Astinternodien pro Halm, **AHI, AAI** = Anzahl der auf dem jeweiligen Halm in Halm- und Astinternodien nistenden Ameisenarten, **HIAnts, AIAnts** = Anzahl der auf dem jeweiligen Halm von Ameisen besiedelten Halm- und Astinternodien, **etab. A/H** = Anzahl der etablierten Arten je Halm und **HiaT, AIA** = Anzahl der durch andere Tiere besiedelten Halm- und Astinternodien auf dem jeweiligen Halm.

<b>1. A/H</b>	<b>2. KG</b>	<b>3. unbesiedelte HI</b>	<b>4. unbesiedelte AI</b>
HA*	HA*	HA	HA
HL*	HL*	HL	HL
DoL*	DoL*	DoL	DoL
DoA*	DoA*	DoH	DoA
DoH	AIges	AHI	AAI
AIges	AAI**	HIAnts	AIAnts
HIges	etab.A/H***	HiaT	AIA

Die Multiple Regression (MR) ergab für Fragestellung 3 nach Eliminierung von acht Objekten (Bambushalmen), die fast alle zu einem kleinen Hain gehörten (Hain 2 mit insgesamt neun Halmen), einen nicht signifikanten F-Wert für die Prüfung der Gesamtregression (Anhang 9). Dies führte zu der Vermutung, daß die untersuchten Haine keiner einheitlichen Grundgesamtheit angehören. Bei Fragestellung 1 und 2 lieferte die MR-Analyse durchaus plausible Ergebnisse (Tab. 47). Die Signifikanz der unabhängigen Variablen Halmalter und Halmlänge für die Fragestellung 1 könnte man folgendermaßen erklären: Je älter der Halm ist, um so länger war er der Tätigkeit holzbohrender Organismen ausgesetzt und sollte so mehr aufgebohrte, besiedelbare Halm- und Astinternodien aufweisen und somit auch mehr

Nistressourcen anbieten. Zusätzlich erhöht sich mit dem Alter die Verzweigung der Halmäste, indem Äste sekundärer, tertiärer und sogar quartärer Ordnung gebildet werden; auch dies erhöht die Anzahl der potentiellen Nistressourcen. Mit der Halmlänge erhöht sich die Anzahl der potentiell besiedelbaren Halminternodien.

Sollten die Haine allerdings keiner einheitlichen Grundgesamtheit angehören, wären die Ergebnisse der MR–Analyse für die Gesamtheit der Haine zweifelhaft. Daraufhin wurde die Gesamtmatrix aufgetrennt und die MR–Analyse für alle Fragestellungen auch für die einzelnen Haine durchgeführt.

**Tab. 47:** Signifikante unabhängige Variablen der Multiplen Regressions-Analyse aller Haine (Gesamtbetrachtung), der einzelnen Haine (Hain 2, 3, 4, 5) und für die Fragestellung 1 auch für Kombinationen von Hainen. In Klammern wird jeweils das Signifikanzniveau (**p**) angegeben. Im allgemeinen werden die Ergebnisse der Regression ohne Eliminierungen angegeben, abweichende Fälle sind durch \* gekennzeichnet. Für Hain 1 wurde mit leicht abgewandelter Matrix (siehe Text) nur Fragestellung 1 und 2 untersucht.

### Fragestellung 1

<b>Gesamtbetrachtung</b> p < 0,01	<b>Hain 2</b> p >> 0,1	<b>Hain 3</b> p = 0,05	<b>Hain 4</b> p >> 0,1	<b>Hain 5</b> p < 0,01
HA (p << 0,01) HL (p << 0,05) HIges (p < 0,05)	nicht signifikant	AIges (p > 0,05)	nicht signifikant	HIges (p << 0,05) DoA (p < 0,05) HL (p < 0,05)

<b>Hain 3 + 5*</b> p < 0,01	<b>Hain 4 + 5</b> p < 0,01	<b>Hain 3, 4 und 5</b> p < 0,01	<b>Hain 1</b> p < 0,05
HIges (p < 0,05) DoA (p < 0,05) HL (p < 0,05)	DoA (p << 0,01) HA (p < 0,05)	DoA (p << 0,01) HA (p < 0,05)	AAI (p < 0,01)

\* Nach Eliminierung von nicht signifikanten unabhängigen Variablen.

### Fragestellung 2

<b>Gesamtbetrachtung</b> p < 0,01	<b>Hain 2</b> p > 0,05	<b>Hain 3</b> p >> 0,1	<b>Hain 4</b> p >> 0,1	<b>Hain 5</b> p < 0,05	<b>Hain 1</b> p >> 0,1
etabA/H (p << 0,01) DoL (p < 0,05) AAI (p < 0,05)	HL (p << 0,05) etabA/H (p < 0,05) DoA (p < 0,05)	nicht signifikant	nicht signifikant	etabA/H (p << 0,05)	nicht signifikant

### Fragestellung 3

<b>Gesamtbetrachtung</b> p >> 0,1	<b>Hain 2</b> p >> 0,1	<b>Hain 3</b> p >> 0,1	<b>Hain 4</b> p >> 0,1	<b>Hain 5</b> p >> 0,1
nicht signifikant	nicht signifikant	nicht signifikant	nicht signifikant	nicht signifikant

### Fragestellung 4

<b>Gesamtbetrachtung</b> p << 0,01	<b>Gesamtbetrachtung*</b> p >> 0,1	<b>Hain 2</b> p >> 0,1	<b>Hain 3</b> p >> 0,1	<b>Hain 4</b> p >> 0,1	<b>Hain 5</b> p >> 0,1
AIAnts (p < 0,01)	nicht signifikant	nicht signifikant	nicht signifikant	nicht signifikant	nicht signifikant

\* Nach Eliminierung von acht Objekten (Halmen), die alle zu Hain 2 gehörten.

### 3.6.2 Multiple Regression: Einzelauswertung der Haine

Es zeigte sich, daß die Rangfolge der unabhängigen Variablen in den verschiedenen Hainen unterschiedlich war oder die Prüfung der Gesamtregression einen nicht signifikanten F-Wert ergab (Tab. 47). Weiterhin konnte gezeigt werden, daß die signifikante Variablenkonstellation eines Haines die Ergebnisse anderer Haine überdecken konnte. Siehe hierzu Tabelle 47, Fragestellung 1, Hain 3 + 5 im Vergleich mit den Einzelauswertungen von Hain 3 und Hain 5.

In den meisten Fällen leistete keine der unabhängigen Variablen einen signifikanten Erklärungsbeitrag zur Varianz der abhängigen Variablen (Tab. 47). Diese Ergebnisse könnten auf die für die Anzahl der unabhängigen Variablen relativ kleine Objektzahl (Halme im Hain) zurückzuführen sein. Es läßt sich also nicht mit Sicherheit feststellen, ob die Ergebnisse wirklich auf nicht vorhandene biologische Zusammenhänge oder die kleinen Haingrößen zurückzuführen sind.

Bei Hain 5, mit 36 Halmen der größte der untersuchten Haine, ergaben sich für die Fragestellungen 1 und 2 signifikante F-Werte für die Gesamtregression (Tab. 47).

#### Fragestellung 1

Signifikante Variablen waren hier die Anzahl der zur Verfügung stehenden besiedelbaren Halminternodien pro Halm ( $b^* = 0,388735$ )<sup>13</sup>, die Häufigkeit der Arten, die jeweils die meisten der zur Verfügung stehenden Astinternodien nutzen ( $b^* = 0,363478$ ) und die Halmlänge ( $b^* = 0,384535$ ) (alle  $p < 5\%$ ). Alle drei Regressionskoeffizienten haben ein positives Vorzeichen: Je größer also die Anzahl der in Hain 5 auf einem Halm zur Besiedlung verfügbaren Halminternodien, desto größer die Anzahl der Arten pro Halm und umgekehrt. Je größer die Häufigkeit der dominanten Astinternodienbesiedler, um so höher die Anzahl der auf dem Halm nistenden Arten und umgekehrt. Je größer der Halm, um so höher die Anzahl der auf dem Halm nistenden Ameisenarten und umgekehrt. Zirka 50 % der Regressionsvarianz bleiben jedoch unerklärt (Anhang 9).

---

<sup>13</sup> Angegeben wird immer der standardisierte Regressionskoeffizient  $b^*$ . Die Standardisierung eliminiert unterschiedliche Meßdimensionen der Variablen, die sich in den Regressionskoeffizienten niederschlagen können, und macht diese somit vergleichbar (BACKHAUS et al. 1996).

## Fragestellung 2

Die Anzahl der etablierten<sup>14</sup> Ameisenarten pro Halm ( $b^* = 0,567945$ ) ( $p < 5\%$ ) war hier die einzige signifikante Variable. Je größer also die Anzahl der etablierten Ameisenarten auf einem Halm von Hain 5, desto größer die Anzahl der Koloniegründungen pro Halm. Der Anteil der ungeklärten Regressionsvarianz betrug hier knapp 66 % (Anhang 9).

Für Hain 2 ergab sich bei Fragestellung 2 ein signifikanter F-Wert, allerdings mit fast 5 % Irrtumswahrscheinlichkeit. Die kleine Haingröße (insgesamt nur 9 Halme/Objekte) gemeinsam mit der Tatsache, daß bis auf eine unabhängige Variable alle als signifikant eingestuft wurden (alle  $\gg 1\%$  Irrtumswahrscheinlichkeit), zeigt jedoch, daß hier Vorsicht geboten ist (Anhang 9). Deshalb habe ich mich entschlossen, diese Ergebnisse nicht weiter zu interpretieren. Selbst im besten Falle sind statistische Ergebnisse mit Zurückhaltung und Bedacht zu deuten.

Bei Hain 1, der zu Anfang der Untersuchung gefällt wurde, sind einige Daten noch nicht erfaßt worden, so daß hier die Berechnung der Multiplen Regression auf die abhängigen Variablen Anzahl der Arten pro Halm (Fragestellung 1) und Anzahl der Koloniegründungen pro Halm (Fragestellung 2) beschränkt war.

Für die Fragestellung 1 zeigte nur eine der unabhängigen Variablen, die Anzahl der in Astinternodien nistenden Arten, einen signifikanten Zusammenhang ( $b^* = 0,977282$ ) ( $p = 1\%$ ) mit der Anzahl der auf den Halmen angetroffenen Arten. In diesem Hain nisteten die meisten Arten in Astinternodien (Tab. 19 a), und auch die größte Zahl der Koloniegründungen erfolgte in Astinternodien (Tab. 31). Das Ergebnis bestätigt also die herausragende Bedeutung der Astinternodien als Nistressource in diesem Hain und die Bedeutung der Abwesenheit eines dominierenden Astinternodienbesiedlers für die Artenzahl im Hain (siehe hierzu Abb. 15 a, b). Für die Fragestellung 2 lieferte keine der ausgewählten unabhängigen Variablen einen signifikanten Erklärungsbeitrag.

### **3.6.3 Diskriminanzanalysen**

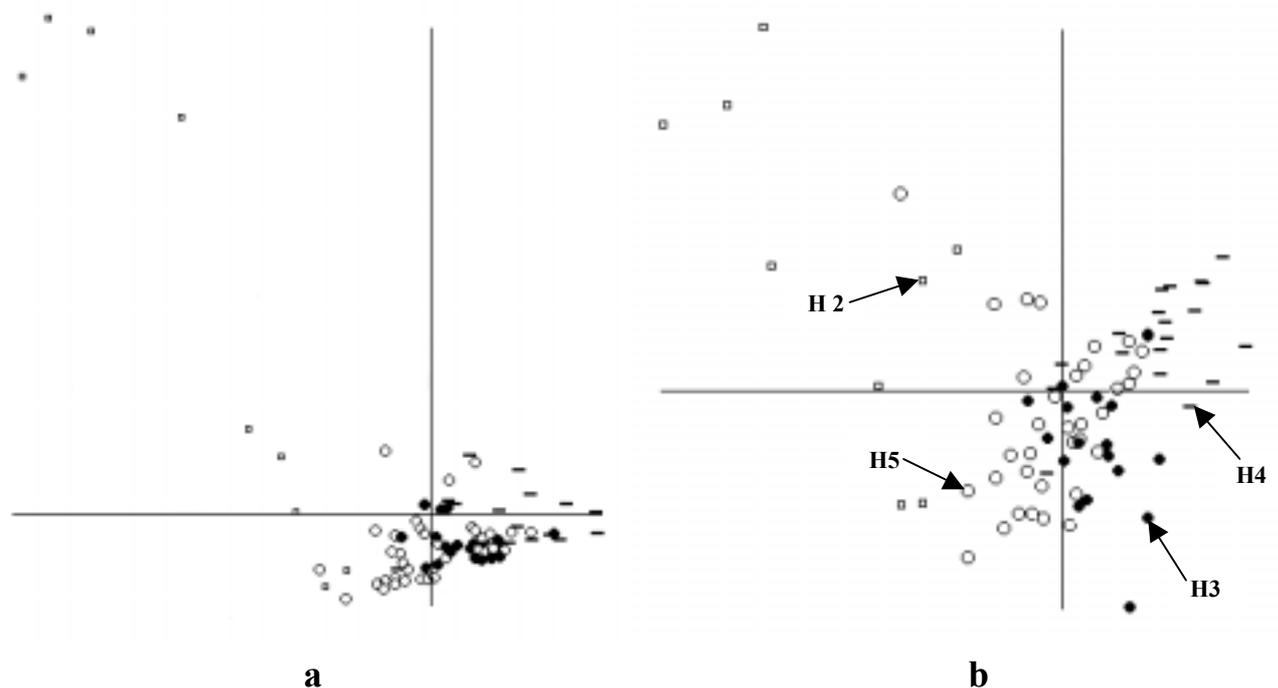
Die kanonischen Diskriminanzanalysen wurden durchgeführt, um zu sehen, ob die unabhängigen Variablen (die auch bei der MR eingesetzt wurden) geeignet sind, die Halme aus einer Grundgesamtheit wieder korrekt auf die einzelnen Haine zu verteilen. Die Ergebnisse zeigen, daß dies der Fall ist, die untersuchten Bambushaine also keine einheitliche Grundgesamtheit bilden, da der Einfluß der Variablen in den einzelnen Hainen verschieden ist.

---

<sup>14</sup> Als etablierte Arten werden hier solche betrachtet, die nicht nur durch Koloniegründungen vertreten sind.

Die Ergebnisse der Regressionsanalysen sind für die Gesamtheit der Haine also zweifelhaft (Abb. 22, Tab. 48, 49).

Die Unabhängigkeitsmaße der Fisher'schen Diskriminanzfunktion zeigen, welche der unabhängigen Variablen einen signifikanten Beitrag zur Auftrennung der Gruppen liefern. Die Variable Halmlänge leistet bei allen Fragestellungen den wichtigsten Beitrag zur Trennung der Gruppen. Die anderen unabhängigen Variablen variieren je nach Fragestellung (Tab. 49).



**Abb. 22:** Gruppenauftrennungen der Diskriminanzanalyse für die Fragestellungen 1 (a) und 3 (b).

Die Pfeile kennzeichnen die Symbole, mit denen die Halme der einzelnen Haine dargestellt sind. **H2** = Hain 2, **H3** = Hain 3, **H4** = Hain 4, **H5** = Hain 5.

Eigenwert 1 (x) : Eigenwert 2 (y).

**Tab. 48:** Ergebnisse der kanonischen Diskriminanzanalyse. Angegeben werden der Eigenwert der ersten und zweiten Diskriminanzfunktion (**Eigenwert 1, Eigenwert 2**), der Eigenwertanteil an der Streuung (**EAS**), der Chi-Quadrat-Wert der Signifikanzprüfung der Diskriminanzfunktion (**Chi<sup>2</sup>**) und das Signifikanzniveau (**p**).

Fragestellung	Eigenwert 1	EAS	Chi <sup>2</sup>	p
1	2,3593	75,54 %	89,6671	< 0,001
2	1,9274	68,67 %	79,4838	< 0,001
3	2,7534	72,65 %	97,8763	< 0,001
4	1,1176	69,38 %	55,5223	< 0,001
Fragestellung	Eigenwert 2	EAS	Chi <sup>2</sup>	p
1	0,6624	21,21 %	37,6099	< 0,001
2	0,6278	22,37 %	36,0568	< 0,001
3	0,8542	22,54 %	45,692	< 0,001
4	0,3831	23,79 %	24,0023	< 0,01

**Tab. 49:** Normierte Koeffizienten der kanonischen Diskriminanzanalysen der unabhängigen Variablen (Abkürzungen siehe Tab. 46, S. 142) für die Eigenwerte 1 und 2 sowie das Unentbehrlichkeitsmaß der Fisher'schen Diskriminanzfunktion für die einzelnen unabhängigen Variablen, angeordnet nach abnehmender Bedeutung.

## Fragestellung 1

Normierte Koeffizienten (kanonische DA) Eigenwert 1		Normierte Koeffizienten (kanonische DA) Eigenwert 2		Unentbehrlichkeitsmaß* (Fisher'sche DF)	
DoH	0,7787	HL	-0,6715	HL	1,487
HL	-0,4593	HIges	-0,5728	DoA	0,5556
HA	-0,2523	DoL	0,3103	DoH	0,5445
DoA	0,2192	AIges	-0,3052	A/H	0,1819
HIges	-0,1855	HA	0,1199	DoL	0,1707
A/H	0,176	DoA	0,0931	AIges	0,1641
AIges	-0,0574	A/H	0,0795	HIges	0,1353
DoL	0,0478	DoH	0,0473	HA	0,0799

\* F = 8,9356, p << 0,001.

## Fragestellung 2

Normierte Koeffizienten (kanonische DA) Eigenwert 1		Normierte Koeffizienten (kanonische DA) Eigenwert 2		Unentbehrlichkeitsmaß* (Fisher'sche DF)	
EtabAH	0,531	AIges	- 0,9149	HL	1,1896
HA	- 0,5242	etabAH	0,3217	DoA	0,3972
HL	- 0,4721	HL	- 0,1721	etabAH	0,3348
AAI	- 0,2827	AAI	- 0,1431	AAI	0,2438
KG	- 0,2638	DoL	0,0854	DoL	0,1977
DoA	0,2449	HA	0,0375	AIges	0,1283
DoL	0,101	DoA	0,0272	HA	0,1259
AIges	- 0,0263	KG	0,0014	KG	0,0388

\* F = 8,0298, p &lt;&lt; 0,001.

## Fragestellung 3

Normierte Koeffizienten (kanonische DA) Eigenwert 1		Normierte Koeffizienten (kanonische DA) Eigenwert 2		Unentbehrlichkeitsmaß* (Fisher'sche DF)	
DoH	0,7266	HIAnts	0,8363	HL	0,8539
HIaT	- 0,3797	leerHI	- 0,3723	DoH	0,2696
AHI	0,3695	AHI	- 0,2474	DoL	0,16
HL	- 0,3053	DoH	- 0,1886	HIAnts	0,1476
HIAnts	- 0,2931	HL	0,1711	AHI	0,083
leerHI	- 0,0791	HA	- 0,1699	HIaT	0,0802
DoL	0,0764	DoL	- 0,0758	leerHI	0,0544
HA	- 0,0126	HIaT	0,0366	HA	0,0182

\* F = 4,6087, p &lt;&lt; 0,001.

## Fragestellung 4

Normierte Koeffizienten (kanonische DA) Eigenwert 1		Normierte Koeffizienten (kanonische DA) Eigenwert 2		Unentbehrlichkeitsmaß* (Fisher'sche DF)	
DoA	0,4983	AIaT	- 0,9607	HL	1,3772
AIaT	- 0,4144	HL	- 0,1727	DoA	1,136
AIAnts	- 0,3893	leerAI	- 0,1501	AIAnts	0,6598
AAI	0,3846	DoL	0,1051	AIaT	0,6175
HA	- 0,336	DoA	- 0,0983	leerAI	0,5262
HL	- 0,3334	HA	0,0549	AAI	0,1567
leerAI	0,2301	AIAnts	0,022	DoL	0,1565
DoL	0,0594	AAI	0,02	HA	0,1534

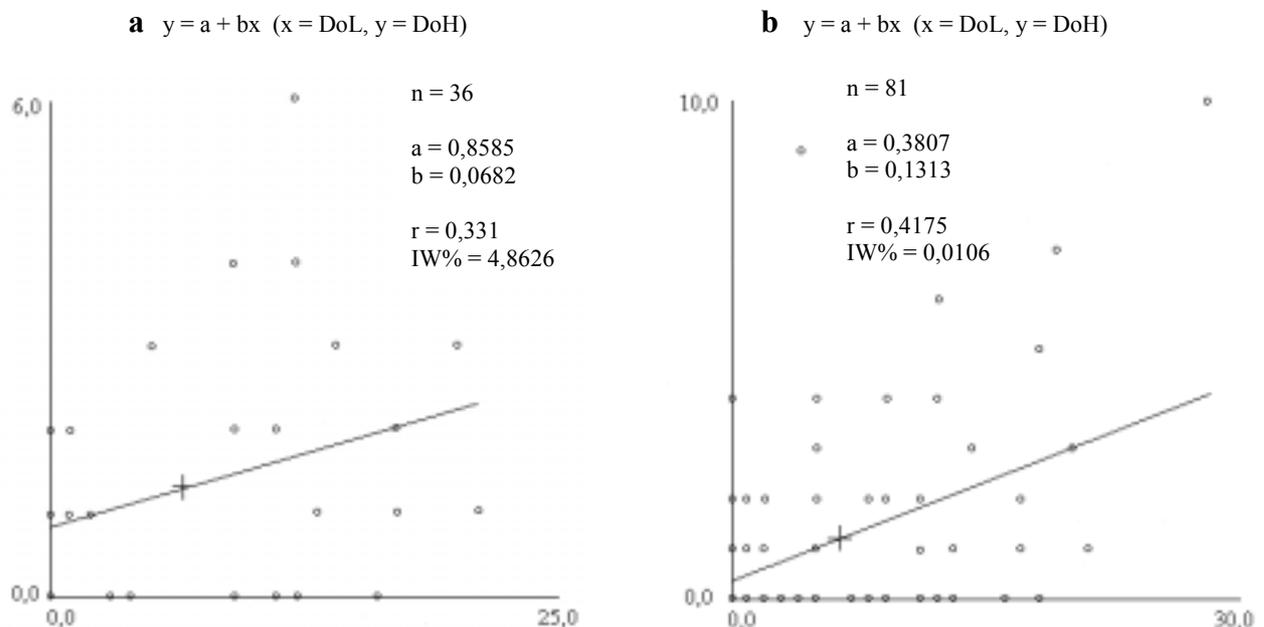
\* F = 10,8436, p &lt;&lt; 0,001.

### 3.6.4 Korrelationsberechnungen

Um zu prüfen, ob ein direkter Zusammenhang besteht zwischen der Häufigkeit<sup>15</sup> der „dominanten“ Ameisenarten nach LESTON (1973 a, b, c) (DoL) und der Häufigkeit dominanter Halm (DoH)– und Astinternodien (DoA) besiedelnder Arten, wurden für die einzelnen Haine und für verschiedene Hainkombinationen Korrelationsberechnungen durchgeführt.

Auch hier war in den meisten Fällen die Irrtumswahrscheinlichkeit so groß, daß ein direkter Zusammenhang abgelehnt werden konnte (Tab. 50). Bei Hain 5 ergab sich eine geringe positive Korrelation ( $r = + .33$ ) zwischen DoL und DoH, allerdings mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5 %. Nach HARMS (1992, S. 134) läge bei einer Stichprobengröße von  $n = 30$  ein Wert des Korrelationskoeffizienten von  $r = +/- .361$  noch im Bereich der zufallsbedingten Streuung. Auch die Betrachtung des Streudiagramms (Abb. 23 a) verstärkt den Eindruck einer geringen, vielleicht sogar rein zufallsbedingten Korrelation.

Bei zusätzlicher Berechnung des Produktmoment–Korrelationskoeffizienten für mehrere Haine gemeinsam ergab sich ebenfalls eine geringe positive Korrelation zwischen DoL und DoH, für die Hainkombination 2 – 5 auf 1% –Niveau und für die Hainkombination 3 – 5 auf 5% –Niveau (Tab. 50).



**Abb. 23:** Streudiagramme der Korrelationsberechnungen für (a) Hain 5 und (b) die Hainkombination 2 – 5.

<sup>15</sup> Hier berechnet mit der Anzahl der genutzten Nistressourcen.

**Tab. 50:** Ergebnisse der Korrelationsberechnungen für den Zusammenhang zwischen der Häufigkeit der „dominanten“ Ameisenarten nach LESTON (1973 a, b, c) (DoL) und der Häufigkeit dominanter Halm (DoH)– und Astinternodien (DoA) besiedelnder Arten,  $r$  = Produktmoment–Korrelationskoeffizient,  $IW$  = Irrtumswahrscheinlichkeit,  $n$  = Stichprobengröße.

	<b>DoH r</b>	<b>DoH IW</b>	<b>DoA r</b>	<b>DoA IW</b>	<b>n</b>
<b>Hain 2</b>	+0.56	11,90 %	+0.60	9,10 %	9
<b>Hain 3</b>	-0.09	74,12 %	+0.17	54,86 %	17
<b>Hain 4</b>	+0.05	82,44 %	+0.28	23,77 %	19
<b>Hain 5</b>	<b>+0.33</b>	<b>5 %</b>	-0.06	71,90 %	36
<b>Hain 2 – 5</b>	<b>+0.42</b>	<b>0,01 %</b>	+0.39	> 5 %*	81
<b>Hain 3 – 5</b>	<b>+0.23</b>	<b>5 %</b>	+0.02	88,60 %	72

\* Das Streudiagramm zeigte eine deutliche Gruppenbildung, weshalb zusätzlich der Spearman–Rangkorrelationskoeffizient berechnet wurde; hier ergab sich eine Irrtumswahrscheinlichkeit > 5 %. Vermutlich wurde das Ergebnis durch die Ausreißerwerte von Hain 2 verursacht. Bei der Berechnung ohne Hain 2 wird ganz klar, daß kein Zusammenhang besteht.

#### Kurzgefaßt:

1. Die untersuchten Bambushaine gehören keiner einheitlichen Grundgesamtheit an. Die anhand der Diskriminanzanalysen gefundene Auftrennung der Haine beruht u. a. auf Unterschieden in der Halmlänge und der Nistressourcennutzung der verschiedenen in Halm- und Astinternodien nistenden Ameisenarten.  
Für die Gesamtheit der Haine ist die Berechnung einer Multiplen Regression deshalb nicht sinnvoll. Da die Haine keine Grundgesamtheit bilden, besteht die Möglichkeit, daß ebenfalls unterschiedliche Mechanismen die Artenzahlen und die Ressourcennutzung der Arten beeinflussen. Der Vergleich der Gesamtbetrachtung und der Einzelbetrachtung der Haine zeigt, daß die Ergebnisse durch den größten Hain beeinflusst werden.
2. Die Anzahl der Objekte (Halme) ist in den meisten Hainen relativ klein, so daß nicht klar ist, ob bei den Einzelberechnungen der Multiplen Regression für die Haine 2 – 4 die ausgewählten unabhängigen Variablen wirklich keinen Erklärungsbeitrag zur Variation der abhängigen Variablen beisteuern oder die geringen Haingrößen die Ergebnisse der Multiplen Regression verursachen.
3. Hain 1 und Hain 5 haben, verglichen mit der Zahl der unabhängigen Variablen, eine größere Zahl an Objekten (Halmen) als die anderen Haine. Da aufgrund unterschiedlicher Bearbeitung der Haine unterschiedliche unabhängige Variable eingesetzt wurden, sind die Ergebnisse nicht direkt zu vergleichen.  
In Hain 1 ergab sich ein Einfluß der Anzahl der insgesamt in Astinternodien nistenden Ameisenarten (AAI) auf die Artenzahl pro Halm (Tab. 47, Fragestellung 1). Weder die

Häufigkeit der „dominanten“ Arten (DoL) noch die der Arten, die besonders häufig Astinternodien besiedeln (DoA), scheint hier einen Einfluß auf die Artenzahl pro Halm zu nehmen.

Für Hain 5 ergab die Multiple Regression einen Einfluß der Anzahl der zur Verfügung stehenden Halminternodien pro Halm (HIges), der Häufigkeit abundanter Astinternodienbesiedler (DoA) und der Halmlänge (HL) auf die Artenzahl pro Halm (Tab. 47, Fragestellung 1).

4. Für die zweite Fragestellung, die Variation der Anzahl der Koloniegründungen pro Halm und der möglichen Einfluß nehmenden Variablen, ergab sich nur für Hain 5 ein signifikantes Ergebnis. Hier zeigte die Zahl der Koloniegründungen pro Halm einen positiven Zusammenhang mit der Zahl der etablierten Ameisenarten pro Halm.
5. Bei den Fragestellungen 3 und 4 ergab die Prüfung der Gesamtregression für die einzelnen Haine einen nicht signifikanten F-Wert.
6. Die durchgeführten Korrelationsberechnungen ergaben in den meisten Fällen keinen Zusammenhang zwischen den „dominanten“ Ameisenarten (DoL) nach LESTON (1973 a, b, c) und den dominanten Halm (DoH)– bzw. Astinternodien (DoA) besiedelnden Ameisenarten. Für Hain 5 und die Hainkombinationen 2 – 5 und 3 – 5 ergab sich eine geringe positive Korrelation zwischen DoL und DoH (Tab. 50). Im Falle von Hain 5 ist dieses Ergebnis wahrscheinlich auf zufallsbedingte Streuung zurückzuführen.

## 4 Diskussion

### 4.1 Bemerkungen zur Methodik

#### 4.1.1 Datenerhebung

Die in der vorliegenden Untersuchung gewählte Methode des Bambusfällens und Absammelns stellt zwar einen größeren Eingriff in das System dar, ermöglicht aber, im Gegensatz zur Fogging-Methode, die genaue Erfassung von Nischenparametern der angetroffenen Ameisenarten. Die Regenerationsfähigkeit der Bambuspflanzen ist sehr groß. Schon im ersten Jahr nach dem Fällen der Haine konnte das Austreiben neuer, allerdings noch relativ dünner Halme beobachtet werden. Nach zwei Jahren waren bereits kleine Haine aus dem Rhizom der Pflanze nachgewachsen, so daß von einer relativ schnellen Erholung des Systems ausgegangen werden kann.

Das Hauptziel der Arbeit war eine möglichst vollständige Erfassung der Bambusameisenzönosen der untersuchten Haine sowie der Nistraumaufteilung unter den einzelnen Ameisenarten.

Methoden der direkten Beobachtung im Baum, wie das Erklettern der Bäume oder die Errichtung von Canopy-Walkways, sind meist auf die erreichbaren Baumabschnitte beschränkt, und besonders individuenarme Nester oder Nester sehr kleiner Arten werden leicht übersehen. GÖTZKE (1993), der seine Untersuchungsbäume erkletterte, bemerkt, daß durch diese Methode große Bereiche der Krone nicht erfaßt und nur ein Bruchteil der tatsächlich vorhandenen Arten wahrgenommen wird. Nachteile der Fogging-Methode sind, daß sie keinerlei Informationen zu Nischenparametern der beteiligten Arten liefert und daß in Hohlräumen nistende Arten wahrscheinlich weder quantitativ noch qualitativ vollständig erfaßt werden. MAJER (1976 b) berichtete z. B., daß es ihm nicht möglich war mit der Fogging-Methode eine „dominante“ in hohlem Pflanzenmaterial nistende Ameisenart von Kakaobäumen zu eliminieren.

Das in der vorliegenden Arbeit angewandte Fällen und Absammeln der Bambushalme bringt umfassendere Informationen als die oben genannten Methoden, ist aber verständlicherweise für Primärwaldsysteme und andere nicht schnell regenerierende Pflanzen nicht akzeptabel.

Obwohl die Erfassung der jeweiligen Ameisenzönose sehr gründlich vorgenommen wurde, waren Verluste von einzelnen Ästen oder Halmspitzen, die beim Fällen des Bambushalmes abrissen und in der benachbarten Vegetation hängenblieben, nicht zu vermeiden. Die Anzahl solcher Verluste war jedoch relativ gering (< 25 Halme waren betroffen, wobei maximal 0,5 bis

2 Meter der Spitze oder 1 – 6 Einzeläste eines Halmes verloren gingen). Mögliche resultierende Fehler sind

- a) eine Häufigkeitsunterschätzung von einzelnen Arten und
- b) der Verlust seltener Arten und damit die Unterschätzung der Artenzahl im jeweiligen Hain.

Man kann jedoch davon ausgehen, daß die anteilmäßige Ressourcennutzung und die Individuendominanz der meisten Arten annähernd vollständig erfaßt wurde.

Anhang 10 zeigt den Artenzuwachs im Hain mit jedem weiteren gefällten Halm für die untersuchten 5 Bambushaine. Je nach Haingröße wird mit dem Fällen von 2 – 7 Halmen schon zirka die Hälfte der im Hain siedelnden Arten erfaßt. Nach dem anfänglichen raschen Anstieg flachen die Kurven für alle Haine mehr oder weniger schnell ab. Das heißt, der Zuwachs an neuen Arten für den Hain wird mit der Anzahl der gefällten Halme geringer. Daraus läßt sich folgern, daß der Verlust eines Halmes maximal den Verlust von 1 – 2 Arten bedeuten könnte, der Artenverlust durch das Abbrechen kleiner Halmstücke (Spitze oder einzelne Äste) sollte also ähnlich, wenn nicht geringer sein.

Allerdings ist zu beachten, daß nur für den Hain 2 alle Proben sicher bestimmt werden konnten. Die nicht bestimmbareren Proben der Haine 1, 3, 4 und 5 (Tab. 2) würden in einigen Fällen die Artenzahl sicher noch erhöhen, wobei der größte Zuwachs bei Hain 5 zu erwarten wäre, da besonders hier viele koloniegründende Königinnen nicht eindeutig zugeordnet werden konnten.

In der Regel wird mit der Individuenzahl die Anzahl der „Fortpflanzungseinheiten“ jeder Art gezählt. Da die Formicidae zu den sozialen Insekten zählen, müßte man hier korrekterweise die Anzahl der Geschlechtstiere je Art angeben. Die Angabe der Individuen- und Ressourcennutzungs-Abundanz ist jedoch sinnvoller zur Darstellung der ökologischen Bedeutung sozialer Insekten in ihren Lebensgemeinschaften.

Der große Erfolg der Formicidae ergibt sich aus ihrer sozialen Lebensweise und ihrer Fähigkeit, Symbiosen mit Pflanzen und Tieren einzugehen (WILSON 1990, HÖLLDOBLER & WILSON 1990, MASCHWITZ 1992). Zwar ist das befruchtete weibliche Geschlechtstier Ausgangspunkt der Kolonie, doch die Besonderheit des Lebens im sozialen Verband und der Einfluß der sozialen Insekten auf das Umfeld ergeben sich durch die Tätigkeit der Arbeiterinnen, die mit ihrer gewaltigen Biomasse, um nur einige wenige Punkte zu nennen, z. B. Nistplätze besetzen, gemeinsam Beute eintragen und so ihr Beutespektrum erweitern können oder im Falle obligater mutualistischer Pflanzenbeziehungen ihre Pflanzenpartner vor Herbivoren oder konkurrierenden Pflanzen schützen (WILSON 1990, HÖLLDOBLER & WILSON 1990, MASCHWITZ 1992). Auch sind die Kolonien sozialer Insekten langlebiger als die Individuen ihrer solitären Ordnungskollegen (WILSON 1990).

Eine Abrechnung in Fortpflanzungseinheiten für die sozialen Insekten erscheint deshalb aus bioökologischer Sicht unbefriedigend und entspricht eher dem Energiefluß geprägtem Ansatz

der physiologischen Ökologie (Autökologie) (MÜHLENBERG 1989) oder der Betrachtung des Ökosystems aus energetischer Sicht (SCHAEFER & TISCHLER 1983).

#### 4.1.2 Auswertungsmethoden: Diversität

Der Begriff „Diversität“ umfaßt verschiedene Formen der Diversität, z. B. Artendiversität, Strukturdiversität und nach MAGURRAN (1988) sogar die Nischenbreite als Maß der Diversität der von einer Art genutzten Ressourcen. Im nachfolgenden wird ausschließlich auf die Artendiversität eingegangen.

Die uneinheitliche Verwendung des Begriffes Diversität, die Vermengung verschiedener Konzepte, führte dazu, daß ROBERT MACARTHUR in seinem Buch „Geographical Ecology“ (1972, S. 197) rät, den Begriff abzuschaffen: „Perhaps the word ‚diversity‘ like many words in the early vocabulary of ecologists should be eliminated from our vocabularies as doing more harm than good. To some people ‚diversity‘ means the number of species, to some it incorporates both the number and the evenness of their abundances, and to some it can be viewed as a vector with one component the number of species and the second component the evenness of abundances; to yet others it is best described by a relative abundance curve.“

Im Konzept der Diversität wird allgemein zwischen  $\alpha$ -,  $\beta$ - und  $\gamma$ -Diversität unterschieden. Die  $\alpha$ -Diversität bezeichnet die Artendiversität innerhalb einer syntop lebenden Biozönose (LINSENMAIR 1990). Nach WHITTAKER (1972) wird sie als „within-habitat-diversity“ bezeichnet. Während z. B. WHITTAKER (1972), MAGURRAN (1988) und HUSTON (1994) das Konzept des Artenreichtums (species richness) als ursprüngliche bzw. einfachste Form der  $\alpha$ -Diversität bezeichnen, stellt schon SCHWERDTFEGER (1975) dieses Maß außerhalb des Konzeptes der Diversität.  $\alpha$ -Diversität wird hier, wie auch bei SCHAEFER & TISCHLER (1983), LINSENMAIR (1990) als Arten-Abundanzen-Relation verstanden, die dem Fakt Rechnung trägt, daß bei gleichem Artenreichtum unterschiedliche Abundanzen der beteiligten Arten unterschiedlich strukturierte Gemeinschaften verursachen.

Die  **$\alpha$ -Diversität** wird anhand von Arten-Abundanz-Modellen, welche die Verteilung der Abundanzen beschreiben und einer Vielzahl von Indizes, die sich auf die proportionalen Abundanzen der beteiligten Arten beziehen, dargestellt (MAGURRAN 1988). Die statistische Beschreibung der Artendiversität und der kritische Vergleich der statistischen Methoden führten schließlich dazu, daß über der Methodendiskussion die eigentlichen Fragen, z. B. über

die Mechanismen der Artenvielfalt tropischer Lebensgemeinschaften, ins Hintertreffen gerieten. HUSTON (1994, S. 64) stellt fest, daß der Vergleich und die Kritik statistischer Methoden praktisch nichts zum ökologischen Verständnis der Artendiversität beigetragen haben. HURLBERT (1971, S. 585) kommt zu dem Schluß: „Diversity per se does not exist. There are many statistical properties relating to species composition and species numbers relations and each one may give a different ordering of the communities.“

Die Diversitäts-Indizes wurden meist aus der Informationstheorie oder Wahrscheinlichkeitsrechnung abgeleitet, und HURLBERT (1971, S. 578) stellt bezüglich der aus der Informationstheorie abgeleiteten Indizes fest: „No one has yet specified exactly what significance the ‚number of bits per individual‘ has to the individuals and populations in a community.“

Unterschiedliche Autoren bevorzugen schließlich unterschiedliche Vorgehensweisen (PEET 1974, WOLDA 1983, MAGURRAN 1988, MEBNER 1995), und sowohl MAY (1975) als auch HUSTON (1994) weisen schließlich darauf hin, daß es unrealistisch ist, von einem einzigen statistischen Verfahren zu erwarten, daß es die Diversität einer Sammlung adäquat beschreibt. Die Anwendung mehrerer Diversitäts-Indizes oder/und Dominanz-Diversitäts-Kurven wird empfohlen (HUSTON 1994).

Einige Autoren berechnen wegen der Nachteile, die den meisten Indizes anhaften, denjenigen Index, der nach neuesten Untersuchungen die geringsten Nachteile innehat, d. h. es wird doch versucht mit einem Index die Aspekte der Diversität einer Probensammlung zu erfassen (GÖTZKE 1993). ACHTZIGER et al. (1992) schildern mögliche Fehlinterpretationen bei ausschließlicher Beurteilung durch Evenness- und Diversitäts-Index-Werte.

Der den meisten dieser Indizes anhaftende Informationsverlust ist ein weiterer Nachteil (MAGURRAN 1988, HUSTON 1994).

Den Arten-Abundanz-Modellen (z. B. geometrische Serie, log-normal-Verteilung) ist gemeinsam, daß für jede gegebene Kurvenform verschiedene Hypothesen zur Interpretation herangezogen werden können (WHITTAKER 1972, MAGURRAN 1988). Es ist deshalb unzulässig, von der Güte der Anpassung eines Modells an die Daten Rückschlüsse auf die wirkenden biologischen Prozesse zu ziehen (MAGURRAN 1988).

Nach SUGIHARA (1980) zeigt die Mehrzahl der untersuchten Artengemeinschaften eine log-normal-Verteilung, die jedoch auf die statistischen Eigenschaften großer Zahlen und das „central-limits-theorem“ zurückzuführen ist (MAY 1975). Der Informationsgewinn beschränkt sich auf die Abschätzung der relativen Anzahl der auf die Struktur einer Artengemeinschaft einwirkenden Faktoren. Eine Anpassung der Daten an die log-normal-Verteilung läßt den Schluß zu, daß auf die Artengemeinschaft eine Vielzahl strukturierender Faktoren einwirkt (MAGURRAN 1988, MEBNER 1995). Dies ist ein bei einer aus vielen Arten zusammengesetzten

komplexen Lebensgemeinschaft zu erwartender Befund, der sich bei Kenntnissen zur Ökologie einzelner Arten auch ohne mathematische Berechnungen entwickelt.

FLOREN (1995) sowie FLOREN & LINSENMAIR (1997) finden, daß die große Anzahl „seltener“ Arten in jeder der von ihnen untersuchten Ameisengemeinschaften die Anpassung an eines der Arten–Abundanz–Modelle verhinderte. Dieses Charakteristikum ist jedoch vielen Lebensgemeinschaften eigen<sup>16</sup> (PRESTON 1948, SCHWERDTFEGER 1975, MAGURRAN 1988) und in den tropischen Lebensgemeinschaften besonders ausgeprägt.

MAGURRAN (1988) weist darauf hin, daß die alleinige Betrachtung von Rang–Abundanzgraphen keine sichere Methode ist, um auf das zugrundeliegende Verteilungsmodell zu schließen. Erst mathematische Anpassungstests bestätigen oder verneinen einen Zusammenhang.

Ein Anpassungstest der geometrischen Serie, die meist artenarme Gemeinschaften oder frühe Sukzessionsstadien beschreibt (WHITTAKER 1972, MAGURRAN 1988), an den Rang–Abundanzgraphen des Haines 2 erschien zunächst vielversprechend. Als jüngster und artenärmster Hain wäre ein solcher Zusammenhang durchaus zu erwarten gewesen. Betrachtet man jedoch die dem Modell zugrunde liegenden Überlegungen erübrigt sich eine solche Berechnung: es wird davon ausgegangen, daß die dominanteste Art den Anteil  $k$  einer limitierten Ressource besetzt, die zweitdominanteste Art soll einen Anteil  $k$  der verbleibenden Ressource besetzen usw. Dabei soll der von jeder Art genutzte Anteil ihrer Abundanz entsprechen (MAGURRAN 1988). Da in den Bambushainen erstens von den einzelnen Ameisenarten oft unterschiedliche Nistressourcen genutzt wurden und zweitens die Individuenzahl nicht immer dem genutzten Ressourcenanteil entsprach, sollte die vorgefundene Verteilung einer geometrischen Serie nicht entsprechen (was sich in der Form des Graphen von Hain 2 ja auch andeutet, Abb. 19).

Nach MEßNER (1995) erhält man, „wenn der Anteil an der Ressource, die eine Art für sich beanspruchen kann, nicht nur von der Populationsgröße abhängig“ ist (die Arten also „unterschiedlich gut“ in der Ressourcenausbeutung sind), eine logarithmische Serie.

An diesem Punkt der Überlegungen wurden die Rang–Abundanzgraphen der Haine 2 – 4 nochmals erstellt, diesmal jedoch mit der Anzahl der durch die einzelnen Ameisenarten genutzten Ressourcen (Anhang 11). Die so für Hain 2, 3 und 5 erstellten Kurven unterschieden

---

<sup>16</sup> Ausnahmen hiervon bilden z. B. Artengemeinschaften gestörter, z. B. eutrophierter Habitats wo die Artenzahl insgesamt geringer ist als in ungestörten Habitats, siehe z. B. Fließgewässer und Seen (LAMPERT & SOMMER 1993).

sich deutlich von den mit der jeweiligen Individuenzahl der Ameisenarten gezeichneten Kurven (Abb. 19).

Damit ist fraglich, ob eine Anpassungsberechnung der Verteilungsmodelle für Ameisen als soziale Insekten überhaupt sinnvoll ist. Individuenzahl und Anzahl der genutzten Ressourcen sind nicht, wie z. B. bei solitären Tierarten, identisch. Auch die Darstellung mit der Anzahl der genutzten Ressourcen kann aus diesem Grunde problematisch sein. Die Anzahl der genutzten Ressourcen muß nicht dem Dominanzstatus einer Ameisenart entsprechen, da sich die Nistressourcen z. B. in der Größe unterscheiden. Auf die Berechnung von Anpassungstests an die verschiedenen Arten–Abundanz–Modelle wurde deshalb verzichtet.

Weitere kritische Bemerkungen zu Arten–Abundanz–Modellen siehe MAY (1975), MAGURRAN (1988) und HUSTON (1994). Die Rang–Abundanzgraphen wurden trotzdem in diese Arbeit aufgenommen, da sie die Dominanzverhältnisse innerhalb einer Artengemeinschaft anschaulich darstellen und eine sinnvolle graphische Ergänzung zu den Dominanztabellen und Diversitätsberechnungen der einzelnen Bambusameisengemeinschaften sind (Abb. 19).

Aufgrund der oben aufgeführten Überlegungen beschränkt sich die Beschreibung der  $\alpha$ –Diversität hier weitgehend auf „klassische“ Methoden der Beschreibung einer Artengemeinschaft:

1. Angabe der in jedem Hain gefundenen Artenzahl (Artenreichtum),
2. Angabe der durchschnittlich auf einem Bambushalm nistenden Artenzahl (Artendichte nach SCHWERDTFEGGER 1975) und
3. Darstellung der Abundanzverhältnisse anhand von Rang–Abundanzgraphen (Abb. 19) und Dominanztabellen (Tab. 39 a – e).

Zusätzlich wurden nach der Empfehlung von MAGURRAN (1988) der Berger–Parker–Index (BPI) und der log–Serien–Index  $\alpha$  ( $\alpha$ ) berechnet und mit der Rarefactionkurve nach SHINOZAKI (1963, zitiert in ACHTZIGER et al. 1992) eine Standardisierung der Haingrößen vorgenommen.

Erwartungsgemäß ist die Diversitätseinstufung der einzelnen Haine je nach Gewichtung des verwendeten Index (Evenness [reziproker BPI] oder Artenreichtum [ $\alpha$ ]) unterschiedlich (Tab. 41). Die Ergebnisse zeigen, daß mit dem BPI und dem  $\alpha$  keine Erkenntnisse gewonnen werden, die nicht auch aus der Betrachtung der Artenzahlen und den Dominanztabellen (Tab. 39 a – e, 41) erkenntlich sind (siehe Kapitel 3.5.1). Der Hain mit der höchsten Artenzahl hat den höchsten und der Hain mit der niedrigsten Artenzahl den niedrigsten  $\alpha$ –Wert (Tab. 41). Das Dominanzgefüge ist stark durch die jeweils abundanteste Ameisenart im Hain geprägt

(Dominanzgrad von 40 % – 56 %, Tab. 39 b – e). Dem entsprechend ist die Diversitätseinstufung der Haine durch den reziproken BPI insgesamt niedrig (Tab. 41).

Einzig die Rarefaction-Methode, hier berechnet nach SHINOZAKI (1963, zitiert in ACHTZIGER et al. 1992), lieferte durch die Artenzahl-Erwartungswerte bei standardisierter Probengröße neue und aufschlußreiche Ergebnisse.

Auch bei einer standardisierten Probengröße von 9 bzw. 17 Halmen würden z. B. in Hain 5 höhere Artenzahlen erwartet als in den Hainen 1 – 4 (Tab. 42). Hain 4 hat für S(9) ebenfalls einen höheren Artenzahl-Erwartungswert als die Haine 1 – 3. Die größere Artenzahl in den Hainen 4 und 5 ist also nicht nur auf die größere Halmzahl in diesen Hainen zurückzuführen. Verglichen mit Hain 3 bieten diese beiden Haine eine größere Anzahl an besiedelbaren Nistressourcen (Tab. 30). Ist die höhere Artenzahl also auf ein höheres Nistraumangebot zurückzuführen? Hiergegen sprechen die in Hain 2 vorgefundenen Verhältnisse, wo trotz des höchsten Angebotes an besiedelbaren Astinternodien, die geringste Anzahl Astinternodien besiedelnder Ameisenarten angetroffen wurde (Tab. 19 b). In Hain 2 wurde der größte Teil der Astinternodien durch eine Art, *Tapinoma* sp. 6 besetzt (Abb. 15 b). Dieses Besiedlungsmuster unterscheidet sich deutlich von dem der anderen Haine, wo, trotz geringerem Angebot besiedelbarer Astinternodien, in diesen mehr Ameisenarten nisteten (Abb. 15 a, c, d). Das Angebot qualitativ und quantitativ geeigneten Nistraumes ist zwar die Grundvoraussetzung einer Ameisenbesiedlung im Bambus, aber offensichtlich ist die Zahl der zur Verfügung stehenden Nistressourcen kein verlässliches Maß, um auf die Anzahl der dort nistenden Ameisenarten zu schließen.

Als einfachste Erklärung wäre ein generell unterschiedlicher lokaler Artenreichtum der beiden Standorte denkbar, aber die Stichprobengröße ist insgesamt zu gering um hierüber zu befinden.

Auch zur Berechnung der  **$\beta$ -Diversität** steht ein vielfältiges Instrumentarium zur Verfügung. Es handelt sich entweder um Indizes, die mit An- und Abwesenheitsdaten arbeiten, oder solche, welche die proportionalen Abundanzen der Arten der Gemeinschaften mit einbeziehen. Verglichen wird je nach angewandter Methode entweder die Ähnlichkeit oder Verschiedenheit zwischen zwei oder mehreren Proben (MAGURRAN 1988, LÜCKING 1994, MEßNER 1995). Dabei entspricht eine hohe Ähnlichkeit einer niedrigen  $\beta$ -Diversität und umgekehrt.

Auch hier ist die Auswahl der Methoden durch die nicht standardisierte Probengröße eingeschränkt. Um die Auswirkung der unterschiedlichen Probengröße darzustellen, wurde für den Vergleich der Haine sowohl der Sørensen-Index als auch der Dice-Index berechnet (Kapitel 3.5.2). Der Dice-Index wird bei unterschiedlicher Probengröße angewandt

(WOLDA 1981, MEßNER 1995). Der Vergleich der Ergebnisse (Tab. 44) zeigt, daß die Index-Werte bei Hainen vergleichbarer Größe sehr ähnlich bis identisch sind (siehe z. B. Hain 3 und Hain 4), während sie bei Hainen stark unterschiedlicher Größe deutlich differieren (siehe Hain 2 und Hain 5).

Zum Vergleich des Einflusses der „seltenen“ Arten wurde die Fundhäufigkeit der Arten in den Hainen dargestellt (Tab. 43, Abb. 20). Es ist ersichtlich, daß das Ausmaß der Artenidentität der Haine durch die hohe Anzahl an Arten, die nur in einem Hain angetroffen wurden und damit den lokalen Artenreichtum, beeinflußt wird.

Der Vergleich des Dice-Index, berechnet mit allen in den jeweiligen Hainen angetroffenen Arten und berechnet nur mit den eu- bis subdominanten Arten, veranschaulicht die Bedeutung der rezedenten Arten.

Die relativ hohe Artenidentität wurde zum großen Teil durch Arten verursacht, die entweder mit unterschiedlichem Dominanzgrad in den verschiedenen Hainen vertreten waren oder solchen, die aufgrund ihrer Lebensstrategie (z. B. *Simopone* sp. 1) keine großen Abundanzen erreichten bzw. aus anderen nicht ersichtlichen Gründen immer rezedent in den verglichenen Hainpaaren auftraten. Der Anteil dieser Arten betrug bei den Hainen 1 – 3 jeweils 50 % (Tab. 45). Bei den anderen Hainpaaren konnte dieser Anteil bis zu 90 % ausmachen (Tab. 45).

ROSCISZEWSKI (1995), der in seiner Bestandsaufnahme der Ameisenfauna eines tropischen Tieflandregenwaldes unter anderem sechs Bäume untersuchte, fand für diese, beim Vergleich mit dem Sörensen-Index, mit einer mittleren Faunenähnlichkeit von 17,8 % eine sehr niedrige Übereinstimmung (d. h. eine hohe  $\beta$ -Diversität).

Im Vergleich dazu ist die für die Bambushaine mit dem Dice-Index ermittelte  $\beta$ -Diversität mit einer Faunenähnlichkeit von minimal 31% bis zu maximal 61 % (Tab. 44) zum Teil deutlich niedriger. Eine niedrige  $\beta$ -Diversität wird als Hinweis auf deterministisch geprägte Systeme und eine hohe  $\beta$ -Diversität als Hinweis auf stochastisch geprägte Systeme gedeutet (Tab. 1). Bei den hier verglichenen zehn Hainpaaren zeichnet sich kein einheitlicher Trend ab. Insgesamt ist die Stichprobe von fünf Hainen zu gering um definitive, statistisch gestützte Aussagen zu machen. Die durchschnittliche Faunenähnlichkeit beträgt hier 42 %, was zumindest darauf hindeutet, daß die Ameisengemeinschaften nicht nur durch stochastische Mechanismen strukturiert wurden.

VERHAAGH & ROSCISZEWSKI (1994) fanden mit dem Sörensen-Quotienten bis zu > 40 % für verschiedene Waldinseln in Bolivien ähnliche Faunenähnlichkeiten wie in der vorliegenden Arbeit. Für den Vergleich von Waldinseln und terra firme-Wald ermittelten sie Sörensen-Werte von 30 % – 40 %.

GÖTZKE (1993) stellte fest, daß die Entfernung der untersuchten Gemeinschaften voneinander positiv mit der  $\beta$ -Diversität korreliert war und so einen Einfluß auf die Ähnlichkeit der von ihm untersuchten arborealen Ameisenzönosen hatte.

Die Befunde der vorliegenden Arbeit sprechen eher gegen einen regelhaften Einfluß der Entfernung auf die  $\beta$ -Diversität. Hainpaare mit vergleichbarer Entfernung voneinander zeigten unterschiedliche Artenidentitätswerte, und Haine unterschiedlicher Entfernung voneinander zeigten z. T. vergleichbare Artenzusammensetzungen (Tab. 44, Anhang 4).

Oftmals zeigt sich, daß die Ergebnisse mehr oder weniger aufwendiger statistischer Methoden erstens auch auf einfacherem Wege zu erreichen sind und zweitens häufig entgegen eingangs gehegter Erwartungen keine Aussagen über Wirkmechanismen der Diversität liefern. Die beiden nachfolgend beschriebenen Fälle sollen als Beispiele dienen:

1. FLOREN (1995, S. 42): „Die strukturelle Verschiedenheit der Ameisengemeinschaften bestätigt auch der Vergleich der sehr unterschiedlichen Rarefactionkurven. Selbst den ähnlichen Kurvenverläufen der *Aporusa*-Arten #52 und #72 liegen deutlich verschiedene Dominanzmuster zu Grunde, wie dies der Vergleich mit der Arten-Abundanzmatrix bestätigt.“

Oder ebenda auf Seite 51: „In Zusammenhang mit der regionalen Rarefactionkurve zeigt sich aber, daß die hohe beta-Diversität von den vielen geringabundanten, seltenen Arten verursacht wird.“

Warum muß die Rarefaction-Kurve berechnet werden, wenn mir schon meine Arten-Abundanzmatrix die strukturelle Verschiedenheit der Ameisengemeinschaften zeigt und gemeinsam mit Fundhäufigkeitslisten dokumentiert ob geringabundante, seltene Arten überwiegen?

2. MEBNER (1995, S. 50 – 51): „Auch die Rarefaction- und Shinozakikurven lassen erkennen, daß der Artenreichtum in der Savanne größer als im Galeriewald ist. Die Evenness der Arten-Abundanzverteilungen beider Habitats wird, wie schon der Rang-Abundanzplot (Abb. 10) vermuten ließ, durch einen hohen Anteil an seltenen Arten bestimmt und ist deshalb niedrig, was auch in den Rarefaktionskurven durch die schwach gekrümmten Kurven angezeigt wird.“

Der Artenreichtum  $S$  entspricht der Anzahl der Arten in einer Probe und ist das einfachste Diversitätsmaß (MAGURRAN 1988). Durch Vergleich der durchschnittlich festgestellten Artenzahl in Savanne und Galeriewald schloß MEBNER (1995) einen Sammlungsartefakt als Ursache des größeren Artenreichtums in der Savanne aus. Die Berechnung der Rarefaction-

und Shinozaki-Kurven drückt also nur auf andere Art aus, was bereits festgestellt wurde. Auch hier läßt sich der hohe Anteil an seltenen Arten im Rang-Abundanz-Graphen (MEBNER 1995, S. 45) und aus den jeweiligen Fundhäufigkeiten der beteiligten Arten ersehen.

In beiden Fällen werden Daten nur komplizierter aufbereitet ohne wirklichen neuen Erkenntnisgewinn über Diversitätsmechanismen zu liefern.

Komplexe Lebensgemeinschaften lassen sich nicht auf die Interpretation von Kurvenkrümmungen oder kompliziert aussehende Berechnungen reduzieren. Es sollte nie vergessen werden, daß es sich hier immer nur um Hilfsmittel handelt, die den direkten Blick auf die Lebensgemeinschaften und die Biologie der beteiligten Arten nicht ersetzen können.

#### **4.1.3 Auswertungsmethoden: Statistik**

Die Ergebnisse der durchgeführten Multiplen Regression und Diskriminanzanalyse haben gezeigt, daß die untersuchten Bambushaine nicht als Grundgesamtheit zu betrachten sind (Kapitel 3.6.1). Dabei erwiesen sich Unterschiede der Halmlängen sowie der Ast- und Halminternodienbesiedlung als wichtigste Gruppentrennungsmerkmale (Tab. 49).

Die Berechnung der Multiplen Regression für die einzelnen Haine ergab für die meisten Fragestellungen keine signifikanten Ergebnisse (Tab. 47). Es ist nicht klar, ob dies auf die für die Anzahl der unabhängigen Variablen relativ kleine Objektzahl (Halme im Hain) oder auf nicht vorhandene biologische Zusammenhänge zurückzuführen ist.

Daraus folgt, daß mit wenigen Ausnahmen (Tab. 47) der in dieser Arbeit gewählte Aufbau der Multiplen Regressionsanalyse zur Aufklärung der Fragestellungen nicht geeignet war.

Das die Bambushaine insgesamt keine Grundgesamtheit bilden, ist von besonderer Bedeutung, da sich nicht nur die Haine untereinander, sondern auch die Halme eines Haines sowohl in Länge, Alter und Nistplatzangebot als auch in der Besiedlung unterscheiden. Bilden auch die einzelnen Haine, obwohl morphologisch betrachtet eine Einheit, statistisch gesehen keine Grundgesamtheit? In diesem Fall müßte eine statistische Auswertung verschiedene Halmtypen miteinander vergleichen und nicht ganze Haine.

Auch für Bäume könnten solche Unterschiede sowohl für verschiedene Baumindividuen als auch für verschiedene Äste/Bereiche auf einem Baum eine Rolle spielen.

## 4.2 Taxonomische Struktur der untersuchten Bambus–Ameisenfauna

### 4.2.1 Gattungs– und Artenzahlen

Aufgrund des unterschiedlichen Probenumfangs und der unterschiedlichen Untersuchungsschwerpunkte ist ein direkter Vergleich der Gesamtartenzahlen verschiedener Untersuchungen nicht sinnvoll (Tab. 51). Vergleicht man jedoch die Artenzahlen pro Baum bzw. Bambushain, so sind die Ergebnisse insgesamt vergleichbar. Trotz der zahlreichen Unterschiede (Standorte, Baumarten, Größe der untersuchten Pflanzen) werden in den Bambushainen ähnliche Artenzahlen erreicht, wie in den anderen Baumkronenuntersuchungen (Tab. 51).

Die bisher identifizierte Artenzahl pro Bambushain beträgt minimal 13 Arten und maximal 38 Arten. ADIS et al. (1984) fanden pro Baum 12 – 17, FLOREN (1995) 30 – 56 Ameisenarten pro Baum, wobei letzterer als Durchschnitt 30 – 40 Arten angibt. Die drei von FLOREN (1995) untersuchten Baumarten erreichten eine maximale Höhe von 28 Metern und waren charakteristische Vertreter der unteren Kronenschicht. Die von HARADA & ADIS (1997) untersuchten Bäume erreichten 38 m bzw. 45 m Höhe und erbrachten Artenzahlen von 46 bzw. 82 Arten (Tab. 51). Mit einer durchschnittlichen Höhe von 15,0 m – 22,8 m und einer maximalen Halmlänge von 27,6 m (Kapitel 2.3.4.1) sind auch die Bambushaine Vertreter der unteren Kronenschicht.

Die Gattungs– und Artenzahl der einzelnen Unterfamilien variiert in unterschiedlichen Untersuchungsgebieten sowie je nach Untersuchungsschwerpunkt oder Methode (vergleiche MALSCH 1995 und ROSCISZEWSKI 1995, Tab. 51), wobei jedoch meist die **Myrmicinae** die dominierende Gruppe bilden (Tab. 51). Auch in der Bambus–Ameisenfauna erwiesen sich die Myrmicinae als gattungs– und artenreichste Unterfamilie, gefolgt von den Dolichoderinae und Formicinae (Tab. 4).

Die hohe Artenzahl der in Bambus nistenden Myrmicinen ist auf die Gattung *Crematogaster* zurückzuführen, die mit 11 Arten vertreten ist (Tab. 5). Diese Gattung ist weitgehend arborikol, zählt mit zu den artenreichsten Gattungen weltweit (WILSON 1976, ROSCISZEWSKI 1995) und erreicht auch in anderen Untersuchungen hohe Artenzahlen (Tab. 51).

Die **Dolichoderinen** treten zwar durchaus als gattungs– und artenreiche Unterfamilie in Erscheinung, aber die gefundene Artenzahl ihrer Gattungen erreicht kaum die der anderen häufigen Gattungen (Tab. 51).

**Tab. 51:** Taxonomische Struktur der Ameisengemeinschaften verschiedener Untersuchungen mit unterschiedlichem Erfassungsaufwand. Angegeben sind, wenn möglich, die drei **gattungs-** bzw. **artenreichsten Unterfamilien (UF)** und die drei **artenreichsten Gattungen** der Untersuchungen.  
**D** = Dolichoderinae, **F** = Formicinae, **M** = Myrmicinae, **P** = Ponerinae und **PS** = Pseudomyrmecinae.

Autor	Lokalität	Schwerpunkt	Methode	Umfang	gattungsreichste UF	artenreichste UF	artenreichste G	Artenzahl gesamt/pro Baum bzw. Hain
ADIS ET AL. 1984	Brasilien	arboreal	Fogging	6 Baumarten, 9 Baumkronen aus drei Waldtypen	M	M	<i>Pseudomyrmex</i> (9) PS <i>Camponotus</i> (5) F	69 / 12 – 17
COVER, TOBIN & WILSON (1990)	Peru	terrestrisch + arboreal	Transekte, Handfang, Laubstreudurchsiebung	4 Transekte á 20 x 500 m	-----	-----	<i>Pheidole</i> (49) M <i>Camponotus</i> (23) F <i>Pachycondyla</i> P	256 / –
FLOREN 1995	Ostmalaysia	arboreal	wiederholtes Foggen, Klettern	3 Baumarten, insgesamt 19 Bäume	M, F, D	F, M, D	<i>Camponotus</i> (47) F <i>Polyrhachis</i> (33) F <i>Crematogaster</i> (16) M	227 / 30 – 56
HARADA & ADIS 1997	Brasilien	arboreal	Fogging	1 Baumart, 2 Baumkronen	M, D, F + PS	M, F, D + PS	<i>Camponotus</i> (18) F <i>Pseudomyrmex</i> (15) PS <i>Crematogaster</i> (9) M	100 / 46 – 82
LONGINO & NADKARNI 1990	Costa Rica	terrestrische + arboreale Laubstreu	Winkler-Elektor	12 Baumkronenproben, 12 Bodenproben	M, P, F	M, P, F	<i>Pheidole</i> (9) M <i>Solenopsis</i> (5) M <i>Stenamma</i> (5) M	53 (davon 21 in den Baumkronenproben) / Mittelwert = 5,8
MALSCH 1995	Westmalaysia	terrestrisch	Winkler-Elektor	ca. 245 m <sup>2</sup>	M, P, F	M, P, F	<i>Pheidole</i> (13) M <i>Strumigenys</i> (13) M <i>Pachycondyla</i> (6) P <i>Oligomyrmex</i> (6) M <i>Tetramorium</i> (6) M	120 / –
ROSCISZEWSKI 1995	Westmalaysia	terrestrisch + arboreal	Handfang, Köderfang, Barberfallen, Berlese-Apparatur, Winkler-Elektor, Klettern	ca. 0.25 km <sup>2</sup>	M, F, P	M, F, P	<i>Camponotus</i> (50) F <i>Polyrhachis</i> (45) F <i>Pheidole</i> (37) M	457 / –
VERHAAGH (zitiert in Rosciszewski 1995)	Peru	terrestrisch + arboreal*	-----	ca. 10 km <sup>2</sup>	M, P, F	M, P, F	<i>Pheidole</i> (57) M <i>Camponotus</i> (52) F <i>Pseudomyrmex</i> (33) PS	520 / –
WILSON 1987	Peru	arboreal	Fogging	4 Waldtypen, 14 Standorte	M, F, D	M, F, D	<i>Camponotus</i> (29) F <i>Crematogaster</i> (9) M <i>Hypoclinea</i> (7) D	135 / 40 – 43
YAMANE, S. & ABDUL RAHMAN, N. (1994)	Ostmalaysia	terrestrisch + arboreal	Erdproben, Handfang, Tree-Towers	ohne genaue Angabe	M, P, F	M, F, P	<i>Camponotus</i> (25) F <i>Crematogaster</i> (23) M <i>Hypoponera</i> (18) P	> 257 / –
vorliegende Arbeit	Westmalaysia	arboreal	Fällen und Absammeln	5 Bambushaine	M, D, F	M, D, F	<i>Crematogaster</i> (11) M <i>Tapinoma</i> (11) D <i>Polyrhachis</i> (8) F	66** / 13 – 38**

\* Bei allen terrestrisch + arboreal ausgelegten Untersuchungen ist die arboreale Ameisenfauna unterrepräsentiert.

\*\* Da einige der Proben nicht sicher zugeordnet werden konnten, ist die Artenzahl wahrscheinlich etwas höher.

Im Vergleich zum Untersuchungsumfang der vorliegenden Arbeit ist die Gattung *Tapinoma* jedoch mit 11 Arten überproportional vertreten. Nach SHATTUCK (1992 b) sind in der Orientalis 20 *Tapinoma*-Arten bekannt. Sofern bei den auf Bambus nistenden Arten der Anteil unbeschriebener Arten nicht zu hoch ist, wären somit maximal 55 % der orientalischen Arten erfaßt. FLOREN (1995) fand nach der Benebelung von 19 Bäumen 8 *Tapinoma*-Arten. Allerdings muß auch in Betracht gezogen werden, daß diese Gattung durch die Fogging-Methode weniger gut erfaßt werden könnte. Viele der auf Bambus gefundenen *Tapinoma*-Arten sind sehr klein, leicht zu beschädigen (weiche Cuticula), nisten in Astinternodien und anderen Höhlungen (Tab. 19 a – e) und wurden während des Absammelns selten außerhalb ihrer Nester beobachtet. Jedenfalls ist diese Gattung in keiner der in Tabelle 51 aufgeführten Untersuchungen als eine der artenreichsten Gattungen vertreten.

Die **Formicinae** sind sowohl in terrestrischen als auch in arboreal orientierten Untersuchungen als artenreiche Unterfamilie vertreten (Tab. 51). Dies ist wohl hauptsächlich auf die beiden Gattungen *Camponotus* und *Polyrhachis* zurückzuführen, die mit 641 bzw. 450 Arten zu den artenreichsten Gattungen weltweit gehören (WILSON 1976, DOROW 1995). Dabei ist zu beachten, daß die Gattung *Polyrhachis* eine altweltliche Verbreitung zeigt.

Auffällig ist, daß die Gattung *Camponotus* in der Bambusameisenfauna mit relativ wenigen Arten auftritt (Tab. 5), während sie bei anderen arboreal ausgerichteten Untersuchungen meist zu den artenreichsten Gattungen gehört (Tab. 51). Zwei dieser Arten, *Camponotus* sp. 2 und 3, wurden in Hain 5 in den Kartonstrukturen und Nestern von *Crematogaster* sp. 5 und 4 gefunden. In einem Hain wurden 1 – 3 *Camponotus*-Arten gesammelt (Tab. 9). HARADA & ADIS (1997) fanden 2 – 8 *Camponotus*-Arten auf einem Baum. Es ist möglich, daß der Anteil dieser Gattung an der Bambus-Ameisenfauna durch die kleine Anzahl untersuchter Haine unterschätzt wird. Allerdings spielte die Gattung *Camponotus* auch bei den Einzelstichproben, die an weiteren Hainen genommen wurden, als Bambusbesiedler eine untergeordnete Rolle (Anhang 2). Als Besucher extrafloraler Nektarien an Bambus-Schößlingen ist diese Gattung jedoch dominant vertreten (Kapitel 3.2.1.3, 3.2.1.5, Abb. 6, 7, 11).

Die Gattung *Polyrhachis* ist mit 8 Arten als dritthäufigste Gattung im Bambus zu finden (Tab. 5). Dabei wurden in der Regel 1 – 2 *Polyrhachis*-Arten pro Hain gefunden. Eine Ausnahme bildete Hain 5, in dem 6 *Polyrhachis*-Arten nisteten (Tab. 9). FLOREN (1995) und ROSCISZEWSKI (1995) identifizierten in ihren Untersuchungen 33 bzw. 45 *Polyrhachis*-Arten (Tab. 51).

Die Unterfamilie **Pseudomyrmecinae** setzt sich aus drei Gattungen zusammen: *Myrcidris*, *Pseudomyrmex* (neuweltlich) und *Tetraponera* (altweltlich) (WARD 1990)<sup>17</sup>. Die Gattungen *Pseudomyrmex* (ca. 150 Arten) und *Tetraponera* (110 Arten) haben eine überwiegend arboreale Lebensweise (WARD 1990).

Die Gattung *Tetraponera* nimmt in keiner der aufgeführten Untersuchungen eine dominierende Stellung ein (Tab. 51). Fünf Arten wurden in Bambus nistend angetroffen (Tab. 5) (siehe hierzu aber auch Kapitel 2.4, S. 26). FLOREN (1995) fand in seiner Fogging–Untersuchung 9 *Tetraponera*–Arten. In beiden Untersuchungen steht diese Gattung mit der Anzahl der vertretenen Arten an vierter Stelle. Insgesamt sieben *Tetraponera*–Arten beobachtete ROSCISZEWSKI (1995). Alle fouragierten im arborealen Stratum und für vier Arten konnte er eine arboreale Nistweise nachweisen (ROSCISZEWSKI 1995). GÖTZKE (1993) erkletterte 16 *Aporusa*–Bäume (Euphorbiaceae) und beobachtete vier *Tetraponera*–Arten, wobei nur von einer Art ein Nest gefunden wurde.

Da die **Ponerinen** überwiegend terrikol und nur wenige Beispiele arboreal nistender Ponerinen bekannt sind (BELK et al. 1989, BREED & HARRISON 1989, LONGINO & NADKARNI 1990, VERHAAGH 1994, ROSCISZEWSKI 1995), ist es nicht verwunderlich, daß sie in arborealen Untersuchungen nie artenreich auftreten (Tab. 51).

Im Bambus wurden außer einer koloniegründenden *Gnamptogenys*–Königin keine weiteren Ponerinen angetroffen. Da diese Königin ohne Brut zwischen den Astansätzen am Nodus eines Bambushalmes gesammelt wurde ist nicht auszuschließen, daß sie sich vielleicht zu einem späteren Zeitpunkt noch ins Bodenstratum begeben hätte. Allerdings wurden viele Arten anderer Unterfamilien gefunden, die den Raum zwischen den Astansätzen als Nistplatz nutzten, z. B. *Philidris* sp. 1, *Crematogaster* sp. 2, 3, 4, 5, 7, *Polyrhachis* sp. 1, *Tapinoma* sp. 3, *Monomorium* sp. 5, *Cardiocondyla wroughtoni*.

WILSON (1987) fand bei Fogging–Untersuchungen in verschiedenen Waldtypen in Peru 10 Ponerinen–Arten, darunter drei *Gnamptogenys*–Arten, die er als arboreal im weitesten Sinne bezeichnete. Auch GÖTZKE (1993) beobachtete drei Ponerinen–Arten, darunter wahrscheinlich eine *Gnamptogenys* ? sp., auf einem *Aporusa*–Baum (Euphorbiaceae). Aber nur bei einer der Ponerinen, *Pachycondyla* ? sp. 1, wurde ein arboreales Nest gefunden (GÖTZKE 1993).

Auch die **Cerapachyiinen** sind überwiegend terrikol (WILSON 1958 a, 1959 a, ROSCISZEWSKI 1995). Nach TAYLOR (1965) deutet der Habitus der Gattung *Simopone* auf eine arboreale Lebensweise hin. Gleichzeitig verweist er jedoch darauf, daß zur Biologie der Gattung wenig bekannt ist. Eine afrikanische Art *Simopone marleyi* wurde in hohlen Zweigen gefunden

---

<sup>17</sup> WARD (1990) wertet die Gattungen *Pachysima*, *Sima* und *Viticicola* als Synonyme der Gattung *Tetraponera*.

(ARNOLD 1915, zitiert in TAYLOR 1965). BROWN (1975) gibt an, daß die meisten *Cerapachys*-Arten im Boden oder in verrottendem Holz zu nisten scheinen. Im Gegensatz dazu wurden mehrere *Simopone*-Arten in hohlen Zweigen verschiedener Pflanzen angetroffen (BROWN 1975).

Zwei Arten, *Simopone* sp. 1 und *Cerapachys* sp. 1 (Anhang 1), wurden in Bambus nistend gefunden. FLOREN (1995) listet vier *Cerapachys*-Arten aus seinen Fogging-Aufsammlungen auf. Die Fogging-Methode liefert jedoch keinen Beweis, daß diese Arten tatsächlich arboreal nisten. Es könnte sich auch um vom Boden aus fouragierende Individuen handeln.

ROSCISZEWSKI (1995) fand 12 *Cerapachys*-Arten, die am Boden fouragierten und eine *Cerapachys*-Art, die auf den Ästen in der Vegetation fouragierte. Für drei Arten, *Cerapachys* cf. *susculatus*, *C. kodecorum* und *C. aff. doherty* konnte er Nester im terrikolen Bereich bestätigen (ROSCISZEWSKI 1995).

Am Beispiel der untersuchten Bambushaine wird deutlich, daß in einem relativ kleinen Untersuchungsgebiet der Artenreichtum der Unterfamilien und Gattungen punktuell variieren kann. Als Beispiel seien die Formicinen mit den Gattungen *Polyrhachis* und *Camponotus* sowie die Pseudomyrmecinae mit der Gattung *Tetraoponera* genannt (Tab. 7, 9). Diese Variabilität spiegelt die mosaikartige Verteilung der Arten im Raum. Eine solche Verteilung führt dazu, daß einzelne Arten nur in einem oder zwei Hainen auftreten und so als „seltene“ Arten zur Erhöhung der lokalen  $\alpha$ - und  $\beta$ -Diversität beitragen. ORIAN (1997) bezeichnet die fleckenhafte Verteilung als eine weitere Dimension der „Seltenheit“ einer Art.

#### 4.2.2 Dominanzverhältnisse

Die Dolichoderinae sind in der arborealen Zone des Regenwaldes im Vergleich zu anderen Habitattypen besonders individuenreich vertreten (WILSON 1987, TOBIN 1991, ROSCISZEWSKI 1995). Arten dieser Unterfamilie stellen oft die häufigsten Mitglieder der arborealen Ameisenzönosen. Vier der sechs abundantesten Ameisenarten von gefoggtten Bäumen in Peru waren Dolichoderinae (TOBIN 1991). Bei Fogging-Untersuchungen von Baumkronen dreier Baumarten in Sabah (Borneo) waren fast 60 % der dominanten Arten Dolichoderinen (FLOREN 1995). Der Anteil der Dolichoderinen an den in der Vegetation angetroffenen Arten betrug bei WILSON (1987, Peru) 13,3 % und bei ROSCISZEWSKI (1995, Westmalaysia) 13,5 %. In der vorliegenden Arbeit beträgt dieser Anteil 29 % (Tab. 4).

Eine mögliche Erklärung dieses hohen Anteils an der arborealen Ameisenbiomasse ist die Ernährungsform dieser Ameisen. TOBIN (1991) nimmt an, daß die häufigsten Arten

Primärkonsumenten sind, die den Großteil ihrer Nahrung über Pflanzennektar oder indirekt über Trophobiosepartner in Form von Honigtau beziehen. Die Tatsache, daß in jedem der untersuchten Haine die nach Individuenzahl oder Ressourcennutzung dominanten Arten trophobiotische Beziehungen unterhalten, unterstützt diese Sichtweise. Zu diesen Arten zählen vor allen Dingen die Kartonbauer, die hier alle „Dominante“ im Sinne des Ameisen-Mosaik-Modells nach LESTON (1973 a, b, c) sind und die Bambusspezialisten (Tab. 25, 26).

In der untersuchten Bambus-Ameisenfauna stellen die Dolichoderinen 25 % der abundanten Arten (Tab. 39 a – e) und bis zu 74 % der Individuenzahl eines Haines (Tab. 11, 13). Als „Dominante“ (LESTON 1973 a, b, c) trat jedoch nur eine Dolichoderinae, *Philidris* sp. 1, auf. Hier überwogen die Myrmicinen mit 5 Arten der Gattung *Crematogaster*, die 83,3 % der „dominanten“ Arten ausmachten. In den von *Crematogaster*-Arten dominierten Hainen (Hain 4 und 5) beträgt der Anteil der Dolichoderinen an der Gesamtindividuenzahl 6,0 % bzw. 9,0 %. Der Anteil der Myrmicinen an der Gesamtindividuenzahl in diesen Hainen beträgt 70 % und 76 % (Tab. 11).

Die ökologische Bedeutung der einzelnen Unterfamilien und Gattungen relativiert sich je nach angetroffener Koloniestärke, Anteil an der Ressourcennutzung und weiterer Nischenparameter der in den Hainen auftretenden Arten.

Die Bambusspezialisten *Tetraponera binghami* und *Polyrhachis schellerichae*, die beide Koloniestärken von mehreren tausend Arbeiterinnen erreichen können (Tab. 39 b, d, e), zeigen eine äußerst geringe Fouragieraktivität (BUSCHINGER et al. 1994, SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997). Es ist zweifelhaft, ob solche Arten mit betont endophytischer Lebensweise z. B. von der Fogging-Methode repräsentativ erfaßt werden.

Eine weitere bambusspezialisierte Art ist *Polyrhachis arachne*, die ebenfalls Kolonien mit mehreren tausend Arbeiterinnen bilden konnte, aber eine relativ geringe Anzahl an Halminternodien nutzte, in denen sich auch ihre Trophobiosepartner befanden (Tab. 39 b – e, Abb. 14 a – d). Zumindest gegen eine andere *Polyrhachis*-Art zeigte *P. arachne* aggressives Verhalten, wurde jedoch bei Köderversuchen von *Crematogaster* sp. dominiert (SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997). *P. arachne* zeigt ein sehr variables Verhalten und kann durch den Bau von Blatt-Pavillons (in denen Trophobionten gehalten werden) die Anzahl der genutzten Ressourcen stark erhöhen und sich über den ganzen Halm ausbreiten (DOROW & MASCHWITZ 1990, eigene Beobachtungen).

Als weiteres Beispiel sei hier noch einmal auf die Art *Simopone* sp. 1 verwiesen, die in den Hainen zwar mit geringer Individuenzahl auftrat, aber wahrscheinlich, wie andere Arten dieser Unterfamilie, auf andere Ameisen als Beute spezialisiert ist (BOLTON 1958, BROWN 1975), was

durch die Funde von Resten anderer Ameisenarten (Gliedermaßen, Teile des Chitinpanzers) in den Nestern untermauert wird.

Allein aus der Individuenzahl ist die jeweilige Bedeutung einer Ameisenart in einer Gemeinschaft nicht eindeutig zu beurteilen (vergleiche hierzu auch die Kapitel 3.4.1, 3.4.2 sowie 3.4.3).

Diese Ergebnisse sind besonders wichtig im Zusammenhang mit den Fogging–Untersuchungen, wo keine Angaben über die Nistweise oder die Ressourcennutzung der in den Proben angetroffenen Arten gemacht werden können. Die Beurteilung erfolgt in der Regel anhand der Individuenzahlen der in den Fangschalen gesammelten Arten.

### **4.3 Arten–Areal–Kurve**

Der Verlauf der Arten–Areal–Kurve zeigt, daß die Bambusameisenfauna noch nicht erschöpfend erfaßt wurde. In Anbetracht des bekannten Artenreichtums tropischer Baumameisenzönosen (ERWIN 1983, ADIS et al. 1984, WILSON 1987, HARADA & ADIS 1997) und der Tatsache, daß nur fünf Bambushaine in einem von Bambus dominierten Gebiet (BISHOP 1973) untersucht wurden, war ein solches Ergebnis zu erwarten. Die erste Ansicht des Materials von Stichprobennahmen einzelner Halme aus weiteren Bambushainen (22 Halme, 6 Haine) erhöhten die Zahl der auf Bambus nistenden Ameisenarten um mindestens 11 Arten (Anhang 2) und unterstützen den durch die Arten–Areal–Kurve gewonnenen Eindruck.

#### 4.4 Ameisen–Mosaik–Modell

Das Phänomen des Ameisen–Mosaiks (AM) wurde von STRICKLAND (1951 a, b), WAY (1953), LESTON (1970, 1971, 1973 a, b, c), ROOM (1971) und MAJER (1972) bei ihren Untersuchungen in tropischen Plantagen entdeckt. Es handelt sich um ein dreidimensionales Mosaik, das durch die meist nicht überlappenden Kolonieareale „dominanter“<sup>18</sup> überwiegend arborealer Ameisenarten entsteht. Die Definitionen der verschiedenen Autoren für das AM und den Begriff der „dominanten“ Ameisenarten sind in Anhang 6 zusammengestellt. Zusammengefaßt ergeben sich folgende Charakterisierungspunkte: die „dominanten“ Arten des Ameisen–Mosaiks sind individuenreicher als andere anwesende Ameisenarten und schließen sich gegenseitig aus. Sie sind arboreal, polydom und unterhalten trophobiotische Beziehungen mit Homopteren; ihre Kolonien können sich über große Areale ausdehnen.

In jedem Bambushain wurden Ameisenarten angetroffen, die als „dominante“ Arten im Sinne des AM–Modells eingestuft werden konnten. Es handelte sich ausnahmslos um kartonbauende Ameisenarten der Gattungen *Philidris* (Dolichoderinae) und *Crematogaster* (Myrmicinae). Insgesamt wurden sieben Arten als „Dominante“ klassifiziert. Diese Arten sind in der Lage, ihre Nester, Lauskartons und „Zwischenlager“ über den ganzen Halm und über einen Großteil der Halme eines besiedelten Haines zu verbreiten. Drei *Crematogaster*–Arten, sp. 3, sp. 5 und sp. 7, waren z. T. nur in kleinen Abschnitten der Haine vertreten, zeigten aber in diesen Hainbereichen die oben dargelegten Charakteristika. Alle als „Dominante“ eingestuftarten unterhielten trophobiotische Beziehungen, waren arboreal, polydom und hatten in der Regel einander ausschließende Kolonieareale (Abb. 18). In einem Hain wurden bis zu drei dieser „Dominanten“ angetroffen, wobei die Arten entweder auf unterschiedlichen Halmen des Haines lebten oder sich in seltenen Fällen einen Halm teilten. In letzterem Fall kam es, mit einer Ausnahme, nie zu einer Überlappung der Niststrukturen. In einem Fall wurde der Halm in zwei Hälften (oben und unten) geteilt, in anderen Fällen wurden nur jeweils wenige Arbeiterinnen, z. T. mit Kartonstrukturen oder in einem Astinternodium, auf den Halmen einer anderen „Dominanten“ ausgemacht. In jedem Hain gab es auch Halme ohne „Dominante“.

Solche Verteilungsmuster, in denen „dominante“ Arten ganze Bäume dominieren, sich einen Baum mit einer anderen „Dominanten“ teilen oder Bäume ohne „Dominante“ auftreten, sind in vielen Ameisen–Mosaiken festgestellt worden (siehe z. B. STRICKLAND 1951 a, b, WAY 1953, LESTON 1973 a, b, c, TAYLOR 1977, WAY & KHOO 1991, MAJER 1993).

---

<sup>18</sup> Zur Unterscheidung von klassischen Dominanzklassen werden die Dominanzklassen des AM–Modells hier in Anführungszeichen gesetzt.

In den untersuchten Bambushainen treten also „dominante“ Arten im Sinne des AM auf. Kann man daraus schließen, daß im Untersuchungsgebiet, zumindest im Bambus, ein AM besteht? Bevor diese Frage beantwortet wird, sollen einige in der Charakterisierung dieser Arten wichtigen Punkte genauer betrachtet werden.

#### 4.4.1 Territorialität und Aggression

In der Ameisen–Mosaik Literatur wird deutlich der Begriff Territorium nicht ausschließlich auf absolute Territorien beschränkt. So berichtet MAJER (1972) von sogenannten „Co–dominanten“ Arten. Dies sind Paare „dominanter“ Arten, die koexistieren können, indem bestimmte Arten z. B. zeitlich verschobene Fouragieraktivitäten oder Toleranz zeigen, ein Phänomen das andere Untersuchungen bestätigen (ROOM 1971, 1975, MAJER 1976 a, b).

MAJER (1976 a) vermutet sogar, daß viele der von ihm untersuchten Kakao–Bäume von mehreren „Dominanten“ mit verschiedenen Aktivitätszeiten besucht werden könnten. TAYLOR (1977) kommt zu dem Schluß, daß LESTON's (1973 b) Definition nur selten strikt angewandt werden kann. „Co–Dominanz“ trat in seiner Untersuchung häufig auf, und insgesamt fand er nur zwei Artenpaare „dominanter“ Ameisen, die sich wirklich gegenseitig ausschlossen und nie gemeinsam auftraten (TAYLOR 1977). Nach MAJER et al. (1994) besteht bei auftretender „Co–Dominanz“ die Möglichkeit, daß die „Dominanten“ in diesem Fall verschiedene Teile des Baumes nutzen oder daß die Territoriengrenzen direkt auf dem Baum verlaufen. In der Regel wird jedoch erwartet, daß sich die „dominanten“ Arten gegenseitig ausschließen (Anhang 6).

Die auftretende Konkurrenz zwischen den Arten kann sowohl direkter, aggressiver (Interferenz) als auch indirekter (Exploitation) Natur sein (LESTON 1973 a, b, c, MAJER 1976 a, b). Das sogenannte „no–man's land“, Bereiche ohne „dominante“ Arten, wird mit der Stärke der Konkurrenz und Aggression zwischen den „Dominanten“ erklärt und soll am größten zwischen den benachbarten Kolonien gleicher „dominanter“ Arten sein (LESTON 1973 b, c). In einer anderen Untersuchung führt LESTON (1978) die Anwesenheit von Lücken im neotropischen Mosaik auf die geringere Aggressivität der hier „dominanten“ Dolichoderinen zurück. Lücken im Ameisen–Mosaik können also sowohl durch hohe als auch durch niedrige Aggressivität oder Konkurrenz zwischen den „Dominanten“ verursacht werden, abhängig von der Biologie der beteiligten „dominanten“ Ameisenarten. Im unteren Stockwerk des Primärwaldes in Ghana sollen Lücken im Ameisen–Mosaik durch die Diskontinuität der Vegetation verursacht werden (LESTON 1973 c).

Die „dominanten“ Arten zeigen intra- und interspezifische Aggressivität und Konkurrenz (LESTON 1973 c, JACKSON 1984 a, DEJEAN et al. 1994). Dabei wird erwartet, daß die innerartliche Konkurrenz größer ist als die zwischenartliche (LESTON 1973 c).

Solche Konkurrenzphänomene sind nicht auf Arten mit absoluten Territorien beschränkt, sondern bei vielen Ameisenarten zu beobachten (BERNSTEIN & GOBBEL 1979, LEVINGS & TRANIELLO 1981, FELLERS 1987, HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Zwischen den „dominanten“ Arten werden sowohl Kämpfe (WAY 1953, MAJER 1972, LESTON 1973 b) als auch Vermeidungsverhalten und Co-Dominanz (MAJER 1972, DEJEAN et al. 1994) beschrieben. STRICKLAND (1951 b) schildert die Koexistenz von *Oecophylla longinoda* mit verschiedenen *Crematogaster*-Arten (*Sphaerocrema* und *Crematogaster sensu strictu*). Die beteiligten Arten haben unterschiedliche Homopterenpartner, und solange keiner dieser Trophobiosepartner überhandnimmt und das Territorium einer Ameisenart erweitert wird, sollte aktive Konkurrenz zwischen den koexistierenden Ameisenarten ausbleiben (STRICKLAND 1951 a, b).

**Eine „dominante“ Art muß also nicht gegen andere „Dominante“ aggressives Verhalten zeigen und auch nicht zwingendermaßen absolute Territorien besetzen. „Dominante“ können gemeinsam auf einem Baum auftreten.**

Obwohl ein etabliertes Mosaik über mehrere Jahre bestehen kann (GREENSLADE 1971, LESTON 1973 b), können sich die Territoriegrenzen täglich durch Verlegung der Fouragier Routen verändern (LESTON 1970, 1973 b, MAJER 1972); die beteiligten „dominanten“ Arten fluktuieren in ihrer Abundanz und ersetzen sich gegenseitig, das Ameisen-Mosaik ist also nicht statisch (GREENSLADE 1971). Nicht alle beteiligten „dominanten“ Arten haben große Kolonien und Territorien, es treten auch „Dominante“ mit kleinen Kolonien und Territorien auf (LESTON 1973 b, MAJER 1993). Nach LESTON (1973 b) besetzen die „Dominanten“ im Primärwald kleinere Territorien als in Plantagen.

Die Territorialität der beteiligten „dominanten“ Arten wird nicht als einzige Ursache der mosaikartigen Verteilung der „dominanten“ Arten betrachtet. Die Verbreitung der „dominanten“ Arten wird zuerst durch die jeweiligen Nistplatzpräferenzen, das Vorhandensein von Nestmaterial, die An- oder Abwesenheit der Trophobiosepartner sowie weitere Habitatpräferenzen limitiert (WAY 1953, 1954, LESTON 1970, 1973 b, c, MAJER 1972, 1976 b, TAYLOR 1977, WAY & KHOO 1991). MAJER (1972) kommt zu dem Schluß: „It is suggested that this mosaic is due to vegetative succession“, wobei das Mosaik durch die Aggression und die Konkurrenz um Futter und Nistplätze zwischen allen beteiligten Arten aufrechterhalten werden soll.

GREENSLADE (1971) führt die Fluktuation von vier „dominanten“ Arten auf Kokos-Plantagen der Solomonen auf Wetterbedingungen, Habitatpräferenzen, Konkurrenzphänomene und zumindest teilweise auf einen artspezifischen Koloniezyklus zurück.

DJIETO-LORDON & DEJEAN (1999) führten Untersuchungen zur Nistplatz-Wahl zweier afrikanischer arborealer „dominanter“ Ameisenarten, *Tetramorium aculeatum* und *Oecophylla longinoda*, durch. Sie fanden eine „angeborene Attraktion“ gegenüber bestimmten Nistpflanzen, die durch sogenanntes „prä-imaginales Lernen“ überdeckt werden konnte, d. h. Königinnen und Arbeiterinnen beider Arten wählten bevorzugt Blätter der Pflanzenart, auf der sich auch ihr Ursprungsnest befand, als neuen Nistort.<sup>19</sup>

**Die mosaikartige Verteilung der „dominanten“ Arten ist also hauptsächlich eine Folge der mosaikartigen Verteilung geeigneter Nist- und Nahrungsressourcen sowie der Habitatstrukturierung.**

Taylor (1977, S. 225) bringt dies folgendermaßen auf den Punkt: „...the mosaic of ants and other cocoa insects is principally a reflection of the state of the cocoa canopy.“

Weiterhin bildet MAJER (1972) eine Gruppe sogenannter „sub-dominanter“ Arten, die unter bestimmten Bedingungen als „dominante“ Arten auftreten. In Anlehnung an diese Terminologie führen DEJEAN et al. (1994) *Tetraoponera anthracina* (Pseudomyrmecinae) und *Polyrhachis militaris* (Formicinae) sowie MERCIER & DEJEAN (1996) *Polyrhachis laboriosa* als „sub-dominante“ Arten auf, die in Abwesenheit „dominanter“ Arten mit mehreren tausend Arbeiterinnen auftreten können und dann selber als „Dominante“ bezeichnet werden bzw. als „Sub-dominante“ andere „dominante“ Arten aus ihrem Territorium ausschließen können. Diese Arten traten bei Untersuchungen in Kakao-Plantagen als „Nicht-Dominante“ auf (MAJER 1976 a, 1993, TAYLOR 1977). In der Untersuchung von DEJEAN et al. (1994) zeigten diese „sub-dominanten“ Arten intraspezifische Aggressivität, waren gegenüber „nicht-dominanten“ Arten aber tolerant.

Beobachtungen zur Aggressivität „dominanter“ Arten der Bambus-Ameisenzönose gegen eine „nicht-dominante“ Ameisenart liegen nur für *Philidris* sp. 1 vor. In Hain 2 wurde beobachtet, wie mehrere Arbeiterinnen von *Philidris* sp. 1 vor einem Nesteingang von *Tetraoponera binghami* auf der Lauer lagen. Am nächsten Tag wurde eine der *Tetraoponera*-Arbeiterinnen von mehreren *Philidris*-Arbeiterinnen an den Extremitäten gestreckt und getötet.

In der Regel wird anhand von Assoziationsanalysen festgestellt, daß jede „Dominante“ mit bestimmten Arten negativ oder positiv assoziiert ist (ROOM 1971, 1975, MAJER 1993). Schon

---

<sup>19</sup> Hierbei wurden jeweils Blätter eines anderen Baumes der entsprechenden Art verwendet (siehe DJIETO-LORDON & DEJEAN 1999).

Halbach (1972) weist darauf hin, daß die Berechnungen zur Assoziation bzw. Koordination von Arten nicht aufdecken können „ob solches Zusammen–Vorkommen auf Beziehungen der Arten zueinander beruht oder gar wie beschaffen die Beziehungen sind.“ Auch LUDWIG & REYNOLDS (1988) betonen: „Note, in particular, that it is possible for positive or negative association to exist even in the absence of interspecific interactions per se.“ Auch können sich positive und negative Kräfte sozusagen ausbalancieren, so daß als Ergebnis keine Assoziation resultiert (SCHLUTER 1984). Positive Assoziationen könnten auch durch gleiche Nahrungs– oder Habitatpräferenzen hervorgerufen werden (MAJER et al. 1994). Daraus folgt, daß Ergebnisse von Assoziationsanalysen mit Vorsicht betrachtet werden sollten und ohne ergänzende Beobachtungen zur Biologie der beteiligten Arten letztendlich wenig Aussagekraft haben.

Zum Verhalten „dominanter“ Ameisenarten gegen „nicht–dominante“ Arten werden in der hier studierten Ameisen–Mosaik Literatur nur selten direkte Beobachtungen beschrieben (Anhang 6). DEJEAN (1996) beobachtete mehrere Fälle, in denen „nicht–dominante“ und „dominante“ Arten gemeinsam Fouragierpfade nutzten, dabei jedoch jeweils den eigenen Duftspuren folgten. MERCIER et al. (1998) untersuchten das Verhalten von *Oecophylla longinoda* („dominant“), *Polyrhachis laboriosa* („sub–dominant“) und *Polyrhachis weissi* („nicht–dominant“). Die drei Arten zeigten unterschiedliche zeitliche Aktivitätsschwerpunkte. Trafen fouragierende Tiere aufeinander, ignorierten sie einander in den meisten Fällen. Aggressive Interaktionen waren selten und auf Drohgebärden der dominanten Art reduziert. Das Dominanzgefüge der drei Ameisenarten erwies sich jedoch als flexibel: die „nicht–dominante“ *P. weissi* wurde regelmäßig dabei beobachtet, wie sie der „sub–dominanten“ *P. laboriosa* Beute raubte (MERCIER et al. 1998). Als Reaktion auf dieses Verhalten zeigten die Arbeiterinnen von *P. laboriosa* eine Arbeitsteilung bei der Zerlegung von Beute. Ein Teil der Arbeiterinnen zerlegte die Beute und zeigte kein Abwehrverhalten gegen *P. weissi*. Der andere Teil der Arbeiterinnen patrouillierte um den Beutefundort und verteidigte die Beute mit Drohgebärden und direkten Angriffen auf *P. weissi*–Arbeiterinnen, die jedoch nie tödlich verliefen. Die Autoren führen die geringe Aggressivität zwischen den Arten auf einen koevolutiven Prozeß zurück, der zur Ritualisierung des aggressiven Verhaltens führte und so das Zusammenleben der drei Arten ermöglichte (MERCIER et al. 1998).

HÖLLDOBLER & WILSON (1990) beschreiben, daß *Oecophylla smaragdina* und *O. longinoda* auf „gefährliche Gegner“ besonders aggressiv und schnell reagieren („Enemy Specification“, S. 429), während andere koexistierende Arten nur gelegentlich gejagt und überwiegend gleichgültig behandelt werden.

Für auf Kokospalmen nistende „dominante“ und „nicht–dominante“ Arten wurde die gemeinsame Nutzung von Nistressourcen beschrieben, wobei Brut und Arbeitergruppen der

beteiligten Arten manchmal nur ca. 2 mm voneinander entfernt waren (WAY & BOLTON 1997). Auch hier wird Koevolution als Ursache der Toleranz vermutet (WAY & BOLTON 1997). TAYLOR & ADEDYOIN (1978) fanden z. B. in Kakao-Plantagen in West Nigeria eine „nicht-dominante“ Art, *Cataulacus guineensis*, die von den „Dominanten“ nur wenig beeinflusst zu werden schien. Dieselbe Art wurde in ghanaischen Kakaofarmen sowohl in signifikanter als auch nicht signifikanter Assoziationen mit verschiedenen „dominanten“ Ameisenarten beobachtet ACKONOR (1981). ROOM (1971) geht davon aus, daß häufig vorkommende, hochspezialisierte Arten (er führt hier *Cataulacus pygmaeus* und *Tetraponera*-Arten an) in Hinsicht auf die „dominanten“ Arten zufällig verteilt sein sollten.

In der vorliegenden Arbeit wurden Korrelationsberechnungen durchgeführt um zu prüfen, ob ein Zusammenhang besteht zwischen der Häufigkeit der „dominanten“ Ameisenarten (DoL) und der Häufigkeit abundanter Halm- (DoH) und Astinternodien (DoA) besiedelnder Arten. In den meisten Fällen konnte ein direkter Zusammenhang abgelehnt werden (Tab. 50). Für Hain 5 und die Hainkombinationen 2 – 5 und 3 – 5 ergaben sich geringe positive Korrelationen zwischen DoL und DoH (siehe Kapitel 3.6.4).

HARMS (1992) betont, daß die Bedeutung des Korrelationskoeffizienten häufig überschätzt wird und lediglich aussagt, wie groß der statistische Zusammenhang ist, der sich unter einer hypothetischen Abhängigkeit zwischen x und y findet. Es gibt zahlreiche Möglichkeiten einer Fehlinterpretation, d. h. ein kausaler Zusammenhang wird bestätigt, obwohl z. B. eine zufallsbedingte Korrelation oder Inhomogenitätskorrelation (verursacht durch Ausreißer) vorliegt (HARMS 1992). Auch bei den hier vorliegenden Ergebnissen könnte es sich um einen solchen Fall handeln.

Nehmen wir an, daß im vorliegenden Fall wirklich ein kausaler Zusammenhang besteht, wie können wir diesen interpretieren? Je mehr Nestressourcen auf einem Halm durch „dominante“ Ameisenarten (DoL) nach LESTON (1973 a, b, c) genutzt werden, um so häufiger treffen wir dominante Halminternodienbesiedler (DoH) (meist Bambusspezialisten) an.

*Polyrhachis schellerichae* nistet z. B. in Hain 5 in 47 Halminternodien (Tab. 19 e) und ist dabei auf Halmen verschiedener „dominanter“ Ameisenarten anzutreffen (*Crematogaster* sp. 4, 5, 7). Die geringe Außenaktivität von *Polyrhachis schellerichae*, das Vermeidungsverhalten, daß bei foragierenden Arbeiterinnen gegenüber Arbeiterinnen anderer Ameisenarten beobachtet wurde (SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997) und das Vorkommen mit drei verschiedenen „dominanten“ Ameisenarten sprechen eher gegen eine direkte Assoziation dieser Arten. Unter Vorbehalt könnte man sagen, daß ein häufiges Auftreten „dominanter“ Arten hier keinen nachweisbaren negativen Einfluß auf das Auftreten anderer häufig in Halminternodien nistenden Ameisenarten hat.

Wahrscheinlicher ist, daß die Bambusspezialisten unabhängig von den „dominanten“ Ameisenarten auftreten und es sich hier um eine zufallsbedingte Korrelation handelt. Es ist möglich, daß das Ergebnis nur die ähnlichen Habitatansprüche der beteiligten Arten oder das insgesamt hohe Nistplatzangebot im betreffenden Hain widerspiegelt, bzw. durch eine unbekannte Variable verursacht wird.

Die Ergebnisse der Korrelationsuntersuchungen könnten auch mit den Stichprobengrößen (Halme in den Hainen 1 – 4) zusammenhängen, die eventuell zu gering waren, um ein statistisch signifikantes Ergebnis zu ergeben. Aber für die Gruppe der häufigsten Astinternodienbesiedler wird auch in Hain 5, der 36 Halme hat, kein signifikantes Ergebnis gefunden.

Das könnte darauf hindeuten, daß die Astinternodienbesiedler ihre Zusammensetzung ohne erkennbaren Einfluß durch die „Dominanten“ untereinander selber regulieren.

Untersuchungen an parabiotischen, in Ameisen–Gärten zusammenlebenden Ameisenarten führten zu der Vermutung, daß die beteiligten Arten nicht nur den eigenen Kolonieduft, sondern auch den ihrer Mitbewohner erlernen. Die Toleranz beschränkt sich auf die an der Parabiose beteiligten Individuen der jeweiligen Arten (ORIVEL et al. 1997). MERCIER et al. (1998) halten es für möglich, daß ein ähnlicher Prozeß die von ihnen beobachtete geringe Aggressivität zwischen *Oecophylla longinoda*, *Polyrhachis laboriosa* und *Polyrhachis weissi* erklären könnte.

Daraus würde folgen, **daß die dominanten Arten nicht immer, wie in der AM Literatur postuliert, mit derselben Subgemeinschaft assoziiert sein müssen**, sondern daß diese sich für jede Kolonie aus anderen Arten zusammensetzen kann, je nachdem welche zur Koexistenz fähigen Arten zuerst vor Ort sind, um sich anzusiedeln (siehe auch Kapitel 4.4.3). Abhängig davon, ob es sich hierbei um einen Lernprozeß durch Prägung oder durch Gewöhnung handelt, würden sich unterschiedliche Bedeutungen für die Zusammensetzung der Subgemeinschaften und damit für mögliche Einflüsse der „dominanten“ Arten auf die  $\beta$ -Diversität im Gebiet ergeben (siehe hierzu Kapitel 4.4.3).

CASE (1990) untersuchte computersimulierte Lebensgemeinschaften mit unterschiedlich stark ausgeprägten Wechselbeziehungen der beteiligten Arten. Dabei zeigte sich, daß artenreiche Gemeinschaften mit stark in Wechselbeziehungen stehenden Arten den Einwanderungserfolg für die meisten Arten einschränkten. Er kommt zu dem Schluß, „Daß der unterschiedliche Erfolg der Eindringlinge weniger von ihren Eigenschaften als von den Eigenschaften der Gemeinschaft abhängt“ (CASE 1990). Das heißt, Arten, die in eine Gemeinschaft einwandern

wollen, müssen sich nicht nur mit der jeweils abundantesten Art, sondern mit der Gemeinschaft als Ganzes auseinandersetzen.

#### 4.4.2 Numerische Dominanz

Die Angaben zur Koloniegröße der „dominanten“ Arten schwanken; nach MAJER (1993) sind die Kolonien mancher Arten klein und lokal, während die anderer Arten sich über mehrere hundert Quadratmeter Kronenraum erstrecken können. LESTON (1973 b) beobachtete, daß ausgewachsene Kolonien „dominanter“ Arten Koloniegrößen von vielen tausend Arbeiterinnen aufwärts besitzen. MERCIER & DEJEAN (1996) beschreiben in der Einleitung ihres Artikels die „dominanten“ Arten als extrem volkreich mit mehreren hunderttausend bis mehreren Millionen Individuen, ohne diese Zahlen zu belegen.

Die Feststellung der numerischen Überlegenheit der „dominanten“ Ameisenarten in der AM Literatur basiert überwiegend auf direkten Beobachtungen bei Handaufsammlungen<sup>20</sup>, der Auswertung von Fogging-Proben und der Feststellung der Nest- oder Bautendichte der Ameisen (ROOM 1971, 1972, 1975, MAJER 1972, 1976 a, b, c, LESTON 1973 b, c, 1978, MAJER & CAMER-PESCI 1991). Die „dominante“ Stellung ergibt sich also hauptsächlich aus der Fouragieraktivität sowie der Bautätigkeit bzw. Nistweise der einzelnen „dominanten“ Ameisenarten und nicht aus der Individuenzahl der Kolonien in ihrem(n) Nest(ern)<sup>21</sup>. In vielen Untersuchungen wurden die Bäume zu einer bestimmten Tageszeit für 2 – 15 Min. beobachtet und fouragierende Arten abgesammelt (ROOM 1971, 1975; MAJER 1976 a, b, 1993; MAJER & CAMER-PESCI 1991, WAY & KHOO 1991, MAJER et al. 1994). Das bedeutet, daß nur die zu diesem Zeitpunkt aktiven/fouragierenden Arten erfaßt wurden. Es handelt sich also um eine Verhaltensdominanz, die zu einer bestimmten Tageszeit beobachtet wurde. Arten, die mit 50 – 200 Individuen angetroffen wurden, wurden als „Dominante“ eingestuft (JACKSON 1984 a, MAJER & CAMER-PESCI 1991, MAJER et al. 1994).

WAY & KHOO (1991) geben verschiedene Abundanzkategorien (von 0 – >5 000 – 10 000 fouragierenden und nistenden Arbeiterinnen) für die von ihnen untersuchten „dominanten“ Arten an, wobei Abundanzkategorien von 20 bis maximal 2 000 Arbeiterinnen (je nach Art und Standort) am häufigsten angetroffen wurden.

<sup>20</sup> Oft nur bis zu einer bestimmten Höhe des untersuchten Baumes und nicht bis in die Kronenregion (siehe Anhang 6 und die dort zitierten Arbeiten).

<sup>21</sup> Ausnahmen siehe WAY & KHOO 1991 und DEJEAN et al. 1994 in Anhang 6.

Im AM-Modell wird erwartet, daß nur „nicht-dominante“ Arten mit kleinen Koloniegrößen mit den „Dominanten“ koexistieren können (MAJER 1976 b). Nach MERCIER & DEJEAN (1996) sollen koexistenzfähige „nicht-dominante“ Arten Koloniegrößen bis 1 000 Arbeiterinnen haben. Die Untersuchung der Bambus-Ameisenfauna hat gezeigt, daß auch nicht „verhaltensdominante“ Arten in Anwesenheit der „dominanten“ Arten Koloniegrößen von mehreren tausend Arbeiterinnen erreichen können, z. B. die Bambusspezialisten *Tetraoponera binghami* und *Polyrhachis schellerichae*. Diese hatten in einigen Hainen eine mit den „dominanten“ Arten vergleichbare Koloniestärke (Tab. 39 b, e). Beide Arten zeigen geringe Fouragieraktivität und kein aggressives Verhalten (BUSCHINGER et al. 1994, SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997) und würden deshalb als relativ unbedeutende Mitglieder („nicht-dominante“) der Gemeinschaft eingestuft. Anhand ihrer Individuenzahl und der Anzahl der von ihnen besiedelten Nistressourcen sind sie jedoch als Eudominante zu betrachten (Tab. 39 b, d, e). Auch WAY & BOLTON (1997) fanden „nicht-dominante“ Arten, die in Anwesenheit hochabundanter „dominanter“ Arten ebenfalls mit großen Kolonien auftraten.

Eine weitere Art, *Tapinoma* sp. 6, erreichte in zwei Hainen eine deutlich größere bzw. eine der „Dominanten“ vergleichbare Koloniestärke (Tab. 39 b, c). Diese Art hatte ihre bevorzugte Nistressource (Astinternodien) in Hain 2 so erfolgreich besiedelt, daß sich hier das Besiedlungsmuster der Astinternodien deutlich von dem der anderen Haine unterschied (Abb. 15 b). Sie hatte somit mehr Einfluß auf die „nicht-dominanten“ Arten als die offensichtlich „dominante“ Art *Philidris* sp. Nach MAJER (1972) wäre *Tapinoma* sp. 6 wahrscheinlich als „Co-Dominante“ zu beurteilen. Sie teilt viele Charakterzüge mit den „Dominanten“, ist jedoch sehr klein ( $\ll 5$  mm), besitzt eine weiche Cuticula und wurde beim Absammeln der Halme selten außerhalb der Nester beobachtet. In dreiviertel (76 %) der Neststrukturen waren Trophobionten anwesend, so daß ein großer Teil der Nahrung eventuell im Nest gewonnen wird. Ihr großer Besiedlungserfolg und die Anwesenheit von Brut in 70 % der Nester und ungeflügelten Königinnen in 31,5 % der Nester deuten auf eine rasche Populationsvermehrung hin. Zur Aggressivität dieser Art liegen leider keine Beobachtungen vor. In einigen Nestern wurden Teile toter *Philidris*-Arbeiterinnen gefunden. Allerdings ist von vielen *Tapinoma*-Arten bekannt, daß sie sich als „Scavenger“ betätigen (SHATTUCK 1992 b). Auch hier würde die Bedeutung der Art in der Gemeinschaft eventuell unterschätzt, falls ihre Fouragieraktivität wirklich so gering ist wie angenommen.

Die Nester der hier beschriebenen Arten lassen sich nicht durch Zählen vom Boden mit dem Fernglas, wie von MAJER (1993) beschrieben, entdecken. Die Nesteingänge, besonders die der Astinternodien, sind meist nur durch genaue Betrachtung der einzelnen Strukturen auszumachen. Auch ist es fraglich, ob solche Arten durch die Fogging-Methode repräsentativ erfaßt werden.

TAYLOR & ADEDOYIN (1978) berichten ähnliches für *Plagiolepis brunni*, einer sehr kleinen Ameise, die in toten Ästen von Kakao-Bäumen nistet. Sie stellen fest, daß „casual observation rarely reveals this species, although careful examination of dead twigs shows it to be quite a common species“ (TAYLOR & ADEDOYIN 1978, S. 117). Diese Art wurde selten tagsüber außerhalb des Nestes beobachtet und deshalb wird angenommen, daß es sich um eine nachtaktive Art handelt (TAYLOR & ADEDOYIN 1978).

Andere Arten, wie z. B. Mitglieder der Unterfamilie Cerapachyinae (im Bambus *Simopone* sp. 1, *Cerapachys* sp. 1, Anhang 2), erreichen grundsätzlich nur kleine Koloniestärken (HÖLLDOBLER & WILSON 1990) und besetzen nur wenige Nistressourcen (Tab. 19 a, c, e). Die bisher untersuchten Cerapachyinen-Arten sind alle Ameisen-Räuber (WILSON 1958 a, 1959 a, BROWN 1975). *Simopone* sp. 1 könnte also im Bambushain als Prädator auf die Gemeinschaft einwirken.

Je nach angewandter Methode bzw. Untersuchungsschwerpunkt können sich also unterschiedliche Einstufungen der Dominanz einzelner Arten ergeben. Zusätzlich erschwerend wirkt, daß die beteiligten Arten natürlich in verschiedenen Koloniezuständen (junge und alte Kolonien) angetroffen und dadurch in verschiedenen Untersuchungen unterschiedlich eingestuft werden (MAJER 1976 a, TAYLOR 1977, DEJEAN et al. 1994, MAJER et al. 1994) (siehe hierzu auch GREENSLADE 1971 und seine Kolonie-Zyklus-Hypothese). Die numerische Dominanz alleine macht noch keine „dominante“ Ameise aus und es wird klar, daß ohne Kenntnis zur Biologie (Verhaltensdominanz und andere Aspekte) der beteiligten Arten ihre Rolle in der Gemeinschaft nicht genau eingeschätzt werden kann. Schon TUOMIKOSI (1942, zitiert in SCHERDTFEGGER 1975) betont, daß reale Beziehungen zwischen verschiedenen Arten nicht durch die Dominanz als Vergleichswert ausgedrückt werden können. SZELÉNYI (1955, S. 18, zitiert in SCHWERTFEGGER 1975) formuliert seine Überzeugung zu diesem Punkt folgendermaßen: „Durch die zahlenmäßigen Verhältnisse der an einem Standort lebenden Populationen werden jedoch nie die Zusammenhänge enthüllt, die gewisse Populationen in einer Gemeinschaft zusammenhalten; noch weniger wird es möglich sein, die Lebenserscheinungen innerhalb einer solchen Gemeinschaft klarzustellen.“

Die „dominanten“ Ameisenarten standen lange im Mittelpunkt der Ameisen-Mosaik-Forschung. So bezieht z. B. MAJER (1976 c) die meisten „nicht-dominanten“ Arten nicht in seine Untersuchung mit ein, da er davon ausgeht, daß ihre Beziehungen mit den „dominanten“ Arten bereits von ROOM (1971) hinreichend untersucht wurden. Schon TAYLOR (1977, S. 254) weist jedoch darauf hin, daß „the importance of the dominants lies not only in their specific behaviour but also in the behaviour of co-dominants and associated species“. WAY & KHOO

(1992) bezeichnen die Erforschung der Biologie „nicht-dominanter“ Arten gar als „challenge for the future“.

#### 4.4.3 Gemeinschaft der „nicht-dominanten“ Arten

Das Ameisen-Mosaik-Modell geht davon aus, daß jede „dominante“ Ameisenart ihre eigene Subgemeinschaft „nicht-dominanter“ Arten hat, die in der Lage ist, mit dieser „Dominanten“ zu koexistieren (ROOM 1971, MAJER 1993). Die Artenzusammensetzung dieser Subgemeinschaften soll zwischen den „Dominanten“ nur geringe Überlappungen zeigen (MAJER 1993).

Bezüglich der Artendiversität bedeutet dies, daß das häufige Auftreten einer bestimmten „Dominanten“ in einem Gebiet die Artenvielfalt verringern würde, da mit dieser „Dominanten“ ja immer dieselben Arten vergesellschaftet sind. Die  $\beta$ -Diversität der Artengemeinschaften gleicher „dominanter“ Ameisenarten sollte niedriger sein als die  $\beta$ -Diversität der Artengemeinschaften unterschiedlicher „Dominanter“. Somit hätten die „dominanten“ Ameisenarten je nach Häufigkeit eine gemeinschaftsstrukturierende, diversitätssenkende Wirkung in ihrem Verbreitungsgebiet.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit stimmen mit dieser Erwartung nicht überein. Die Ähnlichkeit von Subgemeinschaften verschiedener in einem Hain anwesender „dominanter“ Arten war in der Regel größer als die Ähnlichkeit gleicher „dominanter“ Arten in verschiedenen Hainen. Auch die Ähnlichkeit von Subgemeinschaften verschiedener „dominanter“ Ameisenarten aus verschiedenen Hainen war in einigen Fällen größer als die Ähnlichkeit der Subgemeinschaften einer „Dominanten“ in verschiedenen Hainen, in anderen Fällen waren die Ergebnisse vergleichbar (Tab. 40)<sup>22</sup>.

Einige der „nicht-dominanten“ Ameisenarten waren in den Subgemeinschaften aller oder mehrerer der „dominanten“ Ameisenarten zu finden. Anhang 7 zeigt die Zusammensetzung der Subgemeinschaften der verschiedenen „dominanten“ Ameisenarten.

Die Berechnung der Artenidentität ohne solche Arten, die nur mit einer koloniegründenden Königin auftraten, zeigt keine Veränderung in den oben genannten Trends.

---

<sup>22</sup> Wem die Zahlen der übereinstimmenden Arten in einigen Fällen zu gering erscheinen sei daran erinnert, daß der Dice-Index hier den Anteil der möglichen Übereinstimmung für die Art mit der kleineren Subgemeinschaft angibt.

Auch DEJEAN et al. (1994) fanden „nicht-dominante“ Arten, die bei mehreren „Dominanten“ auftraten, und konnten für die einzelnen „Dominanten“ keine distinkten Subgemeinschaften postulieren. Die von FLOREN & LINSENMAIR (1997, 1999, 2000) in einem Tiefland-Regenwald in Sabah, Borneo, untersuchten Ameisen-Gemeinschaften waren sehr heterogen, und auch hier wurde für die einzelnen „dominanten“ Ameisenarten eine distinkte Subgemeinschaft nicht bestätigt; ein AM soll nicht vorhanden sein.

Im Gegensatz dazu fand GÖTZKE (1993), der im gleichen Gebiet Ameisenzönosen auf Bäumen der Gattung *Aporusa* (Euphorbiaceae) untersuchte, mit den Erwartungen des AM-Modells übereinstimmende Ergebnisse.

Auch in einer gänzlich anderen Lebensgemeinschaft, dem Megabenthos des antarktischen Meeres, wird die geringe  $\beta$ -Diversität auf die gleichmäßige Verteilung von bestimmten dominanten Arten zurückgeführt (STARMANS & GUTT 1996).

Die Anzahl der Untersuchungen zu diesem Aspekt der  $\beta$ -Diversität sind insgesamt noch zu gering, um zu einem endgültigen Schluß zu kommen. Es ist zu erwarten, daß in unterschiedlichen Gebieten und Gemeinschaften verschiedene Mechanismen in ihrer Wirkung überwiegen.

MAJER (1993) vermutet, daß durch das Ameisen-Mosaik die  $\alpha$ -Diversität erhöht wird, indem auf großen Bäumen mehrere „Dominante“ mit ihren unterschiedlichen assoziierten Subgemeinschaften leben könnten. Die Unterschiedlichkeit dieser Gemeinschaften sollte dann die  $\alpha$ -Diversität auf diesem Baum insgesamt erhöhen, im Vergleich zu einem Baum mit nur einer „dominanten“ Ameisenart und ihrer Subgemeinschaft. Dieser Gedanke ist zwar auf den ersten Blick in seiner Logik sehr überzeugend, wird durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit jedoch nicht bestätigt (Tab. 40, Anhang 7). Die  $\alpha$ -Diversität wird hauptsächlich verursacht durch die hohe Anzahl seltener, gering abundanter Arten in den Hainen. Die Fundhäufigkeitsklasse der Arten, die nur auf einem Halm angetroffen wurden, ist in jedem Hain vorherrschend (Anhang 8).

MAJER (1972) geht davon aus, daß räumliche und zeitliche Trennung beim Fouragieren, Toleranzmechanismen, Trutztypus oder niedrige Populationslevel den „nicht-dominanten“ Arten eine Koexistenz mit den „Dominanten“ ermöglichen. Falls sich, wie von ROOM (1971) angenommen, die Subgemeinschaften der „Nicht-dominanten“ aus Ameisenarten zusammensetzen, die mit der „dominanten“ Ameisenart nicht um limitierte Ressourcen konkurrieren, so sollten Konkurrenzinteraktionen und der Einfluß der „Dominanten“ auf die „nicht-dominanten“ Arten innerhalb der Gemeinschaft relativ gering sein. ROOM (1971) findet,

mit wenigen Ausnahmen, keine negativen Assoziationen zwischen den in Kakao-Plantagen häufigen „Dominanten“ und „nicht-dominanten“ Arten, die nicht zu ihren Subgemeinschaften gehören. Zwischen *Oecophylla longinoda* und *Cataulacus guineensis* wurde in West-Afrika eine positive Assoziation festgestellt (ROOM 1975, TAYLOR 1977). Aber BIGGER (1981) zeigte, daß die Verteilung dieser Arten unabhängig voneinander ist.

Es entsteht eher der Eindruck, daß die Zusammensetzung der Gemeinschaft der „nicht-dominanten“ Ameisenarten, bei Erfüllung der oben genannten Prämissen, unabhängig von den „Dominanten“ ist. Schon ROOM (1971) vermutet, daß starke Konkurrenz zwischen den „nicht-dominanten“ Arten, z. B. um Trophobionten oder Nistplätze, beeinflussen könnte, welche „nicht-dominanten“ Arten gemeinsam auftreten können. In späteren Artikeln zum Ameisen-Mosaik-Modell wird dieser Aspekt nicht mehr aufgegriffen, sondern nur noch festgestellt, daß jede der „dominanten“ Arten eine eigene Subgemeinschaft „nicht-dominanter“ Arten hat oder sogar deren Zusammensetzung beeinflusst (LESTON 1973 c, ROOM 1975, MAJER 1993, DEJEAN et al. 1994).

Die Zusammensetzung der „nicht-dominanten“ Ameisenarten im Bambushain könnte hauptsächlich durch die sich jeweils zuerst etablierenden Arten in den einzelnen Nistressourcen reguliert werden. Siedelt sich zuerst eine Art wie *Tapinoma* sp. 6 in den Astinternodien an, wird sie sich schnell in den zur Verfügung stehenden Astinternodien verbreiten, so daß für andere in Astinternodien nistende Arten nur wenige Ressourcen übrigbleiben (Abb. 15 b). Arten wie z. B. *Cataulacus granulatus* und *Tetraponera allaborans* können zwar eine größere Zahl an Astinternodien besetzen, lassen jedoch in der Regel soviel Astinternodien übrig, daß sich eine Vielzahl weiterer Arten dort ansiedeln kann (Abb. 15 a). Eine weitere Gruppe bilden Arten, die wie *Simopone* sp. 1 insgesamt nur eine geringe Zahl an Astinternodien besiedeln, da sie keine volksstarken Kolonien bilden.

In bezug auf die Halminternodien ergibt sich ein anderes Bild. Obwohl Bambusspezialisten wie *Polyrhachis schellerichae* oder *Tetraponera binghami* den größten Teil der zur Verfügung stehenden Halminternodien besetzen, scheinen sie keinen negativen Einfluß auf die Anzahl anderer Halminternodien besiedelnder Ameisenarten zu haben. Sind viele Halminternodien durch Bambusspezialisten besetzt, nistet auch eine größere Zahl anderer Arten in Halminternodien (Abb. 14). Dabei ist die Anzahl der durch die anderen Arten besiedelten Halminternodien meist relativ gering (Abb. 14). Die „dominanten“ Arten können wiederum eine größere Zahl von Halminternodien besiedeln (Königin und Brut sind manchmal dort zu finden). Auch der relativ hohe Prozentsatz freistehender, besiedelbarer Ast- und Halminternodien in den meisten Hainen (Tab. 30) läßt, mit Ausnahme der Halminternodien des Haines 2, nicht vermuten, daß es sich hier um limitierte Nistressourcen handelt.

Ergebnisse von Untersuchungen an Aufbau und Zusammensetzung simulierter komplexer Gemeinschaften (community assembly multispecies simulations) unterstützen die Bedeutung der Reihenfolge der besiedelnden Arten. Bei wiederholten Simulationen mit demselben Artenpool resultierte nie dieselbe Artenzusammensetzung. Welche Gemeinschaft sich entwickelte hing davon ab, in welcher Reihenfolge die beteiligten Arten in die Gemeinschaft einwanderten (DRAKE 1990 a, b, 1991, PIMM 1991). Diesen Effekt nennt PIMM (1986) den „Humpty–Dumpty–Effekt“; es ist nicht möglich, eine Gemeinschaft aus ihren Einzelteilen wieder zusammenzusetzen. Auch ROBINSON & DICKERSON (1987) konnten mit ihren Versuchen an aquatischen Kleinsystemen zeigen, daß Besiedlungsreihenfolge und Entfernungseffekte Einfluß auf die Gemeinschaftsstruktur und den Artenreichtum haben.

MAJER (1976 b) berichtet, daß durch die Eliminierung einzelner „dominanter“ Arten entstandene Lücken eher durch seitliche Ausbreitung vorhandener benachbarter Kolonien „dominanter“ Arten als durch die Gründung neuer Kolonien geschlossen wurden. Dabei ist jedoch zu beachten, daß die Größe der entstandenen Lücke die Form des Lückenschlusses beeinflußt. Kleine Lücken werden durch Ableger angrenzender, etablierter Individuen geschlossen. Die Zentren großer Lücken werden wahrscheinlich durch Arten mit Fortpflanzungsstrukturen besiedelt, die relativ weite Strecken zurücklegen können (BEGON et al. 1991). Die Lebensdauer von kleinen Lücken in Muschelbänken der Gezeitenzone z. B. ist zu kurz für eine nennenswerte Besiedlung durch andere als die benachbarten Arten (PAINE & LEVIN 1981).

Im Bambus wurden sowohl Kolonieexpansionen<sup>23</sup> als auch eine relativ hohe Zahl von Koloniegründungen beobachtet (Tab. 32, 33, 34, 35). Da nicht bekannt ist, wie erfolgreich diese Koloniegründungen verlaufen wären, kann über deren Bedeutung nur spekuliert werden. Erstens können auch koloniegründende Königinnen aus der direkten Nachbarschaft kommen (allerdings ist zum Fortpflanzungsverhalten der meisten Arten nichts bekannt). Zweitens können diese als Starterkolonien betrachtet werden, die auf ihre Gelegenheit zur Kolonievergrößerung warten (PETRAITIS & LATHAM 1999). Drittens ist zu bedenken, daß viele Regenwald–Ameisenarten kleine bis mittlere Koloniegrößen zeigen. Häufig haben die Arten erwachsene Kolonien mit weniger als 50 Tieren (WILSON 1959 b). Nach HÖLLDOBLER & WILSON (1990) sind bei kleinen bis mittelgroßen Kolonien das Koloniewachstum und die genetische Fitness der Kolonie durch die Arbeiterinnenanzahl limitiert, die bestimmt, wie viele

---

<sup>23</sup> Dabei ist unklar, welchen Anteil jeweils die Expansion durch Koloniewachstum bzw. durch Teilung oder Pflanzung (DUMPERT 1978) der beteiligten Kolonien hat. Weder die angewandte Methode (eine Momentaufnahme!) noch unsere mangelnde Kenntnis zur Biologie der beteiligten Ameisenarten sind geeignet, dies zu klären.

Eier einer Königin aufgezogen werden können.

Vermutlich spielen beide Ausbreitungsmechanismen eine Rolle, wobei sich dominante, polygyne und polydome Arten vielleicht eher durch Kolonieverbreitung und Arten mit kleinen monogynen Kolonien eher durch Koloniegründungen verbreiten.

Die fleckenhafte (patchy) Verteilung der Arten im Untersuchungsgebiet ist hierbei von nicht zu unterschätzender Bedeutung, da auch Entfernungseffekte Einfluß auf die Gemeinschaftsstruktur haben (ROBINSON & DICKERSON 1987). Siehe hierzu auch Anhang 4 und das gehäufte Auftreten von Arten der Gattungen *Tetraponera* und *Polyrhachis* in verschiedenen Hainen (Tab. 9).

FEDERLE (1998) konnte für zwei Crematogaster-(*Decacrema*)-Arten zeigen, daß ihre Königinnen bei der Koloniegründung wahrscheinlich nur kurze Flugstrecken zurücklegen. Da nicht bekannt ist, welche Arten in den benachbarten Hainen oder Bäumen nisten, erhält die Zusammensetzung der Gemeinschaften zumindest teilweise eine „zufällige“ Note. Dies trifft übrigens auf viele Untersuchungen zu (BEGON et al. 1991), und diese Stochastik aufgrund von Unwissenheit sollte auf keinen Fall mit echten stochastischen Ereignissen verwechselt werden.

In Kakao-Plantagen wird vermutet, daß Nahrungskonkurrenz bestimmt, welche „nicht-dominanten“ Arten mit den „Dominanten“ koexistieren können, dieses Prinzip soll im Anschluß auch für die Gemeinschaft der „nicht-dominanten“ Arten untereinander gelten (ROOM 1971). HÖLLDOBLER & WILSON (1990) beschreiben die Möglichkeit, daß sich einzelne Arten auf verschiedene Dichten von Nahrungsressourcen spezialisieren. So sollen Massenfouragierer einen Vorteil bei der Ausbeutung reicher Nahrungsquellen haben, während punktuelle, weniger ergiebige Nahrungsquellen aus ökonomischen Gründen besser von einzeln fouragierenden Arbeiterinnen erschlossen werden. Auf diese Weise würde sich die Konkurrenz zwischen den Arten verringern, und ökologisch identische Arten könnten zusammenleben, solange sie sich in der Ausbeutungsstrategie von Nahrungsressourcen unterscheiden (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, S. 427).

Bezüglich der Ernährung der beteiligten Arten ist mit Ausnahme der Bambusspezialisten, und vielleicht auch von *Simopone* sp. 1 (Ceropachyinae), relativ wenig bekannt (siehe Kapitel 4.5.5.6). Die Spezifität der trophobiotischen Beziehungen wurde nicht für alle Arten überprüft, bisher zeigen sich aber deutliche Überlappungen der trophobiotischen Partner. Hierbei waren in den Astinternodien der untersuchten Proben meist andere Pseudococciden-Arten vertreten als in den Halminternodien, wo bisher nur eine Art (*Kermicus wroughtoni*) als trophobiotischer

Partner gefunden wurde (Tab. 26). Da die Pseudococciden nahezu ausnahmslos<sup>24</sup> in Ameisennestern bzw. in speziellen Lauspavillons angetroffen wurden, erscheint eine Konkurrenz um die Trophobiosepartner möglich und untersuchenswert.

#### Kurzgefaßt:

Durch die hohe Abundanz der Ameisen in vielen tropischen Habitaten, besonders in den Baumkronen, und die Häufigkeit „dominanter“ Arten wird angenommen, daß die Ameisen einen starken Einfluß auf die jeweils vertretene Insektenfauna haben (LESTON 1973 b, c, WILSON 1990, MAJER 1993, LASALLE & GAULD 1993). Als Beispiel wird die Häufigkeit von Ameisenmimikry und Mutualismen angeführt (LESTON 1973 c, MASCHWITZ 1990). Deshalb wird das Ameisen–Mosaik als einer der die Diversität neotropischer Regenwälder beeinflussenden biologischen Schlüsselmechanismen eingeschätzt (GILBERT 1980).

ROSCISZEWSKI (1995) kommt zu dem Schluß, daß aufgrund der Seltenheit aggressiver Arten mit absoluten Territorien in Pasoh (West–Malaysia) in diesem Tieflandregenwald ein AM nicht gebildet wird. Nach FLOREN & LINSENMAIR (1997, 1999) kommen Ameisen–Mosaik im Tiefland–Regenwald von Sabah, Borneo, nicht vor, da die vorgefundenen Ameisengemeinschaften sehr heterogen waren und keine positiven oder negativen Assoziationen gefunden wurden. Weiterhin wird das gemeinsame Vorkommen „dominanter“ Arten auf einem Baum als auffälliger Widerspruch zur AM–Theorie gewertet, was aber, wie unter Kapitel 4.4 gezeigt, eine Fehlinterpretation der AM–Theorie ist.

Im Gegensatz dazu weisen LESTON (1973 b, 1978), MAJER & CAMER–PESCI (1991) und MAJER (1993) darauf hin, daß das AM im Primärwald größere Lücken hat und wahrscheinlich weniger dicht „gepackt“ ist als in Plantagen und Sekundärstandorten. MAJER (1990) und MAJER & CAMER–PESCI (1991) finden in den subtropischen und tropischen Regenwäldern Nordaustraliens nur ein partielles Ameisen–Mosaik.

Es zeigt sich, daß das Verhalten der am AM beteiligten Ameisenarten sehr flexibel und die strenge Definition des Ameisen–Mosaiks, wie sie z. B. von LESTON (1970, 1973 a) zusammenfassend dargestellt wurde, nicht haltbar ist.

Würden ROSCISZEWSKI (1995) und FLOREN & LINSENMAIR (1997, 1999) nach sorgfältigerem Studium der AM Literatur zu einem anderen Ergebnis kommen?

---

<sup>24</sup> Bei den Ausnahmen handelte es sich um einzelne Pseudococciden, die in Astinternodien ohne Ameisen angetroffen wurden (in Hain 4 z. B. n = 2).

Wieder zeigt sich, daß ohne, wenigstens basale, Kenntnisse zur Biologie der beteiligten Arten keine endgültigen Aussagen getroffen werden können. JACKSON (1984 b) bemerkt dazu „With the paucity of information on the biology of dominant and non–dominant ant species, the mechanisms of co–existence and the degree to which positive associations are merely due to similar habitat preferences rather than true commensalism, remain obscure.....Gilberts claim that the ant mosaic is one of the four key organisational features of neotropical rainforests is therefore premature.“

Der Einfluß „dominanter“ Ameisen auf ihr Umfeld soll nicht abgestritten werden. Sind Nischenüberlappungen der „nicht–dominanten“ Arten mit den „Dominanten“ jedoch gering oder nicht vorhanden, sollten aggressive Konkurrenzinteraktionen ebenfalls gering sein, und positive Assoziationen wären schlicht auf ähnliche Habitatpräferenzen (MAJER et al. 1994 verweisen auf diese Möglichkeit) zurückzuführen. Die mosaikartige Verteilung der „Dominanten“ würde in solchen Fällen einfach mit der fleckenhaften Verteilung (patchy distribution) der „nicht–dominanten“ Arten überlappen.

Für die untersuchten Bambushaine der vorliegenden Arbeit kann, unter Berücksichtigung der in der AM–Literatur beschriebenen und oben diskutierten Flexibilität in Verhalten und Biologie der beteiligten Arten sowie unter Voraussetzung variabler Subgemeinschaften der einzelnen „Dominanten“ ein Ameisen–Mosaik bestätigt werden.

#### **4.5 Hinweise auf deterministische oder stochastische Strukturierungsmechanismen in der Bambus–Ameisengemeinschaft**

##### **4.5.1 Extraflorale Nektarien der jungen Bambushalme**

Die extrafloralen Nektarien (EFN) der Bambushalmscheidenaurikel von vier Bambusarten, deren Vorhandensein im Zuge dieser Arbeit erstmals qualitativ nachgewiesen wurde (SCHELLERICH–KAADEN et al. 1998), werden von einer Vielzahl verschiedener Ameisen– und anderer Insektenarten besucht (Tab. 17) (MASCHWITZ et al. 1986, 1987, CALLAGHAN 1992, KOVAC 1994, STEIN 1998, HOPF 1999, eigene Beobachtungen). HOPF (1999) beobachtete insgesamt 88 Ameisenarten aus 26 Gattungen, die Bambussprosse und deren extraflorale Nektarien besuchten. Er untersuchte die Biologie der 9 am häufigsten angetroffenen Arten und fand, daß alle direkt in der Erde oder in Bodennähe nisteten. Insgesamt wurden baumbewohnende Arten und auch die Bambusspezialistinnen nur vereinzelt angetroffen (HOPF 1999). Der Eindruck, daß es sich bei den EFN besuchenden Ameisen um eine von den Bambus

besiedelnden Ameisen distinkte Gemeinschaft handelt, die eher durch bodenlebende Arten charakterisiert ist, wurde so bestätigt.

Auf höherer taxonomischer Ebene sind die EFN besuchenden Ameisen sowohl der Neotropen als auch der Palaeotropen erstaunlich ähnlich: am häufigsten werden Myrmicinae angetroffen, gefolgt von Dolichoderinen und Formicinen, Ponerinen sind erwartungsgemäß eher selten an EFN (OLIVEIRA & BRANDAO 1991, FIALA & LINSENMAIR 1995, HOPF 1999). HOPF (1999) fand jedoch deutlich mehr Formicinen als Dolichoderinen an den extrafloralen Nektarien der Bambusschößlinge (Myrmicinae 40 Arten, Formicinae 30 Arten, Dolichoderinae 12 Arten).

Die Beziehungen von Ameisen und EFN tragenden Pflanzen werden, im Gegensatz zu obligatorischen Beziehungen zu Myrmekophyten, als unspezifisch und fakultativ betrachtet (FIALA & MASCHWITZ 1991, OLIVEIRA & BRANDAO 1991, KOPTUR 1992, FIALA et al. 1994, FIALA & LINSENMAIR 1995, HOPF 1999). Da der Nektar der EFN in der Regel eine zeitlich limitierte Nahrungsressource darstellt (ELIAS 1983, KOVAC 1994, STEIN 1998, HOPF 1999, eigene Beobachtungen), müssen die Ameisenarten, die diese Nahrung nutzen, immer wieder neue Pflanzen aufsuchen, wenn an der alten Pflanze die EFN nicht mehr sezernieren. EFN sind gewöhnlich an jungen, sich entwickelnden Pflanzenteilen wie Laubschütten (KOPTUR 1992) oder, wie hier beschrieben, an den Halmscheidenaufkernn von Bambusschößlingen aktiv (siehe auch STEIN 1998).

Die unspezifische Nutzung durch die Ameisenarten und die zeitliche Fluktuation im Auftreten dieser Nahrungsressource geben dem Auftreten der Ameisenarten einen eher zufälligen Charakter. Welche Arten und in welcher Abundanz sie angetroffen werden, hängt unter anderem von der mosaikartigen Verteilung der Ameisennester in den meisten Gebieten ab (BENTLEY 1977, FIALA et al. 1994, FIALA & LINSENMAIR 1995). FIALA et al. (1994) fanden eine geringe Artenüberlappung der EFN besuchenden Ameisenarten auf verschiedenen Untersuchungsflächen. HOPF (1999) fand in dem Gebiet um Haupt- und Nebenstation des Gombak Field Studies Centre, Westmalaysia (Anhang 4), auf über 500 Bambussprossen insgesamt 88 Ameisenarten; von diesen besuchten nur 11 Arten 10 und mehr unterschiedliche Bambussprossen. Fast die Hälfte der von HOPF (1999) im zweiten Untersuchungsjahr beobachteten Ameisenarten trat nur einmal auf. Von den zehn am häufigsten auftretenden Ameisenarten waren 8 Arten in beiden Untersuchungsjahren identisch (HOPF 1999). Im zweiten Untersuchungsjahr traten die zehn häufigsten Arten auf über 80 % der von Ameisen besuchten Bambusschößlinge auf. Die Anzahl der Bambusschößlinge besuchenden Ameisenarten wuchs nicht beliebig mit der Zahl aufgenommener Sprossen an (HOPF 1999).

Die auf den Bambus-EFN Nektar sammelnden Ameisenarten zeigen unterschiedliche Nutzungsstrategien, die von kurzzeitiger Nutzung bis zur Monopolisierung der EFN durch

Überbauung mit Karton und anderen Materialien reichen (KOVAC 1994, HOPF 1999, eigene Beobachtungen). Auch ein Tag–Nacht–Wechsel der besuchenden Ameisenarten wurde beobachtet (HOPF 1999, eigene Beobachtungen). Nach HOPF (1999) bilden die Ameisenbesucher der Bambus–EFN ein geschlossenes Konkurrenzsystem in dem die einzelnen Arten räumlich und zeitlich eingenischt sind.

Viele der überbauenden Ameisenarten besuchen sowohl die EFN als auch Tortriciden (Wickler)–Larven, die an diesen sitzen (Abb. 8 a) (MASCHWITZ et al. 1986, HOPF 1999, eigene Beobachtungen). Die Larven wurden von den besuchenden Ameisen nie angegriffen oder von der Pflanze entfernt. Die Tortriciden–Larven überbauten Teile der EFN oder das ganze EFN mit ihren Seidenschutzhüllen. Die an die Ameisen abgegebenen Analausscheidungen setzten sich wahrscheinlich sowohl aus aufgenommenem EFN–Nektar als auch aus gefressenem Pflanzengewebe zusammen (MASCHWITZ et al. 1986). In einigen Fällen war es schwierig zu entscheiden, ob die EFN wegen ihres Nektars oder wegen der anwesenden Tortriciden–Larven überbaut wurden.

Ähnlich wie bei der Frage, ob Honigtau eine attraktivere Nahrungsquelle darstellt als Nektar (BECERRA & VENABLE 1989, FIALA & MASCHWITZ 1991), müssen hier erst noch genauere Analysen der verschiedenen Sekrete bzw. Exkrete vorgenommen werden.

Auf jeden Fall wird der Bambus durch das Fressen von Pflanzengewebe durch die Tortriciden–Larven geschädigt. Die Tortriciden–Larven sind als Parasiten im EFN–Ameisen–System zu sehen. Untersuchungen zur Frage, inwieweit die Larven mehr Nektar als Pflanzengewebe aufnehmen, könnten ebenfalls Hinweise liefern, ob die Nektarsekretion der EFN den Fraßschaden durch bestimmte Herbivoren herabsetzen kann. Bisher konzentrierte sich die Diskussion zur Funktion der EFN hauptsächlich auf eine Schutzfunktion durch die besuchenden Ameisenarten (BENTLEY 1977, KOPTUR 1992).

Am Bambus untersuchte STEIN (1998) unter anderem das Verhalten von acht häufig an Bambusaurikeln auftretenden Ameisenarten und konnte eine Schutzfunktion durch aggressives Verhalten der Ameisen gegen verschiedene Herbivoren nachweisen. Besonders interessant ist, daß die meisten der untersuchten Ameisenarten direkt (Aggression) oder indirekt (Überbauung der Schößlinge) den Rüsselkäfer *Cyrtotrachelus* sp. von der Eiablage am Apex des Schößlings oder dem Fressen am Schößling abhielten (STEIN 1998). Eine erfolgreiche Larvenentwicklung von *Cyrtotrachelus* sp. ist für den Schößling tödlich (KOVAC & AZARAE 1994, STEIN 1998). STEIN (1998) wertete die vermehrte Nektarsekretion am Apex des Schößlings als Beweis für die Lenkung der Ameisen und deren spezielle Abwehr in den Eiablagebereich von *Cyrtotrachelus* sp.

Den Bambus–EFN besuchenden Ameisenarten können also bestimmte Nutzungsstrategien, z. B. Monopolisierung der Aurikel durch Überbauung oder zeitlicher Wechsel der besuchenden Ameisenarten, zugeordnet werden. Bestimmte Unterfamilien sind häufiger an EFN anzutreffen als andere. Auf Artebene erscheint die Zusammensetzung der Ameisenarten, die man zu einem bestimmten Zeitpunkt an EFN antrifft, eher stochastisch geprägt. Allerdings beruht dieses stochastische Element zum großen Teil auf unserer Unkenntnis des Arteninventars und der Nestverteilung der anwesenden Arten. Je genauer man das Arteninventar eines bestimmten Gebietes und die Biologie und Verteilung der angetroffenen Ameisenarten kennt, desto sicherer sollte man Aussagen darüber machen können, welche Arten man wahrscheinlich an EFN antreffen wird (siehe hierzu auch STEIN 1998, HOPF 1999). Es erscheint mir wichtig, wirkliche stochastische Mechanismen von unserer schlichten Unkenntnis zu trennen.

#### **4.5.2 Strukturnutzung und Nistverhalten von Ameisen auf jungen Bambushalmen**

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zur Strukturnutzung und zum Nistverhalten von Ameisen auf jungen Bambushalmen ermöglichen folgende deterministische Aussagen zur Besiedlungsdynamik:

1. Die Bedeutung der jungen Bambushalme für die Ameisen verschiebt sich im Laufe ihres Wachstums vom reinen Nahrungslieferanten zum Lieferanten von Nahrungs- und Nistressourcen. Sowohl die Nahrungs- als auch die Nistressourcen wechseln im Laufe des Halmwachstums (Abb. 10 a, b; Kapitel 3.2.2). Der Wechsel der Nahrungsressourcen ist hauptsächlich auf das Versiegen der Halmscheiden–EFN als Nahrungsquelle zurückzuführen. Der Wechsel der Nistressourcen hängt mit den morphologischen Veränderungen des Bambushalmes im Laufe seines Wachstums (Strukturbereicherung) sowie der unterschiedlichen Tätigkeit holzbohrender Organismen an Halmen unterschiedlichen Alters zusammen.

Besonders auffällig ist die Änderung der Nutzungsweise durch die Ameisen. Während auf Halmen der Halmaltersstufe (HA) 1 vornehmlich „Touristen“<sup>25</sup> vertreten sind, beobachtet man auf Halmen der HA 2 überwiegend Bewohner, d. h. nistende Ameisenarten (Abb. 9, 10, 12).

---

<sup>25</sup> Dies sind Ameisenarten, die den Halm nur besuchen, aber nicht auf bzw. in ihm nisten.

2. Der Wechsel der Nutzungsform durch die Ameisen geht mit einer Änderung der Gattungszusammensetzung einher: 41,3 % der auf HA 1 angetroffenen „Touristen“ gehörten zur Gattung *Camponotus*, 17,4 % zur Gattung *Technomyrmex* und 11 % zur Gattung *Crematogaster* (Tab. 18). Das heißt, ca. 70 % der auf HA 1 beobachteten „Touristen“ waren einer dieser drei Gattungen zuzuordnen. HOPF (1999), der das Auftreten von Ameisenarten an EFN von Bambusschößlingen untersuchte, fand ähnliche prozentuale Besuchshäufigkeiten für diese drei Gattungen: 40 % *Camponotus*, 11 % *Technomyrmex* und 17 % *Crematogaster*. Allerdings beobachtete er noch weitere Gattungen bzw. Arten mit vergleichbarer Häufigkeit: *Lophomyrmex bedoti* 23,5 %, *Anoplolepis longipes* 13,6 %, *Paratrechina* 12,5 % (HOPF 1999).

STEIN (1998) überprüfte im Bambusetum des Forest Research Institute Malaya (FRIM) die Aurikel von 26 Bambusarten auf aktive Nektarien und Ameisenbesucher. Sie fand an 11 verschiedenen Bambusarten vier *Camponotus*-Arten, drei *Crematogaster*-Arten, zwei *Technomyrmex*-Arten, *Anoplolepis longipes*, *Myrmicaria* sp. 1 sowie eine *Paratrechina*- und eine *Dolichoderus*-Art. Die Gattungsverteilung entspricht der auf dem Gelände des Gombak Field Studies Centre gefundenen und auch die Arten stimmen größtenteils mit den dort beobachteten häufigsten Bambusschößlinge besuchenden Arten überein (STEIN 1998, HOPF 1999, vorliegende Arbeit).

38,0 % der auf HA 2 angetroffenen Bewohner gehörten zur Gattung *Technomyrmex*, 33,0 % zur Gattung *Tapinoma* (Tab. 18). Das heißt, 71 % der auf HA 2 auftretenden Bewohner gehörten zu einer dieser beiden Gattungen.

Während die Gattungen *Camponotus* und *Crematogaster* fast ausschließlich als „Touristen“ auftraten, wurde die Gattung *Tapinoma* fast ausnahmslos als Halmbewohner angetroffen. Die Gattung *Technomyrmex* wurde häufig sowohl halmbesuchend als auch halmbewohnend beobachtet (Tab. 18).

Diese Gattungsverteilung wurde auch bei den auf HA 1 beobachteten Bewohnern und den auf HA 2 angetroffenen „Touristen“ beibehalten (Tab. 18).

Im Untersuchungsgebiet lassen sich also für die beiden Halmaltersstufen aufgrund dieser Ergebnisse recht gute Vorhersagen über die zu erwartenden Gattungen (und zum Teil auch Arten) und ihre Nutzungsweise der jungen Halme machen. Ob diese Sukzession sich mit zunehmendem Halmalter fortsetzt und die als frühe Besiedler auftretenden Arten von *Tapinoma* und *Technomyrmex* als Pionierarten zu betrachten sind, die später durch andere Arten verdrängt werden, kann nur durch weitere Beobachtungen bzw. gezielte Probennahmen von Halmen unterschiedlichen Alters überprüft werden.

BEGON et al. (1991) beschreiben für dominanzkontrollierte Lebensgemeinschaften vorhersagbare Artenabfolgen, wobei die Besiedlungsfähigkeit und der Dominanzstatus der frühen und späten Arten in umgekehrter Beziehung zueinander stehen. Auch die sukzessionale Einnischung von Pflanzenameisen wurde so erklärt (FEDERLE 1998). GREENSLADE (1971) beobachtete eine charakteristische Ameisenbesiedlungs-Sukzession für Kokospalmen. Auch hier waren Besiedlungsfähigkeit und Dominanzstatus der beteiligten Arten umgekehrt proportional (GREENSLADE 1971).

### 4.5.3 Nistressourcen als limitierender Faktor?

In arborealen Ameisengemeinschaften wird Nistraum oft als limitierte Ressource angesehen und eine heftige Konkurrenz um die besiedelbaren Strukturen vermutet (WILSON 1959 b, 1987, CARROLL 1979).

Die Feststellung der genauen Anzahl der besiedelbaren Nistressourcen eines Baumes ist in der Regel mit unterschiedlichen methodischen Schwierigkeiten behaftet. Die Zahl der besiedelbaren Halm- und Astinternodien läßt sich am Bambushalm dagegen relativ einfach feststellen, indem alle diese Strukturen mit Zugangslöchern gezählt werden und die Art ihrer Besiedlung (durch Ameisen, durch andere Tiere oder unbesiedelt) festgestellt wird. Ein Großteil der Nistressourcen im Bambus (Halm- und Astinternodien, Insektenbohrgänge) wird durch die Tätigkeit holzbohrender Insekten (Coleopteren, Hymenopteren, Lepidopterenlarven) (KOVAC 1994), Spechte und Nagetiere (WINKLER et al. 1995, SCHELLERICH-KAADEN et. al. 1997, SCHELLERICH-KAADEN & MASCHWITZ eigene Beobachtungen) bereitgestellt. Nach LAWTON (1997) kann man solche Organismen als „ecosystem engineers“ bezeichnen. Diese regulieren direkt oder indirekt die Verfügbarkeit von Ressourcen für andere Arten. Die im Bambus lebende Marmoset-Ratte, *Hapalomys longicaudatus*, nagt z. B. Löcher in die Septen der Halminternodien (MEDWAY 1964) und macht diese für Ameisen verfügbar. So wird aus ursprünglich nur einem von außen zugänglichen Halminternodium, durch die mögliche Nutzung mehrerer aufeinanderfolgender Halminternodien, weiterer Nistraum für die Ameisen gewonnen.

Viele Ameisenarten sind auf die Tätigkeit holzbohrender Organismen zur Nistraumschaffung angewiesen. Eine Ausnahme bilden Arten, die ihre Nester selber aus Karton, Detritus oder Seide bauen und nicht von vorgefertigten Höhlungen abhängig sind.

Die Bambusspezialistin *Tetraponera binghami* ist in der Lage, aktiv Nistraum zu erschließen, indem Arbeiterinnen Eingangslöcher in junge Halminternodien beißen (KOVAC 1994, KLEIN

pers. Mitt.). Von keiner anderen bambusnistenden Ameisenart ist ein solches Verhalten bekannt.

In allen Hainen weist die Zahl der besiedelbaren Internodien auf das regelmäßige Auftreten holzbohrender Organismen hin (Tab. 30). Die große Anzahl von angebohrten Astinternodien in Hain 2 läßt die Massenvermehrung eines Holzbohrers vermuten. Eine Limitierung von Nistraum durch mangelnde Tätigkeit solcher Organismen läßt sich für die untersuchten Haine ausschließen.

Viele der durch „andere Tiere“ belegten Halm- und Astinternodien waren von holzbohrenden Insektenlarven besiedelt, was die permanente Schaffung neuen Nistraumes durch diese Insekten dokumentiert.

Bis zu 59 % der Halminternodien und 52 % der Astinternodien eines Haines konnten unbesiedelt sein. Eine Ausnahme bildete Hain 2, hier wurden > 80 % der besiedelbaren Halminternodien von Ameisen genutzt (Tab. 30). 70 % dieser Halminternodien wurden von der Bambusspezialistin *Tetraoponera binghami* besiedelt (Abb. 14 a). Der Prozentsatz durch andere Tiere genutzter bzw. leerer Halminternodien ist hier gleich niedrig (Tab. 30). Hier scheint ein hoher Besiedlungsdruck durch die Ameisen gegeben zu sein. Allerdings fehlen noch quantifizierende Untersuchungen zur Bohrtätigkeit der *Tetraoponera*-Art, so daß keine Aussagen über den Anteil der Halminternodien gemacht werden können, der hier allen Ameisen zur Verfügung stand.

In den Hainen ist also in der Regel eine relativ große Menge besiedelbarer Halm- und Astinternodien unbesetzt, so daß von einer Limitierung dieser Nistressourcen durch hohen Besiedlungsdruck im allgemeinen nicht ausgegangen werden kann (Tab. 30).

Dabei variiert die Anzahl leerstehender Halm- und Astinternodien in den einzelnen Hainen und von Halm zu Halm stark und im besonderen Falle könnte eine Limitierung des vorhandenen Nistraumes auf einzelnen Halmen von den quantitativen Nistraumansprüchen der anwesenden Arten abhängen.

Abgesehen von den beobachteten Koloniegründungen können keine Aussagen darüber getroffen werden, ob manche Ameisenarten sozusagen mit einer ausgewachsenen Kolonie „einwandern“. Sollten Koloniegründungen mit Königinnen oder die „Einwanderung“ von Arten mit kleinen Volksstärken und geringen quantitativen Nistplatzansprüchen überwiegen, kann man sicher in vielen Fällen eine Limitierung ausschließen. Sollten jedoch „Einwanderungsversuche“ individuenreicher, Halm- oder Astinternodien besiedelnder Ameisenvölker vorkommen, so könnte zumindest für solche Arten je nach Nistplatzangebot in einem Hain mit einer Limitierung dieser Ressource gerechnet werden.

In Hain 5 standen z. B. noch 39 leere Halminternodien zur Besiedlung zur Verfügung (Tab. 30). Die Halminternodienbesiedler *Polyrhachis schellerichae* und *Crematogaster* sp. 4 nisteten hier dominant in 47 bzw. 19 Halminternodien, so daß, vorausgesetzt es existiert kein anderer limitierender Faktor, z. B. Nahrung oder Trophobionten–Tragfähigkeit der Halme, zumindest theoretisch ein weiterer volksstarker Halminternodienbesiedler oder mehrere Arten mit geringeren Nistraumansprüchen Platz gefunden hätten.

Die „Dominanten“ nutzten im allgemeinen relativ wenig Astinternodien (0 – 6) (Tab. 19 a – e). Einzig *Crematogaster* sp. 6 in Hain 4 (Tab. 19 d) besiedelte eine größere Anzahl dieser Nistressource und hielt hier Pseudococciden. Man könnte hier Konkurrenz mit anderen Astinternodienbesiedlern erwarten. Aufgrund des relativ großen Anteils leerer besiedelbarer Astinternodien in diesem Hain (Tab. 30) ist dies aber aller Wahrscheinlichkeit nach auszuschließen.

Ausgehend von einer Nistraumlimitierung könnte man erwarten, daß die Anzahl der zur Verfügung stehenden Nistressourcen oder die Häufigkeit von Arten, die große Teile der Ressourcen beanspruchen, die auf einem Halm angetroffene Artenzahl beeinflussen. Die durchgeführte Multiple Regression (MR) ergab für Hain 5 einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Anzahl der besiedelbaren Halminternodien und der Artenzahl pro Halm. Auch die Halmlänge und die Häufigkeit der Arten, die den größten Teil der zur Verfügung stehenden Astinternodien nutzten, hatten hier einen signifikanten Einfluß auf die Artenzahl eines Halmes (Tab. 47). Obwohl der Erklärungsbeitrag an der Gesamtstreuung für die einzelnen Variablen sehr gering war (Anhang 9), soll nachfolgend eine Interpretation dieses Ergebnisses versucht werden.

Die ersten beiden Verhältnisse könnten als indirekte Zustandsbefunde für die einzelnen Halme interpretiert werden: hat ein Halm viele angebohrte Halminternodien, so ist die Wahrscheinlichkeit groß, daß er auch viele angebohrte Astinternodien hat und insgesamt viele Nistressourcen zur Verfügung stellt; je mehr Nistressourcen angeboten werden, um so mehr Arten könnte man auf einem Halm erwarten.

Ähnliches gilt für die dritte signifikante Variable: wird eine große Zahl von Astinternodien durch die im Hain am häufigsten in diesen Ressourcen auftretenden Arten genutzt, könnte man davon ausgehen, daß insgesamt auf dem Halm eine große Zahl an besiedelbaren Astinternodien auch für andere Arten zur Verfügung steht.

Ein solches Verhältnis scheint zumindest für die Halminternodien bestätigt. Vergleicht man die Anzahl der Halminternodien besiedelnden Ameisenarten in den Hainen mit und ohne Bambusspezialisten, so sieht man, daß in den Hainen ohne Bambusspezialisten (Hain 1) bzw.

nur mit Gründungskolonien von Bambusspezialisten (Hain 3) insgesamt weniger Ameisenarten in Halminternodien nisten (Tab. 19 a – e, Abb. 14) und Hain 3 das niedrigste Angebot an besiedelbaren Halminternodien pro Halm bietet (Tab. 30). Ob dieses Verhältnis signifikant ist, läßt sich aufgrund der niedrigen Stichprobenzahl jedoch nicht feststellen.

BALDACCI & TSCHINKEL (1999) fanden um so mehr koloniegründende Königinnen von *Crematogaster ashmeadi* auf *Pinus palustris*, je mehr tote Äste (Nistressourcen) die Bäume aufwiesen.

Wenn auch nur indirekt, so bestärken die Ergebnisse der MR den im Feld gewonnenen allgemeinen Eindruck: je größer die Anzahl der angebotenen Nestressourcen ist, um so mehr dieser Ressourcen werden besiedelt. Wie jedoch bereits in Kapitel 4.1.2. erwähnt, kann nicht automatisch von der Zahl der zur Verfügung stehenden Nistressourcen auf die Anzahl der anwesenden Ameisenarten geschlossen werden.

In Hain 2, mit 9 Halmen der kleinste und wahrscheinlich auch jüngste der untersuchten Haine, waren zwar die Halme um so dichter besiedelt, je mehr Nistressourcen angeboten wurden, aber trotz des größten Angebots besiedelbarer Astinternodien aller Haine nistete hier die kleinste Zahl an Ameisenarten in Astinternodien. Dies ist auf die Anwesenheit von *Tapinoma* sp. 6 zurückzuführen, die 68 % der besiedelbaren Astinternodien nutzte (Abb. 15 b).

Es besteht die Möglichkeit, daß auch das Alter des Haines und damit die erst kurze Besiedlungsgeschichte von Hain 2 eine Rolle spielt. Die Gattung *Tapinoma* war einer der häufigsten Erstbesiedler junger Halme (Tab. 18). Die überaus dominante Nutzung der Astinternodien in Hain 2 durch *Tapinoma* sp. 6 könnte auch so interpretiert werden, daß diese Art als eine der ersten in dem jungen Hain nistete (Pionierart) und sich rasch über die zur Verfügung stehenden Astinternodien ausbreitete (bessere Ausbreitungsfähigkeit früher Besiedler, siehe GREENSLADE 1971, BEGON et al. 1991). Eine nachfolgende Art könnte *Tapinoma* sp. 6 verdrängen (geringere Besiedlungsfähigkeit aber höhere Konkurrenzfähigkeit später Arten, siehe GREENSLADE 1971, BEGON et al. 1991).

In dem größeren und wahrscheinlich auch älteren Hain 1 ist *Tapinoma* sp. 6 nur rezedent vertreten. Im näher an Hain 2 gelegenen Hain 3, der in Größe und vielleicht auch Alter zwischen Hain 1 und 2 liegt, ist sie ebenfalls eudominant, allerdings mit deutlich geringerer Individuenzahl als in Hain 2 (Tab. 39 a – c). Zu möglichen Sukzessionsvorgängen bei der Ameisenbesiedlung in Bambushainen liegen allerdings, abgesehen von dem in Kapitel 3.2 vorgestellten Besiedlungsmodell für junge Bambushalme, noch keinerlei Untersuchungen vor. Die dort vorgefundene Sukzession (Abb. 9, 10, 11, Tab. 18) verdeutlicht, daß Sukzessionsvorgänge insgesamt im Bambus nicht auszuschließen sind.

In Hain 5 werden die meisten Halm- und Astinternodien angeboten, und hier ist im Vergleich zu den anderen Hainen die Zahl der in diesen nistenden Ameisenarten am größten (Tab. 19 a – e, 30). Hain 5 ist der älteste der fünf gefällten Haine (Kapitel 2.3.4.2). Beim Bambus ist das zunehmende Alter des Haines mit einer Zunahme der Halmzahl und damit mit einer Zunahme der besiedelbaren Fläche verbunden. SIMBERLOFF (1976) konnte einen Zusammenhang zwischen der Größe von Mangroveninseln und der Anzahl der besiedelnden Ameisenarten nachweisen. Ein positiver Zusammenhang zwischen Arealgröße und Artenzahl ist bekannt (BEGON et al. 1991, HUSTON 1994).

Den im Bambus vorgefundenen Verhältnissen vergleichbare Werte unbesiedelter Nistressourcen (jeweils 29 %) finden COLE (1982) für tote Sägegras-Halme (*Cladium jamaicense*, Cyperaceae) in Florida und GÖTZKE (1993) für den Lebendholzbereich einer Baumart (*Aporosa* sp., Euphorbiaceae) im Primärwald in Sabah (Ostmalaysia). GÖTZKE (1993) schließt aufgrund dieses Wertes jedoch auf eine Limitierung der Lebendholznistressourcen. Bis zu 93,6 % der toten Zweige in der Laubstreu eines Tieflandregenwaldes in Costa Rica (BYRNE 1994) und 66 % – 92,7 % unterschiedliche Totholzkatégorien auf *Aporosa* sp. (GÖTZKE 1993) waren unbesiedelt. Aufgrund dieser Ergebnisse wird das Totholz an dieser Baumart bzw. am Boden nicht als limitierte Ressource betrachtet (GÖTZKE 1993, BYRNE 1994). FERNANDEZ-ESCUADERO & TINAUT (1999) untersuchten die Nestverteilung von *Proformica longiseta*, einer bodennistenden Art, in der Sierra Nevada. Dabei fanden sie, daß selbst bei größter Nestdichte nur 10 % der vorhandenen geeigneten Nistplätze genutzt wurden. Hinweise auf fehlende Nistraumbeschränkungen finden sich auch in Myrmecophytie-Systemen (MASCHWITZ et al. 1991, FEDERLE 1998).

Nach der ursprünglich erwarteten hohen Konkurrenz um Nistraum überrascht der doch oft hohe Anteil leerer, besiedelbarer Nistressourcen. TILMANN (1994) entwickelte, basierend auf Arbeiten von LEVINS (1969), HASTINGS (1980) und NEE & MAY (1992), ein mathematisches Modell, das zeigt, daß die Individuen verschiedener Arten in Gemeinschaften nie alle Ressourcen in einem Habitat besetzen können, da jede Art einer gewissen Mortalität unterworfen ist und eine begrenzte Kolonisierungsrate hat. Nach diesem von TILMANN (1994) „Raum-Konkurrenz-Hypothese“ genannten Modell sollen schwächere Konkurrenten erfolgreich in ein Habitat eindringen können, wenn ihre Mortalitätsrate niedriger bzw. ihre Kolonisierungsrate höher als die der Mitkonkurrenten ist. Die „Raum-Konkurrenz-Hypothese“ wirkt überzeugend und könnte in einzelnen Fällen den Anteil leerstehender Nistressourcen erklären. Es darf jedoch nicht vergessen werden, daß es sich um ein theoretisches, stark vereinfachendes Modell handelt, das aber zumindest bisher nicht widerlegt wurde.

WAY & BOLTON (1997) beobachteten bis zu fünf verschiedene Ameisenarten, die gemeinsam auf engstem Raum in der Blütenscheide von Kokospalmen nisteten. Arbeiterinnen und Brut der verschiedenen Arten waren in manchen Fällen nur wenige Millimeter voneinander getrennt (WAY & BOLTON 1997). Dabei wird nicht darauf eingegangen, ob Nistressourcen in den Kokospalmen limitiert sind, und es werden keine Angaben über die Anzahl unbesiedelter Nistressourcen gemacht.

In der Streuschicht eines Tieflandregenwaldes in Costa Rica wurden gemeinsam in abgefallenen Zweigen nistende Arten gefunden (3,2 % der in Zweigen gefundenen Ameisennester) (BYRNE 1994). Hier wurde eine Limitierung der Nistressource ausgeschlossen (siehe oben). BYRNE (1994) führte die nicht vorhandene Territorialität und die fehlende Konkurrenz auf den dynamischen Charakter des Lebensraumes (Laubstreu) zurück.

In Hain 5 nutzten Kolonien von zwei verschiedenen Arten ein Astinternodium; dabei nistete *Cataulacus granulatus* im hohlen Astinternodium, während *Tapinoma* sp. 10 einen Gang in der Rinde des Astinternodiums besiedelte.<sup>26</sup>

Häufiger nisteten zwei verschiedene Arten in zwei direkt aufeinanderfolgenden Ast- bzw. Halminternodien oder unter Astscheidungen zweier nebeneinanderliegender Äste.

Warum nisten verschiedene Ameisenarten so nahe beieinander, wenn keine Nistraumknappheit besteht? Deutet dies darauf hin, daß die jeweiligen Arten einfach die erstbeste zur Verfügung stehende Nistressource nutzen, unabhängig davon, ob sich in direkter Nachbarschaft ebenfalls eine Ameisenkolonie befindet? Ermöglichen hier Unterschiede in Verhalten, Nischenansprüchen u. ä. die enge Nachbarschaft?

In der Regel wird davon ausgegangen, daß bei nahe verwandten bzw. Arten mit ähnlichen Nischenansprüchen die Konkurrenz am stärksten ist (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, BEGON et al. 1991). Solche Ameisenarten sollten eine regelmäßige (overdispersed) Nestverteilung aufweisen, die von einer zufälligen Verteilung abweicht (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Auch hier sind genauere Untersuchungen zur Biologie und zu den Beziehungen der beteiligten Arten vonnöten.

Die Besiedlung durch andere Tiere ist in der Regel gering (Tab. 30). Neben Larven holzbohrender Insekten finden sich in den Astinternodien vor allem Pseudoskorpione, in den Halminternodien hauptsächlich Spinnen und Vertebraten und bei Wasseransammlungen in den Halminternodien Phytothelmengemeinschaften (MEDWAY & MARSHALL 1970, 1972, KOVAC 1994, KOVAC et al. 1994, SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997).

---

<sup>26</sup> *C. granulatus*: 1 ungeflügelte Königin, 32 Arbeiterinnen, Brut; *Tapinoma* sp. 10: 3 ungeflügelte Königinnen, 3 geflügelte Königinnen, 1 Männchen, 46 Arbeiterinnen.

Nach BROWN (1959, zitiert in GREENSLADE 1972) erbeutet die Pseudoskorpionart *Paratemnus salomonis* auf den Salomonen auch *Oecophylla smaragdina*-Arbeiterinnen. Bei einigen der in Bambusastinternodien beobachteten Pseudoskorpione wurden Ameisenreste gefunden und es ist davon auszugehen, daß auch im Bambus Ameisen zum Beutespektrum der Pseudoskorpione gehören. Nach STORCH & WELSCH (1986) sind Pseudoskorpione Räuber, die auch bei Ameisen vorkommen können, wobei dabei nicht näher darauf eingegangen wird, ob die Ameisen hier auch erbeutet werden.

Bei kleineren Spinnen wurden ebenfalls Ameisenreste in den Netzen gefunden<sup>27</sup>, während die größeren Spinnen (Handtellergröße) wahrscheinlich andere Beutetiere hatten.

Aufgrund ihrer Bedeutung im System lassen sich drei Gruppen weiterer tierischer Besiedler unterscheiden:

1. solche, die neuen Nistraum schaffen,
2. solche, die potentiellen Nistraum besetzen und
3. solche, die nicht nur Nistraum besetzen, sondern auch als Ameisen-Prädatoren auftreten.

#### 4.5.4 Koloniegründungen und Gründungskolonien

WILSON (1971) schätzt, daß nur 0,1 % aller befruchteten Königinnen überleben und erfolgreich eine Kolonie gründen. Von den restlichen 99,9 % soll der Großteil während des Hochzeitsfluges und kurz danach, bei der Suche nach geeigneten Nistplätzen, Fraßfeinden wie z. B. Vögeln und anderen Ameisen zum Opfer fallen (WILSON 1971).

Vor allem für Gemeinschaften bodenlebender Ameisen wurde immer wieder gezeigt, daß bereits etablierte Kolonien gründende Königinnen und junge Kolonien angreifen und zerstören (WILSON 1971, CARROLL & JANZEN 1973, LEVINGS & TRANIELLO 1981, LEVINGS & FRANKS 1982, RYTI & CASE 1988). Dabei sind besonders bei monogynen Arten gleichartige und Kolonien nahe verwandter Arten oftmals die größten Feinde (WILSON 1971, HÖLLDOBLER & WILSON 1977, LEVINGS & TRANIELLO 1981, HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Als diesem Verhalten genau entgegengesetzt können sekundäre Polygynie und „Pfröpfung“ betrachtet werden, eine Art der abhängigen Koloniegründung, bei der koloniegründende Weibchen von Arbeiterinnen derselben Art gefunden werden und diese sich mit dem Weibchen zu einer neuen Kolonie zusammenschließen (HÖLLDODLER & WILSON 1977, DUMPERT 1978).

---

<sup>27</sup> KOVAC (1994) fand hauptsächlich Kugelspinnen (Theridiidae) in den von ihm untersuchten Halminternodien mit Phytotelmengemeinschaften. Diese bauen unregelmäßige, dreidimensionale Netze und erbeuten hauptsächlich Ameisen und Käfer (KOVAC 1994).

Für die arboreale dominante Ameisenart *Crematogaster ashmeadi* konnte gezeigt werden, daß die bereits anwesenden Ameisenarten keinen Einfluß auf die Nestgründung und, zumindest im ersten Jahr, das Überleben der Gründungskolonien hatten (HAHN & TSCHINKEL 1997, BALDACCI & TSCHINKEL 1999). BALDACCI & TSCHINKEL (1999) vermuten aber, daß bereits anwesende *C. ashmeadi*-Kolonien erst auf junge Gründungskolonien und nicht schon bei gründenden Königinnen aggressiv reagieren. HAHN & TSCHINKEL (1997) beobachteten, daß schon kleine Gründungskolonien von *C. ashmeadi* Köderstellen dominieren konnten. BYRNE (1994) stellt fest, daß die Kolonisierung von Zweigen in der Laubstreu anscheinend nicht durch die bereits anwesenden etablierten Kolonien beeinflußt wird. Nach CARROLL (nicht publiziert, zitiert in CARROLL & JANZEN 1973, S. 248) ist die Wahrscheinlichkeit der Anwesenheit tropischer, arborealer koloniegründender Königinnen auf einem Baum umgekehrt proportional zur Größe gleichartiger Kolonien auf diesem Baum und unabhängig von der Koloniegröße anderer anwesender Ameisenarten.

In den untersuchten Bambusameisengemeinschaften ist der Anteil der Koloniegründungen durch bereits im Hain vertretene bzw. etablierte Arten höher oder zumindest genauso hoch wie der Anteil von Koloniegründungen durch hainfremde bzw. nicht etablierte Arten. Allerdings konnte eine Anzahl der Koloniegründungen nicht eindeutig zugeteilt werden (Tab. 34, 35), so daß diese Ergebnisse mit Vorsicht zu betrachten sind.

Für Hain 5 ergab die durchgeführte Multiple Regression, daß die Anzahl der etablierten Ameisenarten pro Halm einen signifikanten positiven Einfluß auf die Anzahl der Koloniegründungen pro Halm hat (siehe Kapitel 3.6.2), was als weitere Untermauerung des oben genannten Trends gedeutet werden könnte.<sup>28</sup>

Der Vorteil durch die Nähe des relativ großen Angebotes an potentiellm Nistraum innerhalb des Bambushaines scheint zumindest von einigen bereits im Hain nistenden Arten direkt genutzt zu werden. Allerdings fehlt auch hier der Nachweis durch Beobachtungen bzw. Untersuchungen zum Verwandtschaftsgrad der vorgefundenen Königinnen (siehe auch Kapitel 3.3.7).

MCCARTHY (1997) untersuchte Modelle zur Konkurrenz bei der gleichzeitigen Verbreitung aus vielen Nestern und fand, daß, falls die Anzahl der Verbreitungseinheiten die Anzahl freier Territorien überschreitet, Individuen nahe der freien Territorien eine größere Erfolgswahrscheinlichkeit haben als solche, die weitere Entfernungen zu den freien Territorien zurücklegen müssen. Die Verbreitungsentfernungen sollen mit ansteigender Konkurrenz

---

<sup>28</sup> Auch ein nur indirekter Zusammenhang ist hier denkbar, indem die Häufigkeit der etablierten Ameisenarten einfach das hohe Nistplatzangebot der jeweiligen Halme widerspiegelt und gleichartige Königinnen von außerhalb des Haines einfliegen.

abnehmen. Das Modell wurde erfolgreich an Daten zu den Verbreitungsentfernungen von Vertebraten getestet (MCCARTHY 1997). Inwiefern diese Überlegungen auch für Invertebraten zutreffen, bleibt abzuwarten.

*Azteca*-Königinnen scheinen auf dem ersten *Cecropia*-Baum zu nisten, auf dem sie nach der Begattung landen (CHOE & PERLMAN 1997). Auch FEDERLE (1998) vermutet, daß Königinnen von *Crematogaster* (*Decacrema*) mspp. 1 und 2 bei der Neubesiedlung von *Macaranga pruinosa* nur kurze Flugstrecken zurücklegen. Geklumpstes Auftreten von Gründungskolonien einer Art wurde mehrfach beobachtet und kann sowohl auf spezielle Mikrohabitatansprüche, z. B. Vegetationsdeckungsgrad (FERNANDEZ-ESCUADERO & TINAUT 1999) oder Nistpflanzenspezialisierung, als auch auf die Form der Koloniegründung (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, CHOE & PERLMAN 1997) zurückzuführen sein.

Obwohl MAJER (1976 b) eine höhere Zahl geflügelter Königinnen in Untersuchungspartellen fand, wo die „dominanten“ Arten eliminiert wurden, kommt er zu dem Schluß, daß die Besiedlung des neu geschaffenen Nistraumes hauptsächlich durch die laterale Ausbreitung bereits vorhandener Kolonien stattfand und nicht durch die Etablierung neuer Kolonien. Auf vergleichbare Weise können kleinere Lücken im Regenwald gänzlich durch seitliches Wachstum von Bäumen am Rand der Lücke geschlossen werden (BROCKAW 1985, siehe auch Kapitel 4.4.3). Allgemein ist es von der Größenordnung einer Störung abhängig, ob sich die Zusammensetzung einer Lebensgemeinschaft ändert oder durch Rand-Effekte die alte Gemeinschaft wieder hergestellt wird (BEGON et al. 1991, PETRAITIS & LATHAM 1999).

Zur Vermehrungsbiologie (ebenso wie zum Verhalten und zur Biologie der älteren Kolonien) der im Bambus angetroffenen Ameisenarten ist nur in den seltensten Fällen etwas bekannt (siehe z. B. Bambusspezialisten). In den untersuchten Bambushainen fanden sich sowohl Koloniegründungen als auch Kolonieausbreitungen; beide Ausbreitungsformen sind also in Bambusameisenzönosen von Bedeutung.

Bei der Ameisenart *Crematogaster ashmeadi* scheint die Halmlänge eine Rolle bei der Nistpflanzen-Selektion koloniegründender Königinnen zu spielen (BALDACCI & TSCHINKEL 1999). Hier wurden auf kürzeren Bäumen (4 – 5 m) von *Pinus palustris* mehr koloniegründende Königinnen von *C. ashmeadi* gefunden als auf höheren Bäumen (7 – 9 m) (BALDACCI & TSCHINKEL 1999). Ein solcher signifikanter Zusammenhang wurde für die Bambusameisenzönosen nicht gefunden, ist aber nicht sicher auszuschließen, da sich die angewandte statistische Methode als ungeeignet erwies (siehe Kapitel 3.6 und 4.1.3).

Da die in der vorliegenden Arbeit angewandte Methode nur Momentaufnahmen der Ameisenbesiedlung liefert, kann zum Erfolg der beobachteten Koloniegründungen keine Aussage gemacht werden. Auch die Bedeutung der Anwesenheit koloniegründender Königinnen in Nestern von Arten anderer Unterfamilien ist unklar. Handelt es sich hier um Fälle von Plesiobiose?

Nach WILSON (1971) nisten in diesem Falle verschiedene Ameisenarten nahe beieinander, haben aber gar keinen oder nur geringen Kontakt miteinander. In der Regel handelt es sich dabei um morphologisch und vom Verhalten her deutlich verschiedene Arten (WILSON 1971). Immer wieder zeigt sich, daß ohne Kenntnisse zur Biologie der Arten einer Gemeinschaft keine definitiven Aussagen gemacht werden können und eine Diskussion hier nur spekulativ sein kann.

Genauere Kenntnisse zum Koloniegründungsverhalten arborealer Ameisenarten sind auch für die Einschätzung der Auswirkungen auf die  $\alpha$ - und  $\beta$ -Diversität wünschenswert. Überwiegend kurze Flugstrecken würden die Bedeutung von Nachbarschaftseffekten und der fleckhaften Verteilung der Arten erhöhen und hätten über den zur Verfügung stehenden lokalen Artenpool direkten Einfluß auf die  $\alpha$ - und  $\beta$ -Diversität. Unterschiedliche Mikrohabitatansprüche könnten z. B. Haine unterschiedlichen Alters für verschiedene Arten attraktiv machen. Ältere Haine enthalten z. B. mehr Totholz und bilden dichtere Bestände mit größerer Beschattung (eigene Beobachtungen).

#### **4.5.5 Hinweise auf Nischenaufftrennungen?**

Nach den Voraussagen der deterministischen Modelle würden wir in der Bambusameisenzönose eine hohe Anzahl von Spezialisten mit engen Nischen erwarten. Die stochastischen Modelle gehen von starken Nischenüberlappungen und einem hohen Generalistenanteil aus (Tab. 1).

Finden sich in der Zusammensetzung und Nistressourcennutzung der Bambusameisenfauna Hinweise, die für eine spezialisierte oder generalistische Einnischung der beteiligten Arten sprechen?

Nach SCHAEFER & TISCHLER (1983) sind Spezialisten „Arten, die nur einen schmalen Bereich von Umweltgegebenheiten ( $\rightarrow$  Ressourcen) nutzen“, und Generalisten „Tier- oder Pflanzenarten, die geringe Ansprüche an Bedingungen ihrer Umwelt stellen und einen breiten Ausschnitt aus dem Ressourcenspektrum nutzen“. Die Bezeichnung Spezialist kann sich also

sowohl auf Nistplatz– als auch auf Nahrungs– oder Mikrohabitatansprüche beziehen, z. B. kann ein Nistplatzspezialist ein Nahrungsgeneralist sein und umgekehrt.

Ein Beispiel stark deterministischer Einnischung bilden die engen Ameisen–Pflanzen–Beziehungen in myrmekophytischen Systemen (JOLIVET 1986, 1996, FIALA & MASCHWITZ 1990, FEDERLE et al. 1998, MOOG et al. 1998, AGOSTI et al. 1999). Hier handelt es sich um fakultative oder obligate Beziehungen, in denen beide Partner Vorteile haben (Mutualismen). Die nachfolgend beschriebene Bambusspezialisierung einiger Ameisenarten ist eine einseitige Beziehung, für die Bambuspflanze konnte noch kein Vorteil aus diesen Beziehungen nachgewiesen werden (DOROW & MASCHWITZ 1990, KLEIN et al. 1992, 1993, BUSCHINGER et al. 1994, SCHELLERICH–KAADEN et al. 1997, MASCHWITZ et al. 2000).

#### 4.5.5.1 Nistpflanze

Bisher sind fünf bambusspezialisierte Ameisenarten bekannt: *Polyrhachis arachne*, *P. hodgsoni*, *P. schellerichae* (Formicinae), *Cataulacus muticus* (Myrmicinae) und *Tetraponera binghami* (Pseudomyrmecinae) (Kapitel 3.3.8.1) (DOROW & MASCHWITZ 1990, KLEIN et al. 1992, 1993, BUSCHINGER et al. 1994, SCHELLERICH–KAADEN et al. 1997, MASCHWITZ et al. 2000). Eine dieser Arten wurde im Laufe dieser Arbeit entdeckt und in ihrer Biologie untersucht (DOROW 1996, SCHELLERICH–KAADEN et al. 1997). Alle fünf Arten sind im Untersuchungsgebiet verbreitet, wobei *P. arachne* und *P. hodgsoni* häufiger angetroffen wurden als *P. schellerichae*, *Cataulacus muticus* und *Tetraponera binghami* (DOROW & MASCHWITZ 1990, DOROW, KLEIN pers. Mitt., eigene Feldbeobachtungen).

Vier dieser Spezialisten wurden in den fünf ausgewählten Bambushainen angetroffen, der bekannte Spezialistenanteil in diesen Hainen beträgt 6 % (Tab. 19 a – e).

Zwei bis drei der bambuspezialisierten Ameisenarten nisteten in einem Hain (Tab. 19 b – e, 39 b – e) und zeigten deutliche Segregationen in Nischendimensionen wie quantitativem Nistplatzanspruch, Nesteingangsgröße oder Stärke der Bindung an den Trophobiosepartner (SCHELLERICH & MASCHWITZ 1996, SCHELLERICH–KAADEN et al. 1997).

Eine weitere, komplexere Bambusspezialisierung liegt für eine jüngst entdeckte Ameisengarten–Symbiose einer *Crematogaster*–Art vor (Kaufmann et al., im Druck).

Um eine Spezialisierung nachzuweisen, sind in der Regel genaue Untersuchungen zur Biologie der einzelnen Arten erforderlich. Nur für wenige Arten wurden solche Studien bisher

durchgeführt (s. o.) und es ist damit zu rechnen, daß bei weiteren Nachforschungen neue Bambusspezialisten gefunden werden.

Bei einigen Arten läßt sich eine Bambusspezialisierung ausschließen, da sie auch auf anderen Pflanzen nistend gefunden wurden (Tab. 36). Bisher wurden nur wenige Arten<sup>29</sup> mit anderen Sammlungen verglichen, so daß auch zum Generalistenanteil keine abschließende Aussage gemacht werden kann. Allerdings zeichnet sich ab, daß der Anteil der Arten, die verschiedene Pflanzentaxa besiedeln, größer ist als der Anteil der nur auf Bambus nistenden Arten.

Da zur Biologie der meisten arborealen Ameisenarten keine Untersuchungen vorliegen, nach GREENWOOD (1987) können wir in der Kronenregion bestenfalls zu einer von 100 000 Arten fundierte Aussagen zur Biologie machen, bleibt diese Frage zunächst offen.

Die meisten Baumkronenuntersuchungen erfolgen indirekt über Fogging-Methoden, die keine Erkenntnisse über Nischenparameter und Biologie der gesammelten Arten liefern.

Ein direkter Vergleich mit Sammlungen von Ameisenmaterial verschiedener Pflanzen eines Gebietes könnte z. B. Aufschluß über eventuelle Nistpflanzenspezialisierungen geben. Ein solcher Ansatz ist jedoch ebenfalls recht zeitaufwendig, da Sammlungen verschiedener Forscher in der Regel nicht aufeinander abgestimmt sind, jeder vergibt z. B. seine eigenen Morphospeziesnummern.

Die Klärung der Frage nach dem Anteil an Spezialisten und Generalisten der Baumkronenzönosen erfordert also zeitaufwendige Untersuchungen zur Biologie sowie Sammlungsvergleiche.

Untersuchungen zur arborealen Diversität konzentrieren sich meist auf eine Bestandsaufnahme der arborealen Ameisenarten bzw. Insektenfauna und die Berechnung von Diversitätswerten anhand des mit der Fogging- oder einer anderen Methode gewonnenen Materials (ERWIN 1982, 1983, ADIS et al. 1984, STORK 1987, WILSON 1987, FLOREN 1995). Untersuchungen zur Biologie der arborealen Arten bleiben aufgrund des Arbeitsaufwandes meist auf wenige Arten beschränkt (siehe z. B. BELK et al. 1989, BREED & HARRISON 1989, DOROW & MASCHWITZ 1990, FIALA & MASCHWITZ 1990, KLEIN et al. 1992, 1993, BUSCHINGER et al. 1994, SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997, FEDERLE et al. 1998, LIEFKE et al. 1998, MOOG et al. 1998, MASCHWITZ et al. 2000, vorliegende Arbeit).

Da die Geldgeberpolitik in der Biologie heutzutage schnelle Ergebnisse fordert und langfristige Studien sowie Grundlagenforschung selten als förderungswürdig erachtet werden, ist in

---

<sup>29</sup> Z. B. *Crematogaster* sp. 1 und *Tapinoma* sp. 5, deren Königinnen phragmotische Köpfe haben (Tab. 36).

nächster Zeit kaum mit einer nennenswerten Besserung unseres Kenntnisstandes zur Biologie arborealer Arten zu rechnen.

#### 4.5.5.2 Nistressource

Nur wenige der bambusnistenden Ameisenarten besiedelten ausschließlich einen Nistressourcentyp (Tab. 19 a – e). Zu diesen gehören die Bambusspezialisten *P. schellerichae* und *Tetraoponera binghami*, die ausschließlich Bambushalminternodien besiedelten. *P. arachne* wurde ebenfalls ausschließlich in Halminternodien nistend gefunden, baut aber normalerweise zusätzlich Blattpavillons, in denen Homopteren gehalten werden (DOROW & MASCHWITZ 1990).

Die meisten Arten nutzten mehrere Nistressourcentypen, auch wenn bei einigen Arten Besiedlungsschwerpunkte zu beobachten waren, siehe z. B. *Crematogaster* sp. 1, *Cataulacus granulatus* oder *Tapinoma* sp. 6 (Tab. 19 a – e). Diese Schwerpunkte der Nistressourcennutzung konnten von Hain zu Hain verschieden sein, z. B. *Tetraoponera allaborans* (Tab. 19 a, d). Für die meisten Arten war die Fundhäufigkeit (n) zu gering, um allgemeine Aussagen zu machen.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß in den Bambusameisenzönosen, von den Bambusspezialisten abgesehen, keine Spezialisierung auf einen bestimmten Nistressourcentyp beobachtet werden konnte.

Da viele Ameisenarten Halm- und Astinternodien besiedelten, wurden verschiedene Parameter dieser Strukturen aufgenommen, um zu sehen, ob spezifische Einnischungen zu beobachten sind.

#### 4.5.5.3 Zustand der Halm- und Astinternodien

Grundsätzlich überwog die Nutzung lebender Internodien die der toten Internodien (Tab. 27), was schlicht auf das größere Angebot lebender Internodien zurückzuführen sein dürfte (Tab. 21 b – e, 22 b – e). Keine Ameisenart wurde ausschließlich in toten Internodien angetroffen (Tab. 21 a – e, 22 a – e, 27). Die Anwesenheit von Trophobiosepartnern im Nest erhöht den Bedarf an lebenden Internodien. Die Tendenz, in toten Internodien zu nisten, scheint bei Arten ohne Trophobionten im Nest höher zu sein (Tab. 27).

Die Bambusspezialisten, die alle Trophobionten in ihren Nestinternodien hatten, nisteten nie in toten Internodien. *Cataulacus granulatus* wurde nie mit Trophobionten in den Nestinternodien angetroffen und nutzte den größten Anteil toter Halm- und Astinternodien (Tab. 27).

Diese Aussagen sind natürlich nur auf solche Arten begrenzt, die häufiger angetroffen wurden.

GÖTZKE (1993) unterscheidet zwischen Tot- und Lebendholznistern. Bei den Lebendholznistern trennt er zusätzlich je nach Volumen der Nistressource und der Größe der Eingangsöffnungen verschiedene Gilden. Die Totholznister teilt er in zwei Gilden, die morsche Astreste am Stamm oder in der Krone besiedeln. Dabei unterscheiden sich die Arten in den einzelnen Gilden auch durch Körpergröße und Koloniegröße (GÖTZKE 1993). Gleichzeitig weist er jedoch darauf hin, daß die Abgrenzung der Nistgilden letztendlich unbefriedigend und unsicher ist, weil eine quantitative Beurteilung der genutzten Ressourcen kaum möglich war und mit seiner Methode große Bereiche der Krone nicht erfaßt wurden (GÖTZKE 1993). Die geringen Stichprobengrößen ( $n = 1 - 5$ ), die er dabei für die einzelnen in Tot- und Lebendholznistenden Ameisenarten angibt, unterstreichen diesen Kritikpunkt (GÖTZKE 1993, S. 37 - 38). Der Großteil der arborealen Ameisenarten nistet nach WILSON (1959 b) in vorgeformten Höhlungen des Lebendholzes der Baumkronen. Bei seiner Untersuchung am Busu Fluß in Neu-Guinea fand er nur eine Ameisenart, *Technomyrmex albipes*, die in kleinen hohlen toten Ästen nistete (WILSON 1959 b). Insgesamt sei die Anzahl der arborealen Arten im Vergleich mit anderen tropischen Untersuchungsgebieten, z. B. Pueblo Nuevo, Veracruz, Mexiko, relativ gering (Wilson 1959 b). Auch die Anzahl der Totholznister sei dort höher gewesen (Wilson 1959 b).

ROSCISZEWSKI (1995) vermutet, daß in der Vegetation weniger Totholz zur Verfügung steht als im Bodenstratum. Er fand nur 36 % der in der Vegetation nistenden Ameisenarten im Totholz, während 57 % der am Boden lebenden Ameisenarten im Totholz auftraten (ROSCISZEWSKI 1995). Allerdings wurde das Totholz der Vegetation weniger intensiv untersucht als das Totholz am Boden (ROSCISZEWSKI 1995).

Der Zusammenhang zwischen Ernährung und Tot- bzw. Lebendholznistweise wurde in diesen Arbeiten nicht untersucht.

#### 4.5.5.4 Nutzung von Halm- und Astinternodien unterschiedlicher Größe

Sowohl für verschiedene in Halminternodien als auch in Astinternodien nistende Ameisenarten wurden signifikante Unterschiede bei der durchschnittlichen Länge und dem durchschnittlichen Außendurchmesser der genutzten Internodien gefunden<sup>30</sup>.

Der Einzelpaarvergleich mit dem Chi-Quadrat-Test zeigte, daß *Cataulacus granulatus* kürzere Halminternodien als die Bambusspezialisten und die Kartonbauerin *Crematogaster* sp. 6 ( $p = 1\%$  bzw.  $5\%$ ) und Halminternodien mit geringerem Außendurchmesser als die Bambusspezialisten besiedelt ( $p = 1\%$  bzw.  $5\%$ ) (Tab. 28, Abb. 16).

Daraus läßt sich jedoch nicht sicher auf eine Bevorzugung kleinerer Halminternodien durch *Cataulacus granulatus* schließen. Halminternodienlänge und Durchmesser variieren mit der Halmhöhe. Die Halminternodienlänge erreicht ein Maximum ungefähr in der Halmmitte und nimmt dann zur Spitze hin wieder ab (MCCLURE 1966). *Cataulacus granulatus* nutzt hauptsächlich Halminternodien im Spitzenbereich des Halmes (Tab. 21). Die Bambusspezialisten nisten überwiegend im unteren Halmtteil, wo Länge und Durchmesser der Halminternodien größer sind (Tab. 21). Ohne Kenntnisse zur Biologie der einzelnen Arten können wir nur feststellen, daß sie Halminternodien unterschiedlicher Größe in unterschiedlichen Höhen besiedeln. Es bleibt offen, ob diese Unterschiede auf interspezifische Interaktionen, spezifische mikroklimatische Ansprüche der Arten, die Körpergröße der beteiligten Ameisenarten, die morphologischen Gegebenheiten im Bambus oder auf die Besiedlungsgeschichte der einzelnen Halme zurückzuführen sind. Ein Zusammenhang mit der Haltung von Trophobiosepartnern ist ebenfalls denkbar (siehe 4.5.5.3 und 4.5.5.6).

Auch für die bei der Besiedlung von Astinternodien gefundenen signifikanten Unterschiede zwischen einzelnen Ameisenarten (Tab. 29, Abb. 17) gelten die oben genannten Vorbehalte. Es handelt sich um die reine Feststellung unterschiedlicher Besiedlungsschwerpunkte verschiedener Ameisenarten. Aber das festgestellte Muster sagt nichts über die zugrundeliegenden Ursachen aus.

Für Ameisenarten in Südamerika ist die Besiedlung verschieden großer Asthöhlungen bekannt. So sollen die meisten *Pseudomyrmex*-Arten schmale Höhlungen in Ästen bevorzugen, während viele *Zacryptocerus*-Arten Asthöhlungen mittlerer Größe und *Cephalotes atratus* und *Daceton armigerum* relativ große Asthöhlungen benötigen (WILSON 1987).

---

<sup>30</sup> H-Test (Kruskal und Wallis).

Untersuchungen von CARROLL (1979) an Totholznistern in Costa Rica (Mittelamerika) und Liberia (Westafrika) ergaben für Pseudomyrmecinen kleinere Zweig–Innendurchmesser als für Ameisenarten anderer Unterfamilien.

Auch MACARTHUR & WILSON (1967) beschreiben schmale Zweige als Nisthabitat einer Pseudomyrmecinae (*Pseudomyrmex elongatus*).

BYRNE (1994) findet signifikante Variationen der Breite der genutzten Äste zwischen verschiedenen Ameisenarten. Die Astbreite war hier positiv mit der Anzahl der Arbeiterinnen im Nest korreliert (BYRNE 1994), aber nicht mit der Größe der Ameisen.

Nach HÖLLDOBLER & WILSON (1990) besteht ein Zusammenhang zwischen kleiner Körpergröße bzw. geringer Arbeiterinnenanzahl im Nest, der Koloniegröße und dem schmalen, limitierten<sup>31</sup> Nistraum in Zweigen. In BYRNE's Untersuchung (1991, zitiert nach BYRNE 1994) zeigten die größten Kolonien zweignistender Ameisenarten auch den höchsten Grad an Polydomie. Ein enger Zusammenhang zwischen Polygyny und Polydomie wird vermutet, dabei soll auch die Fähigkeit zur schnellen und effizienten Umsiedlung eine Rolle spielen (HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

*Tapinoma* sp. 6 erreicht in Hain 2 die größte Koloniegröße (Tab.39 b). Sie ist polygyn und im höchsten Maße polydom (Tab. 19 b). Bis zu 363 der kleinen Arbeiterinnen (<< 4 mm) wurden in einem Astinternodium angetroffen. Auf einem Halm konnten bis zu 69 Teilnester dieser Art und weit über 3 000 Arbeiterinnen vorhanden sein. Diese Art besiedelte kürzere Astinternodien mit geringerem Außendurchmesser als *Cataulacus granulatus* (Tab. 29). *Cataulacus granulatus* ist schon beim Vergleich mit dem bloßen Auge deutlich länger, breiter und massiger als *Tapinoma* sp. 6.

Auch *Tetraponera allaborans* nistete in Astinternodien mit kleinerem Außendurchmesser als *Cataulacus granulatus* (Tab. 29). Die Arbeiterinnen sind länger (5 – 6 mm Körperlänge, BINGHAM 1903) (Kopfbreite 0,62 – 0,93 mm, Phil Ward pers. Mitt.), aber deutlich schmaler als die von *Cataulacus granulatus* (4 mm Körperlänge, BINGHAM 1903; Kopfbreite 1,10 – 1,24 mm, BOLTON 1974).

Hier läßt sich ein direkter Zusammenhang zwischen Körper– und Nistplatzgröße der beteiligten Arten vermuten. Systematische morphometrische Vermessungen wurden jedoch nicht vorgenommen.

---

<sup>31</sup> Die Limitierung bezieht sich auf den angebotenen Platz in den Zweigen, nicht auf die Anzahl der Nistressourcen.

#### 4.5.5.5 Nisthöhe

Die Bestandsstruktur eines Waldes wird in der Regel in verschiedene Stockwerke unterteilt (WHITMORE 1993, RICHARDS 1996). Für Säugetiere in einem Regenwald in Borneo, Eichhörnchen in Westmalaysia, Vögel in La Selva (Costa Rica) und Wirbellose im Wald von Bukit Timah (Singapur) konnten starke vertikale Aufnischungen gezeigt werden (WHITMORE 1984, 1993). SUTTON (1979, 1983) berichtete von einer vertikalen Zonierung fliegender Insekten in Brunei. KOIKE et al. (1998) fanden einen Einfluß der vertikalen Kronenraumstruktur auf die Insektenverteilung. Läßt sich eine vertikale Aufnischung auch in der Nistressourcenwahl bei den bambusnistenden Ameisenarten beobachten?

Hierzu wird die Nutzung der Halm- und Astinternodien in drei bzw. zwei Halmzonen für verschiedene abundante Arten verglichen.

Die besiedelbaren Halm- und Astinternodien sind nicht über alle Halmzonen gleichmäßig verteilt.

Im unteren unbelaubten Halmteil (Tab. 24) finden sich die meisten Halminternodien mit Zugangslöchern (62 %). Die Zahl der zugänglichen Halminternodien nimmt bis in den Spitzenbereich stetig ab, in den belaubten Halmzonen befinden sich insgesamt 37 %<sup>32</sup> der besiedelbaren Halminternodien (Tab. 24).

Die Zahl der zugänglichen Astinternodien überwiegt im mittleren Halmteil (77 %) und beträgt im Spitzenbereich 22 % (Tab. 24). Allerdings ist der mittlere Halmteil deutlich größer als der von mir definierte Spitzenteil des Halmes (Anhang 1, sowie Kapitel 2.2.3), das Längenverhältnis beträgt durchschnittlich ca. 4 zu 1.

#### **Halminternodien**

Die Bambusspezialisten besiedelten in der Regel den größten Anteil der zur Verfügung stehenden Halminternodien, nisteten jedoch nie im Spitzenbereich der Halme (Tab. 21, 23).

*Cataulacus granulatus*, die kein Bambusspezialist ist, wurde dagegen nie in Halminternodien der unteren, unbelaubten Halmzone angetroffen.

Über die Ursache der Verteilung dieser Arten in den zur Verfügung stehenden Halminternodien läßt sich zum gegebenen Zeitpunkt nur spekulieren.

---

<sup>32</sup> Ca. 1 % der Halminternodien konnte nicht genau einer Höhenzone zugeordnet werden.

1. Zum einen besteht die Möglichkeit, daß die Königinnen von *Cataulacus granulatus* und, im Falle von Kolonierweiterung, die Arbeiterinnen den unteren unbelaubten Halmteil nicht aufsuchen. Viele der Ameisenarten des „hohen arborealen Stratum“ (oberer Stammbereich und Baumkrone) fouragieren nur in diesem Stratum (WILSON 1959 b). Es soll aber auch Arten geben, die von dort bis zum Boden fouragieren (WILSON 1959 b). Durch die Auswertung des Ameisenmaterials von Eklektorfängen im unteren, unbelaubten Bambushalmbereich erhoffe ich mir Aufklärung über das Ausmaß der Fouragiertätigkeit in Bodenrichtung.
  
2. Im unteren Halmbereich ist das Angebot an großen, lebenden Halminternodien größer (Tab. 24). Zur Spitze hin werden die Halminternodien insgesamt kleiner (kürzer und dünner), und die Anzahl der toten Halminternodien ist im Spitzenbereich höher (Tab. 21). Häufigkeit, Größe und Zustand (tot, lebend) der Halminternodien sind in den unterschiedlichen Halmzonen nicht gleichförmig verteilt.  
Der Besiedlungsschwerpunkt der Arten folgte im allgemeinen dem Häufigkeitsschwerpunkt der Nistressourcen (Tab. 21, 22, 23, 24). Die einfachste Erklärung ist, daß die Bambusspezialisten, deren ausgewachsene Kolonien eine größere Menge an Halminternodien benötigen, dort nisten, wo eine entsprechende Menge dieser Ressource angeboten wird, d. h. im unteren Teil des Halmes.  
Eine Ausnahme bildete *Cataulacus granulatus*, die hauptsächlich Halminternodien im Spitzenbereich der Halme besiedelte, die in ihrer Länge großen Astinternodien vergleichbar waren.
  
3. Die unterschiedlichen Körper- und/oder Koloniegrößen und der daraus resultierende Nistplatzbedarf der Bambuspezialisten und *Cataulacus granulatus* könnten eine Rolle bei der Auswahl der Nestinternodien spielen. Allerdings nutzt z. B. *Polyrhachis arachne* bei vergleichbarer Koloniegröße eine geringere Anzahl von Halminternodien als *Tetraponera binghami* und *Polyrhachis schellerichae* (Tab. 19 b, d) (SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997, LIEFKE et al. 1998). *P. arachne* webt gewöhnlich zusätzlich Seiden-Detritus-Pavillons unter Bambusblättern, wo sich bis zu 174 Arbeiterinnen mit Trophobionten aufhalten können (DOROW & MASCHWITZ 1990). In den untersuchten Bambushalmen baute *P. arachne* keine Seiden-Detritus-Pavillons. Die Anzahl von Arbeiterinnen pro Halminternodium war mit durchschnittlich 687 Arbeiterinnen (Variationsbreite = 125 – 1088 Arbeiterinnen, n = 10) (SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997) deutlich höher als bei Kolonien, die solche Pavillons bauten (Variationsbreite = 33 – 340 Arbeiterinnen, n = 10) (DOROW & MASCHWITZ 1990). In diesem Fall beeinflußt das variable Verhalten der Ameisenart die Anzahl der Arbeiterinnen pro Halminternodium.

KAWANABE (1990) beschreibt Unterschiede in der Lebensweise und dem Verhalten zwischen Populationen einer Art, Individuen derselben Population oder sogar desselben Individuums. Die aufgeführten Beispiele erstrecken sich über Invertebraten, *Cincindela japonica* (Coleoptera), *Sympetrum parvulum* (Odonata) und Vertebraten, *Plecoglossus altivelis* (Pisces), *Carduelis sinica* (Aves) (KAWANABE 1990). Die Komplexität biologischer Gemeinschaften wird nach KAWANABE (1990) nicht nur durch die Anhäufung großer Artenzahlen, sondern hauptsächlich durch die Komplexität des Verhaltens innerhalb der Arten verursacht. Dabei können sowohl intraspezifische als auch interspezifische Interaktionen die Ursache des variablen Verhaltens einer Art sein (KAWANABE 1990).

4. Die Ernährungsweise könnte einen Einfluß auf die Halminternodienbesiedlung haben; *Cataulacus granulatus* hält keine Trophobionten im Nest und ist deshalb nicht auf lebende Halminternodien angewiesen. Diese Art kann es sich also „leisten“ im Spitzenteil zu nisten, wo die Zahl toter Halminternodien höher ist (Tab. 21).
5. Die Arten haben eventuell unterschiedliche mikroklimatische Ansprüche. Mikroklimatische Schwankungen treten sowohl zwischen Boden und Baumkrone als auch in verschiedenen Baumkronenschichten auf. Dabei variieren die Unterschiede, z. B. in Lufttemperatur und relativer Feuchtigkeit, nachts weniger stark als tagsüber; die größten Schwankungen dieser Parameter werden nachmittags beobachtet (WHITMORE 1984, PARKER 1997). Die mikroklimatische Situation auf dem Kronendach („canopy top“) ist annähernd mit der auf einer ausgedehnten Lichtung zu vergleichen (WHITMORE 1984).
6. Zufällige Verteilung, die Ameisen besiedeln die ersten adäquaten, unbesetzten Nistressourcen, die sie antreffen. *Cataulacus guineensis* z. B. scheint in ghanaischen Kakaofarmen jede zur Verfügung stehende Höhlung in Holz zu besiedeln, solange dies nicht flach auf dem Boden liegt (ACKONOR 1983).
7. Andere, bisher unbekannte Gründe. Die Art der Momentaufnahmen, die man durch die meisten Sammelmethode erhält, verleiten dazu, zu vergessen, daß
  - a) der untersuchte Bambushain/Baum eine Wachstumsgeschichte hat,
  - b) die besiedlungsfähigen Halminternodien/Hohlräume nach und nach und nicht auf einmal entstanden sind und
  - c) der Hain/Baum eine Besiedlungsgeschichte hat.Es ist anzunehmen, daß viele der jetzigen Kolonien (Bambusspezialisten und auch andere) durch Koloniegründung im Hain Fuß faßten. Bei den meisten der im Bambus nistenden

Ameisenarten weiß man noch nichts über das Verbreitungsverhalten. Findet ein Hochzeitsflug statt, schwärmen die begatteten Königinnen aus, teilen sich große Kolonien, ziehen große, adulte Kolonien um? Auch Besiedlungsreihenfolge und Exploitationseffekte spielen eine Rolle (siehe auch 4.5.5.7).

### **Astinternodien**

Es wurde keine Ameisenart gefunden, die sich ausschließlich in Astinternodien des mittleren oder des Spitzenbereiches ansiedelte. Einige Arten zeigten jedoch eine größere Tendenz, im Spitzenteil der Halme zu nisten, als andere (Tab. 22, 23). Die bereits bei der Besprechung der Halminternodien aufgeführten Spekulationen über Ursachen der auftretenden Verteilung gelten größtenteils auch für die Verteilung der Arten in den besiedelbaren Astinternodien.

Diese kurze und sicher unvollständige Darstellung über mögliche Einflüsse bei der Besiedlung unterschiedlicher Halmbereiche verdeutlicht die zugrundeliegende Komplexität solcher Verteilungsmuster. Mehrere der oben genannten Punkte könnten zusammenwirken oder in verschiedenen Hainen könnten verschiedene Mechanismen zur Wirkung kommen.

Die bisherige Auswertung auf Hainebene läßt genauere Schlußfolgerungen nicht zu. Mit unserem geringen Kenntnisstand über die Biologie der meisten im Bambus siedelnden Ameisenarten ist eine befriedigende Beantwortung noch nicht einmal ansatzweise möglich.

GÖTZKE (1993) zeigte, daß die vertikale Aktivitätsverteilung verschiedener von ihm untersuchter Ameisenarten in direkter Beziehung zur Nestposition stand. Die sympatrisch lebenden Ameisenarten haben anscheinend nur einen geringen oder gar keinen Einfluß auf die Aktivitätsmuster der untersuchten Arten (GÖTZKE 1993).

Bei der Untersuchung der Ameisenbesiedlungsmuster von Mangroveninseln zeigte sich, daß die aggressiven Arten jeweils im Zentrum der Mangrovenbäume nisteten, während nicht aggressive Arten die Peripherie der Mangrovenbäume besiedelten. Die Häufigkeit des Zusammentreffens aggressiver und nicht aggressiver Arten soll so minimiert werden (COLE 1983 a, b).

Auch im Bambus siedelten z. B. die kartonbauenden, meist „dominanten“ Ameisenarten im Zentrum des Halmes, während viele der zwar häufigen aber „nicht-dominanten“ Arten in der Peripherie der Halme siedelten; was hier aber vermutlich eher auf die unterschiedliche Nistweise der Arten zurückzuführen ist.

In einer Halmstichprobe wurde zentral am Halm (Kartonnester in Halminternodien) *Crematogaster inflata* gefunden, während peripher an den Astenden *Polyrhachis hodgsoni* in Blattpavillons nistete. Auf diesem sehr kleinen Halm (Höhe 8,70 m) wurde interessanterweise nur eine weitere Ameisenart mit einem Nest in einem Astinternodium angetroffen, so daß insgesamt nur drei Arten den Halm besiedelten. Sowohl von *Polyrhachis hodgsoni* als auch von *Crematogaster inflata* wurden fouragierende Arbeiterinnen auf dem Halm beobachtet.

In Hain 1 nistete auf einem Halm *Crematogaster* sp. 1 in der Höhe von 10,65 m bis 15,76 m und nachfolgend von 16,46 m bis 20,71 m *Tetraponera* sp. 1 in Astinternodien.

Diese stichprobenartigen Befunde auf Halmebene zeigen, daß sowohl die Analyse der Besiedlungsmuster einzelner Halme als auch die Analyse möglicher Nachbarschaftseffekte innerhalb der einzelnen Haine weiteren Aufschluß über die Strukturierung der Bambusameisenzönosen liefern werden. Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich jedoch mit einer Beschreibung der Bambusameisenzönosen auf Hainebene.

#### 4.5.5.6 Ernährungsweise: Spezialisierung und Limitierung

Nach DAVIDSON & MCKEY (1993) ernähren sich die meisten arborealen Ameisenarten von Pflanzenausscheidungen, Homopteren–Ausscheidungen oder Aas; dies soll zu breiten Überlappungen im Nahrungsspektrum und so zu intensiver Konkurrenz führen.

In den Bambusameisenzönosen gibt es Spezialisten, die durch das Mitbringen der Trophobiosepartner beim Hochzeitsflug diese Konkurrenz umgehen (*Tetraponera binghami*) (KLEIN et al. 1992). Alle Bambusspezialisten zeigen eine enge Bindung an ihre Lauspartner, so z. B. Arbeiterinnen von *Polyrhachis schellerichae*, die bei Nestumzügen Larven von *Kermicus wroughtoni* ins neue Nest tragen (SCHELLERICH–KAADEN et al. 1997). Von *Polyrhachis arachne* und *P. hodgsoni* ist bekannt, daß sie ihre Trophobiosepartner in Blattpavillons eintragen. Für *P. arachne* wird beschrieben, daß außerhalb der Blattpavillons nur dann Homopteren angetroffen werden, wenn diese durch andere Ameisen, z. B. *Crematogaster* sp., verteidigt werden (DOROW & MASCHWITZ 1990). DOROW & MASCHWITZ (1990) beschreiben auch, daß *P. arachne* und *P. hodgsoni* angebotene tote Insekten und Honigwasser eintragen. In den hier untersuchten Bambushainen wurden Trophobionten nahezu ausschließlich in den Nestern von Ameisen bzw. in speziell angelegten Lauspavillons der kartonbauenden Arten oder gemeinsam mit Arbeiterinnen in Astinternodien und Blattscheiden gefunden. Dies könnte darauf hindeuten, daß die Homopteren als Trophobiosepartner eine limitierte und streng bewachte Nahrungsquelle darstellen.

Nach REICHHOLF (1990) hängt biologische Diversität eng mit den Nährstoffverhältnissen zusammen: „Wo die Nährstoffverhältnisse ungünstig sind, steigert sich die Diversität bis zur dichtestmöglichen Packung der Arten.“ Eine Limitierung der Trophobiosepartner, z. B. durch Grenzen in der Tragfähigkeit der Pflanze für Trophobiosepartner, könnte die auf dieser Pflanze erreichbare Koloniegröße einer Ameisenart und damit auch den Nistplatzanspruch einschränken. Auf diese Weise unbesetzter Nistraum wäre für andere Arten frei und die Limitierung der Trophobiosepartner würde so die  $\alpha$ -Diversität erhöhen.

Im *Macaranga*-Myrmecophytiesystem ist das Wachstum der Ameisenkolonien der obligaten Pflanzenameisen auf *Macaranga pruinosa* nicht durch den Nistraum, sondern wahrscheinlich durch das knappe Nahrungsangebot limitiert (FEDERLE 1998). Hier fand sich ein hoher Anteil unbesiedelter Äste sowie eine, für eine Ameisenpflanze, erstaunlich hohe Zahl von Ameisenarten. FEDERLE (1998) kommt zu dem Schluß, daß der zur Verfügung stehende Nistraum nicht vollständig ausgeschöpft wird und so auf *Macaranga pruinosa* mehrere Ameisenarten trotz gegenseitiger Konkurrenz koexistieren.

Für die bambusnistenden Arten der Unterfamilie Cerypachiinae, *Simopone* sp. 1 und *Cerapachys* sp. 1, die mit großer Wahrscheinlichkeit spezialisierte Ameisenjäger sind (siehe WILSON 1958 a, 1959 a zur Ernährungsweise der Cerapachiinae, BROWN 1975), kann bei dem reichhaltigen Beuteangebot im Bambus eine Nahrungslimitierung wahrscheinlich ausgeschlossen werden.

Bei den Dolichoderinen-Gattungen *Tapinoma* und *Technomyrmex* ist bekannt, daß sich die Arbeiterinnen allgemein als Aasfresser betätigen (SHATTUCK 1992 b). Dabei sollen Arten der Gattung *Tapinoma* auch Honigtau sammeln und oft Aphiden oder Cocciden als Trophobionten halten (SHATTUCK 1992 b). Für die restlichen bambusnistenden Ameisenarten, bei denen entweder keine Trophobionten im Nest gefunden wurden oder diese wahrscheinlich nur einen geringen Beitrag zur Ernährung leisten, stehen Untersuchungen zum Nahrungsspektrum noch aus.

Arthropodeneier z. B. werden im arborealen Bereich von verschiedenen Ameisenarten als Beute eingetragen (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, WAY et al. 1992).

#### 4.5.5.7 Determinismus und Stochastik

Deterministische bzw. stochastische Mechanismen können biotische und abiotische Faktoren auf verschiedenen Ebenen betreffen, z. B. Artebene und Gattungsebene (Ähnlichkeit von Lebensgemeinschaften), interspezifische Ebene (Räuber–Beute–Beziehungen, Mutualismen), intraspezifische Ebene (Konkurrenz), Gemeinschaftsebene (Sukzessionsstadien) u. v. a. m.

Zur Erklärung tropischer Biodiversität werden deterministische und stochastische Mechanismen kontrovers diskutiert. Einige Lebensgemeinschaften, wie z. B.

- arboreale Arthropodengemeinschaften auf drei Baumarten des primären Tieflandregenwaldes in Sabah, Borneo (FLOREN 1995, FIALA et al. 1998),
- Pflanzengesellschaften hochdiverser und extrem saisonaler Habitats auf Inselbergen (BARTHLOTT & POREMBSKI 1998),
- myrmekophile Pflanzen und unspezifische Myrmekophyten, die unspezifisch von Ameisen besucht bzw. besiedelt werden (FIALA et al. 1998, MASCHWITZ et al. 1998),
- die aquatische Invertebratenfauna terrestrischer Bromelien–Phytotelmata auf Jamaika (JANETZKY & VARESCHI 1998),
- Besiedlungsprozesse aktiver Freinest–bauender Ameisenarten in Westmalaysia (MASCHWITZ et al. 1998)
- oder Fischgemeinschaften in Korallenriffen (SALE 1977)

scheinen hauptsächlich durch stochastische Faktoren beeinflusst zu werden.

Andererseits wurden für zahlreiche Lebensgemeinschaften deterministische Strukturierungsfaktoren gefunden, z. B. für

- artenarme Monokotylen–Matten auf Inselbergen (BARTHLOTT & POREMBSKI 1998),
- obligate Myrmekophytensysteme in Westmalaysia bzw. Südostasien (FIALA et al. 1998, MASCHWITZ et al. 1998),
- lokale Bläulingsartengemeinschaften in Westmalaysia (FIEDLER 1998),
- Lebensgemeinschaften von Bambusphytotelmata in Westmalaysia (KOVAC 1994),
- neotropische Fledermausgemeinschaften (KALKO & SCHNITZLER 1998, TSCHAPKA 1998, WINTER 1998),
- Blatthornkäfer einer westafrikanischen Savanne (KRELL & LINSENMAIR 1998, WESTERWALBESLOH et al. 1998),
- Diplopodengemeinschaften des Comoé–Nationalparks (Elfenbeinküste) (MAHSBERG 1998),
- die Verbreitung einer Termitenart im Comoé–Nationalpark (KORB & LINSENMAIR 1998),
- sowie verschiedene terrestrische Ameisengemeinschaften (HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Auffällig ist dabei, daß in einigen der untersuchten Systeme sowohl deterministisch als auch stochastisch beeinflusste Arten auftraten (BARTHLOTT & POREMBSKI 1998, FIALA et al. 1998, MASCHWITZ et al. 1998). FIEDLER (1998) fand z. B., daß für einige der von ihm in Westmalaysia untersuchten Bläulingsarten, die dauerhafte Koexistenz nicht durch deterministische Nischenmodelle allein erklärt werden konnte.

Auch in den untersuchten Bambusameisengemeinschaften sind sowohl deterministische als auch stochastische Einflüsse von Bedeutung. Deterministische Aspekte ergaben sich durch:

- a) die Anwesenheit von Bambusspezialisten, die deutliche Nischenauftrennungen in Dimensionen wie Nesteingangsgröße und Nistplatzanspruch zeigten (SCHELLERICH & MASCHWITZ 1996, SCHELLERICH-KAADEN et al. 1997),
- b) die Anwesenheit von Nahrungsspezialisten (*Simopone* sp. 1, *Cerapachys* sp. 1, Cerapachyinae, Anhang 2) und
- c) das regelmäßige Auftreten von im Untersuchungsgebiet häufigen bzw. weit verbreiteten Ameisenarten, die opportunistisch in Pflanzenhohlräumen nisten (Tab. 36, 43).

Schließlich siedelte eine große Zahl seltener<sup>33</sup> Arten im Bambus, über deren Biologie und Verteilung im Untersuchungsgebiet nichts bekannt ist und deren Auftreten deshalb stochastisch beeinflusst erscheint.

Die hohe Anzahl seltener Arten ist ein Charakteristikum tropischer Regenwälder (MAGURRAN 1988, LINSENMAIR 1990, WHITMORE 1993, TOBIN 1995). Häufig wird festgestellt, daß seltene Arten die hohe  $\alpha$ - und/oder  $\beta$ -Diversität von Ameisengemeinschaften verursachen (FLOREN 1995, MEßNER 1995, FLOREN & LINSENMAIR 1997, vorliegende Arbeit). Die Bezeichnung „selten“ bezieht sich hier auf Anteile an der Gesamtindividuenzahl bzw. Anteile an der Nutzung von Nistressourcen der entsprechenden Gemeinschaften. Obwohl die seltenen Ameisenarten einen wichtigen Beitrag zur Diversität der Gemeinschaft leisten, wird davon ausgegangen, daß sie für die Gemeinschaft nicht von Bedeutung sind bzw. bei Fogging-Daten ist man sich nicht sicher, ob sie überhaupt zur Gemeinschaft gehören und bezieht sie deshalb nicht in die Untersuchung mit ein (FLOREN 1995, FLOREN & LINSENMAIR 1997, siehe auch Kapitel 4.4.2).

So kommt es zu der absurden Situation, daß die „seltenen“ Arten zwar hohe  $\alpha$ - und/oder  $\beta$ -Diversitäten verursachen, für Erklärungsversuche von Diversitätsmustern jedoch nur häufige („dominante“) Arten herangezogen werden.

---

<sup>33</sup> D. h. mit geringer Fundhäufigkeit (siehe hierzu Tab. 43, Abb. 20 und Anhang 8)

Da nicht vorhersagbar scheint, welche der „seltenen“ Arten in den einzelnen arborealen Ameisengemeinschaften auftreten, bilden sie eine stochastische Komponente dieser Gemeinschaften.

In den meisten Fällen ist nicht einmal klar, um welche Form der Seltenheit es sich jeweils handelt (siehe z. B. RABINOWITZ 1986, KUNIN & GASTON 1997). SOULÉ (1986) weist darauf hin, daß „the smaller the sampling universe, the more species will be rare for a variety of ‘scale’ reasons.“ Arten, die mit geringen Individuenzahlen vertreten sind, können z. B. kleine Kolonien als Lebensstrategie entwickelt haben. Wilson (1959 b) weist darauf hin, daß bei Regenwald–Ameisenarten Kolonien mit weniger als 50 Arbeiterinnen häufig sind. Spezialisierte Prädatoren sollen dazu neigen kleine Kolonien zu haben (WILSON 1959 b). Ameisenarten mit kleinen Koloniegrößen können an Köderstellen mit verhaltensdominanten, abundanten Arten gemeinsam auftreten, indem sie mit nur wenigen Arbeiterinnen dort erscheinen, die sich mit „verstohlenem“ Verhalten „einschleichen“ und so ihren Teil der Beute sichern (HÖLLDOBLER & WILSON 1990, S. 398, „insinuators“).

Weiterhin ist das Auftreten mit geringer Abundanz in einzelnen Proben kein Beweis dafür, daß die entsprechende Art wirklich selten ist. Da oft nur kleine Waldbereiche bzw. einzelne Bäume untersucht werden, kann nicht einfach davon ausgegangen werden, daß es sich um Arten mit geringen Populationsgrößen im Untersuchungsgebiet handelt (eine bei Rabinowitz [1986] aufgeführte Komponente der Seltenheit).

Die Erforschung des Phänomens „Seltenheit“ in all seinen Ausprägungen sollte entscheidende Erkenntnisse zur Erklärung der hohen Biodiversität tropischer Lebensräume beitragen.

KUNIN (1997) kommt zu dem Schluß, daß seltene und häufige Pflanzenarten wahrscheinlich unterschiedlichen ökologischen „Problemen“ ausgesetzt sind. So sollen z. B. Arten mit geringer Populationsdichte Bestäubungsproblemen und Arten mit hohen Populationsdichten einer starken intraspezifischen Konkurrenz ausgesetzt sein.

Und während bei phytophagen Insekten interspezifische Konkurrenz und Nahrungslimitierung selten sein sollen (STRONG et al. 1984, BEGON et al. 1991), ist für zahlreiche Ameisengemeinschaften intra- und interspezifische Konkurrenz nachgewiesen (FOX & FOX 1982, FELLERS 1987, HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Das heißt, sowohl innerhalb der Taxa als auch zwischen den Taxa sind die einzelnen Arten je nach Lebensstypus (z. B. kleine – große Koloniegrößen, selten – häufig), Ernährungsweise (z. B. Prädatör, Pflanzensauger) oder z. B. Nestbauweise (z. B. Freinest bauende bzw. Hohlraum besiedelnde Ameisenarten) unterschiedlichen ökologischen Zwängen unterworfen.

Für die Bambusameisengemeinschaften würde dies bedeuten, daß sowohl für die einzelnen Ameisenarten als auch für die mit diesen vergesellschafteten Trophobionten (Pseudococcidae,

siehe Kapitel 3.3.3) und die anwesenden Ameisenprädatoren (Spinnen, Spechte, Reptilien etc.) unterschiedliche Mechanismen wirksam sind.

Bei in Pflanzen nistenden Ameisenarten ist es zunächst die Struktur der Pflanze, die z. B. über die Form des angebotenen Nistraumes, der Zugänglichkeit desselben, das direkte Nahrungsangebot (EFN, Futterkörperchen), die Zusammensetzung der Ameisenzönose beeinflusst (FEDERLE 1998, FIALA et al. 1998). Auch der Standort der Pflanzen kann entweder über die abiotischen Faktoren oder die Zugänglichkeit von Bedeutung sein (GREENSLADE 1971, JANETZKY & VARESCHI 1998).

Die räumliche und zeitliche Variabilität von Ressourcen spielt auch für andere Organismengruppen eine Rolle bei der Regulierung von Abundanz und Diversität, z. B. bei zentralamazonischen Spinnen (HÖFER et al. 1998), neotropische Fledermausgemeinschaften (KALKO et al. 1998, TSCHAPKA 1998, WINTER 1998) und Diplopoden in Afrika (Elfenbeinküste) (MAHSBERG 1998).

Immer wieder hat sich gezeigt, daß die Besiedlungsreihenfolge die Organisation von Lebensgemeinschaften entscheidend beeinflusst (COLE 1983 a, 1983 b, ROBINSON & DICKERSON 1987, DRAKE 1990 a, 1990 b, 1991, PIMM 1991). Die Besiedlungsreihenfolge kann z. B. darauf einwirken, welche weiteren Arten in die Gemeinschaft einwandern können (COLE 1983 b, DRAKE 1991, PIMM 1991). DRAKE (1991) weist darauf hin, daß zwar der Zufall die Besiedlungsreihenfolge bestimmen kann, die in der jeweiligen Gemeinschaft geltenden Regeln jedoch durch die einwandernden Arten festgelegt werden können. COLE (1983 a, b) beschreibt dies z. B. für die Ameisenbesiedlung von Mangroveninseln in Florida.

Stochastik und Determinismus existieren also oftmals direkt nebeneinander.

Als Grundüberlegung für die Entwicklung neuer Fragestellungen muß man also davon ausgehen, daß stochastische und deterministische Mechanismen sich nicht gegenseitig ausschließen, sondern sich im Gegenteil auf vielfältige Weise überschneiden können. Eine wichtige Rolle spielt hierbei auch die jeweilige Betrachtungsebene. Wir haben es nicht nur mit einer enormen Artenvielfalt, sondern auch mit einer enormen Vielfalt an Lebensstrategien, Interaktionen, Konstellationen, Regeln und Mechanismen zu tun, die in den dynamischen Lebensgemeinschaften ständig wechseln können.

Weder die Fogging-Methode, noch die Aufbereitung des Datenmaterials mit mehr oder weniger komplizierten Diversitätsberechnungen, noch die hier angewandte Methode gesammelter Momentaufnahmen von Ameisenzönosen sind in der Lage erschöpfende Antworten auf die Frage der Entstehung und Aufrechterhaltung tropischer Artendiversität zu

liefern. Was wir erhalten sind bruchstückhafte Hinweise auf sehr wahrscheinlich räumlich und zeitlich begrenzt wirksame Mechanismen.

Wie schon TERBORGH (1977, zitiert in BOURLIERE 1983) feststellt, „diversity is a complex community phenomenon, not just a number which can be ‘explained’ with one or another competing hypothesis.“

HUSTON (1994) kommt zu dem Schluß: „At this point, the most rational conclusion about patterns of species diversity might well be that they are hopelessly complex and confusing.“

## 5 Zusammenfassung

Zur Untersuchung der Zusammensetzung und Diversität von Bambusameisengemeinschaften (Hymenoptera, Formicidae) sowie ausgewählten Nischenparametern der beteiligten Ameisenarten, wurden auf dem Gelände des Gombak Field Studies Centre (University Malaya, Selangor, Westmalaysia) fünf Haine von Riesenbambusarten (*Gigantochloa scortechinii*, *G. thoi*, Bambusoidea) gefällt und abgesammelt. Es wurden Hinweise auf deterministische oder stochastische Strukturierungsmechanismen der Ameisengemeinschaften gesucht. Hierzu wurden verschiedene Fragestellungen anhand der Multiplen Regression untersucht. Zusätzlich wurden Stichproben von Bambusschößlingen und jungen Bambushalmen hinsichtlich der Nutzungsweise und Besiedlung durch Ameisen studiert. In der vorliegenden Arbeit werden die Ergebnisse der Auswertung auf Hainebene, d. h. der Bambusameisenzönosen als Ganzes betrachtet, vorgestellt.

1. In fünf Bambushainen wurden bisher 66 nistende Ameisenarten aus 21 Gattungen und 6 Unterfamilien identifiziert. Die drei gattungs- und artenreichsten Unterfamilien waren (in absteigender Reihenfolge): Myrmicinae (10 Gattungen, 25 Arten), Dolichoderinae (4 Gattungen, 19 Arten), Formicinae (4 Gattungen, 15 Arten). Die artenreichsten Gattungen waren *Crematogaster* (Myrmicinae) 11 Arten, *Tapinoma* (Dolichoderinae) 11 Arten und *Polyrhachis* (Formicinae) 8 Arten. 52,4 % der Gattungen waren mit nur einer Art vertreten.
2.  $\alpha$ -Diversität: Die Zahl nistender Ameisenarten pro Hain betrug 13 bis mindestens 38 Arten, die der Gattungen 10 bis 16 und die der Unterfamilien 4 bis 6. Die Artendichte variierte in den einzelnen Hainen von 4,4 bis 5,4 Ameisenarten pro Halm. Zur Beschreibung der  $\alpha$ -Diversität wurden zusätzlich der Berger-Parker-Index (BPI), der log-Serien-Index  $\alpha$  und Artenerwartungszahlen für standardisierte Probengrößen (Rarefaction nach SHINOZAKI) berechnet. Der Hain mit der höchsten Artenzahl hat den höchsten und der Hain mit der niedrigsten Artenzahl den niedrigsten  $\alpha$ -Wert. Das Dominanzgefüge ist stark durch die jeweils abundanteste Ameisenart im Hain geprägt (Dominanzgrad von 40 % bis 56 %). Dem entsprechend ist die Diversitätseinstufung der Haine durch den reziproken BPI insgesamt niedrig.
3.  $\beta$ -Diversität: Der Artenreichtum der einzelnen Haine wurde hauptsächlich durch die große Anzahl seltener Arten verursacht (66 % der Ameisenarten wurden nur in einem Hain

angetroffen, 27 % – 45 % der Ameisenarten wurden innerhalb der Haine nur auf einem Halm gefunden). Die  $\beta$ -Diversität wurde anhand des Dice-Index (Ähnlichkeitsindex) einmal mit und einmal ohne die rezedenten und subrezedenten Arten berechnet. Unter Einbeziehung aller Arten beträgt die Artenidentität 31 % – 61 %, ohne Rezedente und Subrezedente erreicht sie 20 % – 67 %.

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit sprechen gegen einen regelhaften Einfluß der Entfernung auf die  $\beta$ -Diversität. Verschiedene Methoden zur Darstellung der Diversität werden kritisch diskutiert.

4. Einige Ameisenarten nutzten signifikant kürzere bzw. dünnere Halm- oder Astinternodien als andere Arten. Auch bezüglich der Nisthöhe und der Besiedlung toter oder lebender Halm- und Astinternodien wurden für einzelne Ameisenarten Tendenzen einer unterschiedlichen Nutzungsweise gefunden. Allerdings bleibt zunächst offen, ob diese Unterschiede auf interspezifische Interaktionen, spezifische mikroklimatische Ansprüche, die Besiedlungsgeschichte der Haine, die Haltung von Trophobionten oder andere Parameter zurückzuführen sind.
5. Zahlreiche Ameisenarten unterhielten trophobiotische Beziehungen zu Pseudococciden. Die Spezifität dieser trophobiotischen Beziehungen war jedoch gering, da fast alle Pseudococciden-Arten bei mehreren Ameisenarten gefunden wurden. Die Trophobionten wurden nahezu ausschließlich in Ameisennestern bzw. speziell angelegten Lauspavillons oder anderen Bambusstrukturen gemeinsam mit Arbeiterinnen angetroffen. Dies deutet darauf hin, daß die Trophobiosepartner eine limitierte, streng bewachte Nahrungsquelle darstellen.
6. In den untersuchten Bambushainen wurden vier bambusspezialisierte Ameisenarten mit deutlicher Nischenauftrennung angetroffen, *Tetraponera binghami*, *Cataulacus muticus*, *Polyrhachis arachne* und *P. schellerichae*. Daneben sind zwei weitere Bambusspezialisten aus dem Untersuchungsgebiet bekannt (*Polyrhachis hodgsoni* und eine *Crematogaster*-Art). Insgesamt ist der Anteil an Nistpflanzengeneralisten wahrscheinlich höher als der Anteil an Bambusspezialisten. Für eine abschließende Einschätzung ist aber a) die Stichprobe und b) unsere Kenntnis der Biologie der einzelnen Ameisenarten zu gering.
7. Deterministische Aspekte in der Artenzusammensetzung der Bambusameisenzönosen ergaben sich durch die Anwesenheit von a) Bambusspezialisten, b) Nahrungsspezialisten (Ceropachyinae) und c) im Untersuchungsgebiet häufigen Ameisenarten (z. B.

*Tetraponera* sp. 1, *T. allaborans*, *Cataulacus granulatus*, *Crematogaster* sp. 1), die opportunistisch in Pflanzenhohlräumen nisteten. Einen stochastischen Aspekt stellt die hohe Anzahl „seltener“ Arten dar, über deren Biologie und Verteilung im Untersuchungsgebiet nichts bekannt ist und deren Auftreten deshalb zufallsbedingt erscheint.

8. Ein Modell zur Besiedlungsdynamik junger Bambushalme wurde entwickelt und eine Sukzession auf Gattungsebene beobachtet. Mit dem Wachstum des jungen Bambushalmes änderte sich die Strukturvielfalt und die Form des Nahrungsangebotes. Damit verbunden war ein Wandel in der Nutzungsweise durch die Ameisen. Während anfangs vornehmlich „Touristen“ (70 % davon Arten der Gattungen *Camponotus*, *Technomyrmex* und *Crematogaster*) vertreten waren, überwogen bei jungen Halmen mit abgeschlossenem Längenwachstum und austretendem Laub Bewohner (68 % davon Arten der Gattungen *Technomyrmex* und *Tapinoma*).
9. Einzelne Aspekte des Ameisen–Mosaik–Modells sowie dessen Interpretation werden kritisch diskutiert. Das Verhalten der am Ameisen–Mosaik beteiligten Ameisenarten ist sehr variabel, so zeigen z. B. die „dominanten“ Arten eine große Flexibilität bezüglich ihrer Territorialität, Aggressivität und Koloniegröße. Unter Berücksichtigung dieser Variabilität konnte ein Ameisen–Mosaik für die untersuchten Bambushaine bestätigt werden. Distinkte Subgemeinschaften „nicht–dominanter“ Ameisenarten für die einzelnen „Dominanten“ wurden nicht gefunden.
10. Die statistischen Untersuchungen anhand Multipler Regression und Diskriminanzanalyse ergaben, daß aufgrund von Unterschieden in den Halmlängen sowie der Ast– und Halminternodienbesiedlung die fünf Bambushaine keine Grundgesamtheit bilden. Die Ergebnisse der Multiplen Regression für die Gesamtheit der Haine sind also zweifelhaft. Für die einzelnen Haine berechnet, ergab die Multiple Regression meist keine signifikanten Ergebnisse. Es ist unklar, ob dies auf die geringen Haingrößen oder fehlende biologische Zusammenhänge zurückzuführen ist. Die angewandte Methode war für das vorliegende Datenmaterial also letztendlich ungeeignet.

## 6 Literaturverzeichnis

- ACHTZIGER, R., NIGMANN, U. & ZWÖLFER, H. (1992): Rarefaction-Methoden und ihre Einsatz-möglichkeiten bei der zooökologischen Zustandsanalyse und Bewertung von Biotopen. – Z. Ökologie u. Naturschutz 1: 89–105.
- ACKONOR, J. B. (1981): The distribution of the ant, *Cataulacus guineensis* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae), in a ghanaian Cocoa farm. – Insect Sci. Application 1(3): 249–261.
- ACKONOR, J. B. (1983): The nest and nesting habits of the ant *Cataulacus guineensis* F. Smith (Hymenoptera, Formicidae) in a ghanaian Cocoa farm. – Insect Sci. Application 4(3): 267–283.
- ADIS, J., LUBIN, Y. D. & MONTGOMERY, G. G. (1984): Arthropods from the canopy of inundated and terra firme forests near Manaus, Brazil, with critical considerations on the Pyrethrum-fogging technique. – Studies on Neotropical Fauna and Environment 19(4): 223–236.
- AGOSTI, D., MOOG, J. & MASCHWITZ, U. (1999): Revision of the Oriental plant-ant genus *Cladomyrma*. – American Museum Novitates 3283: 1–24.
- AIKEN, S. R. & LEIGH, C. H. (1992): Vanishing rain forests. The ecological transition in Malaysia. – Oxford: Clarendon Press.
- BACKHAUS, K., ERICHSON, B., PLINKE, W. & WEIBER, R. (1996): Multivariate Analysemethoden. – Berlin, Heidelberg: Springer Verlag. 8. Auflage.
- BALDACCI, J. & TSCHINKEL, W. R. (1999): An experimental study of colony-founding in pine sapplings by queens of the arboreal ant, *Crematogaster ashmeadi*. – Ins. Soc. 46: 41–44.
- BARRETT, K. E. J. (1977): Provisional distribution maps of ants in the British Isles. – Appendix in: BRIAN, M. V.: Ants, London: Collins. S. 203–216.
- BARTHOLOTT, W. & POREMBSKI, S. (1998): Inselberge: Struktur und ökogeographische Differenzierung einer tropischen Lebensgemeinschaft. – Bielefelder Ökologische Beiträge 12: S. 23.
- BASSET, Y. (1993): Arthropod species-diversity and component communities in the rainforest canopy: lessons from the study of an Australian tree. – Tropical Zoology, Special Issue 1: 19–30.
- BASSET, Y., ABERLENC, H.-P. & DELVARE, G. (1992): Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. – Ecological Entomology 17: 310–318.
- BEATTIE, A. J. (1985): The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. – Cambridge: Cambridge University Press.
- BECERRA, J. X. I. & VENABLE, D. L. (1989): Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? – Oikos 55(2): 276–280.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. (1991): Ökologie, Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. – Basel, Boston, Berlin: Birkhäuser Verlag.
- BELK, M. C., BLACK, H. L., JORGENSEN, C. D., Hubbell, S. P. & Foster, R. B. (1989): Nest tree selectivity by the tropical ant, *Paraponera clavata*. – Biotropica 21(2): 173–177.
- BENTLEY, B. L. (1977): Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 407–427.

- BENTLEY, B. L. & ELIAS, T. S. (Hrsg.) (1983): The biology of nectaries. – New York: Columbia University Press.
- BERNSTEIN, R. A. & GOBBEL, M. (1979): Partitioning of space in communities of ants. – J. Anim. Ecol. 48: 931–942.
- BIGGER, M. (1981): Observations on the insect fauna of shaded and unshaded Amelonado cocoa. Bull. Ent. Res. 71: 107–120.
- BINGHAM, C. T. (1903): The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Hymenoptera. Vol. II. Ants and cuckoo-wasps. – London: Taylor & Francis.
- BISHOP, J. E. (1973): Limnology of a small Malayan river, Sungai Gombak. – Monographiae Biologiae 22, The Hague: W. Junk Publ.
- BOLTON, B. – (1974): A revision of the palaeotropical arboreal ant genus *Cataulacus* F. Smith (Hymenoptera: Formicidae). – Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Entomology Series 30(1): 1–105.
- BOLTON, B. (1987): A review of the *Solenopsis* genus-group and revision of Afrotropical *Monomorium* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). – Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Entomology Series 54(3): 263–452.
- BOLTON, B. (1986): A taxonomic and biological review of the tetramorine ant genus *Rhoptromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). – Systematic Entomology 11: 1–17.
- BOLTON, B. (1991): New myrmicine ant genera from the Oriental Region (Hymenoptera: Formicidae). – Systematic Entomology 16: 1–13.
- BOLTON, B. (1994): Identification guide to the ant genera of the world. – Cambridge: Harvard University Press.
- BOURLIÈRE, F. (1983): Animal species diversity in tropical forests. – In: GOLLEY, F. B. (Hrsg.): Tropical rain forest ecosystems, structure and function. – Amsterdam: Elsevier. S. 77–91.
- BREED, M. D. & HARRISON, J. (1989): Arboreal nesting in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). – Journal of the Kansas Entomological Society 62(1): 133–135.
- BROCKAW, N. V. L. (1985): Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. – In: PICKETT, S. T. A. & WHITE, P. S.: The Ecology of natural disturbance and patch dynamics. – New York: Academic Press, S. 53–69.
- BROWN, W. L. JR. (1975): Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, Tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cyliandromyrmecini, Acanthostichini, and Aenictogitini. – Search Agriculture (Entomology 15) 5: 1–115.
- BUSCHINGER, A., KLEIN, R. W. & MASCHWITZ, U. (1994): Colony structure of a bamboo-dwelling *Tetraponera* sp. (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae) from Malaysia. – Ins. Soc. 41: 29–41.
- BYRNE, M. M. (1994): Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. – Biotropica 26(1): 61–71.
- CALLAGHAN, C. J. (1992): Biology of epiphyll feeding butterflies in a Nigerian Cola Forest (Lycaenidae: Lipteninae). – Journal of the Lepidopterists Society 46(3): 203–214.
- 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. – The American Naturalist 113(4): 551–561.
- CARROLL, C. R. & JANZEN, D. H. (1973): Ecology of foraging by ants. – Annual Review of Ecology and Systematics 4: 231–257.

- CHOE, J. C. & PERLMAN, D. L. (1997): Social conflict and cooperation among founding queens in ants (Hymenoptera: Formicidae). – In: Choe, J. C. & Crespi, B. J. (Hrsg.): The evolution of social behavior in insects and arachnids. – Cambridge, UK: Cambridge University Press. S. 392–406.
- COLE, B. J. (1982): The guild of sawgrass-inhabiting ants in the Florida Keys. – *Psyche* 89: 351–356.
- COLE, B. J. (1983 a): Assembly of mangrove ant communities: patterns of geographical distribution. – *J. Anim. Ecol.* 52: 339–347.
- COLE, B. J. (1983 b): Assembly of mangrove ant communities: colonization abilities. – *J. Anim. Ecol.* 52: 349–355.
- CONNELL, J. H. (1975): Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. – In: Cody, M. L. & Diamond, J. M. (Hrsg.): Ecology and evolution of communities. – Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press. S. 460–490.
- CONNELL, J. H. (1978): Diversity in tropical rainforests and coral reefs. – *Science* 199: 1302–1310.
- COVER, S. P., TOBIN, J. E. & WILSON, E. O. (1990): The ant community of a tropical lowland rainforest site in peruvian Amazonia. – 11<sup>th</sup> International Congress – IUSI 1990, India S. 699–700.
- DALE, W. L. (1963): Surface temperatures in Malaya. – *J. trop. Geogr.* 17: 57–71.
- DAVIDSON, D. W. & MCKEY, D. (1993): The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. – *Journal of Hymenoptera Research* 2(1): 13–83.
- DEJEAN, A. (1996): Trail sharing in african arboreal ants (Hymenoptera: Formicidae). – *Sociobiology* 27(1): 1–10.
- DEJEAN, A., AKOA, A., DJIETO-LORDON, C. & LENOIR, A. (1994): Mosaic ant territories in an african secondary rain forest (Hymenoptera: Formicidae). – *Sociobiology* 23(3): 275–292.
- DJIETO-LORDON, C. & DEJEAN, A. (1999): Tropical arboreal ant mosaics: innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants. – *Behav. Ecol. Sociobiology* 45: 219–235.
- 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: 113 S.
- DOROW, W. H. O. (1996): *Polyrhachis (Myrmhopla) schellerichae*, sp. n. (Hymenoptera: Formicidae: Formicinae), a new ant of the *hector*-group from the Malay Peninsula. – *Senckenbergiana biologica* 76(1/2): 121–127.
- DOROW, W. H. O. & MASCHWITZ, U. (1990): The *arachne*-group of *Polyrhachis* (Formicidae: Formicinae): Weaver ants cultivating homoptera on bamboo. – *Ins. Soc.* 37: 73–89.
- DRAKE, J. A. (1990 a): The mechanics of community assembly and succession. – *Journal of Theoretical Biology* 147: 213–214.
- DRAKE, J. A. (1990 b): Communities as assembled structures: do rules govern pattern? – *Trends in Ecology and Evolution* 5: 159–164.
- DRAKE, J. A. (1991): Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. – *American Naturalist* 137(1): 1–26.
- DRANSFIELD, S. (1981): The genus *Dinochloa* (Gramineae-Bambusoideae) in Sabah. – *Kew Bulletin* 36(3): 613 – 633.

- DRANSFIELD, S. (1988): Forest Bamboos. – In: CRANBROOK, EARL OF (Hrsg.): Key Environments – Malaysia. – Oxford: Pergamon Press. S. 49–55.
- DRANSFIELD, S. (1989 a): *Sphaerobambus*, a new genus of bamboo (Gramineae – Bambusoideae) from Malesia. – Kew Bulletin 38(2): 321–332.
- DRANSFIELD, S. (1989 b): A new species of *Dinochloa* (Gramineae – Bambusoideae) from Borneo. – Kew Bulletin 44(3): 435–437.
- DRANSFIELD, S. (1992): The bamboos of Sabah. – Sabah Forest Records, No. 14, Forestry Department, Sabah, Malaysia. 94 S.
- DUMPERT, K. (1978): Das Sozialleben der Ameisen. – Pareys Studentexte 18. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey.
- ELIAS, T. S. (1983): Extrafloral Nectaries: their structure and distribution. – In: BENTLEY, B. & ELIAS, T. S. (Hrsg.): The Biology of Nectaries. – New York: Columbia University Press: S. 174–203.
- ERWIN, T. L. (1982): Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. – The Coleopterists Bulletin 36(1): 74–75.
- ERWIN, T. L. (1983): Tropical forest canopies: the last biotic frontier. – Bulletin of the Entomological Society of America 29: 14–19.
- FEDERLE, W. (1998): Strukturmechanismen der Lebensgemeinschaft auf einer Ameisenpflanze. – Würzburg: Julius–Maximilians–Universität Würzburg (Dissertation). 169 S.
- FEDERLE, W., FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1998): *Camponotus* (Colobopsis) (Mayr 1861) and *Macaranga* (Thouars 1806): a specific two–partner ant–plant system from Malaysia. – Tropical Zoology 11: 83–94.
- FELLERS, J. H. (1987): Interference and exploitation in a guild of woodland ants. – Ecology 68 (5): 1466–1478.
- FERNÁNDEZ–ESCUADERO, I. & TINAUT, A. (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). – Frankfurt: Johann–Wolfgang–Goethe–Universität (Dissertation). 230 S.
- FIALA, B., FLOREN, A., HECKROTH, H.–P., HEIL, M. & LINSENMAIR, K. E. (1998): Pflanzen als inselhafte Ressourcen und ihre Bedeutung für die Diversität tropischer Arthropoden. – Bielefelder Ökologische Beiträge 12: 28.
- FIALA, B. & LINSENMAIR, K. E. (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., LINSENMAIR, K. E. & MASCHWITZ, U. (1994): Diversität von Interaktionen zwischen Ameisen und Pflanzen im südostasiatischen Regenwald. – Andrias 13: 169–178.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1990): Studies on the South East Asian ant–plant association *Crematogaster borneensis*/*Macaranga*: Adaptations of the ant–partner. – Ins. Soc. 37: 212–231.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1991): Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. – Biol. J. Linnean Soc. 44: 287–305.

- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1992 a): Domatia as most important adaptations in the evolution of myrmecophytes in the paleotropical tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). – Pl. Syst. Evol. 180: 53–64.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1992 b): Food bodies and their significance for obligate ant–association in the tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 110: 61–75.
- FIALA, B., MASCHWITZ, U. & THO, Y. P. (1991): The association between *Macaranga* trees and ants in South–east Asia. – In: HUXLEY, C. R. & CUTLER, D. F. (Hrsg.): Ant–Plant Interactions. – Oxford, New York, Tokyo: Oxford University Press. S. 263–270
- FIEDLER, K. (1998): Bläulinge in Südostasien: Vielfalt der Lebenszyklen und Artendiversität. – Bielefelder Ökologische Beiträge 12: 29.
- FLOREN, A. (1995): Diversität und Wiederbesiedlungsdynamik arborikoler Arthropodengemeinschaften in einem Tieflandregenwald auf Borneo, Sabah, Malaysia. – Würzburg: Julius–Maximilians–Universität Würzburg (Dissertation) 118 S.
- FLOREN, A. & LINSENMAIR, K. E. (1997): Diversity and recolonization dynamics of selected arthropod groups on different tree species in a lowland rainforest in Sabah, Malaysia with special reference to Formicidae. – In: STORK, N. E., ADIS, J. & DIDHAM, R. K.: Canopy Arthropods. – London: Chapman & Hall. S. 344–381.
- FLOREN, A. & LINSENMAIR, K. E. (2000): Do ant mosaics exist in pristine lowland rain forests? – Oecologia 123: 129–137.
- FOX, B. J. (1999): The genesis and development of guild assembly rules. In: WEIHER, E. & KEDDY, P. (Hrsg.): Ecological assembly rules perspectives, advances, retreats. – Cambridge: Cambridge University Press. S. 23–57.
- FOX, M. D. & FOX, B. J. (1982): Evidence for interspecific competition influencing ant species diversity in a regenerating heathland. – In: Buckley, R. C. (Hrsg.): Ant–plant interactions in Australia. – The Hague: Dr. W. Junk Publishers. S. 99–110.
- FRANK, J. H. & LOUNIBOS, L. P. (Hrsg.) (1983): Phytotelmata: Terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities. – Medford, New Jersey: Plexus.
- FRANKS, N. R. & BOSSERT, W. H. (1983): The influence of swarm raiding army ants on the patchiness and diversity of a tropical leaf litter ant community. – In: SUTTON, E. L., WHITMORE, T. C. & CHADWICK, A. C. (Hrsg.): Tropical rain forest: ecology and management. – Oxford: Blackwell. S. 151–163.
- FRANKE, W. (1989): Nutzpflanzenkunde. Nutzbare Gewächse der gemäßigten Breiten, Subtropen und Tropen. – Stuttgart, New York: Georg Thieme Verlag. 4. neubearbeitete und erweiterte Auflage.
- GILBERT, L. E. (1980): Food web organization and the conservation of neotropical diversity. – In: SOULÉ, M. & WILCOX, B. A. (Hrsg.): Conservation Biology: An evolutionary–ecological perspective. – Massachusetts: Sinauer. S. 11–33.
- GOTELLI, N. J. & GRAVES, G. R. (1996): Null models in ecology. – Washington, London: Smithsonian Institution Press.
- GÖTZKE, A. (1993): Ameisenzönosen ausgewählter tropischer Baumkronen: Struktur, Diversität und Ressourcennutzung der Gemeinschaft. – Würzburg: Julius–Maximilians–Universität Würzburg (Diplomarbeit). 116 S.
- GREENSLADE, P. J. M. (1971): Interspecific competition and frequency changes among ants in Solomon Islands coconut plantations. – Journal of Applied Ecology 8: 323–352.
- GREENSLADE, P. J. M. (1972): Comparative ecology of four tropical ant species. – Ins. Soc. 19(3): 195–212.

- GREENWOOD, S. R. (1987): The role of insects in tropical forest food webs. – *Ambio* 16: 267–271.
- HAHN, D. A. & TSCHINKEL, W. R. (1997): Settlement and distribution of colony-founding queens of the arboreal ant, *Crematogaster ashmeadi*, in a longleaf pine forest. – *Ins. Soc.* 44: 323–336.
- HALBACH, U. (1972): Assoziationskoeffizienten dreier planktischer Rotatorienarten im Freiland und ihre Deutung aufgrund interspezifischer Beziehungen (Konkurrenz, Räuber–Beute–Beziehungen). – *Oecologia* 9: 311–316.
- HARADA, A. Y. & ADIS, J. (1997): The ant fauna of tree canopies in Central Amazonia: a first assessment. – In: STORK, N. E., ADIS, J. & DIDHAM, R. K. (Hrsg.) (1997): *Canopy Arthropods*. London, New York: Chapman & Hall. S. 382–400.
- HARMS, V. (1992): *Biomathematik, Statistik und Dokumentation*. Kiel: Harms Verlag.
- HASTINGS, A. (1980): Disturbance, coexistence, history, and competition for space. – *Theoretical Population Biology* 18: 363–373.
- HEYWOOD, V. H. (Hrsg.) (1982): *Blütenpflanzen der Welt*. – Stuttgart: Birkhäuser Verlag.
- HÖFER, H., BECK, L. & GASNIER, T. (1998): Mechanismen des Diversitätserhalts in amazonischen Spinnen–Assoziationen. – *Bielefelder Ökologische Beiträge* 12: 33.
- HÖLDOBLER, B. & WILSON, E. O. (1977): The number of queens: an important trait in ant evolution. – *Naturwissenschaften* 64: 8–15.
- HÖLDOBLER, B. & WILSON, E. O. (1990): *The ants*. – Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag.
- HOLTUM, R. E. (1958): The bamboos of the Malay Peninsula. – *Gardens' Bulletin, Singapore* 16: 1–135.
- HOPF, J. (1999): Die Ameisenbesucher der Nektarien des Riesenbambus *Gigantochloa scortechinii* in West–Malaysia: Sozioökologie und Interaktionen. – Frankfurt am Main: Johann–Wolfgang–Goethe–Universität: Diplomarbeit. 159 S.
- HURLBERT, S. H. (1971): The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. – *Ecology* 52: 577–586.
- HUSTON, M. A. (1979): A general hypothesis of species diversity. – *American Naturalist* 113: 81–101.
- HUSTON, M. A. (1994): *Biological Diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. – New York: Cambridge University Press.
- JACKSON, D. A. (1984 a): Ant distribution patterns in a Cameroonian cocoa plantation: investigation of the ant mosaic hypothesis. – *Oecologia* 62: 318–324.
- JACKSON, D. A. (1984 b): Competition in the tropics: ants on trees. – *Antenna* 8: 19–22.
- JANETZKY, W. & VARESCI, E. (1998): Bromelien – Phytotelmata als Modelle für inselartige Habitate: Struktur, Diversität und Sukzession in tropischen Kleinstgewässern. – *Bielefelder Ökologische Beiträge* 12: 34.
- JOLIVET, P. (1986): *Les fourmis et les plantes: un exemple de coevolution*. – Paris: Boubée.
- JOLIVET, P. (1996): *Ants and plants, an example of coevolution (enlarged edition)*. – Leiden: Backhuys Publishers.
- KALKO, E., SCHNITZLER & H.–U. (1998): Diversität, Struktur und Dynamik neotropischer Fledermausgemeinschaften. – *Bielefelder Ökologische Beiträge* 12: 35.
- KAUFMANN, E. (1998): Ameisenfauna bambusbesiedelnder Epiphyten. – Frankfurt: Johann–Wolfgang–Goethe–Universität (Diplomarbeit). 132 S.

- KAUFMANN, E., WEIßFLOG, A., HASHIM, R. & MASCHWITZ, U. (im Druck): Ant-gardens on the giant bamboo *Gigantochloa scortechinii* (Poaceae) in West-Malaysia. – *Insectes Sociaux*.
- KAWANABE, H. (1990): Complexity in biological communities, or the importance of being equivocal. – In: SHIMIZU, H. (Hrsg.): *Biological Complexity and Information*. – Proceedings of a Conference on the amalgamation of the eastern and the western ways of thinking. Singapore: World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd. S. 186–194.
- KEDDY, P. A. (1989): *Competition*. – London: Chapman & Hall.
- KLEIN, R. W., KOVAC, D., SCHELLERICH, A. & MASCHWITZ, U. (1992): Mealybug-carrying by swarming queens of a Southeast Asian bamboo-inhabiting ant. – *Naturwissenschaften* 79: 422–423.
- KLEIN, R. W., MASCHWITZ, U. & KOVAC, D. (1993): Flood control in ants: a Southeast Asian bamboo-dwelling *Tetraponera* (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae) bails water from its internode-nests. – *Ins. Soc.* 40: 115–118.
- KÖNIG, B. & LINSENMAIR, K. E. (1996): I. Biologische Diversität – Ein Phänomen und seine Dimensionen. Einführung. – In: KÖNIG, B. & LINSENMAIR, K. E. (Hrsg.): *Biologische Vielfalt*. Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum Akademischer Verlag, S. 8–15.
- KIOKE, F., RISWAN, S., PARTOMIHARDJO, T., SUZUKI, E. & HOTTA, M. (1998): Canopy structure and insect community distribution in a tropical rain forest of West Kalimantan. – *Selbyana* 19(2): 147–154.
- KOPTUR, S. (1992): Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. – In: BERNAYS, E.: *Insect-plant interactions*. Vol. 4. – Boca Raton, Florida: CRC Press, S. 81–129.
- KORB, J. & LINSENMAIR, K. E. (1998): Verbreitungslimitierende Faktoren einer hügelbauenden Termitenart in der Elfenbeinküste: Stochastik oder Determinismus? – *Bielefelder Ökologische Beiträge* 12: 67.
- KOVAC, D. (1994): Die Tierwelt des Bambus: Ein Modell für komplexe tropische Lebensgemeinschaften. – *Natur und Museum* 124(4–5): 119–136.
- KOVAC, D. & AZARAE, I. (1994): Depradations of a bamboo shoot weevil. An investigation. – *Nature Malaysiana* 19(4): 115–122.
- KOVAC, D., YANG, C. M. & SEBASTIAN, A. (1994): Snakes in bamboo. – *The Malayan Naturalist* 49 (1): 14–15.
- KRELL, F. & LINSENMAIR, K. E. (1998): Blatthornkäfer einer westafrikanischen Savanne – Vielfalt in Kot und Aas (Coleoptera: Scarabaeoidea). – *Bielefelder Ökologische Beiträge* 12: 36.
- KUGLER, J. (1983): The males of *Cardiocondyla* Emery (Hymenoptera: Formicidae) with the description of the winged male of *Cardiocondyla wroughtoni* (Forel). – *Israel Journal of Entomology* 17: 1–21.
- KUNIN, W. E. & GASTON, K. J. (1997): *The biology of rarity. Causes and consequences of rare-common differences*. – London: Chapman & Hall.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. (1993): *Limnoökologie*. – Stuttgart, New York: Georg Thieme Verlag.
- LASALLE, J. & GAULD, I. D. (1993): Hymenoptera: Their diversity, and their impact on the diversity of other organisms. – In: LASALLE, J. & GAULD, I. D. (Hrsg.): *Hymenoptera and biodiversity*. – Wallingford, U. K. : C. A. B. International. S. 1–26.

- LAWTON, J. H. (1997): The role of species in ecosystems: aspects of ecological complexity and biological diversity. – In: ABE, T., LEVIN, S. A. & HIGASHI, M. (Hrsg.) (1997): Biodiversity an ecological perspective. – New York: Springer Verlag, S. 215–228.
- LESTON, D. (1970): Entomology of the cocoa farm. – Annual Review of Entomology 15: 273–294.
- LESTON, D. (1971): Ants, capsids and swollen shoot in Ghana: interactions and the implications for pest control. Proceed. 3<sup>rd</sup> Int. Cocoa Res. Conf. Accra 1969: 205–221.
- LESTON, D. (1973 a): Ants and tropical tree crops. – Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Ser C, 38(6): Seite I.
- LESTON, D. (1973 b): The ant mosaic – tropical tree crops and the limiting of pests and diseases. – Pest Abstracts and News Summaries 19: 311–341.
- LESTON, D. (1973 c): Ecological consequences of the tropical ant mosaic. – Proc. 7th IUSSI Congress, London. S. 235–242.
- LESTON, D. (1978): A neotropical ant mosaic. – Annals of the Entomological Society of America 71: 649–653.
- LEVINGS, S. C. (1983): Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: some causes of patchy species distributions. – Ecological Monographs 53(4): 435–455.
- LEVINGS, S. C. & FRANKS, N. R. (1982): Patterns of nest dispersion in a tropical ground ant community. – Ecology 63(2): 338–344.
- LEVINGS, S. C. & TRANIELLO, J. F. A. (1981): Territoriality, nest dispersion, and community structure in ants. – Psyche 88: 265–319.
- LEVINS, R. (1969): Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. – Bulletin of the Entomological Society of America 15: 237–240.
- LIEFKE, C. (1993): Untersuchungen zur Futterrekrutierung der Ameisengattung *Polyrhachis* (Formicidae: Formicinae) in West-Malaysia. – Frankfurt am Main: Johann-Wolfgang-Goethe-Universität (Diplomarbeit). 96 S.
- LIEFKE, C., DOROW, W. H. O., HÖLLDOBLER, B. & MASCHWITZ, U. (1998): Nesting and food resources of syntopic species of the ant genus *Polyrhachis* (Hymenoptera, Formicidae) in West-Malaysia. – Ins. Soc. 45: 411–425.
- LINSENMAIR, K. E. (1990): Tropische Biodiversität: Befunde und offene Probleme. – Verh. Dtsch. Zool. Ges. 83: 245–261.
- LONGINO, J. T. & NADKARNI, N. M. (1990): A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a neotropical montane forest. – Psyche 97: 81–93.
- LÜCKING, R. (1994): Foliikole Flechten und ihre Mikrohabitatpräferenzen in einem tropischen Regenwald in Costa Rica. – Ulm: Universität Ulm (Dissertation). 203 S.
- LUDWIG, J. A. & REYNOLDS, J. F. (1988): Statistical Ecology A primer on methods and computing. – New York: John Wiley & Sons.
- MACARTHUR, R. H. (1972): Geographical Ecology. – New York: Harper & Row.
- MAGURRAN, A. E. (1988): Ecological diversity and its measurement. – London, Sydney: Croom Helm.
- MAHSBERG, D. (1998): Detritivorie im saisonalen tropischen Lebensraum. – Bielefelder Ökologische Beiträge 12: 40.

- MAJER, J. D. (1972): The ant mosaic in Ghana cocoa farms. – Bulletin of Entomological Research 62: 151–160.
- MAJER, J. D. (1976 a): The ant mosaic in Ghana cocoa farms: further structural considerations. – Journal of Applied Ecology 13: 145–155.
- MAJER, J. D. (1976 b): The maintenance of the ant mosaic in Ghana cocoa farms. – Journal of Applied Ecology 13: 123–144.
- MAJER, J. D. (1976 c): The influence of ants and ant manipulation on the cocoa farm fauna. – Journal of Applied Ecology 13: 157–175.
- MAJER, J. D. (1990): The abundance and diversity of arboreal ants in Northern Australia. – Biotropica 22(2): 191–199.
- MAJER, J. D. (1993): Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia – its structure and influence on arthropod diversity. – In: LASALLE, J. & GAULD, I. D. (Hrsg.): Hymenoptera and biodiversity. – Wallingford, UK: C. A. B. International. S. 115–141.
- MAJER, J. D. & CAMER-PESCI, P. (1991): Ant species in tropical Australian tree crops and native ecosystems – is there a mosaic? – Biotropica 23(2): 173–181.
- MAJER, J. D., DELABIE, J. H. C. & SMITH, M. R. B. (1994): Arboreal ant community patterns in Brazil cocoa farms. – Biotropica 26(1): 73–83.
- MALSCH, A. (1995): Die Diversität der bodenlebenden Ameisen eines südostasiatischen Tieflandregenwaldes. – Frankfurt am Main: Johann–Wolfgang–Goethe–Universität (Diplomarbeit). 112 S.
- MASCHWITZ, U. (1990): Der eine lebt vom anderen. Lebensgemeinschaften von Ameisen. – Forschung–Mitteilungen der DFG 2: 16–19.
- MASCHWITZ, U. (1992): Gemeinsamkeit macht stark. Symbiose als Erfolgsstrategie tropischer Ameisen. – Natur und Museum 122(7): 223–234.
- MASCHWITZ, U., DOROW, W. H. O., SCHELLERICH-KAADEN, A. L., BUSCHINGER, A. & AZARAE, H. I. (2000): *Cataulacus muticus* EMERY, 1889 a new case of a South East Asian arboreal ant, non mutualistically specialized on giant bamboo (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). – Senckenbergiana biologica 80(1/2): 165–174.
- MASCHWITZ, U., DUMPERT, K. & TUCK, K. R. (1986): Ants feeding on anal exudate from tortricid larvae: a new type of trophobiosis. – Journal of Natural History 20: 1041–1050.
- MASCHWITZ, U., FIALA, B., DAVIES, S. J. & LINSENMAIR K. E. (1996): A south–east asian myrmecophyte with two alternative inhabitants: *Camponotus* or *Crematogaster* as partners of *Macaranga lamellata*. – Ecotropica 2: 29–40.
- MASCHWITZ, U., FIALA, B. & DOLLING, W. R. (1987): New trophobiotic symbioses of ants with Southeast Asian bugs. – J. Natural History 21: 1097–1107.
- MASCHWITZ, U., FIALA, B., MOOG, J. & SAW, L. G. (1991): Two new myrmecophytic associations from the Malay Peninsula: ants of the genus *Cladomyrma* (Formicidae, Camponotinae) as partners of *Saraca thaipingensis* (Caesalpinaceae) and *Crypteronia griffithii* (Crypteroniaceae). – Ins. Soc. 38: 21 – 35.
- MASCHWITZ, U., MOOG, J. & WEISSFLOG, A. (1998): Ressourcennutzung arborikoler Ameisengemeinschaften in Südostasien: Diversitätserhaltende Mechanismen. – Bielefelder Ökologische Beiträge 12: 42.

- MAY, R. M. (1975): Patterns of species abundance and diversity. – In: Cody, M. L. & Diamond, J. M. (Hrsg.): Ecology and evolution of Communities. – Cambridge, MA: Harvard University Press. S. 81–120.
- MAY, R. M. (1996): Wie viele Arten von Lebewesen gibt es? – In: KÖNIG, B. & LINSENMAIR, K. E. (Hrsg.): Biologische Vielfalt. – Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum Akademischer Verlag. S. 16 – 23.
- MCCARTHY, M. A. (1997): Competition and dispersal from multiple nests. – Ecology 78(3): 873–883.
- MCCLURE, F. A. (1966): The Bamboos – A fresh perspective. – Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- MEDWAY, LORD (1964): The marmoset rat, *Hapalomys Longicaudatus* Blyth. – Malayan Nature Journal 18: 104–110.
- MEDWAY, LORD & MARSHALL, A. G. (1970): Roost site selection among flat-headed bats (*Tylonycteris* spp). – J. Zool. Lond. 161: 237–245.
- MEDWAY, LORD & MARSHALL, A. G. (1972): Roosting association of flat headed bats, *Tylonycteris* species (Chiroptera, Vespertilionidae) in Malaysia. – J. Zool. Lond. 168: 463–483.
- MERCIER, J. L. & DEJEAN, A. (1996): Ritualized behavior during competition for food between two formicinae. – Ins. Soc. 43: 17–29.
- MERCIER, J. L., DEJEAN, A. & LENOIR, A. (1998): Limited aggressiveness among african arboreal ants (Hymenoptera: Formicidae) sharing the same territories: the result of a co-evolutionary process. – Sociobiology 32: 139–150.
- MEBNER, S. (1995): Untersuchungen zur Biodiversität der Myrmecofauna (Formicidae) im Parc National de Comoé (Elfenbeinküste). – Würzburg: Julius–Maximilians–Universität, Schriftliche Hausarbeit zur ersten Staatsprüfung für das Lehramt an Gymnasien. 92 S.
- MOOG, J., DRUDE, T. & MASCHWITZ, U. (1998): Protective function of the plant–ant *Cladomyrma maschwitzi* to its host, *Crypteronia griffithii*, and the dissolution of the mutualism (Hymenoptera: Formicidae). – Sociobiology 31(1): 105–129.
- MOOG, J. & MASCHWITZ, U. (1994): Associations of *Cladomyrma* (Hymenoptera: Formicidae: Formicinae) with plants in SE Asia. – 12th Congress of the International Union for the Study of Social Insects, IUSSI, Paris 21. – 27. 1994. S. 173.
- MÜHLENBERG, M. (1989): Freilandökologie. – Heidelberg, Wiesbaden: Quelle & Meyer Verlag.
- MURPHY, D. H. (1973): Preliminary key to the genera of malaysian ants, based on workers. – Bukit Timah Survey Report 2, Suppl. 1, 27 S.
- NARENDRA, T. C. & KOVAC, D. (1995): A new species of *Tetramesa* Walker (Insecta: Hymenoptera: Eurytomidae) associated with bamboo in West Malaysia. – The Raffles Bulletin of Zoology 43 (2): 329–336.
- NEE, S. & MAY, R. M. (1992): Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. – Journal of Animal Ecology 61: 37–40.
- OHRNBERGER, D. (1989): Die Bambus–Gattung im Überblick. – In: Stadt Frankfurt am Main (Hrsg.): Bambus. – Palmengarten Sonderheft 10: S. 5–16.
- OLIVEIRA, P. S. & BRANDAO, R. F. (1991): The ant community associated with extrafloral nectaries in the brazilian cerrados. – In: HUXLEY, C. R. & CUTLER, D. F. (Hrsg.): Ant–plant interactions. – Oxford: Oxford University Press. S. 198–212.

- OLIVEIRA, P. S. & OLIVEIRA-FILHO, A. T. (1991): Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in western Brazil. – In: PRICE, P. W., LEWINSOHN, T. M., FERNANDES, G. W. & BENSON, W. W. (Hrsg.): Plant–animal interactions. Evolutionary ecology in tropical and temperate regions.– New York: Wiley and Sons, Inc., S. 163–175.
- ORIAN, G. H. (1997): Evolved consequences of rarity. – In: KUNIN, W. E. & GASTON, K. J. (Hrsg.): The Biology of rarity. Causes and consequences of rare–common differences. – London: Chapman & Hall. S. 190–208.
- ORIVEL, J., ERRARD, C. & DEJEAN, A. (1997): Ant gardens: interspecific recognition in parabiocotic ant species. – Behav. Ecol. Sociobiol. 40: 87–93.
- PAINE, R. T. (1966): Food web complexity and species diversity. – American Naturalist 100: 67–75.
- PAINE, R. T. & LEVIN, S. A. (1981): Intertidal landscapes: Disturbance and the dynamics of pattern. – Ecol. Monographs 51: 145–178.
- PARKER, G. G. (1997): Structure and microclimate of forest canopies. – In: LOWMAN, M. D. & NADKARNI, N. M. (Hrsg.): Forest Canopies. – San Diego, California: Academic Press. S. 73–106.
- PEET, R. K. (1974): The measurement of species diversity. – Ann. Rev. Ecol. System. 5: 285–307.
- PETRAITIS, P. S. & LATHAM, R. E. (1999): The importance of scale in testing the origins of alternative community states. – Ecology 80(2): 429–442.
- PIMM, S. L. (1986): Community structure and stability. In: SOULÉ, M. (Hrsg.): Conservation biology: the science of scarcity and diversity. – Sunderland, Mass.: Sinauer Associates: S. 309–329.
- PIMM, S. L. (1991): The balance of nature? – Chicago, London: The University of Chicago Press.
- PRESTON, F. W. (1948): The commonness, and rarity, of species. – Ecology 29: 254–283.
- RABENSTEIN, R. (1995): Pflanzen – Ameisen – Herbivoren: Untersuchungen zum Vorkommen und zur Bedeutung myrmekophiler Vitaceen und ihrer Insektenbesucher in West–Malaysia. – Frankfurt am Main: Johan–Wolfgang–Goehe–Universität (Dissertation). 129 S. + Anhang.
- RABINOWITZ, D., CAIRNS, S. & DILLON, T. (1986): Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. – In: SOULÉ, M. E. (Hrsg.): Conservation biology. The science of scarcity and diversity. – Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, INC. Publishers. S. 182–204.
- RECHT, C. & WETTERWALD, M. F. (1988): Bambus. – Stuttgart: Ulmer Verlag.
- REICHHOLF, J. H. (1990): Der tropische Regenwald. – München: Deutscher Taschenbuch Verlag.
- REMMERT, H. (Hrsg.) (1991): The mosaic–cycle concept of ecosystems. – Berlin, Heidelberg: Springer–Verlag.
- ROBINSON, J. V. & DICKERSON, J. E. JR. (1987): Does invasion sequence affect community structure? – Ecology 68(3): 587–595.
- ROOM, P. M. (1971): The relative distribution of ant species in Ghana's cocoa farms. – Journal of Animal Ecology 40: 735–751.
- ROOM, P. M. (1975): Relative distributions of ant species in cocoa plantations in Papua New Guinea. – Journal of Applied Ecology 12: 47–61.

- ROSZISZEWSKI, K. (1995): Die Ameisenfauna eines tropischen Tieflandregenwaldes in Südostasien: Eine faunistisch-ökologische Bestandsaufnahme. – Frankfurt am Main: Johann-Wolfgang-Goethe-Universität Frankfurt (Dissertation). 184 S.
- RYTI, R. T. & CASE, T. J. (1988): The regeneration niche of desert ants: effects of established colonies. – *Oecologia* 75: 303–306.
- SACHS, L. (1992): Angewandte Statistik. – Berlin: Springer Verlag. 7. Auflage.
- SALE, P. F. (1977): Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. – *American Naturalist* 111: 337–359.
- SAVOLAINEN, R. & VEPSÄLÄINEN, K. (1988): A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. – *Oikos* 51: 135–155.
- SCHAEFER, M. & TISCHLER, W. (1983): Ökologie. – Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, Wörterbücher der Biologie.
- SHELLERICH, A. L. & MASCHWITZ, U. (1996): Bamboo ants: unexpected non-mutualistic plant specialisations in the Formicidae. – International Senckenberg Conference: Global Biodiversity Research in Europe, Abstract Volume (unpaginierte Seite).
- SHELLERICH-KAADEN, A. L., DOROW, W. H. O., LIEFKE, C., KLEIN, R. W. & MASCHWITZ, U. (1997): Biology of *Polyrhachis schellerichae*, a specialized bamboo-dwelling ant species from the Malay Peninsula (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). – *Senckenbergiana biologica* 77(1): 77–87.
- SHELLERICH-KAADEN, A. L. & U. MASCHWITZ (1998): Extrafloral nectaries on bamboo culm sheath auricles: observations on four Southeast Asian giant bamboo species (Poaceae: Bambusoideae). – *Sandakania* 11: 61–68.
- SCHLUTER, D. (1984): A variance test for detecting species associations, with some example applications. – *Ecology* 65: 998–1005.
- SCHWERDTFEGER, F. (1975): Ökologie der Tiere, Band III: Synökologie. – Hamburg und Berlin: Verlag Paul Parey.
- SHATTUCK, S. O. (1992 a): Review of the dolichoderine ant genus *Iridomyrmex* Mayr with descriptions of three new genera (Hymenoptera: Formicidae). – *J. Aust. Ent. Soc.* 31: 13–18.
- SHATTUCK, S. O. (1992 b): Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). – *Sociobiology* 21(1): 181 S.
- SIEGEL, S. (1987): Nichtparametrische statistische Methoden. – Frankfurt am Main: Fachbuchhandlung für Psychologie Verlagsbuchhandlung.
- SIMBERLOFF, D. S. (1976): Experimental zoogeography of islands: effects of island size. – *Ecology* 57: 629–648.
- SOEPADMO, E. & THO, Y. P. (1972): The University Field Studies Centre Ulu Gombak, Selangor. – Kuala Lumpur: University Malaya, Information booklet: 17 S.
- SOULE, M. E. (Hrsg.) (1986): Conservation biology. The science of scarcity and diversity. – Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, INC. Publishers.
- STADT FRANKFURT AM MAIN (1990): Pflanzen und Ameisen, Partnerschaft fürs Überleben. – Palmengarten Sonderheft 15: 126 S.
- STARMANS, A. & GUTT, J. (1996): Megabenthic diversity: a bipolar comparison. – Vortrag der International Senckenberg Conference: Global Biodiversity Research in Europe 9 – 13.12.1996, Abstract Volume S. 74–75.

- STEIN, S. (1998): Die extrafloralen Nektarien des südostasiatischen Riesenbambus *Gigantochloa scortechinii*: Strukturelle und funktionelle Aspekte einer Ameisen–Pflanzen–Beziehung. – Frankfurt am Main: Johann–Wolfgang–Goethe–Universität Frankfurt: Diplomarbeit. 130 S.
- STORCH, V. & WELSCH, U. (1986): Systematische Zoologie. – Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag.
- STRICKLAND, A. H. (1951 a): The entomology of swollen shoot of cacao. I. – The insect species involved, with notes on their biology. – Bulletin of Entomological Research 41: 725–748.
- STRICKLAND, A. H. (1951 b): The entomology of the swollen shoot of cacao. II. – The bionomics and ecology of the species involved. – Bulletin of Entomological Research 42: 65–103.
- STRONG, D. R. Jr., LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, T. R. E. (1984): Insects on plants: community patterns and mechanisms. – Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- SUGIHARA, G. (1980): Minimal community structure: an explanation of species abundance patterns. – Am. Nat. 116: 770–787.
- SUTTON, S. L. (1979): The vertical distribution of flying insects in the lowland rain forest of Brunei: preliminary report. – Brunei Museum Journal 4: 161–173.
- SUTTON, S. L. (1983): The spatial distribution of flying insects in tropical rain forests. – In: (SUTTON, S. L., WHITMORE, T. C. and CHADWICK, A. C. (Hrsg.): Tropical rain forest: ecology and management. Oxford: Blackwell. S. 77–92.
- TAYLOR, B. (1977): The ant mosaic on cocoa and other tree crops in western Nigeria. – Ecological Entomology 2: 245–255.
- TAYLOR, B. & ADEDOYIN, S. F. (1978): The abundance and inter–specific relations of common ant species (Hymenoptera: Formicidae) on cocoa farms in western Nigeria. – Bull. Ent. Res. 68: 105–121.
- TAYLOR, R. W. (1965): New melanesian ants of the genera *Simopone* and *Amblyopone* (Hymenoptera – Formicidae) of zoogeographic significance. – Breviora 221: 1–11.
- TERBORGH, J. (1993): Lebensraum Regenwald: Zentrum der biologischen Vielfalt. – Heidelberg, Berlin, Oxford: Spektrum Akademischer Verlag.
- THIENEMANN, A. (1934): Die Tierwelt der tropischen Pflanzengewässer. – Arch. Hydrobiol., Suppl. – Bd. 13: 1–91.
- TILMAN, D. (1994): Competition and biodiversity in spatially structured habitats. – Ecology 75(1): 2–16.
- TJIA, H. D. (1988): The physical setting. – In: CRANBROOK, EARL of (Hrsg.): Key Environments – Malaysia. – Oxford: Pergamon Press. S. 1–19.
- TOBIN, J. E. (1991): A neotropical rainforest canopy, ant community: some ecological considerations. – In: HUXLEY, C. R. & CUTLER, D. F. (1991): Ant–plant interactions. – Oxford: Oxford University Press. S. 536–537.
- TOBIN, J. E. (1995): Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. – In: LOWMAN, M. D. & NADKARNI, N. M. (Hrsg.): Forest Canopies. – San Diego, California: Academic Press. S. 129–147.
- TSCHAPKA, M. (1998): Koexistenz und Ressourcenaufteilung in einer Artengemeinschaft neotropischer Blumenfledermäuse im Tieflandregenwald von Costa Rica. – Bielefelder Ökologische Beiträge 12: 45.

- VERHAAGH, M. (1994): *Pachycondyla luteola* (Hymenoptera, Formicidae), an inhabitant of *Cecropia* trees in Peru. – *andrias* 13: 215–224.
- VERHAAGH, M. & ROSCISZEWSKI, K. (1994): Ants (Hymenoptera, Formicidae) of forest and savanna in the Biosphere Reserve Beni, Bolivia. – *andrias* 13: 199–214.
- WALLACE, A. (1987): The niche in competition and evolution. – Suffolk: St. Edmundsbury Press. (John Wiley & Sons Ltd. ).
- WALTER, H. & BRECKLE, S.–W. (1984): Ökologie der Erde, Band 2, Spezielle Ökologie der Tropischen und Subtropischen Zonen. – Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- WARD, P. S. (1990): The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. – *Systematic Entomology* 15: 449–489.
- WAY, M. J. (1953): The relationship between certain ant species with particular reference to biological control of the coreid, *Theraptus* sp. – *Bulletin of Entomological Research* 44: 669–691.
- WAY, M. J. (1954): Studies on the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. – *Bulletin of Entomological Research* 45: 93–112.
- WAY, M. J. & BOLTON, B. (1997): Competition between ants for coconut palm nesting sites. – *Journal of Natural History* 31: 439–455.
- WAY, M. J. & KHOO, K. C. (1991): Colony dispersion and nesting habits of the ants, *Dolichoderus thoracicus* and *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera: Formicidae), in relation to their success as biological control agents on cocoa. – *Bulletin of Entomological Research* 81: 341–350.
- WAY, M. J. & KHOO, K. C. (1992): Role of ants in pest management. – *Annu. Rev. Entomol.* 37: 479–503.
- WAY, M. J., CAMELL, M. E. & PAIVA, M. R. (1992): Studies on egg predation by ants (Hymenoptera: Formicidae) especially on the eucalyptus borer *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae) in Portugal. – *Bull. Ent. Res.* 82: 425–432.
- WEIß, A. (1989): Wuchs– und Lebensform des Bambus. – In: Stadt Frankfurt am Main (Hrsg.): *Bambus. – Palmengarten Sonderheft* 10: S. 17–18.
- WESTERWALBESLOH, S., KRELL, F. & LINSENMAIR, K. E. (1998): Tageszeitliche Sonderung der koprophagen Gilden bei der Besiedlung von frischem Büffeldung (Coleoptera: Scarabaeoidea). – *Bielefelder Ökologische Beiträge* 12: 165.
- WHITMORE, T. C. (1984): *Forests of the Far East*. – Oxford: Oxford University Press. 2. Auflage.
- WHITMORE, T. C. (1993): *Tropische Regenwälder*. – Heidelberg, Berlin, New York: Spektrum Akademischer Verlag.
- WHITTAKER, R. H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. – *Taxon* 21 (2/3): 213–251.
- WHITTAKER, R. H. & LEVIN, S. A. (1977): The role of mosaic phenomena in natural communities. – *Theoretical Population Biology* 12: 117–139.
- WIDJAJA, E. A. (1987): A revision of malesian *Gigantochloa* (Poaceae – Bambusoideae). – *Reinwardtia* 10(3): 291–380.
- WILSON, E. O. (1958 a): Observations on the behavior of the Cerapachyine ants. – *Insectes Sociaux* 5: 129–140.
- WILSON, E. O. (1958 b): Patchy distributions of ant species in New Guinea rain forests. – *Psyche* 65: 26–38.

- WILSON, E. O. (1959 a): Studies on the ant fauna of Melanesia VI, The tribe Cerapachyini. – *Pacific Insects* 1(1): 39–58.
- WILSON, E. O. (1959 b): Some ecological characteristics of ants in New Guinea Rain Forests. – *Ecology* 40(3): 437–446.
- WILSON, E. O. (1971): *The insect societies*. – Cambridge: Belknap.
- WILSON, E. O. (1976): Which are the most prevalent ant genera? – *Studia Entomologica* 19(1–4): 187–200.
- WILSON, E. O. (1987): The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forests: A first assessment. – *Biotropica* 19(3): 245–251.
- WILSON, E. O. (1990): Success and dominance in ecosystems: The case of the social insects. – *Excellence in Ecology* 2: 104 S.
- WILSON, E. O. (1995): *Der Wert der Vielfalt*. – München, Zürich: Piper.
- WINKLER, H., CHRISTIE, D. A. & NURNEY, D. (1995): *Woodpeckers. A guide to the woodpeckers, piculets and wrynecks of the world*. – East Sussex: Pica Press.
- WINTER, Y. (1998): Flugenergetische Grundlagen für Konkurrenzvermeidung und Einnischung bei neotropischen Blumenfledermäusen. – *Bielefelder Ökologische Beiträge* 12: 48.
- WOLDA, H. (1981): Similarity indices, sample size and diversity. – *Oecologia* 50: 296–302.
- WOLDA, H. (1983): Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. – *Oecologia* 58: 290–298.
- WONG, K. M. (1992): The Poring puzzle: *Gigantochloa levis* and a new species of *Gigantochloa* (Gramineae: Bambusoideae) from Peninsular Malaysia. – *Sandakania* 1: 15–21.
- WONG, K. M. (1995 a): The morphology, anatomy, biology and classification of Peninsular Malaysian bamboos. – *University of Malaya Botanical Monographs* 1: 189 S.
- WONG, K. M. (1995b): The bamboos of Peninsular Malaysia. – *Malayan Forest Records* No. 41: 200 S.
- YAMANE, S. & ABDUL RAHMAN, N. (1994): Ants from Lambir Hills National Park, Sarawak. – In: INOUE, T. & ABANG, A. H. (Hrsg.): *Plant reproductive systems and animal seasonal dynamics. Long-term study of dipterocarp forests in Sarawak*. – *Canopy Biology Programm in Sarawak (CBPS): Series 1*: 222–226.

## 7 Liste der Abbildungen und Tabellen

### Abbildungen

Abb. 1 a, b:	Geographische Lage	S. 12
Abb. 2 a, b:	Haine der häufigsten Bambusart	S. 14
Abb. 3 a – i:	Bambusstrukturen	S. 17
Abb. 4 a – e:	Habitate der gefällten Haine	S. 22
Abb. 5 a – d:	Altersklassen junger Halme	S. 51
Abb. 6 a – d:	Überbauung von Bambusschößlingen	S. 56
Abb. 7 a – e:	Beispiele nicht überbauender Ameisen–Aurikelbesucher	S. 57
Abb. 8 a – c:	Andere Insektenbesucher an Aurikeln	S. 58
Abb. 9:	Anteile Touristen und Bewohner auf den Altersklassen	S. 59
Abb. 10 a, b:	Genutzte Halmstrukturen / Alterstufe	S. 60
Abb. 11 a, b:	Ameisengattungen auf jungen Halmen verschiedener Altersstufen	S. 61
Abb. 12:	Technomyrmex mit Brut unter Halmscheide	S. 65
Abb. 13 a, b:	Kartonnest in HI, Lauspavillon an Astverzweigung	S. 66
Abb. 14: a – d:	Tortendiagramme Halminternodiennister Hain 2, 3, 4, 5	S. 69
Abb. 15: a – d:	Tortendiagramme Astinternodiennister Hain 1, 2, 3, 4	S. 72
Abb. 16 a, b:	Boxplot HI Längen, Durchmesser	S. 104
Abb. 17:	Boxplott Astinternodien Längen	S. 106
Abb. 18:	Auftreten der Karton bauenden „dominanten“ Ameisenarten in Hain 1	S. 126
Abb. 19:	Rang–Abundanzgraphen	S. 132
Abb. 20:	Fundhäufigkeit in den einzelnen Hainen	S. 136
Abb. 21:	Arten–Areal–Kurve	S. 140
Abb. 22:	Gruppenauftrennung Diskriminanzanalysen Fragestellungen 1 und 3	S. 147
Abb. 23:	Streudiagramm Korrelationsberechnungen Hain 5 und Hainkombinationen	S. 150

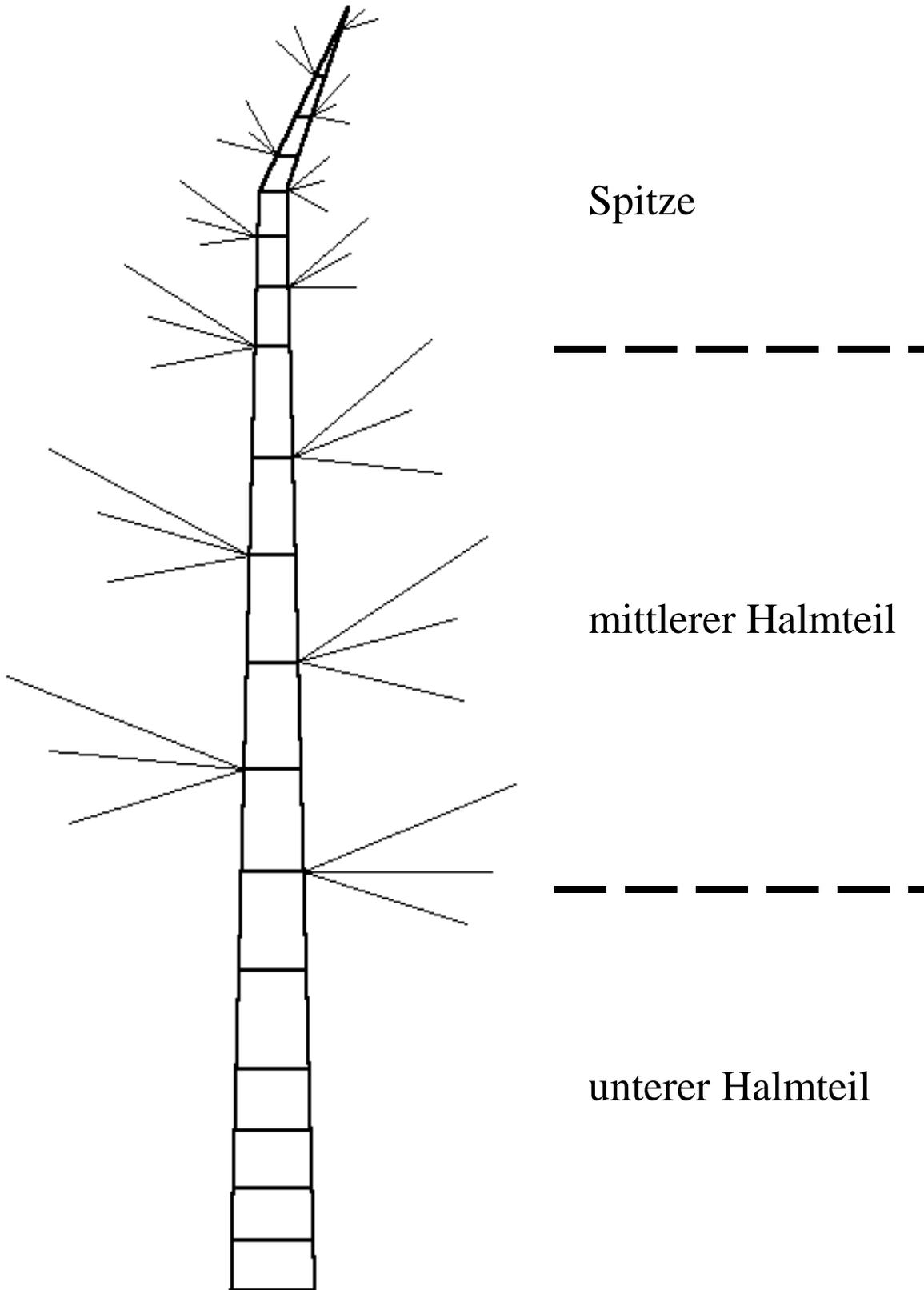
## Tabellen

Tabelle 1:	Generalisierte Eigenschaften der deterministischen und der stochastischen Modelle	S. 6
Tabelle 2:	Anzahl der unklaren Proben im Verhältnis zur Haingröße	S. 28
Tabelle 3:	Ameisenarten nistend in 5 Bambushainen	S. 40
Tabelle 4:	Unterfamilien Gattungen Artenzahl	S. 41
Tabelle 5:	Gattungen Artenzahl	S. 41
Tabelle 6:	Gattungen–Arten–Relation insgesamt / Gatt. UF Artenzahlklassen	S. 43
Tabelle 7:	Einzelne Haine Gattungs– und Artenzahl	S. 44
Tabelle 8:	Gattungs–Arten–Relation Haine	S. 45
Tabelle 9:	Artenzahlen der Gattungen in den Hainen	S. 45
Tabelle 10:	UF–Ressourcennutzung Haine	S. 47
Tabelle 11:	UF Gesamtindividuenzahl Haine	S. 47
Tabelle 12:	Gattungen Ressourcennutzung Haine	S. 49
Tabelle 13:	Gattungen GIZ Haine	S. 49
Tabelle 14:	Anzahl gefällte junge Halme, Altersklassen, Nutzung durch Ameisen	S. 50
Tabelle 15:	Glucosekonzentration	S. 53
Tabelle 16:	Ergebnisse Zucker– und Proteintests	S. 53
Tabelle 17:	Ameisen u. a. Insekten an AU	S. 55
Tabelle 18:	Prozentualer Anteil Gatt. / Tou. / Bew. / Altersklassen	S. 62
Tabelle 19 a – e:	Verteilung der Ameisenarten auf die versch. Nistressourcen i. d. Hainen	S. 77 – 81
Tabelle 20:	Zahl der Ameisenarten insg. welche die einzelnen Strukturen nutzen	S. 82
Tabelle 21 a – e:	Höhenzonierung HI	S. 82 – 86
Tabelle 22 a – e:	Höhenzonierung AI	S. 87 – 91
Tabelle 23:	Verteilung etablierter Arten auf die drei Halmzonen	S. 94
Tabelle 24:	Verteilung der besiedelbaren HI + AI auf die drei Halmzonen	S. 95
Tabelle 25:	Ameisenarten mit Trophos, Zugehörigkeit zu „Dominanten“ etc.	S. 98
Tabelle 26:	Pseudococciden–Arten, Spezifität der Beziehungen	S. 99
Tabelle 27:	Zustand der von Ameisen besiedelten HI + AI	S. 100
Tabelle 28 a, b:	Länge u. Außendurchmesser Einzelpaarvergleiche HI	S. 103
Tabelle 29 a, b:	Länge u. Außendurchmesser Einzelpaarvergleiche AI	S. 106
Tabelle 30:	Leere und besiedelte AI + HI in den einzelnen Hainen	S. 108
Tabelle 31:	Verteilung KG + junge Kolonien auf die einzelnen Ressourcenkategorien	S. 109
Tabelle 32:	Verteilung der KG auf die einzelnen Haine	S. 111
Tabelle 33:	Neststrukturen der KG's	S. 112
Tabelle 34:	KG's haininterne und hainfremde	S. 114

Tabelle 35:	KG's etablierte, nicht etablierte	S. 114
Tabelle 36:	Bambusnistende Ameisen, die auch auf anderen Pflanzen angetroffen wurden	S. 117
Tabelle 37:	Individuendominanz Hain 2 – 5 eingeteilt in Dominanzklassen	S. 119
Tabelle 38:	Ressourcennutzungsdominanz Hain 1 – 5 eingeteilt in DK	S. 120
Tabelle 39 a – e:	Individuen- und Ressourcennutzungs-Dominanz in den einzelnen Hainen	S. 121 – 125
Tabelle 40:	Artenidentität der Subgemeinschaften dominanter Arten	S. 128
Tabelle 41:	Haingröße, Artendichte, Diversitätsindizes	S. 133
Tabelle 42:	Rarefaction (SHINOZAKI) Ergebnisse	S. 135
Tabelle 43:	Fundhäufigkeit und Präsenz der Ameisenarten in den Bambushainen	S. 137
Tabelle 44:	Artenidentität (Sörensen / Dice) der 5 Bambushaine	S. 139
Tabelle 45:	Anzahl gemeinsame Arten der einzelnen Hainpaare	S. 139
Tabelle 46:	Design der Multiplen Regressionsanalyse	S. 142
Tabelle 47:	Ergebnisse der Multiplen Regressionsanalysen	S. 144
Tabelle 48:	Ergebnisse kanonische Diskriminanzanalyse	S. 148
Tabelle 49:	Diskriminanzanalysen: Koeffizienten und Unentbehrlichkeitsmaße	S. 148 – 149
Tabelle 50:	Ergebnisse der Korrelationsberechnungen	S. 151
Tabelle 51:	Literaturübersicht Taxonomische Struktur anderer tropischer Ameisengemeinschaften	S. 164

## 8 Anhang 1 – 11

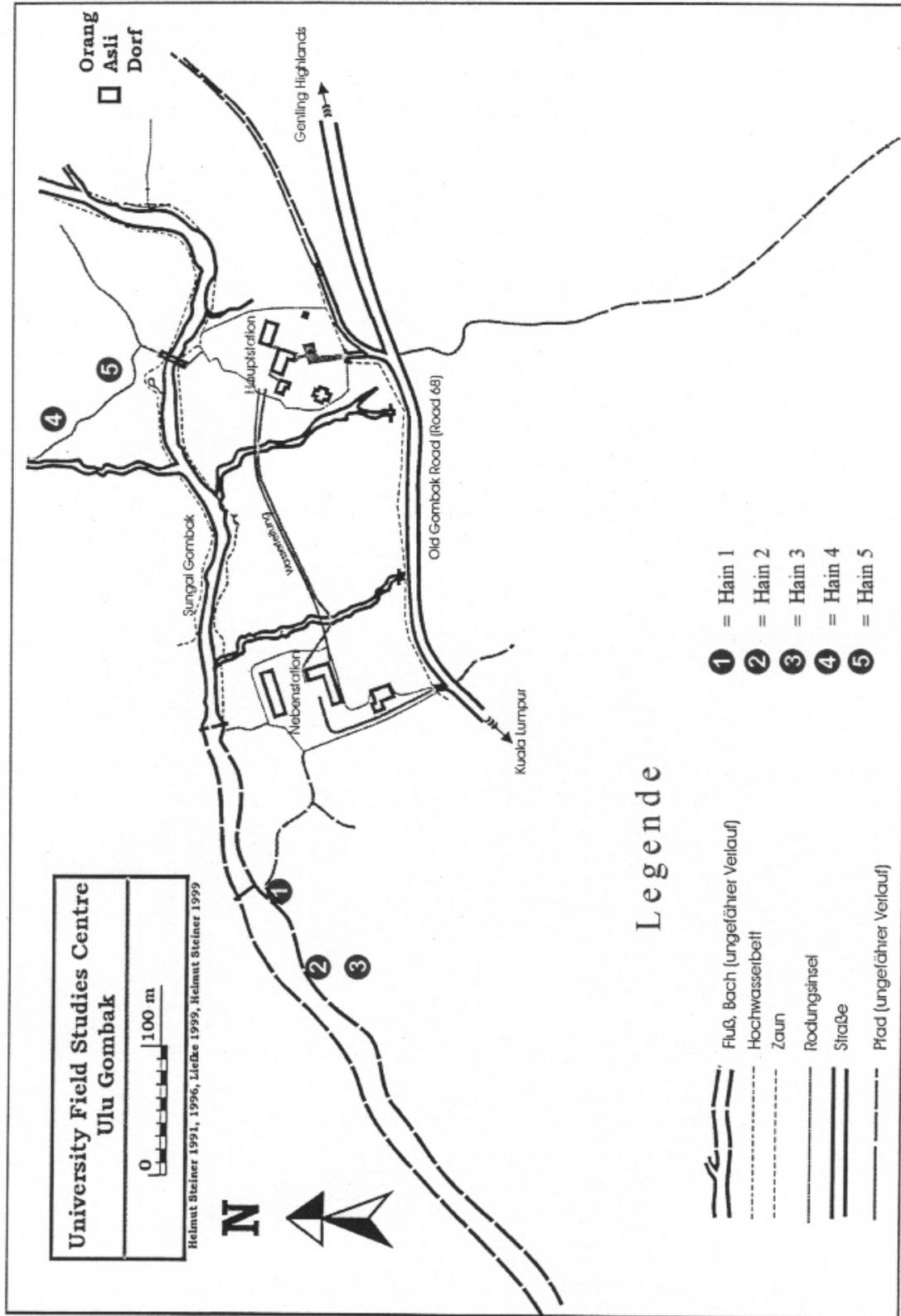
Anhang 1: Halmschema	S. 240
Anhang 2: Bambusbesiedelnde Arten inklusive Stichproben	S. 241
Anhang 3: Feldvordruck zur Schößlinguntersuchung	S. 242
Anhang 4: Lage der gefälltten Haine auf dem Stationsgebiet	S. 243
Anhang 5: Feldvordruck für die Halmbearbeitung	S. 244
Anhang 6: Ameisen–Mosaik Definitionen	S. 245
Anhang 7: Subgemeinschaften der „dominanten“ Ameisenarten der fünf Bambushaine	S. 255
Anhang 8: Fundhäufigkeitsklassen in den untersuchten Hainen	S. 258
Anhang 9: Datenblätter Multiple Regression	S. 259
Anhang 10: Artenzunahme mit voranschreitender Bearbeitung der Haine	S. 261
Anhang 11: Rang–Abundanzgraphen berechnet mit der Anzahl der genutzten Ressourcen	S. 262



Formiciden–Arten, die auf Großbambusarten als Bewohner oder als Touristen (\*\*\*) gesammelt wurden, geordnet nach Unterfamilien. Mit \* bezeichnete Arten wurden an anderen als in der vorliegenden Arbeit behandelten Standorten gesammelt.

Cerapachyinae*Simopone* sp. 1*Cerapachys* sp. 1\*Ponerinae*Gnamptogenys* sp. 1Aenictinae*Aenictus* sp. 1\*\*Pseudomyrmecinae*Tetraoponera allaborans**Tetraoponera attenuata**T. binghami**T.* sp. 1*T.* sp. 3Myrmicinae*C. inflata*\**Crematogaster* sp. 1*C.* sp. 2*C.* sp. 3*C.* sp. 4*C.* sp. 5*C.* sp. 6*C.* sp. 7*C.* sp. 8*C.* sp. 9\**C.* sp. 10\**C.* sp. 11\**C.* sp. 12*C.* sp. 13*C.* sp. 14*C.* sp. 15*C.* sp. 16*C.* sp. 17*Monomorium* sp. 1*M.* sp. 2*M.* sp. 4*M.* sp. 5*Tetramorium* sp. 1*T.* sp. 2*Cataulacus granulatus**C. muticus**Vombisidris* sp. 1*Cardiocondyla wroughtoni**Rhoptromyrmex wroughtoni**Quadristruma* sp. 1*Pheidole* sp. 1*Vollenhovia* sp. 1\**V.* sp. 2*V.* sp.3 ? 15.36.7.Dolichoderinae*Dolichoderus tuberifer* \*/\*\**D. cuspidatus* \*/\*\**D.* sp. 2 (*thoracicus*–Gruppe)*D.* sp. 3 (*thoracicus*–Gruppe)\*/\*\**D.* sp.4 (*thoracicus*–Gruppe)*Technomyrmex* sp. 1*T.* sp. 2*T.* sp. 3*T.* sp. 4*T.* sp. 10*T.* sp. 11*T.* sp. 12*Tapinoma* sp. 1*T.* sp. 2*T.* sp. 3*T.* sp. 4*T.* sp. 5*T.* sp. 6*T.* sp. 7*T.* sp. 8*T.* sp. 9*T.* sp. 10*T.* sp. 11*T.* sp. 12*T.* sp. 13 (15.8.5.)Formicinae*Polyrhachis arachne**P. hodgsoni**P. bicolor**P. ochracea*\**P. schellerichae**P. (Myrma)* sp. 1*P. (Myrma)* sp. 2*P. (Myrmotherinax)* sp. 3*P. (Myrmotherinax)* sp. 4\**P. (tibialis*–Gruppe) sp. 5*P. (Cyrtomyrma)* sp. 6*Camponotus auriventris*\*/\*\**C.* sp. 1*C.* sp. 2*C.* sp. 3*C.* sp. 4\*\**Camponotus (Colobopsis)* sp. 5*C. (Colobopsis)* sp. 6*Gesomyrmex* sp. 1*Paratrechina* sp. 1\*\**Oecophylla smaragdina*\**Myrmoterias (Myagroteras)* sp. 1







Übersicht der Ameisen-Mosaik Literatur. Die Liste ist keinesfalls vollständig, erfährt aber häufig zitierte bzw. wichtige Arbeiten zu diesem Thema. Dies ist eine Arbeitstabelle, sie enthält meist sinnigere Übersetzungen, z. T. auch stichwortartige Zusammenfassungen der wichtigsten Passagen sowie eigene Anmerkungen. k. A. = keine Angaben.

Autor	Allgemeine Aussagen zu den „Dominanten“	Aggressivität, Territorialität der Dominanten	Die Subgemeinschaft der „nicht-dominanten“ Ameisenarten	Methoden	Habittyp und Untersuchungsgebiet
Strickland 1951 a	findet dominante Arten, <b>Dominanz hier beurteilt nach Abundanz / Fundhäufigkeit</b>	<i>Oecophylla longinoda</i> und <i>Macromischoides aculeatus</i> werden als „pugnacious“ bzw. „fierce“ beschrieben, sollen negativ mit Pseudococciden haltenden Ameisen z. B. <i>Crematogaster</i> spp assoziiert sein	Ausführungen zur allgemeinen Biologie aller beteiligter Arten	Zufallsammlungen an allen Wachstumsstadien von Kakao	Kakao, West-Afrika
Strickland 1951 b	<b>Dominanz hier beurteilt nach Fundhäufigkeit</b> ; drei dominante, arborale Gattungen: <i>Crematogaster</i> , <i>Oecophylla</i> , <i>Macromischoides</i> ; zum Teil negative Assoziationen zwischen den Dominanten	beschreibt es als bemerkenswert, daß nur gelegentlich mehr als eine der dominanten, pseudococciden-haltenden Ameisenarten auf einem Baum angetroffen werden; <i>Oecophylla</i> kann jedoch mit <i>Sphaerocrema</i> und <i>Crematogaster</i> auf einem Baum vorkommen, da Stictococciden als Trophobionten hält, während die letzteren Pseudococciden als Trophobionten halten; solange die Cocciden nicht zu häufig werden ist „each ant..content with its own territory,“	von 2880 untersuchten Bäumen nur 169 Bäume mit drei oder mehr Arten, nur 30 Bäume mit vier oder mehr Ameisenarten, drei Bäume mit fünf Arten und ein Baum mit sechs Ameisenarten; meist nur ein bis zwei Arten mit distinkten ökologischen Nischen	Sammlungen an zufällig ausgesuchten und gefällten Kakao-Bäumen, alle Ameisen auf dem Stamm und dem Laub wurden gesammelt; es geht hauptsächlich um den Einfluß der Ameisen auf die Homopteren-Partner	Kakao, West-Afrika
Way 1953	beschreibt Verbreitung, Nistgewohnheiten und Konkurrenz zwischen vier ökonomisch wichtigen und dominanten (Abundanz) Ameisenarten	Kämpfe zwischen den „dominanten“ Arten und Verdrängung von <i>Oecophylla longinoda</i> durch drei Arten wird beschrieben	unvollständige Liste von Ameisen die in Kokosnuß-Plantagen gesammelt wurden, die meisten sollen kleine, weit verteilte Kolonien haben und wahrscheinlich nur in der Nähe ihrer Nester nennenswerten Einfluß haben	k. A.	Kokos-Plantage, Mangobäume; Ostafrika, Zanzibar
Leston 1970	„...it was concluded that each farm carried a mosaic of dominant species...“; gegenseitiger Ausschuß; wichtige <b>Umweltfaktoren</b> : Wasser, Licht und Insektizide, <b>wirken auch auf die Ameisen limitierend</b> ; ein erheblicher Anteil der Kakao-Farm Ameisen sind Primärwaldarten	die „Grenzen“ zwischen den Arten, und wenigstens bei <i>Oecophylla</i> auch zwischen den Kolonien, wechseln dauernd, in den entstehenden Lücken können Schädlinge gedeihen	k. A.	k. A.	Kakao-Farm, Ghana

Greenlade 1971	schließen sich gegenseitig aus; auf jeder Palme nur eine „mayor“ Ameisenart; Honigttau als Nahrung	Einfluß von Körpergröße, Lebensweise; Fähigkeit zu schneller Besiedlung und Gynie auf Konkurrenzfähigkeit; „the ultimate process regulating diversity appears to be interspecific competition.“; Konkurrenz um Nistplätze und Nahrungs-Territorien; Kolonie-Zyklen	eine Kombination von „nicht-dominanten“ Arten kann eine der „Dominanten“ einschränken;	Beobachtung welche Arten auf den Stämmen und zwischen den Adventivwurzeln der Palmen foragierten	Kokosnuß-Plantagen, <i>Salomon Inseln</i>
Room 1971	Individuendominanz; schließen sich gegenseitig aus; erwähnt Möglichkeit der „Co-Dominanz“; trophobiotische Beziehungen zu Homopteren; Nester aus abundant zur Verfügung stehenden Ressourcen; möglicherweise variiere Nahrungspektren; konkurrieren untereinander um Foragierraum; jede hat wahrscheinlich eine assoziierte Gemeinschaft „nicht-dominanter“ Arten; geringe Überlappung dieser Sub-Gemeinschaften	intraspezifische Aggressivität resultiert in einer flickenmusterartigen Verteilung der Territorien der „Dominanten“; jede „Dominante“ toleriert eine unterschiedliche Anzahl „nicht-dominanter“ Ameisenarten in ihrem Foragierterritorium, wahrscheinlich abhängig von Nahrungs-Konkurrenz; Spezialisierung der „Dominanten“ hat Einfluß auf Anzahl und Spezialisierung der assoziierten „nicht-dominanten“ Ameisenarten	„sub-dominanten“ entspricht hier „nicht-dominanten“; Zusammensetzung dieser Arten wird wahrscheinlich durch Konkurrenz um Nahrung und Nistplätze beeinflusst; vermutet daß die Konkurrenz zwischen diesen Arten groß ist (S. 748); die an einer Gemeinschaft beteiligten Arten sollen maximale Ausnutzung der Umgebung ohne Konkurrenz um limitierte Ressourcen zeigen (S. 749); „...suggests that the communities are based on the dominants, and that there is no strong competition within communities.“ S. 749	Handfang über Leiter über jeweils 5 min., Fogging, Assoziationsanalyse	Kakao-Farmen, <i>Ghana</i>
Majer 1972	numerische Überlegenheit; schließt alle anderen „Dominanten“ aus; Predatoren mit trophobiotischen Beziehungen; beschreibt koexistierende „Co-Dominante“; führt die „Sub-Dominanten“ als potentiell „dominante“ Arten ein; Habitatpräferenzen der „Dominanten“ limitieren deren Verteilung	Arbeiterinnen „dominanter“ Arten zeigen beim Aufeinandertreffen entweder Kampf- oder Vermeidungsverhalten; „Co-Dominante“ zeigen unterschiedliche Verhaltensweisen zur Konkurrenzvermeidung; die Koloniegrenzen können sich täglich verschieben, entsprechend wechselnder Foragier Routen	vermutet, daß räumliche Trennung beim Foragieren, unterschiedliche Aktivitätszeiten, Toleranzmechanismen, Trutztypus oder niedrige Populationslevel der „nicht-dominanten“ Arten Koexistenz mit den „Dominanten“ ermöglichen; <b>folgt, daß ein Teil der „Nicht-Dominanten“ eine mosaikartige Verteilung zeigen muß, entsprechend der „Dominanten“</b>	Handfang in Handhöhe, Aufnahme der Nester in verschiedener Arten in den Baumkronen	Kakao-Farm, <i>Ghana</i>
Leston 1973 a	individuenreicher als andere anwesende Ameisenarten; schließen sich gegenseitig aus; nicht-nomadisch; arboreal, polydom; saccharophil und predatorisch, trophobiotische Beziehungen mit Homopteren; rasches Populationswachstum; jede „Dominante“ ist Mittelpunkt einer positiven Assoziation mit anderen Insekten, Spinnen und „nicht-dominanten“ Ameisenarten und einer negativen Assoziation	k. A.	k. A.	k. A.	tropische Regionen der <i>Alten Welt</i>

Leston 1973 b	numerische Überlegenheit, Ausschluß anderer „Dominanter“; jede ist auch durch Nistplatzpräferenz, Vorhandensein von Nestmaterial und Anwesenheit der Trophobiosepartner eingeschränkt ( <b>eingeschränktes Territorium</b> ); können auch kleine Territorien haben; <b>ausgewachsene Kolonien haben Kolonigrößen von vielen tausend Arbeiterinnen aufwärts</b> ; generalistische Predatoren; polydom; <b>alle haben trophobiotische Beziehungen zu Homopteren</b> ; meist arboreal	jede „Dominante“ ist feindlich gegen jede andere „Dominante“ (mit Ausnahmen); Kampfverhalten bei Aufeinandertreffen; <b>„The no man’s land gives an opportunity for another species to enter“</b> ; starke Konkurrenz zwischen den „dominanten“ Arten, hauptsächlich um „Lebensraum“ verursacht, gemeinsam mit Habitatpräferenzen, mosaikartige Verteilung; Veränderung der Foragier-routen verursacht Mosaik-Modifikationen; „Co-Dominante“ durch Verhaltensänderungen	k. A.	Handfang von Leiter aus und am Boden, Aufnahme der in der Kronenregion gesichteten Nester, Fogging	Primärwald, Sekundärwald, Kakao-Farmen, <i>Ghana</i>
Leston 1973 c	Fähigkeit zu raschem Populationswachstum; „the ability to spread by saltation“; „catholicty in food“; „static nests“; Arbeiterinnen tolerieren eine große Spanne von Umweltbedingungen; schließen sich gegenseitig aus; <b>limitierende Faktoren</b> : Nestzerstörung durch Sturm, Pilzpathogene, Nistgewohnheiten, Verbreitung der Homopterenpartner, Habitatpräferenzen, Foragierraum; alle „Dominanten“ praktizieren mutualistische Beziehungen; stellt eine „ant impact hierarchy“ für Insektenordnungen auf	der gegenseitige Ausschluß ist das Ergebnis von <b>Aggression im weitesten Sinne</b> ; <b>chemische und Verhaltens-Phänomene minimieren Kriegsführung</b> ; die Konkurrenz ist am größten innerhalb einer Art und am geringsten zwischen unterschiedlichen Gattungen ⇒ diese können „Co-Dominanz“ zeigen; „no-mans-land“ zwischen Kolonien gleicher „dominanter“ Arten	k. A.	Fogging	Primärwald, Sekundärwald, Kakao-Farm, <i>Ghana</i>
Room 1975	Foragier-Territorien; sich gegenseitig ausschließende oder Mosaik Verteilung	jede „Dominante“ hat andere („nicht-dominante“) Arten mit denen sie positiv assoziiert ist; Ameisenfauna Heterogenität verschiedener Territorien einer „Dominanten“ war geringer als die Heterogenität außerhalb der Territorien „dominanter“ Arten; möglicher Einfluß der Körpergröße auf Konkurrenz; <b>Anzahl der „nicht-dominanten“ Arten hängt von Spezialisierungsgrad der „Dominanten“ ab</b>	k. A.	Fogging, Handfang über Leiter für 5 min/Baum, Handfang am Boden 1 m <sup>2</sup> für 10 min	Kakao-Plantagen, <i>Papua Neu Guinea</i>

Majer 1976 a	verweist zur Definition auf Leston (1971), Majer (1972 und Room (1971); keine neuen Angaben; Zusammenhang zwischen Koloniegröße und Nistplatzpräferenz	intra- und inter-spezifische Mosaik; Lakunen als kurzfristige Erscheinungen durch Wechsel der Foragerrouten, Konkurrenz oder Veränderungen im Habitat; 25 % (Brown 1959), 29,6 % der Bäume ohne „Dominante“; Beschreibung der Foragerterritorien von <i>Crematogaster</i> Arten	k. A.	Fogging, Handfang in Handhöhe, Aufzeichnung der Nestverteilung in den Baumkronen; Radioisotope-labeling	Kakao-Farm, Ghana
Majer 1976 b	„Dominante“ sind mosaikartig verteilt, Habitat-Heterogenität als eine der Ursachen dieser Verteilung; Konkurrenz und Habitatpräferenzen sind weitere Ursachen; Klima und Wetter wirken direkt auf Habitatstruktur; „Dominante“ können unterschiedliche Aktivitätszeiten haben S. 141; Trophobie mit Homopteren	interspezifische Konkurrenz wahrscheinlich um Nahrung, Nistplätze und Foragerraum ( <b>exploitation</b> , Ressourcenkonkurrenz); aggressive Konkurrenz ( <b>interference</b> ) zwischen benachbarten Kolonien und gegen Gründungs-Königinnen; „Co-Dominante“ reduzieren Konkurrenz durch verschiedene Aktivitätszeiten und ähnlichen Koloniegeruch; das Ameisen-Mosaik ist verdichtet, nach Eliminierung einer Art seitl. Ausbreitung der benachb. Kolonien; Konkurrenzkämpfe um Foragerraum mit bestimmten Homopteren	<b>da die „Dominanten“ den meisten zur Verfügung stehenden Raum besetzen, können nur „nicht-dominante“ Arten mit kleinen Koloniegrößen koexistieren;</b> interpretiert Room (1971) folgendermaßen: „He [Room] suggested that most non-dominants within these communities were specialized species which exploited a different part of the environment to that used by the sympatric dominant ant.“	manuelle Entfernung der Nester oder Begiftung einzelner Nester; Fogging	Kakao-Farmen, Ghana
Taylor 1977	Definition nach Leston (1973 b); kommt zu dem Schluß, daß die mosaikartige Verteilung der Ameisen und anderen Insekten hauptsächlich auf den Zustand der Kakao-Kronenregion zurückzuführen ist	„Co-Dominanz“ tritt häufig auf	betont, daß nicht nur das Verhalten der „Dominanten“, sondern auch das der „Co-dominanten“ und „nicht-dominanten“ Arten wichtig ist, damit Populationsmanipulationen zum Schutz der Ernte Erfolg haben	Handfang und Beobachtungen; Assoziationsanalysen; Identifikation der Arten bei Beobachtung deshalb Zusammenfassung von Pheidole-Arten zu einem Komplex und Zusammenfassung von zwei <i>Crematogaster</i> -Arten	Kakao, Kaffee, Ölpalmen und andere Plantagenbäume, West Nigeria

Leston 1978	jede „Dominante“ ist eine „Keystone species“ sensu Paine (1969); „no difficulty was met with in recognizing the dominant species - they far outnumbered all other ants...“; numerische Überlegenheit und gegenseitiger Ausschluss ⇒ „Dominante“	<b>beschreibt unterschiedliche Territoriegrößen der „Dominanten“</b> sowie mutualistische Beziehungen; vergleicht Mosaik der Neuen und der Alten Welt; Lakunen vorhanden ⇒ wird auf geringere Aggressivität der „dominanten“ Dolichoderinen zurückgeführt, Honigtau von Homopteren > Predation	k. A.	Handfang der „Dominanten“ bis 2,5 m Höhe; „sweeping, beating and searching“;	Vergleich <i>Neue Welt</i> – <i>Alte Welt</i> ; Sekundärwald, Kakao-Farmen, <i>Brasilien</i>
Taylor & Adedoyin 1978	Definition nach Leston (1973); die Definition von Leston konnte im striktesten Sinne nur selten angewandt werden, da Ko-Dominanz sehr häufig war und der Einfluß der „Dominanten“ auf das Kakao-Ökosystem nicht nur vom eigenen <b>Verhalten</b> , sondern auch von dem der „Co-Dominanten“ und der anderen assoziierten Ameisenarten abhing S. 106; „... the habitat requirements of the different dominants make any one form acceptable to no more than one or two dominants at one time.“	Unterschiedliche Koloniegößen der „Dominanten“ und die daraus resultierenden unterschiedlichen Foragierterritorien S. 116-117; beurteilt zwei <i>Crematogaster</i> -Arten als eher „sub-dominant“ als „co-dominant“ beschreibt zwei Arten, die in Abwesenheit der gewöhnlichen „Dominanten“, eine „dominante“ Rolle spielen können; beschreibt unterschiedliches Foragierverhalten von „Dominanten“ z. B. über den ganzen Baum oder nur in der Baumkrone S. 117	<i>Plagiolepis brunni</i> , eine winzige „nicht-dominante“ Art, die in toten Zweigen der Kakaobäume nistet, <b>wird bei oberflächlichen Untersuchungen meist überschen</b> , obwohl sorgfältige Untersuchungen gezeigt haben, daß es eine recht häufige Art ist; positiv assoziiert mit zwei „dominanten“ Arten; die „nicht-dominante“ <i>Catantopus guineensis</i> scheint von den „Dominanten“ nur wenig beeinflusst zu werden S. 117	Auf 76 Kakao-Farmen wurden je 50 Bäume untersucht; Ameisenarten am Boden wurden aufgenommen; lose Rinde, tote Zweige, tote Früchte etc. in Handreichweite wurden nach Ameisen Nestern abgesucht	Kakao, <i>West Nigeria</i>
Jackson 1984 a	die abundantesten Ameisenarten monopolisieren Blöcke von Bäumen und formen ein Flickwerk von nicht-überlappenden Verteilungen = Ameisenmosaik; numerische Überlegenheit; gegenseitiger Ausschluss, große Kolonien; „The ant mosaic is thus a specific situation in which numerically abundant ant species have mutually exclusive distributions which are generated, at least partly, by competitive interactions; it is not just any patchy distribution.“; die abundantesten Arten im Plot waren jene, die am häufigsten mit > 50 Arbeiterinnen auftraten; <b>geographische Variation von Habitatpräferenzen</b>	Konkurrenzinteraktionen bestimmen z.T. Verteilung der „dominanten“ Ameisenarten; die arboREALen Arten zeigen einander ausschließende Verteilungen	k. A.	Handsammlung bei Beobachtungen an Stamm, Ästen und Blättern von Kakao-Bäumen bis 1,6 m Höhe; Boden: Barberfallen, Handfang; hier waren die abundantesten Arten jene mit den meisten Arbeiterinnen in den Barberfallen; Köderversuche, Assoziationsanalyse	Kakao, Süd Kameroun

Jackson 1984 b	abundanter als andere Arten; konkurrieren um Foragierterritorien, schließen sich gegenseitig aus; differieren in ihren Habitatsprüchen; die Aussage von Gilbert (1979), daß das Ameisen-Mosaik ein „key organisational feature of neotropical rainforests“ ist, ist verfrüht, da noch nicht geklärt ist, ob es im Primärwald ein Ameisen-Mosaik gibt	Untersuchungen zur Konkurrenzfähigkeit der kolonisierenden Arten, zum Einfluß der Bestedlungsreihenfolge, zur Ursache der Konkurrenz zwischen den Arten sind nötig	„With the paucity of information on the biology of dominant and non-dominant ant species, the mechanisms of co-existence and the degree to which positive associations are merely due to similar habitat preferences rather than true commensalism, remains obscure.“ S. 20–21	theoretischer Artikel	<i>Tropen</i>
Hölldobler & Wilson 1990	zitiert die oben aufgeführten Arbeiten; „ <b>dominance-impoverishment rule</b> : the fewer the ant species in a local community, the more likely the community is to be dominated behaviorally by one or a few species with large, aggressive colonies that maintain absolute territories.“ Kausalkette von Verarmung zu Dominanz S. 423; Dominanz Hierarchie, Arten-Ausschluß und Territorialität	<b>die „Dominanten“ haben absolute Territorien</b>	die Anwesenheit der „Dominanten“ verursacht eine Verarmung der lokalen Ameisengemeinschaft; unterschiedliche „Dominante“ haben unterschiedliche Subgemeinschaften (zitieren u. a. Majer (1976 a, b)	Literaturarbeit	unterschiedlich da Literaturübersicht
Majer 1990	Definition nach Leston (1973 b); setzt diese „Dominanten“ gleich mit den Dominanten aus der Untersuchung von Wilson (1987) !!; nur zwei Gattungen mit „dominanten“ Arten; geringe Diversität und Dominanz von Ameisenarten in diesem Gebiet	k. A.	k. A.	Tangle-Trap, Fogging, Beobachtungen, Handfang auf Plattformen	verschiedene Habitate, Regenwald, Plantagen, <i>Nord- und Südaustralien</i>
Majer & Camer-Pesci 1991	wurden mehr als 200 Ameisen einer Art auf dem Stamm und mehreren Ästen eines Baumes gesehen wurde diese Art als „dominant“ betrachtet; „Ants were regarded as arboreal if they were foraging on the trees, even if their nests were on the ground.“ Kommt hier zu dem Schluß, daß ein <b>partielles, simplifiziertes Ameisen-Mosaik</b> besteht (trotz großer Lakunen !!) → meiner Meinung nach handelt es sich hier schlicht um die normale Verteilung einzelner Kolonien mit intra- und z.T. interspezifischer Konkurrenz	Interaktionen mit der Gemeinschaft der Bodenameisen	geringere Abundanz als die „Dominanten“	Handfang am Stamm und auf Blättern foragierender Ameisen für 5 min. / Baum; Kronenregion wurde mit Fernglas abgesehen und Nestformen der Arten festgehalten; Fogging, Pitfall-Fallen, Köderversuche	Mango-Plantagen, Regenwald + Sclerophyll woodland, <i>Nordaustralien</i>

Way & Khoo 1991	die Biologie von zwei „dominanten“ Arten, <i>Oecophylla smaragdina</i> und <i>Dolichoderus thoracicus</i> , wird beschrieben; beide Arten sind von Honigtau produzierenden Homopteren sowie von der Anzahl guter Nistplätze abhängig	beide werden durch andere „dominante“ Arten verdrängt	k. A.	Handfang mit Leiter, Kartierung der Nester; Häufigkeitsklassen basierend auf Abundanz im Nest; Kakao 2-3 min Beobachtung/Baum; Kokos 10-15 min/Palme	gemischte Kakao-, Kokosnuß-Plantagen; <i>Malaysia</i>
Way & Khoo 1992	Definition nach Majer 1972	„Dominante“ schließen sich gegenseitig aus	manche „nicht-dominanten“ Arten sind wichtige Predatoren von Schädlingen, die von „dominanten“ Arten nicht angegriffen werden; <b>Untersuchungen zur Biologie von „Nicht-Dominanten“ als Herausforderung der Zukunft</b>	Review-Artikel Ernährungsgewohnheiten und allgemeine Ökologie von Ameisenarten und ihre Rolle als Schädlingsbekämpfer	<i>weltweit</i>
Majer 1993	hier wird die Definition der „Dominanten“ des Ameisen-Mosaiks (numerische Überlegenheit und gegenseitiger Ausschluss) mit der häufig gefundenen Individuendominanz weniger Arten und der größeren Anzahl gering abundanter Arten in Canopyproben gleichgesetzt; Anzahl der „dominanten“ Arten am geringsten in Australien, in Asien niedriger als in Afrika und Amerika; Ameisen-Mosaik existiert auch in natürlicher Vegetation, nicht nur in Plantagen; > 200 Arbeiterinnen = dominant	jede „Dominante“ ist mit bestimmten Invertebraten assoziiert; manche Kolonien sind klein und lokal, aber Kolonien bestimmter „dominanter“ Arten können mehrere hundert m <sup>2</sup> Kronenraum bedecken; vermutet Ameisen-Diversitätserhöhung durch die unterschiedlichen Sub-Gemeinschaften die mit ihren „Dominanten“ mosaikartig verteilt sind	zitiert Room (1971) Ergebnisse und schreibt: „each dominant appears to have its own sub-community of non-dominant ants with which it is able to co-exist and that there is little overlap in the species composition of these various sub-communities.“ <b>Einfluß der Körpergröße: Ameisen gleicher Größe wie „Dominante“ abwesend;</b> „In addition to variation in species composition, there are also variations in the number of species co-existing with the various dominant species.“	siehe Majer & Camer-Pesci (1991); Handfang in Bäumen, Foggung, Assoziationsanalysen	„...dominante“ Ameisen und die assoziierten Mosaik existieren in <i>Zentral und Süd-Amerika, Afrika, Asien und Nordaustralien.</i> “
Dejean et al. 1994	Einteilung in „Dominante“, „Co-Dominante“, „Sub-Dominante“ und „Nicht-Dominante“ folgt Majer (1972) aber ⇒ „Dominant“: species characterized by intra and interspecific territoriality.“; charakterisiert durch vollreiche Gemeinschaften, unabhängiger Nestbau aus Karton, Blättern oder Carpenter-ants, starke intraspezifische Konkurrenz, selten „Co-Dominante“	Sekundärwald: Territorien der „Dominanten“ leicht zu erkennen, jeder Baum nur eine „Dominante“; 4,9 % ohne „Dominante“, „Subdominante“ erreichen „dominanten“ Status; Waldrand: 39,3% ohne „Dominante“	manche „nicht-dominanten“ Ameisen wurden in den Territorien zahlreicher „Dominanter“ toleriert; <b>„We were unable to establish distinct communities of nondominant ants associated with dominants</b> , but certain dominant ant species tolerated nondominant ants more than others.“ → Kritik: hier werden verschiedene Baumarten verglichen, die Anwesenheit von mehr „nicht-dominanten“ Arten könnte auch auf bestimmte Charakteristika der Baumart oder mit derselben assoziierten anderen Insekten zu tun haben; „Subdominante“ tolerieren „Nicht-Dominante“ sind aber auf intraspezifischen Level aggressiv S. 290	Baumfällen und Absammlung, Handfang, Beobachtungen	Sekundärwald, durchsetzt von Kakao, Bananen und Cassava, Waldrand; <i>Afrika</i>

Majer, Delabie & Smith 1994	<p>foragierten mehr als 100 Ameisen einer Art auf einem Baum, wurde diese Art als „dominant“ betrachtet; Arten die benachbarte Bäume besetzten und andere „Dominante“ ausschlossen wurden als „dominant“ betrachtet; Dominanzkriterium hohe Ameisenbiomasse auf Bäumen; Dominanzindex berechnet aus Anzahl negativer und positiver Assoziationen; es wird erwartet, daß „Dominante“ eine höhere Anzahl negativer Assoziationen hat; benutzt zur Einteilung in „Dominante“, „Sub-Dominante“ und „Nicht-Dominante“, glaubt, daß manche der „Dominanten“ von Leston (1978) eigentlich „Sub-Dominante“ sind; S. 79 <b>hier wird gesagt, daß Anwesenheit eines dicht gepackten Ameisen-Mosaiks im Inneren des Regenwaldes erst noch nachgewiesen werden muß!</b> nach Majer &amp; Delabie (unpublished data) ist „the forest interior is not as densely packed with dominant ants</p>	<p>Einfluß der Körpergröße der „Dominanten“ auf die Körpergröße der anwesenden „Nicht-Dominanten“; viele positive Assoziationen zwischen „Sub-Dominanten“ und „Nicht-Dominanten“ (soll angeblich die less aggressive nature der „Subs“ zeigen, na ja) (<b>hier wird kritisch auf die Möglichkeit verwiesen, daß diese Assoz. auch durch gleiche Nahrungs- oder Habitatpräferenzen hervorgerufen werden könnten S. 79</b>) und zwischen Paaren von „Sub-Dominanten“; die „Sub-Dominanten“ konnten mittelmäßige Koloniegroßen erreichen, allerdings ohne vergleichbare Areale zu besetzen (more localized); Assoziationsanalysen bestätigen gegenseitigen Ausschluß der „Dominanten“ (neg. Assoz. auch in anderen Veröff.); Möglichkeiten für Koexistenz „dominanter“ Arten</p>	<p>bestimmte „nicht-dominante“ Arten waren positiv oder negativ mit „dominanten“ Arten assoziiert → Kritik: aus diesen Assoziationen wird in allen Veröffentlichungen dieser Tabelle auf direkten Einfluß der „Dom.“ auf die Subgemeinschaft der „Nicht-Dom.“ geschlossen, meist ohne kritische Reflexion der Methode !!!</p>	<p>5 min. Handfang/Baum + „beating“ der Baumkrone insg. 1100 Bäume; Aufnahme der Verbreitung der „Dominanten“; Fogging</p>	<p>Kakao, <i>Brasilien</i></p>
Dejean 1996	<p>Definition nach Majer 1972, 1976 a + b, 1993, Leston 1973, Taylor 1977, Jackson 1984</p>		<p>beobachtete 32 Fälle von „<b>trail sharing</b>“ von zwei dominanten Arten mit jeweils einer „nicht-dominanten“ Art (insg. vier verschiedene „nicht-dominante“ Ameisenarten; dabei folgt jede Art der eigenen Duftspur; Erklärungsversuch der Toleranz: die Arbeiter lernen den „Kuticular-Duft“ der fremden Art zu tolerieren (wie von Errard [1994] für künstlich gemischte Kolonien beschrieben)</p>	<p>Spurfolgeversuche im Freiland</p>	<p><i>Süd-Kamerun, Afrika</i></p>

Mercier & Dejean 1996	Definition nach Room (1971), Majer (1972, 1976 b), Leston (1973); extrem volkreich: Millionen Individuen; hochentwickeltes inter- und intraspezifisches Territorialverhalten	die beiden untersuchten Arten <i>Camponotus brutus</i> und <i>Polyrhachis laboriosa</i> sind in der Lage bestimmte „dominante“ Ameisenarten aus ihrem Territorium auszuschließen S. 18; sie besetzen unterschiedliche ökologische Nischen, konkurrieren jedoch miteinander um grobe, permanente Nahrungsquellen: C. <i>brutus</i> verlängerte ihr Aktivitätsmuster von 12 auf 24 Stunden, <i>P. laboriosa</i> behielt ihr Aktivitätsmuster bei; <b>aggressive Konfrontationen meist auf ritualisiertes Verhalten reduziert</b> , das nie in Verstümmelung oder Tod einer der beteiligten Arbeiterinnen resultierte; eventuell Ergebnis eines koevolutiven Prozesses oder Lerneffekt S. 17	<b>Koexistenzfähige „Nicht-Dominante“ sollen Volksgrößen bis 1000 Arbeiterinnen haben:</b> die „sub-dominanten“ Arten haben einen intermediären Status, da sie sich im allgemeinen wie „Nicht-Dominante“ verhalten aber unter bestimmten Bedingungen ein Territorium verteidigen können S. 18	Verhaltensbeobachtung, Aktivitätsmessung zweier syntoper „sub-dominanter“ Ameisenarten, <i>Camponotus brutus</i> und <i>Polyrhachis laboriosa</i>	Kamerun, Afrika
Way & Bolton 1997	charakterisiert durch ihre Abundanz und gegenseitige Feindseligkeit; Definition nach Majer 1972	die „Dominanten“ hatten einen bedeutenden Einfluß auf die Anzahl der ko-existierenden Ameisenarten; die „dominante“ <i>Dolichoderus thoracicus</i> deutlich weniger aggressiv als z. B. <i>Oecophylla</i> und <i>Pheidole</i> spp und mit vielen „nicht-dominanten“ Ameisenarten auftretend	„nicht-dominante“ in den Palmen nistende Arten können Nistplätze besetzen, die sonst von nützlichen „Dominanten“ bevorzugt werden; <i>Monomorium</i> spp traten auch sehr abundant auf, wenn die „dominanten“ Arten <i>Oecophylla smaragdina</i> und <i>Dolichoderus thoracicus</i> sehr abundant waren; dieses Verhalten wird auch für andere „Nicht-Dominante“ beschrieben S. 447-448; „Dominante“ (auch aggressive) und „Nicht-Dominante“ nisteten zusammen in den Fruchtstand-Scheiden. „...suggesting remarkable co-evolution of tolerance in these circumstances.“ S. 451	mit Hilfe von Leitern wurden die Kokospalmen nach Ameisen abgesucht; jeweils 2-4 Kronensektoren einer Palme wurden untersucht; hier wurde die Hälfte der toten und der lebenden Spadices und die Achseln toter oder absterbender Palm-Wedel untersucht; äußere und innere Schutz-Scheiden des Fruchtstandes wurden geöffnet; Koloniegroßen abgeschätzt nach Anzahl der Ameisen in den Nestern; Abundanz-Kategorien; Zusammenhang Körpergröße und Nistraumgröße; Aufteilung des Nistraumes	Kokosnuß-Palmen, Zanzibar, Tanzania, Süd-Malaysia, Südwest und Süd Sri-Lanka, Luzon, Trinidad

Mercier, Dejean & Lenoir 1998	hohe intra- und interspezifische Territorialität zwischen den „Dominanten“; Ameisen-Mosaik-Definition nach Majer (1972), Leston (1973) und Hölldobler & Wilson (1978, zitiert in Mercier et al. 1998)	untersuchten Interaktionen einer „Dominanten“ ( <i>Oecophylla longinoda</i> ), einer „Sub-Dominanten“ ( <i>Polyrhachis laboriosa</i> ) und einer „Nicht-Dominanten“ ( <i>P. weissi</i> ) – aggressive Interaktionen waren selten und auf Drohgebärden reduziert, <i>P. weissi</i> raubt Beute von <i>P. laboriosa</i> und kann auch deren Spur folgen, d. h. Dominanzgefüge nicht streng; Ergebnis eines ko-evolutionären Prozesses	„nicht-dominante“ Arten: weniger aggressiv, <b>verteidigen keine Territorien</b> ; Arten mit intermediärem Status: verhalten sich generell wie „ND“ aber unter gewissen Bedingungen werden sie „SD“ (definiert nach Majer 1976 a, b, 1993)	Verhaltensbeobachtungen an Ködern; Versuche auf bepflanztem Balkon ergänzt durch Freilandbeobachtungen	<i>Kamerun, Afrika</i>
Djieto-Lordon & Dejean 1999	definiert nach Hölldobler & Wilson (1990) und Majer (1993)	die beiden „dominanten“ Arten <i>Oecophylla longinoda</i> und <i>Tetramorium aculeatum</i> zeigten eine nahezu gegensätzliche „innate attraction“ zu bestimmten Nistpflanzen; in den Auswahlversuchen konnte gezeigt werden, daß diese angeborene Attraktion überlagert werden kann durch Gewöhnungs- und Lerneffekte: <b>die Königinnen</b> und Arbeiterinnen wählten bevorzugt Blätter solcher Arten, auf denen sich das ursprüngliche Nest befunden hatte; „frühes Lernen“ in einer sensitiven Phase und pre-imaginales Lernen wurden nachgewiesen	k. A.	Auswahlversuche zur Nistplatzwahl: Arbeiterinnen zweier dominanter Ameisenarten wurden mit Brut in Arenen gesetzt und konnten zwischen Blättern verschiedener Pflanzen als Zuflucht wählen	zwei <i>afrikanische</i> „dominante“ arboreale Arten wurden untersucht

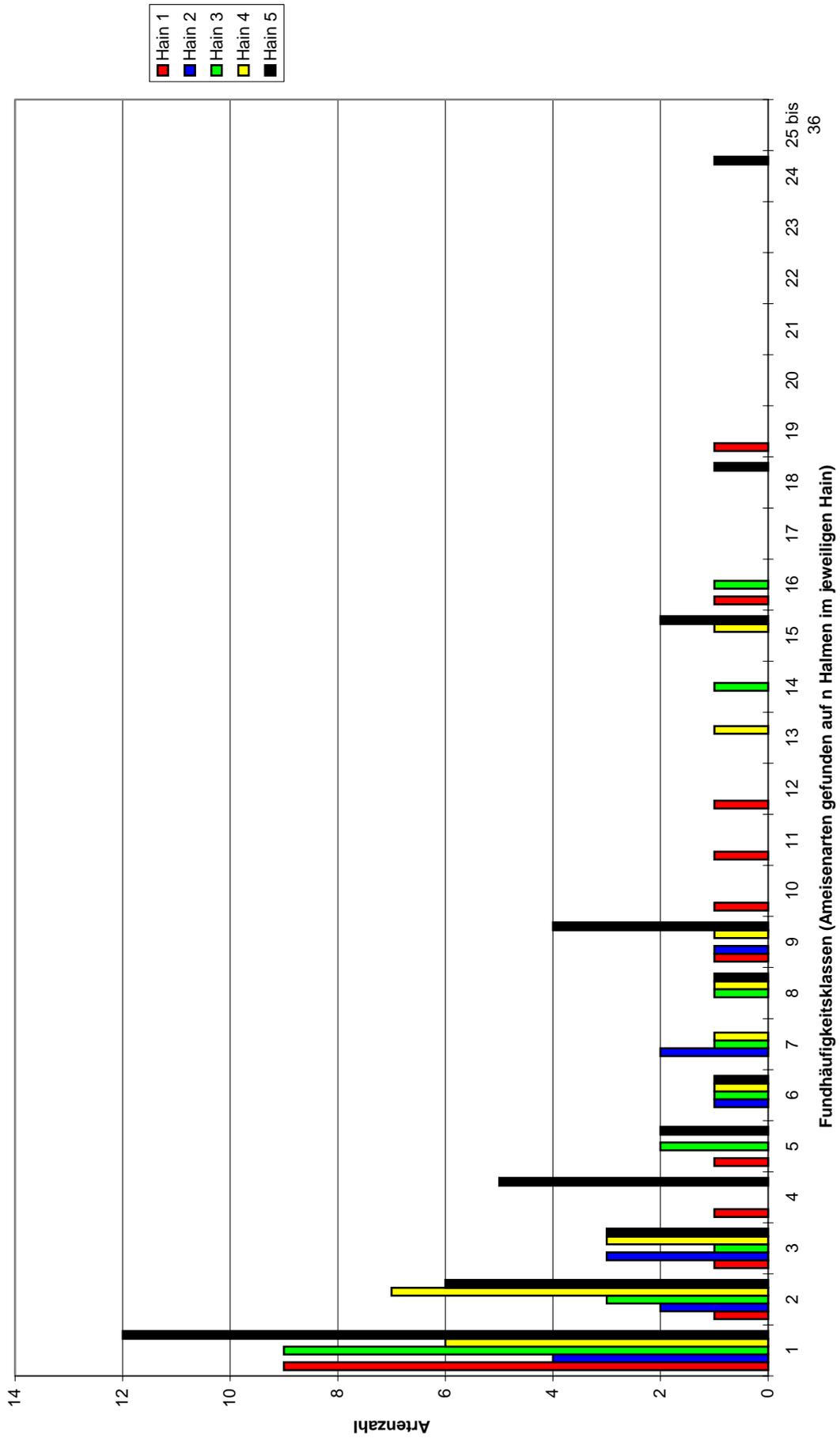
Zusammensetzung der Subgemeinschaften der „dominanten“ Ameisenarten; **Phil.** = *Philidris*, **Crem.** = *Crematogaster*, **Kö** = nur mit Koloniegründender Königin (eventuell mit Brut aber noch ohne Arbeiterinnen vertreten).

„nicht-dominante“ Arten ↓	Phil. sp. 1 Hain 1	Phil. sp. 1 Hain 2	Phil. sp. 1 Hain 3	Crem. sp. 2 Hain 1	Crem. sp. 3 Hain 1	Crem. sp. 4 Hain 5	Crem. sp. 5 Hain 4	Crem. sp. 5 Hain 5	Crem. sp. 6 Hain 4	Crem. sp. 7 Hain 4	Crem. sp. 7 Hain 5	„Nicht-dominante“ bei n „dominanten“ Arten auftretend
<i>Gnamptogenys</i> sp. 1	Kö	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Simopone</i> sp. 1	+	---	Kö	---	---	+	---	+	---	---	---	3
<i>Tetraponera allaborans</i>	+	---	+	+	+	+	+	+	+	Kö	---	7
<i>Tetraponera attenuata</i>	---	---	Kö	---	---	---	---	+	---	---	---	2
<i>Tetraponera binghami</i>	---	+	Kö	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Tetraponera</i> sp. 1	+	+	+	---	---	+	---	---	+	---	---	3
<i>Tetraponera</i> sp. 3	---	---	Kö	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Cataulacus granulatus</i>	+	+	+	+	---	+	---	+	---	+	---	5
<i>Cataulacus muticus</i>	---	---	+	---	---	---	---	---	+	+	---	3
<i>Quadristruma</i> sp. 1	---	Kö	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Vombisidris</i> sp. 1	---	---	Kö	+	---	---	---	+	Kö	---	---	4
<i>Crematogaster</i> sp. 1	+	---	+	+	---	+	---	+	+	+	+	6
<i>Crematogaster</i> sp. 3	---	---	Kö	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Crematogaster</i> sp. 6	---	---	---	---	---	---	+	---	---	---	---	1
<i>Crematogaster</i> sp. 7	---	---	---	---	---	---	---	---	+	---	---	1
<i>Crematogaster</i> sp. 8	---	---	---	---	---	---	---	---	+	---	---	1
<i>Crematogaster</i> sp. 12	---	Kö	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Crematogaster</i> sp. 14	---	---	---	---	---	+	---	---	---	---	---	1
<i>Crematogaster</i> sp. 15	---	---	---	---	---	+	---	---	---	---	---	1
<i>Cardiocondyla wroughtoni</i>	+	---	Kö	+	---	+	---	+	+	---	---	5
<i>Monomorium</i> sp. 1	---	---	---	---	---	+	---	+	---	?	---	2
<i>Monomorium</i> sp. 2	---	---	---	---	---	+	---	---	---	?	---	1
<i>Monomorium</i> sp. 4	---	+	---	---	---	---	---	---	---	?	---	1
<i>Monomorium</i> sp. 5	Kö	---	---	+	---	---	---	---	---	?	---	2
<i>Monomorium</i> sp. ?	---	---	---	---	---	---	---	---	---	Kö	---	1
<i>Tetramorium</i> sp. 1	---	---	+	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Tetramorium</i> sp. 2	---	---	---	---	---	---	---	---	+	---	---	1

„nicht-dominante“ Arten ↓	Phil. sp. 1 Hain 1	Phil. sp. 1 Hain 2	Phil. sp. 1 Hain 3	Crem. sp. 2 Hain 1	Crem. sp. 3 Hain 1	Crem. sp. 4 Hain 5	Crem. sp. 5 Hain 4	Crem. sp. 5 Hain 5	Crem. sp. 6 Hain 4	Crem. sp. 7 Hain 4	Crem. sp. 7 Hain 5	„Nicht-dominante“ bei n „dominanten“ Arten auftretend
<i>Vollenhovia</i> sp. 2	---	---	---	---	---	+	---	---	---	---	---	1
<i>Dolichoderus</i> sp. 2	+	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Dolichoderus</i> sp. 4	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	+	1
<i>Technomyrmex</i> sp. 1	---	---	---	---	---	Kö	---	Kö	Kö	---	+	4
<i>Technomyrmex</i> sp. 4	+	---	---	+	+	+	---	---	+	Kö	+	6
<i>Technomyrmex</i> sp. 10	---	+	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Technomyrmex</i> sp. 11	---	+	---	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Technomyrmex</i> sp. 12	---	---	---	---	---	---	---	Kö	---	---	---	1
<i>Tapinoma</i> sp. 1	+	---	---	+	---	---	---	---	---	---	---	2
<i>Tapinoma</i> sp. 3	---	+	+	---	---	+	+	---	+	+	---	5
<i>Tapinoma</i> sp. 4	---	---	---	---	---	+	---	---	+	+	---	3
<i>Tapinoma</i> sp. 5	---	---	---	---	---	---	---	---	+	+	---	2
<i>Tapinoma</i> sp. 6	+	+	+	+	---	---	---	---	---	---	---	2
<i>Tapinoma</i> sp. 7	---	---	---	---	---	---	---	---	+	---	---	1
<i>Tapinoma</i> sp. 8	---	---	---	---	---	+	---	---	---	---	---	1
<i>Tapinoma</i> sp. 10	---	---	---	---	---	+	---	+	---	---	---	2
<i>Tapinoma</i> sp. 11	---	---	---	---	---	+	---	+	---	---	---	2
<i>Tapinoma</i> sp. 12	---	---	---	---	---	+	---	---	---	---	---	1
<i>Polyrhachis</i> sp. 1	---	---	Kö	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Polyrhachis</i> sp. 2	---	---	---	Kö	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Polyrhachis</i> sp. 3	---	---	---	---	---	+	---	+	---	---	---	2
<i>Polyrhachis</i> sp. 5	---	---	---	---	---	+	---	---	---	---	---	1
<i>Polyrhachis</i> sp. 6	---	---	---	---	---	+	---	+	---	---	---	2
<i>Polyrhachis arachne</i>	---	+	+	---	---	+	---	---	+	---	---	3
<i>Polyrhachis bicolor</i>	---	---	---	---	---	+	---	---	---	---	---	1
<i>Polyrhachis schellerichae</i>	---	---	---	---	---	+	---	+	---	---	+	4
<i>Camponotus</i> sp. 5	---	+	Kö	---	---	---	---	---	---	---	---	1
<i>Camponotus</i> sp. 6	---	---	---	---	---	---	---	---	Kö	---	---	1
<i>Camponotus</i> sp. 1	+	---	---	---	---	---	---	+	---	---	---	2
<i>Camponotus</i> sp. 2	---	---	---	---	---	+	---	---	---	---	---	1

„nicht-dominante“ Arten ↓	Phil. sp. 1 Hain 1	Phil. sp. 1 Hain 2	Phil. sp. 1 Hain 3	Crem. sp. 2 Hain 1	Crem. sp. 3 Hain 1	Crem. sp. 4 Hain 5	Crem. sp. 5 Hain 4	Crem. sp. 5 Hain 5	Crem. sp. 6 Hain 4	Crem. sp. 7 Hain 4	Crem. sp. 7 Hain 5	„Nicht-dominante“ bei n „dominanten“ Arten auftretend
<i>Camponotus</i> sp. 3	---	---	---	---	---	+	---	---	---	---	---	1
<i>Gesomyrmex</i> sp. 1	---	---	---	---	---	+	---	---	---	---	---	1
<i>Paratrechina</i> sp. 1	---	---	+	---	---	---	---	---	---	---	---	1
insg. „Nicht-dominante“	13	12	19	10	2	28	3	16	18	10	5	
„Dominante“ auf n Halmen	16	7	16	4½	½	15	3	8	12	3	2	

Fundhäufigkeitsklassen in den untersuchten Hainen



HEK05-M05,  
Multiple Regression  
Über Gesamte Regression

$y = b_0 + b_1 \cdot x_1 + b_2 \cdot x_2 + \dots + b_p \cdot x_p + \epsilon$

Varianzanalyse

	SS	DF	MS
Total	287,0	35	19,20286
Regression	134,42	7	4,17086
Rest	152,58	28	

$F = 0,7331$   $R^2 = 57,303\%$   
 $F' = 0,63545$   $R'^2 = 0,40379$

(Anteil der Regressionsvarianz in %)  
 (Adjunktierter Korrelationskoeffizient)

$F = 4,3864$   $F_{0,1} = 7$   $F_{0,2} = 28$   
 $F_{0,1} = 0,21491$

Koeffizienten

Koeff.	WERT	STERR	T	MS
b0	-2,33179	2,02756	1,14656	36,11471
b1	0,57307	1,31784	19,82328	8,68398
b2	0,23025	0,50211	2,59165	3,62366
b3	-0,00068	0,059865	0,07037	11,23552
b4	0,499804	1,23822	1,53175	84,50498
b5	-0,011105	0,304855	1,88134	1,684512
b6	0,423157	0,071716	2,55512	1,684512
b7	0,423157	0,16694	2,55512	1,684512

$R^2$  (part)

	R <sup>2</sup> (part)
b1	0,058403
b2	0,241566
b3	0,155693
b4	0,000219
b5	0,014803
b6	0,12259
b7	0,001306
Eigen (1)	
Eigen (2)	
Eigen (3)	
Eigen (4)	
Eigen (5)	
Eigen (6)	
Eigen (7)	

Hain 5, Fragestellung 1

HEK05-M05,  
Multiple Regression  
Über Gesamte Regression

$y = b_0 + b_1 \cdot x_1 + b_2 \cdot x_2 + \dots + b_p \cdot x_p + \epsilon$

Varianzanalyse

	SS	DF	MS
Total	75,639	79	4,17195
Regression	33,414	28	1,50801
Rest	42,224		

$F = 0,66465$   $R^2 = 44,176\%$   
 $F' = 0,54913$   $R'^2 = 0,3022$

(Anteil der Regressionsvarianz in %)  
 (Adjunktierter Korrelationskoeffizient)

$F = 3,1654$   $F_{0,1} = 7$   $F_{0,2} = 28$   
 $F_{0,1} = 1,35293$

Koeffizienten

Koeff.	WERT	STERR	T	MS
b0	-0,867866	0,734128	46,657443	77,458438
b1	0,001316	0,291867	18,43848	18,43848
b2	-0,051843	0,021793	18,43848	18,43848
b3	-0,018637	1,521824	81,83741	81,83741
b4	-0,008238	0,080238	85,920421	85,920421
b5	0,040051	0,174029	47,39307	47,39307
b6	0,154158	0,72685	1,037085	1,037085
b7	0,174331	0,136344	2,748039	2,748039

$R^2$  (part)

	R <sup>2</sup> (part)
b1	0,004016
b2	0,00002
b3	0,004456
b4	-0,275092
b5	0,043774
b6	0,00114
b7	0,008519
Eigen (1)	
Eigen (2)	
Eigen (3)	
Eigen (4)	
Eigen (5)	
Eigen (6)	
Eigen (7)	

Hain 5, Fragestellung 2

*Die folgende Tabelle enthält die Ergebnisse der Regressionsanalyse.*

Q. r. M. U. 11

H25KLEA-NX\$,  
Multiple Regression  
über genaue Regression  
 $Y = b_0 + b_1 \cdot X_1 + b_2 \cdot X_2 + \dots + b_p \cdot X_p + e$   
Minimierte Objekte: 2, 9-7, 9, 30, 46, 56  
Varianzanalyse  
Total 581,562 72 10,01939 10,01939  
Regression 70,136 7 0,68669 0,68669  
Rest 511,426 65  
 $R^2 = 0,1206$  %  
 $F = 0,26127$   $R_{adj} = 0,02189$   
 $F = 1,2734$   $FG: 7$   $FG2: 65$   
(Anteil der Regressionsvarians in %)  
(Adjustierter Korrelationskoeffizient)  
 $LM = 27,74023$

Koeffizienten

Koeff.	s(Err)	t	LM
b0	-0,480602	1,859647	19,841229
b1	0,099937	0,717955	2,609516
b2	0,032751	0,648073	48,77
b3	0,045162	0,508133	61,24921
b4	-0,045902	0,064346	72,707085
b5	-0,050386	0,126839	80,73115
b6	0,180547	0,180547	41,908859
b7	0,171633	0,1760793	41,908859

R<sup>2</sup> (part)

b1	0,319759	0,271801	0,07393
b2	-0,103088	-0,090815	0,009705
b3	0,063471	0,063005	0,00397
b4	0,057104	0,063436	0,001887
b5	-0,021621	-0,015236	0,000374
b6	-0,021569	-0,015236	0,000374
b7	0,000003	0,003316	0,000824

Ende

Hainkombination 2 - 5  
Fragestellung 4

H2KAG2-NX\$,

Multiple Regression  
über genaue Regression  
 $Y = b_0 + b_1 \cdot X_1 + b_2 \cdot X_2 + \dots + b_p \cdot X_p + e$   
Varianzanalyse  
Total 5,689 8 1,26919 1,26919  
Regression 0,084 7 0,00455 0,00455  
Rest 5,605 1  
 $R^2 = 0,0074$   $R_{adj} = 0,00007$   
 $F = 0,00793$   $R_{adj} = 0,00007$   
 $F = 276,3617$   $FG: 7$   $FG2: 1$   
(Anteil der Regressionsvarians in %)  
(Adjustierter Korrelationskoeffizient)  
 $LM = 4,62853$

Koeffizienten

Koeff.	s(Err)	t	LM
b0	12,194252	0,619017	19,694386
b1	-1,025511	0,097671	10,499703
b2	0,042587	0,020617	36,019445
b3	-0,113873	0,007679	17,17716
b4	0,377169	0,012805	31,782045
b5	0,423368	0,012805	35,25518
b6	-0,273868	0,05886	16,227152
b7	-3,744856	0,121248	30,883388

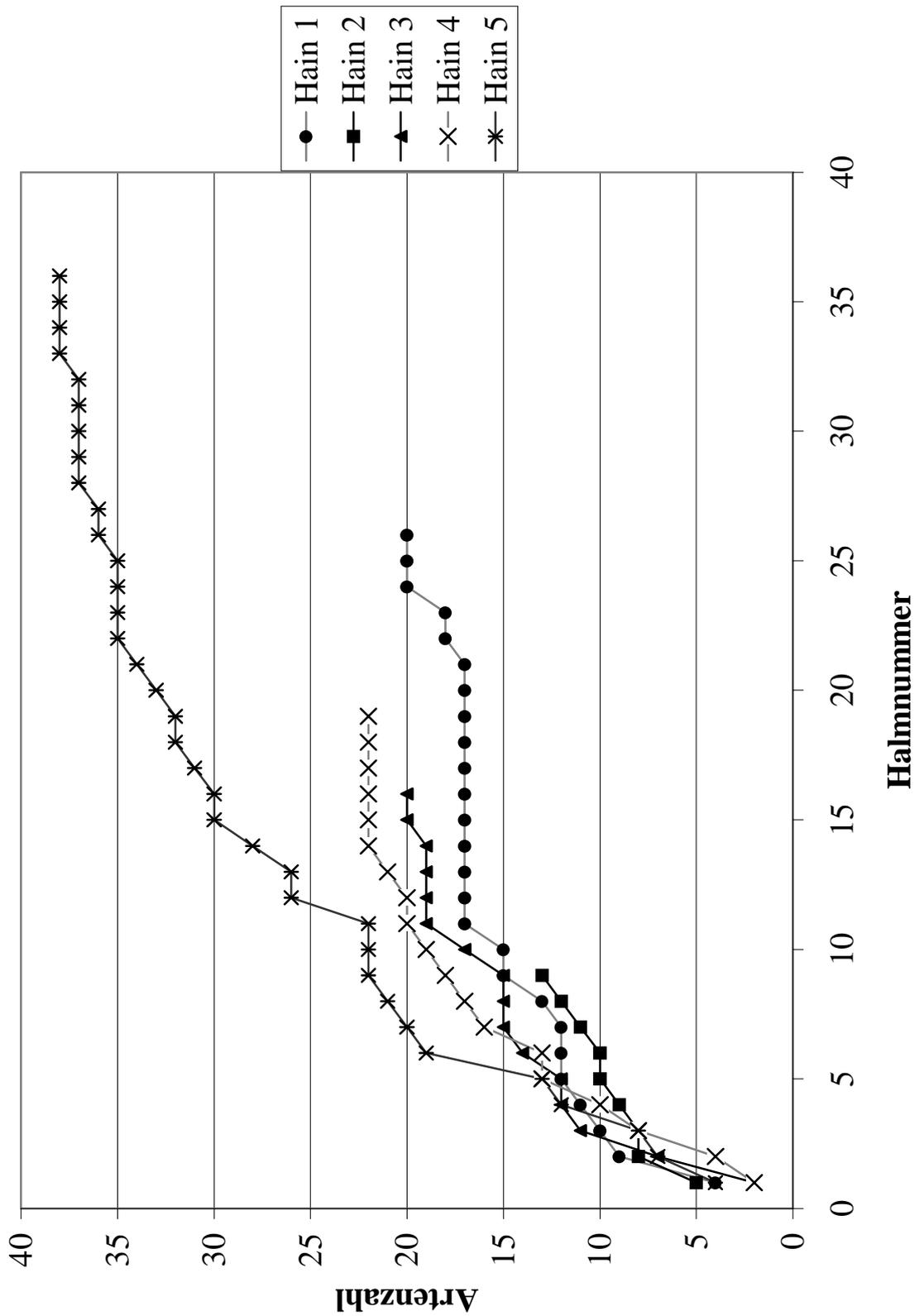
R<sup>2</sup> (part)

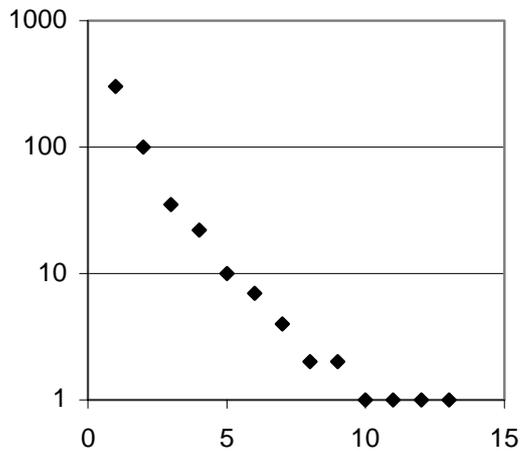
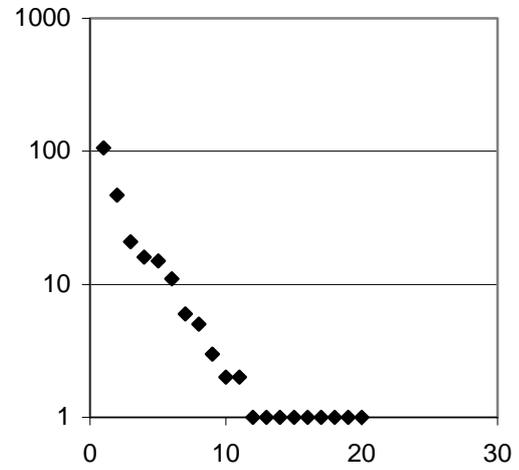
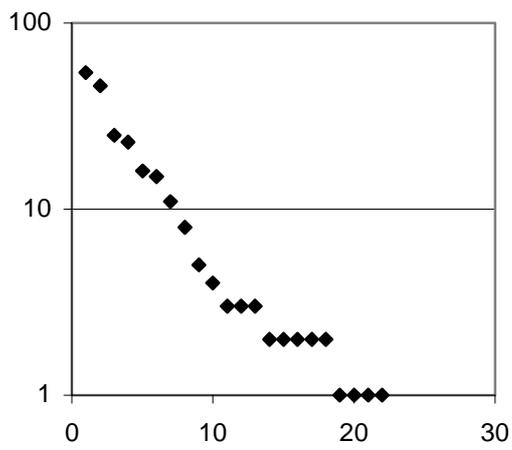
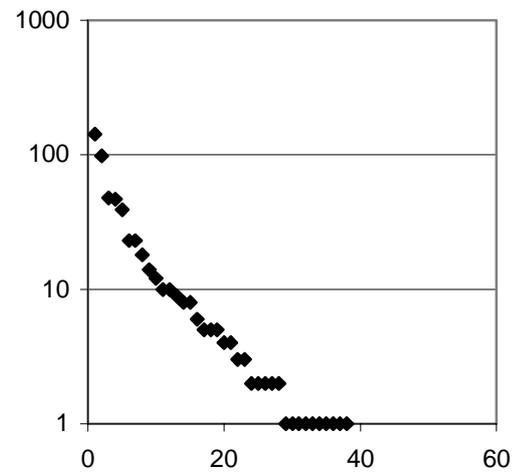
b1	-0,9028	-0,905495	0,991011
b2	4,128369	0,996435	0,99923
b3	-1,240769	-0,955309	0,995604
b4	10,450037	-0,555276	0,588551
b5	1,688066	0,58813	0,588551
b6	-4,016489	-0,590476	0,588553
b7			etabn (7)

hier ist einstell gegeben (1) ist es in die auf die...  
Sja.

Hain 2, Fragestellung 2

Artenzunahme mit voranschreitender Bearbeitung der Haine



**Hain 2****Hain 3****Hain 4****Hain 5**

## 9 Danksagung

Ich möchte mich an dieser Stelle ganz herzlich bei allen bedanken, die diese Arbeit auf die eine oder andere Art ermöglicht und unterstützt haben. Sei es durch die Annahme als Doktorandin für dieses faszinierende Thema, den fachlichen Ratschlag wie z. B. Hilfe bei der Bestimmung von Bambusarten, Pflanzenläusen und verschiedenen Ameisenarten, zeitaufwendige Betreuung und Durchführung der statistischen Berechnungen, Unterstützung bei der Feldarbeit, Überlassung von Kartenmaterial, anregende Diskussionen, kritische Durchsicht verschiedener Fassungen dieser Arbeit oder die Übernahme der Zweitkorrektur.

Mein besonderer Dank gilt Stefan, der mich durch jede Phase dieser Arbeit mit rüchhaltloser Unterstützung, Verständnis und Geduld begleitet hat.

## 10 Lebenslauf

### Persönliche Daten

Name Angela Schellerich–Kaaden  
 Geburtsdatum / Geburtsort 11.01.1964 / Frankfurt am Main  
 Familienstand verheiratet

### Schulbesuch

1970 – 1983 Grund- und Realschule, Gymnasiale Oberstufe (Gesamtschule) in Frankfurt am Main

### Studium

1983 bis 1985 Grundstudium der Biologie an der Johann–Wolfgang–Goethe–Universität, Frankfurt  
 Oktober 1985 Diplomvorprüfung in Biologie  
 Allgemeine Zoologie: Prof. Dr. Maschwitz, Note 1  
 Allgemeine Botanik: Prof. Dr. Kohlenbach, Note 1  
 Chemie: Prof. Dr. Sterzel, Note 2  
 Physik: Prof. Dr. Wolf, Note 1  
 Gesamtnote: sehr gut  
 Wintersemester 1985 / 86 Urlaubssemester zur Finanzierung des Studiums  
 SS 1986 bis WS 1989 / 90 Hauptstudium der Biologie an der Universität Ulm  
 Dezember 1989 Diplom–Prüfung:  
 Zoologie: Prof. Dr. Funke, Note 1,0  
 Botanik: Prof. Dr. Weberling, Note 1,0  
 Ökologie der Tiere Prof. Dr. Tessenow, Note 1,0  
 Biochemie: Prof. Dr. Thomas, Note 2,0  
 März 1990 Abschlußdiplom: Diplom–Biologe  
 Thema der Diplomarbeit:  
 Lebensdaten zweier Rotatorien der Gattung  
*Brachionus*: *B. calyciflorus* Pallas und *B. leydigi*  
 Cohn bei niedrigen Temperaturen  
 Note: Sehr Gut  
 Gesamtnote: Sehr Gut

### Promotionsstudium

September 1990 Anmeldung der Promotionsarbeit:  
 Ameisengemeinschaften südostasiatischer  
 Baumbambusse: Bestandsaufnahme der  
 Artendiversität, Ressourcennutzung und  
 Besiedlungsdynamik  
 Mai 1991 bis April 1994 Finanzierung der Arbeit über eine Bat 2a/2 Stelle im  
 Rahmen eines DFG–Schwerpunktprogrammes

1991 bis 1993	Insgesamt 13 Monate Freilandarbeit in der Feldstation der Universität Kuala Lumpur, Westmalaysia (Gombak Field Studies Centre)
Mai 1994 bis Dezember 1997	Arbeitsvertrag als studentische Hilfskraft bei der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, Mitarbeit im Projekt: Naturwaldreservate
16.03.1998 bis 31.12.1998	Berufsbildungsprojekt: Fachzeitschriftenredakteur bei Klett WBS (Wirtschafts- und Bildungsservice)
seit 01.01.1999	Anstellung in der Abteilung Schriftentausch der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft
parallel	Weiterarbeit an der Promotion

### Weitere Tätigkeiten während des Studiums

Mitarbeit als wissenschaftliche Hilfskraft:

15.10. bis 31.12. 1989	Zoomorphologisches Großpraktikum (Präparation von Untersuchungsobjekten und Betreuung der Studenten)
15.04. bis 15.07.1990	Zoologisches Geländepraktikum, Limnologie (Planung, Vorbereitung und Durchführung)
Sommersemester 1991/92/94	Großpraktikum Soziale Insekten: Abschnitt Ameisen (Vorbereitung und Durchführung)

### Teilnahme an wissenschaftlichen Veranstaltungen

Würzburg, Oktober 1992	Tagung des DFG-Schwerpunktprogrammes: Mechanismen der Aufrechterhaltung tropischer Diversität
Bonn, Mai 1994	International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems. Posterbeitrag: The ant-communities of southeast-asian bamboo groves (Poaceae: Bambusoideae, <i>Gigantochloa scortechinii</i> ): distribution patterns and resource partitioning in the most prevalent species of two groves
Reisensburg, Juli 1995	Second International ESF-Workshop on Tropical Canopy Research
Frankfurt/Main, Dezember 1996	Global Biodiversity Research in Europe International Senckenberg Conference Posterbeiträge: 1. Bamboo ants: unexpected non-mutualistic plant specializations in the Formicidae 2. Canopy ant diversity: Community structure of giant bamboo ant coenoses in South-East Asia

## Publikationen

- KLEIN, R. W., KOVAC, D., SCHELLERICH, A. & MASCHWITZ, U. (1992): Mealybug-carrying by swarming queens of a Southeast Asian bamboo-inhabiting ant. – *Naturwissenschaften* 79: 422–423.
- SCHELLERICH, A. (1995): Untersuchung der planktischen Rädertierfauna im Naturschutzgebiet Schmiechener See. – *Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ.* 78: 371–376.
- SCHELLERICH-KAADEN, A. L., DOROW, W. H. O., LIEFKE, C., KLEIN, R. & MASCHWITZ, U. (1997): Biology of *Polyrhachis schellerichae*, a specialized bamboo-dwelling ant species from the Malay Peninsula (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). – *Senckenbergiana Biologica* 77(1): 77–87.
- SCHELLERICH-KAADEN, A. L., STEIN, S. & MASCHWITZ, U. (1997): Die Tierwelt des Bambus in West-Malaysia. – *Palmengarten Sonderheft 25 (In der Welt des Bambus)*: 53–57.
- SCHELLERICH-KAADEN, A. L. & MASCHWITZ, U. (1998): Extrafloral nectaries on bamboo culm sheath auricles, observations on four South East Asian bamboo species (Poaceae, Bambusoideae). – *Sandakania* 11: 61–68.
- MASCHWITZ, U., DOROW, W. H. O., SCHELLERICH-KAADEN, A. L., BUSCHINGER, A. & AZARAE, H. I. (2000): *Cataulacus muticus* Emery, 1889 a new case of a South East Asian arboreal ant, non mutualistically specialized on giant bamboo (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). – *Senckenbergiana biologica* 80 (1/2): 165–174.

Frankfurt, den 7. März 2001

(Unterschrift)