

INHALTSVERZEICHNIS

GLOSSAR	4
ALLGEMEINE EINLEITUNG	5
TEIL A: DIE KOHLENDIOXID-PRODUKTION 24 AMAZONISCHER TERMITENARTEN AUS EINEM FESTLANDREGENWALD	11
1 EINLEITUNG	11
2 MATERIAL UND METHODE	14
2.1 UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN	14
2.1.1 <i>Termitenprobenahme</i>	16
2.2 RESPIOMETRIE	17
2.2.1 <i>Durchführung der Messungen</i>	19
2.2.2 <i>Berechnung der Respirationsrate</i>	20
2.3 STATISTIK.....	22
2.3.1 <i>Ermittlung der CO₂-Produktion durch Termiten am Beispiel einer Art (Labiotermes labralis)</i> ..	23
3 ERGEBNISSE	25
3.1 BEPROBTE TERMITENARTEN	25
3.2 ARTSPEZIFISCHE KÖRPERMASSEN DER TERMITEN	27
3.2.1 <i>Körpermasse und Familienzugehörigkeit</i>	28
3.3 CO ₂ -PRODUKTION DURCH TERMITEN	30
3.3.1 <i>Spezifische CO₂-Produktion durch 24 Termitenarten</i>	30
3.4 KORRELATION DER KÖRPERMASSE UND DER CO ₂ -PRODUKTION	32
3.5 FAMILIENABHÄNGIGKEIT DER SPEZIFISCHEN CO ₂ -PRODUKTION	34
3.6 NAHRUNGSABHÄNGIGKEIT DER CO ₂ -PRODUKTION	35
4 DISKUSSION	36
4.1 ÜBERPRÜFUNG DER RUBNERSCHEN REGEL VON 1883	36
4.2 KÖRPERMASSE UND CO ₂ -PRODUKTION DER TERMITENARTEN.....	37
4.3 DIE ROLLE DER NAHRUNG BEI DER CO ₂ -PRODUKTION DER TERMITEN	38
TEIL B	44
TERMITEN IN AGROFORSTWIRTSCHAFTLICH GENUTZTEN WALDFLÄCHEN IN ZENTRALAMAZONIEN	44
5 EINLEITUNG	44
6 MATERIAL UND METHODEN	48
6.1 UNTERSUCHUNGSFLÄCHEN	48
6.2 KÖDERFALLEN	50
6.3 VERSUCHSTEIL I: TERMITENAKTIVITÄT AUF UNTERSCHIEDLICHEN WALDFLÄCHEN UND DER VERWENDUNG VON KÖDERSUBSTRATEN BEI DER EINTEILUNG IN NAHRUNGSGILDEN	52
6.3.1 <i>Versuchsflächen</i>	52
6.3.2 <i>Verwendete Köder und ihre Zielgruppen</i>	52
6.3.3 <i>Versuchsaufbau von Teil I</i>	53
6.4 VERSUCHSTEIL II: VERGLEICHE ZWISCHEN MONOKULTUREN UND POLYKULTUREN	54
6.4.1 <i>Versuchsflächen</i>	54
6.4.2 <i>Versuchsaufbau</i>	55
6.5 MESSUNG DES BODENWASSERGEHALTS MIT TDR (TIME DOMAIN REFLECTOMETRY)	55
7 ERGEBNISSE	58
7.1 VERSUCHSTEIL I.....	58
7.2 VERSUCHSTEIL II	62

7.2.1 Volumetrischer Wassergehalt des Bodens in der <i>Bactris</i> -Monokultur und in der Polykultur II in der Trockenzeit	62
7.2.2 Volumetrischer Wassergehalt des Bodens in Monokulturen und den Polykulturen III während der Regenzeit.....	64
7.3 TERMITENAKTIVITÄT WÄHREND DER TROCKENZEIT.....	65
7.4 TERMITENAKTIVITÄT WÄHREND DER REGENZEIT	67
8 DISKUSSION	71
8.1 VERSUCHSTEIL I	71
8.2 VERSUCHSTEIL II	74
TEIL C: MODELLIERUNG DER ROLLE VON TERMITEN IM KOHLENSTOFFKREISLAUF TROPISCHER WALDSYSTEME	78
9 EINLEITUNG	78
10 MATERIAL UND METHODEN.....	80
10.1 BODENKOHLENSTOFF-MODELL	80
10.2 <i>Modell-Parameter</i>	81
<i>Biomasse im NEOMITES-Modell</i>	85
<i>CO₂ im NEOMITES-Modell</i>	85
10.3 MODELL ZUR BERECHNUNG DER KOHLENDIOXID- UND METHAN-PRODUKTION DURCH TERMITEN.....	86
11 ERGEBNISSE.....	89
11.1 BODENKOHLENSTOFF-MODELL (NEOMITES).....	89
11.2 ERGEBNISSE DES MODELLS ZUR BERECHNUNG DER KOHLENDIOXID- UND METHAN -PRODUKTION DURCH TERMITEN	90
<i>CO₂ - Amazonische Regenwälder</i>	91
<i>Methan - Amazonische Regenwälder</i>	92
12 DISKUSSION	93
12.1 TERMITEN UND BODENKOHLENSTOFF IM AMAZONISCHEN REGENWALD.....	93
12.2 MODELL ZUR BERECHNUNG DES BEITRAGS VON TERMITEN ZU GLOBALEN GASBUDGETS	96
<i>CO₂ - Afrikanische Regenwälder</i>	98
<i>CO₂ - Asiatische Regenwälder</i>	99
<i>Methan - Afrikanische Regenwälder</i>	102
<i>Methan - Asiatische Regenwälder</i>	103
12.3 MÖGLICHE URSACHEN FÜR DIE MIT DEM MODELL ERREICHTEN WERTE DER KOHLENDIOXID- UND METHANPRODUKTION.....	104
12.5 DIE ROLLE DER TERMITEN IM KOHLENSTOFFKREISLAUF TROPISCHER REGENWÄLDER.....	107
13 ZUSAMMENFASSUNG	109
14 DANKSAGUNG	111
15 LITERATURVERZEICHNIS	113
16 ANHANG.....	130

Für Phillip Dattge

GLOSSAR (z.T. übernommen aus Schaefer & Tischler, 1983)

Aktivität: 1. alle Bewegungsäusserungen von Organismen in einem Ökosystem 2. die Wirksamkeit von Reizen und Stoffen auf Lebensäusserungen welche messbare Effekte durch den Organismus in einem Ökosystem zur Folge hat.

Anreicherungspflanzung: Mit verschiedenen Baum- oder Fruchtarten, sowie Düngervarianten angereicherte landwirtschaftliche Nutzpflanzung

Biomasse: Das Gewicht einzelner Organismen, Organismengruppen oder der zu einem bestimmten Zeitpunkt vorhandenen Lebewesen je Fläche- oder Volumeneinheit einer Lebensstätte (angegeben in Gramm Frisch- oder Trockengewicht pro m² Oberfläche)

Destruenten: Zersetzer in einem Ökosystem. Sie zersetzen organische Materie bis hin zu den anorganischen Ausgangsstoffen

Gigatonnen: 10¹⁵ g

Kohlenstoffmobilisierung: Freisetzung von Kohlenstoff als CO₂ aus dem Bestandesabfall über die Zersetzerkette

Körpermasse: Gewicht eines Organismus

Mineralisation: Abbau (Zerlegung) abgestorbener organischer Substanz zu anorganischen Stoffen durch die Tätigkeit überwiegend durch Mikroorganismen (Mineralisierer)

Mineralstoffkreislauf: Stickstoff- und Phosphorkreislauf

Nettoemission: Durch natürliche Vorgänge entstandene Emissionen eines Gases wie Kohlendioxid oder Methan

Lignin: Komplexes Molekül aus verschiedenen Phenylpropanol-Einheiten. Hauptbestandteil von Holz.

Neotropen: Tropische Gebiete des amerikanischen Kontinents

Pool: Menge (Reservoir) eines Stoffes oder Einheit in einem Ökosystem, wie z.B Kohlenstoff., die als Bestandteil des betreffenden Systems durch Zufuhr (Input) oder Ausfuhr (Output) verändert werden können

Teragramm: 10¹² g

Stoffkreislauf: Kreislauf von Elementen in Organismen, Ökosystemen und der Biosphäre

SD: Standardabweichung

SOM: Soil Organic Matter = Der organische Bestandteil des Bodens, der durch Zersetzung entsteht.

DIE ROLLE DER TERMITEN IM KOHLENSTOFFKREISLAUF EINES AMAZONISCHEN FESTLANDREGENWALDES

Allgemeine Einleitung

Termiten (Insecta; Isoptera) üben als Destruenten wichtige Funktionen in den Nährstoffkreisläufen tropischer und subtropischer (Verbreitung zwischen: 24° N und 24° S) Ökosysteme aus (u.a. Lee & Wood, 1971; Seasted, 1995; Higashi & Abe, 1997).

Termiten sind wie Ameisen, Bienen und Wespen (Hymenoptera) eusozial. Sie leben in hochorganisierten Staaten und sind morphologisch sowie funktionell in Kasten einteilbar. Es gibt Arbeiter, Soldaten, Pseudoarbeiter und Nymphen. Alle arbeiten für ihre Kolonie und bewältigen unterschiedliche Aufgaben. Im Zentrum der Kolonie sind ein oder mehrere „königliche“ Paare für die Reproduktion verantwortlich. Termiten besitzen im Gegensatz zu haploiden Ameisen ein diploides Erbgut (siehe auch: Wilson, 1971). Demnach finden sich in einem Termitenstaat sowohl weibliche als auch männliche Arbeiter und Soldaten. Bei Ameisen hingegen sind alle Tiere weiblich, außer den Geschlechtstieren zur Zeit der Reproduktion. Zudem sind die Isoptera in ihrer Ontogenese hemimetabol. Das bedeutet, dass juvenile Termiten keine Puppen oder Larvenstadien aufweisen (= holometabol), sondern als Miniversionen von adulten Tieren in der Kolonie mitarbeiten.

Die Ordnung Isoptera gibt es schon seit über 100 Millionen Jahren und vermutlich besitzen sie mit holzfressenden Schaben (Blattodea) gemeinsame Vorfahren (Abe, 1987).

Obwohl Termiten aufgrund ihrer sozialen Lebensweise einige auffällige Gemeinsamkeiten mit Ameisen aufweisen, weswegen sie früher auch fälschlicherweise als „weiße Ameisen“ bezeichnet wurden, ist ihre Funktion in einem Ökosystem jedoch eine völlig andere. Während Ameisen meist Prädatoren sind, handelt es sich bei Termiten um Destruenten von Pflanzenmaterial. In tropischen

terrestrischen Ökosystemen sind Termiten dominant und weit verbreitet. Sie finden sich in feuchten Regenwäldern, Savannen bis hin zu Wüsten (Lee & Woods, 1971; Woods & Sand, 1978; Swift *et al.*, 1978; Brian, 1983; Jonsens, 1985; Wilson, 1990; Eggleton *et al.*, 1994).

Ihre Biomasse liegt in subtropischen und tropischen Ökosystemen im Durchschnitt bei über 10 g m^{-2} (FG) (Woods & Sand, 1978; Abe & Matsumoto, 1979). Nur wenige Organismen erreichen diese Biomasse, darunter sind Menschen, Regenwürmer, herbivore Säuger sowie Ameisen (Fittkau & Klinge, 1973; Sinclair & Norton-Griffith, 1979). Für den größten noch zusammenhängenden Waldbestand der Erde, dem tropischen Regenwald in Zentralamazonien, gibt es von Martius (1994, 1996) sowie Sanderson (1996) Berechnungen, die eine Termitenbiomasse zwischen 25 kg und 150 kg pro Hektar annehmen. Neueste Schätzungen von Martius gehen jedoch von über 400 kg pro Hektar Regenwald aus (Martius, pers. Mitt.). Dies ist noch wenig im Vergleich zu einem afrikanischen Regenwald in Kamerun, dort wurden von Eggleton *et al.* (1996) über 1000 kg Termitenbiomasse pro Hektar gefunden.

Die Grundlage für diese außergewöhnliche Abundanz liegt in der hochentwickelten sozialen Organisation der Termiten (Myles, 1988; Wilson, 1990; Nalepa, 1994) und ihrer einzigartigen Symbiose mit Mikroorganismen (Grassé & Noirot, 1959; O'Brian & Slator, 1982; Martin, 1987; Wood & Thomas, 1989; Breznak & Brune, 1994). Die Kombination aus hoher Abundanz, Symbiose und sozialen Strukturen ermöglicht Termiten die Besetzung der Rolle eines „Superdestruenten“ und „Kohlenstoff-Stickstoff-Regulierers“ in tropischen und subtropischen Ökosystemen (Higashi & Abe, 1997).

Termiten wird zudem eine wichtige ökologische Funktion als Bodenorganismen zugeschrieben. Sie stellen bis zu 25 Prozent der Makrofauna im Boden (Eggleton *et al.* 1995; Reddy, 1995). Betrachtet man die Fauna in verrottendem Holz, findet man bis zu 82 Prozent Termiten (Martius, 1994; Eggleton & Bignell, 1996). Termiten sind in der Lage, durch ihre grabende, galerie-bauende Lebensweise sowie ihre Nestbauaktivitäten sehr viele Bodenpartikel zu bewegen (Bioturbation). In Afrika wurden Galerien bis zu 15 km Länge im Boden beobachtet (Darlington, 1982;

Woods, 1988). Das Volumen des durch ihre Aktivität veränderten Bodens wird zwischen zwei und 2000 Tonnen pro Hektar geschätzt (Lavelle *et al.*, 1997). Zusammen mit Regenwürmern und Ameisen werden sie daher als Ökosystem-Ingenieure in den Tropen bezeichnet, da diese Organismen durch ihre Lebensweise die physikalisch-chemischen Beschaffenheit des Bodens stark beeinflussen und verändern (Anderson, 1988; de Bruyn & Cronacher, 1992; Black & Okwakol, 1997). Dies betrifft insbesondere die oberste, bis zu 30 cm tiefe Schicht des Bodens, in denen auch große Teile der Stoffkreisläufe (Elemente wie Kohlenstoff und Mineralien wie z.B. Stickstoff) stattfinden (Lavelle *et al.*, 1997).

Nachweislich haben Termiten einen großen Anteil an Stoffkreisläufen, das zeigt sich hauptsächlich an ihrer Ernährungsweise. Termiten unterteilen sich in verschiedene Nahrungsgilden (beispielsweise Holz- und Laubfresser sowie Pilzzüchter), jedoch besteht ihre Nahrung fast ausschließlich aus Zellulose, und sie sind daher auf den Verzehr von zellwandhaltigem Pflanzenmaterial spezialisiert. Beispielsweise wurde für mehrere Savannen-Ökosysteme festgestellt, dass Termiten bis zu 20 Prozent des gesamten Kohlenstoffs mobilisieren (Sands, 1969), und in Waldökosystemen konsumieren sie bis zu 30 Prozent der anfallenden Streu (Matsumo & Abe, 1979). Für die pilzzüchtenden Macrotermitinae in Afrika wurde ein Konsum von bis zu 80 Prozent der anfallenden Streu nachgewiesen (Collins, 1983; Bignell *et al.*, 1997). Daher kann behauptet werden, dass in afrikanischen Savannen Termiten, vor allem die *Marcotermitinae sp.*, als Keystone-Spezies die Umsatzrate von Nährstoffen bestimmen (Jones, 1990).

Die Ökologie der Termiten in neotropischen Regenwäldern ist im Vergleich zur alten Welt noch sehr wenig untersucht. Die meisten Publikationen über Termiten sind in Savannen- oder Wüsten-Ökosystemen in Afrika, Australien, Asien und Nordamerika angefertigt worden (u.a. Woods & Sand, 1979; Collins, 1981; Holt, 1987; 1990; Whitford *et al.*, 1991). Über die ökologische Rolle der Termiten in den Regenwäldern der Neotropen ist wenig bekannt.

Des weiteren wird seit Beginn der achtziger Jahre im Zusammenhang mit der Diskussion um „Global Warming“ und Treibhauseffekt wiederholt die Frage aufgeworfen, wie groß die Beteiligung der Termiten am Kohlenstoffkreislauf ist.

Hierbei stehen einerseits atmosphärische Gase wie Kohlendioxid oder Methan und andererseits der Kohlenstoff im Boden oder der Streu im Mittelpunkt des Interesses. Besonders bei der Berechnung der globalen Kohlendioxid- und Methanproduktion wurde immer wieder darauf hingewiesen, dass über Termiten in den Neotropen zu wenig Daten vorliegen (u.a. Zimmerman *et al.*, 1982; Fraser, 1986; Lavelle *et al.*, 1995; Sanderson, 1996; Bignell *et al.*, 1997; Ackermann, 1999).

Der Weg des Kohlenstoffs aus der Luft und zurück in die Luft führt über Photosynthese und den Abbau von Pflanzenmaterial, dies wurde schon im späten 17. Jahrhundert von Lavoisier festgestellt (Molina, 1998). Der Abbau von komplexen Polysacchariden wird hauptsächlich von Mikroorganismen durchgeführt, da der Bodenfauna die benötigten Enzyme fehlen (Lee & Wood, 1971). Am Abbauprozess sind Mikroflora (Bakterien und Pilze), Mikrofauna (z. B. Protozoen und Nematoden), Mesofauna (z. B. Collembolen, Enchyträen) und Makrofauna (z.B. Regenwürmer, Termiten und Diplopoden) direkt beteiligt (Seastedt, 1995). Zusätzlich spielt die mit Termiten assoziierte Darmfauna eine wichtige Rolle bei der Oxidation von Kohlenstoff aus dem Boden (Lee, 1983; Seastedt, 1995). Da sie ebenfalls eine positive Auswirkung auf Porosität und Aggregation von Partikeln im Boden haben, tragen sie dort dazu bei, die aeroben Konditionen aufrecht zu erhalten. Dieser gut durchlüftete Zustand ist die Grundlage dafür, dass Böden als Senke für Treibhausgase fungieren (Aina, 1984; Lavelle, 1987).

Die atmosphärische Konzentration des Kohlendioxids ist seit dem vorindustriellen Zeitalter von 280 ppm auf über 350 ppm angestiegen. Geht man von dem Stand von 1994 aus, entsprechen alle auf der Erde lebenden Pflanzen einer Masse von ungefähr 560 Gt. Sie können pro Jahr ca. 50 Gt Kohlenstoff aus der Atmosphäre in Biomasse fixieren, um daraus Energie für den Metabolismus und die Photosynthese zu gewinnen. Kohlendioxid ist neben Methan, Ozon, NO₂ und Fluorcarbonaten ein wichtiges Treibhausgas, das zur globalen Erhöhung der Temperatur beiträgt (Detwiler, 1986; Wuebbles & Tamareisis, 1993). Für das Jahr 2050 wird ein Anstieg von heute 355 auf 660 ppm erwartet (siehe auch: Rotty & Marland, 1986; Mooney *et al.*, 1987; Siegenthaler & Sarmiento, 1993). Insbesondere der immer noch

stattfindende rasante Abbau der neotropischen Primärwälder setzt zusätzlich große Mengen an Kohlenstoff frei (Fearnside, 1998). Dies hat heute schon zur Folge, dass die verbleibenden Pflanzen vermehrt CO₂ fixieren und so terrestrische Ökosysteme jährlich bis zu ein bis zwei Gigatonnen (1 Gt = 10¹⁵ g) mehr Kohlenstoff einlagern als vor der Industrialisierung (Luo & Mooney, 1996).

Die Umwandlung von Primärwald in Ackerland ist nicht mehr umkehrbar. Daher könnten Modelle, welche die Veränderung der Kohlenstoffmenge in den verschiedenen Reservoirs wie Boden, Luft und lebende Biomasse (inkl. Phytomasse) berücksichtigen, ein nützliches Werkzeug für Biologen, Agronomen und Klimatologen bei der Voraussage von Veränderungen durch Eingriffe in Ökosysteme darstellen. Jede Änderung des subtilen Gleichgewichts im CO₂-Gehalt der Atmosphäre hat Konsequenzen für das globale Klima (Schneider, 1989). Daher ist das detaillierte Verständnis der Zusammenhänge der globalen Kohlenstoffkreisläufe essentiell und jeder Faktor, der darauf Einfluss nehmen kann, bedeutend.

Globale Kohlenstoff-Modelle werden den stark variierenden Abbauraten in tropischen Ökosystemen, die vermutlich zum großen Teil auf die Bodenfauna zurückzuführen sind, nicht gerecht (Paustian, 1994; Seastedt, 1995; Molina, 1998). Seit längerem wird daher die Integration der Bodenfauna in Kohlenstoff- und Stickstoff-Kreislauf-Modelle gefordert (Paustian, 1994; Molina, 1998; Ackermann, 1999).

Aus den oben dargelegten Gründen ist es naheliegend, den Einfluss der Termitenaktivität auf verschiedene Kohlenstoff-Reservoirs in einem neotropischen Wald näher zu betrachten.

Auf Grund der komplexen und noch wenig erforschten Rolle der Termiten in den neotropischen Regenwäldern wurde die vorliegende Dissertation in drei Teile unterteilt:

In Teil A (Kap. 1-4) wird die Kohlendioxidproduktion von 24 verschiedenen neotropischen Termitenarten präsentiert und mit den folgenden Aspekten in Beziehung gesetzt:

1. Korreliert die CO₂-Produktion mit der Körpermasse (nach Rubners Oberflächengesetz)?
2. Ist die CO₂ Produktion art- bzw. familienspezifisch?
3. Besteht ein Zusammenhang zwischen der Nahrung und der CO₂-Produktion bei Termiten?

Im Teil B (Kap. 5-8) wird die Verteilung der Termiten in verschiedenen Waldflächen näher betrachtet. In Zentralamazonien wurde die Termitenaktivität in unterschiedlich genutzten Waldflächen durch die Verwendung von Köderfallen untersucht. Folgende Fragestellungen standen dabei im Mittelpunkt:

1. Ist die Zusammensetzung der Termitenfauna von den verschiedenen Waldformen abhängig?
2. Welche Rolle spielt der Komplexitätsgrad der Vegetation eines Systems für Termiten?
3. Korreliert die Anwesenheit der Termiten auf landwirtschaftlich genutzten Flächen mit mikroklimatischen Faktoren, wie beispielsweise Bodenfeuchtigkeit?

Der abschließende Teil C (Kap. 9-12) integriert die Daten der CO₂-Produktion aus Teil A in zwei unterschiedliche Modelle, die sich mit verschiedenen Kohlenstoffkompartimenten befassen. Die in Teil B gewonnenen Erkenntnisse werden dabei hauptsächlich in die Diskussion einbezogen. Dies erfolgte unter der besonderen Berücksichtigung folgender Teilaspekte:

1. Die Verwendung der Daten in einem Makrofauna-Modell, das den Einfluss der Termiten auf den Bodenkohlenstoff modelliert (Ackermann, 1999).
2. Die Erstellung eines Modells zur Berechnung der Produktion des atmosphärischen Kohlenstoffanteils in Form von Kohlendioxid und Methan durch Termiten in tropischen Wäldern.

TEIL A: DIE KOHLENDIOXID-PRODUKTION 24 AMAZONISCHER TERMITENARTEN AUS EINEM FESTLANDREGENWALD

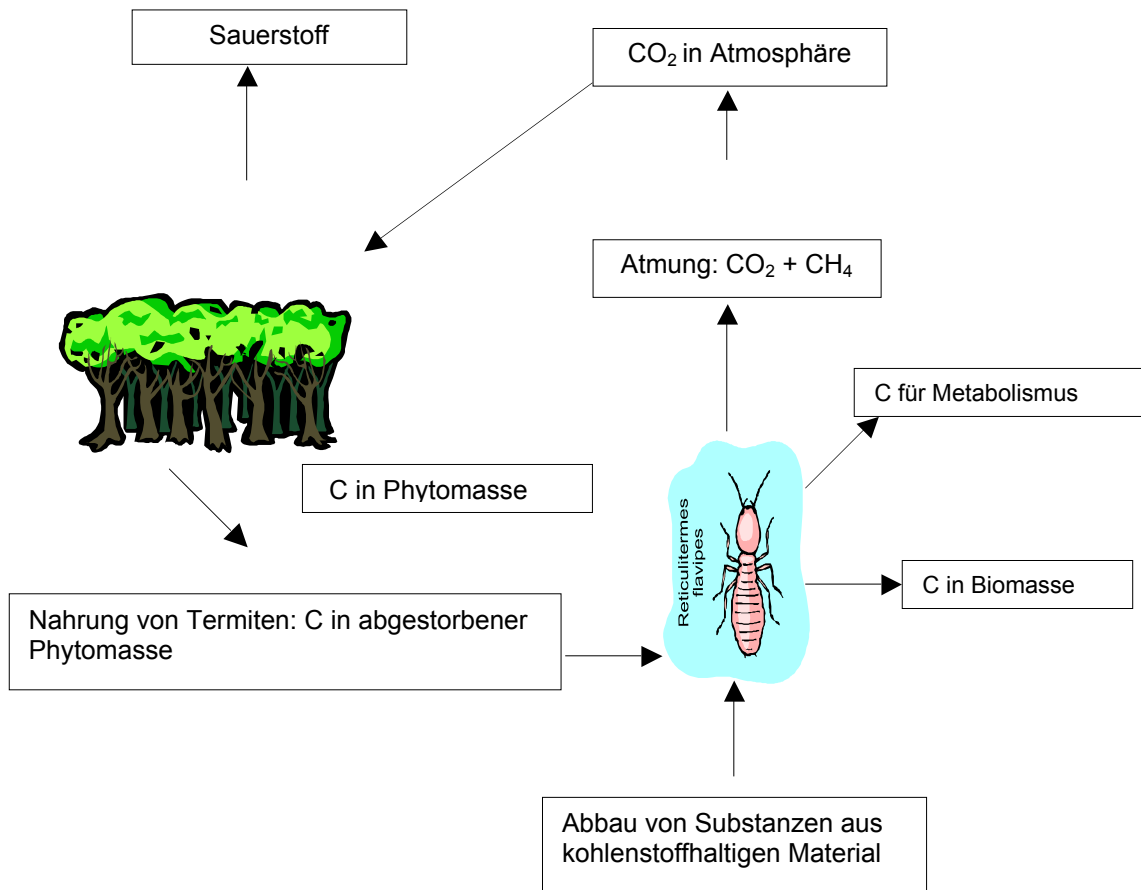
1 Einleitung

In einem tropischen Wald besteht die Nahrung der Termiten vorwiegend aus Zellulose und diese wiederum zum größten Teil aus Kohlenstoff. Dieser Kohlenstoff wird durch Pflanzen über die Photosynthese fixiert, dabei wird CO₂ aus der Luft entnommen. In diesem Kreislauf spielen Termiten als dominante Mitglieder der Makrofauna eine wichtige Rolle als Primärzersetzer und sind direkt am Kohlenstoffkreislauf beteiligt. Sie nutzen nach der Aufnahme von Nahrung einen Anteil des Kohlenstoffes zum Aufbau eigener Biomasse, ein weiterer Anteil wird für die lebenswichtigen biochemischen Prozesse im Körper verwendet und ein Teil wird als CO₂ und CH₄ über die Atmung wieder in die Atmosphäre entlassen (Abb. 1).

Termiten werden auf Grund ihrer Ernährungsweise in Nahrungsgilden eingeteilt. Darunter werden folgende Gilden identifiziert: Holzfresser, Laubfresser, Humusfresser, Bodenfresser und Spezialisten wie Inquilinen (diese Termiten ernähren sich ausschließlich von Nestmaterial anderer Arten), Stammaufwuchsfresser (Flechtenfresser) oder Pilzzüchter. Im Falle der Pilzzüchter ist zu bemerken, dass diese Familie (Macrotermitinae) nur in Afrika vorkommt und für die vorliegende Arbeit nicht relevant ist.

Tayasu *et al.* (1998) stellten fest, dass die Atmungsrate abhängig vom Substrat und somit von der jeweiligen Nahrungsgilde ist. Die bisherigen Einteilungen lassen jedoch eine kompakte sowie einfache Gruppierung von Termiten bezüglich ihrer Nahrung nicht zu. Entweder sind die Einteilungen zu speziell und man findet pro Gilde nur einen Vertreter (Krishna & Weesner, 1971; de Souza & Brown, 1994; Eggleton *et al.*, 1995, 1996; Bignell *et al.*, 1997). Oder eine Art ist in verschiedene Gilden eingeordnet, beispielsweise finden sich die neotropische Art *Labiotermes labralis* als Humusfresser aber auch als Holz- oder Bodenfresser, dies variiert je nach Autor (Krishna und Weesner, 1971; Collins, 1984; Apolinario, 1993; Martius, 1994; Eggleton *et al.*, 1996; Sleaford *et al.*, 1996).

Abbildung 1: Der Weg des Kohlenstoffs in einem neotropischen Wald unter Miteinbeziehung der Termiten



Die Menge des CO₂-Ausstoßes von Termiten ist mittels IRGA messbar, somit wurde für repräsentative Arten die CO₂-Produktion als Kenngröße ihrer metabolischen Umsatzleistungen determiniert. Verschiedene Arten aus überirdischen Nestern, sogenannte Nestbauer, wurden ebenso untersucht wie unterirdisch lebende Termiten. Da es sich um soziale Insekten handelt, wurden darüber hinaus die Kasten individuell berücksichtigt.

Für die Messungen der Kohlendioxidproduktion wurde immer die Körpermasse der Tiere bestimmt. Daher war es möglich, den allgemeingültigen Zusammenhang zwischen Körpermasse und Metabolismusraten der untersuchten Termitenarten zu überprüfen. Diese Abhängigkeit zieht sich durch das gesamte Tierreich und konnte

bisher an allen untersuchten Vertretern von Wechselwarmen, Warmblütern, Insekten sowie Mikroorganismen nachgewiesen werden und lässt sich folgendermaßen ausdrücken: Je größer der Organismus, desto geringer die Metabolismusleistung pro g Biomasse (Rubner's Oberflächengesetz (1883), zitiert nach Schmidt-Nielsen, 1985).

Die Zuordnung der Termiten in verschiedene Taxa basiert nicht nur auf morphologischen Unterschieden, sondern auch auf der assoziierten Darmfauna. Aufgrund der besonderen Ernährungsweise von Termiten stellte sich die Frage, inwieweit der CO₂-Ausstoß mit der Nahrung korrelierbar ist. Zusammenfassend lassen sich folgende Fragen formulieren:

1. Ist die CO₂-Produktion von der Körpermasse abhängig (nach Rubner's Oberflächengesetz)?
2. Ist die CO₂ Produktion art- oder familienspezifisch?
3. Besteht ein Zusammenhang zwischen der Nahrung und der CO₂-Produktion bei Termiten?

2 Material und Methode

2.1 Untersuchungsflächen

Der Festlandregenwald in Amazonien ist das größte zusammenhängende Waldgebiet der Erde. Ganz Amazonien bedeckt ca. sechs Millionen km² von Südamerika und über die Hälfte davon befindet sich auf brasilianischem Gebiet. Es herrscht ein feuchttropisches Klima mit hohem Niederschlag (über 1500 mm * m⁻¹ * y⁻¹) und starker Sonneneinstrahlung (durchschnittl. 5000 lux/ Tag) (Fearnside, 1998).

Die für Pflanzen optimalen Bedingungen (i.e. genug Wasser und Licht) ließen dort Wälder entstehen, die eine hohe Biomasse besitzen und deren Bäume sehr hoch wachsen (bis zu 60 m) (Pires & Prance, 1985). In Amazonien werden zwei Waldtypen unterschieden: Festlandregenwald (terra firme) und Überschwemmungswald (várzea und igapó).

Für die Untersuchung der Atmungsleistung von Termiten wurden mehrere Waldflächen beprobt. Die Flächen werden als terra firme-Gebiete eingestuft (Abb. 2). Es handelt sich dabei um Primärwald, der ein Versuchsfeld umschließt. Dieser Wald befindet sich auf dem Gelände der Embrapa-Amazônia Ocidental, ca. 30 km nördlich von Manaus in Brasilien (3°08' S; 60° 2' W).

Jede der ausgewählten Probenahmestellen der Termiten aus Nestern im Primärwald waren mindestens 500 m voneinander entfernt, um sicherzustellen, dass die beprobten Termiten einer Art nicht zu demselben Nest gehören. Sukzessive wurden alle zugänglichen Nester geöffnet, sowie das vorhandene Totholz (tote Bäume, abgestorbene Baumstämme sowie Äste und Zweige) nach Termiten durchsucht. Tabelle 1 zeigt eine Übersicht der bis heute weltweit bekannten Familien und Gattungen von Isoptera. In Abbildung 3 ist eines der Nester von *Labiotermes labralis* zu sehen, aus welchem im Primärwald Tiere entnommen wurden.

Abbildung 2: Terra firme Primärwald in Amazonien



Abbildung 3: Primärwald mit aborealem Nest von *Labiotermes labralis*



Tabelle 1: Die Familien und Unterfamilien der Isoptera der Tropen und Neotropen (nach Pearce, 1997)

Familien/Unterfamilien Tropen	Familien/ Unterfamilien der Neotropen
Klasse: Insecta	Klasse: Insecta
Ordnung Isoptera	Ordnung Isoptera:
Niedere Termiten	Niedere Termiten
<i>Kalotermitidae</i>	Kalotermitidae
<i>Mastotermitidae</i>	<i>Rhinotermitidae</i>
<i>Hodotermitidae</i>	Heterotermitinae
Hodotermitinae	Coptotermitinae
Termopsinae	Rhinotermitinae
Porotermitinae	<i>Serritermitidae</i>
Cretatermitinae (fossil)	
Stolotermitinae	
<i>Rhinotermitidae</i>	
Stylotermitinae	
Termitogetoninae	
Heterotermitinae	
Coptotermitinae	
Rhinotermitinae	
<i>Serritermitidae</i>	
Höhere Termiten	Höhere Termiten
<i>Termitidae</i>	<i>Termitidae</i>
Apicotermitinae	Apicotermitinae
Amitermitinae	Termitinae
Macrotermitinae	Nasutitermitinae
Nasutitermitinae	

2.1.1 Termitenprobenahme

In einem ca. zehn Hektar großen Waldstück wurden alle zugänglichen Nester (epigäisch und arboreal) und Totholz beprobt. Dabei wurden vorsichtig größere Stücke Totholz zersägt sowie Nestteile abgeschlagen (siehe auch Abb. 1 und 2). Die Tiere wurden mitsamt Nestmaterial oder Holz ins Labor gebracht, dort mit einer Federstahlpinzette aussortiert, gezählt und nach Kasten getrennt. Eine weitmögliche Bestimmung wurde bereits vor Ort durchgeführt. Darüber hinaus wurden einzelne Exemplare in Alkohol (70 %) aufbewahrt, die anschließend nochmals durch Spezialisten überprüft wurden (Dr. Christopher Martius, Universität Bonn sowie Dr. Reginaldo Constantino, Universidade de Belo Horizonte).

2.2 Respirometrie

Unter dem Stichwort Respirometrie finden sich verschiedene methodische Ansätze zur Bestimmung der Atmungsleistungen von Organismen (vgl. u.a. Dunger & Fiedler, 1989). Dabei unterscheidet man grundsätzlich zwei Verfahren: einerseits die direkte Messung von Sauerstoffverbrauch (z.B. die Warburg-Methode) und andererseits der indirekte Nachweis des Sauerstoffverbrauchs durch die Messung der Kohlendioxidproduktion. Da in der vorliegenden Arbeit die Mobilisierung des Kohlenstoffs im Ökosystem interessiert, wurde die Messung der Kohlendioxidproduktion mit Hilfe der Infrarot-Gasanalyse (Infrarot-Gas-Analyzer = IRGA) gewählt. Das Messprinzip der Infrarot-Gasanalyse beruht auf der Absorption von Licht im Infrarotbereich durch CO₂. Das Probengas wird aus einer Küvette, welche die zu untersuchenden Tiere enthält, durch eine mit einer Infrarotlichtquelle und einem Detektor ausgestattete Messkammer geleitet. Entsprechend sensible Meßsysteme, anfänglich zur Messung der Photosyntheseleistung von Pflanzen verwendet (vgl. Piedade *et al.*, 1991), sind inzwischen für den Einsatz zur Respirationmessung bei Invertebraten verfügbar. Dadurch lassen sich auch sehr geringe Mengen CO₂ detektieren. Bei dem hier verwendeten Gerät handelte es sich um ein „Portable Photosynthesis System Walz-HCM 1000“ mit Modifizierungen (Abbildung 4,5). Das Gerät misst die Konzentration von Kohlendioxid [ppm CO₂ * sec.⁻¹]. In der Absolutmessung mit einem sogenannten geschlossenen Kreislauf werden die Kohlendioxidkonzentrationen zwischen zwei getrennten Gaswegen innerhalb des Gerätes miteinander verglichen. Durch die Atmungsaktivität der Tiere im Messgang kommt es zur Aufkonzentrierung von CO₂ im Probengaskreislauf, während im Referenzkreislauf mittels eines CO₂-Absorbers die CO₂-Konzentration konstant niedrig gehalten wird. (Abb. 4). Jede Sekunde werden die beiden Werte innerhalb des Gerätes miteinander verglichen, so kann festgestellt werden, wie viel CO₂ in der Meßküvette von den sich darin befindlichen Tieren produziert wird.

Abbildung 4: Schematischer Aufbau des Walz HCM 1000 im Absolutmodus

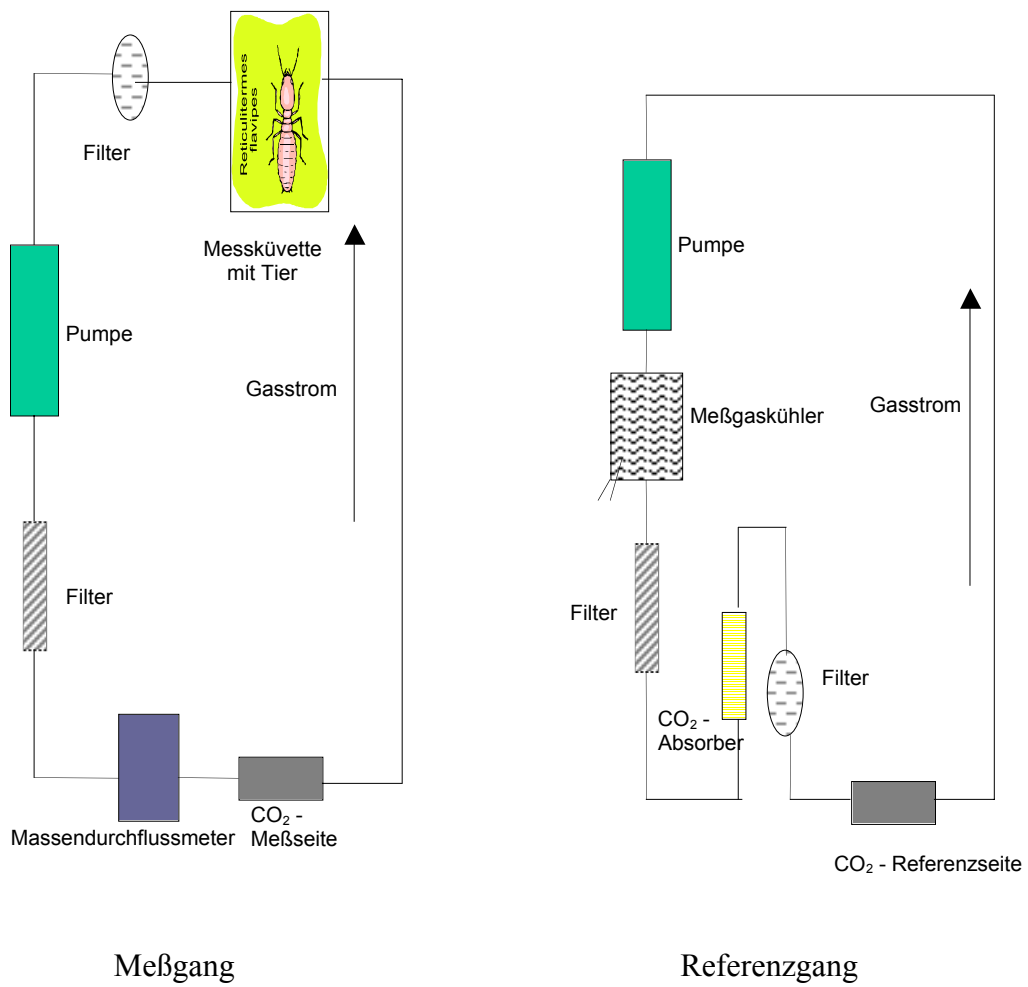
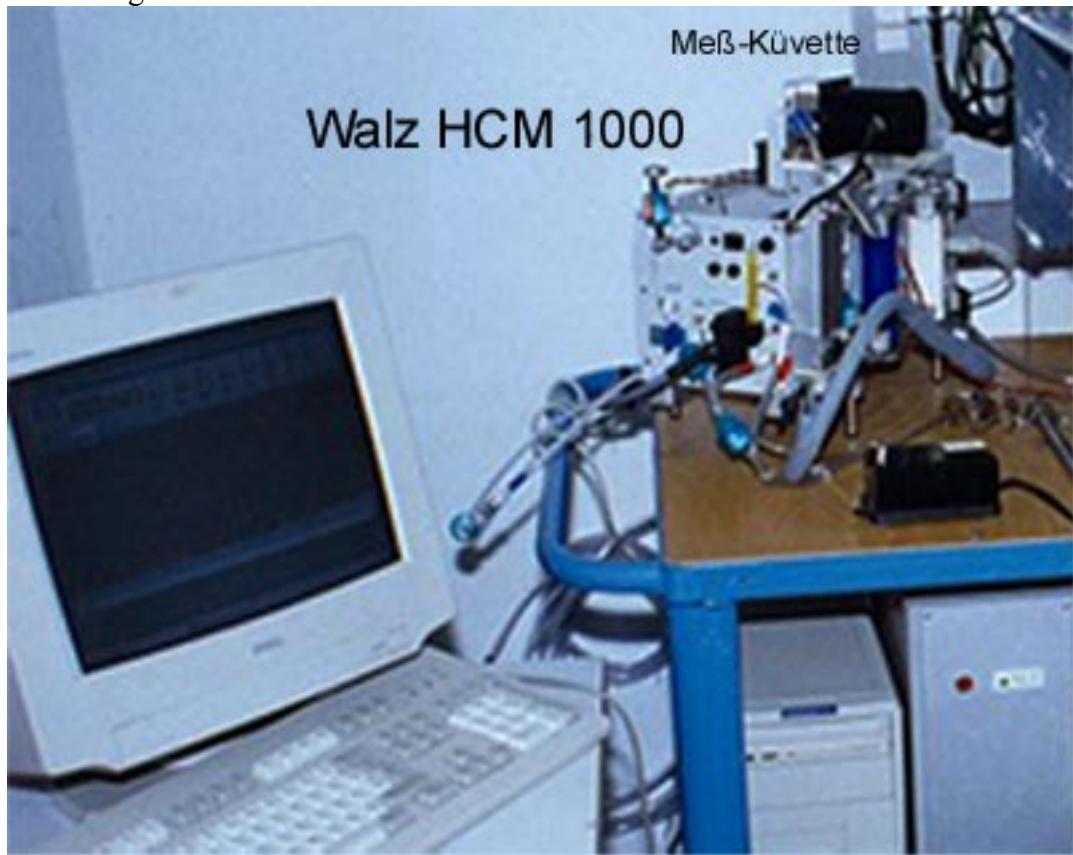


Abbildung 5: IRGA HCM 1000



2.2.1 Durchführung der Messungen

Die Tiere wurden in einer perforierten Filmdose in die Messküvette des IRGAs eingesetzt. Vor und nach jeder einzelnen Messung wurde die Biomasse mit einer Analysenwaage bestimmt. Die Termiten einer Art bzw. Gattung wurden nach Kasten getrennt und in Gruppen von 20-80 Individuen aus jeder Gattung bzw. Art gemessen. Die Tiere wurde bis zu höchstens 60 Minuten in der Küvette gelassen. Ein länger andauernder Messgang kam nicht in Betracht, da der Einfluss einer erhöhten Kohlendioxidkonzentration auf Termiten unbekannt ist (Bignell *et al.*, 1997). Zur Absicherung der Ergebnisse wurde die Messungen mindestens 15 mal wiederholt, dabei wurden immer neue Gruppen von Tieren eingesetzt. Für die Vertreter der häufigsten Arten wie *Nasutitermes sp.*, *Termes fatalis*, *Labiotermes labralis* oder *Embiratermes sp.* war es problemlos möglich, die Messungen beliebig oft zu wiederholen und auch genügend unterschiedliche Nester zu beproben. Für

andere Arten wie die sehr kleinen *Subulitermes sp.* oder die selteneren *Planicapritermes sp.* konnten im Endeffekt nur fünf verwertbare Wiederholungen aus drei verschiedenen Nestern durchgeführt werden. Als verwertbar galten Messungen, bei denen keine Tiere starben. Vor jeder Messung wurde vorab eine Stunde das IRGA mit leerer Meßküvette kalibriert. Anschließend wurden Gruppen von 20, 40 und 80 Tiere gemessen und somit überprüft, ob alle Gruppengrößen die gleiche spezifische Kohlendioxidproduktion aufweisen. Damit wurde gleichzeitig ein benötigtes Minimum an Tieren für die weiteren Messung ermittelt. Bei den meisten Termiten lag das Messoptimum bei 40 Tieren pro Messgang. Die Messbedingungen im Absolutmodus waren konstant mit einer Temperatur der Küvette von 28° C und einer relativen Luftfeuchte von 60%.

2.2.2 Berechnung der Respirationsrate

Aus den einzelnen CO₂ Messwerten des Walz HCM 1000 errechnet sich das sogenannte Δ CO₂, die Zunahme an Kohlendioxid pro Zeiteinheit. Die leere Küvette enthält die CO₂-Konzentration der Umgebungsluft (ca. 360 ppm, nach Luo & Mooney, 1995). Werden Termiten eingesetzt, steigt die CO₂-Konzentration kontinuierlich an. Während einer Messung wird vom Walz HCM 1000 alle 30 Sekunden aus 30 Einzelwerten ein Mittelwert gespeichert. Das Δ CO₂ ergibt sich aus dem Endwert und dem Anfangswert des Messintervalls.

Gleichung 1

$$\text{CO}_2_{Max} - \text{CO}_2_{Min} / \text{Zeit} = \Delta \text{CO}_2 [\text{ppm CO}_2 \text{ min}^{-1}]$$

Das Ergebnis aus Gleichung 1 wird dann in folgende Gleichung eingesetzt:

Gleichung 2

$$\Delta CO_2 * 0.169731/FG = \mu g CO_2 * min^{-1} * mg FG^{-1}$$

mit :

ΔCO_2 = Zunahme an ppm CO_2 pro Minute

0.169731 = Konstante (Umrechnungsfaktor)

FG= Frischgewicht der Termiten in [mg]

Die gemessene Respirationsrate in [$\mu g CO_2 * min^{-1} * mg FG^{-1}$] wird auf [$mg CO_2 * h^{-1} * mg FG^{-1}$] (Faktor $10^3 * 60$) umgerechnet, da diese Einheit im allgemeinen verwendet wird (Sanderson, 1996). Die in Gleichung 2 vorgestellte Konstante zur Berechnung der CO_2 -Produktion [$\mu g CO_2 * min^{-1} * mg FG^{-1}$] leitet sich auf der allgemeinen Gasgleichung ab:

PV

RT

Gleichung 3:Umrechnung von [ppm] in [μg]:

$$\frac{1 \text{ atm} * 0,310 \text{ L Luft} [\text{mol K}] * 44 \text{ g} * 10^6 [\mu g CO_2]}{298 \text{ K} * 0,08206 [\text{L atm}] * 44 [\text{g CO}_2]}$$
$$= \underline{0,169731}$$

mit: P = 1 atm

V= 310 ml Luft in der Gasküvette,

T = 298 K

R = $\mu g CO_2$

sowie molekulares Gewicht von Kohlendioxid: 44 g CO_2

2.3 Statistik

Nur Arten, bei denen an mindestens drei unabhängigen Standorten Proben entnommen und mindestens fünf Messungen wiederholt werden konnten, wurden in Auswertung miteinbezogen. Für die Auswertung der Daten in der vorliegenden Arbeit wurde die parametrische ANalysis Of VAriance (ANOVA) mit einem nachgeschalteten Bonferroni- oder Scheffé- Test ausgewählt. Eine parameterfreie Alternative für inhomogenere Grundgesamtheiten ist die Kruskal–Wallis–ANOVA on Ranks. Anschließend wird ein Dunns-Test anstelle von Bonferroni oder Scheffé verwendet. Werden nur zwei Gruppen miteinander verglichen, wurde der T-Test gewählt, ein parametermetrisches Prüfverfahren. Alle in der vorliegenden Arbeit präsentierten statistisch ausgewerteten Ergebnisse wurden mit einem der nachstehenden Tests auf Signifikanzen überprüft.

Tabelle 2: Verwendete Statistiktests:

Statistisches Verfahren	Normalverteilt	p	–
Parametrisch:			
Mehrere Gruppen			
One-Way ANOVA	+	< 0,01	< 0,05: 0,1
Bonferroni	+	< 0,05	
2 Gruppen:			
T-Test	+	< 0,001	< 0,05 : 0,1
Parameterfrei:			
Mehrere Gruppen (paarweise)			
Kruskal-Wallis ANOVA on Ranks	-	< 0,01	-
Dunns-Test	-	<0,05	-

Bei der verwendeten Software handelte es sich um Sigmastat 2.01 (Jandel Scientific Software ©, 1994)

2.3.1 Ermittlung der CO₂-Produktion durch Termiten am Beispiel einer Art (*Labiotermes labralis*)

Anhand eines Beispiels wird stellvertretend für die 24 Termitenarten die Erarbeitung der CO₂-Produktion erläutert: Die spezifische CO₂-Produktion von Arbeitern der Art *Labiotermes labralis* variiert zwischen 4,82 (Minimum) und 15,99 [$\mu\text{g CO}_2 \text{ min}^{-1} * \text{g}^{-1}$] (Maximum). Die Minimum- und Maximum-Werte wurden nicht in die statistische Auswertung einbezogen. Die Messungen wurden mit je 20, 40 oder 80 Arbeitern durchgeführt und zu drei unterschiedlichen Zeitpunkten im Jahr 1997, 1998 sowie 1999. Die Standardabweichung der Mittelwerte aller Messungen der CO₂-Produktion bei Arbeitern schwankt zwischen 13,81 und 23,44 Prozent.

Betrachtet man die Werte der verschiedenen Zeitpunkte lässt sich feststellen, dass sich die Mittelwerte aus September 1997 und Mai 1998 um nicht mehr als vier Prozent voneinander unterscheiden.

Der Mittelwert der Ergebnisse aus August 1999 unterscheidet sich um 3,43 Prozent vom Mittelwert aus September 1997. Die Mittelwerte aus Mai 1998 und August 1999 liegen nur 0,89 Prozent auseinander. Damit wird deutlich, dass sich die Messergebnisse zu unterschiedlichen Zeitpunkten nicht signifikant unterscheiden. Hinzu kommt, dass sich die Anzahl der Individuen in der Küvette (20, 40 oder 80 Arbeiter) nicht auf das Messergebnis ausgewirkt hat. Ebenso wirkt sich offenbar eine Messzeit zwischen zehn und 60 Minuten pro Messdurchgang nicht negativ auf das durchschnittliche Messergebnis aus. Weder bei einer Messzeit von 60 min (31h), 40 min (20,67 h) oder zehn min (5,17 h) pro Durchgang wurden signifikant unterschiedliche CO₂-Produktionen festgestellt (Tab. 3).

Tabelle 3: Überprüfung der spezifischen Kohlendioxidproduktion am Beispiel *Labiotermes labralis*

Termitenart: <i>Labiotermes labralis</i>			
CO₂-Produktion in $\mu\text{g CO}_2 \text{ min}^{-1} \text{ g (FG)}^{-2}$			
Probennahme:	Sep 97	Mai 98	Aug 99
	Nest 1	Nest 2	Nest 3
20 Arbeiter	14,58	14,39	15,01
20 Arbeiter	13,22	14,35	14,14
20 Arbeiter	10,87	14,34	13,13
20 Arbeiter	12,18	15,15	14,13
20 Arbeiter	14,23	12,34	12,35
20 Arbeiter	8,43	11,12	14,41
20 Arbeiter	12,23	14,44	15,48
20 Arbeiter	13,35	13,44	14,43
20 Arbeiter	11,88	11,24	15,01
40 Arbeiter	14,77	14,56	11,29
40 Arbeiter	14,22	7,48	12,63
40 Arbeiter	13,49	5,75	11,16
40 Arbeiter	14,45	14,02	5,05
40 Arbeiter	12,59	5,67	5,88
40 Arbeiter	12,59	12,22	4,82
40 Arbeiter	14,06	12,53	12,11
40 Arbeiter	13,24	12,11	13,64
40 Arbeiter	12,07	13,64	13,10
40 Arbeiter	15,76	13,10	14,58
80 Arbeiter	10,99	13,88	14,33
80 Arbeiter	9,99	10,87	14,14
80 Arbeiter	14,24	8,87	12,39
80 Arbeiter	9,04	15,99	13,44
80 Arbeiter	14,84	10,33	15,33
80 Arbeiter	10,40	14,24	10,32
80 Arbeiter	13,40	11,40	10,90
80 Arbeiter	14,32	14,33	8,33
80 Arbeiter	13,33	13,33	14,13
80 Arbeiter	12,74	10,39	13,02
<i>Mittelwert:</i>	12,81	12,26	12,37
<i>Standardabweichung:</i>	1,77	2,61	2,90
Equal Variance	P = 0,374		
Normalverteilt	P = 0,012		
ANOVA (one-way)	P = 0,443		
<i>Messzeit (h):</i>	20,67	31,00	5,17

3 Ergebnisse

3.1 Beprobte Termitenarten

Insgesamt wurden die spezifische Kohlendioxidproduktion sowie die Körpermasse bei vierundzwanzig Arten aus 21 Gattungen untersucht, da von den Gattungen *Nasutitermes* und *Heterotermes* jeweils zwei Arten beprobt wurden. In der vorliegenden Arbeit wurden somit Vertreter von 41,5 Prozent aller in den Neotropen bisher bekannten Termitengattungen beprobt. Das entspricht 10,2 Prozent der gesamten bisher bekannten Termitenarten der Neotropen. Davon gehören zehn Arten zur Nahrungsgilde der Holzfresser (Xylophagen), vier zu den Spezialisten, weitere vier zu den OM-Fressern (Organisches Material) und sechs zu den Interfacefressern. (Tab. 4, 6).

Die Einteilung in Nahrungsgilden, wie sie in der vorliegenden Arbeit vorgenommen wurde, basiert auf Literatursichtung und reduziert die Anzahl der Gilden von sechs auf vier, da durch diese Vereinfachung eine bessere Praktikabilität gewährleistet wurde (Tab. 5).

Tabelle 4: Termiten in Brasilien (Constantino, 1998)

Familie	Gattung	Arten	Amazonien	Beprobt
Kalotermitiden	7	28	14 Arten	-
Rhinotermitiden	6	13	6 Gattungen	4 Gattungen
Termitiden	5			
Unterfamilien:				
Apicotermitinae	5	15	6 Gattungen	2 Gattungen
Nasutitermitinae	31	158	29 Gattungen	6 Gattungen
Termitinae	15	59	12 Gattungen	9 Gattungen
Insgesamt	57	235	53 Gattungen	21 Gattungen

Tabelle 5: Einteilung der Termiten in Nahrungsgilden

Ernährungsweise	Nahrungsgilde	Nahrungsgilde (diese Arbeit)
<i>Humus, Bodenpartikel, Wurzeln</i>	Bodenfresser oder Humusfresser ^{a) c) d)}	Organisches Material (OM)
<i>Holz (außer extrem compostiertes Holz)</i>	Holzfresser (Xylophag) ^{a) b) c) d)}	Holzfresser (Xylophag)
<i>Extrem compostiertes Holz / Boden</i>	Boden-/ Holz-/ Humusfresser ^{a) b) c)}	Interface
<i>Laubfresser / kleine Äste</i>	Laubfresser ^{b)}	Spezialist
<i>Flechten / Algen</i>	Lichen ^{c)}	Spezialist
<i>Nestmaterial</i>	Inquiline ^{a), b) c)}	Spezialst

a) Collins, 1984, b)Bandeira, 1988, c) Eggleton *et al.*,1995 d) Jones *et al.*, 1998

Tabelle 6: Familien und Unterfamilien sowie Nahrungsgilden der untersuchten Termiten

Familie	Nahrungsgilde	Gattung / Art
Rhinotermitidae	Xylophag	<i>Coptotermes sp.</i>
	Xylophag	<i>Dolichorhinotermes</i>
	Xylophag	<i>Heterotermes sp.</i>
	Xylophag	<i>Heterotermes sp 1</i>
	Xylophag	<i>Rhinotermes</i>
Termitidae		
Unterfamilie Apicotermitinae	OM	<i>Anoplotermes sp.</i>
	Spezialist	<i>Ruptitermes sp.</i>
Unterfamilie Termitinae	Interface	<i>Amitermes excellens</i>
	Interface	<i>Cavitermes sp.</i>
	Spezialist	<i>Inquilitermes sp.</i>
	Xylophag	<i>Neocapritermes sp.1</i>
	Interface	<i>Neocapritermes sp .2</i>
	Interface	<i>Spinitermes sp.</i>
	OM	<i>Termes fatalis</i>
Unterfamilie Nasutitermitinae	Interface	<i>Armitermes sp.</i>
	Spezialist	<i>Constrictotermes sp.</i>
	OM	<i>Embiratermes sp.</i>
	OM	<i>Labiatermes labralis</i>
	Xylophag	<i>Nasutitermes corniger</i>
	Xylophag	<i>Nasutitermes surinamensis</i>
	Interface	<i>Planicapritermes sp.</i>
	Xylophag	<i>Rotunditermes sp.</i>
	Spezialist	<i>Syntermes molestus</i>
	Xylophag	<i>Subulitermes sp.</i>
Insgesamt		24 Arten

3.2 Artspezifische Körpermassen der Termiten

Die verschiedenen Termitenarten und Kasten besitzen unterschiedliche Körpermassen. Das Gewicht pro Individuum von Arbeitern variiert je nach Gattung oder Art zwischen einem und 16 mg (Tab. 6). Die Soldaten dagegen wiegen zwischen zwei und 29 mg (Tab. 7). Daran lässt sich erkennen, dass bei den untersuchten Termiten die Soldaten schwerer sind. Bei allen auffallend schweren Termitenarten handelt es sich um Vertreter der Familie Termitidae. Darunter sind *Labiotermes labralis* mit elf bzw. 22,45 mg *Syntermes molestus* mit 11,71 bzw. 32,5 mg für jeweils Arbeiter und Soldaten die schwersten Arten. Bei der Art mit der niedrigsten Körpermasse handelt es sich um *Subulitermes sp.* mit 0,76 bzw. 1,97 mg, ebenfalls ein Vertreter der Familie Termitidae (Tab. 7, Tab. 8).

Tabelle 7: Durchschnittliche Körpermasse(Frischgewicht) der Arbeiter (n ≥ 15, 3 Nester)

Termitenart:	40 Ind. [mg]	SD	Individuum [mg]	SD
<i>Anoplotermes sp</i>	113,46	15,40	2,84	0,39
<i>Amitermes spr</i>	278,61	31,66	6,97	0,79
<i>Armitermes sp.</i>	146,88	7,33	3,67	0,18
<i>Cavitermes sp.</i>	73,43	6,99	1,84	0,17
<i>Constrictotermes cavifrons</i>	190,00	1,78	4,75	0,04
<i>Coptotermes</i>	131,47	7,70	3,29	0,19
<i>Dolichorhinotermes</i>	53,59	5,09	1,34	0,13
<i>Heterotermes sp.1</i>	53,38	10,70	1,33	0,27
<i>Heterotermes sp.2</i>	126,06	14,63	3,15	0,37
<i>Embiratermes sp.</i>	145,20	5,96	3,63	0,15
<i>Inquillitermes sp.</i>	123,84	3,10	3,10	0,08
<i>Labiotermes labralis</i>	455,07	56,91	11,38	1,42
<i>Nasutitermes corniger</i>	245,00	34,03	6,13	0,85
<i>Nasutitermes surinamensis</i>	169,01	40,77	4,23	1,02
<i>Neocapritermes sp.1</i>	633,85	32,72	15,85	0,82
<i>Neocapritermes sp. 2</i>	140,13	12,79	3,50	0,32
<i>Planicapritermes sp.</i>	43,76	2,00	1,09	0,05
<i>Rhinotermes sp.</i>	144,55	3,66	3,61	0,09
<i>Ruptitermes sp.</i>	113,46	15,40	2,84	0,39
<i>Rotunditermes sp.</i>	77,20	13,61	1,93	0,34
<i>Spinitermes sp.</i>	81,63	5,75	2,04	0,14
<i>Syntermes molestus</i>	468,27	92,38	11,71	2,31
<i>Subulitermes sp.</i>	30,52	2,06	0,76	0,05
<i>Termes fatalis</i>	62,48	10,17	1,56	0,25

Tabelle 8: Durchschnittliche Körpermasse (Frischgewicht) der Soldaten (n ≥ 15, 3 Nester)

Termitenart *	40 Ind.[mg]	SD	Individuum[mg]	SD
<i>Amitermes sp.</i>	299,98	47,18	15,00	2,36
<i>Armitermes sp.</i>	137,15	27,54	6,86	1,38
<i>Cavitermes sp.</i>	86,48	7,05	4,32	0,35
<i>Constrictotermes cavifrons</i>	95,93	43,29	4,80	2,16
<i>Coptotermes sp.</i>	86,20	9,85	4,31	0,49
<i>Heterotermes sp.1</i>	46,71	11,49	2,34	0,57
<i>Heterotermes sp.2</i>	66,73	2,75	3,34	0,14
<i>Embiratermes sp.</i>	126,06	14,63	6,30	0,73
<i>Labiotermes labralis</i>	449,74	43,26	22,49	2,16
<i>Nasutitermes corniger</i>	138,68	190,14	6,93	9,51
<i>Nasutitermes surinamenses</i>	118,57	13,58	5,93	0,68
<i>Neocapritermes sp.1</i>	576,37	44,51	28,82	2,23
<i>Neocapritermes sp.2</i>	82,46	18,72	4,12	0,94
<i>Planicapritermes sp.</i>	34,89	6,72	1,74	0,34
<i>Rhinotermes sp.</i>	38,17	3,83	1,91	0,19
<i>Rotunditermes sp.</i>	45,57	7,18	2,28	0,36
<i>Spinitermes sp.</i>	83,77	8,93	4,19	0,45
<i>Syntermes molestus</i>	649,88	113,04	32,49	5,65
<i>Subulitermes sp.</i>	39,50	8,78	1,98	0,44
<i>Termes fatalis</i>	48,46	6,41	2,42	0,32

* Insgesamt 20 Arten, denn Anoplotermes und Ruptitermes haben keine Soldaten, Inquilitermes und Dolichrhinotermes fehlen, da n < 15 war

3.2.1 Körpermasse und Familienzugehörigkeit

Die Körpermasse der Arbeiter ist nicht eindeutig mit der Familien- bzw. Unterfamilien-Zugehörigkeit korrelierbar. Die Rhinotermitidae (*Heterotermes*, *Coptotermes* und *Rhinotermes*) allerdings bilden eine recht homogene Gruppe ohne größere „Ausreißer“. Die Körpermasse liegt zwischen einem und ca. drei Milligramm. Innerhalb dieser Gruppe schwanken die Standardabweichungen zwischen 0,2 und 5%. Die Apicotermidae, (*Anoplotermes* und *Ruptitermes*) aus denen nur zwei Vertreter beprobt werden konnten, besitzen eine sehr ähnliche durchschnittliche Körpermasse, mit nahezu gleichen Gewichten (FG). Die Individuenmassen der Arbeiter in den Unterfamilien Termitinae (*Amitermes*, *Cavitermes*, *Inquilitermes*, *Neocapritermes*, *Spinitermes* und *Termes*) und Nasutitermitinae (*Armitermes*, *Constrictotermes*, *Embiratermes*, *Labiotermes*, *Nasutitermes*, *Planicapritermes*, *Rotunditermes*, *Syntermes* und *Subulitermes*) dagegen sind inhomogen. Man findet Gattungen in welchen die Individuen durchschnittlich über zwölf mg wiegen können, aber auch welche, die nur ein mg Körpermasse besitzen (Abb. 6).

Abbildung 6: Die artspezifische Körpermasse der Termitenarbeiter.

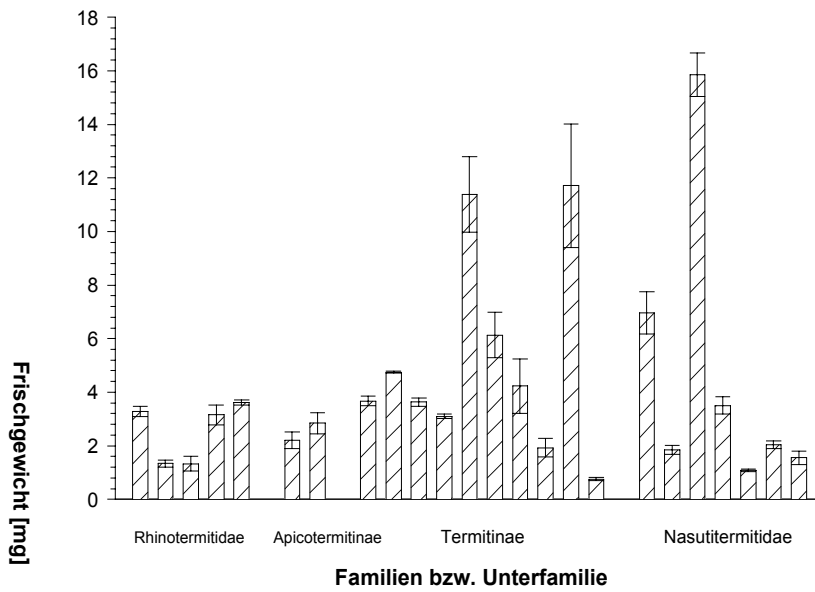
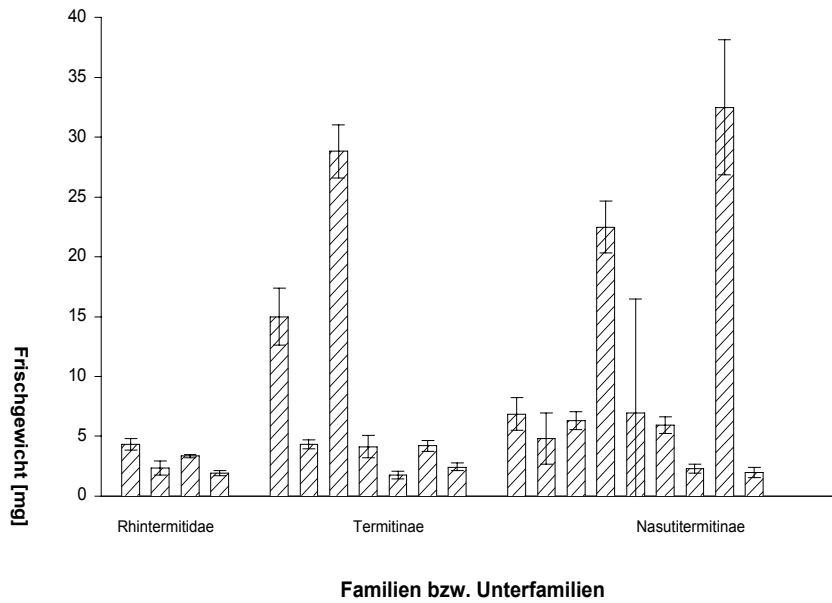


Abbildung 7: Die artspezifische Körpermasse der Termitensoldaten aus 20 Arten



Die durchschnittlichen Körpermassen der Soldaten streuen ebenfalls unabhängig von der Zugehörigkeit zu Familie oder Unterfamilie. Wiederum ist die Familie Rhinotermitidae als Ausnahme relativ homogen und zeigt geringe Schwankungen der Standardabweichungen zwischen den Arten der Familie. Jedoch zeigen sich bei den Termitinae und den Nasutitermitinae große Unterschiede in der Körpermasse der einzelnen Arten sowie hohe Standardabweichungen pro Art. Die Schwankungen der durchschnittlichen Körpermasse reichen von unter drei mg bis zu über 30 mg. (Abb. 7). Beide Abbildungen (6 und 7) zeigen den Trend, dass innerhalb der Familien und Unterfamilien die Termitenkörpermassen, je nach Art und Kaste, stark variieren können. Im Gegensatz dazu jedoch erscheint die Familie der Rhinotermitidae als relativ homogene Gruppe.

3.3 CO₂-Produktion durch Termiten

3.3.1 Spezifische CO₂-Produktion durch 24 Termitenarten

Die spezifische CO₂-Produktion der Arbeiter variiert zwischen 0,2 und 1,3 mg CO₂ h⁻¹ g Biomasse⁻¹. Die CO₂-Produktion unterscheidet sich teilweise signifikant zwischen den verschiedenen Arten. So ist beispielsweise bei *Dolichorhinotermes sp.* und *Rhinotermes sp.* die spezifische CO₂ - Produktion besonders hoch (p > 0.005, T-Test). Demgegenüber wurden von *Amitermes sp.* und *Armitermes sp.* extrem niedrigere Werte bei der CO₂-Produktion erreicht. (Tabelle 9).

Die spezifische CO₂-Produktion der Soldaten variiert von Art zu Art. Für die Soldaten wurde, wie für die Arbeiter, eine hohe CO₂-Produktion bei der Art *Rhinotermes sp.* gemessen. Mit den Soldaten der Gattung Dolichorhinotermitinae konnten nicht genügend Messungen durchgeführt werden, da sie sehr klein und ihre Kolonien selten sind. Niedrige Atmungswerte weisen wiederum die Soldaten von *Amitermes sp.* und *Armitermes sp.* auf. Aufgrund der hohen Standardabweichungen (vgl. Tab. 10) bei den Messwerten der Soldaten, mit Ausnahme von *Armitermes sp.* und *Coptotermes sp.*, wurde von einer weiterführenden Auswertung dieser Ergebnisse abgesehen (Tabelle 10).

Tabelle 9: Spezifische CO₂-Produktion der Arbeiter (n ≥ 5, mind. 3 Nester)

Termitenart	µg CO ₂ [min ⁻¹ g ⁻¹]	SD	[mgCO ₂ ·h ⁻¹ g ⁻¹]	SD
<i>Amitermes sp.</i>	4,4335	1,1276	0,2660	0,0677
<i>Anoplotermes sp.</i>	7,1413	1,7131	0,4285	0,1028
<i>Armitermes sp.</i>	4,4897	1,0706	0,2694	0,0642
<i>Cavitermes sp.</i>	10,2598	0,8919	0,6156	0,0535
<i>Constrictotermes cavofrons</i>	8,0152	2,3037	0,4809	0,1382
<i>Coptotermes sp.</i>	11,3909	2,0306	0,6835	0,1218
<i>Dolichorhinotermes sp.</i>	22,4754	3,7636	1,3485	0,2258
<i>Embiratermes sp.</i>	8,4331	1,6786	0,5060	0,1007
<i>Heterotermes sp.1</i>	13,5940	1,7954	0,8156	0,1077
<i>Heterotermes sp.2</i>	14,6798	3,2318	0,8808	0,1939
<i>Inquillitermes sp.</i>	8,1716	1,5640	0,4903	0,0938
<i>Labiatermes labralis</i>	12,4197	2,4266	0,7452	0,1348
<i>Nasutitermes corniger</i>	9,6530	1,2266	0,5792	0,0736
<i>Nasutitermes surinamensis</i>	11,0356	2,5813	0,6621	0,1549
<i>Neocapritermes sp. 1</i>	7,5294	1,3180	0,4518	0,0791
<i>Neocapritermes sp.2</i>	9,6841	0,9361	0,5810	0,0562
<i>Planicapritermes sp.</i>	12,8580	1,2877	0,7715	0,0773
<i>Rhinotermes sp.</i>	21,7341	2,9888	1,3040	0,1793
<i>Rotunditermes sp.</i>	9,4081	0,8475	0,5645	0,0508
<i>Ruptitermes sp.</i>	9,7217	2,0549	0,5833	0,1233
<i>Spinitermes sp.s</i>	6,5101	1,0952	0,3906	0,0657
<i>Subulitermes sp.</i>	14,4981	1,7710	0,8699	0,1063
<i>Syntermes molestus</i>	5,3235	0,8511	0,3194	0,05111
<i>Termes fatalis</i>	9,8681	3,3437	0,5921	0,2006

Tabelle 10: Spezifische CO₂-Produktion der Soldaten (n ≥ 5, mind. 3 Nester)

Termitenart*:	[µg CO ₂ min ⁻¹ g ⁻¹]	SD	[mg CO ₂ ·h ⁻¹ g ⁻¹]	SD
<i>Amitermes sp.</i>	3,0382	1,4150	0,1823	0,0849
<i>Armitermes sp.</i>	3,0136	0,9857	0,1808	0,0591
<i>Cavitermes sp.</i>	14,1726	4,4374	0,8504	0,2662
<i>Constrictotermes cavifrons</i>	14,2447	7,6400	0,8547	0,4584
<i>Coptotermes sp.</i>	4,2885	1,3520	0,2573	0,0811
<i>Heterotermes sp.1</i>	19,5582	5,2371	1,1735	0,3142
<i>Heterotermes sp.2</i>	7,5759	2,2640	0,4546	0,1358
<i>Embiratermes sp.</i>	8,5352	2,5422	0,5121	0,1525
<i>Labiatermes labralis</i>	5,9058	2,4939	0,3543	0,1496
<i>Nasutitermes corniger</i>	8,7740	2,2394	0,5264	0,1344
<i>Nasutitermes surinamensis</i>	14,5348	3,7306	0,8721	0,2238
<i>Neocapritermes sp.1</i>	4,1352	1,4105	0,2481	0,0846
<i>Neocapritermes sp.2</i>	8,5453	2,2041	0,5127	0,1322
<i>Planicapritermes sp.</i>	12,5201	3,9107	0,7512	0,2346
<i>Rhinotermes sp.</i>	33,0701	15,8559	1,9842	0,9514
<i>Rotunditermes sp.</i>	8,8085	2,6389	0,5285	0,1583
<i>Spinitermes sp.</i>	8,9094	3,5805	0,5346	0,2148
<i>Syntermes molestus</i>	3,6743	1,2731	0,2205	0,0764
<i>Subulitermes sp.</i>	11,7678	3,8765	0,7061	0,2326
<i>Termes fatalis</i>	13,6081	4,6235	0,8165	0,2774

*Insgesamt 20 Arten Anoplotermes und Ruptitermes haben keine Soldaten, Inquillitermes und

Dolichrhinotermes fehlen, da n < 15 war

3.4 Korrelation der Körpermasse und der CO₂-Produktion

Folgende allometrische Gleichung beschreibt das exponentielle Verhältnis zwischen Körpermasse und CO₂-Produktion (bzw. die lineare Funktion zwischen dem Logarithmus der CO₂-Produktion und der Körpermasse, nach Schmid-Nielson , 1985):

$$y = a * w^b$$

mit:

y = CO₂-Produktion

w = Körpermasse

a = Konstante (hier = 1)

b = Steigung der Regressionsgerade nach der log. Auftragung

Die spezifische CO₂-Produktion nimmt mit steigendem Frischgewicht bei Arbeitern und Soldaten ab (Abb. 8 und Abb. 9). Wird die CO₂-Produktion gegen den Logarithmus der Körpermasse aufgetragen, ergibt sich eine lineare Funktion, in der b die Steigung der Regressionsgeraden beschreibt. Für Arbeiter nimmt b den Wert -0,308. ein. Für die Soldaten ändert sich der Wert von b auf -0,241 (Abb. 8 und Abb. 9).

Abbildung 8: Körpermasseabhängigkeit der CO₂-Produktion bei Arbeitern

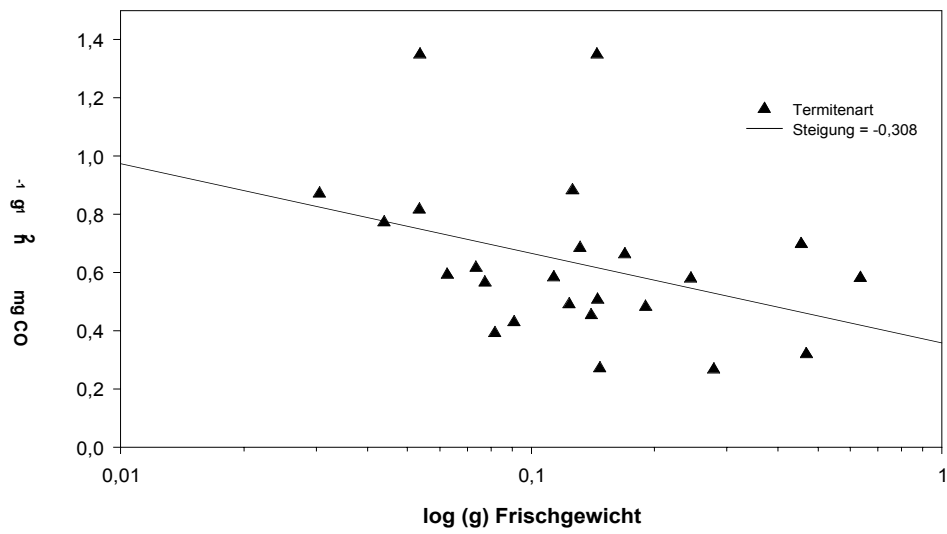
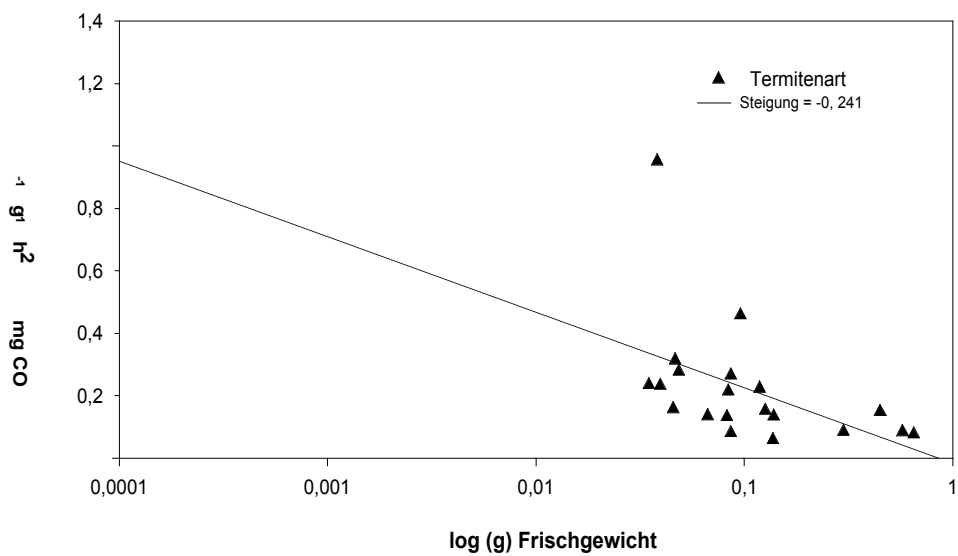


Abbildung 9: Körpermassenabhängigkeit der CO₂-Produktion bei Soldaten



3.5 Familienabhängigkeit der spezifischen CO₂-Produktion

Die Arten der Familie Rhinotermitidae produzieren durchschnittlich mehr CO₂ als die Arten der übrigen Familien bzw. Unterfamilien. Sie unterscheiden sich mit hohem Signifikanzniveau ($p < 0,001$) jeweils von den Termitidae, Apicotermitinae und den Nasutitermitinae, während zwischen diesen Gruppen keine Unterschiede festzustellen sind (Abb. 10; Tab. 11).

Abbildung 10: Spezifische CO₂-Produktion der Arbeiter abhängig von der taxonomischen Einteilung nach Familien bzw. Unterfamilien

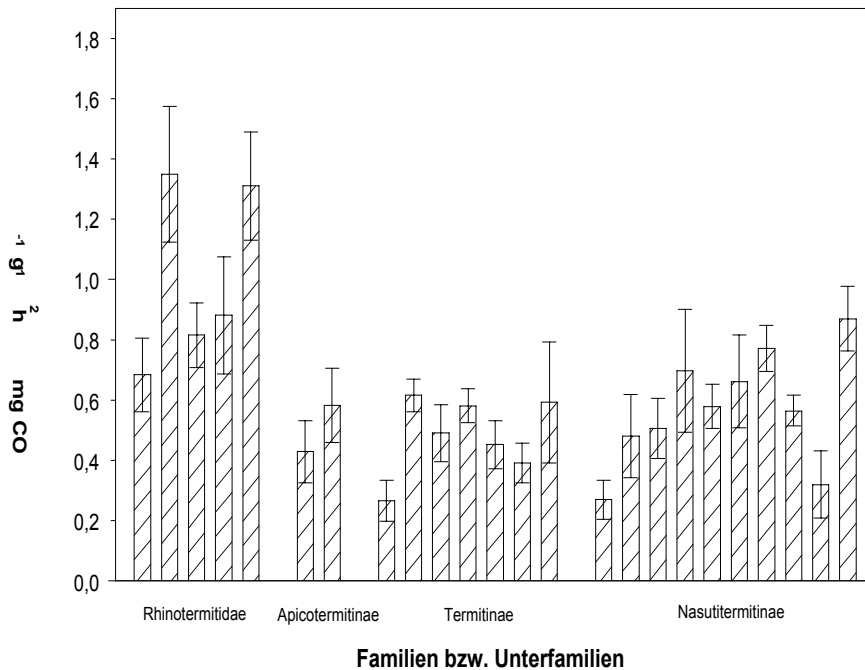


Tabelle 11: CO₂-Produktion der Termitenarbeiter abhängig von der Familienzugehörigkeit

<i>Familie</i>	<i>[mg CO₂ h⁻¹ g⁻¹]</i>	<i>SD</i>	<i>Statistik</i>	<i>Rhino vs. Term.</i>	<i>Rhino vs. Apic.</i>	<i>Rhino vs. Nasu.</i>
Rhinotermitidae	1,07	0,31	Normalverteilt	+	+	+
Termitidae	0,47	0,14	Equal Variance	+	+	+
Nasutitermitidae	0,57	0,19	ANOVA	P = 0,01	P = 0,01	P = 0,01
Apicotermitidae	0,51	0,11	-	-	-	-

3.6 Nahrungsabhängigkeit der CO₂-Produktion

Die CO₂-Produktion der Termitenarten korreliert mit der jeweiligen Nahrung. Die Holzfresser produzieren signifikant mehr CO₂ als Interface-fresser ($p < 0,005$) und Spezialisten ($p < 0,001$). Dabei ist zu beachten, dass in der Gruppe der Spezialisten nur zwei Gattungen stehen. Der Vergleich zwischen Holzfressern und OM-Fressern ergab dagegen keine signifikanten Unterschiede, dabei ist auch hier der Trend zu beobachten, dass Holzfresser durchschnittlich mehr CO₂ produzieren als die Nahrungsgilden der OM-Fresser (Abb. 11, Tab. 12).

Abbildung 11: Spezifische CO₂-Produktion der Arbeiter aus 24 Termitenarten abhängig von der Nahrungsgilde

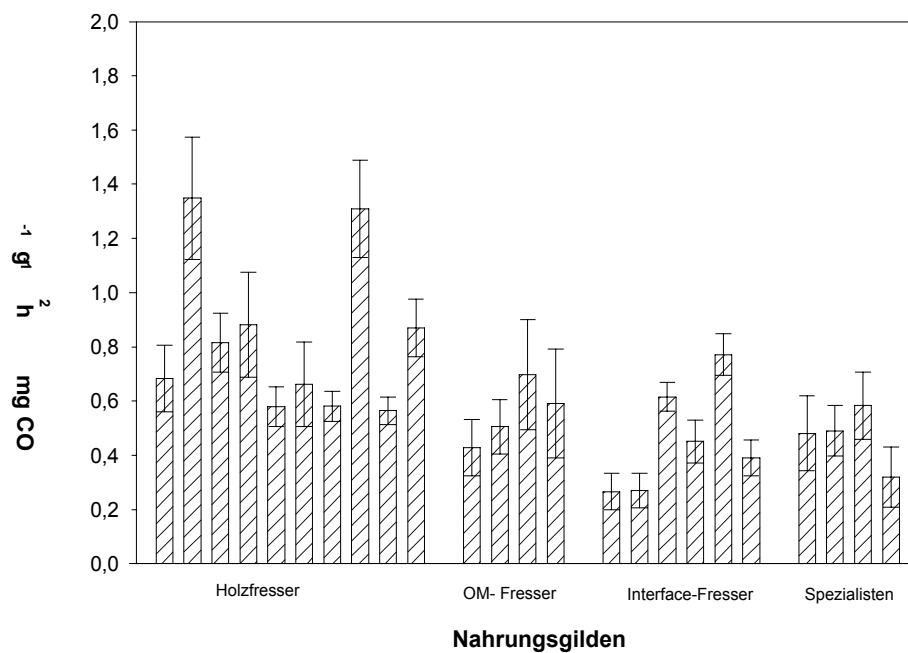


Tabelle 12: Durchschnittliche CO₂-Produktion der Arbeiter in Bezug auf die Nahrungsgilde

Nahrungsgilde	[mg CO ₂ h ⁻¹ g ⁻¹]	SD	Statistik	Holzfresser vs. Interface	Holzfresser vs. Spezialist
Xylophag	0,83	0,13	Normalverteilt	+	+
Org. Material	0,56	0,15	Equal Variance	+	+
Interface	0,46	0,06	T-Test	P = 0,017	P = 0,01
Spezialisten	0,47	0,12			

4 Diskussion

Für 24 repräsentative Termitenarten wurde die CO₂-Produktion als Kenngröße ihrer Umsatzleistungen bestimmt. Dabei konnte gezeigt werden, dass beim Vergleich zwischen den Arten die Körpermasse und die CO₂-Produktion voneinander abhängen (nach Rubner's Oberflächengesetz). Darüber hinaus wurde festgestellt, dass die CO₂-Produktion von der Termitenart und den Kasten abhängt. Es war ebenfalls möglich, von der Atmungsleistung auf die taxonomische Einteilung und auf die Nahrungsgilde der Termiten zu schließen.

4.1 Überprüfung der Rubnerschen Regel von 1883

Die Körpergröße von Organismen determiniert deren metabolischen Leistungen. Ein Gramm Körperzellen eines Elefanten verbraucht über hundertmal weniger Sauerstoff als ein Gramm Körperzellen einer Spitzmaus. Dieses Phänomen ist nicht nur auf Säugetiere beschränkt. Daten, die Sauerstoffverbrauch mit der Körpergröße korrelieren, wurden für Mikroorganismen, Insekten, Warmblüter, Kaltblüter sowie Pflanzen ermittelt (Hemmingsen, 1960). Wird die Körpergröße gegen den Sauerstoffverbrauch logarithmisch aufgetragen, weist die daraus resultierende Regressionsgrade immer eine Steigung von 0,75 auf. Daraus kann abgeleitet werden, dass dieser Zusammenhang ein ubiquitäres biologisches Gesetz darstellt. Der deutsche Physiologe Max Rubner formulierte dies bereits 1883: die Größe der Körperoberfläche eines Organismus determiniert dessen Metabolismusleistung (Schmidt-Nielsen, 1985).

Die Gleichung $y = aw^b$ (Kapitel 3.4) ist die innerartliche Abwandlung dieses ubiquitären Gesetzes. Das liegt daran, dass sich interspezifische Verhältnisse wie beispielsweise zwischen Reptilien und Säugetieren besser über logarithmische Gleichungen zeigen. Die intraspezifischen hingegen lassen sich einfacher über allometrische Gleichungen nachweisen, wie im Fall der Termiten (Schmidt-Nielsen, 1985). Die CO₂-Produktion der untersuchten Termiten nimmt mit steigendem Körpergewicht ab. Die negative Steigung beträgt bei Soldaten $-0,204$ und bei

Arbeitern $-0,308$. Da CO_2 -Produktion ambivalent zu Sauerstoffverbrauch verläuft, ergibt sich für den Sauerstoffverbrauch eine Steigung von $0,796$ für Soldaten und $0,692$ für die Arbeiter der untersuchten Arten. Diese Werte liegen sehr nahe an dem oben vorgestellten allgemeingültigen Wert von ca. $0,75$. Der Zusammenhang zwischen Körpermasse und Sauerstoffverbrauch wurde für sechs australische Arten bereits 1978 von Woods & Sands nachgewiesen. Zusätzlich konnte für weitere 23 afrikanische Arten durch Bignell *et al.* (1997) eine Bestätigung der Gesetzmäßigkeit erbracht werden. Allerdings haben weder Wood & Sands (1978) noch Bignell *et al.* (1997) die untersuchten Termiten nach Kasten getrennt. Der Nachweis für die verschiedenen Kasten wurde hier zum erstenmal erbracht.

4.2 Körpermasse und CO_2 -Produktion der Termitenarten

Die Körpermassen der Termiten unterscheiden sich einerseits zwischen den einzelnen Arten und andererseits zwischen den Kasten. Artspezifische Unterschiede in der CO_2 -Produktion waren zu erwarten, diese konnten jedoch nicht mit den ökologischen und taxonomischen Eigenheiten der Tiere verknüpft werden (Tab.7 und 8; Abb. 6 und 7). Die Tatsache, dass die Kaste der Soldaten schwerer ist als die der Arbeiter liegt im wesentlichen an ihrer Funktion im Staat: Sie dienen dem Schutz der Arbeiter und zur Verteidigung des Nests. Bei der Gattung *Nasutitermes* allerdings sind die Soldaten kleiner, da sie sich auf chemische Verteidigung spezialisiert haben. Soldaten besitzen, bei den meisten Gattungen, einen größeren Kopf, mehr Muskeln oder größere Mandibel (Wilson, 1971; Pearce, 1997). Ihre Funktion im Staat bedingt für die vorliegende Arbeit, dass es nicht möglich war, die beiden Kasten gleichmäßig zu beproben. Bei vielen Arten liegt die Individuenzahl der Soldaten weit unter der von Arbeitern (siehe u.a. Wood & Sands, 1978; Eggleton, 1994). Erschwerend kam ein ausgeprägter Dimorphismus der Soldaten in machen Gattungen hinzu, wie z. B. *Rhinotermes*. Bei *Rhinotermes* konnten nur Kleine Soldaten in die Auswertung miteinbezogen werden, da die Anzahl der Großen Soldaten zu niedrig ist. Soldaten produzieren insgesamt weniger CO_2 als Arbeiter und dies darüber hinaus auch noch in sehr unterschiedliche Mengen. Dies könnte mit der unterschiedlichen Ernährungsweise der Soldaten und Arbeiter in einem Termitenstaat zusammenhängen. Die meisten Soldaten, z. B. aus der Gattung

Nasutitermes oder aus der Gattung Heterotermes, besitzen funktionell reduzierte Mandibeln. Daher sind sie nicht in der Lage sich selbst zu ernähren, sondern werden von den Arbeitern gefüttert. Diese Tatsache legt die Vermutung nahe, dass die Menge der CO₂-Produktion nicht ausschließlich auf die unterschiedliche Körpermasse zurückzuführen ist, obwohl eine Korrelation zwischen Körpermasse und CO₂-Produktion nachgewiesen werden konnte. Es handelt sich wahrscheinlich um eine Charakteristik, die sich auf die unterschiedlich funktionelle Eigenschaften der Kasten zurückführen lässt. Leider sind bis dato von anderen Autoren keine Differenzierungen bezüglich der Kohlendioxidproduktion zwischen Kasten bekannt, und daher können keine weiteren Daten zum Vergleich herangezogen werden.

4.3 Die Rolle der Nahrung bei der CO₂-Produktion der Termiten

Von Rouland (1993), Sanderson (1996), Bignell *et al.* (1997) und Tayasu *et al.* (1998) wurde übereinstimmend darauf hingewiesen, dass die Atmungsleistungen von Termiten davon abhängen, welcher trophischen Stufe sie im Ökosystem angehören.

Holz besteht aus Zellulose und Lignin. Der Ligninanteil von Holz beträgt ca. 30 Prozent und der Zelluloseanteil ungefähr 50 Prozent (CASA code, 1994). Lignin besteht aus sehr komplexen und schwer zu trennenden Kohlenstoff-Verbindungen. Außer Termiten sind wenige Organismen in der Lage Lignin abzubauen, darunter z. B. Weißfäulepilze und einige Bodenmikroorganismen (Kato *et al.*, 1998).

Die hier gezeigten signifikanten Unterschiede zwischen den Rhinotermitidae und den Termitinae sowie Apicotermitinae bezüglich ihrer Kohlendioxidproduktion unterstützen die Annahme, dass im Darm holzfressender Termiten andere Vorgänge ablaufen, die zu einer erhöhten CO₂-Produktion führen. Die Rhinotermitidae sind ausschließlich Holzfresser (Abb.: 10, Tab. 12). Zur Unterstützung dieser Annahme kommen die signifikante Unterschiede zwischen Holzfressern und Interface-Fressern sowie Spezialisten (Abb. 11, Tab.12).

Bei afrikanischen und asiatischen Termiten wurde bereits ein Zusammenhang zwischen der Kohlendioxidproduktion respektive Sauerstoffverbrauch und der trophischen Gruppe bewiesen (Rouland, 1993; Nunes *et al.*, 1997; Eggleton *et al.*, 1998; Jeeva *et al.*, 1999).

Die traditionelle Sichtweise, dass Termiten auf ihre assoziierten Darm-Mikroorganismen bei der Verdauung von Zellulose angewiesen sind, ist mittlerweile überholt, da endogene Zellulasen bei allen rezenten Termitenarten nachgewiesen wurden (Slaytor, 1992; Higashi & Abe, 1997). Die Phosphophenolpyruvat-Carboxylase (PEP-Carboxylase) ist bei Termiten inaktiv. PEP ist das Enzym dass die Gluconeogenese kontrolliert bei der Gewinnung von Zucker aus Pyruvat. Sehr wahrscheinlich können Termiten das Pyruvat aus den zelluloseabbauenden Protozoen oder Bakterien gar nicht verwenden, sondern müssen den Zucker über andere Wege gewinnen (O'Brian & Breznak, 1984; Slaytor, 1992). Jedoch ist das Vorhandensein solcher Zellulasen kein selektiver Vorteil dieser Termitenarten, denn es ist ebenfalls nachgewiesen worden, dass alle Termitenarten früher oder später die Fähigkeit, Zellulose abzubauen verlieren, wenn sie teilweise oder ganz von ihren mikrobiellen Partner getrennt werden (Cleveland, 1925; Sands, 1969; Eutick *et al.*, 1978). Darüber hinaus besitzen Termitenarten mit endogenen Zellulasen trotzdem assoziierte Mikroorganismen.

Das Vorhandensein der Darmsymbionten wird auf die spezielle Problematik der Ernährungsweise zurückgeführt. Durch die Konsumtion von Zellwandpartikeln (Zellulose) stehen Termiten vor dem Problem, ihr Kohlenstoff-Stickstoff Budget auszubalancieren, denn Pflanzenmaterial hat weniger als 0,5% Stickstoff und somit ein Verhältnis von 350-1000 des Kohlenstoffs zu Stickstoff (Cowling & Merrill, 1966; LeFage & Nutting, 1978). Dagegen weist Termitengewebe acht bis 13 Prozent Stickstoff bzw. ein C:N Verhältnis von vier bis zwölf auf (Matsumoto, 1976). Daher wird vermutet, dass Termiten das Problem der Stickstoffanreicherung über ihre Mikroorganismen lösen (LaFage & Nutting, 1978; Collins, 1983b; Slaytor & Chappel, 1994). Stickstofffixierung aus der Atmosphäre im Hinterdarm der Termiten wurde nachgewiesen (Sylvester-Bradley *et al.*, 1978, 1983). Es gibt relativ ausführliche Untersuchungen zur Rolle der assoziierten Mikroorganismen bei der Zelluloseverdauung (O'Brian & Slaytor, 1982; Breznak, 1984; Slaytor, 1992;

Breznak & Brune, 1994). Bezüglich der Kohlenstoff-Stickstoff Problematik sind dagegen wenige Arbeiten erstellt worden (Higashi, 1992). Bis heute besteht keine Klarheit darüber, welche Rolle diese eindrucksvolle mutualistische Beziehung von Mikroorganismen und Termiten bei ihrer Evolution zu diversen funktionellen Gruppen spielte. Eine interessante Erklärung der Mikroben-Insekten Beziehung wurde von O'Brian und Breznak (1994) vorgelegt: Termitenzellen sind offenbar nicht in Lage Pyruvat zu decarboxylieren, weil eines der Schlüsselenzyme, die Pyruvatdehydrogenase (PDH) fehlt. Demnach wären die Mikroorganismen hauptsächlich für die Decarboxylierung von Pyruvat verantwortlich. Vermutlich sind sie ebenso essentiell an Sekundärprozessen wie Methanogenese und Azetogenese beteiligt und fungieren damit als eine Art Senke für freie Wasserstoffradikale (Breznak, 1994).

Zum Verständnis der Kohlenstoffmobilisierung durch Termiten ist die Rolle der Bakterien jedoch essentiell, da beispielsweise Methan nur unter deren Beteiligung entstehen kann. Bei Termiten wird zwischen null und sechs Prozent des Kohlenstoffs als Methan ausgestoßen (Bignell *et al.*, 1997).

Die Zellulose wird in Glukose-Monomere zerlegt, und anschließend zu Azetat, CO₂ und Wasserstoff vergärt. Azetogene und methanogene Bakterien verwerten daraufhin das Kohlendioxid. Die azetogenen Bakterien reduzieren CO₂ und produzieren Azetat, die methanogenen Bakterien hingegen Methan (Braumann *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 1994). Zudem verfestigen sich Hinweise, dass verschiedene Abläufe des Citrat-Zyklus in den Mikroorganismen des Termitendarms stattfinden. Davon verläuft einer aerob und endet in der Produktion von CO₂ durch die bakterielle Gemeinschaft. Daher wird davon ausgegangen, dass wenigstens zum Teil Sauerstoff im Darm von Termiten verfügbar sein muss (Brune *et al.*, 1995).

Die typischen Endprodukte einer fermentativen Oxidation durch Bakterien, wie Azetat und andere Fettsäuren, werden im Termiten-Enddarm angehäuft (Anklin-Mühlmann *et al.*, 1995). Beispielsweise kann Azetat durch Termitenzellen verwendet werden, um die oxidative Atmung zu unterstützen (Odelson & Breznak, 1983; Hogan *et al.*, 1983), dabei entsteht wiederum CO₂. Bei holzfressenden Arten wird dieser Prozess durch eine fermentative Mikroflora unterstützt. In den OM- und

interfacefressenden Arten ist die Dichte dieser mikrobakteriellen Fauna viel geringer oder völlig abwesend. Sie werden durch eine methanogene Fauna charakterisiert. (Cookson, 1988; Braumann *et al.*, 1992; Rouland, 1993).

Von Termitenpopulationen, in welchen die trophische Gruppe mit der methanogenen Fauna dominiert, wird mehr Methan pro Gramm Biomasse produziert. Da hingegen ist von Populationen, die einen großen Anteil an holzfressenden Arten und somit eine fermentative Darmfauna besitzen, fast nur CO₂ zu erwarten.

Die meisten Untersuchungen über die Atmungsvorhänge im Termitendarm wurde über Holz- oder Streufresser angefertigt (hier in der Gruppe der Spezialisten vertreten, allerdings nur mit einer Art, *Syntermes molestus*). Daher ist über die Vorgänge im Darm der OM- oder Interfacefresser fast nichts bekannt. Bei diesen trophischen Gruppen ist es durchaus möglich, dass Polysaccheride wie Zellulose gar nicht das primäre Substrat stellen (Bignell, 1994; Bignell *et al.*, 1997).

Einen Hinweis auf das veratmete Substrat kann zusätzlich noch der Atmungsquotient (RQ) leisten. Der Atmungsquotient beschreibt das molare Verhältnis von CO₂ zu O₂. Bei einer Ernährung die hauptsächlich auf Zellulose basiert, sollte der Atmungsquotient um eins liegen, denn dieser Wert ist ein Hinweis auf den Abbau von Kohlehydraten, da für jedes Molekül CO₂ auch ein Molekül O₂ verbraucht.

Bignell *et al.* (1997) zeigten, dass der RQ von 24 Arten aus den afrikanischen Termitidae nahe eins liegt. Nur drei Arten haben einen RQ deutlich höher als eins, nämlich *Acanthotermes acanthothorax* (RQ=1,97, Holzfresser) , *Jugositermes tuberculatus* (RQ = 1,17, OM-Fresser) und *Termes hospes* (RQ = 1,22, Interface-Fresser). Dahingegen liegen vier Arten unter eins, hierbei handelt es sich ausschließlich um Vertreter der Nahrungsgilde OM-Fresser nämlich *Astalotermes quitus* (RQ = 0.95), *Pericapritermes amplignathus* (RQ = 0.95) *Cubitermes fungifaber* (RQ = 0.93) sowie *Astalotermes sp. 2* (RQ = 0.90). Diese Werte suggerieren einen Unterschied zwischen dem RQ der OM-Fresser und den anderen trophischen Gruppen. Jedoch konnten keine Signifikanzen gezeigt werden, daher geht der Autor davon aus, dass die Unterschiede nicht ausschließlich auf unterschiedliche Substrate zurückzuführen sind. Offenbar hat die

Nahrungsgewohnheit keinen signifikanten Einfluss auf den RQ. Die hier erhobenen Daten zeigen jedoch, dass die Nahrungssubstrate einen signifikanten Einfluss auf die Kohlendioxidproduktion ausüben.

Eindeutig sind Holzfresser und Interfacefresser in den neotropischen Populationen wesentlich häufiger als Spezialisten, zu denen die Laubfresser, Inquilinen und Flechtenfresser zählen (Bandeira 1978, 1979). In diesem Zusammenhang sollte darauf hingewiesen werden, dass die Vertreter der holzfressenden Familie Kalotermitidae in der vorliegenden Arbeit vollständig fehlen (Tab.1,3,4). Rebello & Martius (1994) sowie Rebello (1998) haben Kalotermitidae in Lichtfallen gefangen, jedoch konnten in der Unterbewuchs-Region nie Nester gefunden werden. Sehr wahrscheinlich beschränkt sich ihre Verbreitung auf den Kronenraum. Die Kalotermitiden spielen im Kohlenstoffkreislauf des neotropischen Regenwaldes vermutlich eine untergeordnete Rolle, da sie keine dominanten Arten stellen. In einer Arbeit von Bandeira (1987) wird für den Festlandregenwald festgestellt, dass sie wahrscheinlich weniger als vier Prozent der gesamten Termitenpopulation ausmachen.

In den meisten Regionen der Erde stellen holzfressende Termiten den größten Anteil der Isoptera (Wood & Sands, 1978; Abe, 1997). Es gibt aus einem Regenwald in Kamerun aber Untersuchungen, die zeigen, dass dort vor allem OM-Fresser die Termitenfauna dominieren (Eggleton *et al.*, 1995, 1996; Bignell *et al.*, 1997).

Die Unterschiede in der Darmfauna, die wiederum mit der Ernährungsweise einhergehen, manifestieren sich in der Menge des produzierten CO₂ (Tab. 9; Abb. 10 und 11). Die Unterscheidung bei der Einteilung in niedere und höhere Termiten basiert ebenfalls auf der Darmfauna (Tab. 1). Im Darm der niederen Termiten finden sich außer Bakterien noch Protozoen. Bei den höheren Termiten gibt es ausschließlich Bakterien in deren Darm. Daraus ergibt sich die gezeigte Überschneidung zwischen funktionellen und taxonomischen Gruppenmerkmalen.

Die vergleichsweise hohen Werte der CO₂-Produktion von holzfressenden Termiten sowie die Dominanz dieser Nahrungsgilde in Ökosystemen werfen vor allem folgende Frage auf:

1. Inwieweit verändert sich die Rolle der Termiten in Kohlenstoffbudgets (z. B.: atmosphärisches Kohlendioxid oder Bodenkohlenstoff), wenn man die nahrungsgildenspezifischen Daten berücksichtigt?

Diese Frage wird im letzten Teil C der vorliegenden Arbeit weiterverfolgt.

TEIL B

Termiten in agroforstwirtschaftlich genutzten Waldflächen in Zentralamazonien

5 Einleitung

Neotropische Primärwälder stehen zum größten Teil auf Oxisol (Latosol) und Ultisol-Böden (FAO, 1974). Die Nährstoffzyklen dort sind hocheffizient, da sie sehr schnelle Umsatzraten aufweisen. Dabei werden die Nährstoffe nicht in den Böden, sondern in der Phyto-Biomasse angelegt. (Vitousek & Sanford, 1986; Anderson & Ingram, 1989). In den Tropen ist außerdem die Bodenfauna wesentlich dominanter als in gemäßigten Breiten. Die Gründe hierfür liegen vermutlich darin, dass die Organismen in den Tropen konstante Bodenbedingungen vorfinden (hohe Temperatur, keine Winter, genug Regen). Die Nährstoffe in gemäßigten Breiten werden im Boden angereichert. Im Gegensatz dazu halten in den Tropen dynamische Prozesse die Nährelemente im Fluss und dadurch ist deren Verweildauer in den Böden kurz (Seastedt, 1995; Swift *et al.*, 1998). Eine veränderte Landnutzung, die sich über Primär- sowie Sekundärwald hin zu landwirtschaftlich genutzten Systemen erstreckt, bringt qualitative und quantitative Veränderungen der Nährstoffzyklen mit sich (Swift *et al.*, 1998). Eine Störung der Bodenfauna, beispielsweise durch Abholzen oder Abbrennen, trägt dazu bei, dass die Rückführung der Nährstoffe in den Boden z. T. signifikant abnimmt (Black *et al.*, 1997). Daher befinden sich die Nährstoffkreisläufe der landwirtschaftlich genutzten Flächen in einem "low-end" Gleichgewicht. Vor allem durch die Ernte werden wichtige Elemente dem Kreislauf entzogen. Verschiedene Autoren zeigen, dass eine Störung der Bodenfauna einen negativen Einfluss auf die Geschwindigkeit und Effizienz von Nährstoffzyklen zur Folge hat (Swift *et al.*, 1992; Tian *et al.*, 1995).

In Amazonien wird Primärwald in rasantem Tempo in Ackerland umgewandelt (siehe Withmore & Sayer, 1992), dabei nimmt die Waldfläche jedes Jahr um ca. 1.5 Prozent ab (Fearnside, 1998). Insgesamt wurden seit 1985 mehr als 70 Millionen Hektar in Ackerland umgewandelt (Rezende *et al.*, 1999). Daraus ergeben sich mit Sicherheit Veränderungen der Bodenfauna, denn wird Primärwald in Ackerland umgewandelt, sind beispielsweise Diversitäts-Verlust und Veränderungen in der Artenzusammensetzung gut dokumentierte Folgen in Asien, Afrika und Südamerika (Lal 1987; Lavelle & Pashanasi, 1989; Eggleton 1995). Über die Termiten in den Neotropen sind erst wenige Studien zu diesem Thema erstellt worden (Bandeira, 1979; de Souza & Brown, 1994).

Termiten sind keine sesshaften Organismen. Ihre Nester sind zwar größtenteils an einem Baumstamm fixiert (arboreal) oder befinden sich über- bzw. unterirdisch an einer Stelle (epigäisch). Ihre Strategie der Nahrungssuche setzt jedoch Mobilität der Tiere voraus. Um totes Holz, organisches Material oder Laub von ihrem Nest aus zu erreichen, schwärmen Arbeiter durch zahlreiche Gänge im Boden oder überirdisch durch überdachte Galerien aus, wobei bis heute über ihren Aktionsradius sehr wenig bekannt ist, vor allem in den Neotropen. Jedoch wurden für Arten der Gattung *Nasutitermes* in Südostasien Fouragier-Distanzen von über 40 m festgestellt (Abe, 1979), und für Vertreter der afrikanischen Gattung *Macrotermes* über 50 m dokumentiert (Darlington, 1989; Jones, 1990). Bei Termiten in einem Überschwemmungswald in Amazonien stellte Martius (1989) sogar Distanzen bis zu 150 m fest.

Im amazonischen Festlandregenwald (Terra firme) sind manche Termitenarten (z.B. *Nasutitermes*; Martius 2001, pers. Mitt.) in hohen Dichten auf Lichtungen (in sogenannten "Lightgaps") zu finden. Lightgaps sind Stellen im Wald, in denen ein oder mehrere abgestorbene, umgestürzte Bäume für ein Loch in der geschlossenen Kronendecke sorgen, und so mehr Sonnenlicht bis auf den Waldboden gelangt (Dibog, 1998). Da *Nasutitermes*-Arten hier stärker, andere Gattungen weniger stark vertreten sind, liegt die Vermutung nahe, dass sie mikroklimatisch auf Veränderungen reagieren (Lobry de Bruyn & Cronacher, 1990; Storck, 1993). Auf dieser Beobachtung basiert die Idee, nach der mikroklimatischen Präferenz von neotropischen Termiten zu fragen. Reagieren sie beispielsweise auf

unterschiedliche Feuchtigkeit im Boden? Trifft dies zu, kann erwartet werden, dass verschiedene Waldformationen (ungestörter Wald, Sekundärwald und eine forstwirtschaftliche genutzte Fläche) einen Einfluss auf die Termitenfauna haben, denn sie bieten unterschiedliche mikroklimatische Bedingungen.

Eine weiterer Faktor, der die Verbreitung von Termiten beeinflusst, ist die Heterogenität eines Systems. Da das natürliche Habitat der Primärwald ist und dort die Diversität des Systems am größten ist, stellt sich die Frage, ob heterogene Polykulturen gegenüber Monokulturen nicht günstigere Bedingungen für die Bodenfauna, insbesondere Termiten, aufweisen.

Termiten treten auf landwirtschaftlich genutzten Flächen als Schädlinge auf (u.a. Mill, 1992; Logan, 1994; Pearce, 1997). Jedoch gelten von den über 2500 Termitenarten weltweit nur ein kleiner Prozentsatz als Schädlinge (Pearce & Waite, 1994). Ihre Aktivität und Anwesenheit sollte in landwirtschaftlich genutzten Flächen überwacht werden. Als wichtige Organismen für die Nährstoffzyklen ist ihre Anwesenheit als positiver Faktor für die nachhaltige Nutzung zu verstehen, da sie als Ökosystem-Ingenieure die Bodenstruktur verbessern (Anderson, 1988; de Bruyn & Cronacher, 1992; Black & Okwakol, 1997; Lavelle *et al.*, 1997). In Amazonien stellen Termiten mindestens 16 Prozent der Bodenfauna (Martius, 1994) deshalb sollte ihre Funktion als Bodenorganismen in Überlegungen für nachhaltige Nutzung landwirtschaftlicher Flächen miteinbezogen werden.

In diesem Teil der Dissertation wurde die Diversität und Aktivität der Termitenfauna in verschiedenen Waldsystemen untersucht, darunter ein Primärwald, ein Sekundärwald sowie mehrere landwirtschaftliche Versuchsflächen, um daraus eventuelle Anhaltspunkte für die Faktoren, die ihre Präsenz auf den Flächen bestimmen, zu finden. Eine geschlossene Bestandesstruktur entsprechend dem Primärwald, oder eine mehr offene, wie sie auf Lichtungen oder auf Plantagen zu finden ist, könnte die Termitenverteilung beeinflussen. Unterschiedliche Bestandsstrukturen bedingen unterschiedliche mikroklimatische Konditionen in den Standorten. Alternativ dazu kommt noch als Faktor der Komplexitätsgrad der Vegetation hinzu.

Gleichzeitig wurde ein Köderfang-Verfahren getestet, bei dem unter Verwendung verschiedener Ködersubstrate überprüft werden sollte, inwieweit die Nahrungsgildenzugehörigkeit im Feld mit solchen Verfahren identifiziert werden kann. Dadurch wäre man in der Lage, die Präsenz der Termiten auf den Boden oder die Streu ohne umständliche Einzelprobennahmen zu überwachen. Zunächst wurde jedoch die Aktivität von Termiten auf unterschiedlichen Waldflächen näher betrachtet.

Dabei wurden insbesondere folgende Aspekte berücksichtigt:

1. Kann festgestellt werden, wie sich die Zusammensetzung der Vertreter der Nahrungsgilden auf unterschiedlichen Waldflächen ändert?
2. Beeinflussen unterschiedliche Komplexitätsgrade der Vegetationsstruktur (Polykultur im Vergleich zur Monokultur) die Termitenaktivität?
3. Haben mikroklimatische Faktoren wie beispielsweise die Bodenfeuchtigkeit ebenfalls einen Einfluss auf die Termitenaktivität?

Daraus ergab sich die Durchführung folgender Freiland-Experimente:

1. Im Versuchsteil I wurde die Termitenfauna im Primärwald, Sekundärwald und einer Nutzholzpflanzung vergleichend untersucht. Hierbei wurde eine Methode zur Erfassung unterschiedlicher Nahrungsgilden der Termiten durch Ködersubstrate getestet.
2. Im Versuchsteil II wurden die Monokulturen vier verschiedener Baumarten im Vergleich zu Polykulturen mit denselben Baumarten mit Köderfallen dahingehend überprüft, ob hinsichtlich verschiedener Komplexitätsgrade der Vegetation nachweisbare Unterschiede bei der Termitenaktivität manifestieren. Der direkte Vergleich von Monokulturen zu Polykulturen mehrerer landwirtschaftlich relevanter Fruchtbäume stand im Mittelpunkt dieses Versuches. Hierbei wurde die Bodenfeuchte als mikroklimatischer Faktor gemessen.

6 Material und Methoden

6.1 Untersuchungsflächen

Die Versuchsflächen wurden ursprünglich als Terra firme-Gebiete (Festlandregenwald) eingestuft. Diese Flächen befinden sich auf dem Gelände der Embrapa. 1989 wurden dort 19 Hektar Primärwald abgeholzt, um eine Kautschukplantage anzulegen. Diese Plantage lag jedoch kurze Zeit später brach. Daraufhin wuchs Sekundärwald nach. 1992 wurde ein Teil des nachgewachsenen Sekundärwaldes in traditioneller Weise abgeholzt und gebrannt, insgesamt 18.9 Hektar. Darauf wurden insgesamt 18 verschiedene Pflanzungen angelegt.

Im Rahmen eines Projekts der Universität Hamburg in Kooperation mit der EMBRAPA-CPAA 1993 wurde ein Versuchsfeld (Abb. 13) etabliert. Darin wurden vier verschiedene sogenannte Anreicherungspflanzungen (Polykulturen), vier Monokulturpflanzungen sowie eine Brache angelegt. Die vier Polykulturen existieren zusätzlich in vier unterschiedlichen Düngervarianten (Systeme I-IV, Abb. 13). Von den Systemen gibt es je fünf Wiederholungen (Block: A, B, C, D, E). Die Größe der einzelnen Anreicherungspflanzungen sowie der Monokulturen beträgt 32 x 48 m. Direkt an die Anreicherungspflanzungen grenzen Primärwald (Abb. 12) und Sekundärwald, die belassen und zum Teil bezüglich ihrer Vegetationsstruktur untersucht wurden (Preisinger & Skatulla, 2000). 1997 betrug der durchschnittliche Niederschlag 2582 mm und die Durchschnittstemperatur 27.9 °C (aus: Beck *et al.*, 1998).

Abbildung 12: Panorama des Primärwalds auf dem Embrapagelände



Abbildung 13: Luftaufnahme des Versuchsfelds(Block C) auf dem Embrapagelände



6.2 Köderfallen

Um die Aktivität der Termiten in den unterschiedlichen Systemen auf eine nicht invasive Weise untersuchen zu können, wurde eine Methode verwendet, die keine große Eingriffe in die Flächen verursachte. Es wurden Köderfallen eingesetzt, die auf einer Idee von Su *et al.*(1985) basieren. Dabei handelt sich um PVC-Röhren, die einen Köder enthalten (Holz, Pappe etc.). An zwei Seiten befinden sich Öffnungen, die den Termiten die Zugang zum Köder erleichtern sollen. Die Größe der Fallen betrug 25 cm in der Länge und 16 cm im Durchmesser und die der sechs Öffnungen 3 x 1 cm. Sie wurden mit Hilfe eines Bodenbohrers ca. 30 cm tief in den Boden eingegraben und mit einem Deckel verschlossen (siehe Abb. 14).

Die Termiten können durch die seitlichen Öffnungen oder von unten an das Substrat gelangen. Die Größe der Fallen sowie die Installations-Tiefe, ist ausreichend, da Termiten hauptsächlich in der oberen 30 cm tiefen Schicht des Bodens aktiv sind (Lavelle, 1995).

Durch den Deckel waren die Fallen vor Witterungseinflüssen und Licht geschützt. Im Inneren der Köderfallen wurden die Ködersubstrate platziert (Abb. 15, 16).

Abbildung 14: Schemazeichnung der verwendeten Köderfallen

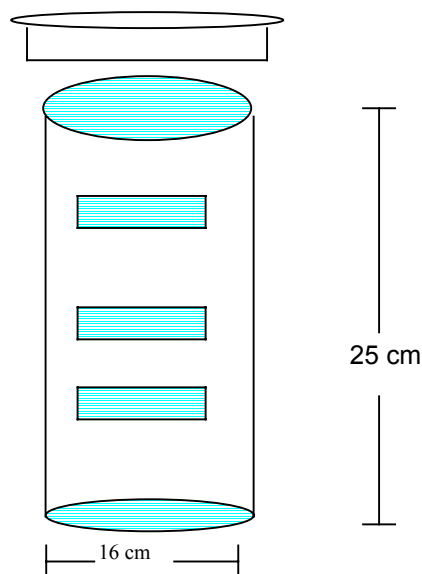


Abbildung 15: Installierte Köderfalle im Primärwald



Abbildung 16: Ködersubstrat (Holz) mit Termiten-Galerie



6.3 Versuchsteil I: Termitenaktivität auf unterschiedlichen Waldflächen und der Verwendung von Ködersubstraten bei der Einteilung in Nahrungsgilden

6.3.1 Versuchsflächen

Im Primärwald wurden je zwei Flächen der Größe 40 x 40 m ausgewählt. Analog dazu wurden noch zwei Flächen dergleichen Größe im Sekundärwald markiert. Als dritte Versuchsfläche wurden je zwei Anreicherungspflanzungen (48 x 32 m) des SHIFT Versuchsfelds (Abb. 13) auf dem EMBRAPA Gelände ausgewählt (System IV). In den Pflanzungen finden sich vier Nutzholzarten *Hevea brasiliensis*, *Swietenia macrophylla*, *Schizolobium amazonicum*, und *Carapa guianensis*. Zwischen den Baumreihen befand sich Vegetation, hauptsächlich bestehend aus zwei Pionierarten (*Vismia guianensis* (Aubl) Choisy, Clusiaceae, *Lacistema pubescens*, Mart.)

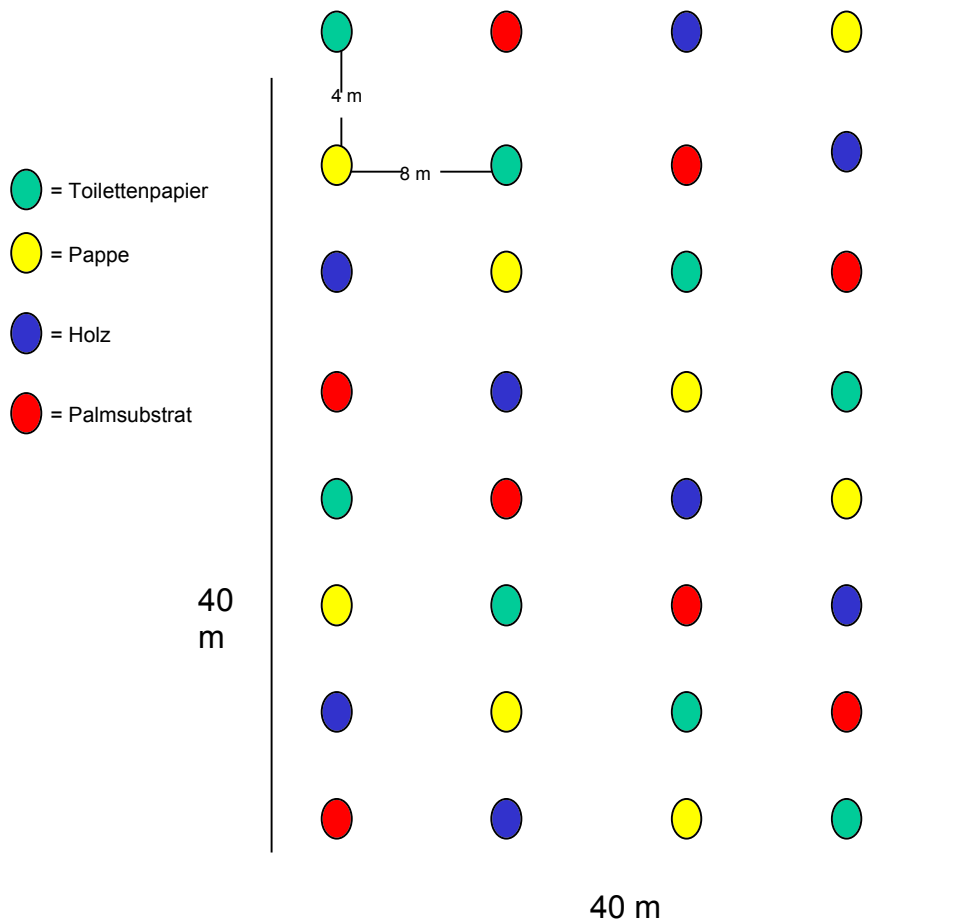
6.3.2 Verwendete Köder und ihre Zielgruppen:

In die Köderfallen wurden gleichgroße Stücke aus Wellpappe und Toilettenpapier (handelsübliches, ungebleichtes Toilettenpapier) für Interfacefresser gegeben. Zusätzlich wurde Holz als Köder eingesetzt (Für Holz und Interfacefresser). Bei den verwendeten Holzarten handelte es sich um das in Amazonien weitverbreitete Açacu (Acajai blanc, *Simaruba amara* Aubl.), sowie Fava (*Vateira guianensis* Aubl. legit Dünisch, 2000). Ein weiteres Ködersubstrat war aus Palmsubstrat ("Xaxim"), ein in Brasilien handelsübliches Pflanzensubstrat aus dem Gärtnereibedarf in Manaus. Die Zielgruppe dieses Substrates waren die OM-Fresser sowie Spezialisten.

6.3.3 Versuchsaufbau von Teil 1

In allen drei Waldsystemen wurden jeweils vierzig Fallen mit alternierender Substratfolge ausgebracht (Abb. 17). Am Tag der Installation im Feld hatten alle Köder einer Gruppe das gleiche Gewicht sowie dieselbe Größe: Die Holzpfähle waren 20 cm lang, acht cm im Durchmesser und ihr Gewicht betrug 40 Gramm. Die Pappköder konnten zu einer Röhre zusammengerollt werden, sodass sie den gleichen Durchmesser wie Holz hatten und 15 Gramm wogen. Die Palmsubstratköder wogen 30 Gramm und maßen zehn cm im Durchmesser sowie 20 cm in der Länge. Alle Substrate befanden sich im lufttrockenen Zustand. Die Fallen wurden monatlich überprüft, dabei wurden jeweils die Köder, die mit Termiten besetzt waren, registriert. Der gesamte Beobachtungszeitraum betrug neun Monate (Februar 1998 bis Oktober 1998).

Abbildung 17: Anordnung der Köderfallen sowie die Substratabfolge auf einer Versuchsfläche von 40 x 40 m



6.4 Versuchsteil II : Vergleiche zwischen Monokulturen und Polykulturen

6.4.1 Versuchsflächen

Die Versuchsflächen liegen auf dem SHIFT-Versuchsfeld der EMBRAPA. Eine *Bactris*-Monokultur wurde mit einem Polykultur-System (System II) verglichen, das neben *Bactris* auch andere Baumarten enthielt. Weiterhin wurden drei Monokulturen (*Hevea*, *Citrus sinensis* und *Theobroma grandiflorum*) mit einer Polykultur verglichen, die diese Baumarten gemeinsam mit Kokospalmen enthielt (System III). Bei der in der Trockenzeit untersuchten Monokultur handelte es sich um Palmen der Art *Bactris gasipaes* die in Amazonien einen hohen landwirtschaftlichen Nutzen haben. Die Palmenreihen waren im Abstand von 4 m gepflanzt und es gab 6 Baumreihen pro Versuchsfläche. Die gesamte Versuchsfläche war 20 x 20 m groß, dort waren keine Bodendecker als spontane Vegetation vorhanden. Die zum Vergleich ausgewählte Polykultur (Polykultur II) besteht aus vier verschiedenen Nutzbaumarten mit jeweils einer Fläche von 48 m x 32 m: Das Pflanzsystem besteht aus miteinander abwechselnden Reihen von Palmen (*Bactris gasipaes* H.B.K), Urucum (*Bixa orellana*) sowie gemischten Reihen aus *Theobroma* (*Theobroma grandiflorum* Willd. ex Spreng) und Paranuß (*Bertholletia excelsa*) sowie *Pueraria phaseoloides* als Bodendecker (Abb. 13).

Bei den übrigen beprobten Monokulturen während der Regenzeit handelte es sich um drei verschiedene Pflanzungen, mit jeweils einer Nutzbaumart auf einer Fläche von 48 m x 32 m (*Hevea*, *Citrus sinensis* und *Theobroma grandiflorum* sowie Bodendecker (*Clidemia "Hirta"*; *Rubiaceae Borreria* cf *latifolia*; legit Preisinger). Die Polykultur, mit der diese Monokulturen verglichen wurde, war die Polykultur III: Dabei handelt es sich um eine Polykultur mit den o.g. Bäumen und einer Kokospalmenart (*Cocos nucifera*) und Bodendecker (Abb. 19).

6.4.2 Versuchsaufbau

In den Monokulturen wurden jeweils zehn Köderfallen ausgebracht, davon jeweils fünf unter einem Baum und weitere fünf unter dem Bodendecker. Der Abstand zu jedem Baum betrug 60 cm. Die Köder waren nur aus Holz (siehe Ergebnisse zu Versuchsteil I). In den Polykulturen II und III wurden vierzig Köderfallen installiert. Fünf jeweils unter den Bäumen korrespondierend mit den Arten in Monokultur, sowie fünf Stationen unter den Kokospalmen, um einen möglichen Einfluss dieser Art zu dokumentieren. Bedauerlicherweise war auf dem Versuchsfeld keine Kokospalmen-Monokultur verfügbar. Der Beobachtungszeitraum für die *Bactris* Monokultur und Polykultur II betrug vier Monate von Juli bis Oktober 1999 (Trockenzeit). Für die übrigen Monokulturen und Polykultur III betrug er sechs Monate von November 1999 bis Mai 2000 (Regenzeit). Das Versuchsdesign wurde in vier Parzellen (Block A, B, C, D) wiederholt. Es erlaubte, Fangergebnisse auch einzelnen Baumarten in den Flächen zuzuordnen.

Alle ein bis zwei Wochen wurde mit einem TDR der Bodenwassergehalt in den Fallen (30 cm Tiefe) und an der Oberfläche der Falle gemessen (10 cm Tiefe). Der Bodenwassergehalt beschreibt eine räumlich und zeitlich abhängige Charakteristik von Böden, die große landwirtschaftliche Bedeutung hat. Zudem wurde gleichzeitig die Termitenaktivität an den Köder überprüft und dokumentiert.

6.5 Messung des Bodenwassergehalts mit TDR (Time Domain Reflectometry)

Bei der TDR (Time Domain Reflectometry) handelt es sich um eine nicht - invasive Technik zur Messung des volumetrischen Wassergehalts von Böden mittels TDR (TDR: Soil-Moisture Meter, Easy Test Ltd., Polish Academy of Science, Institute of Agrophysics, Lublin). Dabei wird die dielektrische Konstante des Bodens bestimmt. Dies geschieht durch die Messung der Geschwindigkeit von elektromagnetischen Wellen, wobei die großen Unterschiede der dielektrischen Konstante zwischen Wasser (ca. 81), Luft (ca. 1) und Boden (ca. 3-5) die Grundlage bilden. Die Messung erfolgt mit Hilfe von Sonden, die in den Boden gesteckt werden. Die TDR-Methode ermöglicht die Dokumentation einer

Veränderung des Bodenwassergehaltes. Im Falle von Niederschlag wurde mit der TDR-Messung einen Tag gewartet, da sonst keine Unterschiede in der Bodenfeuchte messbar sind (Abb. 18).

Die Werte des TDR erhält man in Volumen - % Wasser. Generell wird dies über (g) H_2O pro cm^3 Boden ausgedrückt: Liegt der Wert bei 25 %, befinden sich 0,25 g H_2O in einem cm^3 Boden.

Abbildung 18: TDR-Messung mit dem Easy Test Soil Moisture Meter:



Abbildung 19: Polykultur III mit Kokos, Citrus-, Hevea- und Theobroma - Reihen



7 Ergebnisse

7.1 Versuchsteil I

Insgesamt wurden neun verschiedenen Termiten-Taxa während des Versuches registriert. Darüber hinaus fanden sich noch Arbeiter an den Ködersubstraten, die nicht identifiziert werden konnten. Die Termiten konnten vier verschiedene funktionelle Gruppen zugeordnet werden, Holz-, Interface-, OM-Fresser und Spezialisten. Auf den Sekundärwaldflächen konnten nur noch fünf Arten aus drei Nahrungsgilden (Holz, OM und Interface) registriert werden. Auf den Polykulturen fanden sich nur noch vier Arten aus zwei Nahrungsgilden, nämlich Holz und Interface-Fresser. *Labiotermes labralis*, der einzige beobachtete OM-Fresser, kam hier nicht mehr vor (Tab. 13).

Es war nicht möglich, eine Übereinstimmung der (bereits bekannten) Nahrungsgildenzugehörigkeit der Termitenarten mit ihrem Vorkommen an den Ködersubstraten festzustellen, da sie eher unspezifisch an den Substraten gefunden wurden. Eindeutig ist jedoch, dass die Holzfresser ausschließlich an Holzködern zu finden waren. Auch wurde festgestellt, dass Xaxim als Ködersubstrat nicht geeignet ist (Tab. 14).

Tabelle 13: Verteilung der Arten auf den Untersuchungsflächen abhängig von der Nahrungsgilde

Termitenart	Nahrungsgilde	Primärwald	Sekundärwald	Polykultur
<i>Amitermes sp.</i>	Interface	X	0	0
<i>Constrictotermes caviformis</i>	Spezialist	X	0	0
<i>Coptotermes sp.</i>	Xylophag	X	X	X
<i>Embriatermes sp.</i>	Interface	X	0	0
<i>Heterotermes sp.</i>	Xylophag	X	X	X
<i>Labiotermes labralis</i>	OM	X	X	0
<i>Nasutitermes sp.</i>	Xylophag	X	X	X
<i>Neocapritermes sp.</i>	Xylophag	X	0	0
<i>Termes fatalis</i>	Interface	X	X	X
<i>Nicht Identifiziert</i>	Unbekannt	X	X	X

x = vorhanden; 0 = nicht vorhanden

Tabelle 14: Beobachtete Termitenarten an den Ködersubstraten, abhängig von der Nahrungsgilde

<i>Termitenart:</i>	<i>Nahrungsgilde</i>	<i>Köder:</i>			
		Holz	Pappe	Toilettenpapier	Xaxim
<i>Amitermes sp.</i>	Interface	X	X	X	0
<i>Constrictotermes cavifrons</i>	Spezialist	0	X	0	0
<i>Coptotermes sp.</i>	Holzfresser	X	0	0	0
<i>Embiratermes sp.</i>	Interface	0	X	X	X
<i>Heterotermes sp.</i>	Holzfresser	X	0	0	0
<i>Labiotermes labralis</i>	OM	0	X	X	0
<i>Nasutitermes sp.</i>	Holzfresser	X	0	0	X
<i>Neocapritermes sp.</i>	Holzfresser	X	0	0	0
<i>Termes fatalis</i>	Interface	X	X	X	0
<i>Nicht Identifiziert</i>	Unbekannt	X	X	X	0

X = am Köder festgestellt; 0= nicht festgestellt

Auf den Untersuchungsflächen manifestierte sich darüber hinaus eine unterschiedliche starke Belegung der Köderfallen. Wie zu erwarten war, sind im Primärwald die meisten belegten Fallen registriert worden (Holz: 40-60%; Pappe: 25-50%; Toilettenpapier: 20-40 %; Xaxim: 0-10%). Im Sekundärwald fand sich eine leicht geringere prozentuale Aktivität an den Ködern (Holz: 20-35%; Pappe: 20-50%; Toilettenpapier: 20-50 %; Xaxim: 0-10%). Die geringste Aktivität konnte in der Anreicherungspflanzungen beobachtet werden (Holz: 15-25%; Pappe: 5-30%; Toilettenpapier: 5-25 %; Xaxim: 0-8%) (Abb. 21,22,23). Demnach stellte sich heraus, dass auf allen Untersuchungsflächen Holzfresser am aktivsten und auch häufiger als Interfacefresser oder Spezialisten waren.

Auffällig ist zudem, dass auf allen Flächen die höchste Aktivität im März, gegen Ende der Regenzeit erreicht wird und im Laufe des Jahres abfällt. Das gilt vor allem für die Ködersubstrate Holz, Pappe sowie Toilettenpapier. Zwischen September und Oktober nimmt die Aktivität wieder leicht zu (Abb. 20, 21, 22).

Abbildung 20: Termitenaktivität im Primärwald, abhängig vom Ködersubstrat

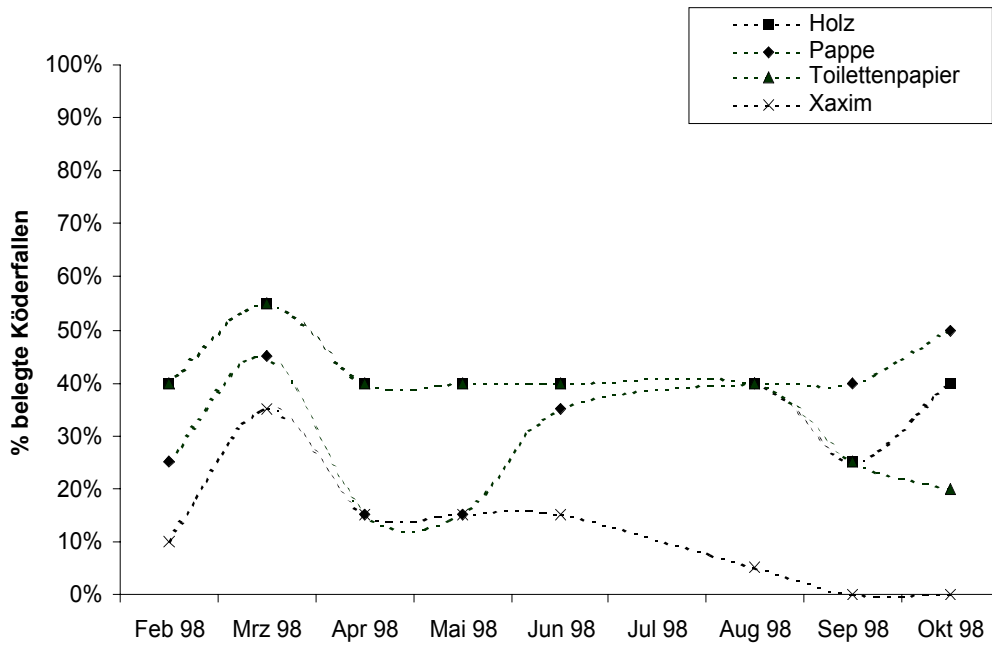


Abbildung 21: Termitenaktivität im Sekundärwald, abhängig vom Ködersubstrat

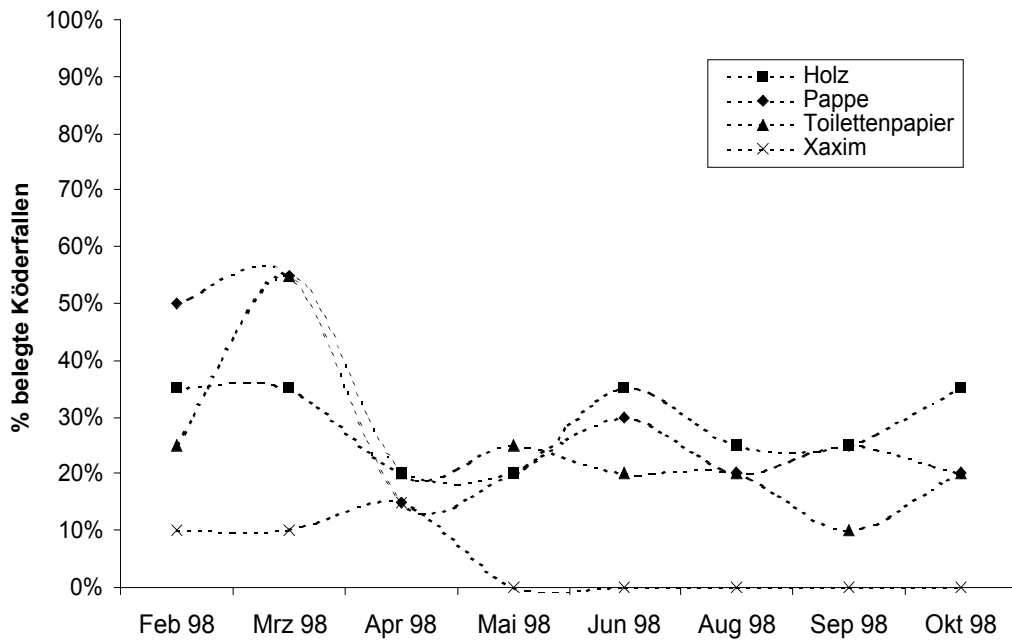
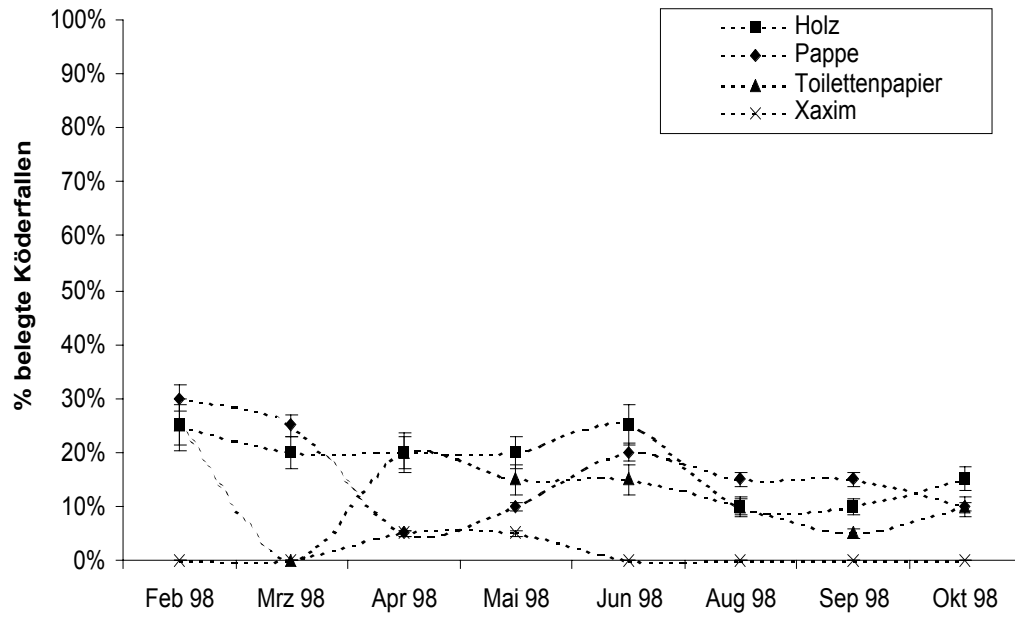


Abbildung 22: Termitenaktivität auf der Polykultur, abhängig vom Ködersubstrat



7.2 Versuchsteil II

7.2.1 Volumetrischer Wassergehalt des Bodens in der *Bactris*-Monokultur und in der Polykultur II in der Trockenzeit

Die durchschnittlichen Werte von Messungen in der *Bactris*-Monokultur während der Trockenzeit (Juni bis September 1999) ergaben für alle vier Parzellen (Block A, B, C, D) einen volumetrischen Wassergehalt um 25% in beiden Bodentiefen (Abb. 23).

Der Boden in der Polykultur II war in allen vier Parzellen (Block A, B, C, D) unter den *Bactris*-Palmen trockener als unter dem Bodendecker (28-30% volum. Wassergehalt). In der Polykultur II unterscheiden sich die durchschnittlichen Werte für den volumetrischen Wassergehalt aus allen vier Parzellen (Block A, B, C, D) die unter dem Bodendecker gemessen wurden, signifikant von den unter den *Bactris*-Palmen (t-test, $p < 0,05$) (Abb. 24).

In der Monokultur wurde im Vergleich zu Polykultur in beiden Tiefen eine geringere Feuchte im Boden gemessen. In der Polykultur lag die durchschnittliche Feuchte zwischen 25 und 30%, und in der Monokultur zwischen 20 und 25% (Abb. 23, 24). Diese Unterschiede sind zwar nicht auffällig groß, jedoch liegt die Feuchte in der Polykultur im Durchschnitt konstant 5% über der Feuchte in der Monokultur.

Abbildung 23: Durchschnittlicher Wassergehalt des Bodens (%) in der Palmen-Monokultur (n = 78 Messungen pro Block)

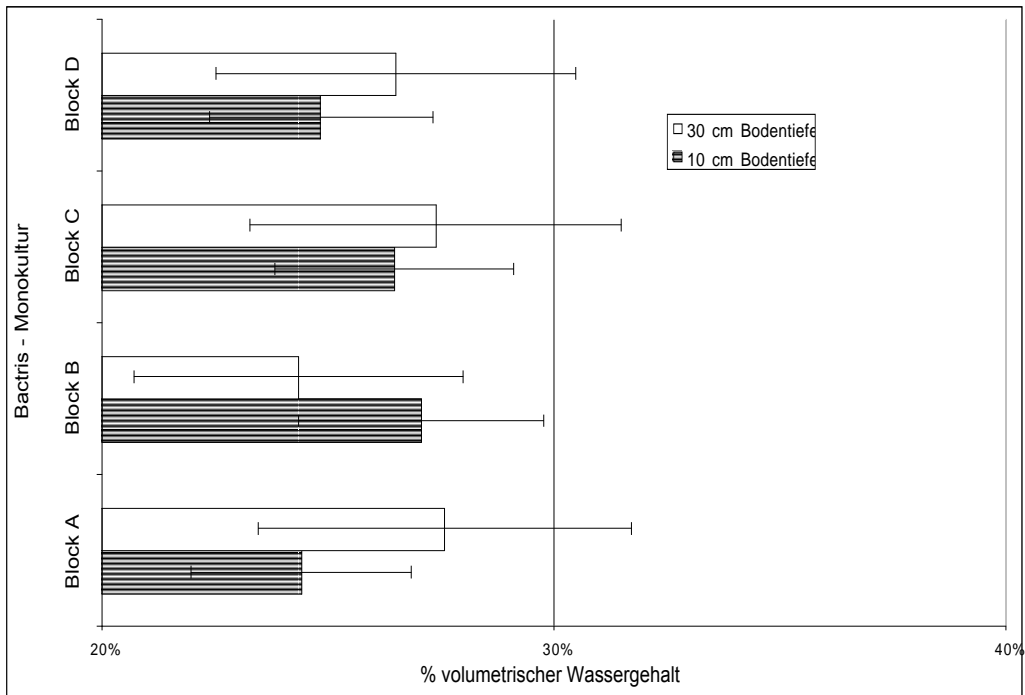
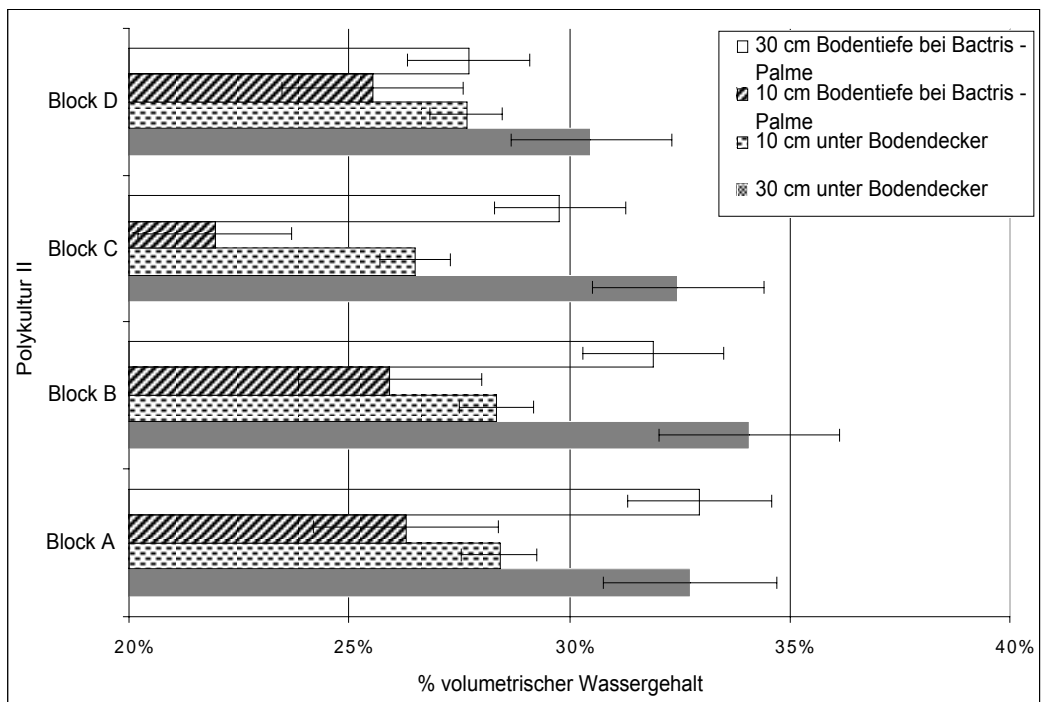


Abbildung 24: Durchschnittlicher Wassergehalt des Bodens (%) in der Polykultur II im Vergleich zwischen Palmen und Bodendecker (n = 78 Messungen pro Parzelle)



7.2.2 Volumetrischer Wassergehalt des Bodens in Monokulturen und den Polykulturen III während der Regenzeit

Die Messungen wurden während der Regenzeit von November 1999 bis Mai 2000 durchgeführt. Der volumetrischen Wassergehalt des Bodens unter Bäumen in der Monokultur und der Polykultur unterscheidet sich nicht für alle untersuchten Baumarten. Der Boden unter Zitrus - und Kokosbäumen war im Durchschnitt signifikant trockener als unter *Hevea* und *Theobroma* (ANOVA, $p=0,05$), während innerhalb dieser beiden Gruppen keine Unterschiede gefunden wurden (Abb. 25). Der volumetrische Wassergehalt des Bodens an Fallen unter dem Bodendecker unterscheidet sich nicht zwischen Monokultur und der Polykultur III (Abb. 26). Allerdings ist der Boden unter den Bodendeckern mit 33-38% volum. Wassergehalt feuchter als unter Bäumen (26 und 35 %).

Abbildung 25: Durchschnittlicher Wassergehalt (%) im Boden unter Bäumen in Monokultur im Vergleich zur Polykultur III (n = 78 Messungen pro Parzelle und Baumart)

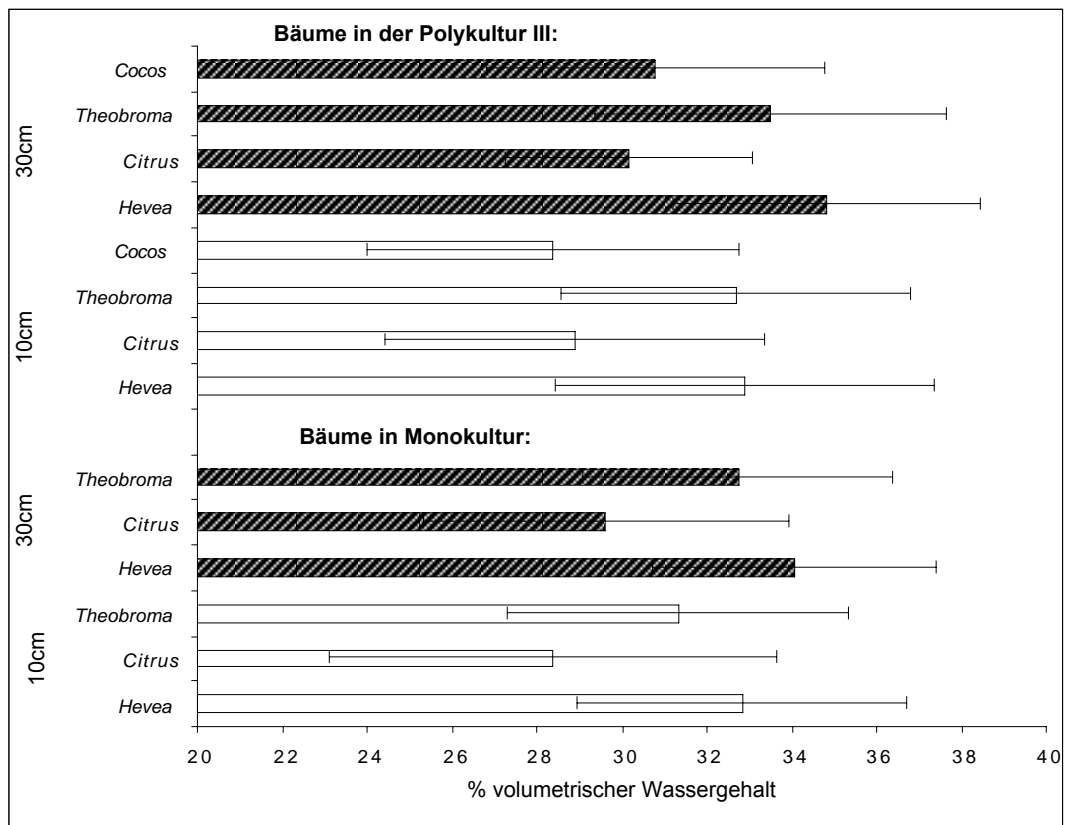
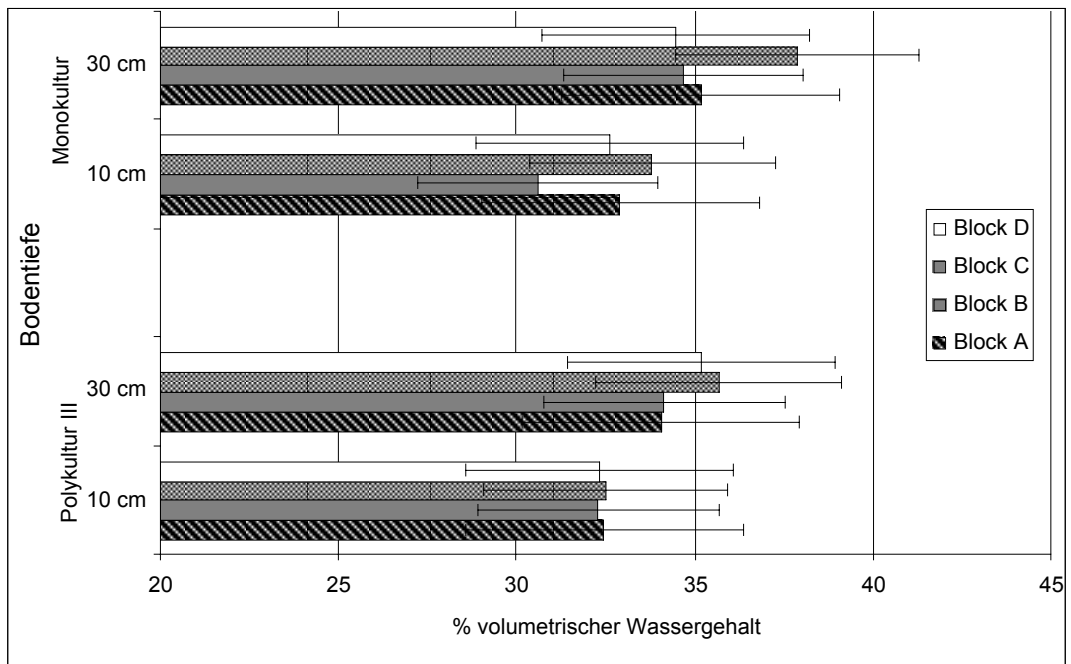


Abbildung 26: Durchschnittlicher Wassergehalt im Boden (%) unter Bodendecker (n = 78 Messungen pro Parzelle)



7.3 Termitenaktivität während der Trockenzeit

In der Polykultur II waren nach vier Monaten bis zu 73% der Fallen mit Termiten besetzt. Unter dem Bodendecker in Block D konnten die meisten aktiven Fallen gezählt werden (73%). In den Parzellen Block A und B waren jeweils 42% der Köderfallen mit Termiten besetzt und in Block C nur 33%. Im Gegensatz dazu wurden auf der gleichen Versuchfläche unter den *Bactris*-Palmen in Block A die höchste Aktivität in den Köderfallen registriert mit über 40%, und in Block D weniger als 20%. Unter den *Bactris*-Palmen in Block C wurde keine Aktivität registriert. Da es sich hier um absolute Werte handelt, wird keine Standardabweichung angezeigt. Die Wiederholung in den verschiedenen Blöcken (A, B, C, D) ergab unterschiedliche Werte bezüglich der Zahl an aktiven Fallen. Die Tatsache jedoch, dass die Fallen unter dem Bodendecker öfter besetzt waren, konnte in allen untersuchten bestätigt werden (Abb. 27).

Beim Vergleich zwischen Monokultur und Anreicherungspflanzung waren bis zu 62% der Köderfallen in der Polykultur II besetzt und nur 4,5% der Monokultur.

Hierbei fanden sich bis zu 43% der besetzten Köderfallen unter dem Bodendecker im Polykultur II und nur 17% unter den *Bactris*-Palmen der gleichen Fläche (Abb. 28).

Unter den Palmen in der Polykultur II und in der Monokultur wurde eine geringere Bodenfeuchte während des Versuchszeitraumes gemessen. Die Termitenaktivität in den Köderfallen konnte mit dem gemessenen volumetrischen Wassergehalt des Bodens korreliert werden. Offenbar bevorzugten die Termiten Köderfallen an feuchteren Standorten unter dem Bodendecker (Abb. 29).

Abbildung 27: Termitenaktivität in der Polykultur II im Vergleich zwischen Bodendecker und *Bactris*-Palmen

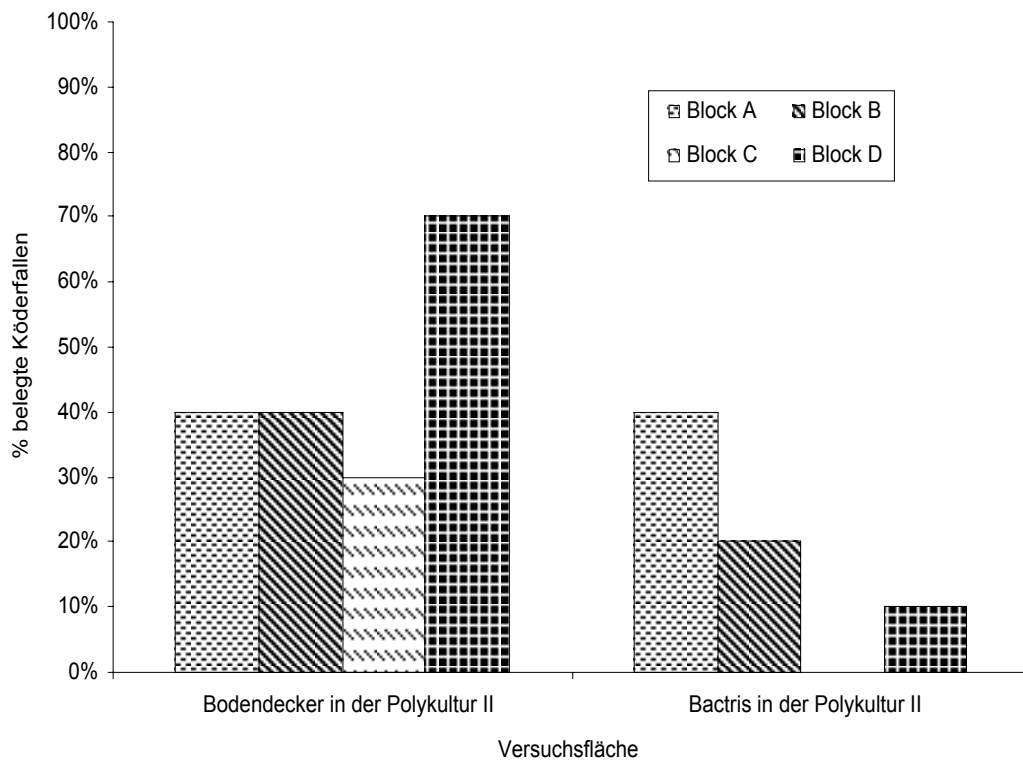


Abbildung 28: Termitenaktivität auf der Polykultur II im Vergleich zur *Bactris*-Monokultur

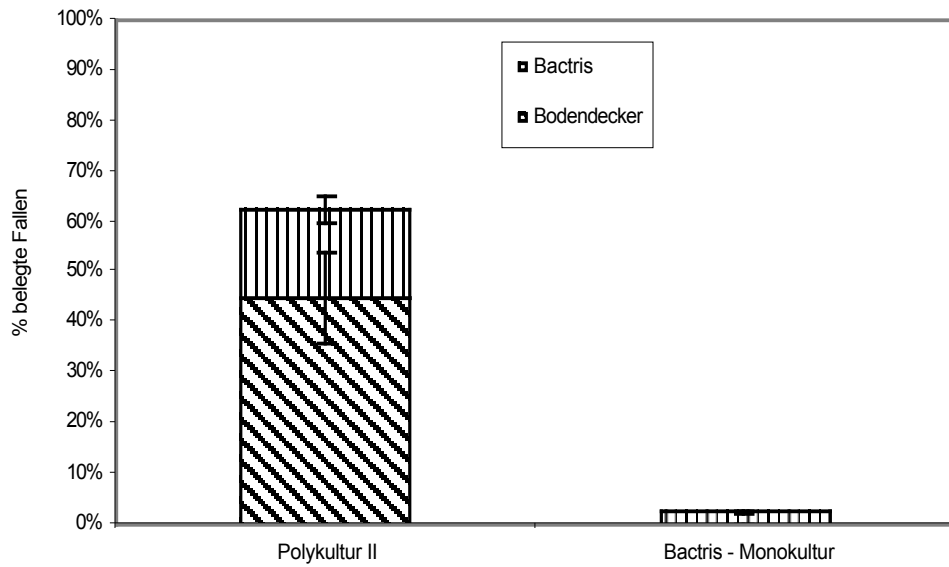
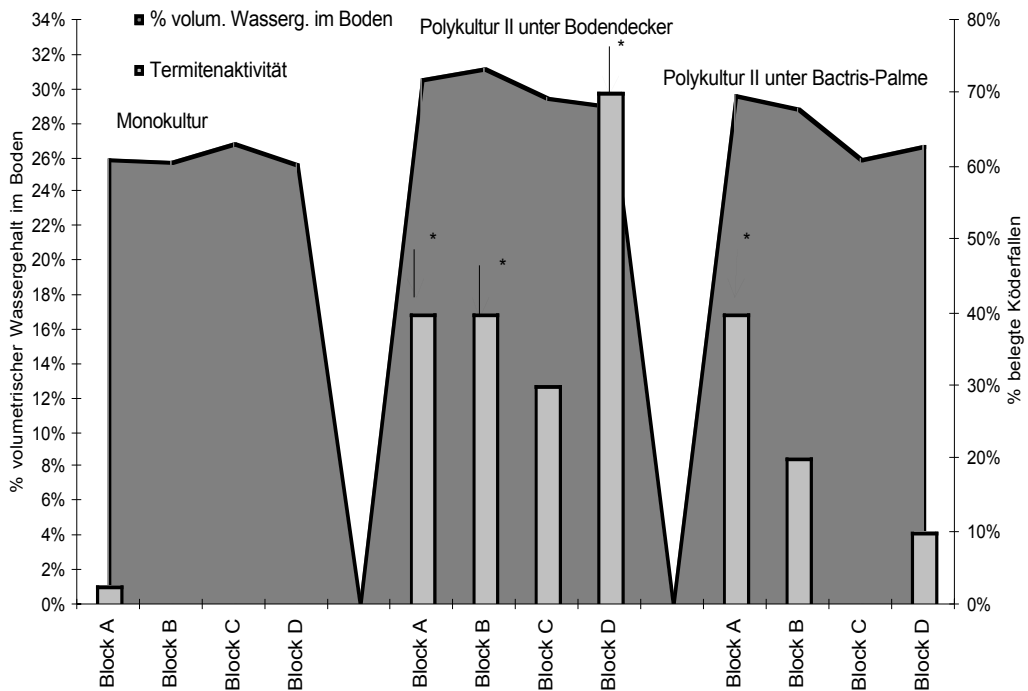


Abbildung 29: Monokultur vs. System II: Zusammenhang der Termitenaktivität mit der Bodenfeuchte



7.4 Termitenaktivität während der Regenzeit

Am Ende des Versuchs → * = Signifikante Unterschiede bezüglich des volum. Wassergehaltes zwischen den Standorten der Fallen existierten Termiten an den Köderfallen unter den Kokospalmen in drei Parzellen (Block A, B, und D).

Hier waren jeweils 60% der ausgebrachten Köder besetzt. An den Köderfallen in Block C waren hingegen keine Termiten unter *Cocos* nachzuweisen. Unter *Theobroma* fanden sich ausschließlich in Block A 20% besetzte Köderfallen. Ebenfalls 20% der Köderfallen in Block A und C waren mit Termiten besetzt. 20% (Block A) und 40% (Block C) der Fallen unter *Hevea* wiesen Termitenaktivität auf. In der Monokultur hingegen waren 40% der Fallen unter *Citrus* (Block A und C) von Termiten befallen. Unter den *Hevea*- Reihen (Block A) waren nur 20% der Fallen mit Termiten besetzt (Abb.30).

Am Ende des Versuches waren in der Polykultur III 21,5% aller Köderfallen unter Bäumen und 7,5% unter dem Bodendecker mit Termiten besetzt. In der Monokultur hingegen fanden sich 10% der aktiven Fallen unter dem Bodendecker und nur insgesamt 5% unter den Bäumen. Der Bestand einer Anreicherungspflanzung schafft offenbar Vorraussetzungen, die sich positiv auf die Anwesenheit von Termiten auswirken. Insgesamt befanden 85% der mit Termiten besetzte Köderfallen sich in der Polykultur III. Die meisten Termiten fanden sich unter *Cocos* (22,5%). Unter *Hevea* waren 22,5% und unter *Citrus* 20% besetzte Köderfallen. Nur insgesamt 5% der durch Termiten befallenen Köder lagen unter einem *Theobroma*-Baum. In der Monokultur hingegen waren nur insgesamt 15% der ausgebrachten Köderfallen durch Termiten besetzt. Von diesen 15% fanden sich insgesamt 10% unter dem Bodendecker und je 2,5% unter *Hevea*- und *Citrus*-Bäumen. Keine befallenen Köder wurden unter in den Bäumen in der *Theobroma*-Monokultur registriert (Abb. 31).

Bei diesem Versuch ist der Zusammenhang von Bodenfeuchte und Termitenaktivität ebenfalls zu erkennen. Unter den Bäumen im System III waren am meisten Köderfallen mit Termiten besetzt (Abb. 32).

Abbildung 30: Termitenaktivität unter Bäumen in den Wiederholungen der Monokultur und Polykultur III

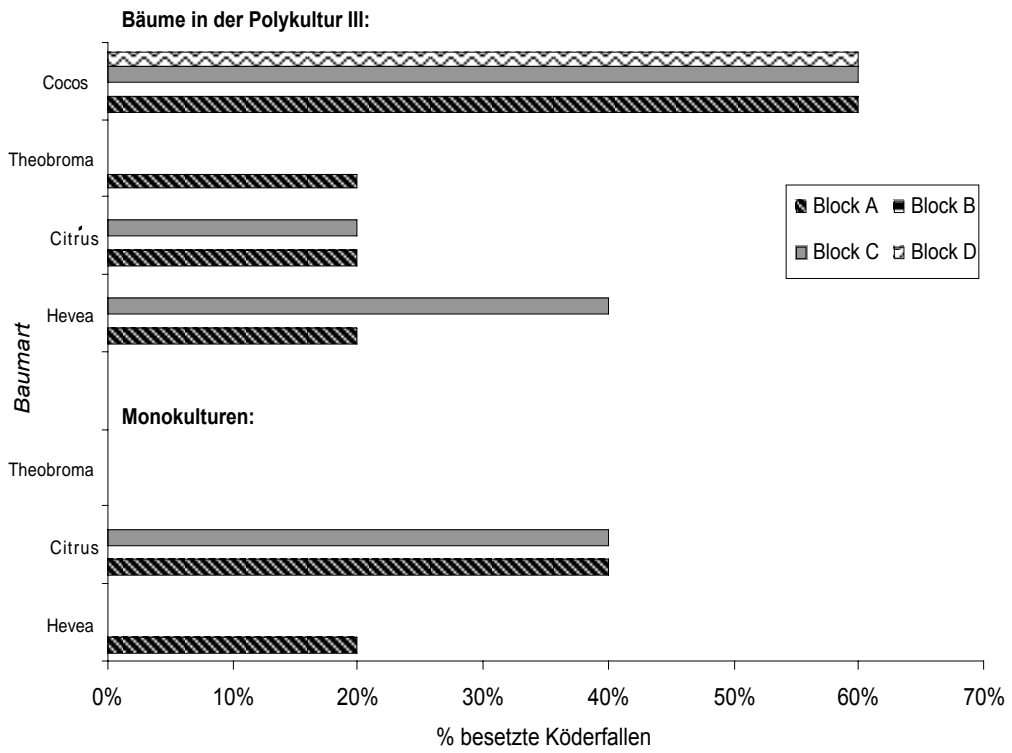


Abbildung 31: Termitenaktivität abhängig von Bestand des Pflanzsystems (Monokultur vs. Polykultur III)

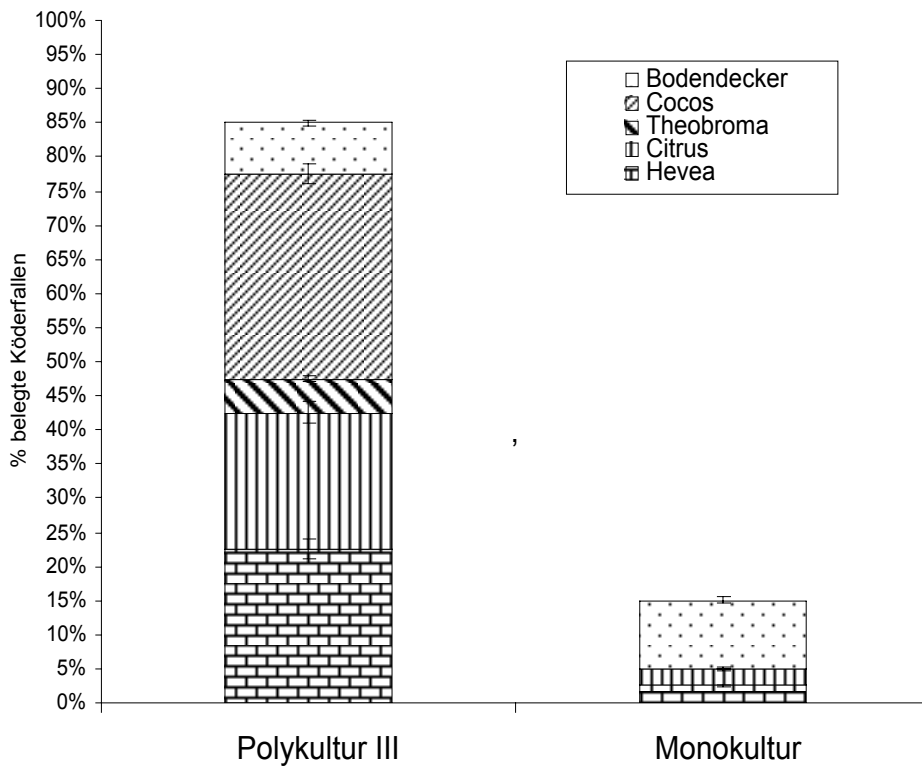
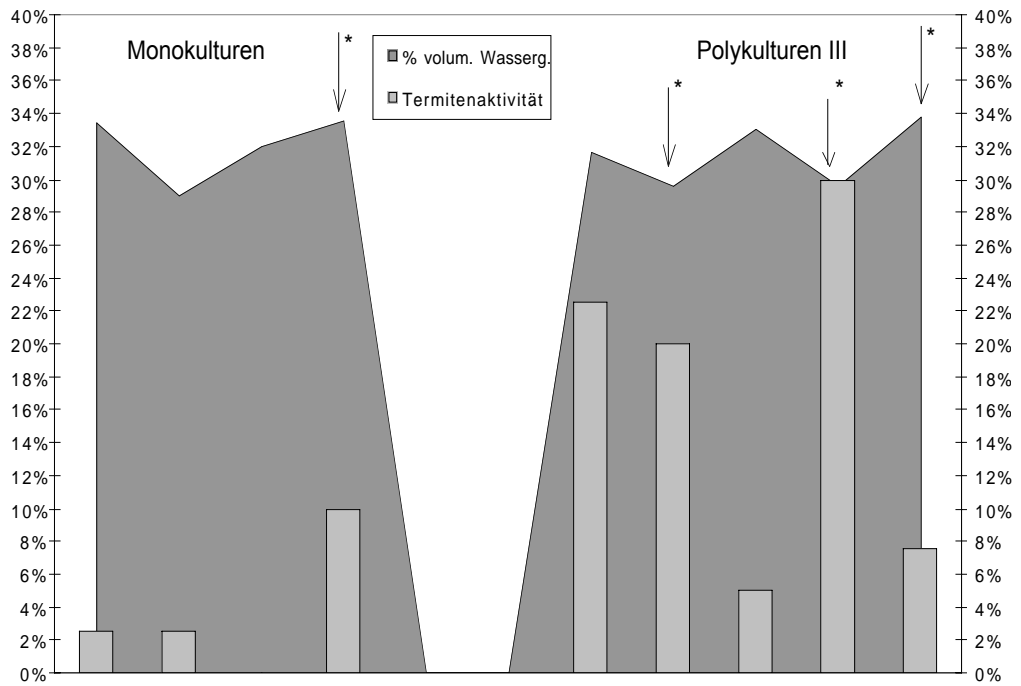


Abbildung 32: Monokultur vs. Polykultur III Zusammenhang der Termitenaktivität mit der Bodenfeuchte



* = signifikante Unterschiede bezüglich des volum. Wassergehaltes zwischen den Standorten der Fallen

8 Diskussion

8.1 Versuchsteil I

Im Primärwald wurde im Vergleich zu Sekundärwald und den Polykulturen erwartungsgemäß die höchste Termitenaktivität beobachtet (vgl. Tab. 13 und Abb. 20-22). Bei den Termiten auf den Polykulturen handelt es sich ausnahmslos um Vertreter holzfressender Arten, mit der Ausnahme von *Termes fatalis* (Interfacefresser). Fünfzig Prozent der in Teil A registrierten Termitenarten waren auch in den Köderfallen im Primärwald zu finden, daher bietet diese Methode eine zeitsparende und weniger arbeitsintensive Alternative gegenüber dem Einzelprobenahmen.

Die Köderfallen, die zum Monitoring verwendet wurden, eignen sich für eine Dokumentation und Überwachung der Termitenaktivität. Ursprünglich wurden solche Fallen für eine Termitenart, die als Schädling im urbanen Bereich auftritt, entwickelt (Su & Scheffrahn, 1986). Die Köderfallen sind einfach und kostengünstig herzustellen und mühelos zu installieren. Substrate wie Toilettenpapier, Pappe oder Holz werden seit geraumer Zeit eingesetzt um Termiten zu ködern (siehe auch: LaFage, *et al.* 1973; French & Robinson, 1981; French & Robinson, 1985; Tamashiro, 1985). In dieser Untersuchung stellten sich jedoch Toilettenpapier, Pappe und Xaxim als relativ ungeeignete Ködersubstrate heraus. Entweder waren sie sehr schnell gefressen und es konnte nicht direkt festgestellt werden, welche Termitenart sich in den Stationen befand, oder sie waren bereits nach zwei Wochen im Feld von Pilzen befallen. An Xaxim konnte eine äußerst geringe Aktivität beobachtet werden (Tab. 14), die Gründe hierfür sind nicht erklärbar. Daher sind diese Substrate für ein länger- bis mittelfristiges Monitoring nur bedingt geeignet, es sei denn Toilettenpapier und Pappe wird in einem relativ kurzen Turnus gewechselt. Dies kann wiederum das Ködern von Termiten erschweren, denn durch ein zu häufiges Stören der Köderfallen werden Termiten von den Fallen ferngehalten, da sie empfindlich auf Licht und Erschütterungen reagieren (siehe auch Su & Scheffrahn, 1986). Deshalb ist für ein Monitoring in den Tropen eine Verwendung von Holzködern zu empfehlen, da

hierbei die Termiten länger im Köder verweilen. Allerdings konnten nicht alle wichtigen Vertreter mit der Methode erfasst werden. Von Medeiros (pers. Mitt. 2000) wurde eine hohe Aktivität von Laubfressern der Art *Syntermes molestus* auf der Polykultur IV beobachtet. Die Gattung *Syntermes* stellt wahrscheinlich die wichtigsten Primärdestruenten der Streu in amazonischen Wäldern dar (Martius, 1998a,b). Sie können aber nicht mit Holzködern erfasst werden.

Eine Einteilung der gefundenen Termiten in verschiedene Nahrungsgilden mit Hilfe der unterschiedlichen Substrate war nicht durchführbar (Tab. 14). Fünf Termitenarten wurden sowohl an Pappe, Holz und Toilettenpapier gefunden. Eine weitere Schwierigkeit bei der Differenzierung lag darin, dass häufig keine Soldaten vorhanden waren und so die Bestimmung der Art nicht möglich war. Zur Identifizierung der Termitenarten sind immer die Soldaten notwendig, da die Arbeiter der einzelnen Arten sehr ähnlich aussehen und daher nur Arbeiter nicht genügen, um die Art zu bestimmen. Sehr wahrscheinlich befanden sich unter den Termiten an den Ködern mehr Arten als hier dokumentiert wurde, nur konnten die Arten nicht identifiziert werden. Die unspezifische Aktivität der verschiedene Arten an den Ködern ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass alle Substrate auf Zellulose basieren. Die Einteilung in der Literatur der Termiten in Nahrungsgilden basiert oft auf Freilandbeobachtungen, und ist somit eher qualitativer Natur. Keine bis heute bekannte Einteilung in Nahrungsgilden verhält sich ökologisch robust, d.h. ist auf alle Ökosysteme übertragbar (Eggleton & Bignell, 1995). Die Einteilung in Teil A der vorliegenden Arbeit kann daher bis auf weiteres beibehalten werden (Tab.5). Allerdings müsste für zukünftige Untersuchungen eine grundlegende Basis erstellt werden, wie zum Beispiel eine mehr quantitative Einteilung, basierend auf der Analyse des Darminhaltes (Eggleton *et al.*, 1995; Tayasu *et al.* 1998). Dies erfordert jedoch viel Routine und ist sehr zeitintensiv. Zusammenfassend ist festzustellen, dass außer Holz kein geeignetes Substrat gefunden wurde, das den eindeutigen Rückschluss auf die Ernährung zulässt.

Durch die Fraßaktivität der Termiten an den Ködersubstraten kann ihre Anwesenheit auf den untersuchten Flächen festgestellt werden. Da Termiten eine wichtige Rolle im Streuabbau spielen und gleichzeitig Schädlinge für bestimmte Kulturpflanzen sind, ist eine Monitoringmethode für die nachhaltige Nutzung

tropischer Anbausysteme unerlässlich. Bei der Verwendung von Boden oder Streusonden werden oft keine Termiten erfasst, da diese sehr empfindlich auf Erschütterungen reagieren (Martius *et al.*, 2000). Weitere Einsatzmöglichkeiten der Methode bietet sich z.B. zur Feststellung von Aktionsradien oder den Verteilungen von unterschiedlichen Kolonien.

Durch die in der vorliegenden Arbeit ermittelte niedrigere Aktivität der Termiten auf den landwirtschaftlichen Versuchflächen im Vergleich zum Primär- oder Sekundärwald (Tab.13; Abb. 20, 22), kann davon ausgegangen werden, dass hiermit eine reduzierte Nährstoffrückführung sowie Verfügbarkeit einhergeht. Eine Untersuchung von *Nasutitermes* in Zentralamazonien bestätigt, dass sie ein sehr hohes Potential zur Stickstofffixierung besitzen und Böden damit anreichern können (Lavelle *et al.*, 1994). Die sehr heterogene Verteilung von Stickstoff in Primärwäldern wird von Curtis (1998) insbesondere der Aktivität von holzfressenden und bewohnenden Termiten zugeschrieben.

Vermutlich wird ebenfalls die Bodenstruktur und Qualität in den genutzten Flächen unter einer verminderten Termitenaktivität leiden. Mit ihren Aktivitäten im Boden sind sie in der Lage, dessen Struktur positiv zu beeinflussen (Lal, 1987). Termiten, die im Boden Galerien bauen, sind in der Lage, bis zu zwei Tonnen Erde pro Hektar in einem Jahr von den unteren Schichten an die Oberfläche zu transportieren (Lepage, 1974). In derselben Untersuchung wurde festgestellt, dass von den zwei Tonnen bis zu 950 kg ausschließlich für den Bau von unterirdischen Runways verbraucht wurde. Diese Tunnels werden nicht nur von den Termiten benutzt, sondern man findet dort auch bevorzugt Pflanzenwurzeln (Ratcliff, 1952). Hier zeigt sich in beeindruckender Weise die Möglichkeit dieser Fauna-Gruppe, auf Bodenstrukturen Einfluss zu nehmen. Einerseits können sie durch regelrechtes Umgraben den Boden homogenisieren (Hole, 1961). Andererseits sind Termiten aktiv an der Ausbildung von Bodenprofilen beteiligt (Humphreys & Mitchell, 1983). Für die zweite Annahme ist eine Untersuchung von Lee & Wood (1971) ein anschauliches Beispiel. Unter anderem wurden für die Arten *Coptotermes*, *Amitermes*, und *Nasutitermes* nachgewiesen, dass sie ihr Baumaterial nach Partikelgröße auswählen. Offenbar bevorzugen sie feinere Partikel (< 0,01 mm) aus Ton und Sand. Des Weiteren verwenden diese Termitenarten Partikel aus tieferen

Bodenschichten (bis zu 1 m) zum Nestbau. Dabei transportieren sie die kleinen Korngrößen in größeren Mengen an die Bodenoberfläche. Diese Tatsache nimmt direkt Einfluss auf die Bodenbildung, denn verwittert das Nestmaterial, findet eine Inversion der Bodenhorizonte statt (Lobry de Bryn & Cronanher, 1990). Durch die Aktivität von Termiten kann ein direkter Einfluss auf die Vegetation ausgeübt werden. Beispielsweise konnten in Primärwäldern im Amazonasgebiet Venezuelas nachgewiesen werden, dass Termitennester als sogenannte Mikrosites bevorzugte Ansiedlungspunkte von Baumsamen darstellen (Salick, 1983). Weiterhin konnte Arshad (1982) nachweisen, dass eine hohe Vegetationsdichte mit *Macrotermes*-Nestern assoziiert ist. Termiten können Nährstoffe, insbesondere Stickstoff, in ihren Nestern anreichern und diese durch ihre Aktivitäten im Boden wieder in den Kreislauf zurückführen (Spain & McIvor; 1988, Jones, 1990; Dangerfield *et al.*, 1998). Viele Termitenarten aus dem Primärwald gelangen nicht in die wirtschaftlich genutzten Flächen (Tab. 13). Dies legt ebenfalls die Vermutung nahe, dass die positive Beeinflussung auf die physikalische Bodenstruktur ausbleibt. Darüber hinaus bleibt offen, inwiefern der ausbleibenden positive Effekt von den hier gefundenen Arten kompensiert werden kann, da die Artenzahl auf den Polykulturen reduziert ist.

8.2 Versuchsteil II

Offensichtlich wird die Polykultur gegenüber der Monokultur bevorzugt (Abb. 28, 31). Innerhalb der Polykultur wurden jeweils die Köderfallen aufgesucht, die günstigere mikroklimatische Bedingungen (hier stellvertretend gemessen: odenfeuchte) aufwiesen. Während der Trockenzeit wurden die feuchteren Standorte der Fallen unter dem Bodendecker bevorzugt aufgesucht, wohingegen in der Regenzeit mehr Termiten in Köderfallen an trockeneren Standorten beobachtet wurden (Abb. 29, 32).

Die Ergebnisse legen die Vermutung nahe, dass die Diversität eines Systems die Aktivität von Termiten beeinflusst. Die *Bactris*-Monokultur weist ein dem Primärwald ähnliches Klima über dem Boden auf (nach Martius *et al.*, 2000). Trotzdem wurden hier kaum Termiten in den Fallen beobachtet (Abb. 28). Zum

einen ist der Boden unter den *Bactris*-Palmen sehr verdichtet. Zum anderen wurde festgestellt, dass die Palmen mit ihrer Evapotranspirationsleistung den Boden austrocknen (Teixeira *et al.* 2000). Sehr wahrscheinlich verringert oder hemmt die Verdichtung von Böden die Möglichkeit von Termiten, Gänge zu graben oder die Partikel aufzulockern.

Auffällig ist der Einfluss von einzelnen Baumarten, wie z. B. Kokos oder Zitrus, auf die Anwesenheit von Termiten in den Köderfallen (Abb. 30, 31). Die Untersuchung der Polykulturen III wurde in der Regenzeit durchgeführt. Hier fanden sich zwar die Termiten an Köderfallen an den trockeneren Standorten, hauptsächlich unter Kokos und Zitrus (Abb. 32). Es könnte sich hierbei aber auch um einen baumabhängigen Effekt handeln. Zum Beispiel bedingt eine starke Durchwurzelung eine Auflockerung und bessere Durchlüftung des Bodens. Die verschiedenen Baumarten wie *Theobroma* und *Bactris* verfolgen unterschiedliche Strategien um die Nährstoff im Boden zu nutzen und fallen durch ihr sehr verzweigtes, dichtes Wurzelgebilde auf (Emmerich *et al.*, 2000). Diese Vermutung bleibt jedoch für Kokos und Zitrus rein spekulativ, da mit den vorhandenen Daten keine Beweise geliefert werden können.

Anhand der durchgeführten Untersuchung ist nahliegend die Vermutung zu äußern, dass Termiten je nach Jahreszeit und Bodenfeuchte die für sie am besten geeigneten mikroklimatischen Bedingungen auswählen. Der von Termiten bevorzugte Feuchte-Bereich in Boden liegt nach den vorliegenden Ergebnissen zwischen 27 und 30 % volumetrischer Wassergehalt (Abb. 29, 30). Die Unterschiede der Bodenfeuchte hängen sehr wahrscheinlich mit dem Pflanzenbestand der Untersuchungsflächen zusammen. Ein heterogener Bestand wie in einer Polykultur bedingt andere Parameter für unterschiedliche mikroklimatische Faktoren als eine Monokultur (Reddy, 1995).

Eine der wenigen Untersuchungen, die einen ähnlichen Ansatz aufweist, wurde 1998 von Dibog durchgeführt. Hier wurde eine negative Korrelation der Termitenpopulationsdichte in einem afrikanischen Primärwald mit dem Niederschlag gefunden. Ähnliche Untersuchungen, die einen negativen Zusammenhang zwischen Termitenaktivität und Niederschlag herstellen, existieren

ebenfalls aus Borneo (Jones & Gathorne-Hardy, 1995). Eine Untersuchung aus den Neotropen, die Niederschlag mit Termitenaktivität in Zusammenhang bringt, wurde von Rebello & Martius (1994) durchgeführt. Hierbei stand allerdings die Aktivität von Termiten während des Hochzeitsfluges im Mittelpunkt. Auch hier konnte gezeigt werden, dass sich klimatische Faktoren wie z.B. Luftdruck auf die Termitenaktivität auswirken. Da die Bodenfeuchte direkt mit dem Niederschlag zusammenhängt, stehen diese Beobachtungen im Einklang mit den präsentierten Daten. Die veränderte Termitenaktivität auf den untersuchten Flächen kann mit mikroklimatische Veränderungen der Bodenfeuchte korreliert werden. Ein weiterer Aspekt, der die Verbreitung von Termiten beeinflusst, ist offenbar die Diversität eines Systems. Im Primärwald wurde gegenüber Sekundärwald sowie Pflanzungen die höchste Termitenaktivität festgestellt. Die untersuchten Polykulturen sind ebenfalls diverser als Monokulturen und weisen gleichzeitig höhere Termitenaktivität auf. Auf Grund der durchgeführten Untersuchungen ist es durchaus zulässig davon auszugehen, dass biologisch diverse Waldsysteme die Termitenaktivität positiv beeinflussen. Die einzelnen Gründe dafür konnten nicht alle untersucht werden. Ein sehr komplexes Zusammenspiel unterschiedlicher klimatischer, biologischer und ökologischer Faktoren führt zu Diversität. Leider konnte im Rahmen der vorliegenden Dissertation nur ein klimatischer Aspekt wie die Bodenfeuchte untersucht werden.

Unterschiedlichen Autoren vermuteten bereits, dass die Störung der Bodenfauna auch eine Störung der Nährstoffzyklen zur Folge hat (Swift *et al.*, 1981; Tian *et al.*, 1997). Die Kombination aus verminderter Nährstoffrückführung, verlangsamten Abbauprozessen und verminderter Bodenqualität wirkt sich negativ auf die Effizienz von landwirtschaftlichen Flächen aus (Lepage, 1971; Black & Okwakol, 1997, Rebello, 1998).

Da eine verminderte Bodenqualität negativen Einfluss auf den Ertrag von landwirtschaftlichen Flächen hat, sollte die Rolle der Bodenfauna nicht vernachlässigt werden. Darüber hinaus bieten Polykulturen im allgemeinen bessere Bedingungen für die Erträge von Nutzpflanzen (Beck *et al.*, 1998). Für die hier untersuchten Flächen auf dem Versuchsfeld wurde von Macêdo *et al.* (2000)

gezeigt, dass schon in den ersten sechs Jahren nach Anlegen der Kulturen die Erträge signifikant höher waren als in den Monokulturen.

Die vorgestellten Untersuchungen unter anderem aus Afrika, Asien oder Australien zeigen, dass ein von Termiten modifizierter Boden positive Auswirkungen auf die Produktivität von Farmland hat (u.a.: Lobry de Bruyn & Cronacher, 1990; Logan, 1992; Tian *et al.* 1993; Black & Okwakol, 1997; Lavelle *et al.*, 1997).

Die hier gezeigte erhöhte Aktivität der Termiten in den untersuchten Anreicherungspflanzungen und die damit verbundenen Vorteile für Boden und Nährstoffrückführung stehen im Einklang mit Erkenntnissen aus anderen Regionen. Diese ersten Hinweise auf die Verhältnisse bezüglich der Termitenaktivität in amazonischen Farmgebieten stellen eine Grundlage für weitere Untersuchungen dar. Ein Monitoring von Termiten auf landwirtschaftlich genutzten Flächen ist ratsam, da die Aktivität der Termiten Rückschlüsse auf den Zustand des Bodens und damit auf die Effizienz landwirtschaftlich genutzter Flächen zulässt.

Teil C: Modellierung der Rolle von Termiten im Kohlenstoffkreislauf tropischer Waldsysteme

9 Einleitung

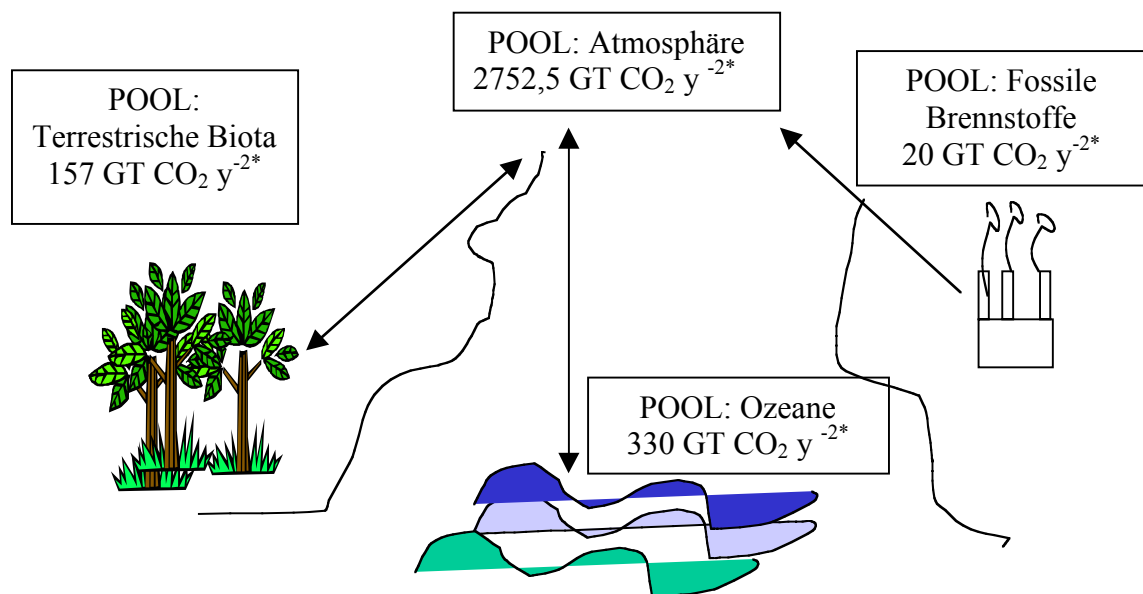
Der globale Kohlenstoffzyklus spielt sich zwischen vier Kompartimenten ab: der Atmosphäre, den Ozeanen, fossilen Kohlenstoffverbindungen und der terrestrischen Biosphäre. Dabei fließen natürlich entstandene Kohlenstoffmengen - beispielsweise als CO₂ - zwischen den Kompartimenten. Dies wird als Nettoproduktion bezeichnet. Dazu kommen noch anthropogen produzierte Mengen an Kohlenstoff, welche z.B. durch die Verbrennung fossiler Kohlenstoffverbindungen freigesetzt werden (Abb. 33).

Wälder bedecken über vier Billionen Hektar der Landfläche der Erde und können dabei als Kohlenstoffsinken oder Kohlenstoffquellen fungieren (Dixon *et al.*, 1994). Ein Beispiel für die Bedeutung der Wälder als Kohlenstoffquelle ist die veränderte Landnutzung durch die Abholzung tropischer Regenwälder und deren Umwandlung in Farmland. Da diese Art der Landnutzung mit der Verbrennung von Biomasse einhergeht, trägt sie mit bis zu 23 Prozent zu der gesamten globalen Emission von Treibhausgasen wie CO₂ und Methan bei. Davon sind 79 Prozent direkt auf landwirtschaftliche Nutzung ehemaliger Waldflächen in Amazonien zurückzuführen (Moraes, 1995). Die Grundlage dieser Berechnung war die gesamte, durch alle terrestrischen Ökosysteme emittierte Methan- und Kohlendioxidmenge (Swift *et al.*, 1998). Die Zeit, die zur Verfügung steht, um detaillierte Freilanduntersuchungen durchzuführen, ist limitiert, da die Umwandlung von Primär- oder Sekundärwald in wirtschaftlich genutzte Flächen immer schneller vonstatten geht. Daher greifen immer mehr Ökologen auf Modelle zurück, die Vorhersagen treffen und eventuelle Folgen von Eingriffen in die Natur frühzeitig zeigen (Parton *et al.*, 1995, Molina, 1998; Smith *et al.*, 1998)

Ein großer Anteil des gesamten globalen Kohlenstoffvorrats befindet sich in Böden. Veränderungen des Bodenkohlenstoffs wirken sich mittel- und unmittelbar auf die

Menge der Treibhausgase aus. Die tropische Bodenfauna ist im hohen Maß für die Verfügbarkeit der Nährstoffe und den Abbau von organischen Material verantwortlich und somit direkt am Umsatz des Bodenkohlenstoffes beteiligt (Young *et al.*, 1998; Swift *et al.*, 1998). Die Bodenorganismen werden in unterschiedliche Größenkategorien eingeteilt: Mikro-, Meso- und Makrofauna. Termiten fallen laut Swift *et al.* (1979) in die Kategorie der Makrofauna (Körperlänge zwischen zwei und 20 mm). Weil Termiten ein wichtiger Bestandteil der Bodenfauna in den Neotropen sind, ist deren Beitrag an der Umsetzung des Kohlenstoffs von Interesse. Dies gilt insbesondere in Bezug auf die nachhaltige Nutzung von Farm- oder Ackerland. Darüber hinaus ist bis heute der Einfluss der neotropischen Termiten auf atmosphärische Kohlenstoffmengen nicht vollständig geklärt. In der vorliegenden Arbeit wurden zwei unterschiedliche Modelle eingesetzt. In einem Modell wurde die Beteiligung der Termiten am Kohlenstoffkreislauf im Boden eines neotropischen Waldes abschätzt. Ein zweites Modell wurde verwendet, das den globalen Anteil der atmosphärischen CO₂- und Methanproduktion, die durch Termiten in Regenwäldern entsteht, abschätzt. Die beiden Modelle sind als Werkzeuge zu betrachten, um den Einfluss der Termiten auf Kohlenstoffkreisläufe vorherzusagen.

Abbildung 33: Schematische Darstellung der Verbindungen zwischen den vier Kohlenstoffpools (Zahlen aus Schimel, 1995)



* GT CO₂ y⁻² = 10¹⁵ Gramm Kohlendioxid pro Jahr

10 Material und Methoden

10.1 Bodenkohlenstoff-Modell

Generell werden die ökologische Modelle, die sich mit Bodenkohlenstoff beschäftigen, in zwei Kategorien unterteilt: man unterscheidet Prozess-Modelle einerseits und Organismus-Modelle andererseits. Die Prozess-Modelle beschäftigen sich mit dem Fluss von Energie oder Stoffen im Ökosystem auf Basis geochemischer oder physikalischer Vorgänge. Die Organismus-Modelle, welche oft auch Nahrungsnetz-Modelle genannt werden, haben den Energie- oder Stofffluss durch verschiedene Gruppen funktioneller Organismen zum Gegenstand (Paustian, 1994, Smith *et al.*, 1998). Eine Synthese der beiden Modelltypen bietet eine wirklichkeitsnähere Modellierung (Paustian, 1994; Molina, 1998; Ackermann, 1999). Daher wurde in der vorliegenden Arbeit ein Bodenfauna-Modell verwendet, welches ein Organismus-Modell in ein bereits bestehendes Prozess-Modell integriert.

Das Prozess-Modell, in welches das Modell zur Bestimmung des Einflusses von Termiten auf Bodenkohlenstoffpools integriert wurde, ist das sogenannte „Carnegie-Ames-Stanford-Approach“-Biosphären-Modell (CASA) nach Potter (1993). Das CASA modelliert große Kohlen- und Stickstoff- Transformationen, Simulationen von jahreszeitlich abhängigen Prozessen bei Kohlenstofffixierung, sowie Nährstoffumwandlungen und Streufall. Die Mineralisation des Bodenstickstoffs und die Produktion der Treibhausgase wie Kohlendioxid sind ebenfalls Bestandteil dieses Modells (Potter *et al.*, 1997). Das Bodenkohlenstoffmodell im CASA basiert wiederum auf dem CENTURY-Modell von Parton *et al.* (1993, 1994; 1995). Es wurde jedoch vereinfacht, um eine globale Anwendung zu ermöglichen. Die CASA-Version vernachlässigt beispielsweise den Einfluss von pH, Phosphor, Schwefel oder die atmosphärisch-hydrologischen Flüsse von Stickstoff.

Im dem hier verwendeten Makrofauna-Modell von Ackermann (MITES) (Macrofauna In Tropical EcosystemS) wurde nur der Bodenteil aus dem CASA benutzt. Diese Modellmodule wurden in das Programm STELLA integriert. STELLA[®] (Version 6.1) ist ein weitverbreitetes Computerprogramm zur Modellierung und bietet den Vorteil einer relativ einfachen Bedienung. Nachstehend werden die Parameter sowie MITES erklärt (Abb. 31)

MITES wurde für ein Savannenökosystem entwickelt. Daher wurde für die vorliegende Arbeit das MITES-Modell modifiziert. Das Regenwald-Ökosystem verlangt andere Parameter als die Savanne. Verändert wurden folgende Parameter: die Temperatur, die jährliche Nettoprimärproduktion, die Biomassewerte. Die erhobenen Daten (aus Teil A) für die CO₂-Produktion wurden zusammen mit der Biomasse als ein neues Modul in das MITES-Modell eingebaut. Die Module in MITES, welche die Pilzzüchter modellieren, wurden entfernt. Eine gratis Runtime-Version STELLA[®] 6.1 findet sich im Internet: www.hps-inc.com/products/stella/runtimehtml. Mit Hilfe von STELLA wurde in der vorliegenden Arbeit das Modell mit dem neotropischen Termitenfauna-Modul (NEOMITES) erstellt und so das bestehende MITES-Modell an ein Regenwaldszenario angepasst. Diese Version kann als NEOMITES gratis aus dem Internet geladen werden (www.embrapa.shift-env52.br).

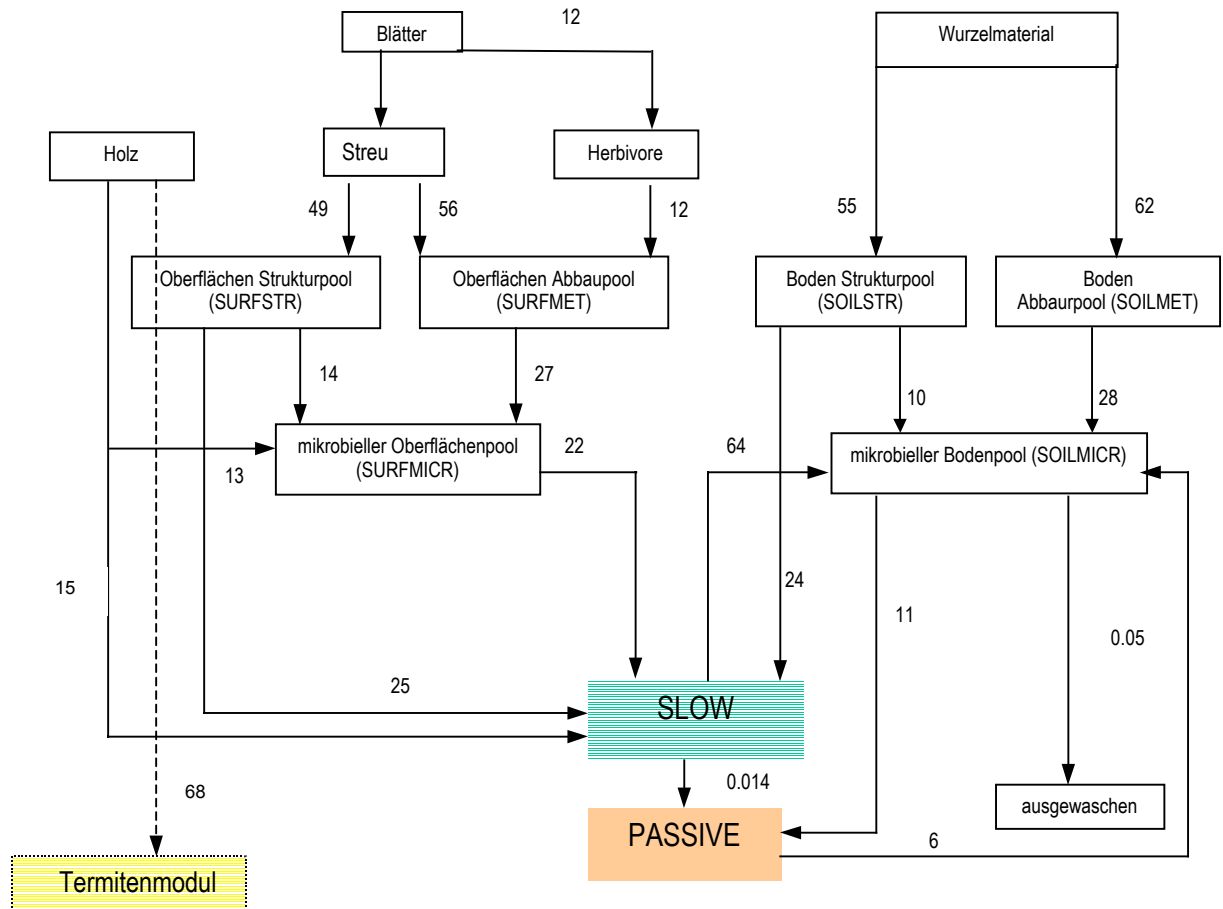
10.2 Modell-Parameter

Der Weg des Kohlenstoffs durch die Pools verläuft im CASA-Modell wie in Abbildung 34 schematisiert dargestellt wird. Alle Pools und Flüsse, die im Diagramm abgebildet sind, sind Teile von NEOMITES.

In NEOMITES wird als Ausgangsmenge des gesamten Kohlenstoffs die Nettoprimärproduktion (NPP) angenommen. Bei NPP handelt es sich um die Differenz aus der gesamten pflanzlichen Primärproduktion abzüglich der Respiration (Falokowski *et al.*, 2000). In diesem Modell wird davon ausgegangen, dass die Nettoprimärproduktion zu einem Drittel in Holz, sowie Wurzeln und Blättern angelegt wird.

Dann wird angenommen, dass das Material im Abbaupool (MET) schneller umgesetzt wird als das im Strukturpool (STR). Die MET-Bestandteile der Streu werden z. B. in Blättern mit hohem N- und P-Gehalt sowie Polysacchariden angelegt. Bei den STR-Bestandteile der Streu handelt es sich beispielsweise um Blätter mit geringem N und P Gehalt, wie sogenannte allelopatische Substanzen wie Polyphenole oder Blattskelette (aus Swift, 1995). In beiden Pools findet die Zersetzung durch Mikroorganismen statt. Der mikrobielle Pool (MICR) enthält sowohl lebende Organismen als auch die damit assoziierten Nebenprodukte. Er wird auf in zwei Kompartimente aufgeteilt, den Oberflächenpool (SURFMICR) und dem Bodenpool (SOILMICR). Das Verhältnis von Lignin zu Stickstoff aus der NPP bestimmt, wie viel davon in den schneller zersetzbaren Pool der Streu (SURFMET), oder in den langsam abbaubaren Pool der Streu (SURFSTR) gelangt. Ebenso bestimmt das Verhältnis von Lignin zu Stickstoff über den Anteil von Wurzelmaterial, das in den schneller abbaubaren ist (SOILMET) oder in den langsamen Pool (SOILSTR) wandert. In Abb. 34 zeigen die Pfeile den Fluss des Kohlenstoffs zwischen den einzelnen Pools im NEOMITES-Modell. Die Zahlen zeigen die Mengen der Kohlenstofftransfers zwischen den Pools ($\text{g C m}^2 \text{ y}^{-1}$). Die gestrichelten Linien zeigen die Anbindung des Termitenmoduls.

Abbildung 34: Schematisierte Darstellung der Wege des Kohlenstoffs im NEOMITES-Bodenmodell (nach Ackermann, 1999)



Erklärung zu den einzelnen Kohlenstoffpools in Abbildung 34:

Die Bezeichnungen wurden aus dem Englischen übernommen (Ackermann, 1999).

SLOW: Der langsame Kohlenstoffpool besteht aus persistierendem Pflanzenmaterial und bodenstabilen Produkten. Diese sind durch mikrobielle Aktivität entstanden, und stammen aus dem SURFMICR- und SOILMICR-Pool. Die Umsatzzeit des Pools beträgt 20 bis 50 Jahre.

PASSIVE: Dieser Pool enthält physikalisch-chemisch stabiles organisches Material, mit einer Umsatzzeit von 400 bis 2000 Jahren.

SOILMICR: Dieser Pool enthält alle Bodenmikroorganismen und deren Abbauprodukte (das resultiert in einer Biomasse die zwei- bis dreimal so hoch ist wie die Biomasse der lebenden Mikroorganismen). Dieser Pool hat eine Abbaurrate von Monaten bis zu mehreren Jahren und ist von Umgebungsfaktoren beeinflusst, vor allem vom Sandgehalt im Boden. Die Bodentextur bestimmt die Dauer des Abbaus vom aktiven SOM (SoilOrganicMatter) im Boden sowie die Effizienz mit welcher der mikrobielle Pool SOM zu SLOW-SOM umgewandelt wird (nach Metherell *et al.*, 1993).

SURFMICR: Enthält streuabbauende Mikroorganismen und deren Abbauprodukte. Seine Umsatzzeit ist nicht abhängig von der Bodentextur, aus diesem Pool gelangt Material direkt in den SLOW Pool.

SOILMET: Dieser Pool enthält Kohlenstoff aus unterirdischen Pflanzenresten; der Abbau verläuft schneller als in den Struktur-Pools (STR).

SOILSTR: Der Kohlenstoff stammt aus unterirdischen Pflanzenresten, deren Abbau langsamer vonstatten geht als in den mikrobiellen Pools (MICR).

SURFSTR: Der Kohlenstoff stammt aus überirdischen Pflanzenresten die für den Blattskelettmittelstoffwechsel angelegt waren; der Abbau dauert länger als in den mikrobiellen Pools (MICR)

SURFMET: Der Kohlenstoff stammt aus überirdischen Pflanzenresten, dessen Abbau schneller verläuft als im strukturellen Pool (STR)

BLÄTTER: Photosynthetisch aktiver Teil der NPP, wird nach dem Absterben zu Streu.

HOLZ: In diesem Modell enthält Holz einen Ligningehalt von 50%..

WURZELMATERIAL: Abgestorbenes, unterirdische Material der NPP

Der Kohlenstofffluss zwischen den einzelnen Pools hängt dabei von folgenden Parametern ab:

1. Kohlenstoffgehalt (C)
2. Der Abbaurate (k)
3. Abiotischen Faktoren (a) wie Temperatur und Feuchte
4. Der mikrobiellen Effizienz (m) die darüber bestimmt, welcher Anteil des Kohlenstoffes veratmet wird (zw. 30 und 80 % des gesamten Kohlenstoff-Flusses Parton *et al.*, 1994)

Dies kann durch folgende Gleichung (5) dargestellt werden:

$$DC_i = m_i * a * k_i * C_i dt$$

i =unterschiedliche Kohlenstoffpools

Die Werte für die unterschiedlichen Parameter der Pools finden sich im Anhang zu Teil C in Tabelle 1.

Das CASA-Modell wurde ursprünglich für eine monatliche Berechnung ausgelegt (Parton, 1993). Für die Modellierung der hier präsentierten Anwendung wurde es von Ackermann (1999) vereinfacht, indem anstelle monatlicher jährliche Szenarien verglichen werden und sich die Pools im Gleichgewicht befinden. Während CASA eine weltweite Änderung der verschiedenen Pools in unterschiedlichen Ökosystemen modelliert, wird in NEOMITES nur ein Ökosystem, in diesem Fall ein neotropischer Regenwald, durchgespielt Die Ergebnisse des NEOMITES Modells stehen in der Einheit [g C m⁻¹ y⁻¹]. Die Konstanten für den virtuellen Regenwald finden sich im Anhang zu Teil C in Tabelle 2.

Biomasse im NEOMITES-Modell

Die Angaben zur Biomasse von Termiten in Amazonien schwanken zwischen elf g/m² (Sanderson, 1996), 46,8 g m⁻² (Martius 2001, unveröffentlicht) und 60 g/ m² (Bignell *et al.*, 1997) (alle Angaben in Frischgewicht). Zum Vergleich wurden Daten aus Afrika und Asien berücksichtigt. Auf Grund der stark schwankenden Angaben zur Biomasse von Termiten in den Neotropen wurden zwei Szenarien in NEOMITES durchgespielt: die Biomasse für das Modell wurde hierbei einmal mit elf und nochmals mit 60 g m⁻² angenommen, um die der Literatur entommenen Werte für diese Region durchzurechnen (Tab. 15).

Tabelle 15: Biomassedaten von Termiten

Regionen	Biomasse (g m ⁻²)	Quelle
Amazonien	46,8	Martius (2001, unveröff..)
Neotropen	11	Sanderson (1996)
	60	Bignell <i>et al.</i> (1997)
Afrika	24	Eggleton <i>et al.</i> (1995)
	53,4	Eggleton <i>et al.</i> (1995)
	130	Bignell <i>et al.</i> (1997)
Asien	20	Bignell <i>et al.</i> (1997)

CO₂ im NEOMITES-Modell

Der Wert für die CO₂-Produktion setzt sich aus dem gemessenen Wert für die vier Nahrungsgilden zusammen, wie sie in Teil A, Abbildung 11 dargestellt sind. Daraus konnte für das Modell der Durchschnittswert von 59024,88 g CO₂ pro Jahr pro Gramm Termitenbiomasse ermittelt werden. Das entspricht einer Menge von 0,02085 kg CO₂ m⁻¹ y⁻¹, und dieser Wert wurde letztendlich in NEOMITES verwendet.

10.3 Modell zur Berechnung der Kohlendioxid- und Methan-Produktion durch Termiten

Auf der Basis der gemessenen Werte für die CO₂-Produktion aus Teil A wurde ein Modell erstellt, mit dessen Hilfe es möglich war, einen Richtwert der Menge an Treibhausgasen (Kohlendioxid und Methan) zu ermitteln, welche durch Termiten in tropischen Regenwäldern produziert werden. Dazu wurden CO₂-Werte von vierundzwanzig neotropischen Arten den verschiedenen funktionellen Gruppen zugeteilt (vgl. Teil A) und auf ein globales Szenario extrapoliert. Dadurch wurde für alle tropischen Wälder inklusive der Neotropen erstmalig eine differenzierte Abschätzung erstellt, die Vertreter aller funktionellen Gruppen von Termiten berücksichtigt.

Obwohl keine Messung von Methan durchgeführt wurde, war es möglich, die Produktionen zu berechnen, da im Durchschnitt ein bestimmtes Verhältnis der CO₂/CH₄-Produktion gegeben ist (siehe auch Teil A) (aus Bignell *et al.*, 1997):



Daraus kann abgeleitet werden, dass Methan zwischen 5 und 6 % der Gas-Produktion von Termiten ausmacht. Das molare Verhältnis von CO₂ zu CH₄ wurde mit 0,066 als Umrechnungsfaktor in der Extrapolation benutzt (aus Bignell *et al.*, 1997).

Bei dem hier erstellten Modell zur Berechnung der Nettoproduktion von Treibhausgasen durch Termiten handelt es sich um eine Extrapolation. Die ursprüngliche Formel stammt von Sanderson (1996).

Zur Berechnung der Produktionen von Kohlendioxid oder Methan (P) durch Termiten pro g Biomasse pro Jahr wurden folgende Parameter berücksichtigt:

die Termitenbiomasse pro m² (B), die Fläche des jeweiligen Regenwaldes (Ökosystems) (A), die Hochrechnung von Minuten auf Stunden pro Jahr (C). Darüber hinaus wurden zwei weitere Faktoren in die Formel eingefügt: a als Umrechnungsfaktor für Methan und b als ein Faktor, der die funktionelle Zusammensetzung der Termitenfauna berücksichtigt. Diese Parameter wurden in eine Formel integriert, wie sie in Gleichung 6 gezeigt wird:

Gleichung 6:

$$P = C \sum A_i * B_i * F_i * a * b$$

i = Ökosystem

P: Jährliche Produktion vom jeweiligen Gases in TG CO₂ m⁻² (1 Tg = 10¹² g)

A: Fläche der Region

B: Biomasse der Termiten der Region (g * m⁻²)

C: 8760 (Stunden pro Jahr)

F: Fluss des Gases (g * g⁻¹ Termiten * h⁻¹)

a: spezifischer Umrechnungsfaktor (hier 0,066 zur Umrechnung von CO₂ in CH₄).

b: Faunafaktor

Der Wert, welcher die Zusammensetzung der funktionellen Gruppen für das Modell Amazonien beschreibt, wurden aus dem Mittelwert von zwei Untersuchungen von Bandeira (1979 und 1988) gebildet. Eine dieser Untersuchung wurde im Westen Amazoniens und die andere im Ostamazonien durchgeführt. Die angenommene funktionelle Zusammensetzung der Termitenfauna in Regenwäldern für Asien ergibt sich aus den Daten von Jones & Brendall (1998) und für Afrika wurden die Werte von Eggleton *et al.* (1995) verwendet (Tab. 16).

Tabelle 16: Funktionelle Gruppen von Termiten in tropischen Regionen

<i>Land</i>	<i>Holzfresser (%)</i>	<i>Interface (%)</i>	<i>OM-Fresser (%)</i>	<i>Spezialisten (%)</i>	<i>Quelle</i>
Asien	54	11	31	4	Jones & Brendall. 1998
Afrika	21	6	70	3	Eggleton <i>et al.</i> 1995
Amazonien	50	25	23	2	Bandeira, 1979, 1988

Die Biomassedaten und ihre Quellen finden sich in Tabelle 15.

Die Daten für die Fläche, die für die amazonischen Regenwälder im Model verwendetet wurde, stammt aus dem Internet (www.inpa.gov.br/frameamazonia.html). Hierbei handelt es sich um die Homepage des Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Das INPA ist eines größten Institute Südamerikas, das sich seit über 25 Jahren mit der Erforschung des Amazonasgebietes befasst. Hier wird die Fläche noch zusammenhängenden Walds mit $3,65 \cdot 10^{12} \text{ m}^2$ für Amazonien als größten neotropischer Regenwald. Zu Amazonien gehören sieben verschiedene Länder: Bolivien, Brasilien, Columbien, Ecuador, Peru, Venezuela, Guyana. Für die Regenwälder in Afrika wurden ebenfalls eine Flächenangabe aus dem Internet benutzt, eine Veröffentlichung des Innenministeriums von Kamerun (www.hartford-hwp.com/archieve/35/169.html), hier werden $2,2 \cdot 10^{12} \text{ m}^2$ Fläche angegeben. Diese Größenangaben der Regenwälder decken sich größtenteils mit denen, welche die FAO 1993 und 1996 veröffentlicht hat. Dort wurde das Amazonasgebiet mit $3,73 \cdot 10^{12} \text{ m}^2$, Afrika mit $2,00 \cdot 10^{12} \text{ m}^2$ und Asien mit $2,46 \cdot 10^{12} \text{ m}^2$ angegeben.

Von Bignell *et al.* (1997) wurde zu Modellieren erstaunlicherweise eine Größe von $8,4 \cdot 10^6 \text{ m}^2$ für die Neotropen, $6 \cdot 10^6 \text{ m}^2$ für Afrika und $2,8 \cdot 10^6 \text{ m}^2$ für Asien benutzt. Hierbei muss es sich um eine Druckfehler handeln, da die Größenordnung für solche Gebiete im Bereich von m^{12} liegt. Daher wurden für die vorliegende Arbeit diese Werte, jedoch mit der Größenangabe in m^{12} , miteinbezogen. Die Ergebnisse von Bignell *et al.* (1997) sind für die vorliegende Arbeit wichtig, da so der Vergleich der Modellergebnisse möglich ist, denn diese Untersuchung befasste als Einzige mit der Gasproduktion durch Termiten in Regenwäldern Afrikas.

11 Ergebnisse

11.1 Bodenkohlenstoff-Modell (NEOMITES)

Im Vergleich zu einem Modell ohne Termiten verändert die Aktivität der Termiten die Kohlenstoffmenge in den verschiedenen Pools:

Der SOILMICR Pool wird durch die Termitenaktivität um 1,2 % bei einer Biomasse von 11g m^{-2} und sogar bis zu 31,6 % bei einer Biomasse von 60g m^{-2} vermindert. Der SURFMICR Pool, welcher direkt mit dem Holzpool verbunden ist, wird um 2,5% bei Biomasse von 11g m^{-2} , und um 19,6 % bei einer Biomasse von 60g m^2 reduziert (Tab. 17).

Der Slow-Pool wird zwischen 2 (bei 11g m^{-2}), und 31,6 % (bei 60g m^{-2}) reduziert. Dieser Pool hat eine Umsatzzeit von 40 bis 60 Jahren und wird von den beiden MICR-Pools gespeist (Tab. 17).

Diese Reduktionen in den drei Pools ergeben eine Verringerung des gesamten Bodenkohlenstoff um 1,7 % bei 11g m^{-2} und 28,8 % bei 60g m^{-2} (Tab. 20).

Die Pools SURFMET, SURFSTR sowie SOILMET und SOILSTR erfahren keine Reduzierung, da der Holzpool, der durch Termitenaktivität verringert wird, nicht mit diesen Pools zusammenhängt (Tab. 17).

Tabelle 17: Ergebnisse des NEOMITES-Modells für den neotropischen Regenwald

<i>Größe der C-Pools [g C m⁻¹ y⁻¹]*</i>					
POOLS:	Ohne Termiten	11g Biomasse	Reduzierung (%)	60g Biomasse	Reduzierung (%)
SURFMET	19,20	19,20	0,00	19,20	0,00
SURFSTR	259,50	259,50	0,00	259,50	0,00
SURFMICR	48,3	47,10	2,5	30,70	36,4
SOILMET	15,20	15,20	0,00	15,20	0,00
SOILSTR	328,90	328,90	0,00	328,90	0,00
SOILMICR	231,20	228,20	1,20	185,80	19,60
SLOW	3073,80	3010,60	2,00	2.101,00	31,60
Gesamt Bodenkohlenstoff	3976,10	3908,08	1,70	2940,40	28,80

* g C m⁻¹ y⁻¹: Gramm Kohlenstoff pro m² pro Jahr

11.2 Ergebnisse des Modells zur Berechnung der Kohlendioxid- und Methan - Produktion durch Termiten

Die Berechnung der Kohlendioxidmenge, die jährlich durch Termiten in den Regenwäldern produziert wird, ergab für die Termitenfauna in Amazonien 6077,69 g CO₂ g⁻¹ Biomasse⁻¹ Jahr⁻¹ (Tab. 18).

Tabelle 18: Berechnung der CO₂-Nettoproduktion unter Berücksichtigung des Faunafaktors nach Gleichung 6

Berechnung der CO ₂ -Nettoproduktion durch Termiten unter Berücksichtigung des Faunafaktors nach Gleichung 6				
<i>AMAZONIEN</i>				
<i>Funktionelle Gruppen</i>				
		b	F* C	b*F*C
	Bandeira, 1979, 1988			
Holzfresser	50%	0,50	7621,2	3810,60
Interface	25%	0,25	4117,2	1029,30
OM- Fresser	23%	0,23	4993,2	1148,44
Spezialisten	2%	0,02	4467,6	89,35
CO₂-Produktion durch Termiten:				6077,69 [gCO ₂ g ⁻¹ Biomasse ⁻¹ Jahr ⁻¹]

Mit C: 8760 (Stunden pro Jahr) , F: Fluss des Gases (Tg * g⁻¹ Termiten*h⁻¹), b: Faunafaktor

Die Berechnung der Methanmenge, die durch Termiten in Regenwäldern produziert wird, ergab für die Termitenfauna in Amazonien 373,90 g CH₄ g⁻¹ Biomasse⁻¹ Jahr⁻¹ (Tab. 19).

Tabelle 19: Berechnung des Methananteils der Emissionen durch Termiten unter Berücksichtigung des Faunafaktors aus Gleichung 6

Berechnung des Methananteils der Emissionen durch Termiten unter Berücksichtigung des Faunafaktors nach Gleichung 6				
<i>AMAZONIEN</i>				
<i>Funktionelle Gruppen</i>	b	F*C	B*F*C	(b*F*C) *a
<i>Bandeira, 1979, 1988</i>				
Holzfresser	50%	0,50	7621,2	3810,60
Interface	25%	0,25	4117,2	1029,30
OM- Fresser	23%	0,23	4993,2	1148,44
Spezialisten	2%	0,02	4467,6	89,35
CH₄ -Produktion durch Termiten:				373,90 [gCH ₄ g ⁻¹ Biomasse ⁻¹ Jahr ⁻¹]

Mit C: 8760 (Stunden pro Jahr) , F: Fluss des Gases (Tg * g⁻¹ Termiten*h⁻¹), b: Faunafaktor; a: 0,066 für Verhältnis CH₄ zu CO₂

Tabelle 20: Berechnung der gesamten CO₂-Nettoemissionen von Termiten in tropischen Regenwäldern

Nettoemissionen Kohlendioxid durch Termiten in tropischen Regenwäldern						
AMAZONIEN	B	F*C*b	A ^{b)}	Formel	P [Tg CO ₂ y ⁻¹]	% der netto CO ₂ Emission ^{a)}
Diese Arbeit	11,00	6077,69	3,65*10 ¹² m ²	2,44 10 ¹⁷	244,02	0,16%
	46,80	6077,69	3,65*10 ¹² m ²	1,03 10 ¹⁸	1038,19	0,66%
	60,00	6077,69	3,65*10 ¹² m ²	1,33 10 ¹⁸	1331,01	0,85%
NEOTROPEN						
Bignell et al., 1997	10,00	keine Angaben	8,4*10 ¹² m ²		161,00	0,10%
	60,00	keine Angaben	8,4*10 ¹² m ²		964,00	0,61%
Sanderson, 1996	11,00	4993,20	2,68*10 ¹² m ²	1,47 10 ¹⁷	147,20	0,07%^{b)}

a) bezogen auf 156900 Tg Nettoproduktion CO₂ (Schimel, 1995); b) Fläche aus Sanderson, 1996 mit 220 GT Nettoproduktion CO₂ (IPCC, 1994)

Mit A: Fläche der Region; B: Biomasse von Termiten in g m⁻²; C: 8760 (Stunden pro Jahr), F: Fluss des Gases (Tg * g⁻¹ Termiten*h⁻¹), b: Faunafaktor; P: Gasproduktion in Tg pro Jahr
Formel: $P=C*\sum A*B*F*a*b$

CO₂ - Amazonische Regenwälder

Die Berechnung der Kohlendioxidemission durch Termiten in amazonischen Regenwäldern ergab, dass Termitenarbeiter abhängig von der zu Grunde gelegten Biomasse zwischen 0,16 und 0,85 % der globalen Nettoproduktion von CO₂ (ohne fossile Brennstoffe) produzieren können. Im Vergleich zu dem Modell von Bignell *et al.* (1997), fällt auf, dass die Werte in der gleichen Größenordnung liegen, obwohl dort eine wesentlich größere Fläche für den Wald angenommen wurde. Im Vergleich zu dem Modell von Sanderson (1996) liegt die Berechnung mit der größten Biomasse sogar um Faktor zwölf über dem vom ihm berechneten Anteil von Termiten an atmosphärischem CO₂, wobei hier zu bemerken gilt, dass Sanderson eine kleinere Fläche und eine andere Nettoproduktion (220 GT) annahm (Tab. 20).

Tabelle 21: Nettomethan-Emissionen durch Termiten in tropischen Regenwäldern

Nettoemissionen Methan durch Termiten in tropischen Regenwäldern						
AMAZONIEN	B	F*C*b*a	A	Formel	P [Tg CO ₂ y ⁻¹]	% der netto CH ₄ Emission a)
Diese Arbeit	11,00	373,90	3,65*10 ¹² m ²	2,00 *10 ¹⁶	15,01	3,00
	46,80	373,90	3,65*10 ¹² m ²	6,00 *10 ¹⁶	63,87	12,77
	60,00	373,90	3,65*10 ¹² m ²	8,00 *10 ¹⁶	81,88	16,38
Bignell et al., 1997	10,00		8,4*10 ¹² m ²		3,50	0,70
Sanderson, 1996	11,00		2,68*10 ¹² m ²	1,47 10 ¹⁷	1,46	0,27

a) Bezogen auf 500 Tg Nettoproduktion CH₄ in Bignell *et al.* (1997) und Sanderson, (1996)
 Mit A: Fläche der Region; B: Biomasse von Termiten in g m⁻²; C: 8760 (Stunden pro Jahr) , F:
 Fluss des Gases (Tg * g⁻¹ Termiten*h⁻¹), b: Faunafaktor; P: Gasproduktion in Tg pro Jahr
 Formel: $P=C*\sum A*B*F*a*b$

Methan - Amazonische Regenwälder

Die Berechnung der Methanemission durch Termiten in amazonischen Regenwäldern ergab, dass Termitenarbeiter abhängig von der zu Grunde gelegten Biomasse zwischen 3,00 und 16,38% der globalen Nettoproduktion (ohne fossile Brennstoffe) produzieren können. Im Vergleich zu dem Modell von Bignell *et al.* (1997), fällt auf, dass die Werte um Faktor zwei bis drei höher sind, obwohl eine kleinere Fläche für den Wald angenommen wurde. Im Vergleich zum Modell von Sanderson (1996) liegt die Berechnung sogar um Faktor zehn bis 60 über dem vom ihm berechneten Anteil am atmosphärischen CH₄ (Tab. 21).

12 Diskussion

12.1 Termiten und Bodenkohlenstoff im amazonischen Regenwald

Das MITES-Modell integriert sowohl geochemische Prozesse als auch die Einflüsse der Organismen im Kohlenstoffkreislauf. Es bietet einen systemorientierten Lösungsansatz bei der ökologischen Modellierung nach Paustian (1994) und Molina (1998) und ist somit den ausschließlich prozessorientierten Modellen wie CASA oder CENTURY für Ökosystemanalysen vorzuziehen (Schimel, 1995; Ackermann, 1999).

Anhand der Modifikation des MITES-Modells in NEOMITES konnte gezeigt werden, dass Termiten in der Lage sind, einen großen Anteil des Bodenkohlenstoffs tropischer Wälder zu mobilisieren.

Die Ergebnisse des MITES-Modells zeigten, dass Termitenaktivität eine Reduzierung einzelner Pools, abhängig von der angenommenen Biomasse, bis zu 36 Prozent bewirken kann (Tab. 20). Insgesamt gesehen liegt die Reduzierung zwischen 1.7 und 28.8 Prozent, je nach angenommener Biomasse. Eine Reduzierung des mikrobiellen Bodenpools (SOILMICR) erscheint als Erklärung der Verminderung des Kohlenstoff im Slowpool am plausibelsten. Dies könnte sich allerdings auch aus einer vorangegangenen Reduzierung des passiven Kohlenstoffpools ergeben. In das Modell wurden nämlich keine Effekte der Termiten auf Wurzelmaterial wie z.B. Fraßaktivität miteinbezogen, daher würde sich diese Erklärung anbieten. Der Kohlenstoff aus diesem Pool wird nur sehr langsam für Mikroorganismen verfügbar, somit ist diese Alternative relativ unwahrscheinlich. Der Kohlenstoffvorrat im Slowpool wird über den Holzpool, den Oberflächen Strukturpool, den mikrobiellen Oberflächenpool und den Boden-Strukturpool (SOILSTR) versorgt. Die direkte Verminderung des Holzes durch Termitenaktivität wäre die naheliegendste Erklärung für alle Reduzierungen. Die Reduzierung dieser drei Pools führt zu einer Verminderung des Bodenkohlenstoffs im Gesamtpool um bis zu 28,8 Prozent (Tab. 19).

Ackermann (1999) modellierte mit dem MITES-Modell den Einfluss von pilzzüchtenden Termiten (Macrotermitinae) und Ameisen (Attini) auf die Abläufe in einem Savannenökosystem. Das Ergebnis war eine Reduzierung des Gesamtbodenkohlenstoffs von elf bis 22 Prozent durch die Macrotermitinae. Sowohl die Modellvorhersage von Ackermann (1999) als auch die hier vorgestellten Daten zeigen den bedeutenden Einfluss der Termiten als Makrofauna auf den im Boden fixierten Kohlenstoff und Pools in einem tropischen Ökosystem. Diese Vorhersagen werden gestützt durch Beobachtungen von Abe & Matsomoto (1997), die eine signifikante Abnahme des SOM (Soil Organic Matter) im Aktivitätsradius von Macrotermes-Nestern feststellten. Veeresh & Belavadi (1986) haben in Böden mit Termitenaktivität einen deutlich geringeren Bodenkohlenstoffgehalt gemessen als in Kontrollstandorten ohne Termiten. Holt (1996) konnte nachweisen, dass die Kohlenstoffmenge mikrobiellen Ursprungs in Gebieten mit hoher Termitenabundanz signifikant weniger war.

Alleine in Amazonien werden durch die Umwandlung von Primärwald in Farmland 79 Prozent der globalen jährlichen Nettokohlendioxidproduktion durch Verbrennung und Abholzung freigesetzt (Moraes, 1995). Durch Verbrennen und Abholzen wird dem Boden Kohlenstoff entzogen (Fearnside, 1998). Entsteht allerdings auf den gerodeten Flächen ein Sekundärwald, so besitzt dieser die Fähigkeit mittelfristig (23 Jahre) fast gänzlich den Bodenkohlenstoffgehalt eines Primärwaldes zu regenerieren (DeCamargo, 1999). In der gleichen Untersuchung wurde gezeigt, dass Primärwaldböden im Vergleich zu Sekundärwald eine deutlich höhere Bodenatmung aufweisen. DeCamargo führt dies auf eine erhöhte Wurzelatmung zurück. Sowohl die Ergebnisse von NEOMITES, dass nämlich Termiten bis zu 29 Prozent des Kohlenstoffs im Boden mobilisieren können, als auch die hohe Termitenaktivität im Primärwald im Vergleich zum Sekundärwald (Kap. 7, Teil B) legen jedoch die Vermutung nahe, dass zumindest ein Teil der Bodenatmung durch Termiten verursacht wird. Man kann davon ausgehen, dass je nach Standort die Biomasse von Isoptera in einem tropischen Wald bis zu 130 g m^{-2} beträgt (Eggleton *et al.*, 1995). Bei den Versuchen von DeCamargo handelte es sich um Freilandversuche, bei dem sogenannte „Chambers“ direkt auf den Waldboden angebracht wurden. Dies legt die Schlussfolgerung nahe, dass bei der Messung der Gasproduktion auch Termitenaktivität miterfasst wurde.

In tropischen Ökosystemen ist die Dominanz der Bodenfauna charakteristisch. Im Vergleich zu temperierten Ökosystemen fällt dabei die Vorherrschaft der Makrofauna ins Auge, insbesondere bezüglich der Biomasse und Dichte (Swift *et al.*, 1979; Lavelle *et al.*, 1995; Reddy, 1995; Swift *et al.*, 1998). Wie bereits erwähnt wurde, haben Termiten einen direkt messbaren Effekt auf den Abbau von organischem Material (Abe & Matsumoto, 1979; Swift *et al.*, 1979; Holt, 1996). Mit Hilfe von Modellen wie NEOMITES ist dieser Effekt differenziert vorhersagbar. Die Untersuchung von Nährstoffkreisläufen im Freiland ist sehr kosten- und zeitintensiv. Da aber das Verständnis dieser wichtigen ökosystemaren Schlüsselfunktionen auch für die nachhaltige Landnutzung unverzichtbar ist, bieten Modelle wie MITES und NEOMITES wertvolle Alternativen (Molina, 1998; Smith *et al.*, 1998). Dies gilt nicht nur für die Bewertung und Abschätzung der Rolle der Bodenfauna im Primärwald. Das Modell ist, wie hier gezeigt wurde, relativ leicht auf unterschiedliche Systeme anwendbar. Landwirtschaftlich relevante Parameter können beispielsweise eingesetzt und angefügt werden, sodass für entsprechende Systeme Vorhersagen getroffen werden können. Dieses Werkzeug kann somit wichtige Informationen für eine langfristige Nutzung der tropischen Böden ergeben.

12.2 Modell zur Berechnung des Beitrags von Termiten zu globalen Gasbudgets

Über Treibhausgase wie Kohlendioxid und Methan ist seit längerem bekannt, dass erhöhte Konzentrationen in der Atmosphäre zu globaler Erwärmung führen (Falokowki *et al.*, 2000; Crutzen & Ramanathan, 2000). Seit Zimmerman *et al.* (1982) vermuteten, dass Termiten 30 Prozent zur jährlichen Methanemission beitragen könnten, stand die Frage nach den Treibhausgasemissionen durch Termiten wiederholt im Mittelpunkt der Termitenforschung (Tab. 22).

Im Gegensatz zu den Hochrechnungen des jährlichen globalen CO₂-Ausstoßes, differieren die Vorhersagen für Methan um den Faktor 100 (Tab. 22).

Tabelle 22: Übersicht über Abschätzungen der Treibhausgasproduktion (CO₂ und CH₄) durch Termiten

Autor und Jahr	Tg CO ₂ * y ^{-1 a)}	Tg CH ₄ * y ^{-1 a)}	Ökosystem	berücksichtigte Termitenarten
Zimmerman <i>et al.</i> (1982)	5000	75-310	Labor	2
Rasmussen & Khalil, (1983)	-	10-90	Savanne	6
Collins & Wood (1983)	500	10-30	Savanne	6
Seiler <i>et al.</i> (1984)	600	2-5	Savanne	6
Fraser <i>et al.</i> (1986)	-	6-42	Savanne	9
Khalil <i>et al.</i> (1990)	-	2-20	Savanne	6
Martius <i>et al.</i> (1993)	-	5-36	Regenwald	6
Hackstein & Stumm (1994)	200- 1200	6-51	-	4
Sanderson, (1996)	3500	20	Global	Literaturwerte
Bignell <i>et al.</i> (1997)	735 – 3775	17-96	Global	24

a) Tg * y⁻¹ = 10¹² g pro Jahr

Gründe für diese sich zum Teil stark unterscheidenden Hochrechnungen sind:

1. Unterschiedliche Größen der Flächen, auf welche die Extrapolationen bezogen wurden
2. Unterschiedliche Ökosysteme als Modellbasis wie u.a. Savannen, Regenwälder oder globale Szenarien
3. Verschiedene Annahmen über die Biomasse der Termiten bei der Extrapolation
4. Unterschiedliche Annahmen über die globale Nettoemission von Kohlendioxid oder Methan

Kohlendioxid

Um zu einer Gesamtschätzung des CO₂-Ausstoßes durch Termiten in Regenwäldern zu kommen, wurde das hier erstellte Modell auf die Regenwälder in Asien und Afrika übertragen (Tab. 23, 24). Da keine ausführlichen Atmungsdaten von Termiten dieser Regionen vorliegen wurden die Atmungsdaten aus Amazonien (Kap. 3.3.1) verwendet. Anschliessend wurde mit dem Modell für Amazonien, Afrika und Asien eine globale Estimation des Beitrags der Termiten in tropischen Wäldern in Amazonien, Afrika und Asien berechnet (Tab. 25).

Für die Termitenfauna im afrikanischen Regenwäldern wurden so 5844,67 g CO₂ g⁻¹ Biomasse⁻¹ Jahr⁻¹ und in Asien 7241,02 g CO₂ g⁻¹ Biomasse⁻¹ Jahr⁻¹ errechnet (Tab. 23).

Tabelle 23: Berechnung der CO₂-Nettoproduktion durch Termiten in Afrika und Asien mit den Daten aus dieser Arbeit unter Berücksichtigung der Faunafaktors aus Gleichung 6

Berechnung der CO ₂ -Nettoproduktion durch Termiten in Afrika und Asien unter Berücksichtigung des Faunafaktors nach Gleichung 6				
AFRIKA				
	Funktionelle Gruppen	b	F* C	B*F*C
	<i>Eggleton et al., 1995</i>			
Holzfresser	21%	0,21	9373,2	1968,372
Interface	6%	0,06	4117,2	247,032
OM- Fresser	70%	0,70	4993,2	3495,24
Spezialisten	3%	0,03	4467,6	134,028
CO₂-Produktion durch Termiten:				5844,67 [gCO ₂ g ⁻¹ Biomasse ⁻¹ Jahr ⁻¹]
ASIEN				
	Funktionelle Gruppen	b	F* C	B*F*C
	<i>Jones & Brandell, 1998</i>			
Holzfresser	54%	0,54	9373,2	5061,528
Interface	11%	0,11	4117,2	452,892
OM- Fresser	31%	0,31	4993,2	1547,892
Spezialisten	4%	0,04	4467,6	178,704
CO₂-Produktion durch Termiten:				7241,02 [gCO ₂ g ⁻¹ Biomasse ⁻¹ Jahr ⁻¹]

Mit C: 8760 (Stunden pro Jahr) , F: Fluss des Gases (Tg * g⁻¹ Termiten*h⁻¹), b: Faunafaktor

Tabelle 24: Kohlendioxid-Nettoemissionen durch Termiten in Regenwäldern in Afrika und Asien

Nettoemissionen Kohlendioxid durch Termiten in tropischen Regenwäldern						
AFRIKA	B	F*C*b	A	Formel	P [Tg CO ₂ y ⁻¹]	% der netto CO ₂ Emission _{a)}
Diese Arbeit	24,00	5844,67	2.2*10 ¹² m ²	3,09 10 ¹⁷	308,60	0,20%
	130,00	5844,67	2.2*10 ¹² m ²	1,67 10 ¹⁸	1671,58	1,07%
Bignell et al., 1997	24,00		6* 10 ¹² m ²		231,00	0,15%
	130,00		6* 10 ¹² m ²		1249,00	0,80%
Sanderson, 1996	11,00	4993,20	1,67*10 ¹² m ²	1,47 10 ¹⁷	147,20	0,07%^{b)}
ASIEN	B	F*C*b	A	Formel	P [Tg CO ₂ y ⁻¹]	% der netto CO ₂ Emission _{a)}
Diese Arbeit	5,00	7241,02	1,67*10 ¹² m ²	6,05 10 ¹⁶	60,46	0,04%
	20,00	7241,02	1,67*10 ¹² m ²	2,42 10 ¹⁷	241,85	0,15%
Bignell et al., 1997	5,00		2,8 10 ¹² m ²		31,00	0,02%
	60,00		2,8 10 ¹² m ²		125,00	0,07%
Sanderson, 1996	11,00	4993,20	1,67*10 ¹² m ²	1,47 10 ¹⁷	147,20	0,07%^{b)}

a) bezogen auf 156900 Tg Nettoproduktion CO₂ (Schimel, 1995); b) Fläche aus Sanderson, 1996 mit 220 GT Nettoproduktion CO₂ (IPCC, 1994)

Mit A: Fläche der Region; B: Biomasse von Termiten in g m⁻²; C: 8760 (Stunden pro Jahr) , F: Fluss des Gases (Tg * g⁻¹ Termiten*h⁻¹), b: Faunafaktor; P: Gasproduktion in Tg pro Jahr
Formel: $P=C*\sum A*B*F*a*b$

Afrikanische Regenwälder

Die Berechnung der Kohlendioxidemission durch Termiten in afrikanischen Regenwäldern ergab, dass Termitenarbeiter abhängig von der zu Grunde gelegten Biomasse zwischen 0,2 und 1,1 % der globalen Nettoproduktion (ohne fossile Brennstoffe) ausmachen können. Im Vergleich zu dem Modell von Bignell et al. (1997), fällt auf, dass die Werte gleich sind, obwohl eine kleinere Fläche für den Wald verwendet wurde. Im Vergleich zum Modell von Sanderson (1996) liegt die Berechnung sogar Faktor 2,8 bis 15 (je nach Biomasse) über dem vom ihm berechneten Anteil von Termiten an atmosphärischem CO₂ (Tab. 24).

Asiatische Regenwälder

Die Berechnung der Kohlendioxidemission durch Termiten in asiatischen Regenwäldern ergab, dass Termitenarbeiter abhängig von der zu Grunde gelegten Biomasse zwischen 0,06 und 0,25 % der globalen Nettoproduktion (ohne fossile Brennstoffe) produzieren können. Im Vergleich zum Modell von Bignell *et al.* (1997), fällt auf, dass die Werte um Faktor zwei höher sind, obwohl eine kleinere Fläche für den Wald angenommen wurden (Tab. 24).

Als Kontrollmodelle für das hier entwickelte Modell wurden die Modelle von Sanderson (1996) und Bignell *et al.* (1997) herangezogen (siehe: Tab. 26 und 27). Beide Arbeiten haben bereits Daten für Regenwälder erhoben, mit denen die Ergebnisse des hier erstellten Modells verglichen werden können. Darüber hinaus sind dies die einzigen Arbeiten, die in bezug auf die Anzahl der Termitenarten eine ähnlich große Artenzahl berücksichtigten. Bei Bignell *et al.* (1997) wurden 24 Arten untersucht und Sanderson (1996) arbeitete mit den Durchschnittswerten der vorherigen Publikationen (Tab. 22).

Mit dem hier erstellten Modell ergeben die Berechnungen für die Kohlendioxidproduktion in tropischen Regenwäldern durch Termiten zwischen 0,53 % und 2,75% der globalen natürlichen CO₂-Produktion (156900 Tg y⁻¹ aus Schimel, 1995). Diese Berechnung liegt bis zu Faktor zwei über den Berechnungen von Sanderson und Bignell, die für die gleichen Ökosysteme Modelle erstellt haben (Tab. 25).

Tabelle 25: CO₂-Produktion [%] durch Termiten aus tropischen Regenwäldern als Anteil [%] der globalen Nettoproduktion

<i>Quelle</i>	<i>Neotropen</i>	<i>Afrika</i>	<i>Asien</i>	<i>Global*; **,***</i>
Sanderson (1996)	0,07	0,07	0,07	0,24
Bignell <i>et al.</i> (1997)	0,1-0,7	0,14-0,79	0,02-0,07	0,22-1,56
Diese Arbeit	0,16-0,85	0,31-1,6	0,06-0,25	0,53-2,75

* Sanderson 1996 bezieht die CO₂-Produktion [%] auf 220 GT CO₂ globale Nettoproduktion pro Jahr

** Bignell et al. 1997 beziehen die CO₂-Produktion [%] auf 156900 Tg CO₂ globale Nettoproduktion pro Jahr

*** Diese Arbeit bezieht die CO₂-Produktion [%] auf 156900 Tg CO₂ globale Nettoproduktion pro Jahr

Anhand der früher publizierten Arbeiten (u.a. Khalil *et al.*, 1990; Martius, 1994; Sanderson, 1996) wurde angenommen, dass zwischen zwei und sechs Prozent der globalen atmosphärischen Kohlendioxid-Nettomenge durch Termiten entstehen kann. Die hier präsentierten Berechnungen legen jedoch die Vermutung nahe, dass diese Werte mindestens um den Faktor zwei übertroffen werden. In dem hier vorgestellten Modell wurden nur die Regenwälder in die Kalkulation miteinbezogen. Berücksichtigt man die Termiten in anderen Ökosystemen, insbesondere Savannen, in denen sie eine Biomasse bis zu 100 g m^{-2} aufweisen (Jones, 1983; Jones, 1996; Sanderson, 1996), liegt es durchaus im Bereich des Möglichen, dass Termiten weltweit bis zu zwölf Prozent der atmosphärischen Nettokohlendioxidmenge ausmachen.

Methan

Mit dem Modell wurde ebenfalls die Produktion von Methan in tropischen Regenwäldern durch Termiten abgeschätzt. Für die Termitenfauna in Afrika wurde mit der Übertragung der Daten für Termitenatmung aus Amazonien (siehe Kap. 3.3.1) wurden $336,93 \text{ g CH}_4^{-1} * \text{g Biomasse}^{-1} * \text{Jahr}^{-1}$ errechnet und für Asien $387,36 \text{ g CH}_4^{-1} * \text{g Biomasse}^{-1} * \text{Jahr}^{-1}$ (Tab. 26).

Tabelle 26: Berechnung der CH₄-Nettoproduktion durch Termiten in Afrika und Asien mit den Daten aus dieser Arbeiter unter Berücksichtigung der Faunafaktors aus Gleichung 6

Berechnung der CH ₄ -Nettoproduktion durch Termiten in Afrika und Asien unter Berücksichtigung des Faunafaktors nach Gleichung 6					
AFRIKA					
<i>Funktionelle Gruppen</i>		B	P*C	P*b	A
<i>Eggleton et al., 1995</i>					
Holzfresser	21%	0,21	7621,20	1600,45	98,46
Interface	6%	0,06	4117,20	247,03	15,20
OM- Fresser	70%	0,70	4993,20	3495,24	215,03
Spezialisten	3%	0,03	4467,60	134,02	8,25
CH₄ Produktion durch Termiten:					336,93 [gCH ₄ g ⁻¹ Biomasse ⁻¹ Jahr ⁻¹]
ASIEN					
<i>Funktionelle Gruppen</i>		B	P*C	P*b	A
<i>Jones & Brandell, 1998</i>					
Holzfresser	54%	0,54	7621,20	4115,44	253,18
Interface	11%	0,11	4117,20	452,89	27,86
OM- Fresser	31%	0,31	4993,20	1547,89	95,23
Spezialisten	4%	0,04	4467,60	178,70	10,99
CH₄ Produktion durch Termiten:					387,26 [gCH ₄ g ⁻¹ Biomasse ⁻¹ Jahr ⁻¹]

Mit C: 8760 (Stunden pro Jahr) , F: Fluss des Gases (Tg * g⁻¹ Termiten*h⁻¹), b: Faunafaktor;
a: 0,066 für Verhältnis CH₄ zu CO₂

Tabelle 27: Nettomethan-Emissionen durch Termiten in tropischen Regenwäldern in Afrika und Asien

Nettoemissionen Methan durch Termiten in tropischen Regenwäldern						
AFRIKA				P	% der netto	
	B	F*C*b	A	Formel	[Tg CO ₂ y ⁻¹]	CH ₄ Emission ^{a)}
Diese Arbeit	24,00	336,93	2,2*10 ¹² m ²	2,00 *10 ¹⁵	1,78	0,36
	130,00	336,93	2,2* 10 ¹² m ²	1,00 *10 ¹⁶	9,64	1,93
Bignell et al., 1997	24,00		6* 10 ¹² m ²		8,10	1,62
	130,00		6* 10 ¹² m ²		50,00	10,00
Sanderson, 1996	11,00		1,67 10 ¹² m ²		0,99	0,002
ASIEN				P	% der netto	
	B	F*C*b	A	Formel	[Tg CO ₂ y ⁻¹]	CH ₄ Emission ^{a)}
Diese Arbeit	5,00	387,26	2,8*10 ¹² m ²	5,00 *10 ¹⁴	0,54	0,11
	20,00	387,26	2,8*10 ¹² m ²	2,00 *10 ¹⁵	2,17	0,43
Bignell et al., 1997	5,00		2,8 10 ¹² m ²		0,47	0,09
	20,00		2,8 10 ¹² m ²		2,10	0,42
Sanderson, 1996	11,00		1,67 10 ¹² m ²		0,99	0,0020

a) Bezogen auf 500 Tg Nettoproduktion CH₄ in Bignell *et al.* (1997) und Sanderson, (1996)
 Mit A: Fläche der Region; B: Biomasse von Termiten in g m⁻²; C: 8760 (Stunden pro Jahr) , F:
 Fluss des Gases (Tg * g⁻¹ Termiten*h⁻¹), b: Faunafaktor; P: Gasproduktion in Tg pro Jahr
 Formel: P=C*Σ A*B*F*a*b

Methan - Afrikanische Regenwälder

Die Berechnung der Methanemission durch Termiten in afrikanischen Regenwäldern ergab, dass Termitenarbeiter abhängig von der zu Grunde gelegten Biomasse zwischen 0,36 und 1,97 % der globalen Nettoproduktion (ohne fossile Brennstoffe) ausmachen können. Im Vergleich zu dem Modell von Bignell *et al.* (1997), fällt auf, dass die Werte um Faktor fünf geringer sind, obwohl in deren Modell eine größere Fläche für den Wald angenommen wurde. Im Vergleich zum Modell von Sanderson (1996) liegt die Berechnung in diesem Fall um Faktor 120 über dem vom ihm berechneten Anteil von Termiten am atmosphärischen CH₄ (Tab. 27).

Methan - Asiatische Regenwälder

Die Berechnung der Methanemission durch Termiten in asiatischen Regenwäldern ergab, dass Termitenarbeiter abhängig von der zu Grunde gelegten Biomasse zwischen 0,11 und 0,43 % der globalen Nettoproduktion (ohne fossile Brennstoffe) ausmachen können. Im Vergleich zu dem Modell von Bignell *et al.* (1997), fällt auf, dass die Werte fast gleich sind, obwohl in deren Modell eine größere Fläche für den Wald angenommen wurde. Im Vergleich zum Modell von Sanderson (1996) liegt die Abschätzung in diesem Fall um Faktor 55 bis 100 (abhängig von der Biomasse) über dem vom ihm berechneten Anteil von Termiten am atmosphärischen CH₄ (Tab. 27).

Abhängig von der eingesetzten Biomasse ergab sich ein Anteil zwischen 0,2 % und 19 Prozent der globalen jährlichen natürlichen Methanproduktion (500 Tg y⁻¹, IPCC, 1994). Diese Werte liegen um den Faktor zehn bis 100 über den Berechnungen von Sanderson (1996) jedoch im Bereich von Bignell *et al.* (1997) (Tab. 28).

Tabelle 28: CH₄-Produktion [%] durch Termiten aus tropischen Regenwäldern als Anteil [%] an der globalen Nettoproduktion

<i>Quelle</i>	<i>Neotropen</i>	<i>Afrika</i>	<i>Asien</i>	<i>Global*</i>
Sanderson (1996)	0,27	0,002	0,002	0,31
Bignell <i>et al.</i> (1997)	0,7-4,9	1,62-10,00	0,09-0,42	2,41-17,71
Diese Arbeit	3,00-16,38	0,36-1,93	0,11-0,43	3,47-18,74

* [%] CH₄-Produktion bezogen auf 500 Tg Nettoproduktion

In einer häufig zitierten Publikation schätzten Zimmermann *et al.* (1982) die Menge des durch Termiten produzierten Methans mit bis zu 310 Tg y⁻¹ und somit auf über 30 Prozent der globalen jährlichen Methanemission (Nettomenge Methan: 900 Tg). Anschliessend ergaben realistischere Schätzungen zwischen zwei und 17 Prozent (5-96 Tg y⁻¹) der globalen atmosphärischen Methan-Konzentration (Collins & Wood, 1983; Seiler *et al.*, 1984; Khalil *et al.*, 1990; Rasmussen, & Khalil, 1990; Martius, 1993; Sanderson, 1996; Bignell *et al.*, 1997). Bei der Berechnung mit dem hier verwendeten Modell erreicht die Methanmenge, die durch Termiten in tropischen Wäldern produziert wird, bis zu 97 Tg y⁻¹, d.h. die Termiten würden

damit 18 Prozent zu der jährlichen Methan-Nettoproduktion beitragen. Allerdings beruhen die Werte in der vorliegenden Arbeit auf einer relationalen Berechnung (Methanausstoß als fester Prozentsatz der CO₂-Produktion), nicht auf direkten Messungen der Methanemissionen. Deswegen sollten die Angaben durch Methanmessungen ergänzt werden.

12.3 Mögliche Ursachen für die mit dem Modell erreichten Werte der Kohlendioxid- und Methanproduktion

Mit dem hier erstellten Modell wurde lediglich die Berechnung der tropischen Regenwälder durchgeführt, da nach der Meinung der Autorin eine Übertragung der gemessenen CO₂-Werte auf andere Ökosysteme nicht zulässig ist.

Die amazonischen Gattungen, für welche die CO₂ - Daten vorliegen, decken sich nur bis zu zehn Prozent mit den Gattungen eines afrikanischen Regenwaldes (Bignell *et al.*, 1997). Dort sind drei Gattungen mit den in Amazonien untersuchten Gattungen identisch. Deren Daten für die CO₂ und CH₄-Produktion ergaben zwischen 0,4 und 2 mg h⁻¹ g⁻¹ (FG). Betrachtet man die Ergebnisse der hier untersuchten Arten, die sich zwischen 0,2 und 1,9 mg h⁻¹ g⁻¹ (FG) (siehe Tab. 11) bewegen, sind die Unterschiede gering. Bis zu 50 Prozent der hier untersuchten Gattungen sind mit denen eines Regenwaldes in Malaysia (Eggleton, 1999) identisch und somit besser vergleichbar. Leider liegen keine Werte zur CO₂- oder CH₄-Produktion von Termiten aus dem malaysischen Regenwald vor. Zudem wurden im hier erstellten Modell nicht die Werte der einzelnen Arten, sondern Mittelwerte der funktionellen Gruppen eingesetzt. Die Übertragungen der Daten aus den Regenwäldern auf andere Ökosysteme wie Savannen oder Wüsten wie sie beispielsweise von Bignell *et al.* (1997) oder Sanderson (1996) durchgeführt wurden, sind unzulässig, da kaum eine Übereinstimmung zwischen den vorkommenden Gattungen erwartet werden kann. Savannenökosysteme, in denen vermutlich eine sehr große Termitenbiomasse vorhanden ist, tragen mit Sicherheit einen hohen Teil zur jährlichen Nettoproduktion von Kohlendioxid und Methan bei

(Jones, 1983a,b; Khalil *et al.*, 1990; Lawton, 1995; Sanderson, 1996; Holt, 1996; Bignell *et al.*, 1997).

Eine Schwierigkeit aller Modelle liegt darin, die richtigen Biomassen der Termiten aus den Regenwäldern einzusetzen. Dazu ist zu bemerken, dass bedauerlicherweise bis heute keine belegbaren Daten aus den Neotropen respektive Amazonien in Bezug auf die Biomasse der Termiten vorliegen. Da aber in einem Regenwald in Afrika eine Termitenbiomasse bis zu 130 g m^{-2} festgestellt wurden, ist der für Amazonien verwendete Wert der höchste Biomasse mit 60 g m^{-2} sicher nicht zu hoch angesetzt. Darüber hinaus liegen von anderen Autoren ähnliche Schätzwerte vor (Abe & Higashi, 1997; Bignell *et al.*, 1997).

Bereits 1992 wurde von Braumann *et al.* festgestellt, dass sowohl der Methan- als auch der CO_2 -Ausstoß mit der Ernährungsweise korrelieren. Dies wurde ebenfalls von Rouland (1993) sowie Tayasu *et al.* (1998) und in der vorliegenden Arbeit (Teil A) bestätigt. Holz als Substrat führt demnach zu einem höheren CO_2 -Ausstoß. Wohingegen ein Substrat wie Humus oder Blätter eine geringere CO_2 -Produktion, und eine erhöhte CH_4 -Produktion verursacht (Rouland, 1993; Tayasu *et al.*, 1998). In tropischen Regenwäldern befinden sich im Vergleich zu Savannen oder Grassländern anteilig viele OM-Fresser. Sie repräsentieren dort die funktionelle Gruppe, die viel Methan produzieren kann (Eggleton, 1994; Abe & Higashi, 1997). Daher kann davon ausgegangen werden, dass die Modellierung der Regenwälder hier die jährliche Nettomethanproduktion nicht unterschätzt. Termiten stellen zwar keine primäre Quelle für das Treibhausgas Methan dar, es wird jedoch vor dem Hintergrund, dass durch fossile Brennstoffe zwischen 40 und 120 Tg y^{-2} in die Atmosphäre gelangen deutlich, dass Termiten als Verursacher von 97 Tg y^{-2} bei der globalen Schätzung der Methanemission nicht vernachlässigt werden dürfen (Rudolph, 1994; Martius *et al.*, 1996; Tab. 28).

Darüber hinaus handelt es sich bei den verwendeten Daten um die Nettokohlendioxidproduktion von Tieren unter Laborbedingungen (Teil A) ohne Puffer wie Böden, Holz oder Nestermaterial. Diese können ebenfalls CO_2 absorbieren und produzieren (Fearnside, 1998; Collins & Wood, 1983). Diese

Tatsache erschwert die Messung des Beitrags der Termiten unter natürlichen Bedingungen (siehe auch Collins & Wood, 1983; Bignell *et al.*, 1997).

Ein weiterer Faktor, der hier zu den unterschiedlichen Kohlendioxid und Methanmengen führt, ist sicherlicher der, dass in der Vergangenheit hauptsächlich Termiten in Savannen untersucht wurden (Lepage, 1974; Holt, 1987, 1990; Jones & Nutting, 1989; Whitford *et al.*, 1991). Dort finden sich weniger Vertreter der funktionellen Gruppe der OM-Fresser sondern hauptsächlich Holzfresser und in Afrika vor allem Pilzzüchter (Jones, 1983; Eggleton, 1994).

In der vorliegenden Arbeit wurden nicht nur Termiten in Nestern berücksichtigt, sondern es wurden auch Termiten aus dem Totholz in die Messungen miteinbezogen. Viele Termitenarten bauen keine Nester wie die Gattung *Mastotermes*, Vertreter der Familien Kalotermitidae und einige aus der Familie Rhinotermitidae (Pearce, 1997). Zudem können bis zu 19 unterschiedliche Arten in einem Nest leben (Krishna & Weeser, 1978; Eggleton *et al.*, 1995; Pearce, 1997). Darüber hinaus wird davon ausgegangen, dass die Termitenaktivität in tropischen Wäldern hauptsächlich außerhalb vom Nest stattfindet und sich nur unter zehn Prozent der gesamten Termiten in ihren Nestern aufhalten (Eggleton & Bignell, 1995). Außer Bignell *et al.* (1997) und Sanderson (1996) führten alle anderen Autoren die Berechnungen auf der Basis von Nestmessungen durch (vgl. Tab. 22).

Erstmals wurden in dieser Arbeit konsequent die funktionellen Gruppen berücksichtigt. Da die Ernährungsweise einen entscheidenden Einfluss auf die Gasproduktion der Termiten hat (Braumann *et al.*, 1992; Rouland, 1993; Teil A), führen Mittelwerte ohne die Berücksichtigung der funktionellen Gruppen zu einer Unter- oder Überschätzung der Atmungsleistungen. Damit konnte der Beitrag der Termiten zum Kohlenstoffkreislauf viel genauer als bisher bestimmt werden.

12.5 Die Rolle der Termiten im Kohlenstoffkreislauf tropischer Regenwälder

Termiten spielen in tropischen Wäldern eine zentrale Rolle in Kohlenstoffkreisläufen und damit auch bei den assoziierten Stoffkreisläufen.

Dies konnte durch die Modellierung von Atmungsdaten in zwei unterschiedlichen Kohlenstoffkompartimenten gezeigt werden. Mit dem NEOMITES-Modell wurde gezeigt, dass Termiten in der Lage sind, bis zu 28 Prozent des Kohlenstoffs im Boden zu mobilisieren. Ihr Beitrag an der jährlichen Kohlendioxidproduktion dürfte höher liegen als bisher angenommen. Die hier durchgeführte Abschätzung für alle tropischen Wälder ergab einen Anteil durch Termitenaktivität an der jährlichen Nettoproduktion für Kohlendioxid bis zu 2.75 Prozent, sowie bis zu 19 Prozent der jährlichen Nettoproduktion für Methan.

Die Bewertung der Rolle von Organismen in Kohlenstoffkreisläufen gestaltet sich im allgemeinen schwierig, da schon die Bewertung der Kohlenstoffkreisläufe ohne den Einfluss von Organismen an Grenzen stößt. Bei Termiten kommt erschwerend hinzu, dass zuwenig Biomassedaten aus tropischen und neotropischen Ökosystemen vorhanden sind. Die Datenlage zur Bewertung der Wälder als Kohlenstoffsinken oder Kohlenstoffquellen ist ebenfalls kontrovers:

Einerseits ist eindeutig nachgewiesen, dass durch Abholzung eine große Menge CO₂ freigesetzt werden. Andererseits fungieren Böden und Wälder weltweit als Senken für Treibhausgase und zudem steigern Pflanzen unter erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentration ihre Photosyntheseleistung (Rudolph, 1994; Schimel, 1995; Houghton, 1995; Fearnside, 1998; Smith *et al.*, 1998). Der globale Zusammenhang zwischen der CO₂-Nettoproduktion, der Einlagerung des Kohlenstoffs in Böden und Sedimente und dem tatsächlichen Gehalt in der Atmosphäre ist bis heute nicht geklärt (Dixon, *et al.*, 1994; Schimel, 1995; Falokowski, 2000). Eindeutig gehen jedoch die Waldflächen weltweit zurück. Als Folge davon wird die Pufferkapazität der Kohlenstoffkompartimente für zusätzlich anthropogen produziertes Treibhausgas vermindert (Dixon *et al.*, 1994; Fearnside, 1998; Smith *et al.*, 1998; DeCarmargo *et al.*, 1999). Hauptsächliche Quellen für

anthropogen produzierte Treibhausgase sind: Verwendung fossiler Brennstoffe zur Energiegewinnung, Rinderzucht, Reisfelder und Abholzung der Regenwälder. Die Konsequenzen des erhöhten Treibhausgasgehalts in der Atmosphäre sind bekannt: Treibhauseffekt und die Zunahme der Ozonlöcher (Rio de Janeiro, 1992; Falokowski, 2000).

Die vorliegende Arbeit stellt eine der wenigen Untersuchungen zur Rolle der Termiten in tropischen Kohlenstoffkreisläufen dar (Molina, 1998, Smith *et al.*, 1998; Ackermann, 1999). Die präsentierten Modellvorhersagen verdeutlichen die zentrale Rolle von Termiten als Destruenten und Bodenorganismen im Kohlenstoffkreislauf tropischer Ökosysteme.

Der Trend in der Ökologie geht unaufhaltsam in die Richtung der Modellierung. (Parton *et al.*, 1997; Molina, 1998; Smith *et al.*, 1998). Bis heute existieren jedoch keine Modelle, die den Zusammenhang zwischen der funktionellen Rolle von Bodenorganismen, weltweiter Klimaveränderungen und veränderter Landnutzung zuverlässig modellierten können (Smith *et al.*, 1998). Die vorliegende Arbeit integriert Bodenorganismen hinsichtlich ihrer funktionellen Rollen in verschiedenen ökologischen Modellen und liefert damit einen Beitrag dazu, diese Lücke zu schließen.

13 Zusammenfassung

Termiten (Insecta: Isoptera) sind soziale Insekten und ein wichtiger Bestandteil der Fauna terrestrischer Ökosysteme der Tropen. Dort stellen sie bis zu 25 Prozent der Bodenfauna und sind als Ökosystem-Ingenieure eine sogenannte Keystone-Gruppe (Abe & Higashi, 1997). Untersuchungen zur Rolle in Stoffkreisläufen wurden bisher hauptsächlich in den Savannen Afrikas oder Asiens durchgeführt. Bis heute sind auffallend wenig Daten aus tropischen Wäldern vorhanden. Die vorliegende Arbeit beschäftigte sich mit mehreren Teilaspekten der Termitenökologie in einem amazonischen Festlandregenwald.

Die Atmungsaktivität von 24 Termitenarten wurde mittels Infra-Rot-Gas-Absorptions-Messungen (IRGA-Messungen) bestimmt. Hierbei wurde nach Kasten (Arbeiter und Soldaten) differenziert. Das Verhältnis von Körpermasse und CO₂-Produktion folgt einem ubiquitären biologischen Gesetz, nach dem die Metabolismusrate mit zunehmender Körpergröße abnimmt. Die untersuchten Termiten konnten in vier verschiedene Nahrungsgilden eingeteilt werden: Holzfresser, OM-Fresser (OM=organisches Material), Interfacefresser und Spezialisten. In Übereinstimmung mit der taxonomischen und funktionellen Einteilung konnte gezeigt werden, dass Holzfresser mit 0,87 g [CO₂ g Biomasse⁻¹] signifikant mehr CO₂ als OM-Fresser (0,47 g [CO₂ g Biomasse⁻¹]) und Spezialisten (0,42 g [CO₂ g Biomasse⁻¹]) produzieren.

In einem weiteren Teil der Arbeit wurden verschiedene Einflüsse unterschiedlicher Waldsysteme auf die Termitenaktivität untersucht. Die Präsenz von Termiten an Köderfallen wurde dazu in drei verschiedenen Waldsystemen (Primärwald, Sekundärwald und verschiedene agroforstwirtschaftliche Anbausysteme) für den Zeitraum eines Jahres beobachtet. Es konnte gezeigt werden, dass die Termitenaktivität mit dem Komplexitätsgrad der untersuchten Systeme und der Bodenfeuchte korreliert. Die meisten mit Termiten besetzten Fallen fanden sich im Primärwald. Es war außerdem möglich den Nachweis zu liefern, dass der Vegetationstyp forstwirtschaftlich genutzter Flächen die Termitenaktivität

beeinflusst. In vier verschiedenen agroforstwirtschaftlichen Polykulturen wurden sowohl in der Trocken- als auch in der Regenzeit mehr besetzte Köderfallen gezählt als in Monokulturen der untersuchten amazonischen Nutz-Baumarten (*Citrus sinensis*, *Theobroma grandiflorum*, *Hevea brasiliensis*, *Bactris gasipaes* und *Cocos nucifera*). Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass Termiten auf Feuchtigkeitsunterschiede im Boden reagieren indem sie zu feuchte (> 28% volum. Wassergehalt) oder zu trockene Standorte (< 23% volum. Wassergehalt) meiden.

Auf der Basis der ermittelten Atmungsdaten wurde die Rolle der Termiten im lokalen und globalen Kohlenstoffkreislauf mit Hilfe von Modellen spezifiziert. Erstmals konnten hierbei die Daten der neotropischen Termiten in ökologische Modelle integriert werden. Zum einen ergab die Modellierung der CO₂-Produktion der untersuchten Arten aus Teil A mit dem Makrofaunamodell NEOMITES, dass Termiten in einem tropischem Regenwald in der Lage sind, bis zu 28 Prozent des Bodenkohlenstoffes zu mobilisieren. Zum anderen wurde mit einem im Rahmen dieser Arbeit entwickelten Modell die Nettomenge der Treibhausgase Kohlendioxid und Methan die durch Termiten produziert wird, berechnet. Demnach tragen Termiten tropischer Regenwälder zwischen 0,52 und 2,75 Prozent zur globalen jährlichen Nettoproduktion des Kohlendioxids bei und liegen damit über dem bisher vermuteten Anteil von 0,22-1,56 Prozent. In bezug auf Methan liegen die Ergebnisse der globalen jährlichen Nettoproduktion im Bereich bisheriger Schätzungen (zwischen drei und 19 Prozent).

Die durchgeführten Untersuchungen konnten zeigen, dass Termiten auf Bodenqualitätsmerkmale wie Feuchtigkeit reagieren und somit als Monitororganismus bei der nachhaltigen Nutzung tropischer Böden eingesetzt werden können. Durch die Ermittlung der Atmungswerte und der darauf basierenden Modellierung konnte ihre zentrale Rolle im Kohlenstoffkreislauf der Böden tropischer Regenwälder demonstriert werden. Die Modellvorhersagen ihres Beitrags zur Nettoproduktion von Kohlendioxid und Methan zeigen, dass Termiten tropischer Regenwälder keine primäre Quelle des atmosphärischen Kohlendioxids und Methans darstellen. Allerdings liegt ihr Beitrag - insbesondere im Fall von Kohlendioxid - über den bisherigen Annahmen.

14 Danksagung

Herrn Professor Dr. Christian Winter, Universität Frankfurt am Main, für die Betreuung und Korrektur der Dissertation.

Herrn Professor Dr. Matthias Schaefer, Universität Göttingen für die Betreuung und Korrektur der Dissertation.

Herrn Professor Dr. Paul L. G. Vlek, Zentrum für Entwicklungsforschung, Universität Bonn, für das Stipendium, sowie den freundlichen Mitarbeitern im ZEF c für die logistische Unterstützung, denn diese Arbeit hätte sonst nicht fertiggestellt werden können.

Herrn Professor Dr. Ludwig Beck, staatliches Museum für Naturkunde in Karlsruhe für die freundliche Unterstützung durch das SHIFT ENV 52.

Herrn Dr. Christopher Martius, Zentrum für Entwicklungsforschung, Universität Bonn, für die Betreuung und Korrektur. Für die lange, lehrreiche, geduldige und humorvolle Zusammenarbeit, die 1993 begann als ich Praktikantin bei ihm in Manaus war und mein Herz für die Tropenökologie entdeckte. Seitdem waren es die Termiten, die mich nicht mehr loslassen wollten -valeu muito- ich hoffe es geht weiter.

Herrn Dr. Götz Schroth, INPA, Manaus, da er mir viel Unterstützung und Hilfe während der letzten, sehr anstrengenden Monate in Manaus zukommen lies und ich ohne ihn sicher nicht weiter gekommen wäre, sowie für die Besuche im Krankenhaus. Danke.

Herrn Dr. Bernhard Förster für die Einweisung in das IRGA - respira criatura-.

Herrn Dr. Hubert Höfer und Herr Dr. Werner Hanagarth, ebenfalls staatliches Musum für Naturkunde in Karlsruhe, für die Zusammenarbeit im SHIFT ENV 52 in Manaus.

Dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) für das HSP III Stipendium, mit dessen Hilfe ich diese Untersuchung in Amazonien überhaupt durchführen konnte.

Ilse Lieve Ackermann for helping develop the model and all that time we spent on termites and other issues.

Marcos Garcia, nossa sem você nunca teria conseguido, muito obrigada por tudo.

Valda Ribeiro Montoia, Gessiene do Nascimento Peireira, Luciana, Francisco e Firminho por toda força.

As colegas na EMPRAPA Amazônia Ocidental, para esses tres anos que eu nunca vou esquecer, obrigada mesmo. Fui muito bem recebida, espero que um dia posso retribuir, valeu.

Rosa, Mateu, Götz e Jair para salvar a minha vida. Falar o que?

Maria Socorro e o laboratorio do solo, para os cafes, as risadas e as conversas.

Erika, Maira, Dani, Laura, Adri, Acai, Paule, Carlos, a casinha, Schulz, toda galera do INPA, dizer o que? Nao sei como agradecer para tudo que voces me ensinaram.

O Samba, Amazônia, o grande negao, Iêmanja e os santos que conheci voces, nunca vou esquecer. Para a gente se rever um dia.

A capoeira e que ela ensina.

Sabine für den PC, den Drucker, die Geduld und vor allem Kopangan.

Ute für die Korrektur, den Spaß und die Geduld.

Sirrka und Filiz für viel Zeit und offene Ohren.

Leila for Company und Witz.

Martina und den Kids, für die vielen Telefonate und die Ermutigungen.

Holger Patzke dafür, dass ich immer bei ihm wohnen konnte, wenn ich in Deutschland war, und dass er auch in der Ferne ein Herz für Kröten behält.

Danke an alle, die mich nie aufgaben, obwohl ich oft kurz davor war.

Michael Meller, ohne dich wäre ich schon wieder nicht fertig geworden, Danke das du in meinem Leben bleibst.

Meiner Familie und natürlich meiner Oma, denn ohne sie hätte ich niemals meine Träume verwirklichen können.

15 Literaturverzeichnis

- ABE, T. 1979. Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of west Malaysia food and feeding habits of termites in Pasoh Forest Reserve. *Japan Journal of Ecology* 29, 121-135
- ABE, T. & MATSUMOTO, T. 1979. Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rain forest of West Malaysia. 3. Distribution and abundance of termites in Pasoh Forest Reserve. *Japan Journal of Ecology* 29:337-351.
- ABE, T. 1980. Studies on the distribution and ecological role of termites in a lowland rainforest of West Malaysia, 4. The role of termites in the process of wood decomposition in the Pasoh Forest Reserve. *Rev.Ecol.Biol.Sol.* 17:23-40.
- ABE, T. & WANTANABE, H. 1983. Soil macrofauna in a tropical rainforest and its adjacent cassava plantations in Okinawa - with special reference to the activity of termites. *Physiol.Ecol.Jpn.* 20:101-104.
- ABE, T. & HIGASHI, M. 1997. Global diversification of termites driven by the evolution of symbiosis and sociality. Pp. 83-112 in Abe, T., Levin, S. A. & Higashi, M. (eds.). *Biodiversity: An ecological perspective.* 112 pp.
- ACKERMANN, I.1999. The effect of fungus-growing ants and termites on soil carbon pools in tropical ecosystems. *Cornell University. Thesis*
- AIDE, T. M., ZIMMERMAN, P. R., HERRERA, L. & ROSARIO, M. S. M. 1995. Forest Recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. 1-3[77], 77
- AINA, P. O. 1979. Soil changes resulting from long-term management practices. *Soil Sci.Soc.Am.J.* 43:173-177.
- AINA, P. O. 1984. Contribution of earthworms to porosity and water infiltration in a tropical soil under forest and long-term cultivation. *Pedobiologia* 26:373-381.
- ANDERSON, J. M. & WOOD, T. G. 1984. Mound composition and soil modification by two soil feeding termites (Termitinae, Termitidae). *Pedobiologia* 26:77-82.
- ANDERSON, J. M. Invertebrate mediated transport processes in soils. 24[5]. 1988.
- ANDERSON, J. M. & INGRAM, J. S. I. Tropical soil biology and fertility: a handbook for of methods. 1989. Wallingford, CAB International.
- ANDERSON, J. M. 2000. Functional attributes of biodiversity in land use systems. Pp. 267-290 in Greenland, D. J. & Szablocs, I. (eds.). *Soil Resilience and Sustainable Land Use.* Wallingford, 290 pp.
- ANKLIN-MÜHLEMANN, R., BIGNELL, D. E. & VEIVERS, P. C. 1995. Morphological, microbiological and biochemical studies of the gut flora in the fungus-growing termite *Macrotermes subhyalinus*. *J.Insect Physiol.* 41:929-940.

- APOLINÁRIO, F. B. 1992. Concentrações de nitrogênio mineral em ninhos de térmitas da Amazônia Central. . Sociedade Brasileira de Zoologia. Resumos dos Congressos Latino-Americano e Brasileiro de Zoologia, Belém. Conference Proceeding
- ARAÚJO, R. L. 1970. Termites of the Neotropical Region. Pp. 527-576 in Krishna, K. & Weesner, F. M. (eds.). *The Biology of Termites*. Academic Press, 576 pp.
- ARSHAD, M. A. 1982. Influence of the termite *Macrotermes michalseni* (Sjöst) on soil fertility and vegetation in a semi-arid savannah ecosystem. *Agroecosystem Env.* 8:47-58.
- BANDEIRA, A. G. 1979. Ecologia de cupins (Insecta: Isoptera) da Amazônia Central. Efeitos do desmatamento sobre as populações. *Acta Amazonica* 9:481-499.
- BANDEIRA, A. G. 1983. Estrutura ecológica de comunidades de cupins (Insecta; Isoptera) na Zona Bragantina, Estado do Pará, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Tese de Mestrado.
- BANDEIRA, A. G. & MACAMBIRA, M. L. 1988. Térmitas de Carajás, estado do Pará, Brasil. Composição faunística, Distribuição e hábito alimentar. *Bol. Mus. Para. Emilio Goeldi, sér. Zool.* 4:172-190.
- BECK, L., HÖFER, H., MARTIUS, C., GARCIA, M., FRANKLIN, B. & RÖMBKE, J. Soil fauna and litter decomposition in primary and secondary forests and a polyculture system in Amazonia - study design and methodology. 1998. Proceedings of the third SHIFT workshop. 15-3-0098.
- BENEMANN, J. R. 1973. Nitrogen Fixation in Termites. *Science* 181:164-165.
- BIGNELL, D. E. 1994. Soil feeding and gut morphology in Higher Termites. Pp. 131-158 in Hunt, J. H. & Nalepa, C. A. (eds.). *Nourishment and Evolution in Insect Societies*. Westview Press, Colorado and Cambridge. 158 pp.
- BIGNELL, D. E., EGGLETON, P., NUNES, L. & THOMAS, K. 1997. Termites as mediators of carbon fluxes in tropical forests. Pp. 100-135 in Watt, A. D., Storck, N. E. & Hunter, M. D. (eds.). *Forests and Insects*. Chapman & Hall, London. 135 pp.
- BLACK, H. I. J. & WOOD, T. G. 1989. The effects of cultivation on the vertical distribution of *Microtermes* spp. (Isoptera; Termitidae; Macrotermitinae) in soil at Mokwa, Nigeria. *Sociobiology* 15:133-138.
- BLACK, H. I. J. 1995. Abundance and distribution of *Microtermes* (Isoptera; Termitidae; Macrotermitinae) in cultivated and uncultivated areas at Mokwa in the Southern Guinean savanna. *PHD Thesis*.
- BLACK, H. I. J. & OKWAKOL, M. J. N. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of termites. *Applied Soil Ecology* 6:37-53.
- BRAUMAN, A., KANE, M. D., LABAT, M. & BREZNAK, J. A. 1992. Genesis of Acetate and Methane by Gut Bacteria of Nutritionally Diverse Termites. *Science* 257:1385-1387.
- BREZNAK, J. A. 1982. Intestinal microbiota of termites and other xylophagous insects. *Annual Review of Microbiology* 36:323-343.

- BREZNAK, J. A. 1994. Acetogenesis from carbon dioxide in termite guts. Pp. 303-330 in Drake, H. L. (ed.). *Acetogenesis*. Chapman & Hall, New York. 330 pp.
- BREZNAK, J. A. & BRUNE, A. 1994. Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. *Ann.Rev.Entomol.* 39:453-487.
- BRIAN, M. V. 1979 *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press.
- BRIAN, M. V. 1983. *Social Insects*. Chapman & Hall, London.
- BRUNE, A., Emersen, D., BREZNAK, J.A. 1995. The termite gut flora as an oxygen sink: microelectrode determination of oxygen and pH gradients in guts of lower and higher termites. *Appl. Environ. Microbiol.* 61: 2688-2695.
- CASA 1996 CASA belowground carbon sub-model and CASA net primary production submodel. Carnegie Institution of Washington, Department of Plant Biology. Report
- CLEVELAND, L. R. 1925. The effects of oxygenation and starvation on the symbiosis between the termite *Termopsis*, and its intestinal flagellates. *Boil.Bull.* 48:309-326.
- COLLINS, N. M. & FURTADO, J. I. 1980. The effect of logging on termite (Isoptera) diversity and decomposition processes in lowland dipterocarp forest. *Trop.Ecol.Dev.* 1:113-121.
- COLLINS, N. M. 1980. Inhabitation of epigeal termites (Isoptera) Nests by secondary termites in cameroon rain forest. *Sociobiology* 5:47-53.
- COLLINS, N. M. 1981. The role of termites in the decomposition of wood and litter in the Southern Guinea savanna of Nigeria. *Oecologia* 51:389-399.
- COLLINS, N. M. 1981. Consumption of Wood by artificially isolated Colonies of the fungus - growing Termite *Macrotermes bellicosus*. *Ent.exp.& appl.* 29:313-320.
- COLLINS, N. M. 1982. The interaction and impact of domestic stock and termites in a Kenyan rangeland in Breed, M. D., Michener, C. D. & Evans, E. E. (eds.). *The Biology of Social Insects*. Westview Press, Colorado. 84 pp.
- COLLINS, N. M. 1983a. The utilization of nitrogen resources by Termites (Isoptera). Pp. 381-413 in Lee, L. A., McNeill, S. & Rorison, I. H. (eds.). *Nitrogen as an ecological factor*. Blackwell, Oxford. 413 pp.
- COLLINS, N. M. 1983b. Termite populations and their role in litter removal in Malaysian rain forests. in Sutton, S. L., Withmore, T. C. & Chadwick, A. C. (eds.). *Tropical Rainforest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific, Oxford.
- COLLINS, N. M. & WOOD, T. G. 1984. Termites and atmospheric gas production. *Science* 224:84-86.
- COOKSON, L. J. 1988. The site and mechanism of ¹⁴C-Lignin degradation by *Nasutitermes exitiosus*. *J.Insect Physiol.* 34:409-414.
- COVENTRY, R. J., HOLT, J. A. & SINCLAIR, D. F. 1988. Nutrient cycling by mound-building termites in low-fertility soils of semi-arid tropical Australia. *Australian Journal of Soil Research* 26:375-390.

- COWLING, E. B. & MERRILL, W. 1966. Nitrogen in wood and its role in wood deterioration. *Canadian Journal of Botany* 44:1539-1544.
- CRUTZEN, P. & RAO, K. P. C. 2000. The ascent of atmospheric sciences. *Science* 290:299-304.
- CUNNINGHAM, R. K. 1963. The effect of clearing a tropical forest soil. *J. Soil Sci.* 14:334-345.
- CURITS, A. D. & WALLER, D. A. 1998. Seasonal patterns of nitrogen fixation in termites. *Functional Ecology* 12:803-807.
- DANGERFIELD, J. M. 1990. Abundance, biomass and diversity of soil macrofauna in savanna woodland and associated managed habitats. *Pedobiologia* 34:141-150.
- DANGERFIELD, J. M., MCCARTHY, T. S. & ELLERY, W. N. 1998. The mound-building termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer. *J. Trop. Ecol.* 14:507.
- DARLINGTON, J. P. E. C. 1989. The significance of termite mounds in landscapes. *Sociobiology* 15:265-266.
- DE REZENDE, C., CANTARUTTI, R. B., BRAGA, J. M., GOMIDE, J. A., PEREIRA, J. M., FERREIRA, E., TARRE, R., MACEDO, R., ALVES B.J.R., URQUIAGA S., CADISH, G., GILLER, K. E. & BODDEY, R. M. 1999. Litter deposition and disappearance in *Brachiaria* pastures in the Atlantic forest region in the South of Bahia, Brazil. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 54:99-112.
- DE SOUZA, O. F. & BROWN, V. K. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian Termite communities. *J. Trop. Ecol.* 10:197-206.
- DECAMARGO, P. B., TUMBORE, S. E., MARTINELLI, L. A., DAVIDSON, E. A., NEPSTAD, D. C. & REYNALDO, V. D. 1999. Soil Carbon dynamics in regrowing forest of eastern Amazonia. *Global Change Biology* 5:693-702.
- DETWILER, R. P. 1986. Land use change and the global carbon cycle: the role of tropical soils. *Biogeochem.* 2:76-93.
- DIBOG, L., EGGLETON, P. & FORZI, F. 1998. Seasonality of soil termites in a humid tropical forest, Mblamayo, southern Cameroon. *Journal of Tropical Ecology* 14:841-850.
- DIDHAM, R. K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116:397-406.
- DIXON, R. K., HOUGHTON, R. A., SOLOMON, A. M., TREXLER, M. C. & WISNIEWSKI, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263:185-190.
- EGGLETON, P. 1994. Termites live in a pear-shaped world: a response to Platnick. *Journal of natural History* 28:1209-1212.
- EGGLETON, P. & BIGNELL, D. E. 1995. Monitoring the response of tropical insects to changes in the environment: troubles with termites. Pp. 473-497 in Harrington, R. & Storck, N. E. (eds.). *Insects in a changing environment*. Academic Press, London. 497 pp.
- EGGLETON, P., BIGNELL, D. E., SANDS, W. A., WAITE, B., WOOD, T. G. & LAWTON, J. H. 1995. The species richness of termites (Isoptera) under differing levels of

- forest disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *J.Trop.Ecol.* 11:85-98.
- EGGLETON, P., BIGNELL, D. E., SANDS, W. A., MAWDSLEY, N. A., LAWTON, J. H., WOOD, T. G. & BIGNELL, N. C. 1996. The diversity, abundance and biomass of termites under differing levels of disturbance in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon. *Phil.Trans.R.Soc.Lond.b.Biol.Sci.* 351:51-68.
- EGGLETON, P., DAVIES, R. G. & BIGNELL, D. E. 1998. Body size and energy use in termites (Isoptera): the responses of soil feeders and wood feeders differ in a tropical forest assemblage. *Oikos* 81:525-530.
- EGGLETON, P., HOMATHEVI, R., JONES, J. A., MACDONALD, J. A., JEEVA, D., BIGNELL, D. E., DAVIES, R. G. & MARYATI, M. 1999. Termite assemblages, forest disturbance and greenhouse gas fluxes in Sabah, East Malaysia. *Phil.Trans.R.Soc.Lond.B* 354:1791-1802.
- EMMERICH, S., LÖSCH, R. & LIEBEREI, R. 2000. Root responses of four tropical useful trees to localized soil enrichment. 2000. Hamburg, September 3-8, 2000. German-Brazilian Workshop on neotropical ecosystems.
- EUTICK, M. L., VEIVERS, P. C., O'BRIAN, R. W. & SLAYTOR, M. 1978. Dependence of higher termites *Nasutitermes exitiosus* and the lower termite *Coptotermes lacteus* on their gut fauna. *J.Insect Physiol.* 24:363-368.
- FALOKOWSKI, P., SCHOLLES, R. J., BOYLE, E., CANADELL, J., CANFIELD, D., ELSER, J., GRUBER, N., HIBBARD, K., HÖGGER, P., LINDER, S., MACKENZIE, F. T., MOORE, B., PEDERSEN, T., ROSENTHAL, Y., SEITZINGER, S., SMATACEK, V. & STEFFEN, W. 2000. The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science* 290:291-298.
- FAO & UNESCO . Soil map of the world, at 1:5.000.000 vol. 1, legend. 1974. UNESCO, Paris. Report
- FAO 1993 . Forest resources assesment 1990. Country briefs, FAO; 294 pp.
- FAO 1996. Forest resources assesment 1990. Survey of tropical forest cover and stufy of change processes. FAO forestry paper 130, 152 pp.
- FEARNSIDE, P. M. 1997. Greenhouse gases form deforestation in brasilian amazonia: net committed emissions. *Climatic Change* 35:321-360.
- FEARNSIDE, P. M. & BARBOSA, R. I. 1998. Soil carbon changes from conversion of forest to pasture in brazilian amazonia. *Forest Ecology Management* 108:147-166.
- FEIGE, G. B. & JENSEN, M. 1994. Kohlenstoff-Kreislauf. Pp. 164-167 in Kuttler, W. (ed.). *Handbuch zur Ökologie*. Analytica, Berlin. 167 pp.
- FITTKAU, E. J. & KLINGE, H. 1973. On the biomass and trophic structure of the central Amazon rain forest ecosystem. *Biotropica* 5:-2.
- FRASER, P. J., RASMUSSEN, R. A., CREFFIELD, J. W. & ET AL. 1986. Termites and global methane-another assesment. *J.Atmosph.Chem.* 4:295-310.
- FRENCH, J. R. J. & ROBINSON, P. J. 1981. Baits for aggregating large numbers of subterranean termites. *J.Aust.ent.Soc.* 20:75-76.

- FRENCH, J. R. J. & ROBINSON, P. J. 1985. A technique used on mounds of *Coptotermes lacteus* to screen potential bait substrates. *J.Aust.ent.Soc.* 24:111-112.
- GARNIER - SALLIAM, P. 1995. Distribution of humic compounds in mounds of soil - feeding termite species of tropical rain-forests - its influence on soil structure stability. *Insect Sociaux* 42:167.
- GAY, J. & WETHER, A. H. 1970. The population of a large mound of *Nasutitermes Exitiosus* (Hill) (Isoptera:Termitidae). *Journal of the Australina entomological Sociey* 9:27-30.
- GEIGER, S. C., MANU, A. & BATIONO, A. 1992. Changes in a sandy sahelina soil following crop residue and fertilizer additions. *Soil Sci.Soc.Am.J.* 51:172-177.
- GRASSÉ, P.-P. & NOIROT, C. 1959. L'evolution de la symbiose chez les Isoptera. *Experientia* 15:367-372.
- HACKSTEIN, J. H. P. & STUMM, C. K. 1994. Methane production in terrestrial arthropods. *Proc.Natnl.Acad.Sci.* 91:5441-5445.
- HEBRANT, F. 1970. Circadian rhythm of respiratory metabolism in whole colonie of the termite *Cubitermes Exiguus*. *Journal of Insect Physiology* 16:1229-1235.
- HEBRANT, F. 1970. Circadian rhythm of respiratory metabolism in whole colonies of the termite, *Cubitermes exiguus* . *J.Insect Physiol.* 16:1229-1235.
- HEMMINGSSEN, A. M. 1960. Energy Metabolism as related in body size and respiratory surfaces, and its evolution. *Rep.Steno Hosp.* 9:1-110.
- HIGASHI, M., ABE, T. & BURNS T.P. 1992. Carbon-nitrogen balance and termite ecology. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B.* 249:303-308.
- HOLE, F. D. 1961. A classification of perturbations and some other processes and factors of soil formation in relation to isotropism and anisotropism. *Soil Sci.* 9:374-377.
- HOLT, J. A. 1987. Carbon mineralization in semi-arid northeastern Australia: the role of termites. *J.Trop.Ecol.* 3:255-382.
- HOLT, J. A. & COVENTRY, R. J. 1988. The effects of tree clearing and pasture establishment on a population of mound-building termites (Isoptera) in north Queensland, Australia. *Aust.J.Ecol.* 13:321-326.
- HOLT, J. A. & COVENTRY, R. J. 1990. Nutrient cycling in Australian savannas. *J.Biogeog.* 17:427-432.
- HOLT, J. A., ROBBERTSON, N. L. & BRADFORD, B. J. 1993. Effects of tillage and stubble residue treatments on termite activity in two central Queensland vertisols. *Aust.J.Soil Res.* 31:311-317.
- HOLT, J. A. 1996. Mound-building termites and soil microbial biomass: an interaction influencing termite abundance. *Insect Sociaux* 43:427.
- HOLT, J. A. 1998. Microbial activity in the mounds of some Australian termites. *Applied Soil Ecology* 9:183-187.

- HOPKINS, D. W., CHUDEK, J. A., BIGNELL, D. E., FROUZ, J., WEBSTER, E. A. & LAWSON, T. 1998. Application of ^{13}C NMR to investigate the transformations and biodegradation of organic materials by wood- and soil-feeding termites, and a coprophagous litter-dwelling dipteran larva. *Biodegradation* 9:423-431.
- HOUGHTON, R. A. 1995. Emissions of carbon from land-use change. in Wigley, T. M. L. & Schimel, D. (eds.). *The carbon cycle*. Cambridge University Press, Stanford.
- HUMPHREYS, G. S. & MITCHELL, P. B. 1983. A preliminary assessment of the role of bioturbation and rainwash on sandstone hillslopes in the Sydney basin. Pp. 66-80 in Young, R. W. & Nanson, G. C. (eds.). *Aspects of australian sandstone landscapes*. Aust. and N.Z. geomorphology group special publication: Univ. Woolongong, 80 pp.
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE 1994. *Radiative forcing of climate change and an evaluation of the IPCC IS92*. Cambridge University Press, New York.
- JEEVA, D., BIGNELL, D. E., EGGLETON, P. & MARYATI, M. 1999. Respiratory gas exchanges of termites from Sabah (Borneo) assemblage. *Physiological Entomology* 24:11-17.
- JONES C.G, LAWTON, J. H. & SHACHAK, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69:373-386.
- JONES, D. A. 2000. Termite assemblages in two distinct montane forest types at 1000 m elevation in the Maliau Basin, Sabah. *J.Trop.Ecol.* 16:271-286.
- JONES, D. T. 1996. A quantitative survey of the termite assemblages and its consumption of food in lowland mixed dipterocarp forest in Brunei Darussalam. Pp. 297-305 in Edwards, D. S., Booth, W. E. & Choy, S. (eds.). *Tropical rainforest research-current issues*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 305 pp.
- JONES, D. T. & BRENDLELL, M. J. D. 1998. The termite (insecta: isoptera) fauna of pasho forest reserve, Malaysia. *The raffles bulletin of zoology* 46:79-91.
- JONES, J. A. 1990. Termites, soil - fertility and carbon cycling in dry tropical Africa: a hypothesis. *J.Trop.Ecol.* 6:66-70.
- JONES, T. D. & GATHORNE-HARDY, F. 1995. Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis* (Termitidae; Nasutitermitinae) in the rain forest of Brunei, north-west Borneo. *Ins.Soc.* 42:359-369.
- JONSENS, G. 1985. The soil fauna in a savanna ecosystem. III. The Termites. Pp. 505-524 in Bourliere, F. (ed.). *Ecosystems of the World Vol. 13 Tropical savanna*. Elsevier, Amsterdam. 524 pp.
- JOSE, J. J., MONTES, R., STANSLY, P. & BENTLY, B. 1988. Environmental factors related to the occurrence of mound - building Nasute termites in Trachypogon Savannas of the Orinoco Llanos. *Biotropica* 21:353-358.
- KATO, K., KOZAKI, S. & SKURANAGA, M. 1998. Degradation of lignin compounds by bacteria from termite guts. *Biotechnology Letter* 20:459-462.

- KHALIL, M. A. K., RASMUSSEN, R. A., FRENCH, J. R. J. & HOLT, J. A. 1990. The influence of termites on atmospheric trace gases: CH₄, CO₂, CHCl₃, N₂O, CO and H₂ and light hydrocarbons. *J. Geophysical Res.* 95:3619-3634.
- KINYA, K., SHINYA, K. & MASANORI, S. 1998. Degradation of lignin compounds by bacteria from termite guts. *Biotechnology Letters* 20:459-462.
- KRISHNA, K. & WEESNER, F. M. 1969. *Biology of Termites*. Academic Press, New York.
- KRISHNA, K. Biology of Termites. Krishna, K. and Weesner, F. M. [2]. 1970. New York, Academic Press. Report
- LAFAGE, J. P., NUTTING, W. L. & HAVERTY, M. I. 1973. Desert subterranean termites: a method for studying foraging behaviour. *Env. Ento.* 2:954-956.
- LAFAGE, J. P. & NUTTING, W. L. 1978. Nutrient dynamics of termites. Pp. 165-244 in Brian, M. V. (ed.). *Production ecology of ants and termites*. Cambridge University Press, Cambridge. 244 pp.
- LAL, R. 1987. Tropical Ecology and Physical Edaphology. *Wiley and Sons*, New York.
- LAL, R. 1988. Effects on Macrofauna on Soil Properties in Tropical Ecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 24:101-116.
- LAVELLE, P. 1987. Biological processes and productivity of soils in the humid tropics. Pp. 176-223 in Dickenson, R. E. W. J. (ed.). *The geophysiology of Amazonia*. Academic Press, New York. 223 pp.
- LAVELLE, P., DANGERFIELD, J. M., FRAGOSO, C., ESCHENBRENNER, V., LOPEZ - HERNANDEZ, D., PASHANASI, B. & BRUSSAARD, L. 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. in Woerner, P. L. & Swift, M. J. (eds.). *The biological Management of Tropical Soil Fertility*. Wiley and Sons, Chichester.
- LAVELLE, P. & PASHANASI, B. 1989. Soil macrofauna and land management in Peruvian Amazonia (Yurimaguas, Loreto). *Pedobiologia* 33:283-291.
- LAVELLE, P., BIGNELL, D. E., LEPAGE, M., WOLTERS, V., ROGER, P., INESON, P., HEAL, O. W. & DHILLION, S. 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.* 33:159-193.
- LAWTON, J. H. 1994. What do species do in ecosystems? *Oikos* 71:1-8.
- LAWTON, J. H., BIGNELL, D. E., BOLTON, B., BLOEMERS, G. F., EGGLETON, P., HAMMOND, P. M., HOLT, R. D., HODDA, N., LARSEN, T. B., MAWDSLEY, N. A., STORCK, N. E., SRIVASTAVA, D. S. & WATT, A. D. 1998. Biodiversity inventories, indicator taxa and effects of habitat modification. *Nature* 391:73-75.
- LEE, K. E. & WOOD, T. G. Termites and Soils. 1971. London, Academic Press.
Ref Type: Serial (Book, Monograph)
- LEE, K. E. 1983. Volatile fatty acid production by the hindgut microbiota of xylophagous termites. *Appl. Environ. Microbiol.* 45:1602-1613.

- LEE, K. E. 1983. The influence of earthworms and termites on soil nitrogen cycling. Pp. 35-48 in Lebrun, P., Andre, H. M., De Medts, C., Gregoire-Wibo, C. & Wauthy, G. (eds.). *New trends in soil biology*. Academic Press, London. 48 pp.
- LEE, K. E. 1990. The soil biota: a key factor in the maintenance of sustainable production in the tropical soil ecosystem. Pp. 306-311 *Trans. 14th Congr. Soil Sci.* 311 pp.
- LEHMANN, J., SCHROTH, G. & ZECH, W. 1995. Decomposition and nutrient release from leaves, twigs and roots of three alley-cropped tree legumes in central Togo. *Agrofor.Systs* 29:21-36.
- LEPAGE, M. Les termites d'une savanne sahélienne (Ferlo Sepentrional, Senegal): peuplement, population, conommation, role dans l'écosysteme. 1974. University of Dijon, Dijon.
- LEPAGE, M., ABBADIE, L. & MARIOTTI, A. 1993. Food habits of sympatric termite species (Isoptera: Macrotermitinae) as determined by stable carbon isotope analysis in a Guinean savanna (Lamto, Côte d'Ivoire). *J.Trop.Ecol.* 9:303-311.
- LOBRY DE BRUYN, L. A. & CONACHER, A. J. 1990. The role of termites and ants in soil modification: a review. *Australian Journal of Soil Research* 28:55-93.
- LOGAN, J. W. M., COWIE, R. H. & WOOD, T. G. 1990. Termite (Isoptera) control in agriculture and forestry by non-chemical control methods: a review. *Bull.Ent.Res.* 80:309-330.
- LOGAN, J. W. M. 1992. Termites (Isoptera)- a pest or resource for small farmers in Africa. *Trop.Sci.* 32:71-79.
- LOGAN, J. W. M. 1994. Isoptera. Pp. 397-405 in Matthews, G. A. & Tunstall, J. P. (eds.). *Insect Pests of Cotton*. CAB International, Wallingford. 405 pp.
- LOGAN, J. W. M. 2000. Termites (Isoptera) - a pest of resource for small farmers in Africa. *Trop.Sci.* 32:71-79.
- LOGAN, J. W. M., NYIRENDA, G. K. C. & MUNTHALI, D. C. 2000. The importance of termites as pests of maize in smallholders farms in southern Malawi. *Int.J.Perst Man.*
- LOPEZ - HERNANDEZ, D., NINO, M. & FARDEAU, J. C. 1990. Phosphorous accumulation in savanna soils as induced by termite activity. *Sociobiology* 17:103-113.
- LUO, Y. & MOONEY, H. A. 1996. Stimulation of global photosynthetic carbon influx by an increase in atmospheric carbon dioxide concentration. Pp. 381-397 in Koch, G. W. & Mooney, H. A. (eds.). *Carbon dioxide and terrestrial ecosystems*. 397 pp.
- MACDONALD, J. A., JEEVA, D., EGGLETON, P., DAVIES, R. G., BIGNELL, D. E., FOWLER, J., LAWTON, J. H. & MARYATI, M. 1999. The effect of termite biomass and anthropogenic disturbance on the CH₄ budgets of tropical forests in Cameroon and Borneo. *Global Change Biology* 5:869-879.
- MACÊDO, J. L. V., PEREIRA, M. M., GASPAROTTO, L., SCHROTH, G. & LIEBEREI, R. . 2000 Development and production of several tropical species in agroforestry systems in the Brazilian central Amazon during six years. Hamburg, 3-8 September 2000, German-Brazilian workshop on neotropical ecosystems.

- MACKAY, W. P., SILVA, S., LORING, S. J. & WHITFORD, W. G. 1987. The role of subterranean termites in the decomposition of above ground Creosotebush litter. *Sociobiology* 13:235-239.
- MACKAY, W. P. & WHITFORD, W. G. 1987. The role of subterranean termites in the decomposition of above ground crosotebush litter. *Sociobiology* 13:235-239.
- MACKAY, W. P. & WHITFORD, W. G. 1988. Spatial variability of termite gallery production in Chihahuan desert plant communities. *Sociobiology* 14:281-289.
- MARTIN, M. M. 1987 Invertebrate-micorbial interactions. Ingested fungal enzymes in arthropod biology. Cornell University Press, Ithaca. Thesis
- MARTIUS, C., 1989. Untersuchungen zur Ökologie des Holzabbaus durc Termiten (Isoptera) in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern (Várzea). Afra, Frankfurt am Main.
- MARTIUS, C. 1990. The influence of geophagous termites on soils of inundation forests in Amazônia forests - First results. Pp. 209-210 in Veeresh, B., Mallik, B. & Viramaktamath, C. A. (eds.). *Social Insects and the Environment*. New Delhi. 210 pp.
- MARTIUS, C. 1994. Diversity and ecology of termites in amazonian forests. *Pedobiologia* 38:407-428.
- MARTIUS, C., FEARNSIDE, P. M., BANDEIRA, A. G. & WASSMANN, R. 1996. Deforestation and methane release from termiten in Amazonia. *Chemosphere* 33:517-536.
- MARTIUS, C. 1997. The Termites. Pp. 267-276 in Junk, W. (ed.). *The Central Amazonian floodplain: Ecology of a pulsing system* . Springer Verlag, Berlin. 276 pp.
- MARTIUS, C. Ressourcennutzung durch Termitenpopulationen und ihre Funktion in tropischen Ökosystemen. 1997.
Ref Type: Report
- MARTIUS, C. 1998. Occurrance, body mass and biomass of *Syntermes* spp. (Isoptera, Termitidae), in reserva Ducke, central Amazonia. *Acta Amzonica* 28:319-342.
- MARTIUS, C. & WELLER, M. 1998. Observations on dynamics of foraging hole construction of two leaf-feeding, soil-inhabiting *Syntermes* species (Insecta: Isoptera) in an amazonian rainforest, Brasil. *Acta Amzonica* 28:325-330.
- MARTIUS, C., HÖFER, H., BECK, L., GARCIA, M., LUIZAO, F., FRANKLIN, B., DE MORAIS, W. & FÖRSTER, B. 2000 A quantitative model of the role of soil fauna in decomposition as affected by different forested cropping systems in central Amazonia. 2000. Hamburg, 3-8 September 2000, German-Brazilian workshop on neotropical ecosystems.
- MARTIUS, C. 2001 Termites in soils and hollow trees: do we still underestimate termite population size in neotropical forests Unpublished Work
- MARTIUS, C. Nasutitermes in lightgaps. 2001. Personal Communication
- MATSUMOTO, T. 1976. The role of termites in an equatorial rain foest ecosystem of West Malaysia 1. Population density, biomass, carbon, nitrogen and calorific content and respiration rate. *Oecologia* 22:153-178.

- MATSUMOTO, T. & ABE, T. 1979. The role of termites in an equatorial rain forest ecosystem of west Malaysia. 2. Leaf litter consumption on the forest floor. *Oecologia* 38:153-274.
- MATTHEWS, A. G. A. 1977. Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil Academia Brasileira de Ciências.
- MEDEIROS, L. 2000, Syntermes occurrence. 2000. Personal Communication
- METHERELL, A. K., HARDING, L. A., COLE, C. V. & PARTON, W. J. . 1993. CENTURY Soil organic matter model environment. Technical documentation. Agroecosystem version 4.0. USDA-ARS. 4. Great Plains Systems Research Unit Technical Report.
- MILL, A. E. 1992. Termites as agricultural Pests in Amazonia, Brazil. *Outlook Agric.* 21:41-46.
- MOLINA, M. 1998. Modelling C and N processes in soil. *Advances in Agronomy* 62:253-290.
- MOONEY, H. A., VITOUSEK, P. M. & MATSON, P. A. 1987. Exchange of materials between terrestrial ecosystems and the atmosphere. *Science* 238:926-932.
- MORAES, J. F. L., CERRI, C. C., MELLILO, J. M., KICKLIGHTER, D., NEILL, C., SKOLE, D. L. & STEUDER, P. A. 1995. Carbon stocks of the brasilian Amazon basin. *Soil Science Society of America Journal* 59:244-247.
- MYLES, T. G. 1988. Ressource inheritance in social evolution from termites to man. Pp. 379-423 in Slobodchkoff, C. N. (ed.). *The ecology of social behavior*. Academic Press, San Diego. 423 pp.
- NALEPA, C. A. 1994. Nourishment and the origin of termite eusociality. Pp. 57-104 in Hunt, J. H. & Nalepa, C. A. (eds.). *Nourishment and evolution in insect societies*. Westview Press, Boulder, CO. 104 pp.
- NASH, M. H. & WHITFORD, W. G. 1995. Subterranean termites: regulators of soil organic matter in the Chihuahuan Desert. *Biol.Feril.Soils* 19:15-18.
- NOIROT, C. 1970. The nests of termites. Pp. 73-125 in Krishna, K. & Weesner, F. M. (eds.). *Biology of termites (Vol. 2)*. Academic Press, London. 125 pp.
- NUNES, L., BIGNELL, D. E., LO, N. & EGGLETON, P. 1997. On the respiratory quotient (RQ) of termites (Insecta: Isoptera). *Journal of Insect Physiology* 43:749-758.
- NUTTING, W. L., HAVERTY, M. I. & LA FAGE, J. P. 1987. Physical and chemical alteration of soil by two subterranean termite species in Sonoran desert grassland. *J.Arid Env.* 12:233-239.
- NUTTING, W. L. & JONES, S. C. 1990. Methods for studying the ecology of subterrenaen termites. *Sociobiology* 17:167-189.
- O'BRIAN, R. W. & SLAYTOR, M. 1982. Role of mircoorganism in the metabolism of termites. *Australian Journal of Biological Science* 35:239-262.
- O'BRIAN, R. W. & BREZNAK, J. A. 1984. Enzymes of acetate and glucose metabolism in termites. *Insect Biochemistry* 14:643.

- OKWAKOL, M. J. N. 1994. The effects of change in land use on soil macrofauna communities in Mabira Forest, Uganda. *Afr.J.Ecol.* 32:273-282.
- PARK, H. C., MAJER, J. D. & HOBBS, R. J. 1994. Contribution of the Western Australian wheatbelt termite, *Drepanotermes tamminensis* (Hill) to the soil nutrient budget. *Ecol.Res.* 9:351-356.
- PARTON, W. J., SCURLOCK, M. O., OJIMA, D. S. & GILMANOV, T. G. 1993. Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. *Biogeochemical Cycles* 7:785-809.
- PARTON, W. J., WOOMER, P. L. & MARTIN, A. 1994. Modelling soil organic matter dynamics and plant productivity in tropical ecosystems. Pp. 171-188 in Woomer, P. L. & Swift, M. J. (eds.). *The biological management of tropical soil fertility*. J. Wiley, New York. 188 pp.
- PARTON, W. J., SCHIMEL, D., OJIMA, D. S. & COLE, C. V. 1995. Impact of climate change on grassland production and soil carbon worldwide. *Global Change Biology* 1:13-22.
- PAUSTIAN, K. 1994. Modeling soil biology and biochemical processes for sustainable agriculture research. in Pankhurst, C. E., Doube, B. M., Gupta, V. V. S. R. & Grace, P. R. (eds.). *Soil Biota. Management in Sustainable Farming Systems*. CISRO Information Services, Melbourne.
- PEAKIN, G. J. & JOSENS, G. 1978. Respiration and Energy Flow. Pp. 111-163 in Brian (ed.). *Production Ecology of Ants and Termites*. 163 pp.
- PEARCE, M. J. & WAITE, B. S. 1994. A list of termite genera (Isoptera) with comments on taxonomic changes and regional distribution. *Sociobiology* 23:247-263.
- PEARCE, M. J. 1997. *The termites - biology and pest management*. CAB International, Wallingford.
- POTTER, C. S., RANDERSON, J. T., MATSON, P. A., VITOUSEK, P. M., MOONEY, H. A. & KLOOSTER, S. A. 1993. Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite level perspectives. *Global Biochemical Cycles* 7:811-841.
- POTTER, C. S., RILEY, R. H. & KLOOSTER, S. A. 1997. Simulation modeling of nitrogen trace gas emissions along an age gradient of tropical forest. *Ecological Modelling* 97:811-841.
- PREISINGER, H. & SKATULLA, M. 2000. Personal Communication
- RASMUSSEN, R. A. & KHALIL, M. A. K. 1983. Global production of methane by termites. *Nature* 301:700-702.
- RATCLIFF, F. N., GAY, F. J. & GREAVES, T. 1952. *Australian Termites*. CISRO, Melbourne.
- REBELLO, A. M. C. & MARTIUS, C. 1994. Dispersal flights of termites in amazonian forests (Isoptera). *Sociobiology* 24:127-146.
- REBELLO, A. M. C. Occorrência de termitas alados (Insecta; Isoptera) em floresta primaria e areas de policultivo na Amazônia Central. 1998. INPA, Manaus. Thesis.

- REDDY, M. V., COGLE, A. L., BALSHOURI, P., KUMAR, V. P. K., RAO, K. P. C. & JANGAWAD, L. S. 1994. Soil management and termite damage to maize (*Zea mays* L.) in semi-arid tropical alfisol. *Int.J.Pest Man.* 40:170-172.
- REDDY, M. V., REDDY, V. R., COGLE, A. L. & GEORGE, P. J. 1994. Decomposition of straw in relation to tillage, moisture and arthropod abundance in a semi-arid tropical Alfisol. *Boil.Fertil.Soils* 17:45-50.
- ROTTY, R. M. & MARLAND, G. 1986. Fossil fuel combustions: recent amounts, patterns, and trends of CO₂. Pp. 474-490 in Trabalka, J. & Reichele, D. E. (eds.). *The changing carbon cycle: a global analysis.* 490 pp.
- ROULAND, C., BRAUMAN, A., LABAT, M. & LEPAGE, M. 1993. Nutritional factors affecting methane emission from termites. *Chemosphere* 26:617-622.
- RUDOLPH, J. 1994. Anomalous methane. *Nature* 368:19-20.
- SALICK, J., HERRERRA, R. & JORDAN, C. F. 1983. Termitaria, nutrient patchiness in nutrient-deficient rain forests. *Biotropica* 15:1-7.
- SANDERSON, M. G. 1996. Biomass of termites and their emissions of methane and carbon dioxide: A global database. *Global Biochemical Cycles* 10:1-19.
- SANDS, W. A. 1969. The association of termite and fungi. Pp. 495-524 in Krishna, K. & Weesner, F. M. (eds.). *Biology of Termites.* Academic Press, London. 495 pp.
- SANDS, W. A. 1973. Termites as pests of tropical food crops. *PANS* 19:167-177.
- SANDS, W. A. 1992. *The termite genus Amitermes in Africa and the Middle East.* Natural Resources Institute, Chatham.
- SCHAEFER, D. A. & WHITFORD, W. G. 1981. Nutrient cycling by the subterranean termite *Gnathamitermes tubiformans* in a Chihuahuan desert ecosystem. *Oecologia* 48:277-283.
- SCHAEFER, M. & TISCHLER, W. 1983: *Wörterbuch zur Biologie: Ökologie, 2. Auflage,* Gustav Fischer Verlag, Jena
- SCHIMMEL, D. 1994. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology* 1:77-91.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1997. *Animal Physiology.* Cambridge University Press, New York.
- SCHNEIDER, S. H. 1989. Veränderungen des Klimas. *Spektrum der Wissenschaft* pp.70-79.
- SCHROTH, G., ZECH, W. & HEIMANN, G. 1992. Mulch decomposition under agroforestry conditions in a sub-humid tropical savanna: processes and influence of perennial plants. *Plant and Soil* 147:1-11.
- SEASTED, T. R. 1995. Soil fauna and the biochemistry of tropical ecosystems. in Reddy, M. V. (ed.). *Soil organisms and litter decomposition in the tropics.* Westview Press, Boulder, Colorado.

- SEILER, W., CONRAD, R. & SCHARFFE, R. 1984. Field studies of methane emission from termite nests into the atmosphere and measurements of methane uptake by tropical soils. *J. of atmospheric Sci.* 1-11.
- SIEGENTHALER, U. & SARMIENTO, J. L. 1993. Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature* 365:119-125.
- SINGH, T. V. & SINGH, K. M. 1992. Effect of different intercrops on termite and oriental army ant damage to groundnut. *Indian Plant Prt.* 20:129-132.
- SIVAPLAN, P., SENARATNE, K. A. D. W. & KARUNARATNE, A. A. C. 1977. Observations on the occurrence and behaviour of live-wood termites (*Gyptotermes dilatatus*) in low-country tea fields. *PANS* 23:5-8.
- SLAYTOR, M. 1992. Cellulose digestion in termites and cockroach: what role do symbionts play? *Comparative Biochemistry and Physiology* 103:775-784.
- SLAYTOR, M. & CHAPPELL, D. J. 1994. Nitrogen metabolism in termites. *Comparative Biochemistry and Physiology* 107:1-10.
- SLEAFORD, F., BIGNELL, D. E. & EGGLETON, P. 1996. A pilot analysis of gut contents in termites from the Mbalmayo Forest Reserve, Cameroon. *Ecological Entomology* 21:279-288.
- SMITH, P., ANDREN, O., BRUSSAARD, L., DANGERFIED, J. M., EKSCHMITT, K., LAVELL, P. & TATE, K. 1998. Soil biota and global change at the ecosystem level: describing soil biota in mathematical models. *Global Change Biology* 4:773-784.
- SOMBROEK, W. 1990. Amazon Landforms and Soils in relation to biological diversity. *ISRIC Report*.
- SPAIN, A. V. & MCIVOR, J. G. 1988. The nature of herbaceous vegetation associated with termitaria in northeastern Australia. *J.Ecol.* 76:181-191.
- SPEARS, B. M. & UECKERT, D. N. 1975. Desert termite control in a shortgrass prairie: effect on soil physical properties. *Env.Ento.* 4:899-904.
- STORCK, N. E. & BRENDLELL, M. J. D. 1993. Arthropod abundance in lowland rain forest of Seram. Pp. 115-130 in Edwards, A. A., MacDonald, J. A. & Proctor, J. (eds.). *The natural history of Seram, Maluka, Indonesia*. Intercept, Andover. 130 pp.
- STORCK, N. E. & BRENDLELL, M. J. D. 1993. Arthropod abundance in lowland rain forest of Seram. Pp. 115-130 in E. (ed.). *The natural history of Seram, Maluka, Indonesia*. 130 pp.
- SU, N.-Y. & SCHEFFRAHN, R. H. 1986. A Method to access, trap and monitor field populations of the formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) in the urban environment. *Sociobiology* 12:299-304.
- SU, N.-Y. & TAMASHIRO, M. 1986. Wood - consumption rate and survival of the formosan subterranea termite (Isoptera; Rhinotermitidae) when fed of six woods used commercially in Hawaii. *Proc. of the Hawaiiin Entomological Society* 26:109-113.
- SU, N.-Y. 1988. Foraging Population and Territory of the Formosan Subterranean Termite (Isoptera: Rhinotermitidae) in an urban environment. *Sociobiology* 14:353-359.

- SU, N.-Y., BAN, P. M. & SCHEFFRAHN, R. H. 1993. Foraging Populations and territories of the eastern subterranean termite (Isoptera; Rhinotermitidae) in southeastern florida. *Environ.Ent.* 22:1113-1117.
- SWIFT, M. J., HEAL, O. W. & ANDERSON, J. M. 1979. *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Science, Oxford.
- SWIFT, M. J. & ANDERSON, J. M. 1992. Biodiversity and ecosystem function in agricultural systems. Pp. 15-41 in Schulze, E. D. & Mooney, H. A. (eds.). *Biodiversity and ecosystem function*. Springer, Berlin. 41 pp.
- SWIFT, M. J., ANDRÉN, O., BRUSSAARD, L., BRIONES, M., COUTEAUX, M., EKSCHMITT, K., KJOLLER, A., LOISSEAU, P. & SMITH, P. 1998. Global change, soil biodiversity, and nutrient cycling in terrestrial ecosystems: three case studies. *Global Change Biology* 4:729-743.
- SYLVESTER-BRADLEY, R., BANDEIRA, A.G., OLIVEIRA, L.A. (1978). Fixacao de nitrogênio (reudção de acetileno) em cupins (Insecta: Isoptera) da Amazônia Central. *Acta Amazonia* 8: (4) 621-627.
- SYLVESTER-BRADLEY, R., OLIVEIRA, L.A., BANDEIRA, A.G.(1983). Nitrogen fixation in Nasutitermes in Central Amazonia. IN: Jaisson, P. (ed) *Social insects in the tropics*. Vol. 2. Paris.236-244.
- TAIN, G., BRUSSARD, L. & KANG, B. T. 1993. Biological effects of plant residues with contrasting chemical compositions under humid tropical conditions: effects on soil fauna. *Soil Biol.Biochem.* 25:731-737.
- TAIN, G., BRUSSAARD, L. & KANG, B. T. 1995. Plant residue decomposition in the humid tropics-influence of chemical composition and soil fauna. Pp. 731-737 in Reddy, M. V. (ed.). *Soil organisms and litter decomposition in the tropics*. Oxford & IBH Publ. Co. Pvt. Ltd., New Dheli, India. 737 pp.
- TAMASHIRO, M., FUJII, J. K. & LAI, P.-Y. 1985. A simple method to observe, trap and prepare large numbers of subterranean termites for laboratory and field experiments. *Environ.Entomol.* 2:721-722.
- TAYASU, I., ABE, T., BIGNELL, D. E. & EGGLETON, P. 1998 Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: an indicator of trophic habit along the gradien from wood-feeding to soil-feeding. *Ecological Entomology* 22, 343-351.
- TEIXEIRA, W. G., HUWE, B. & SCHROTH, G. 2000 Soil physical and hydrological parameters as indicators for the sustainability of land use systems in degraded areas on terra firme in the Amazon Basin. Hamburg, 3-8 September 2000, German-Brasilian workshop on neotropical ecosystems
- THOMAS, A. S. 1962. Ant Hills and termite mounds in pastures. *J.British Grassland Society* 17:103-108.
- THORNE, B. L., TRANIELLO, J. F. A., ADAMS, E. S. & BULMER, M. 1999. Reproductive dynamics and colony structure of subterranean termites of the genus *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae): a review of the evidence from behavioral, ecological, and genetic studies. *Ethology Ecology & Evolution* 11:149-169.

- VEERESH, G. K. & BELAVADI, V. V. 1986. Influence of termite foraging on the fertility status of the soil. *J. Soil Biol. Ecol.* 6:53-56.
- VERMA, A. N. 1980. Effect of number of irrigations on termite damage in wheat crop. *Haryana Agric. Univ. J. Res.* 10:564-565.
- VITOUSEK, P. M. & SANDFORD, R. L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Ann. Rev. Ecol. Systematics* 17:137-168.
- WANTANABE, H. & RUAYSOONGERN, S. 1984. Effects of shifting cultivation on soil macrofauna in northeastern Thailand. *Mem. Coll. Agric., Kyoto Univ. Jps* 125:35-43.
- WHEELER, G. S., TOKORO, M., SCHEFFRAHN, R. H. & SUE, N.-Y. 1996. Comparative Respiration and methane Production Rates in Nearctic Termites. *Journal of Insect Physiology* 42:799-806.
- WHEELER, G. S., TOKORO, M., SCHEFFRAHN, R. H. & SUE, N.-Y. 1996. Comparative Respiration and methane Production Rates in Nearctic Termites. *Journal of Insect Physiology* 42:799-806.
- WHITFORD, W. G., FRECKMAN, D. W., PARKER, L. W., SCHAEFFER, D., SANTOS, P. F. & STEINBERGER, Y. 1983. The contributions of soil fauna to nutrient cycles in desert systems. Pp. 49-59 in Lebrun, P., Andre, H. M., De Medts, C., Gregoire-Wibo, C. & Wauthy, G. (eds.). *New Trends in Soil Biology*. Louvain-la-Neuve, Belgium. 59 pp.
- WHITFORD, W. G. 1991. Subterranean termites and long-term productivity of desert rangelands. *Sociobiology* 19:235-243.
- WHITMORE, T. C. & SAYER, J. A. 1992. *Tropical deforestation and species extinction*. Chapman & Hall, London.
- WIELEMAKER, W. G. Soil formation by termites, a study in the Kisii area, Kenya. 1984. Dept. of Soil Science and Geology. Thesis
- WILLIAMS, C. M., VEIVERS, P. C., SLAYTOR, M. & CLELAND, S. V. 1994. Atmospheric carbon dioxide and actogenesis in the termite *Nasutitermes walkeri* Hill. *Comparative Biochemistry and Physiology* 107:-113.
- WILSON, E. O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- WILSON, E. O. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- WILSON, E. O. 1990. *Success and dominance in ecosystems: the case of social insects*. Ecology Institute, Oldendorf/ Luhe, Germany.
- WOOD, T. G. The effects of clearing and grazing on the termite fauna (Isoptera) of tropical savannas and woodlands. Vanek, J. 405-419. 1973. Prague, Academia. Proceedings of the 5th international colloquium on soil zoology held in Prague September 17-22, 1973. Conference Proceeding
- WOOD, T. G. 1976. The role of termites (isoptera) in decomposition processes. Pp. 145-168 in Anderson, J. M. & Macfadyen, A. (eds.). *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. Blackwell Scientific, 168 pp.

- WOOD, T. G., JOHNSON, R. A., OHIAGU, C. E., COLLINS, N. M. & LONGHURST, C. Ecology and importance of termites in crops and pastures in northern Nigeria. Project Report. 1977. London, Centre of for Overseas Pest Research.
- WOOD, T. G., JOHNSON, R. A. & OHIAGU, C. E. 1977. Populations of termites (Isoptera) in natural and agricultural ecosystem in Southern Guinea savanna near Mokwa, Nigeria. *Geo-Eco-Trop.* 1:139-148.
- WOOD, T. G. & JOHNSON, R. A. 1978. Abundance and vertical distribution in soil of *Microtermes* (Isoptera: Termitidae) in savanna woodland and agricultural ecosystems at Mokwa, Nigeria. *Memorabilia Zool.* 28:203-213.
- WOOD, T. G. & SANDS, W. A. 1978. The role of termites in ecosystems. Pp. 245-292 in Brain, M. V. (ed.). *Production Ecology of ants and termites.* Cambridge University Press, Cambridge. 292 pp.
- WOOD, T. G., JOHNSON, R. A., BACCHUS, S., SHITTU, M. O. & ANDERSON, J. M. 1982. Abundance and distribution of termites (Isoptera) in a riparian forest in the Southern Guinean savanna vegetation zone of Nigeria. *Biotropica* 12:25-39.
- WOOD, T. G., JOHNSON, R. A. & ANDERSON, J. M. 1983. Modification of soils in nigerian savanna by soil-feeding *Cubitermes* (Isoptera; Termitidae). *Soil Biology and Biochemistry* 15:575-579.
- WOOD, T. G. & JOHNSON, R. A. 1986. The biology, physiology and ecology of termites. Pp. 1-68 in Vinson, R. A. (ed.). *Economic impact and Control of Social Insects.* Praeger, New York. 68 pp.
- WOOD, T. G. 1988. Termites and the soil environment. *Biol.Fertil.Soils* 6:228-236.
- WOOD, T. G. & THOMAS, R. J. 1989. The mutualistic association between Macrotermitinae and Termitomyces. Pp. 69-92 in Wilding, N., Collins, N. M., Hammond, P. M. & Webber, J. F. (eds.). *Insect-Fungus Interactions.* Academic Press, London. 92 pp.
- WUEBBLES, D. J. & TAMAREISIS, J. S. 1993. The role of methane in the global environment. Pp. 469-513 in Khalil, M. A. K. (ed.). *Atmospheric methane: sources, sinks, and role in global change. NATO SI Ser. I, Vol. 13.* Springer-Verlag, New York. 513 pp.
- YOUNG, I. M., BLANCHART, E., CHENU, C., DANGERFIED, J. M., FRAGOSO, C., GRIMALDI, M., INGRAM, J. S. I. & MONROZIER, L. J. 1998. The interaction of soil biota and soil structure under global change. *Global Change Biology* 4:703-712.
- ZIMMERMAN, P. R. & GREENBERG, J. P. 1982. Termites: a potentially large source of atmospheric methane, carbon dioxide and molecular hydrogen. *Science* 218:563-565.

16 Anhang