

BRIGITTE FIALA, K. EDUARD LINSENMAIR &amp; ULRICH MASCHWITZ

# Diversität von Interaktionen zwischen Ameisen und Pflanzen im südostasiatischen Regenwald

## Kurzfassung

Assoziationen von Ameisen mit Pflanzen (und oft noch mit pflanzenaugenden Insekten als drittem Partner) dürften eine Ursache des Artenreichtums und der hohen Abundanzen tropischer Formicidae sein. Die von den Ameisen genutzten Pflanzen bieten entweder Nahrung an, über extraflorale Nektarien und/oder Nährkörperchen, oder aber - bei den eigentlichen Myrmekophyten - Nistraum und z.T. auch Nahrung. Diese Beziehungen zeichnen sich durch unterschiedliche Nutzungsweisen und Nutzungsintensitäten und damit stark differierende Abhängigkeit der Partner voneinander aus. Ein besonders breites Spektrum von Ameisen-Pflanzen-Assoziationen finden wir in der paläotropischen Baumgattung *Macaranga* (Euphorbiaceae), die sich daher als Modellsystem für vergleichende Untersuchungen hervorragend eignet.

Die Grundfrage unserer Untersuchungen an diesem System lautet: Verläuft aufgrund der ausgeprägt mosaikartigen Verteilung der von den myrmekophilen Pflanzen angebotenen Nahrungs- und Nistraumressourcen die Neu- und Wiederbesiedlung von Habitaten durch die Ameisen in Form von Zufallsprozessen? Oder werden, im Gegenteil, durch diesen Umstand Spezialisierungen seitens der Ameisen gefördert und die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften dadurch stärker deterministisch geprägt?

Unsere bisherigen Untersuchungen zeigen, daß beide Prinzipien wirken. Bei der alleinigen Nutzung von Nahrungsressourcen fehlen spezialisierte Beziehungen weitgehend und stochastische Ereignisse dürften sehr häufig die Pflanzen-Ameisen-Assoziation bestimmen. Bei den eigentlichen Myrmekophyten hingegen ist die Auswahl der assoziierten Ameisen viel stärker determiniert, ganz besonders dann, wenn der Wohnraum, den die Pflanze offeriert, nur durch aktives Öffnen seitens der Ameisen erschlossen werden kann.

## Abstract

### Diversity of ant-plant interactions in south-east Asian rain forests

Associations of ants with plants can be regarded as one reason for the high abundance and diversity of ants in the tropics. The plants either provide food as extrafloral nectar and/or food bodies or, in the true myrmecophytes, nesting space and partly also food. These associations are characterized by very different forms and intensities of use of the plant resources and, therefore, also varying mutual dependency of the partners. A broad spectrum of different ant-plant associations is found in the paleotropical tree genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) which is therefore especially suited as a model

system for a comparative investigation. The central question of our studies is: Does the mosaic character of the spatial distribution of food and nesting resources provided by the myrmecophilous plants rather favour stochastic processes during colonization of habitats by ants? Or does it, on the contrary, preferentially lead to strong specializations in the ants? Our investigations show that both principles are realized. In interactions where ants only use the food resources, specific relationships are lacking and stochastic events direct the associations. In obligate myrmecophytes, however, the colonization largely follows deterministic principles, especially when nesting space inside the plant actively has to be made accessible by the ants.

## Autoren

Dr. BRIGITTE FIALA & Prof. Dr. K. EDUARD LINSENMAIR, Zoologie III, Biozentrum, Am Hubland, D-97074 Würzburg; Prof. Dr. U. MASCHWITZ, Zoologisches Institut, Siesmayerstr. 70, D-60054 Frankfurt.

## 1. Einleitung

Ameisen stellen die nach Biomasse und Individuenzahl dominierende Tiergruppe in der Vegetation tropischer Regenwälder dar. Ihre Verbreitung wird dabei vornehmlich von ihren Nahrungsbedürfnissen und ihren Ansprüchen an die Nistmöglichkeiten bestimmt. Zwar können Ameisen pflanzliches Blattmaterial nicht - wie Herbivore - direkt als Nahrung verwerten, wohl aber z.B. zuckerhaltige Pflanzensäfte. Diese erhalten sie entweder direkt von den Primärproduzenten oder indirekt über Nährsymbiosen mit Pflanzensaft saugenden Insekten. In beiden Fällen kommt es manchmal zu sehr engen mutualistischen Beziehungen zwischen Ameisen und ihren Futterpflanzen und/oder ihren Symbionten. Der in den Tropen besonders hohe Artenreichtum der Ameisenunterfamilien Formicinae, Dolichoderinae und teilweise der Myrmicinae dürfte zu einem wesentlichen Teil auf diesen durch Nährsymbiosen verkürzten Anschluß an die Primärproduktion zurückzuführen sein (MASCHWITZ 1992).

Assoziationen zwischen höheren Pflanzen und Ameisen haben sich in großer Vielfalt in den tropischen Regenwäldern entwickelt. Die Ameisen, die ihre Nahrung direkt von den Primärproduzenten beziehen, nutzen z.B. extraflorale Nektarien (EFN) (Taf. 1a). EFN haben keine Funktion in Zusammenhang mit Pollinationsprozessen. Sie zeichnen sich durch eine große strukturel-

Tabelle 1. Vorläufige Liste der Ameisen an extrafloralen Nektarien in 4 Untersuchungsgebieten

	Primärwald		Sekundärhabitat	
	Pasoh	Belum	Gombak	Kepong
<b>Ponerinae</b>				
<i>Diacamma rugosum</i>				
<i>Gnamptogenys</i> sp.				
<i>Odontomachus rixosus</i>				
<b>Pseudomyrmecinae</b>				
<i>Tetraoponera</i> sp.				
<b>Myrmicinae</b>				
<i>Cataulacus</i> sp.	+			
<i>Crematogaster inflata</i>	+			
<i>Crematogaster</i>	5(+)-spp.	4(+)-spp.	5(+)-spp.	5(+)-spp.
<i>Meranoplus mucronatus</i>	+	+	+	+
<i>Myrmicaria</i> cf. <i>birmana</i>	+		+	+
<i>Pheidole</i> sp.		+	+	
unident. Arten	1 spp.	2 spp.	4 spp.	3 spp.
<b>Dolichoderinae</b>				
<i>Dolichoderus (Hypoclinea)</i>	2 spp.	2 spp.	2 spp.	2 spp.
<i>Philidris</i> sp.	+			
<i>Technomyrmex</i>	3 spp.	+	2 spp.	+
unident. Arten	2 spp.	1 spp.	2 spp.	3 spp.
<b>Formicinae</b>				
<i>Anoplolepis longipes</i>			+	+
<i>Camponotus</i>	6 spp.	3 spp.	5 spp.	3 spp.
<i>Echinopla</i> sp.	+		+	
<i>Oecophylla smaragdina</i>		+	+	
<i>Polyrhachis (Hemioptica)</i> sp.	+	+		
<i>Polyrhachis</i>	6 spp.	3 spp.	5 spp.	3 spp.

le Variabilität aus und sind besonders bei Pflanzen der Subtropen und Tropen häufig. Seltener (und kaum im Detail untersucht) produziert der pflanzliche Symbiosepartner kohlehydrat-, protein- und/oder lipidreiche sogenannte Nährkörperchen. Ameisenpflanzen (Myrmekophyten) im engeren Sinn, die gleichzeitig Nahrung und Nistraum bieten, sind nur aus den Tropen bekannt geworden. Die Myrmekophyten profitieren von ihren Ameisen durch Nährstoffbereitstellung und Schutz, wobei aber im Fall der EFN die mutualistische Funktion der Ameisen immer noch kontrovers diskutiert wird. Es überwiegen aber die Befunde, die überzeugend Schutzeffekte der Ameisen gegenüber Herbivoren belegen (Überblick z.B. bei KOPTUR 1992).

In den letzten Jahren haben wir in mehreren Projekten begonnen, die Diversität und Relevanz der Interaktionen von Ameisen und Pflanzen in tropischen Habitaten zu erfassen und zu analysieren. Die Palette der Beziehungen reicht von unspezifischen Myrmekophytensystemen bis zu Symbiosen, bei denen zumindest ein Partner existentiell vom anderen abhängt (FIALA &

MASCHWITZ 1991, 1992, MASCHWITZ et al. 1991, 1992, 1994, FIALA et al. 1994 und unveröff.).

Hauptgesichtspunkte unserer Untersuchungen an Ameisen-Pflanzen-Interaktionen sind die Nutzung der pflanzlichen Nahrungsressourcen (extrafloraler Nektar, Nährkörperchen) und bei den eigentlichen Myrmekophyten zusätzlich der Aspekt der Nistressource. Als Modellsystem für die vergleichende Bearbeitung von unspezifischen Interaktionen bis hin zu engen Symbiosen ist die paläotropische Baumgattung *Macaranga* besonders geeignet, da sich bei den Arten dieser Gattung viele deutlich unterschiedliche Zustände in den Interaktionen mit Ameisen finden.

Unsere Grundfrage lautet: Sind bei der Nutzung pflanzlicher Nahrungs- und Nistraumressourcen durch Ameisen Zufallsprozesse vorherrschend bei weitgehender Nischenüberlappungen der Nutzerarten, oder werden, im Gegenteil, starke Spezialisierungen gefördert? Im folgenden soll ein Einblick in einige unserer Arbeitsschwerpunkte gegeben werden.

Tabelle 2. Relative Häufigkeit der einzelnen Ameisentaxa an extrafloralen Nektarien (ohne Berücksichtigung der Individuenzahl/Pflanze; n = Anzahl Sichtungen).

Pasoh n = 398		Gombak n = 297		Kepong n = 255	
<i>Gnamptogenys</i> sp.	28%	<i>Crematogaster</i> spp.	21%	<i>Crematogaster</i> spp.	>60%
<i>Crematogaster</i> spp.	23%	<i>Diacamma rugosum</i>	11%	<i>Anoplolepis longipes</i>	12%
<i>Polyrhachis</i> spp.	13%	<i>Camponotus</i> spp.	10%	<i>Camponotus</i> spp.	11%
<i>Camponotus</i> spp.	10%	<i>Polyrhachis</i> spp.	8%	<i>Polyrhachis</i> spp.	7%
sonstige	<8%	sonstige	<8%	sonstige	<7%

## 2. Nutzung von Nahrungsressourcen

Diese Interaktionen zwischen Ameisen und Pflanzen wurden bisher als unspezifisch betrachtet, d.h. viele Ameisenarten besuchen dieselbe Nahrungspflanze, und die Ameisen nutzen verschiedene Pflanzenarten. Wenige Arbeiten untersuchten bisher vergleichend verschiedene Ameisenzönosen und Pflanzengesellschaften im unterschiedlichen ökologischen Kontext. Es existieren auch nur wenige Studien (meist aus der Neotropis) zur Verbreitung und Abundanz von EFN in verschiedenen Pflanzentaxa und Vegetationstypen.

Da aus Südostasien bisher fast keine Informationen über das Vorkommen von Pflanzen mit EFN und die assoziierte Ameisenfauna vorlagen, haben wir - vor der Analyse der Bedeutung der EFN - erstmals eine gründliche Bestandsaufnahme des Vorkommens und der Häufigkeit von Pflanzen mit EFN (beschränkt auf Sträucher und Bäume) und der assoziierten Ameisenfauna in einem südostasiatischen Primärwald durchgeführt. Untersuchungsgebiet war Pasoh Forest Reserve, ein Tiefland-Dipterocarpaceen-Wald in West Malaysia. In einem Gebiet von ca. 100 ha überprüften wir 741 Baumarten (bei einem Artenbestand von insgesamt 814 Baumarten, KOCHUMMEN et al. 1990) aus allen sechs Unterklassen der Magnoliopsida. EFN waren besonders häufig in den Familien Euphorbiaceae, Fabaceae und Rosaceae. Interessant war ihr häufiges Vorkommen bei Keimlingen der in Südostasien wichtigen Nutzholzfamilie der Dipterocarpaceae (FIALA & LINSSENMAIR unveröff.). 83 (=11,2%) der insgesamt untersuchten Baumarten wiesen EFN auf. Dies ist einer der niedrigsten Werte, der bisher in der Literatur für tropische Vegetationsformen dokumentiert wurde (Übersicht bei OLIVEIRA & OLIVEIRA-FILHO 1991). Ein Vergleich unserer Daten mit denen aus dem einzigen weiteren bisher untersuchten - neotropischen - Waldgebiet (Barro Colorado Island, Panama, SCHUPP & FEENER 1991) zeigt eine relativ große Übereinstimmung in der taxonomischen Zugehörigkeit der Pflanzen mit EFN: Von 43 in beiden Regionen vorkommenden Familien weisen 32 Vertreter mit EFN auf, bzw. fehlen EFN-Pflanzen in den entsprechenden Taxa in beiden Gebieten. Nur in 11 Familien differiert das Vor-

kommen von EFN, d.h. kommen EFN-Pflanzen entweder nur in Pasoh oder in Barro Colorado vor.

Die Häufigkeit von EFN in Primärwaldgebieten scheint deutlich unter den Werten stärker gestörter Habitats zu liegen. So ergaben unsere Studien in weiteren Tieflandprimärwaldgebieten, Belum (Perak, Westmalaysia) und Lambir (Sarawak, Borneo) als durchschnittliche Werte 7% bzw. 8,5% (in Lagen <300 m). Im Gegensatz dazu lag die Häufigkeit von EFN-Arten in den untersuchten Sekundärhabitaten bei 22% (Ulu Gombak, Malaysia) und 23,5% (Kepong, Malaysia). Somit bestätigen sich die Ergebnisse ähnlicher Untersuchungen aus der Neotropis (OLIVEIRA & OLIVEIRA-FILHO 1991).

In Pasoh wurden bislang an den EFN mindestens 37 Ameisenarten aus 17 Gattungen als Besucher festgestellt. Arten aus fast allen in Malaysia vorkommenden Formiciden-Unterfamilien sind vertreten (Tab. 1). Dies entspricht durchschnittlich etwa 28,9% der in Pasoh auf der niederen Vegetation gesammelten Arten (Bestandsaufnahme der Ameisenfauna in Pasoh von K. ROŚCISZEWSKI, Karlsruhe, in Vorb.) Unsere Beobachtungen ergaben in keinem Fall Hinweise auf enge, spezifische Beziehungen zwischen Pflanze und Ameisen. Allein auf der detaillierter untersuchten Art *Macaranga lowii* z.B. ließen sich 18 Ameisenarten nachweisen.

Ähnliche Ergebnisse, zumindest auf Gattungsebene, deuten sich für das zweite von uns untersuchte Tieflandprimärwaldgebiet Belum (Tab. 1) an. Allerdings wäre ein Vergleich der Artenzahlen der Ameisen von Belum mit den anderen Gebieten aufgrund der geringen Datenmenge verfrüht, da wir in Belum bislang nur wenige Tage verbringen konnten. (In dieser kurzen Zeit konnten wir bereits 20% der Pflanzenarten mit EFN finden, die wir in Pasoh festgestellt hatten.) Auch die taxonomische Zusammensetzung der Ameisenfauna an EFN in den zwei Sekundärhabitatsgebieten in Ulu Gombak und Kepong ähnelt der der Primärwaldgebiete, wie ebenfalls erste Untersuchungen zeigen (Tab. 1); es kommen jedoch typische Störanzeiger wie *Anoplolepis longipes* hinzu.

Unterschiedlich war jedoch die relative Häufigkeit der einzelnen Taxa in den verschiedenen Habitaten

(Tab. 2), wobei Arten der Gattungen *Crematogaster*, *Camponotus* und *Polyrhachis* überall mit am häufigsten auftraten. Eine quantitative Auswertung für Belum wird aufgrund der kurzen Untersuchungszeit ausgeklammert. Die bisherigen Befunde sprechen jedoch ebenfalls für eine ähnliche Zusammensetzung der Ameisenfauna mit einer deutlichen Dominanz von *Crematogaster* spp., *Camponotus* spp., *Polyrhachis* spp. und *Gnamptogenys* sp. Hinzu kam auffällig häufig *Meranoplus mucronatus*, die in den anderen Gebieten wesentlich seltener auftrat (Belum 10%, Pasoh 2%, Ulu Gombak 3%, Kepong 2%).

Die Nutzung der EFN durch Ameisen war in Pasoh relativ schwach, durchschnittlich fanden sich nur auf 29,8% der kontrollierten Pflanzen mit EFN Ameisen (10-100%, je nach Pflanzenart). Jede dieser Arten wurde im Mittel von 3,7 Ameisenarten besucht (1-10; n=535 überprüfte Pflanzen <2 m, n pro Art = 8-60). Die Zahl der Ameisen, die pro Kontrolle auf einer Pflanze gesichtet wurde, war relativ niedrig. So fanden sich z.B. auf den regelmäßig kontrollierten Arten (je nach Art 2-94 kontrollierte Pflanzen) bei 30 tageszeitlich verschiedenen Kontrollgängen durchschnittlich 5,1 Ameisen pro Pflanze (1-8), meist nur auf den jüngsten 2 Blättern. Ausnahmen bildeten die Baumsturzlücken-Besiedler *Endospermum diadenum* und *Leea indica* mit  $\bar{x}$ =15,5 bzw. 17,5 Ameisen. Die Präsenz von Ameisen auf den EFN-Pflanzen war lokal sehr unterschiedlich, möglicherweise als Folge mosaikartiger Siedlungsweise der Ameisen. Die Artenüberlappung zwischen den einzelnen Flächen war recht gering, vielmehr fanden wir eine recht wechselnde Artenzusammensetzung. Manche Ameisenarten wurden an 50 Köderstellen nur 1-2mal angetroffen, während andere an bis zu 60% aller Stellen auftauchten (z.B. *Philidris* sp. bzw. *Gnamptogenys* sp.).

Die Ameisenaktivität auf der niedrigeren Vegetation (<2m) des Waldbestands in Pasoh war generell relativ gering. Bei 20 abgesuchten Transekten war im Pasoh-Primärwald durchschnittlich nur jede 15. Pflanze (6,5% von n=1249 Pflanzen) von Ameisen belaufen, meist von einzelnen Arbeiterinnen. Regelmäßig auf der Vegetation zu sehen, waren vor allem Vertreter der Gattungen *Crematogaster*, *Dolichoderus*, *Camponotus*, *Polyrhachis* sowie *Diacamma rugosum* und *Gnamptogenys* sp. Im zweiten von uns untersuchten Primärwaldgebiet, Belum, ergaben sich ähnliche Werte: Im geschlossenen Waldbestand wurde durchschnittlich jede 17. Pflanze mit Ameisen angetroffen (5,9% von n=1250 Pflanzen). In gaps und an sehr offenen, gestörten Standorten hingegen waren in Pasoh durchschnittlich auf jeder 6. Pflanze Ameisen zu finden (16,6% von n=132 untersuchten Pflanzen), in Belum auf jeder 11. Pflanze (9,1% von n=321). In den relativ gestörten Habitaten in Ulu Gombak und Kepong trafen wir Ameisen auf 17,8% aller Pflanzen (n=588) bzw. auf 14,2% (n=449) an.

Die generell schwache Ameisenaktivität auf der Vegetation in Pasoh wurde auch durch Köderversuche bestätigt. Es dauerte meist recht lange, bis die ersten (Honig- und Fleisch-) Köder entdeckt wurden: je nach Standort (n=24) durchschnittlich 36-64 Minuten. Der Prozentsatz überhaupt entdeckter Köder im Beobachtungszeitraum von 2,5 Stunden lag bei 35%. In Ulu Gombak wurden in der gleichen Zeitspanne jedoch 44% aller Köder entdeckt. Die Köderversuche bestätigten das Bild eines stark mosaikartigen Siedlungsmusters der Ameisen. Durchschnittlich wurden in Pasoh 4,8±1,9 Ameisenarten pro Köderstandort gefunden (1-8 Arten), in Ulu Gombak 2,8±1,3 (1-6 Arten).

Alle Ameisenarten, die wir an EFN fanden, gingen bei Köderversuchen auch an Fleischnahrung und sind daher als Generalisten zu betrachten. Offensichtlich liegt für die EFN eine opportunistische Nahrungsnutzung vor, und die EFN haben möglicherweise zu verschiedenen Jahreszeiten eine unterschiedlich hohe Bedeutung als Nahrungsressource und werden dementsprechend von den Ameisen unterschiedlich intensiv genutzt. Hier sind unbedingt mehr Beobachtungen zu verschiedenen Jahreszeiten nötig.

Bisher waren aus südostasiatischen Waldgebieten kaum Informationen über Artenzahl und -zusammensetzung der Ameisenfauna bekannt, während die Ameisenfauna der Neotropis wesentlich besser bearbeitet ist. Unsere Ergebnisse können daher nur mit neotropischen Regionen verglichen werden. Ein solcher Vergleich (OLIVEIRA & BRANDÃO 1991) weist auf gewisse Übereinstimmungen in generellen Grundprinzipien der Ameisen-Pflanzen-Interaktionen in beiden Tropenregionen hin. Auch in der Neotropis sind die Beziehungen von Ameisen zu EFN-Pflanzen eher unspezifischer Natur. Die meisten EFN-besuchenden Arten gehörten in der Neotropis und in unseren Untersuchungsgebieten zu den Myrmicinen. Ponerinen waren am seltensten, Dolichoderinen und Formicinen wiesen einen etwa gleich großen Anteil in beiden Regionen auf.

### Fazit

Unsere Befunde haben uns einen ersten, notwendigerweise cursorischen Einblick in die Vielfalt dieser Ameisen-Pflanzen-Beziehungen gegeben und eine sehr variable Nutzung der EFN demonstriert. Während der Nutzen, den die Ameisen aus dieser Interaktion ziehen, sehr klar erkennbar ist, blieben viele weitere Fragen vorerst offen. Warum werden die EFN nicht intensiver genutzt? Gibt es wesentliche qualitative Unterschiede im Nektarangebot, oder ein zeitlich nur sehr eingeschränktes, bei dem sich eine Nutzung für die Ameisen wirklich lohnt? Wesentlich unklarer und vermutlich viel unterschiedlicher sind jedoch die Vorteile, die die Pflanzen aus den unspezifischen Interaktionen gewinnen (z.B. BECERRA & VENABLE 1989, FIALA 1990). Einen eindeutigen Nachweis positiver Wirkung der Ameisenbesucher auf Pflanzen mit EFN konnten wir

bereits in zwei Fällen in Sekundärhabitaten erbringen: 1. Schutzfunktion gegen Fraßschäden für *Macaranga tanarius* (Nicht-Myrmekophyt mit EFN) und *M. hosei* durch zunächst unspezifische Ameisenbesuche an EFN und spätere spezifische Besiedlung durch *Crematogaster* sp. (FIALA et al. 1994). 2. Schutz der Blütenknospen der Liane *Thunbergia grandiflora* durch EFN-besuchende *Dolichoderus thoracicus* vor Befall und quantitativer Zerstörung durch Schmetterlingsraupen (FIALA et al. in Vorb.).

In sehr vielen Fällen bleibt der Nutzen für die Pflanze vorerst fraglich. Nur sehr viele detaillierte, langfristige Studien, die verschiedenste, auch die jüngsten Altersklassen der Pflanzen einschließen, werden zeigen können, wann eine intensivere Nutzung stattfindet, ob bestimmte Altersklassen profitieren, EFN-besitzende Pflanzen interspezifisch konkurrieren - und inwieweit und warum pflanzensaugende Insekten von den Ameisen - zum Nachteil der Pflanzen - bevorzugt werden.

### 3. Nutzung von Nistraum

Für Myrmekophyten (Pflanzen mit Nistraum für Ameisen) haben wir inzwischen eine Reihe von Hinweisen, daß die Struktur der diese Pflanzen besiedelnden Ameisengemeinschaft weitgehend durch deterministische Prinzipien bestimmt wird. Um die Datenbasis für diese Annahme zu erweitern, wollten wir einen möglichst umfassenden Überblick über die Besiedlung dieser Pflanzen erhalten und haben nach weiteren Myrmekophyten gesucht.

Dabei haben wir uns einige bekannte, aber bisher mangelhaft beschriebene Assoziationen von Myrmekophyten und ihren Ameisen näher angeschaut und konnten zudem neue ameisenbesiedelte Pflanzenarten entdecken. Alle untersuchten Arten bieten Nistraum in hohlen, z.T. angeschwollenen Internodien, unterscheiden sich aber darin, wie der Zugang der Ameisen zu diesem Nistraum erfolgt.

Bei zwei Arten (*Ficus borneensis*, Moraceae und *Clerodendrum fistulosum*, Verbenaceae) öffnen sich die Höhlungen (= Domatien) spontan, ohne äußere Einwirkung (Abb. 1). Beide Pflanzenarten bieten den Ameisen extrafloralen Nektar als Nahrung. Die Domatien wurden von einer Vielzahl arborealer Ameisen bewohnt (z.B. *Cataulacus* sp., *Crematogaster* spp., *Tetramorium* sp., *Technomyrmex* spp., *Camponotus* sp., *Camponotus (Colobopsis)* sp.). Enge spezifische Interaktionen konnten wir in beiden Fällen nicht feststellen (MASCHWITZ et al. im Druck a, b).

Im Gegensatz dazu konnten wir zwei weitere, sehr spezifische Systeme entdecken. Die Domatien der beteiligten Pflanzen (*Neonauclea cyrtopoda* aus Sumatra und *N. celebica* aus Sulawesi) werden ebenfalls durch Degeneration des Sproßmarks hohl, entwickeln aber keine Eingangslöcher. Diese müssen von den

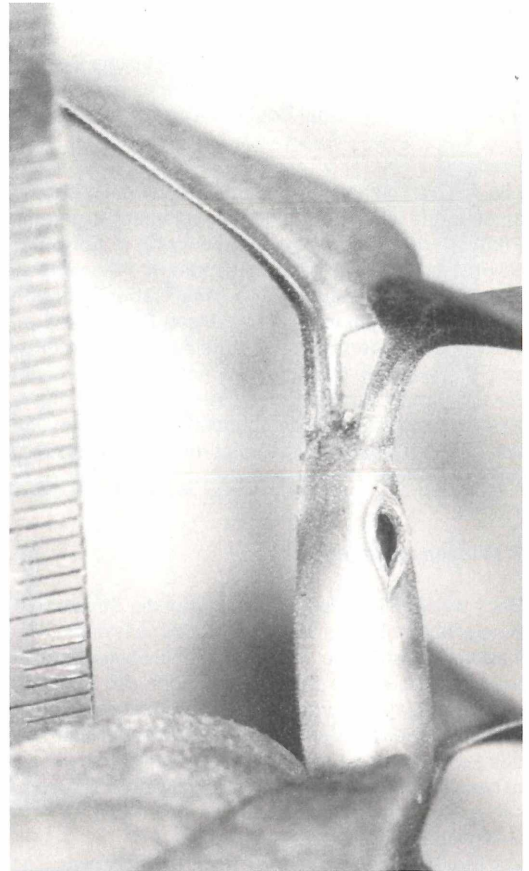


Abbildung 1. Domatium von *Clerodendrum fistulosum* mit spontan entstandener Öffnung.

besiedelnden Ameisen (zwei verschiedene *Crematogaster*-Arten aus zwei unterschiedlichen Subgenera) selbst gebissen werden. Beide Assoziationen erwiesen sich als hochentwickelt und spezifisch, und in beiden Fällen waren nach unseren Befunden stets trophobiotische Pseudococciden beteiligt. Blattfressende Insekten und pflanzliche Konkurrenten (wie Kletterpflanzen) wurden von den auf der Pflanzenoberfläche aktiven Ameisen heftig attackiert (MASCHWITZ, FIALA & LINSENMAIR eingereicht).

Neben den Pflanzen, bei denen die Domatien von sich aus hohl werden (wobei z.T. Öffnungen von selbst entstehen, z.T. von den Ameisen geschaffen werden müssen), gibt es auch solche, wo die Ameisen die Domatien aufbeissen und das Mark aushöhlen müssen. Dies ist z.B. bei allen Pflanzenassoziationen mit Beteiligung von Ameisen aus der Gattung *Cladomyrma* der Fall. Auf der Pflanzenseite sind Vertreter aus 5 verschiedenen Pflanzenfamilien beteiligt (A. MOOG et al.

in Vorb.). Manche der Pflanzen erzeugen distinkte, von außen gut erkennbare Domatenstrukturen. In jedem Fall handelt es sich um sehr spezifische Besiedlungen, die wir in verschiedenen Gebieten der malaysischen Halbinsel und auf Borneo wiederfinden konnten.

#### Fazit

Alle unseren bisherigen Befunde zeigen, daß es dann zu sehr spezifischen Interaktionen kommt, wenn die Pflanzen den Ameisen außer Nahrung in Form der Sekrete extrafloraler Nektarien und/oder Futterkörperchen auch Wohnraum bieten, dieser aber nicht von der Pflanze selbst in der endgültigen Form bereitgestellt wird, sondern von den Ameisen aktiv erschlossen werden muß. Offensichtlich haben die jeweiligen Ameisenarten nur für eine oder wenige, ähnliche Pflanzenarten die entsprechenden Techniken evolviert, und die Besiedlung erfolgt in deterministischer Weise.

#### 4. Modellsystem *Macaranga*

Nach welchen Prinzipien entsteht nun die Struktur der Ameisengemeinschaft in unserem Modellsystem *Macaranga*? Bestimmen bei den myrmekophytischen Arten ebenfalls starke Spezialisierungen der Ameisen die Besiedlung? Aus der Vielzahl bearbeiteter Fragen wollen wir hier nur den Aspekt der Wirtsspezifität herausgreifen. Welche der beteiligten Ameisenarten verhalten sich wirtsspezifisch und unter welchen ökologischen Bedingungen? Handelt es sich dabei z.T. um Habitatspezifität?

Zur Erhellung dieser Fragen haben wir in jüngster Zeit bei mehreren Feldaufenthalten verstärkt nach isolierten Wuchsorten von *Macaranga*-Pflanzen gesucht, und zwar bevorzugt in Regionen, wo möglichst viele Arten sympatrisch vorkommen, um Daten zur Wirtsspezifität auch unter stark mosaikartiger und heterogener Ressourcenverteilung gewinnen zu können. Unsere besondere Aufmerksamkeit fanden spezielle Waldstandorte, wie Flußufer und Baumsturzlücken (gaps), die als die ursprünglichen Habitate der *Macaranga*-Arten vermutet werden (WHITMORE 1973). Baumsturzlücken im Primärwald weisen eine inselhafte Verteilung auf, ihre Entstehung ist räumlich und zeitlich unvorhersehbar, die darin im häufig dichten Unterwuchs versteckten kleinen *Macaranga*-Keimlinge stellen für die sie besiedelnden Ameisenköniginnen nochmals wesentlich stärker isolierte Kleinshabitate dar. Eine unserer zentralen Fragen war, ob diese insuläre Lage zufällige Besiedlung besonders fördert, indem die Pflanzen opportunistisch durch Ameisen (aus einem breiten Spektrum von in Frage kommenden Arten) genutzt werden, die die Ressource als erste entdecken, oder ob hier ebenfalls ganz spezielle Fähigkeiten bestimmter Ameisenarten die Besiedlung determinieren.

Die Suche nach solchen gaps haben wir hauptsächlich in Pason, Belum, Lambir (Tieflandwälder) sowie im Kinabalu National Park (Sabah, Bergwald) entlang von Transekten durch Primär- und Sekundärwaldgebiete durchgeführt. Ergänzende Studien konnten wir in einem Waldgebiet nahe Balikpapan in Kalimantan (Borneo) durchführen, hier waren jedoch nur noch winzige Primärwaldreste vorhanden, und wir arbeiteten meist in 10-25 Jahre altem, relativ gut regeneriertem Sekundärwald.

Die Zusammensetzung der Myrmekophytenflora in diesen Gebieten war sehr unterschiedlich, so daß es möglich sein sollte, eine eventuell vorhandene Habitatspezifität gut zu erkennen. Die Habitate sollten möglichst natürlich entstanden sein, da nur in diesen Fällen eine lückenhafte Verteilung der *Macaranga*-Arten gewährleistet ist. Sie können nämlich an sehr lichten Standorten (wie Kahlschläge und Straßenränder) extrem häufig werden, und die Distanzen zwischen den einzelnen Exemplaren wären dann zur Untersuchung der o.g. Fragestellung zu gering. Bisher haben wir 50 Standorte auswerten können, die die Bedingung erfüllten, daß Jungpflanzen verschiedener Arten syntop vorkamen. Unsere Ergebnisse zeigen eine sehr starke Wirtsspezifität auf: Nur an sieben Standorten kam unspezifische Besiedlung vor, d.h. an diesem Standort waren eine oder mehrere Arten nicht von ihrer „typischen“ sondern einer Ameisenart besiedelt, die ansonsten für eine andere *Macaranga*-Art an diesem Standort spezifisch war. Zweimal war der normalerweise gefundene Besiedler am Standort nicht vorhanden. Diese relativ seltenen Fälle von „Fehlbesiedlung“ scheinen meistens „korrigiert“ zu werden, da wir sie bisher selten in großen Bäumen gefunden haben, sondern hauptsächlich in Jungpflanzen. (Dies würde auf ein völlig deterministisches System deuten.) Maximal kamen in unseren Studiengebieten fünf verschiedene *Macaranga*-Arten auf kleinem Raum nebeneinander vor. Mehrfach fanden wir in einem gap direkt nebeneinander in bis zu vier verschiedenen *Macaranga*-Arten entsprechend auch bis zu vier der für sie spezifischen Ameisenarten, was auf sehr differenzierte Wirtsselektions- und effektive Findemechanismen der besiedelnden Königinnen schließen läßt. Auch in sehr insulären Lagen wurde die Spezifität der Assoziation fast immer aufrecht erhalten. Wir wissen allerdings noch wenig darüber, ob hier Konkurrenz die entscheidende Rolle spielt oder ob möglicherweise die wechselseitigen Spezialisierungen so stark sind, daß Fehlbesiedlungen nur selten zur Reproduktion der Ameisenkolonie führen.

Neben den ursprünglichen Standorten haben wir auch die Sekundärstandorte untersucht, in denen *Macaranga*-Pflanzen in viel größerer Abundanz und auch in anderen Artenkombinationen auftreten. Unsere bisherigen Daten - bislang hatten wir >1500 Pflanzen von 18 myrmekophytischen *Macaranga*-Arten aus ver-

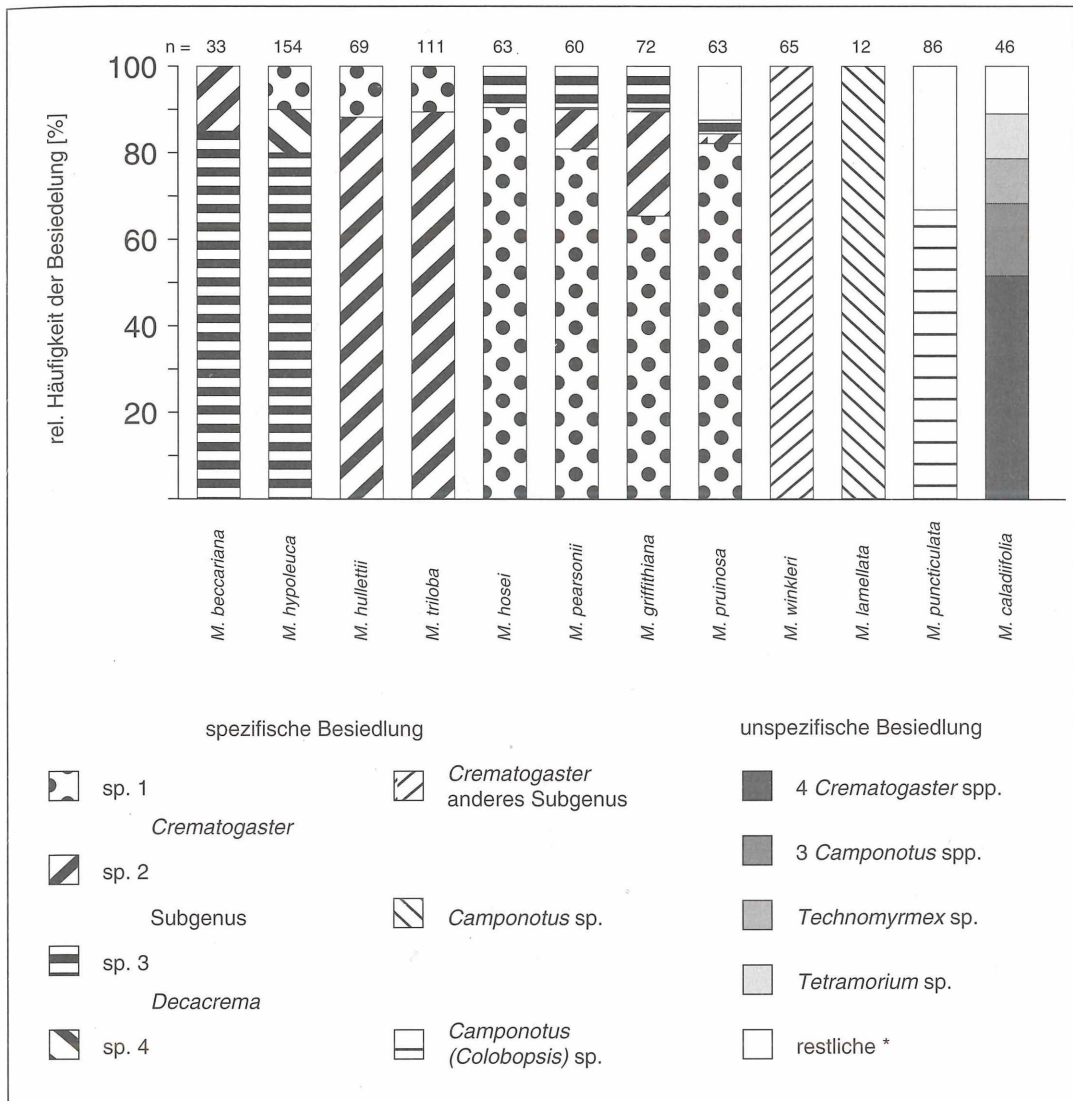


Abbildung 2. Ameisenbesiedlung verschiedener *Macaranga*-Arten. (Darstellung anhand des bisher ausgewerteten Materials.)  
 \* restliche Arten wurden aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht aufgeschlüsselt. *M. pruinosa*: 6 weitere Arten aus 4 Gattungen; *M. punctulata*: 35 Arten aus 14 Gattungen; *M. caladiifolia*: 7 Arten aus 5 Gattungen.

schiedenen geographischen Gebieten auf ihre Ameisenpartner überprüft - ließen generell auf eine recht hohe Spezifität des Beziehungsgefüges auch in anthropogen veränderten Habitaten schließen. Um diesen Datenumfang noch zu erweitern, haben wir zusätzliche qualitative und quantitative Aufsammlungen an Standorten verschiedener Höhenlage und unterschiedlicher anthropogener Störung durchgeführt: in verschiedenen Regionen der Halbinsel Malaysia

(Sumpf- bis Gebirgswald), auf Borneo (Sabah, Sarawak, Kalimantan), Sumatra, Java, Bali, Sulawesi und in Thailand. Die Daten zur Besiedlung sind noch nicht vollständig ausgewertet, was neben der großen Materialfülle hauptsächlich auf die taxonomischen Probleme zurückzuführen ist, die sich vor allem bei der Zuordnung der taxonomisch nicht revidierten und z.T. unbeschriebenen Arten der Gattung *Crematogaster* ergeben.

Unsere bisherigen Untersuchungen lassen vermuten, daß die meisten myrmekophytischen *Macaranga*-Arten zu hohem Prozentsatz mit einer spezifischen Ameisenart assoziiert sind (vergl. Abb. 2). Überwiegend handelt es sich um Arten der Gattung *Crematogaster* (meist Untergatt. *Decacrema*). *Macaranga*-Arten, die aufgrund von morphologischen Merkmalen bisher als vermutlich nah verwandt betrachtet werden, weisen anscheinend identische Ameisenspezies auf. Auf diesem Feld gibt es aber noch viele ungeklärte Fragen sowohl hinsichtlich der Pflanzen- als auch der Ameisentaxonomie, und für die Zukunft sind begleitende molekularbiologische Arbeiten geplant.

### Übergangsarten

Völlig ungeklärt waren die Besiedlungsverhältnisse bei den bisher als Übergangsarten bezeichneten Pflanzenspezies, die hinsichtlich ihres Besiedlungsgrads und ihrer morphologischen Charakteristika von den eindeutigen Myrmekophyten differieren: So besitzen z.B. einige Arten markerfüllte Internodien, die von den Ameisen ausgehöhlt werden müssen; z.T. sind die bei obligaten Myrmekophyten reduzierten EFN noch vorhanden, und die Lokalisation der Nahrungskörper ist wenig konzentriert. Auch sind weniger Individuen dieser Arten oder nur Teilbereiche von ihnen besiedelt, während „echte“ Myrmekophyten nach dem Jungpflanzenstadium praktisch immer vollständig bewohnt sind. Nach unserem bisherigen Wissensstand hatten wir z.B. *M. caladiifolia*, *M. puncticulata* und *M. pruinosa* in diese Kategorie eingeordnet (FIALA & MASCHWITZ 1991, 1992). Alle genannten Arten kommen an relativ nährstoffarmen Standorten vor, *M. puncticulata* und *M. pruinosa* syntop in den Sumpfwäldern Westmalaysias.

Bei den genaueren Untersuchungen stellten wir nun fest, daß sich diese Arten in ihrer Besiedlung stark unterscheiden.

*M. caladiifolia* und *M. puncticulata* haben hohle Domatien. Überraschenderweise öffnen sich die von *M. caladiifolia* durch Wachstumsprozesse der Pflanze von selbst: Es entstehen zunächst schlitzförmige, später ovale Öffnungen direkt unterhalb der Internodien. Bei der morphologisch sehr ähnlichen *M. puncticulata* - die von WHITMORE (1975) sogar mit *M. caladiifolia* synonymisiert wurde - ist dies hingegen nicht der Fall, die Eingangsöffnungen müssen bei dieser Art vielmehr von den Ameisen selbst gebissen werden. Beide Pflanzen verfügen im Gegensatz zu anderen myrmekophytischen *Macaranga*-Arten über kohlenhydrathaltige Flüssigkeiten sezernierende EFN an den Blatträndern. Futterkörperchen können bei beiden Arten über die gesamte Pflanzenoberfläche verteilt sein.

Eine ganz anderes Erscheinungsbild findet sich bei *M. pruinosa*. Sie ist markhaltig und muß von den Ameisen ausgehöhlt werden (Taf. 1b), bietet EFN nur auf ganz jungen, dann stets noch unbesiedelten Pflanzen

und produziert die Nährkörperchen hauptsächlich konzentriert an den Stipeln.

Lassen sich die Besiedlungsverhältnisse bei diesen Pflanzen mit diesen morphologischen Unterschieden korrelieren? Die markhaltige *M. pruinosa* ist in geringerem Maß besiedelt als viele der anderen obligaten *Macaranga*-Myrmekophyten (85% versus 92-98%; FIALA et al. 1991). In manchen Teilen Borneos und Sumatras wird sie überhaupt nicht von Ameisen kolonisiert. Ihre Besiedlung ist jedoch sehr spezifisch: 84% aller besiedelten Pflanzen waren von *Crematogaster* (*Decacrema*) sp. 1 bewohnt. In geringen Prozentsätzen (alle <4%) fanden wir sechs weitere Internodienbesiedler: die „unspezifisch“ nistende, arboreale Ameise *Tetraponera* sp., 2 weitere *Crematogaster*-Arten (nicht Subgenus *Decacrema*), 1 *Pheidole* sp. und 2 *Camponotus* (*Colobopsis*) spp. Außer der *Tetraponera* waren alle Besiedler durch bereits vorhandene Öffnungen in die Internodien gelangt.

Die syntop vorkommende *M. puncticulata* war ebenfalls hochspezifisch kolonisiert, allerdings von *Camponotus* (*Colobopsis*) sp. (nahe *saundersi*). Im Unterschied zu den Symbiosen fast aller anderen untersuchten myrmekophytischen *Macaranga*-Arten handelt es sich hier um ein Zweipartnersystem, der sonst übliche 3. Partner - trophobiotische Schildläuse - fehlt. Die hohlen Internodien dieser Art wurden außerdem von einer ganzen Reihe (36 Arten) opportunistischer Ameisenarten bewohnt, die alle durch bereits bestehende Öffnungen (zum großen Teil Verletzungsstellen an den Pflanzen) eingedrungen waren.

Obwohl die normale Besiedlung dieser beiden *Macaranga*-Arten in hohem Maß spezifisch zu sein scheint, bleibt jeweils eine ganze Reihe von Pflanzen gänzlich unbesiedelt bzw. nur teilweise besiedelt, so daß arborealen Ameisen, die opportunistisch verschiedenste Hohlräume zum Nisten nutzen können, mehr Möglichkeit geboten ist, diese Pflanzen zu bewohnen, als dies bei den meisten anderen *Macaranga*-Myrmekophyten der Fall ist.

Auf nochmals völlig andere Verhältnisse stießen wir bei *M. caladiifolia*. Bei den in Bako, Sarawak, untersuchten Pflanzen haben wir bisher keine spezifische Besiedlung feststellen können. Vielmehr wurden die Internodien mit den spontan entstandenen Öffnungen gänzlich unspezifisch von einer Reihe verschiedenster Ameisen besiedelt (14 Arten aus 8 Gattungen und 3 Unterfamilien), wobei aber nur eine Pflanze von zwei verschiedenen Arten bewohnt war. Meist handelte es sich um kleine Kolonien, die nur ein Internodium besetzten.

Auch *M. caladiifolia* wies nie Schildläuse im Innern auf, es handelt sich abweichend zu den *Macaranga*-*Crematogaster*-Assoziationen nur um ein Zweipartnersystem. Die *Crematogaster*-Arten in *Macaranga* waren immer mit trophobiotischen Schildläusen vergesellschaftet. Die beobachteten Schildläuse waren in





Tafel 1. a) *Polyrhachis* sp. an extrafloralen Nektarien von *Leea indica*.



Tafel 1. b) *Crematogaster*-Königin beim Aushöhlen eines Domatiums von *Macaranga pruinosa*.

der Regel spezifisch für *Macaranga* und zeigten eine unerwartet hohe Artenvielfalt: Bisher haben wir 18 verschiedenen Arten gefunden, die z.T. noch unbeschrieben sind. Hier bedarf es noch einer genauen Analyse, ob es sich um spezifische Bindungen zu den Ameisen-Pflanzen-Assoziationen handelt oder eher um Habitatspezifitäten.

Eine weitere Form einer Assoziation konnten wir bei *M. lamellata* in Sarawak entdecken. Diese Art wird ebenfalls spezifisch von einer *Camponotus*-Art (jedoch nicht aus der Untergattung *Colobopsis*) kolonisiert, und sie kommt syntop mit einer Reihe anderer *Macaranga*-Arten vor, die von den „typischen“ *Crematogaster*-Spezies besiedelt werden. Im Gegensatz zu der *Camponotus* (*Colobopsis*) auf *M. puncticulata* ist diese *Camponotus* auch wieder mit Schildläusen assoziiert. Hier vermuten wir, daß im Unterschied zu den sogenannten „Übergangsarten“ wie *M. pruinosa* (und der ähnlichen *M. hosei*) eine bereits voll spezialisierte myrmekophytische *Macaranga*-Art von einer Ameise aus einer ganz anderen systematischen Kategorie als Wirtspflanze übernommen worden ist.

Auch in diesem Fall zeigte sich wieder, daß die Spezifität der Ameisen-Pflanzen-Interaktion dann besonders ausgeprägt ist, wenn der Wohnraum aktiv erschlossen werden muß.

Völlig unklar ist vorerst die biologische Basis der Spezifität der Besiedlung - und zwar sowohl auf der Ebene der unmittelbaren wirkenden Mechanismen wie der zugrundeliegenden Ursachen. Es ist anzunehmen, daß chemischen Signalen entscheidende Bedeutung bei der Wirtsfindung zukommt. Nach wie vor völlig unbekannt ist, was die Ameisen daran hindert, andere als die von ihnen normalerweise bewohnten *Macaranga*-Arten zu besiedeln, bzw. was sie möglicherweise - beim Versuch der Besiedlung - den anderen auf die jeweiligen *Macaranga*-Arten spezialisierten Ameisenarten in der Konkurrenz unterlegen macht. Unklar ist auch, ob beide Partner in gleicher Weise von der exklusiven Bindung profitieren oder ob die Vorteile vor allem auf einer Seite liegen, von der dann auch der höhere Selektionsdruck auf die Beibehaltung dieser spezifischen Beziehung kommen dürfte. Wir haben inzwischen begonnen, diesen Fragen in Freiland- und Laborversuchen nachzugehen, z.B. durch Besiedlungsexperimente an nachgezogenen *Macaranga*-Arten, genetische Analysen der beteiligten Partner zur Aufklärung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse sowie durch chemische Analysen sekundärer Inhaltsstoffe und Nährstoffanalysen der Futterkörperchen.

## Fazit

*Macaranga* kann in vielfacher Weise als Analogon zu der neotropischen Baumgattung *Cecropia* betrachtet werden, in der ebenfalls zahlreiche Assoziationen mit Ameisen vorkommen. *Cecropia* weist ebenfalls über-

wiegend schnellwüchsige Pionierarten auf und besiedelt meist lichtreiche Sekundärhabitats. Auch bei *Cecropia* wird durch neueste Untersuchungen immer deutlicher, daß die Assoziationen mit Ameisen sehr vielfältig sind und eine Reihe verschiedener Ameisenarten und -gattungen einbeziehen. Dominierend sind jedoch Arten der Dolichoderine *Azteca*. Da in diese Gattung im Gegensatz zu *Crematogaster* inzwischen einiges taxonomische Licht gebracht wurde (LONGINO 1991), liegen bereits umfangreiche Daten zu Spezifität der Assoziationen und auch zu Standorteinnischungen vor. Es bestehen sehr viele Ähnlichkeiten zu den Ameisenassoziationen in *Macaranga*, doch es zeigen sich auch überraschende Differenzen zu diesem System. So ist z.B. anscheinend bei *Macaranga* bewohnenden Ameisen eine viel höhere Wirtsspezifität verwirklicht, während bei *Cecropia* Habitatspezifität eine große Rolle zu spielen scheint (HARADA & BENSON 1988, LONGINO 1989). Da die evolutive Geschichte symbiotischer Ameisen-Pflanzen-Systeme anscheinend weitgehend unabhängig in den biogeographischen Regionen verlaufen ist (DAVIDSON & MCKEY 1993), können Vergleiche zwischen den Kontinenten generelle Einsichten in die evolutionäre Dynamik solcher Systeme liefern.

## Danksagung

Die Arbeiten werden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Schwerpunktprogramms „Mechanismen der Aufrechterhaltung tropischer Diversität“ gefördert. Finanzielle Unterstützung verdanken wir auch der Stiftung Volkswagenwerk. Der University of Malaya (Kuala Lumpur) und dem Forest Research Institute Malaysia (Kempang) gebührt Dank für die Nutzung ihrer Einrichtungen und für vielfältige Hilfe. Unser besonderer Dank gilt Dr. L.G. SAW, Dr. AZARAE HJ. IDRIS, Dr. S. APPANAH und Dr. W. KILLMANN. Forschungsgenehmigung erhielten wir freundlicherweise von der Economic Planning Unit, Prime Minister's Department. W. FEDERLE, H. HECKROTH und A. MOOG danken wir für ihre ausgezeichnete Mitarbeit in einzelnen Studien. K. ROŚCISZEWSKI, Dr. J. LONGINO und Dr. P. GULLAN unterstützten uns bei der Bestimmung des Ameisen- bzw. Coccidenmaterials.

## 5. Literatur

- BECCERA, J. X. I. & VENABLE, D. L. (1989): Extrafloral nectaries: a defense against ant-Homoptera mutualisms? – *Oikos*, **55** (2): 276-280.
- DAVIDSON, D. W. & MCKEY, D. (1993): The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. – *J. Hym. Res.*, **2**: 13-83.
- FIALA, B. (1990): Extrafloral nectaries versus ant-Homoptera mutualisms: a comment on BECCERA and VENABLE. – *Oikos*, **59**: 281-282.
- FIALA, B., GRUNSKY, H., MASCHWITZ, U. & LINSENMAYER, K. E. (1994): Diversity of ant-plant interactions: Protective efficacy in *Macaranga* species with different degrees of ant-association. – *Oecologia*, **97**: 186-192.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1991): Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. – *Biol. J. Linn. Soc.*, **44**: 287-305.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1992a): Domatia as most important preadaptations in the evolution of myrmecophytes in a paleotropical tree genus. – *Plant Syst. Evol.*, **180**: 53-64.
- FIALA, B. & MASCHWITZ, U. (1992b): Food bodies in the genus *Macaranga* and their significance for the evolution of myrmecophytism. – *Bot. J. Linn. Soc.*, **110**: 61-75.
- FIALA, B., MASCHWITZ, U. & THO, Y. P. (1991): The association between *Macaranga* and ants in South East Asia. – In: HUXLEY, C. & CUTLER, D. F. (Eds.): *Interactions between ants and plants*: 263-270; Oxford (Oxford University Press).
- HARADA, A. Y. & BENSON, W. W. (1988): Espécies de *Azteca* (Hymenoptera, Formicidae) especializadas em *Cecropia* spp. (Moraceae): distribuição geográfica e considerações ecológicas. – *Revta bras. Ent.*, **32** (3/4): 423-435.
- KOCHUMMEN, K. M., LAFRANKIE, J. V., MANOKARAN, N. (1990): Floristic composition of Pasoh Forest Reserve, a lowland rain forest in Peninsular Malaysia. – *J. Trop. For. Sci.*, **3**: 1-13.
- KOPTUR, S. (1992): Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. – In: BERNAYS, E. (Ed.): *Insect-plant interactions*, Vol. IV: 82-129; Boca Raton (CRC Press).
- LONGINO, J. T. (1989): Geographic variation and community structure in ant-plant mutualism: *Azteca* and *Cecropia* in Costa Rica. – *Biotropica*, **21**: 126-132.
- LONGINO, J. T. (1991): Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting *Azteca* ants. – *J. Nat. Hist.*, **25**: 1571-1602.
- MASCHWITZ, U. (1992): Symbiose als Erfolgsstrategie tropischer Ameisen. – *Natur und Museum*, **122** (7): 223-234.
- MASCHWITZ, U., FIALA, B. & LINSENMAYER, K. E. (1992): A new ant-tree from SE Asia: *Zanthoxylum myriacanthum* (Rutaceae), the Thorny Ivy-Rue. – *Malay. Nat. J.*, **46**: 101-109.
- MASCHWITZ, U., FIALA, B. & LINSENMAYER, K. E. (im Druck a): *Clerodendrum fistulosum* BECCARI (Verbenaceae), an unspecific myrmecophyte from Borneo with spontaneously opening domatia. – *Blumea* (Leiden).
- MASCHWITZ, U., FIALA, B., MOOG, J. & SAW, L. G. (1991): Two new myrmecophytic associations from the Malay Peninsula: ants of the genus *Cladomyrma* as partners of *Saraca thaipingensis* and *Crypteronia griffithii*. 1. Colony foundation and acquisition of trophobionts. – *Insect. Soc.*, **38** (1): 27-35.
- MASCHWITZ, U., FIALA, B., SAW, L. G., NORMA-RASHID, Y. & AZARAE HJ. IDRIS (im Druck b): *Ficus obscura* BL. var. *borneensis* (MIQ.) CORNER, a new specific ant-plant from Malaysia. – *Malay. Nat. J.*
- OLIVEIRA, P. S. & BRANDÃO, C. R. F. (1991): The ant-community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. – In: HUXLEY, C. & CUTLER, D. F. (Eds.): *Interactions between ants and plants*: 198-212; Oxford (Oxford University Press).
- OLIVEIRA, P. S. & OLIVEIRA-FILHO, A. T. (1991): Distribution of extrafloral nectaries in the woody flora of tropical communities in Western Brazil. – In: PRICE, P. W. et al. (Eds.): *Plant-animal-interactions*: 145-163; New York (Wiley & Sons).
- SCHUPP, E. W. & FEENER, D. H. (1991): Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian forest. – In: HUXLEY, C. R. & CUTLER, D. F. (Eds.): *Ant-plant interactions*: 175-19; Oxford (Oxford University Press).
- WHITMORE, T. C. (1973): *Tree flora of Malaya*. Vol. II. – 444 S.; Kuala Lumpur (Longman).
- WHITMORE, T. C. (1975): *Macaranga*. – In: AIRY-SHAW, H. K. (Ed.): *The Euphorbiaceae of Borneo*. – *Kew Bull. Add. Ser.*, **4**: 140-159.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Andrias](#)

Jahr/Year: 1994

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Fiala Brigitte, Linsenmair Karl Eduard, Maschwitz Ulrich

Artikel/Article: [Diversität von Interaktionen zwischen Ameisen und Pflanzen im südostasiatischen Regenwald 169-178](#)