

## Diversität und Ökologie von Ameisen in neotropischen Regenwäldern (Hymenoptera, Formicidae)

### Diversity and Ecology of Ants in Neotropical Rain Forests (Hymenoptera, Formicidae)

MANFRED VERHAAGH

**Zusammenfassung:** Ameisen gehören zu den häufigsten und auffälligsten Gliedertieren in den Tropen, besonders in den tropischen Regenwäldern. Ihre hohe Individuenzahl und Biomasse geht mit einem entsprechend bedeutenden Stoffumsatz im Ökosystem einher. Zudem weisen sie eine Fülle von Interaktionen mit anderen Organismen auf. Sie dienen zahlreichen Tieren als Nahrung, sind aber als Prädatoren und Aasfresser auch Konsumenten praktisch aller terrestrischen Tiere. Viele Arten beschützen an Pflanzen saugende Insekten (Hemiptera), von deren Ausscheidungen sie sich ernähren (Trophobie). Zahlreiche Gliedertiere und sogar Wirbeltiere finden Unterschlupf und Nahrung in ihren Nestern. Sie nisten in Pflanzen und gehen zum Teil obligate Symbiosen mit ihnen ein. Manche Arten verbreiten die Samen von Pflanzen, andere treten als Samenfresser auf. Blattschneiderameisen (Attini) gehören in der Neotropis zu den wichtigsten Herbivoren mit einer Konsumption von 12-17 % der Blattproduktion tropischer Wälder. Auf den geernteten Blättern züchten sie Pilze, die ihre Hauptnahrungsquelle sind. Durch den Einsatz zahlreicher Sammelmethode lassen sich in neotropischen Regenwaldgebieten auf nur wenigen Quadratkilometern Fläche mindestens 400-500 Arten nachweisen. Dabei sind alle Kompartimente eines tropischen Regenwaldes, sei es das Innere des Bodens, die Streu, jegliche Form von Totholz oder die verschiedenen Vegetationsstrata bis hin zu den Ästen der Baumkronen und den Epiphyten, mit jeweils 100-200 dort anzutreffenden Arten sehr artenreich. Der Anteil der Ameisen bei Pestizidbenutzungen von Baumkronen in verschiedenen Gebieten der Tropen erreicht bis zu 94 % der Individuen und 86 % der Biomasse der insgesamt gesammelten Tiere. Die bislang höchste auf einem einzigen Baum nachgewiesene Artenzahl betrug 82. Einige dominante Arten, die aufgrund ihrer Häufigkeit, Volksstärke und Verhaltensweisen in der Lage sind, Honigtauquellen in den Kronen der Bäume zu monopolisieren und ihre Territorien zu verteidigen, können so genannte Ameisenmosaiken im Kronenraum bilden. Das Vorhandensein von Pflanzensaugern macht dabei den Aufbau der volksstarken Nester erst möglich. Aufgrund ihrer Abundanz und zumindest teilweisen räuberischen Lebensweise beeinflussen Ameisen in den Kronen auch die Häufigkeit und Zusammensetzung der übrigen Arthropodenfauna. Diesbezüglich bisher am besten untersucht ist der Einfluss von Ameisen auf herbivore Insekten bei Myrmecophyten und solchen Pflanzen, die Ameisen mit extrafloralen Nektarien anlocken. Die Fauna der Streu setzt sich überwiegend aus räuberischen Arten zusammen, die häufig hochspezialisiert sind und zum Beispiel Collembolen, Asseln oder Diplopoden jagen oder Eier anderer Arthropoden fressen. Von zahlreichen Arten und zum Teil ganzen Gattungen sind die Lebensweisen bislang praktisch unbekannt. Regelmäßiger Bestandteil der Streu neotropischer Wälder sind auch kleine Attini, die keine Blätter schneiden, sondern Bestandteile der Streu sammeln, um auf ihnen ihre Pilze zu züchten. Echte hypogäische Arten (z.B. aus den Gattungen *Acropyga*, *Centromyrmex*, *Oligomyrmex*, *Carebara*, *Cheliomyrmex* oder *Asphinctanilloides*) sind meist vollkommen blind oder haben stark reduzierte Augen. Die hypogäische Ameisenfauna der Neotropis muss bislang noch als weitgehend unerforscht gelten, obwohl sie mengenmäßig der Streufauna wahrscheinlich nicht nachsteht. Exakte Werte für die Abundanz, besonders aber für die Biomasse von

Bodenameisen in tropischen Regenwäldern sind noch rar. Die bisher publizierten Daten geben in Abhängigkeit von der Probengröße einen Abundanzanteil der Ameisen an der Bodenmakrofauna von 27-70 % an; unter Berücksichtigung der Bodenmesofauna beträgt er etwa 25 %. In absoluten Zahlen sind dies mindestens 13 Millionen Individuen pro Hektar. Generell bleibt allerdings zu bedenken, dass in allen bisherigen Ansätzen der Abundanz- und Biomasseerhebung von Bodenameisen nur ein Teil der Population erfasst wird; der größere Teil befindet sich unzugänglich in den unterirdischen Nestern. Ameisen spielen in den Regenwaldgebieten auch eine bedeutende Rolle als 'soil and ecosystem engineers', das heißt, sie sind ganz wesentlich an der Gestaltung des Lebensraums „Boden“ beteiligt. Sie verändern die Porosität, Textur und Dichte des Bodens und tragen zu seiner Verlagerung bei. Sie sind an der Erzeugung von Ton-Humus-Komplexen beteiligt, verändern die Mikrostruktur des Bodens und reichern organische Substanzen und wichtige Pflanzennährstoffe in ihren Nestern an. Dies führt auch zu einer höheren mikrobiellen Aktivität gegenüber dem umgebenden Boden. Hinsichtlich des Nährstoffeintrags in den Boden sind insbesondere Pilze züchtende Ameisen (Attini) und solche Arten wichtig, die zwar im Boden nisten, aber in der Vegetation nach Nahrung suchen. Wichtige Habitatvariablen, die die lokale und regionale Diversität einer Ameisenfauna in neotropischen Regenwäldern mitbestimmen und aufrechterhalten, sind Höhenlage, Überflutungen des Bodens, Strukturvielfalt des Habitats, Vielfalt der Vegetation, Nistgelegenheiten, Nektarquellen und das Vorhandensein von Wanderameisen. Die Ameisenfaunen von neotropischen Wäldern und benachbarten offenen Habitaten unterscheiden sich fundamental. Im schlimmsten Fall zerstört das Feuer einer Brandrodung die gesamte arboricole Fauna und die der Streuschicht. Die besten Überlebenschancen haben Arten, die tief im Boden nisten, sowie Nester, die sich in dicken morschen Baumstämmen befinden und die das Feuer weitgehend unbeschädigt lässt. Die Zusammensetzung der Ameisenfauna in einer etablierten Landwirtschaftsfläche hängt für die arboricole Arten in erster Linie von der Verfügbarkeit von Nestplätzen, also von Bäumen und Epiphyten ab. Sind solche vorhanden, können in den Flächen zahlreiche Arten überleben, da sie aus dem Kronenraum ein heißeres und trockeneres Mikroklima gewohnt sind. Geeignete Nistplätze sind auch für die Zusammensetzung der terrestrischen Fauna entscheidend, insbesondere die Menge an Totholz und das Vorhandensein einer Streuschicht. Entsprechend der Spannweite landwirtschaftlicher Flächen in den Tropen – von Baumplantagen über Agroforstsysteme und Bananenhaine bis hin zu Maniokfeldern, Maisäckern und Viehweiden – unterscheiden sich die Flächen diesbezüglich, aber auch mikroklimatisch sehr. Generell ist die lange Liste von Nahrungs- und Nistspezialisten des Primärwaldes, insbesondere in den offenen Habitaten, stark reduziert oder ganz verschwunden. Am artenärmsten sind lang etablierte, stark beweidete Viehweiden ohne Totholz. Hier sind einige wenige Ameisenarten teilweise hochabundant, zum Beispiel die Feuerameisen der *Solenopsis geminata*-Gruppe. Einige dieser Arten haben das Potential, sich durch menschlichen Verkehr und Handel weit in den Tropen zu verbreiten (invasive Arten). Am meisten Ähnlichkeit in der Zusammensetzung der Ameisenfauna mit den Primärwäldern haben ältere, traditionelle Kakao- und Kaffeeplantagen und andere Polykulturflächen mit großen Bäumen als Schattenspender.

**Schlüsselwörter:** Formicidae, Artenvielfalt, Regenwald, Bodenfauna, ökologische Bedeutung

**Summary:** Ants are among the most frequent and apparent arthropods in the tropics, especially in tropical rain forests. Their high abundance and biomass go along with an important turnover of nutrients and energy in the ecosystem. In addition, they form part of many interactions with other organisms. They serve as prey for many animals, and prey themselves on many terrestrial animals or are carrion feeders. Many species consume the sweet faeces of plant sucking insects (Hemiptera) and protect them against enemies. Numerous arthropods and even vertebrates live in their nests and find something to eat there. Many ants nest in plants and sometimes they are part of obligate symbioses with specialized myrmecophytes. Some species disperse seeds, others act as seed predators. Leaf cutting ants (Attini) belong to the most important herbivores in the neotropics, consuming 12 to 17 % of the total leaf production in tropical forests. They grow

fungi on the harvested leaves which they use as main source of food. Applying different sampling methods, as many as 400-500 ant species can be found on a few square kilometres of neotropical rain forest area. All compartments of the forest – soil, litter, rotting wood, vegetation strata, branches of the canopy, epiphytes – are harbouring 100-200 species each. Ants reach up to 94 % of the individuals and 86 % of the biomass of all animals in fogging samples of tree crowns in different parts of the tropics. The highest number of ant species on a single tree was 82 so far. Some dominant species are able to monopolize honey dew sources in the canopy due to their frequency, population numbers and behaviour. They defend their territories and form so-called ant mosaics in the trees. The presence of hemipterans is often the prerequisite for such high population numbers. Due to their abundance and the partly predaceous life-style, ants also influence the abundance and composition of the other arthropod fauna. This aspect has been investigated so far mostly regarding the relationships between herbivorous insects, ants and mymecophytes as well as plants that attract ants by extrafloral nectaries. The ant fauna of the litter in tropical rain forests is dominated by predacious species. These species are often highly specialized (e.g. predators of Collembola, Isopoda, Diplopoda, and of arthropod eggs etc.). However, the natural history of many species and even genera is not known. Small attines that do not cut leaves but collect small parts of debris to grow their fungi commonly live in the litter. True hypogaecic species (like those of the genera *Acropyga*, *Centromyrmex*, *Oligomyrmex*, *Carebara*, *Cheliomyrmex* or *Aspbinctanilloides*) are completely blind or have strongly reduced eyes. This part of the ant fauna is still mostly unknown, although their abundance might be as high as that of the litter. Published values of abundance and biomass of soil ants in tropical rain forests reach 27 to 70 % of the whole soil macrofauna depending on size of the samples and 25 % when the soil mesofauna is included. In absolute numbers this means at least 13 million ant individuals per hectare. Generally, all investigations conducted so far missed to include the high number of individuals that spend most of their lifetime in nests deep in the ground. Ants play an important role as 'soil and ecosystem engineers' in tropical rain forests, they are very important for the formation of the soil environment, for example, they affect porosity, texture, density and movement of the soil. They partly form clay-humus-complexes, alter the microstructure of the soil and accumulate organic material and plant nutrients inside their nests. Their activities enhance microbial activity in the nests compared to the surrounding soil. Regarding the nutrient input, ants that grow fungi (Attini) and species that forage in the vegetation but nest in the soil are the most important. Crucial factors for the local and regional diversity of ants are: altitude of the forests, soil inundations, structural diversity of the habitat, diversity of the vegetation, nest sites, nectar sources, and the presence of army ants. Ant faunas of neotropical forests and neighbouring open habitats differ fundamentally. In the worst case, slash and burn cultivation completely destroys the arboreal and the litter fauna. Species that nest deeply in the soil or in thick rotten wood have the best chance to survive. The composition of the arboricolous ant fauna in an established agriculture system depends much on the availability of nest sites (trees, epiphytes, woody litter, and litter). If present, they may survive herein, as they are adapted to a hot and dry climate found in the canopy. Suitable nesting sites such as woody litter or litter are crucial also for the composition of the terrestrial fauna. According to the large spectrum of different agricultural systems in the tropics, ranging from tree plantations and agroforestry systems to banana, cassava or maize fields and pastures, these anthropogenic habitats are very different in this aspect and microclimate. Generally, the long list of specialized predators and nest site specialists of the primary forest is strongly reduced, especially in completely open habitats. Old pastures without trees and dead wood have the lowest numbers of ant species. In these habitats some species like the fire ants of the *Solenopsis geminata* group are highly abundant. Some of them have the potential to be spread all over the tropics by human activity (invasive species). Old traditional cacao and coffee plantations as well as polycultures with high and shady trees exhibit the highest similarity in their ant fauna with primary forests.

**Keywords:** Formicidae, species richness, tropical rain forest, soil fauna, ecological importance

## 1. Einleitung

Ameisen gehören zu den häufigsten und auffälligsten Gliedertieren in den Tropen, besonders in den tropischen Regenwäldern (siehe Abb. 1 und 2). Bereits beim deutschen Naturforscher EDUARD FRIEDRICH POEPPIG (1798-1868), der wie sein Zeitgenosse ALEXANDER VON HUMBOLDT (1769-1859) jahrelang die Wälder Südamerikas bereiste, kann man nachlesen: „Von der Größe eines Zolles bis zu einer halben Linie, von allen Färbungen zwischen Gelb und Schwarz, von der verschiedenartigsten Thätigkeit und allerlei Wohnorten, von den abweichendsten Sitten, würden die Ameisen dieser Gegend allein die ganze Aufmerksamkeit eines rüstigen Entomologen mehrere Jahre beschäftigen können.“ (POEPPIG 1836: 204). So wird man in den tropischen Regenwäldern keinen Quadratmeter ohne Ameisen finden (BECK 1971; FITTKAU & KLINGE 1973; HÖLLDOBLER & WILSON 1990), und auch auf den Bäumen sind sie die dominierende Tiergruppe, die bis zu 94 % der gesammelten Individuen stellen, wenn man die Bäume mit Pestiziden benebelt (MAJER 1990; TOBIN 1995; STORK et al. 1997; DAVIDSON et al. 2003). Ihr evolutiver Erfolg und ihre große ökologische Bedeutung hängen eng mit ihrer sozialen Lebensweise zusammen, da das Volk als Ganzes in Zeit und Raum flexibler auf Umweltveränderungen reagieren kann und weniger gefährdet ist als ein Einzelorganismus (WILSON 1987a). Deshalb sind Ameisen auch in sehr dynamischen, von ständigen Störungen betroffenen Habitaten häufig die dominanten Arthropoden (ANDERSEN & McKAIGE 1987; ANDERSEN 1991; MAJER 1996).

Unter den Ameisen gibt es zahlreiche ausgesprochene Spezialisten, sei es im Habitatanspruch, in der Ernährung, in der Wahl der Nistpflanze oder der Form der Nestgründung (HÖLLDOBLER & WILSON 1990; JOHNSON 1992; DAVIDSON & McKEY 1993). Die Mehrzahl der Arten fällt in eine oder mehrere

dieser Kategorien. Dementsprechend sind Ameisen genauso wie andere Organismen von der globalen Biodiversitätskrise betroffen, die ungebremst, ja in vielen Gegenden heute schneller denn je voranschreitet (GROOMBRIDGE 1992; WILSON 1992; MYERS et al. 2000). Besonders starke Veränderungen der ökologischen Bedingungen finden in den letzten Jahrzehnten durch das starke Bevölkerungswachstum und zerstörerische Ausbeuten natürlicher Ressourcen in den Tropen mit ihren hochdiversen, artenreichen Ökosystemen statt, in denen sich die 'hot spots' der terrestrischen Biodiversität befinden (MYERS et al. 2000). Gleichzeitig ist der Kenntnisstand über Zahl und Art der Organismen, geschweige denn über die Art ihrer Beziehungen untereinander und zu ihrem Habitat als Ganzem, in den meisten dieser bedrohten Ökosysteme sehr lückenhaft, wie die intensive Diskussion seit Beginn der 80er Jahre des 20. Jahrhunderts verdeutlicht hat (ERWIN 1982, 1991; MAY 1988; STORK 1988; ADIS 1990; GASTON 1991, 1996; WILSON 1992; HEYWOOD 1995).

Ameisen als Zielgruppe von Diversitätsstudien in den Tropen auszuwählen, bietet sich nicht nur wegen ihrer Artenzahlen an, obwohl es bedeutend artenreichere Gruppen von Arthropoden gibt. Ihre hohe Individuenzahl und Biomasse geht mit einem entsprechend bedeutenden Stoffumsatz im Ökosystem einher; zudem weisen sie eine Fülle von Interaktionen mit anderen Organismen auf (HÖLLDOBLER & WILSON 1990; AGOSTI et al. 2000). So dienen sie aufgrund ihrer Häufigkeit zahlreichen Tieren als Nahrung (BEST & HARADA 1985; HUTTERER et al. 1995; DELABIE 1999), sind als Prädatoren und Aasfresser, aber auch Konsumenten praktisch aller terrestrischen Tiere (RETTENMEYER et al. 1983; VIEIRA & HÖFER 1994). Sie ernähren sich trophobiontisch von den Ausscheidungen an Pflanzen saugender Insekten (Hemiptera wie Zikaden, Schild- und Blattläuse) (WAY 1963; BUCKLEY 1987) und beschützen sie im Ge-

genzug. Zahlreiche Gliedertiere und sogar Wirbeltiere finden Unterschlupf und Nahrung in ihren Nestern oder werden sogar aktiv von ihnen dorthin gebracht (SCHLÜTER & REGÖS 1981; HÖLDOBLER & WILSON 1990; FOLGARAIT 1998). Sie nisten in Pflanzen und gehen zum Teil obligate, wechselseitige Symbiosen mit ihnen ein (DAVIDSON & McKEY 1993). Manche Arten verbreiten die Samen zahlreicher Pflanzen, andere treten als Samenfresser auf (BEATTIE 1985; HUXLEY & CUTLER 1991; FELDMANN et al. 2000). Blattschneiderameisen (Attini) gehören in der Neotropis zu den wichtigsten Herbivoren (CHERRETT 1986; WIRTH et al. 2003) und züchten Pilze als ihre Hauptnahrungsquelle, die sie gleichzeitig im Verein mit Streptomyzeten gegen Fremdpilze schützen (CURRIE et al. 1999).

Der folgende Beitrag will Beispiele zur Diversität der Ameisen in neotropischen Regenwäldern liefern und Einblick in das komplexe ökologische Beziehungsgeflecht geben, in das Ameisen in tropischen Ökosystemen vom Innern des Bodens und der Streu bis zu den höchsten Baumwipfeln des Kronendaches eingebunden sind. Dadurch wird die überragende qualitative und quantitative ökologische Bedeutung deutlich, die diese Arthropoden in den tropischen Regenwäldern haben.

Die Beispiele zeigen außerdem das Spektrum der Forschungsaktivitäten am Karlsruher Naturkundemuseum über südamerikanische Ameisen in den letzten 20 Jahren sowie aktuelle Forschungstrends in der Ameisenkunde auf.

Im Einzelnen werde ich auf folgende Aspekte eingehen:

1. Aufnahme und Abschätzung des Artenreichtums und der Diversität von Ameisen in den artenreichsten neotropischen Ökosystemen überhaupt (amazonischer Regenwald und brasilianischer Küstenregenwald): Mit bis zu wie vielen sympatrischen Ameisenarten muss in artenreichen neotropischen Ökosystemen oder in einzelnen ihrer Kompartimente gerechnet werden? Wie lässt sich der Artenreichtum

ohne jahrelange Inventurprogramme wissenschaftlich verlässlich abschätzen?

2. Zusammensetzung und quantitative Struktur von Ameisenartengemeinschaften am und im Boden sowie im Kronenbereich: Aus welchen taxonomischen und ökologischen Gruppen setzen sich Ameisengemeinschaften in neotropischen Waldökosystemen zusammen? Wie sieht ihre Dominanzstruktur aus?
3. Welche Rolle spielen abiotische, insbesondere aber biotische Faktoren wie Pflanzen und andere Tiere bei der Zusammensetzung einer lokalen Ameisenfauna? Hierbei geht es um die Beschreibung und Analyse von Art und Umfang der Beziehungen von Ameisen zu Pflanzen als Nestplatz und Nahrungslieferant (Myrmekophyten) sowie als Partner von Pflanzensaugern (Hemiptera) in Baumkronen.
4. Ameisen als Bodenorganismen: Welche quantitative und qualitative Bedeutung haben Ameisen im Boden und in der Streu neotropischer Wald- und Agروفorstökosysteme?
5. Wie verändert sich die Zusammensetzung einer Ameisenfauna qualitativ und quantitativ, wenn der neotropische Primärregenwald brandgerodet und in Agrar- oder Weideflächen verwandelt wird? Von welchen Faktoren hängt das Überleben der Waldfauna im neuen Lebensraum ab?

## 2. Untersuchungsorte

Die Felduntersuchungen zu den eigenen Arbeiten, die in diesen Beitrag eingeflossen sind, wurden seit 1983 an einer Reihe von Orten in verschiedenen Ländern Südamerikas von mir selbst und/oder Mitarbeitern durchgeführt:

Peru: 'Estación Biológica Panguana' (9°37'S, 74°56'W, 220-260 m) am Rio Yuyapichis, Huánuco (KOEPCKE 1987; VERHAAGH 1989); Peru: 'Estación Biológica Quebrada Blanco' (4°21'S, 73°09'W), Loreto (HEYMANN et al. 1998);

Bolivien: 'Estación Biológica del Beni' (14°30'S, 66°38'W, 190 m), Beni (ESTACIÓN BIOLÓGICA DEL BENI 1997; HERRERA-MAC-BRYDE et al. 2000);

Venezuela: Surumoni-Kran-Projekt am Rio Surumoni (3°10'N, 65°40'W, 105 m), Amazonas (MORAWETZ 1998; ANHUF & WINKLER 1999);

Brasilien: SHIFT-Projekt, Embrapa-Cpaa, Manaus (2°53'S, 59°59'W, 20 m), Amazonas; Brasilien: Araukarienwald-Projekt, Pró-Mata (29°29'S, 50°13'W, 600-1000 m), Rio Grande do Sul (BERTOLETTI & TEIXEIRA 1995; ENGELS 2003);

Brasilien: 40 km nordwestlich Lajeado (29°10'S, 52°20'W, 300-400 m), Rio Grande do Sul.

### 3. Methoden

Die Myrmekologengemeinschaft bemüht sich in den letzten Jahren um eine Vereinheitlichung der Methoden zur besseren Vergleichbarkeit der Ergebnisse (AGOSTI et al. 2000). Zum Fang tropischer Ameisen werden inzwischen folgende Methoden eingesetzt: Direktfang mit Pinzette und Exhaustor (am Boden und in der niedrigen Vegetation; in der Kronenregion nach Besteigen hoher Bäume mit Hilfe alpiner Klettertechniken oder unter Einsatz von Baukränen und anderen technischen Hilfsmitteln), Streifnetze, Ausbringen von Ködern (Dosenfisch, Kekse, Palmöl), Barberfallen (mit und ohne Köder), Austreiben von Boden- und Streuart in Berlesetrichtern und Winklersäcken, Baumstammeklektoren, Insektizidbenetzung von Bäumen (LAMAN 1995; TER STEEGE 1998; BESTELMEYER et al. 2000a; ADIS 2002; PORTER 2005).

### 4. Taxonomie

Grundlage aller Arbeiten zur Biodiversität und Ökologie von Arten ist natürlich die Bestimmbarkeit der Objekte. Diese ist für neotropische Ameisen vergleichsweise gut, wenn man Ameisen mit anderen Gruppen

von tropischen Arthropoden vergleicht. Auch im Vergleich der drei großen tropischen Regionen auf der Erde – Südamerika, Afrika und Südostasien – findet man für die Bestimmung der neotropischen Ameisenfauna, die weit über 2000 bekannte Arten umfasst (KEMPF 1972; BRANDÃO 1991; BOLTON 1995a), die besten Voraussetzungen. Verglichen mit dem Kenntnisstand vor 20-30 Jahren sind die Fortschritte durch die Publikation von Bestimmungsschlüsseln, neuen Katalogen und Zusammenfassungen über die Biologie einzelner Arten in den letzten Jahren enorm (BARONI URBANI 1984; MACKAY & VINSON 1989; HÖLLDOBLER & WILSON 1990; JAFFÉ 1993; BOLTON 1994, 1995b; WARD et al. 1996; FERNÁNDEZ 2003).

Dank der Arbeiten einer ganzen Reihe von Taxonomen, auch aus den lateinamerikanischen Ländern selbst, lassen sich heute in jeder Diversitätsstudie im tropischen Südamerika alle Gattungen meist sicher bestimmen und je nach Untersuchungsgebiet und betriebenem Arbeitsaufwand zwischen 40 und 50 % der Arten, darunter inzwischen auch die Mehrzahl der Arten so umfangreicher Gattungen wie *Pheidole* (WILSON 2003) (Abb. 2e), *Cephalotes* (ANDRADE & BARONI URBANI 1999) (Abb. 2a), die Dacetinen-Gattungen *Strumigenys* und *Pyramica* (BOLTON 2000) oder *Pseudomyrmex* (WARD 1989, 1993, 1999).

Eine große Hilfe erfährt die Ameisentaxonomie derzeit auch durch den Aufbau von informativen Internetseiten, auf denen zum Beispiel aktuelle Artenkataloge, taxonomische Literatur als Zitat oder im Volltext einzusehen (<http://antbase.org>) oder hoch auflösende, tiefenscharfe Bilder mit Bestimmungshilfen und Zusammenfassungen der Ökologie zu finden sind (z.B. [www.antweb.org](http://www.antweb.org) oder <http://www.evergreen.edu/ants/>). Eine kommentierte Übersicht zu wichtigen Ameisenseiten im Internet geben BARONI URBANI & ANDRADE (2003) und KLINGENBERG & VERHAAGH (im Druck). Zu diesem Angebot trägt derzeit auch unsere Arbeitsgruppe am Naturkundemuseum Karlsruhe im Rah-

men des Programms 'Global Biodiversity Information Facility' (GBIF) bei, durch die Aufnahme und photographische Dokumentation aller primären Ameisentypen, die sich in deutschen Sammlungen befinden (VERHAAGH & KLINGENBERG 2004). Diese werden ab 2006 im Internet über die Datenbank „Systax“ im Internet recherchierbar sein ([www.uni-ulm.de/biologie/systax](http://www.uni-ulm.de/biologie/systax); [www.gbif.org](http://www.gbif.org)). Ähnliche Projekte anderer myrmekologischer Arbeitsgruppen werden in Zukunft die zeit- und kostenaufwändigen Besuche in den bedeutenden Ameisensammlungen der Welt deutlich reduzieren, zum Beispiel der Naturhistorischen Museen von Basel, Boston (Harvard University), Genf, Genua, London, São Paulo oder Washington.

## 5. Artenreichtum

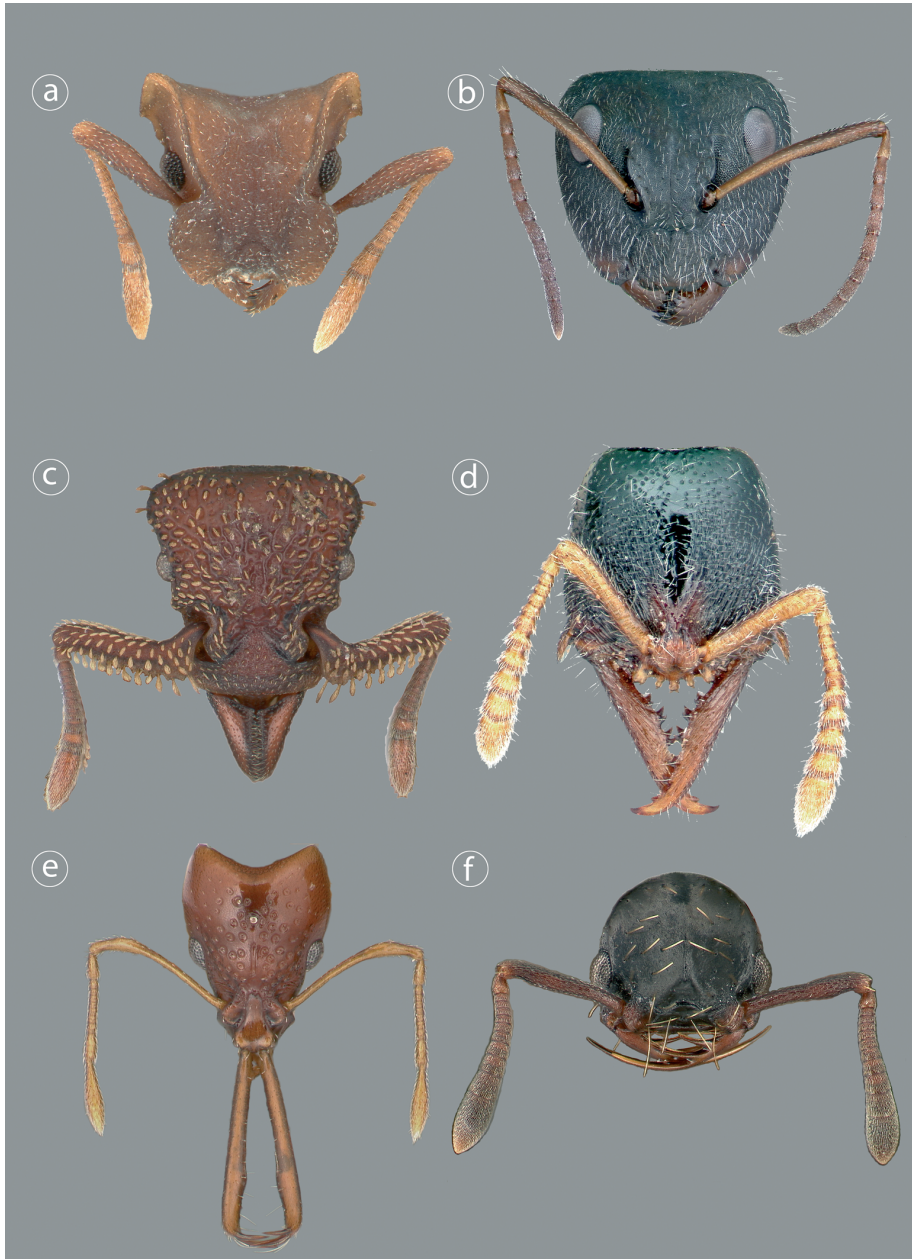
Die Erfassung der Ameisenfauna von Panama war die erste umfangreiche Inventur einer tropischen Tieflandregenwaldfauna (VERHAAGH 1990, 1991) und zeigte eine bis dahin nicht bekannte Größenordnung der Ameisendiversität auf (HÖLLDOBLER & WILSON 1990: 1): Mehr als 500 Arten konnten auf einer Fläche von 10 km<sup>2</sup> nachgewiesen werden, die neben Primär- auch Sekundär- und Auwald, einige Agrarflächen und Viehweiden einschloss. Die wenigen später durchgeführten Inventuren von anderen lokalen Ameisenfaunen in den Tropen bestätigten, dass in Tieflandregenwäldern der inneren Tropen mit 500 und mehr Arten an einem Standort gerechnet werden muss (ROSCISZEWSKI 1995; BOLTON 1998; BRÜHL et al. 1998; LONGINO et al. 2002). Dabei sind alle Kompartimente eines tropischen Regenwaldes mit jeweils 100-200 dort anzutreffenden Arten sehr artenreich, sei es das Innere des Bodens, die Streu oder die verschiedenen Vegetationsstrata bis hin zu den Baumkronen (VERHAAGH 1990; LOWMAN & NADKARNI 1995; STORK et al. 1997; AGOSTI et al. 2000; BLÜTHGEN et al. 2000b; GARCIA et al. 2002). Selbst in den subtropischen Gebieten der Neotropen ist im

Umkreis von wenigen Kilometern von einem lokalen Artenreichtum von weit über 200 Ameisenarten auszugehen (BESTELMEYER & WIENS 1996; KETTERL et al. 2003). Insgesamt ist aber die Anzahl der Veröffentlichungen, die sich mit einem größeren Anteil der Ameisengemeinschaft eines Standortes beschäftigen, nach wie vor nicht sehr groß (Literaturübersicht in MARTIUS et al. 2001). Die Artenbestände im Inneren des Bodens sowie des Kronenraums sind weiterhin erst sehr unzureichend erfasst. Deshalb ist insbesondere hier noch mit zahlreichen Neuentdeckungen auch oberhalb der Artebene zu rechnen (z.B. BRANDÃO et al. 1999, 2002; GARCIA et al. 2002; FERNÁNDEZ 2004; KETTERL et al. 2004).

Allerdings kann man bei Ameisen bei weitem nicht von einem derart hohen Anteil unbekannter Taxa ausgehen wie das bei anderen Gruppen von Insekten oder sonstigen Invertebraten der Fall ist (ERWIN 1982; HEYWOOD 1995). Gründe dafür sind unter anderem, dass die meisten Ameisen über ihre Geschlechtstiere gut ausbreitungsfähig und bis auf wenige Ausnahmen nicht auf bestimmte Nahrungspflanzen angewiesen sind (wie z.B. viele phytophage Käfer oder Schmetterlinge). Dadurch ist einer Reihe von Arten eine Verbreitung selbst über halb Südamerika oder die halbe Neotropis möglich (KEMPF 1978).

## 6. Erfassungsprogramme

Da vielfach weder genügend Zeit noch Mittel zur Verfügung stehen, umfassende jahrelange Inventuren durchzuführen, hat sich in den letzten Jahren unter den Myrmekologen eine Erfassungsmethodik herausgebildet, die zumindest die bodenassozierte Fauna recht gut in relativ kurzer Zeit in ihrer wesentlichen Zusammensetzung darstellen kann (ROMERO & JAFFÉ 1989; LONGINO & COLWELL 1997; BESTELMEYER et al. 2000a). Allerdings ist die Auffassung von HÖLLDOBLER & WILSON (1990), dass es nur drei voller Tage bedürfe, um eine komplette Artenliste von 1 ha Bo-



**Abb. 1:** Porträts neotropischer Ameisen mittels Automontage®-Tiefenschärfesoftware (J. BIHN & M. GUTHMANN, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe): **a:** *Cyphomyrmex laevigatus*; **b:** *Camponotus* sp.; **c:** *Basiceros convexiceps*; **d:** *Amblyopone armigera*; **e:** *Acanthognathus brevicornis*; **f:** *Thaumatomyrmex mutilatus*.

**Fig. 1:** Portraits of neotropical ants made with Automontage® enhanced focus software (J. BIHN & M. GUTHMANN, State Museum of Natural History Karlsruhe): **a:** *Cyphomyrmex laevigatus*; **b:** *Camponotus* sp.; **c:** *Basiceros convexiceps*; **d:** *Amblyopone armigera*; **e:** *Acanthognathus brevicornis*; **f:** *Thaumatomyrmex mutilatus*.





**Abb. 2:** Porträts neotropischer Ameisen mittels Automontage®-Tiefenschärfesoftware (J. BIHN & M. GUTHMANN, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe): **a:** *Cephalotes angustus*; **b:** *Eciton burchellii* (Soldat); **c:** *Leptogenys (Lobopelta)* sp.; **d:** *Pachycondyla striata*; **e:** *Pheidole* sp. (Soldat); **f:** *Solenopsis geminata* (Soldat).

**Fig. 2:** Portraits of neotropical ants made with Automontage® enhanced focus software (J. BIHN & M. GUTHMANN, State Museum of Natural History Karlsruhe): **a:** *Cephalotes angustus*; **b:** *Eciton burchellii* (major); **c:** *Leptogenys (Lobopelta)* sp.; **d:** *Pachycondyla striata*; **e:** *Pheidole* sp. (major); **f:** *Solenopsis geminata* (major).

denfläche zu erhalten, für einen Regenwald als etwas euphemistisch anzusehen. Meist werden heutzutage nebeneinander Streuextraktion in Winklersäcken oder Berlesetrichtern, Barberfallen sowie genereller Direktfang und/oder Köderung eingesetzt. Für Tiere des Bodeninneren ist bislang Extraktion in Berlesetrichtern die beste Wahl. In der unteren Vegetationsschicht bieten sich neben Handfang auch Ködern und Streifnetzzüge an. Das Artenspektrum des Kronenraums ist methodisch nach wie vor nur mit viel Aufwand zu erfassen, zum Beispiel mittels Insektizid-Benebelung, Baumstammektoren oder nach Installation verschiedener Zugangsmittel (Seile, Baukräne, Walkways o.Ä.) durch Direktbesammlung und Einsatz speziell konstruierter Baumfallen (BLÜTHGEN et al. 2000b). Wesentlich leichter lassen sich Arten der Baumkrone bei Rodungsmaßnahmen sammeln; allerdings geht der räumliche Bezug weitgehend verloren.

In den letzten Jahren wurde auch ein statistisches Instrumentarium entwickelt, um von den Ergebnissen kurzfristiger Erfassungen besser auf den zu erwartenden Gesamtartenreichtum eines Untersuchungsgebietes schließen zu können, so durch die Berechnung randomisierter Artenakkumulationskurven und nicht-parametrischer Schätzformeln (SOBERÓN & LLORENTE 1993; COLWELL & CODDINGTON 1994; LONGINO et al. 1997, 2002; COLWELL 2000). Deren Aussagekraft bedarf aber einer kritischen Diskussion, solange die geglätteten Kurven noch stark steigen. Immerhin erlauben nun Vergleiche von geschätzten Artenzahlen bei geringer Probenzahl mit den in hohen Probenzahlen tatsächlich nachgewiesenen Zahlen auch Abschätzungen der Zuverlässigkeit dieser Methoden. Intensive Sammelprogramme zeigen zum Beispiel, dass in 40 Streuproben von 1 m<sup>2</sup> Größe bereits mehr als 50 % und in 100 solcher Proben rund 75 % der mit dieser Methode zu erwartenden Artenzahl erfasst werden (DELABIE et al. 2000b).

## 7. Taxonomische und ökologische Struktur der Gemeinschaften

Das Ergebnis der umfangreichen faunistischen Studie, die in Panguana im amazonischen Peru erhoben wurde (siehe Tabelle 3 in VERHAAGH & ROSCISZEWSKI 1994), kann als Orientierungswert für die taxonomische Zusammensetzung der Gesamtameisenfauna eines neotropischen Tieflandregenwaldes zugrunde gelegt werden. Je nach angewandter Methode, untersuchten Habitatkompartimenten und Dauer der Untersuchung weicht die Zusammensetzung auf der Ebene der Unterfamilien dann mehr oder weniger stark davon ab. So ist bei Aufnahmen der Bodenameisen der Anteil an Ponerinen (jetzt aufgeteilt in die Unterfamilien Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae und Proceratinae; BOLTON 2003) mit bis zu 25 % gegenüber dem Wert im Gesamtinventar (<20 %) erhöht, ebenso der Anteil an Myrmicinen (>60 % gegenüber <50 % im Gesamtinventar). Gleichzeitig ist der Anteil an Formicinen in solchen Aufnahmen erniedrigt (<10 % gegenüber >15 %); Dolichoderinen, Pseudomyrmicinen und Ecitoninen spielen in Bodenaufnahmen mit wenigen Prozentpunkten keine Rolle. Die Ecitoninen sind zwar alle bodenlebend, aber aufgrund ihrer nomadischen oder hypogäischen Lebensweise mit normalen Verfahren nur schwer nachweisbar. Das tatsächliche Arteninventar eines Gebietes und die Häufigkeit unterirdisch lebender Arten erschließt sich bei dieser Unterfamilie erst nach längerem Suchen und Handsammeln oder nach dem Einsatz spezieller Methoden, wie Ölködern im Boden (VERHAAGH 1990; WEISSFLOG et al. 2000; VERHAAGH et al. 2004).

## 8. Struktur der arboricolen Fauna

In der arboricolen Fauna ist gegenüber einem Gesamtinventar der Anteil an Formicinen, Dolichoderinen und Pseudomyrmicinen stark erhöht. Die Gattungen *Camponotus* (For-

micidae) (Abb. 1b), *Pseudomyrmex* (Pseudomyrmecinae) sowie *Dolichoderus* und *Azteca* (Dolichoderinae) stellen zusammen mit den Myrmecinen-Gattungen *Cephalotes* (Abb. 2a) und *Crematogaster* den Hauptanteil der arboricolen Arten im tropischen Südamerika (WILSON 1987b; VERHAAGH 1990; VERHAAGH & ROSCISEWSKI 1994; TOBIN 1995; DAVIDSON & PATRELL-KIM 1996). Maximal konnten bisher 82 Arten auf einem einzigen Baum in einem Primärwald bei Manaus nachgewiesen werden (HARADA & ADIS 1997).

Unter diesen Gattungen sind auch die dominanten Arten zu finden, die aufgrund ihrer Häufigkeit, Volksstärken und Verhaltensweisen in der Lage sind, Honigtauquellen in den Kronen der Bäume zu monopolisieren und ihre Territorien gegenüber anderen Nestern derselben Art oder anderen konkurrenzkräftigen Arten zu verteidigen (z.B. *Dolichoderus bidens* und *D. bispinosa*, *Azteca*- und *Crematogaster*-Arten, dazu einige *Camponotus*-Arten, z.B. *C. femoratus*, *Cephalotes atratus* sowie *Pheidole biconstricta* (Myrmecinae) und mit Einschränkungen die Ectatommine *Ectatomma tuberculatum*).

Diese Arten bilden so genannte Ameisenmosaiken im Kronenraum (MAJER 1993; DEJEAN et al. 1999, 2000; DEJEAN & CORBARA 2003), die aber bis zu unserer Untersuchung am Rio Surumoni (BLÜTHGEN et al. 2000b) in der Neotropis nur aus Sekundärwäldern und Plantagen nachgewiesen waren. FLOREN & LINSENMAYER (2000) konnten solche Mosaiken auf Borneo im unteren Kronenraum nicht auffinden; allerdings fehlten dort auch größere Mengen von Pflanzensaugern. Diese dominanten Arten machen auch den größten Anteil an der Biomasse der gesamten arboricolen Ameisenfauna aus, die insgesamt nach bisherigen Untersuchungen mittels Pyrethrum-Benebelung im Schnitt über 40 % (max. 86 %; MAJER 1990) der Biomasse aller auf diese Weise erfassten Arthropoden der Baumkronen ausmacht (Übersichten in TOBIN 1995; DAVIDSON & PATRELL-KIM 1996;

STORK et al. 1997). Aufgrund ihrer Abundanz und zumindest teilweisen räuberischen Lebensweise beeinflussen Ameisen in den Kronen natürlich auch die Häufigkeit und Zusammensetzung der übrigen Arthropodenfauna, ein Aspekt der Regenwaldökologie, über den bislang aber erst wenig geforscht wurde. Immerhin konnten FLOREN et al. (2002) in asiatischen Regenwäldern zeigen, dass vom Prädationsdruck der Ameisen in erster Linie holometabole, wenig bewegliche Insektenlarven betroffen sind. Besser untersucht ist der Einfluss von Ameisen auf herbivore Insekten bei Myrmecophyten sowie Pflanzen, die Ameisen mit extrafloralen Nektarien anlocken. Solche Pflanzen weisen meist eine geringere Abundanz hauptsächlich von kauenden (im Gegensatz zu stechend-saugenden) Herbivoren und damit auch geringere Fraßschäden auf (SCHUPP 1986; siehe aber VERHAAGH 1988). Gleichzeitig bieten obligate Bewohner von Myrmecophyten ihren Wirtspflanzen auch einen gewissen Schutz vor Überwucherung durch schnellwachsende Lianen (JANZEN 1969; DAVIDSON et al. 1988). HEIL & MCKEY (2003) geben einen Überblick über den aktuellen Stand der Forschung zu diesem Komplex der Ameisen-Pflanzen-Interaktionen.

Generell spielen für viele arboricole Ameisen direkte oder indirekte pflanzliche Nahrungsquellen die herausragende Rolle (TOBIN 1991, 1994; DAVIDSON & PATRELL-KIM 1996; DEJEAN et al. 2000; MARTIUS et al. 2001; DAVIDSON et al. 2003), insbesondere der Honigtau der Pflanzensauger (Hemiptera), der häufig auf einem Baum von einer dominanten Ameisenart monopolisiert wird (BLÜTHGEN et al. 2000b; KETTERL et al. 2003), aber auch extraflorale Nektarien – wichtig vor allem für die zahlreichen subdominanten Arten (BLÜTHGEN et al. 2000b; DEJEAN et al. 2000) –, spezielle Nährstoffkörperchen für auf Myrmecophyten nistende Arten (JOLIVET 1986; DAVIDSON & MCKEY 1993; VERHAAGH 1994; HEIL & MCKEY 2003) oder Samenanhängsel,

zum Beispiel für Bewohner von Ameisengärten (KLEINFELDT 1986; DAVIDSON 1988). Pollen und Epiphyllen wie Pilzhypen und Pilzsporen werden insbesondere von Arten der Gattung *Cephalotes* (Abb. 2a), wahrscheinlich aber auch der Gattungen *Pseudomyrmex* und *Camponotus* (Abb. 1b) aufgenommen (WHEELER & BAILEY 1920; ANDRADE & BARONI URBANI 1999; DAVIDSON et al. 2003). Eine ganze Reihe von bodennistenden Arten klettert regelmäßig in die Baumkronen zur Nahrungssuche (MARTIUS et al. 2001) und kann dort sogar dominanten Status erreichen, wie die Beispiele *Pheidole biconstricta* und *Ectatomma tuberculatum* zeigen.

## 9. Struktur der Bodenfauna

Am Boden dominiert im Hinblick auf den Artenreichtum in fast allen Aufnahmen der Neotropis die Gattung *Pheidole* (Myrmicinae) (Abb. 2c) (VERHAAGH 1990; FOWLER 1993; VERHAAGH & ROSCISZEWSKI 1994; WARD 2000; WILSON 2003). Zusammen mit den Arten der Gattungen *Hypoponera* und *Solenopsis* stellt sie auch bei der Abundanz und mit *Hypoponera* auch bei der Biomasse das Hauptkontingent der Bodenfauna (WARD 2000; GARCIA et al. 2002). In ökologischer Hinsicht ist die Streufauna überwiegend aus räuberischen Arten zusammengesetzt, die entweder ein weites Spektrum an Arthropoden jagen (z.B. *Pachycondyla* spp.; Abb. 2d) oder aber hochspezialisiert sind und Collembolen und andere Kleintiere der Streu (z.B. Arten der Dacetini wie *Acanthognathus* spp.; Abb. 1e), Asseln (z.B. *Leptogenys* spp.; Abb. 2c), Chilopoden (z.B. *Amblyopone* spp.; Abb. 1d) oder Termiten (z.B. *Basicrosus* spp.; Abb. 1c) fressen (Übersicht in BROWN 2000). Eine Reihe der Nahrungsgeneralisten, die sich in diesem Stratum sammeln lassen (*Camponotus* spp., *Crematogaster* spp.), sind hier nur auf Nahrungssuche, nisten aber in der Vegetation. Von einigen Gattungen sind die Lebensweisen bislang praktisch unbekannt (*Rogeria*, *Hylomyrma*, *Oxyepoecus* u.a.) (BROWN 2000; DELABIE et al.

2000a). Regelmäßiger Bestandteil der Streu neotropischer Wälder sind auch kleine Attini, die keine Blätter schneiden wie die Arten der Gattungen *Atta*, *Acromyrmex* und zum Teil *Sericomyrmex*, sondern Bestandteile der Streu sammeln, um auf ihnen ihre Pilze zu züchten. Nur wenige nisten in der Streu (*Apterostigma*- und *Cyphomyrmex*-Arten; Abb. 1a), die meisten im Boden (VERHAAGH 1990; RABELING et al. 2004).

Echte hypogäische Arten sind meist vollkommen blind oder haben stark reduzierte Augen. Typische Beispiele sind die Gattungen *Acropyga*, *Centromyrmex*, *Oligomyrmex*, *Carebara* sowie die bislang äußerst selten gesammelten Arten der Gattung *Cheliomyrmex* oder der Unterfamilie Leptanilloidinae, zum Beispiel *Asphinctanilloides* (BRANDÃO et al. 1999). Die hypogäische Ameisenfauna der Neotropis muss bislang noch als fast unerforscht gelten, obwohl sie mengenmäßig der Streufauna wahrscheinlich nicht nachsteht. So enthielten 480 bei Manaus untersuchte Berleseproben aus Wäldern und Agroforstsystemen (GARCIA et al. 2002) den zweiten Nachweis von *Asphinctanilloides manauara* (Leptanilloidinae) und mehrere unbeschriebene Arten, darunter drei, die gleichzeitig neue Gattungen darstellten und von denen eine nicht einmal ohne Weiteres einer bekannten Unterfamilie zugeordnet werden konnte (BRANDÃO et al. 2002).

## 10. Ökologische Bedeutung der Bodenameisenfauna

Exakte Abundanz-, besonders aber Biomassewerte für Ameisen in den Tropen sind noch rar. Die von BECK (1967, 1971) geäußerte und bis heute so in der Literatur (FITTKAU & KLINGE 1973; HÖLLDOBLER & WILSON 1990; ALONSO & AGOSTI 2000) übernommene Vermutung, dass Ameisen und Termiten sicher 75 % der Biomasse der Bodenfauna stellen, beruhte auf seinen bei Manaus sowie auf den von WILLIAMS (1941) in Panama erhobenen Daten, bei denen allerdings nur die Abun-

danzen ermittelt wurden, jedoch keine Biomasse. Diese sowie die von LEVINGS & WINDSOR (1982) ebenfalls in Panama erhobenen Werte geben für Ameisen einen Abundanzanteil an der Bodenmakrofauna von 49-70 % in 0,25 bis 1 m<sup>2</sup> großen Quadratproben an, die mittels Exhaustor ausgelesen oder in Berleseapparaturen extrahiert wurden. Allein WILLIAMS (1941) hat einen Prozentsatz von 25 % für die Abundanz von Ameisen unter Berücksichtigung der Bodenmesofauna ermittelt. Unsere eigenen Daten aus Berleseproben bei Manaus zeigen, dass Ameisen in der Biomasse (bis 7 %) nicht unbedingt die gleichen Größenordnungen erreichen müssen wie bei der Abundanz (bis 27 %) (siehe Tab. 1 und 2). Allerdings beruhen diese Daten auf Stechzylinderproben von 0,035 m<sup>2</sup>, das heißt von einer Fläche, die die Erfassung kleiner Ameisenarten mit wenig Biomasse begünstigt. Tatsächlich könnte der Biomasseanteil in größeren Quadratproben bei 15-20 % liegen. Ob diese Vermutung stimmt, werden laufende Untersuchungen zeigen, in denen wir die Biomassewerte der kleinen Stecherproben mit Quadratproben von 0,56 m<sup>2</sup> Größe vergleichen und exakte Biomassen für ein großes Spektrum an Gattungen und Arten erheben (VERHAAGH & SCHULZ unveröffentlicht). Generell bleibt allerdings zu bedenken, dass in allen bisherigen Ansätzen der Abundanz- und Biomasseerhebung von Bodenameisen (und Termiten) nur ein kleiner Teil der Population erfasst wird; der grö-

ßere Teil steckt in unterirdischen Nestern. Trotzdem weisen die bisherigen Untersuchungen bereits wesentlich höhere Abundanzzahlen für die amazonische Fauna von Bodenameisen auf als die von HÖLLDOBLER & WILSON (1990) vermuteten 8 Millionen pro Hektar (>13 Millionen allein aufgrund der Proben in Manaus, Tab. 1 und 2). Für bessere Werte wird man in Zukunft traditionelle Methoden mit Nestkartierungen und Erhebungen der Populationen in Nestern verbinden müssen.

Jenseits exakter Zahlen zu Abundanz und Biomasse ist die herausragende ökologische Bedeutung von Ameisen beim Stoffumsatz, Nährstofffluss sowie bezüglich der Bodenphysik unstrittig (siehe die Übersichtsartikel von PETAL 1978; LOBBY DE BRUYN & CONACHER 1990; FOLGARAIT 1998; ROJAS FERNÁNDEZ 2003), auch wenn dieser Einfluss lange Zeit von in den Tropen arbeitenden Bodenökologen viel zu wenig beachtet worden ist. So stammen die meisten Erkenntnisse zu diesem Thema (Ausnahme: Blattschneiderameisen) aus den gemäßigten Breiten oder den trockenen Subtropen zum Beispiel Australiens oder Nordamerikas. Die diesbezüglichen Leistungen der Ameisenfauna von Regenwäldern harren noch weitgehend der Untersuchung.

Ameisen spielen in den Regenwaldgebieten auch eine bedeutende Rolle bezüglich der Porosität und Textur (HORVITZ & SCHEMSKE 1986) sowie der Dichte und Verlagerung des

**Tab. 1:** Ameisen in verschiedenen Biotopen bei Manaus, Brasilien (siehe GARCIA et al. 2002): Gesamtabundanz, Individuendichte, Biomasse (Trockengewicht) und Zahl der gesammelten Gattungen. FLO = Primärwald; SEC = Sekundärwald; POA und POC = Nutzholzplantagen.

**Table 1:** Ants in different biotopes near Manaus, Brazil (see GARCIA et al. 2002): Total abundance, density of individuals, biomass (dry weight) and number of genera sampled. FLO = primary forest; SEC = secondary forest; POA and POC = wood plantations.

Biotop	Anzahl der Aufsammlungen 1997-99	Gesamtzahl der Individuen in Streu und Boden (0-5 cm)	Mittlere Individuendichte ± Standardabweichung (Ind./m <sup>2</sup> )	% der Makrofauna	Mittlere Biomasse ± Standardabweichung (mg/m <sup>2</sup> )	% der Makrofauna	Anzahl der Gattungen
FLO	160	7329	1322 ± 611	27,1	187,9 ± 93,3	6,9	43
SEC	160	4798	865 ± 378	22,9	87,8 ± 33,5	6,3	35
POA	80	1591	574 ± 299	15,3	45,9 ± 15,9	3,3	30
POC	80	2167	782 ± 284	18,3	91,3 ± 39,8	3,9	30

Bodens. Sie sind an der Erzeugung von Ton-Humus-Komplexen beteiligt (ESCHENBRENNER 1994; HUMPHREYS 1994), verändern die Mikrostruktur des Bodens und reichern organische Substanz in ihren Nestern an, wie wir in eigenen Untersuchungen in Manaus zeigen konnten (HÖFER et al. 2004).

Auch der bereits aus semiariden Gebieten bekannte Effekt, dass Ameisen mit ihren Nestgängen bei Regen zu einem schnelleren Wasserablauf in den Boden beitragen (ELDRIDGE 1994; LOBRY DE BRUYN & CONACHER 1994), konnte bei Manaus mit Hilfe von Farbtracer-Versuchen auch für Böden in tropisch-feuchten Klimaten bestätigt werden (HÖFER et al. 2004).

Aus der Sicht des Nährstoffeintrags in den Boden sind insbesondere Blattschneiderameisen – unabhängig davon, ob sie frische Blattstücke in den Boden eintragen oder Streubebestandteile zur Pilzzucht verwenden – und solche Arten wichtig, die zwar im oder am Boden nisten, aber in der Vegetation nach Futter suchen (z.B. *Ectatomma tuberculatum*, *Paraponera clavata*, einige *Camponotus*-Arten u.a.). CHERRETT (1986) berechnete allein für die Gattung *Atta* eine Konsumption von 12–17 % der Blattproduktion neotropischer Wälder, und HAINES (1978) konnte die Bedeutung der *Atta*-Nester für die Nährstoffversorgung der umgebenden Vegetation belegen. Dies verwundert bei aufgefundenen 475 kg organischem Abfall, verteilt auf 296 Kammern, innerhalb eines einzigen großen *Atta*-Nestes nicht (AUTUORI 1947). Erste

Untersuchungen zur Quantität des organischen Eintrags von nicht blattschneidenden Arten in den Boden lassen auf eine ähnlich hohe Bedeutung dieser kleinen Attini-Arten schließen (HÖFER et al. 2004; RABELING et al. 2004). Die Akkumulation von Nahrung und ihren Resten in den Nestern führt nicht nur zu einer Anreicherung organischer Substanzen und wichtiger Pflanzen Nährstoffe, sondern auch zu einer höheren mikrobiellen Aktivität gegenüber dem die Nester umgebenden Boden. Leider sind die Untersuchungen zu diesem Thema bisher nicht sehr zahlreich und ganz überwiegend außerhalb der feuchten Tropen durchgeführt worden (Übersicht bei ROJAS FERNÁNDEZ 2003).

Aufgrund all dieser Tätigkeiten sind Ameisen wichtige ‘ecosystem and soil engineers’, das heißt, sie sind ganz wesentlich an der Gestaltung des Lebensraums ‘Boden’ beteiligt sowie an der Schaffung eines ‘Biomantels’ im Oberboden (HUMPHREYS 1994; JONES et al. 1994, 1997; BRUSSARD et al. 1997; LAVELLE et al. 1997).

Die Bedeutung von Ameisen als (sekundäre) Samenverbreiter in neotropischen Regenwäldern ist schon öfter untersucht worden (HORVITZ 1981; KASPARI 1993; LEVEY & BYRNE 1993; PIZO & OLIVEIRA 1998, 2000; ANDRESEN 1999; PASSOS & OLIVEIRA 2003). Die Ameisen verbreiten aktiv die Samen von Pflanzen, weil sie nach dem Abtransport zum Nest nur die für sie attraktiven Elaiosomen fressen. Die Samenmengen, die von Ameisen fortgetragen werden, können lo-

**Tab. 2:** Ameisen in verschiedenen Biotopen bei Manaus, Brasilien (siehe GARCIA et al. 2002): Individuendichte und Biomasse (Trockengewicht) differenziert nach Boden- und Streuproben. FLO = Primärwald; SEC = Sekundärwald; POA und POC = Nutzhholzplantagen.

**Table 2:** Ants in different biotopes near Manaus, Brazil (see GARCIA et al. 2002): Density of individuals and biomass (dry weight) separated in soil and litter samples. FLO = primary forest; SEC = secondary forest; POA and POC = wood plantations.

Biotop	Mittlere Individuendichte ± Standardabweichung (Ind./m <sup>2</sup> )		Mittlere Biomasse ± Standardabweichung (mg/m <sup>2</sup> )	
	Streu	Boden	Streu	Boden
FLO	549 ± 240	774 ± 507	71,9 ± 40,0	116,0 ± 90,7
SEC	545 ± 233	321 ± 185	43,1 ± 12,7	44,8 ± 28,2
POA	245 ± 144	330 ± 195	22,8 ± 10,5	23,1 ± 7,9
POC	339 ± 159	440 ± 218	43,8 ± 21,3	47,1 ± 29,6

kal recht unterschiedlich sein, was auch vergleichende Studien in anderen Kontinenten gezeigt haben (VOIGT et al. 2002). Da in den Neotropen die Lebensweise vieler Arten noch unbekannt ist, sind auch längst nicht alle Ameisen erkannt, die sich für Samen interessieren. In dieser Hinsicht sind zum Beispiel kleine Arten unter den Attini interessant, wie Beobachtungen an Pilzgärten von *Mycocetopus* spp. und *Trachymyrmex relictus* in Manaus gezeigt haben, die zahlreiche noch keimfähige kleine Samen enthielten (VERHAAGH unveröffentlicht).

Es sind allerdings zahlreiche Fälle von Samenkonsum durch Ameisen bekannt. Bislang unbekannt war dies für die zu den pilzzüchtenden Ameisen gehörenden Arten der Gattung *Sericomyrmex* (Myrmicinae, Attini), von denen wir eine Art bei der Zerstörung von etwa 2 cm großen Samen des Baumes *Parkia panurensis* (Fabaceae) beobachten konnten. Allerdings waren die Ameisen zusammen mit anderen Insekten nur für rund 5 % der Samenkonsumption verantwortlich, während der Hauptanteil von Nagetieren gefressen wurde (FELDMANN et al. 2000).

### 11. Faktoren, welche die lokale Diversität von Ameisen beeinflussen

Als wichtige Habitatvariablen, die auf verschiedenen räumlichen Skalen die Diversität einer Ameisenfauna in neotropischen Regenwäldern mitbestimmen, haben sich herausgestellt: Höhenlage, Überflutungen des Bodens, Strukturvielfalt des Habitats, Vielfalt der Vegetation, Nistgelegenheiten, Nektarquellen und Wanderameisen.

Auf die Auswirkungen zunehmender Höhe auf die Ameisenfauna in den Tropen wurde bereits von verschiedenen Autoren eingegangen (BROWN 1973; FISHER 1996; BRÜHL et al. 1999). Alle Höhentransekte zeigen bisher nach einem Maximum der Diversität in 500-600 m Höhe einen abrupten Abfall der Artenzahlen oberhalb von 1500 m. Gründe sind in der abnehmenden Temperatur bei gleichzeitig

verringertener Einstrahlung durch starke Wolkenbildung zu sehen.

Dass sich langfristige Überflutungen im Regenwald negativ auf die Zahl der Bodenameisen auswirken, verwundert nicht (MAJER & DELABIE 1994). Die Gesamtartenzahl ist in Überschwemmungswäldern aber immer noch sehr hoch, da viele Arten durch vertikale Wanderungen der Flut ausweichen (ADIS 1992) und zum Beispiel Ersatznester beziehen (MARTIUS et al. 1994).

Je reichhaltiger das Habitat strukturiert ist, desto mehr verschiedene Nestmöglichkeiten gibt es für Ameisen (MARTIUS et al. 2001). Nester werden im Boden, zwischen Blättern, in Zweigen, Ästen und Früchten, in der Streu, in morschen Baumstämmen, unter Rinde, in Totholz lebender Bäume, in bewohnten oder verlassenen Termitennestern (MARTIUS et al. 1994), zwischen Epiphytenblättern und in Epiphytenhumus (LONGINO & NADKARNI 1990; BLÜTHGEN et al. 2000a; KETTERL et al. 2003), als Karton- und Webnester an und zwischen Blättern, von Ästen hängend oder am Stamm klebend, in speziellen Ameisenpflanzen (VERHAAGH 1988, 1994; Übersicht in DAVIDSON & McKEY 1993) oder Ameisengärten (KLEINFELDT 1986; DAVIDSON 1988; JAKUBOWSKI et al. 1997) angelegt. Einmal fand ich in Peru sogar ein kleines Nest in der Spitze einer heranreifenden Banane. Übersichten zu diesem Thema geben HÖLLDOBLER & WILSON (1990) und BROWN (2000).

Die Vielfalt der Vegetation beeinflusst die Struktur natürlich stark. Bei obligaten Ameisen-Pflanzen-Beziehungen wirkt sich auch die geographische Verbreitung der Pflanzen auf die regionale Ameisendiversität aus (DAVIDSON & McKEY 1993). So ist auch *Pachycondyla luteola* bisher nur aus dem präandinen Tiefland Perus bekannt, wo sie auf der dort verbreiteten *Cecropia tessmannii* lebt (VERHAAGH 1994). Damit könnte auch die im Vergleich zu Zentralamazonien wahrscheinlich höhere Artenzahl und Gesamtdiversität der Ameisen im präandinen Tiefland zusammenhängen, da dort auf den etwas nährstoffreiche-

ren Böden eine ganze Reihe von Pflanzen exklusiv verbreitet ist. Eine höhere Artenvielfalt im andennahen Amazonien ist auch von anderen Taxa bekannt (WHITMORE & PRANCE 1987; VANZOLINI & HEYER 1988).

Ist Strukturvielfalt diversitätsfördernd, kommt es bei größeren lokalen Störungen zu einem Abfall der Diversität, da einzelne Arten mit der Störung besser zurechtkommen oder durch sie gefördert werden als andere. So konnte an der Krantrasse des Surumoni-Projektes an Stellen, an denen zahlreiche Bäume durch die Einwirkungen des Hubschraubers beim Aufstellen des Krans beschädigt oder umgeknickt worden waren, eine große Zahl von Ameisengärten mit *Camponotus femoratus* und *Crematogaster* sp. beobachtet werden. Barberfallen und Köderstellen zeigten, dass diese Bereiche eine deutlich geringere Zahl von Ameisenarten als andere Bereiche des Kranplots aufwiesen, was wir auf die hier allgegenwärtige aggressive *Camponotus*-Art zurückführen (JAKUBOWSKI et al. 1997 und unveröffentlicht).

Die Auswirkungen von Pflanzensaugern und Nektarquellen auf die lokale Ameisendiversität im Kronenraum konnten wir erstmals mit Hilfe eines Baukrans im Regenwald am Rio Surumoni aufzeigen (BLÜTHGEN et al. 2000b). Wir fanden eine starke, signifikante Korrelation zwischen der Anwesenheit von Ameisen und zwei Arten von pflanzlichen Saftquellen, extrafloralen Nektarien, die überwiegend an Epiphyten und Lianen aufraten, und Honigtau-Ausscheidungen von Pflanzensaugern (hauptsächlich Schildläuse und Buckelzirpen). Solche von Ameisen besuchten Honigtauquellen konnten an 62 % aller untersuchten Bäume nachgewiesen werden. Extraflorale Nektarien wurden gleichzeitig von einem breiten Spektrum von Ameisenarten besucht, während die Pflanzensauger auf den Bäumen meist von einer einzigen Ameisenkolonie monopolisiert wurden. Die Ameisen gehörten durchweg zu den dominanten Arten des Kronendachs aus den Gattungen *Azteca*, *Dolichoderus*, *Cephalotes*, *Pheidole*, *Crematogaster* und *Ectatom-*

*ma*. Aus dem Verteilungs- und Präferenzmuster von Baumarten, Pflanzensaugern und Ameisen schließen wir, dass Pflanzensauger eine Schlüsselressource für die Aufrechterhaltung von „Ameisen-Mosaiken“ im Kronendach darstellen. Solche Mosaiken entstehen durch den wechselseitigen Ausschluss von Kolonien dominanter Arten auf einem Baum und der Verteidigung von Territorien gegeneinander. Die extrafloralen Nektarien dagegen stellen im Kronenbereich eine bedeutende Nahrungsquelle für zahlreiche Ameisenarten mit geringerer Konkurrenzskraft dar.

Einerseits macht das Vorhandensein von Pflanzensaugern den Aufbau der volksstarken Nester verschiedener dominanter Arten erst möglich, andererseits reduzieren diese im Bereich ihrer Territorien durch ihre Präsenz und Aggressivität die Vielfalt subdominanter Arten. Darauf weisen auch Köderversuche im Kronenbereich hin (SCHMUCK et al. 1997). Wahrscheinlich ist das Fehlen solch hochdominanter Arten und damit auch von Ameisenmosaik auf den von FLOREN & LINSENMAIR (2000) untersuchten Bäumen in Borneo ein Grund für die hohen Artenzahlen, die diese Autoren auf den Bäumen vorfanden.

Ein wichtiger Faktor zur Aufrechterhaltung hoher lokaler Diversität in der neotropischen Ameisenfauna ist sicher die Anwesenheit von Wanderameisen (Ecitoninae), deren Funktion in anderen tropischen Gebieten von anderen Taxa ausgefüllt wird (Dorylinae, Aenictinae, Arten der Gattung *Leptogenys* (Ponerinae Abb. 2c) und *Pheidologeton* (Myrmicinae)) (SCHNEIRLA 1971; GOTWALD 1995). Die hohe Artenzahl von Ecitoninen in einem tropischen Gebiet – nach RETTENMEYER et al. (1983) mindestens 20 Arten, in Panguana sogar 25 Arten auf wenigen Quadratkilometern (VERHAAGH 1990) – erschließt sich meist erst nach längerem gezielten Suchen, da viele Arten auf andere Ameisen und Wespen spezialisierte Kolonnenjäger sind und sich anderen Sammelmethode entziehen.

Biologie und Ökologie der unterirdisch lebenden Arten sind aufgrund ihrer verborge-



nen Lebensweise weitgehend unbekannt. Dazu zählt auch die Frage, wie häufig und verbreitet sie überhaupt in den Böden verschiedener Habitats sind. Mittels einer erstmals in den Neotropen eingesetzten Ködermethode durch Palmöl (WEISSFLOG et al. 2000) konnten in einer vergleichenden Studie in Primär- und Sekundärwäldern sowie auf Agroforstflächen bei Manaus (Brasilien) fünf Arten unterirdisch lebender Wanderameisen nachgewiesen werden, die sich durch das Öl signifikant anlocken ließen (VERHAAGH et al. 2004). Dies sind nur etwa 20 % der Wanderameisenarten, die für eine Lokalität in Amazonien erwartet werden können. Nach einem Tag waren an 21 von 80 Ködern (26 %) Wanderameisen anzutreffen, nach sieben Tagen sogar an 43 von 80 Ködern (54 %). Hingegen wurden nur an 4 von 80 Kontrollpunkten ohne Köder (5 %) Wanderameisen nachgewiesen. Noch eindrucksvoller waren die Unterschiede in den Individuenzahlen: Während an den Köderstellen ( $n = 160$ ) insgesamt 71 757 Wanderameisen aus den Stecherproben extrahiert wurden, waren es an den Kontrollstellen ( $n = 80$ ) nur 45. Ectoninen kamen in allen untersuchten Habitats an den Ködern vor, allerdings art- und habitatspezifisch in sehr unterschiedlicher Frequenz. Häufigste Art war *Labidus coecus* mit 20 % Frequenz (bezogen auf alle Köderstellen), hingegen wurde eine *Neivamyrmex*-Art nur ein einziges Mal nachgewiesen (<1 %). Wanderameisen waren am häufigsten auf Flächen mit Kokospalmen *Cocos nucifera* und der Leguminose *Pueraria phaseoloides* sowie in Monokulturen der Palme *Bactris gasipaes* zu finden. Diese Flächen beherbergen insgesamt auch eine reichhaltige Bodenmakrofauna.

Schwarmjäger unter den Wanderameisen (in der Neotropis z.B. *Eciton burchellii* (Abb. 2b), *Labidus praedator* und *L. coecus*) haben nach verschiedenen Untersuchungen einen hohen Einfluss auf große Teile der Bodenfauna, während die viel zahlreicheren Kolonnenjäger (alle übrigen *Eciton*-, *Nomamyrmex*- und die meisten *Neivamyrmex*-Arten in der Neo-

tropis) speziell die Populationen anderer Ameisen dezimieren (RETTENMEYER et al. 1983; FRANKS & BOSSERT 1983; ROSCISZEWSKI & MASCHWITZ 1994; VIEIRA & HÖFER 1994; HIROSAWA et al. 2000).

Ihre Aktivität macht das Bodenkompartment mit der Streuschicht, zum Teil aber auch höhere Vegetationsschichten, zu einem höchst instabilen Lebensraum für die meisten Ameisenarten und verhindert, dass die Ameisenpopulationen an das Sättigungslimit ihres Habitats gelangen (KASPARI 1996; SOARES & SCHOEREDER 2001). Da die Ernährung der Wanderameisen hauptsächlich auf häufigen und volksstarken Ameisenarten beruht, tragen sie auf diese Weise dazu bei, dass auch konkurrenzschwächere Arten neben den dominanten bestehen können. Ihre Aktivitäten dürften auch die Entstehung oder Beibehaltung von polydomen und/oder polygynen Nestern sowie von schnellen Fluchtreaktionen mitsamt der Brut bei anderen Ameisen begünstigen, da die überfallenen Ameisenkolonien auf diese Weise bessere Chancen haben, wenigstens teilweise weiterexistieren zu können.

## 12. Änderung der Ameisenfauna durch die Rodung der Wälder

Die Ameisenfaunen von neotropischen Wäldern und benachbarten offenen Habitats unterscheiden sich fundamental (GREENSLADE & GREENSLADE 1977; MACKEY et al. 1991; VERHAAGH 1991; VERHAAGH & ROSCISZEWSKI 1994; QUIROZ-ROBLEDO & VALENZUELA-GONZÁLEZ 1995; MAJER et al. 1997; FOLGARAIT 1998; BESTELMEYER et al. 2000b). Die Auswirkungen von drastischen Habitatänderungen, wie sie die Brandrodung eines Regenwaldes darstellt, lassen sich in zwei Aspekte gliedern: erstens die unmittelbaren Folgen des Eingriffs, das heißt das Schlagen der Bäume und die Einwirkung des Feuers nach einer Übergangszeit, zweitens die ökologischen Bedingungen in dem neu entstandenen Lebensraum.

Bereits das Fällen der Bäume stellt für viele arboricole Arten einen katastrophalen Eingriff dar, den viele Kolonien nicht überle-

ben. Manchen gelingt es, in benachbarte Waldstücke umzusiedeln. Kolonien in unzerstörten Nestern (z.B. auf einzelnen nicht gefällten Bäumen) können in der Rodung ausharren, da die veränderten mikroklimatischen Bedingungen typische arboricole Ameisen nicht beeinträchtigen. Anders sieht es bei der Bodenfauna aus. Diese wird zwar nur teilweise direkt durch das Fällen betroffen, findet aber plötzlich für sie drastisch andere mikroklimatische Bedingungen vor, zum Beispiel höhere Temperaturen, starke direkte Sonneneinstrahlung, niedrigere Luftfeuchtigkeit, austrocknende obere Bodenschicht. Davon betroffene Kolonien werden versuchen, sich günstigere Nistplätze zu suchen.

Die Auswirkungen des anschließenden Brandes hängen sehr von seiner Intensität ab, die wiederum stark mit dem Ausmaß der Trockenzeit, der Wahl des richtigen Zeitpunkts zum Brennen seitens des Bauern und mit dem Alter des gefällten Waldes gekoppelt ist. Im schlimmsten Fall zerstört das Feuer praktisch die gesamte arboricole Fauna und die der Streuschicht (MORAIS & BENSON 1988; MACKAY et al. 1991; VERHAAGH 1991). Die besten Überlebenschancen haben Arten, die tief im Boden nisten, sowie Nester, die sich in dicken morschen Baumstämmen befinden und die das Feuer weitgehend unbeschädigt lässt. Aufgrund der verschiedenen beschriebenen Faktoren kann die Ameisenfauna nach der Brandrodung eines Regenwaldes zunächst sehr unterschiedlich aussehen.

Die Zusammensetzung der Ameisenfauna in einer etablierten Landwirtschaftsfläche hängt für den arboricolen Teil in erster Linie von der Verfügbarkeit von Nestplätzen, also von Bäumen und Epiphyten ab. Sind solche vorhanden, können in den Flächen zahlreiche Arten von Waldameisen überleben. Myrmekophyten fehlen meist völlig; sie stellen sich erst wieder ein, wenn die Flächen aufgegeben werden und in Sekundärwald übergehen. Geeignete Nistplätze sind auch für die Zusammensetzung der terrestrischen Fauna entscheidend, insbesondere die Menge an

Totholz oder das Vorhandensein einer Streuschicht, ein breites Feld für experimentelle Eingriffe. Entsprechend der Spannweite landwirtschaftlicher Flächen in den Tropen von der Baumplantage über Agroforstsysteme und Bananenheide bis zu Maniokfeldern, Maisäckern und Viehweiden unterscheiden sich die Flächen in diesen Variablen, aber auch im Mikroklima sehr. Generell ist die lange Liste von Nahrungs- und Nistspezialisten des Primärwaldes stark reduziert bis ganz verschwunden, insbesondere in den offenen Habitaten. Am artenärmsten sind lang etablierte, stark beweidete Viehweiden ohne Totholz (VERHAAGH 1991). Hier sind einige wenige Ameisenarten teilweise hochabundant wie die Feuerameisen der *Solenopsis geminata*-Gruppe (Abb. 2f) oder *Pheidole*- (Abb. 2e) und *Brachymyrmex*-Arten. Diese Arten sind entweder gar nicht im Primärwald zu finden, sondern stellen weit verbreitete Offenlandarten dar oder leben typischerweise am Waldrand, in Waldlücken und anderen sekundären Wuchsflächen (PERFECTO 1991; VERHAAGH & ROSCISZEWSKI 1994). Sie nisten meist im Boden, nehmen ein weites Spektrum an Nahrung zu sich und sind zum Teil sehr aggressiv. Sie stellen damit eine gefährliche Konkurrenz für etwaige noch überlebende Regenwaldarten dar. Einige dieser Arten haben auch das Potential, sich durch menschlichen Verkehr und Handel weit in den Tropen zu verbreiten. Die Berichte über den negativen Einfluss solcher invasiven Arten auf einheimische Ameisenarten und andere Bestandteile der Fauna nehmen weltweit zu und zeigen, dass diese Arten sich nicht nur in anthropogenen Habitaten ausbreiten, sondern nach der Etablierung auch in Regenwäldern eindringen können (MCGLYNN 1999; HOLWAY et al. 2002; LE BRETON et al. 2003; O'DOWD et al. 2003). Am meisten Ähnlichkeit in der Zusammensetzung der Ameisenfauna mit den Primärwäldern haben noch traditionelle Kakao- und Kaffeeplantagen sowie lang etablierte Polykulturfelder mit großen Bäumen als Schattenspendern (ROTH et al. 1994; PERFECTO &

SNELLING 1995; DELABIE et al. 2000a,b; GARCIA et al. 2002; PERFECTO & VANDERMEER 2002), obwohl auch hier auf jeden Fall ein Artenschwund und eine Verschiebung in der Dominanzstruktur zu beobachten ist. Auch der Artenreichtum mancher *Eucalyptus*-Plantagen überrascht, zumal sich hier sogar ausgesprochene Nahrungsspezialisten (für polyxenide Diplopoden) wie *Thaumatomyrmex mutilatus* (Abb. 1f) finden lassen (BIHN et al. 2002). Überhaupt dürften in Zukunft durch die weitere Nutzung und Zerstörung der Primärwälder Nutzholz- und Agroforstflächen sowie Sekundärwälder eine entscheidende Rolle beim lokalen und regionalen Erhalt eines möglichst hohen Anteils der autochthonen Regenwaldfauna spielen. Ihre Rolle in den brasilianischen Küstenregenwäldern zu spezifizieren und zu quantifizieren, ist Gegenstand eines laufenden Forschungsprojektes unserer Arbeitsgruppe am Staatlichen Museum für Naturkunde in Karlsruhe im Rahmen des BMBF-finanzierten „Mata Atlantica“-Programms (BIHN et al. 2004).

### Danksagungen

Mein Dank gilt allen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern sowie Kolleginnen und Kollegen der letzten Jahre für die engagierte und freundschaftliche Zusammenarbeit in den gemeinsamen Ameisenprojekten, meinen brasilianischen Kollegen Prof. BETO BRANDÃO, MZU São Paulo, und Dr. MARCOS GARCIA, Embrapa Manaus, für die Gastfreundschaft und stets gewährte Hilfe in ihren Instituten, Prof. Dr. HANS-WILHELM KOEPCKE (†), Prof. Dr. LUDWIG BECK, Prof. Dr. WILFRIED MORAWETZ und Prof. Dr. WOLF ENGELS für mannigfaltige Unterstützung bei verschiedenen Forschungsprojekten. Meinen Mitarbeitern JOCHEN BIHN und MATHIAS GUTHMANN danke ich für die Anfertigung der Automontage®-Ameisenbilder, Dr. STEFANIE BERGHOFF und Dr. NICO BLÜTHIGEN für die kritische Durchsicht des Manuskripts und konstruktive Kritik.

### Literatur

- ADIS, J. (1990): Thirty million arthropod species – too many or too few? *Journal of Tropical Ecology* 6: 115-118.
- ADIS, J. (1992): Überlebensstrategien terrestrischer Invertebraten in Überschwemmungswäldern Zentralamazoniens. *Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg (NF)* 33: 21-114.
- ADIS, J. (2002): Recommended sampling techniques. S. 555-576 in: ADIS, J. (Hrsg.): *Amazonian Arachnida and Myriapoda. Identification keys to all classes, orders, families, some genera, and lists of known terrestrial species.* Pensoft Publishers; Sofia.
- AGOSTI, D., MAJER, J.D., ALONSO, L.E., & SCHULTZ, T.R. (Hrsg., 2000): *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity.* Smithsonian Institution Press; Washington.
- ALONSO, L.E., & AGOSTI, D. (2000): Biodiversity studies, monitoring, and ants: an overview. S. 1-8 in: AGOSTI, D., MAJER, J.D., ALONSO, L.E., & SCHULTZ, T.R. (Hrsg.): *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity.* Smithsonian Institution Press; Washington.
- ANDERSEN, A.N. (1991): Responses of ground-foraging ant communities of three experimental fire regimes in a savanna forest of tropical Australia. *Biotropica* 23: 575-585.
- ANDERSEN, A.N., & MCKAIGIE, M. (1987): Ant communities at Rotamah Island, Victoria, with particular reference to disturbance and *Rhytidoponera tasmaniensis*. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 99: 141-146.
- ANDRADE, M.L. DE, & BARONI URBANI, C. (1999): Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present (Hymenoptera, Formicidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B*, 271: 1-889.
- ANDRESEN, E. (1999): Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian forest. *Biotropica* 31: 145-158.
- ANHUF, D., & WINKLER, H. (1999): Geographical and ecological settings of the Surumoni-Crane-Project (Upper Orinoco, Estado Amazonas, Venezuela). *Sitzungsberichte und Anzeiger der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse, Abteilung I: Biologische Wissenschaften und Erdwissenschaften* 135: 3-23.

- AUTUORI, M. (1947): Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. – Hymenoptera, Formicidae). IV. O sauveiro depois da 1.<sup>a</sup> revoada (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). Arquivos do Instituto Biológico 18: 39-70.
- BARONI URBANI, C. (1984): Clave para la determinación de los géneros de hormigas neotropicales. Graellsia 39: 73-82.
- BARONI URBANI, C., & ANDRADE, M.L. DE (2003): The ant genus *Proceratium* in the extant and fossil record. Monografie XXXVI, Museo Regionale di Scienze Naturali; Torino.
- BEATTIE, A.J. (1985): The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press; Cambridge.
- BECK, L. (1967): Die Bodenfauna des neotropischen Regenwaldes. Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica 5 (Zoologia): 97-101.
- BECK, L. (1971): Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. Amazoniana 3: 69-132.
- BERTOLETTI, J.J., & TEIXEIRA, M.B. (1995): Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata. Divulgações do Museu de Ciências e Tecnologia – UBEA/PUCRS; Porto Alegre.
- BEST, R.C., & HARADA, A.Y. (1985): Food habits of the silky anteater (*Cyclopes didactylus*) in the central Amazon. Journal of Mammalogy 66: 780-781.
- BESTELMEYER, B.T., AGOSTI, D., ALONSO, L.E., BRANDÃO, C.R.F., BROWN JR., W.L., DELABIE, J.H.C., & SILVESTRE, R. (2000a): Field techniques for the study of ground-dwelling ants: an overview, description, and evaluation. S. 122-144 in: AGOSTI, D., MAJER, J.D., ALONSO, L.E., & SCHULTZ, T.R. (Hrsg.): Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity. Smithsonian Institution Press; Washington.
- BESTELMEYER, B.T., ALONSO, L.E., & SNELLING, R.R. (2000b): The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Laguna del Tigre National Park, Petén, Guatemala. S. 75-83 in: BESTELMEYER, B.T., & ALONSO, L.E. (Hrsg.): A biological assessment of Laguna del Tigre National Park, Petén, Guatemala. RAP Bulletin of Biological Assessment 16. Conservation International; Washington.
- BESTELMEYER, B.T., & WIENS, J.A. (1996): The effects of land use on the structure of the ground ant communities in the Argentine chaco. Ecological Applications 6: 1225-1240.
- BIHN, J.H., VERHAAGH, M., BRÄNDLE, M., & BRANDL, R. (2004): Ant diversity in the Mata Atlântica (Brazil): potential of secondary forests for biodiversity conservation. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 34: 100.
- BIHN, J., VERHAAGH, M., & ENGELS, W. (2002): Diversität der Ameisenfauna in sekundären Waldhabitaten Südbrasilien: Vergleich eines Mischwaldes mit einer Eukalyptus-Plantage. Beiträge der Hymenopterologen-Tagung in Stuttgart (2002): 42.
- BLÜTHGEN, N., VERHAAGH, M., GOITÍA, W., & BLÜTHGEN, N. (2000a): Ant nests in tank bromeliads – an example of non-specific interaction. Insectes Sociaux 47: 313-316.
- BLÜTHGEN, N., VERHAAGH, M., GOITÍA, W., JAFFÉ, K., MORAWETZ, W., & BARTHOLOTT, W. (2000b): How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew. Oecologia 125: 229-240.
- BOLTON, B. (1994): Identification guide to the ant genera of the world. Harvard University Press; Cambridge (Mass.).
- BOLTON, B. (1995a): A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). Journal of Natural History 29: 1037-1056.
- BOLTON, B. (1995b): A new general catalogue of the ants of the world. Harvard University Press; Cambridge (Mass.).
- BOLTON, B. (1998): A preliminary analysis of the ants of Pasoh Forest Reserve. S. 84-95 in: LEE, S.S., DAN, Y.M., GAULD, I.D., & BISHOP, J. (Hrsg.): Conservation, management and development of forest resources. Forest Research Institute Malaysia; Kuala Lumpur.
- BOLTON, B. (2000): The ant tribe Dacetini. Memoirs of the American Entomological Institute 65: 1-1028.
- BOLTON, B. (2003): Synopsis and classification of Formicidae. Memoirs of the American Entomological Institute 71: 1-370.
- BRANDÃO, C.R.F. (1991): Adendos ao catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae). Revista Brasileira de Entomologia 35: 319-412.
- BRANDÃO, C.R.F., DINIZ, J.L.M., AGOSTI, D., & DELABIE, J.H. (1999): Revision of the Neotropical ant subfamily Leptanilloidinae. Systematic Entomology 24: 17-36.

- BRANDÃO, C.R.F., VERHAAGH, M., & DINIZ, J.L.M. (2002): A new ant subfamily from central Amazon soil samples. S. 159 in: Proceedings of the XIV International Congress of IUSI 2002 Sapporo. Hokkaido University; Sapporo.
- BROWN JR., W.L. (1973): A comparison of the Hylean and Congo-West rain forest ant faunas. S. 45-79 in: MEGGERS, B.J., AYENSU, E.S., & DUCKWORTH, W.D. (Hrsg.): Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review. Smithsonian Institution Press; Washington.
- BROWN JR., W.L. (2000): Diversity of ants. S. 45-79 in: AGOSTI, D., MAJER, J.D., ALONSO, L.E., & SCHULTZ, T.R. (Hrsg.) Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity. Smithsonian Institution Press; Washington.
- BRÜHL, C.A., GUNSALAM, G., & LINSENMAYER, K.E. (1998): Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 14: 285-297.
- BRÜHL, C.A., MOHAMED, M., & LINSENMAYER, K.E. (1999): Altitudinal distribution of leaf litter ants along a transect in primary forests on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 15: 265-277.
- BRUSSARD, L., BEHAN-PELLETIER, V., BIGNELL, D., BROWN, V., DIDDEN, W., FOLGARAIT, P., FRAGOSO, C., FRECKMAN, D., GUPTA, V., HATTORI, T., HAWKSWORTH, D., KOPATEK, C., LAVELLE, P., MALLOCH, D., RUSEK, J., SÖDERTRÖM, B., TIEDJE, J., & VIRGINIA, R. (1997): Biodiversity and ecosystem function in soil. *Ambio* 26: 563-570.
- BUCKLEY, R. (1987): Ant-plant-homopteran interactions. *Advances in Ecological Research* 16: 53-83.
- CHERRETT, J.M. (1986): History of the leaf-cutting ant problem. S. 10-17 in: LOFGREN, C.S., & VAN DER MEER, R.K. (Hrsg.): Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management. Westview Press; Boulder.
- COLWELL, R.K. (2000): EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples (Software and user's guide), Version 6. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- COLWELL, R.K., & CODDINGTON, J.A. (1994): Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 345: 101-118.
- CURRIE, C.R., SCOTT, J.A., SUMMERBELL, R.C., & MALLOCH, D. (1999): Fungus-growing ants use antibiotic producing bacteria to control garden parasites. *Nature* 398: 701-704.
- DAVIDSON, D.W. (1988): Ecological studies of neotropical ant gardens. *Ecology* 69: 1138-1152.
- DAVIDSON, D.W., COOK, S.C., SNELLING, R.R., & CHUA, T.H. (2003): Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* 300: 969-972.
- DAVIDSON, D.W., LONGINO, J.T., & SNELLING, R.R. (1988): Pruning of host plant neighbours by ants: an experimental approach. *Ecology* 69: 801-808.
- DAVIDSON, D., & MCKEY, D. (1993): The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. *Journal of Hymenoptera Research* 2: 13-83.
- DAVIDSON, D.W., & PATRELL-KIM, L. (1996): Tropical arboreal ants: why so abundant? S. 127-140 in: GIBSON A.C. (Hrsg.): Neotropical biodiversity and conservation. University of California; Los Angeles.
- DEJEAN, A., & CORBARA, B. (2003): A review of mosaics of dominant ants in rainforests and plantations. S. 341-347 in: BASSET, Y., NOVOTNY, V., MILLER, S.E., & KITCHING, R.L. (Hrsg.): Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press; Cambridge.
- DEJEAN, A., CORBARA, B., & ORIVEL, J. (1999): The arboreal ant mosaic in two Atlantic rain forests. *Selbyana* 20: 133-145.
- DEJEAN, A., CORBARA, B., ORIVEL, J., SNELLING, R.R., DELABIE, J.H.C., & BELIN-DEPOUX, M. (2000): The importance of ant gardens in the pioneer vegetal formations of French Guiana (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35: 425-439.
- DELABIE, J.H.C. (1999): Aspectos da mirmecofagia na região neotropical. *Naturalia, São Paulo* 24 (n.esp.): 225-231.
- DELABIE, J.H.C., AGOSTI, D., & NASCIMENTO, I.C. (2000a): Litter ant communities of the Brazilian Atlantic rain forest region. S. 1-17 in: AGOSTI, D., MAJER, J., ALONSO, L., & SCHULTZ, T. (Hrsg.) Sampling ground dwelling ants: case studies from the world's rain forests. Curtin

- University School of Environmental Biology Bulletin No. 18; Perth.
- DELABIE, J.H.C., FISHER, B.L., MAJER, J.D., & WRIGHT, I.W. (2000b): Sampling effort and choice of methods. S. 145-154 in: AGOSTI, D., MAJER, J.D., ALONSO, L.E., & SCHULTZ, T.R. (Hrsg.): *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press; Washington.
- ELDRIDGE, D.J. (1994): Nests of ants and termites influence infiltration in a semi-arid woodland. *Pedobiologia* 38: 481-492.
- ENGELS, W. (2003): Araukarienwald – Forschungskoooperation in der Mata Atlántica von Rio Grande do Sul. S. 239-262 in: KOHLHEPP, G. (Hrsg.): *Brasilien – Entwicklungsland oder tropische Großmacht des 21. Jahrhunderts*. Attempto Verlag; Tübingen.
- ERWIN, T.L. (1982): Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists' Bulletin* 36: 74-75.
- ERWIN, T.L. (1991): How many species are there? Revisited. *Conservation Biology* 5: 330-333.
- ESCHIENBRENNER, V. (1994): The influence of fungus-cultivating ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini) on the morphology of andosols in Martinique. S. 405-410 in: RINGROSE, A.J., & HUMPHREYS, G.S. (Hrsg.): *Soil micromorphology: studies in management and genesis*. Elsevier; Amsterdam.
- ESTACIÓN BIOLÓGICA DEL BENI (Hrsg., 1997): *Memorias. Primer Congreso Internacional. Investigación y Manejo en la Reserva de Biosfera de la Estación Biológica del Beni: 10 Años de Aportes a la Gestión Ambiental Nacional*. Trinidad, Beni (Bolivia), 2-6 de diciembre de 1996. Estación Biológica del Beni; La Paz.
- FELDMANN, M., VERHAAGH, M., & HEYMAN, E.W. (2000): *Sericomyrmex* ants as seed predators. *Ecotropica* 6: 207-209.
- FERNÁNDEZ, F. (Hrsg., 2003): *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Instituto Humboldt; Bogotá.
- FERNÁNDEZ, F. (2004): Adelomyrmecini new tribe and *Cryptomyrmex* new genus of Myrmicinae ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 44: 325-335.
- FISHER, B. (1996): Ant diversity patterns along an elevation gradient in the Réserve Naturelle Intégrale d'Andringitra, Madagascar. *Fieldiana, Zoology* (n.s.) 85: 93-108.
- FITTKAU, E.J., & KLINGE, H. (1973): On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5: 2-14.
- FLOREN, A., BIUN, A., & LINSENMAIR, K.E. (2002): Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia* 131: 137-144.
- FLOREN, A., & LINSENMAIR, K.E. (2000): Do ant mosaics exist in pristine lowland rain forests? *Oecologia* 123: 129-137.
- FOLGARAIT, P.J. (1998): Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7: 1221-1244.
- FOWLER, H.G. (1993): Relative representation of *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae) in local ground ant assemblages of the Americas. *Anales de Biología* 19 (Biologia Animal 8): 29-37.
- FRANKS, N.R., & BOSSERT, W.H. (1983): The influence of swarm raiding army ants on the patchiness and diversity of a tropical leaf litter ant community. S. 151-163 in: SUTTON, E.L., WHITMORE, T.C., & CHADWICK, A.C. (Hrsg.): *Tropical rain forest: ecology and management*. Blackwell Publishing; Oxford.
- GARCIA, M.V.B., VERHAAGH, M., & MARTIUS, C. (2002): Ant fauna in central Amazonian polyculture systems and forests. S. 233 in: LIEBERE, R., BIANCHI, H.-K., BOEHM, V., & REISDORFF, C. (Hrsg.): *Neotropical ecosystems. Proceedings of the German-Brazilian Workshop Hamburg 2000*. GKSS-Geesthacht; Geesthacht.
- GASTON, K.J. (1991): The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology* 5: 283-296.
- GASTON, K.J. (Hrsg., 1996): *Biodiversity: a biology of number and difference*. Blackwell Publishing; Cambridge.
- GOTWALD, W.H. (1995): *Army ants: the biology of social predation*. Cornell University Press; Ithaca.
- GREENSLADE, P.J.M., & GREENSLADE, P. (1977): Some effects of vegetation cover and disturbance on a tropical ant fauna. *Insectes Sociaux* 24: 163-182.
- GROOMBRIDGE, B. (Hrsg., 1992): *Global biodiversity: status of the earth's living resources*. Chapman & Hall; London.
- HAINES, B.L. (1978): Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta*

- colombica*, in Panama. *Biotropica* 10: 270-277.
- HARADA, A.Y., & ADIS, J. (1997): The ant fauna of tree canopies in Central Amazonia: a first assessment. S. 382-400 in: STORK, N.E., ADIS, J., & DIDHAM, R.K. (Hrsg.): *Canopy arthropods*. Chapman & Hall; London.
- HEIL, M., & MCKEY, D. (2003): Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 425-453.
- HERRERA-MACBRYDE, O., DALLMEIER, F., MACBRYDE, B., COMISKEY, J.A., & MIRANDA, C. (Hrsg., 2000): *Biodiversity, conservation and management in the region of the Beni Biological Station Biosphere Reserve, Bolivia*. SI/MAB Series No. 4. Smithsonian/UNESCO; Washington.
- HEYMANN, E.W., KNOGGE, C., TIRADO, E.R., & SMITH, A.C. (1998): Unter Affengnommen im Amazonasregenwald – Freilandforschung an Tamarinen in Peru. *Zeitschrift des Kölner Zoo* 41: 63-84.
- HEYWOOD, V.H. (Hrsg., 1995): *Global biodiversity assessment*. Cambridge University Press; Cambridge.
- HIROSAWA, H., HIGASHI, S., & MOHAMED, M. (2000): Food habits of *Aenictus* army ants and their effects on the ant community in a rain forest of Borneo. *Insectes Sociaux* 47: 42-49.
- HÖFER, H., BECK, L., VERHAAGH, M., HANAGARTH, W., SCHMIDT, P., LOBATO RODRIGUES, M., XAVIER, J.J.B.N., GARCIA, M.V.B., VLEK, P.L.G., MARTIUS, C., BURGER, D., RÖMBKE, J., & FÖRSTER, B. (2004): Management pflanzlicher Bestandesabfälle und seine Auswirkungen auf Streuabbau und Boden-Makrofauna in zentralamazonischen Agrar-Ökosystemen. Schlussbericht SHIFT Projekt ENV 52 – BMBF 01LT0014/CNPq 690018/00-2. Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe; Karlsruhe.
- HÖLDOBLER, B., & WILSON, E.O. (1990): *The ants*. Springer-Verlag; Berlin, Heidelberg.
- HOLWAY, D.A., LACH, L., SUAREZ, A., TSUTSUI, N., & CASE, T.J. (2002): The causes and consequences of ant invasions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 181-233.
- HORVITZ, C.C. (1981): Analysis of how ant behaviors affect germination in a tropical myrmecochore *Calathea microcephala* (P. & E.) Koernicke (Marantaceae): microsite selection and aril removal by neotropical ants, *Odontomachus*, *Pachycondyla*, and *Solenopsis* (Formicidae). *Oecologia* 51: 47-52.
- HORVITZ, C.C., & SCHEMSKE, D.W. (1986): Ant-nest soil and seedling growth in a neotropical ant-dispersed herb. *Oecologia* 70: 318-320.
- HUMPHREYS, G.S. (1994): Bioturbation, biofabrics and the biomanifest: an example from the Sydney Basin. S. 421-436 in: RINGROSE, A.J., & HUMPHREYS, G.S. (Hrsg.): *Soil micromorphology: studies in management and genesis*. Elsevier; Amsterdam.
- HUTTERER, R., VERHAAGH, M., DILLER, J., & PODLOUCKY, R. (1995): An inventory of mammals observed at Panguana Biological Station, Amazonian Peru. *Ecotropica* 1: 3-20.
- HUXLEY, C.R., & CUTLER, D.F. (Hrsg., 1991): *Ant-plant interactions*. Oxford University Press; Oxford.
- JAFFÉ, C.K. (1993): *El mundo de las hormigas*. Universidad Simon Bolivar; Caracas.
- JAKUBOWSKI, D., VERHAAGH, M., & MORAWETZ, W. (1997): Ameisengärten – ein bedeutendes Strukturelement im Kronendach neotropischer Regenwälder. S. 43 in: CRAILSHEIM, K., & STABENTHEIMER, A. (Hrsg.): *Soziale Insekten*. Abstracts IUSSI-Tagung Graz 1997. Graz.
- JANZEN, D.H. (1969): Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 50: 147-153.
- JOHNSON, R.A. (1992): Soil texture as an influence on the distribution of the desert seed-harvester ants *Pogonomyrmex rugosus* and *Messor pergandei*. *Oecologia* 89: 118-124.
- JOLIVET, P. (1986). *Les fourmis et les plantes. Un exemple de coévolution*. Boubée; Paris.
- JONES, C.G., LAWTON, J.H., & SHACHAK, M. (1994): Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- JONES, C.G., LAWTON, J.H., & SHACHAK, M. (1997): Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946-1957.
- KASPARI, M. (1993): Removal of seeds from neotropical frugivore feces: ant responses to seed number. *Oecologia* 95: 81-88.
- KASPARI, M. (1996): Testing resource-based models of patchiness in four neotropical litter ant assemblages. *Oikos* 76: 443-454.
- KEMPF, W.W. (1972): *Catálogo abreviado das formigas da região neotropical (Hymenoptera: Formicidae)*. *Studia Entomologica* 15: 3-344.

- KEMPF, W.W. (1978): A preliminary zoogeographical analysis of a regional ant fauna in Latin America. *Studia Entomologica* 20: 43-62.
- KETTERL, J., VERHAAGH, M., BIHN, J.H., BRANDÃO, C.R.F., & ENGELS, W. (2003): Spectrum of ants associated with *Araucaria angustifolia* trees and their relations to Hemipteran trophobionts. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38: 199-206.
- KETTERL, J., VERHAAGH, M., & DIETZ, B.H. (2004): *Eurhopalotrix depressa* sp. n. (Hymenoptera: Formicidae) from Southern Brazil with a key to the neotropical taxa of the genus. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39: 45-48.
- KLEINFELDT, S.E. (1986): Ant-gardens: mutual exploitation. S. 283-294 in: JUNIPER, B., & SOUTHWOOD, R. (Hrsg.): *Insects and the plant surface*. Edward Arnold; London.
- KLINGENBERG, C., & VERHAAGH, M. (im Druck): Myrmecology in the internet: possibilities of information gathering. *Beiträge zur Entomologie* 55.
- KOEPCKE, H.-W. (1987): Gründungsgeschichte und Bestimmung des Studiengebietes Panguana. *ÖGH-Nachrichten*, Wien 12/13: 1-24.
- LAMAN, T.G. (1995): Safety recommendations for climbing rain forest trees with "single rope technique". *Biotropica* 27: 406-409.
- LAVELLE, P., BIGNELL, D., LEPAGE, M., WOLTERS, V., ROGER, P., INESON, P., HEAL, O.W., & DHILLON, S. (1997): Soil function in a changing world: the role of the invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology* 33: 159-193.
- LE BRETON, J., CHAZEAU, J., & JOURDAN, H. (2003): Immediate impacts of invasion by *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae) on native litter ant fauna in a New Caledonian rainforest. *Austral Ecology* 28: 204-209.
- LEVEY, D.J., & BYRNE, M.M. (1993): Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. *Ecology* 74: 1802-1812.
- LEVINGS, S.C., & WINDSOR, D.M. (1982): Seasonal and annual variation in litter arthropod communities. S. 335-387 in: LEIGH JR., E.G., RAND, S., & WINDSOR, D.M. (Hrsg.): *The ecology of a tropical rainforest: seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Institution Press; Washington.
- 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.
- LOBRY DE BRUYN, L.A., & CONACHER, A.J. (1994): The effect of ant biopores on water infiltration in soils in undisturbed bushland and in farmland in a semi-arid environment. *Pedobiologia* 38: 193-207.
- LONGINO, J.T., CODDINGTON, J., & COLWELL, R.K. (2002): The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83: 689-702.
- LONGINO, J.T., & COLWELL, R.K. (1997): Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological Applications* 7: 1263-1277.
- LONGINO, J.T., & NADKARNI, N.M. (1990): A comparison of ground ant and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a neotropical montane forest. *Psyche* 97: 81-93.
- LOWMAN, M.D., & NADKARNI, N.M. (Hrsg., 1995): *Forest canopies*. Academic Press; San Diego.
- MAC KAY, W.P., REBELES M.A., ARREDONDO B.H.C., RODRÍGUEZ R.A.D., GONZÁLES, D.A., & VINSON, S.B. (1991): Impact of the slashing and burning of a tropical rainforest on the native ant fauna (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 18: 257-268.
- MAC KAY, W.P., & VINSON, S.B. (1989): A guide to species identification of New World ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 16: 3-47.
- MAJER, J.D. (1990): The abundance and diversity of arboreal ants in northern Australia. *Biotropica* 22: 191-199.
- MAJER, J.D. (1993): Comparison of the arboreal ant mosaic in Ghana, Brazil, Papua New Guinea and Australia: its structure and influence on arthropod diversity. S. 115-141 in: LASALLE, J., & GAULD, I.D. (Hrsg.): *Hymenoptera and biodiversity*. CAB International; Wallingford.
- MAJER, J.D. (1996): Ant recolonisation of rehabilitated bauxite mines at Trombetas, Pará, Brazilian Journal of Tropical Ecology 12: 257-273.
- MAJER, J.D., & DELABIE, J.H.C. (1994): Comparison of ant communities of annually inundated and terra firme forests at Trombetas in the Brazilian Amazon. *Insectes Sociaux* 41: 343-359.



- MAJER, J.D., DELABIE, J.H.C., & MCKENZIE, N.L. (1997): Ant litter fauna of forest, forest edges and adjacent grassland in the Atlantic rain forest region of Bahia, Brazil. *Insectes Sociaux* 44: 255-266.
- MARTIUS, C., HÖFER, H., VERHAAGH, M., ADIS, J., & MAHNERT, V. (1994): Terrestrial arthropods colonizing an abandoned termite nest in a floodplain forest of the Amazon River during the flood. *Andrias* 13: 17-22.
- MARTIUS, C., RÖMBKE, J., VERHAAGH, M., HÖFER, H., & BECK, L. (2001): Termiten, Regenwürmer und Ameisen – prägende Elemente der Bodenfauna tropischer Regenwälder. *Andrias* 15: 15-27.
- MAY, R.M. (1988): How many species are there on earth? *Science* 241: 1441-1449.
- MCGLYNN, T.P. (1999): The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasion. *Journal of Biogeography* 26: 535-548.
- MORAIS, H.C., & BENSON, W.W. (1988): Recolonização de vegetação de cerrado após queimada por formigas arborícolas. *Revista Brasileira de Biologia* 48: 459-466.
- MORAWETZ, W. (1998): The Surumoni project: The botanical approach toward gaining an interdisciplinary understanding of the function of the rain forest canopy. S. 71-80 in: BARTHLOTT, W., & WINIGER, M. (Hrsg.): Biodiversity: a challenge for development research and policy. Springer; Berlin, Heidelberg.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.B.A., & KENT, J. (2000): Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- O'DOWD, D.J., GREEN, P.T., & LAKE, P.S. (2003): Invasional 'meltdown' on an oceanic island. *Ecology Letters* 6: 812-817.
- PASSOS, L., & OLIVEIRA, P.S. (2003): Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 19: 261-270.
- PETAL, J. (1978): The role of ants in ecosystems. S. 293-325 in: BRAIN, M.V. (Hrsg.): Production ecology of ants and termites. Cambridge University Press; Cambridge.
- PERFECTO, I. (1991): Dynamics of *Solenopsis geminata* in a tropical fallow field after ploughing. *Oikos* 62: 139-144.
- PERFECTO, I., & SNELLING, R. (1995): Biodiversity and tropical ecosystem transformation: ant diversity in the coffee agroecosystem in Costa Rica. *Ecological Applications* 5: 1084-1097.
- PERFECTO, I., & VANDERMEER, J. (2002): The quality of the agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16: 174-182.
- PIZO, M.A., & OLIVEIRA, P.S. (1998): Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous Neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of southeast Brazil. *American Journal of Botany* 85: 669-674.
- PIZO, M.A., & OLIVEIRA, P.S. (2000): The use of fruits and seeds by ants in the Atlantic Forest of Southeast Brazil. *Biotropica* 32: 851-861.
- POEPPIG, E. (1836): Reise in Chile, Peru und auf dem Amazonenstrom, während der Jahre 1827-1832. Band 2. Friedrich Fleischer, J.C. Hinrichssche Buchhandlung; Leipzig.
- PORTER, S.D. (2005): A simple design for a rain-resistant pitfall trap. *Insectes Sociaux* 52: 201-203.
- QUIROZ-ROBLEDO, L., & VALENZUELA-GONZÁLEZ, J. (1995): A comparison of ground ant communities in a tropical rainforest and adjacent grassland in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Southwestern Entomologist* 20: 203-213.
- RABELING, C., VERHAAGH, M., & GARCIA, M.V.B. (2004): Diversity and nest density of non-leaf cutting, fungus growing ants (Formicidae, Myrmicinae, Attini) in an Amazonian rainforest and an agroforestry system. S. 57 in: Abstracts XIVth International Colloquium on Soil Zoology and Ecology 30.8.-3.9.04; Rouen.
- RETTENMEYER, C.W., CHADAB-CREPET, R., NAUMANN, M.G., & MORALES, L. (1983): Comparative foraging by Neotropical army ants. S. 59-73 in: JAISSON, P. (Hrsg.): Social insects in the tropics, vol. 2. Université Paris-Nord; Paris.
- ROJAS FERNÁNDEZ, P. (2003): El papel de las hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en la dinámica edáfica. S. 197-216 in: ALVAREZ-SÁNCHEZ, J. & NARANJO-GARCÍA, E. (Hrsg.): Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México. Instituto de Ecología; Xalapa.
- ROMERO, H., & JAFFÉ, K. (1989): A comparison of methods for sampling ants (Hymenoptera, Formicidae) in savannas. *Biotropica* 21: 348-352.

- ROSCISZEWSKI, K. (1995): Die Ameisenfauna eines tropischen Tieflandregenwaldes in Südostasien: Eine faunistisch-ökologische Bestandsaufnahme. Dissertation; Universität Frankfurt.
- ROSCISZEWSKI, K., & MASCHWITZ, U. (1994): Prey specialization of army ants of the genus *Aenictus* in Malaysia. *Andrias* 13: 179-187.
- ROTH, D.S., PERFECTO, I., & RATHKE, B. (1994): The effects of management systems on ground foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecological Applications* 4: 423-436.
- SCHLÜTER, A., & REGÖS, J. (1981): *Litbodydtes lineatus* (Schneider, 1799) (Amphibia: Leptodactylidae) as a dweller in nests of the leaf cutting ant *Atta cephalotes* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Attini). *Amphibia-Reptilia* 2: 117-121.
- SCHMUCK, T., VERHAAGH, M., & MORAWETZ, W. (1997): Strategien der Ressourcennutzung von Ameisen in der Baumkronenregion eines südvenezolanischen Regenwaldes. S. 84 in: CRAILSHEIM, K., & STABENTHEIMER, A. (Hrsg.): Soziale Insekten – Abstracts. IUSI-Tagung Graz 1997; Graz.
- SCHNEIRLA, T.C. (1971): Army ants: a study in social organization. Freeman & Co.; San Francisco.
- SCHUPP, E.W. (1986): *Azteca* protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juvenile trees. *Oecologia* 70: 379-385.
- SOARES, S.M., & SCHOEREDER, J.H. (2001): Ant-nest distribution in a remnant of tropical rainforest in southeastern Brazil. *Insectes Sociaux* 48: 280-286.
- SOBERÓN M.J., & LLORENTE B.J. (1993): The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- STORK, N.E. (1988): Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 321-337.
- STORK, N.E., ADIS, J., & DIDHAM, R.K. (Hrsg., 1997): Canopy arthropods. Chapman & Hall; London.
- TER STEEGE, H. (1998): Single rope techniques in tropical rain forest trees: going down safe and sound. *Biotropica* 30: 496-497.
- TOBIN, J.E. (1991): A Neotropical rainforest ant community: some ecological considerations. S. 536-538 in: HUXLEY, C.R., & CUTLER, D.F. (Hrsg.): Ant-plant interactions. Oxford University Press; Oxford.
- TOBIN, J.E. (1994): Ants as primary consumers: diet and abundance in the Formicidae. S. 279-308 in: HUNT, J.H., & NALEPA, C.A. (Hrsg.): Nourishment and evolution in insect societies. Westview Press; Boulder.
- TOBIN, J.E. (1995): Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. S. 129-147 in: LOWMAN, M.D., & NADKARNI, N.M. (Hrsg.): Forest canopies. Academic Press; San Diego.
- VANZOLINI, P.E., & HEYER, W.R. (Hrsg., 1988): Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns. Academia Brasileira de Ciências; Rio de Janeiro.
- VERHAAGH, M. (1988): „Parasitierung“ einer Ameisen-Pflanzen-Symbiose im neotropischen Regenwald? *Carolina* 46: 150.
- VERHAAGH, M. (1989): Panguana – Ort tropenökologischer Forschung am Rande Amazoniens. S. 257-268 in: HARTMANN, G. (Hrsg.): Amazonien im Umbruch. Aktuelle Probleme und deutsche Forschungen im größten Regenwaldgebiet der Erde. Reimer; Berlin.
- VERHAAGH, M. (1990): The Formicidae of the rain forest in Panguana, Peru: the most diverse local ant fauna ever recorded. S. 217-218 in: VEERESH, G.K., MALLIK, B. & VIRAKTAMATH, C.A. (Hrsg.): Social insects and the environment. Proceedings of the 11th International Congress of IUSI, 1990. Oxford & IBH Publisher; New Dehli.
- VERHAAGH, M. (1991): Clearing a tropical rain forest: effects on the ant fauna. S. 59-68 in: ERDELEN, W., ISHWARAN, N., & MÜLLER, P. (Hrsg.): Tropical ecosystems. Systems characteristics, utilization patterns, destruction, conservation concepts. Margraf; Weikersheim.
- VERHAAGH, M. (1994): *Pachycondyla luteola* (Hymenoptera, Formicidae), an inhabitant of *Cecropia* trees in Peru. *Andrias* 13: 215-224.
- VERHAAGH, M., & KLINGENBERG, C. (2004): Digital information on ant collections in Germany and their types (FoCol). S. 84-85 in: BERENDSOHN, W.G., & OEHLSCHLAEGER, S. (Hrsg.): GBIF-D: German participation in the Global Biodiversity Information Facility – Status Report 2004. PT-DLR Environmental Research and Technology; Bonn & Botanic Garden and Botanical Museum Berlin-Dahlem; Berlin.
- VERHAAGH, M., RABELING, C., & GARCIA, M.V.B. (2004): Army ants: an important part of the subterranean predator guild in forests and

- agroforestry systems in Central Amazonia (Formicidae, Ecitoninae). S. 77 in: Abstracts XIVth International Colloquium on Soil Zoology and Ecology 30.8.-3.9.04; Rouen.
- VERHAAGH, M., & ROSCISZEWSKI, K. (1994): Ants (Hymenoptera, Formicidae) of forest and savanna in the Biosphere Reserve Beni, Bolivia. *Andrias* 13: 199-214.
- VIEIRA, R.S., & HÖFER, H. (1994): Prey spectrum of two army ant species in Central Amazonia, with special attention on their effect on spider populations. *Andrias* 134: 189-198.
- VOIGT, F.A., BURKHARDT, J.F., VERHAAGH, M., & BÖHNING-GAESE, K. (2002): Regional differences in ant community structure and consequences for secondary seed dispersal of *Commiphora*-seeds. *Ecotropica* 8: 59-66.
- WARD, P.S. (1989): Systematic studies on Pseudomyrmecine ants: revision of the *Pseudomyrmex oculatus* and *P. subtilissimus* species groups, with taxonomic comments on other species. *Quaestiones Entomologicae* 25: 393-468.
- WARD, P.S. (1993): Systematic studies on *Pseudomyrmex* acacia-ants (Hymenoptera: Formicidae: Pseudomyrmecinae). *Journal of Hymenoptera Research* 2: 117-168.
- WARD, P.S. (1999): Systematics, biogeography and host plant associations of the *Pseudomyrmex viduus*-group (Hymenoptera: Formicidae), *Triplaris*- and *Tachigali*-inhabiting ants. *Zoological Journal of the Linnean Society* 126: 451-540.
- WARD, P.S. (2000): Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. S. 99-121 in: AGOSTI, D., MAJER, J.D., ALONSO, L.E., & SCHULTZ, T.R. (Hrsg.): *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press; Washington.
- WARD, P.S., BOLTON, B., SHATTUCK, S.O., & BROWN JR., W.L. (1996): A bibliography of ant systematics. University of California Publications in Entomology 116; Berkeley.
- WAY, M.J. (1963): Mutualism between ants and honeydew-producing homoptera. *Annual Review in Entomology* 8: 307-344.
- WEISSFLOG, A., STERNHEIM, E., DOROW, W.H.O., BERGHOFF, S., & MASCHWITZ, U. (2000): How to study subterranean army ants: a novel method for locating and monitoring field populations in the South East Asian army ant *Dorylus (Dichthadia) laevigatus* Smith, 1857 (Formicidae, Dorylinae) with observations on their ecology. *Insectes Sociaux* 47: 317-324.
- WHEELER, W.M., & BAILEY, I.W. (1920): The feeding habits of Pseudomyrmecinae and other ants. *Transactions of the American Philosophical Society, N.S.* 22: 235-279.
- WHITMORE, T.C., & PRANCE G.T. (Hrsg., 1987): *Biogeography and quaternary history in tropical America*. Clarendon Press; Oxford.
- WILLIAMS, E.C. (1941): An ecological study of the floor fauna of the Panama rain forest. *Bulletin of the Chicago Academy of Science* 6: 63-124.
- WILSON, E.O. (1987a): Causes of ecological success: the case of the ants. The sixth Tansley lecture. *Journal of Animal Ecology* 56: 1-9.
- WILSON, E.O. (1987b): The arboreal ant fauna of Peruvian Amazon forest. *Biotropica* 19: 245-251.
- WILSON, E.O. (1992): *The diversity of life*. Belknap Press; Cambridge (Mass.).
- WILSON, E.O. (2003): *Pheidole* in the New World: a dominant, megadiverse ant genus. Harvard University Press, Cambridge (Mass.).
- WIRTH, R., HERZ, H., RYEL, R.J., BEYSLAG, W., & HÖLLDOBLER, B. (2003): Herbivory of leaf-cutting ants. A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama. Springer; Berlin, Heidelberg.

Dr. Manfred Verhaagh  
 Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe  
 Abteilung Entomologie  
 Erbprinzenstr. 13  
 D-76133 Karlsruhe  
 E-Mail: manfred.verhaagh@smnk.de



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologie heute](#)

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Verhaagh Manfred

Artikel/Article: [Diversität und Ökologie von Ameisen in neotropischen Regenwäldern \(Hymenoptera, Formicidae\). Diversity and Ecology of Ants in Neotropical Rain Forests \(Hymenoptera, Formicidae\) 119-145](#)