

**Kausale Faktoren für die Abnahme der Artenvielfalt von Ameisen -
Untersuchung entlang eines Höhengradienten am Mt. Kinabalu, Sabah, Malaysia**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften

Vorgelegt beim Fachbereich Biologie und Informatik
der Johann Wolfgang Goethe Universität
in Frankfurt am Main

Von
Annette K.F. Malsch
aus Frankfurt am Main

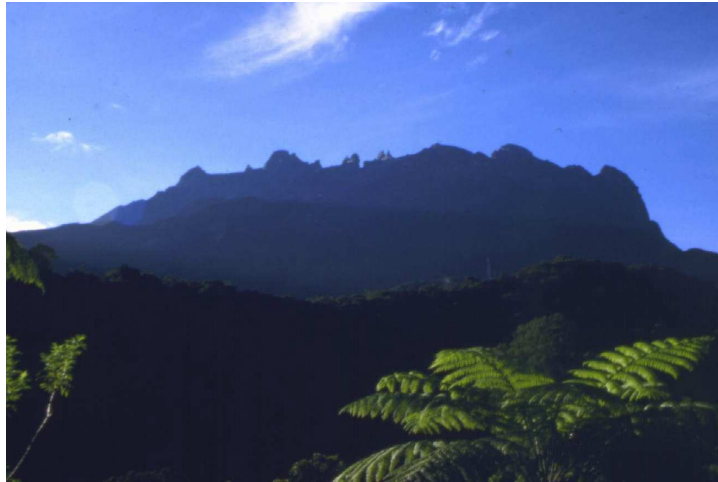
Frankfurt am Main
2002

Vom Fachbereich.....
der Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt am Main, angenommen.

Dekan:.....

Gutachter:.....

Datum der Disputation:.....



Forests of tropical mountains occupy a wide range of environmental conditions as determined by altitudinal variation in temperature, water, light and soils. Tropical lowland climates have relatively little overlap in temperature variation with tropical montane climates. As such, these steep altitudinal gradients offer a unique evolutionary laboratory for the study of how (p)lant characters vary in response to environmental variables (*sensu* Jaime Cavelier, 1996).

Für meine Eltern

INHALTSVERZEICHNIS

1	EINLEITUNG	1
2	UNTERSUCHUNGSGEBIET	3
2.1	Malaysia.....	3
2.2	Gunung Kinabalu	4
2.2.1	Geschichte und Geographie.....	4
2.2.2	Tiefland- und submontaner Regenwald	4
2.2.3	Oberbodentyp und -horizonte	6
2.3	Klima.....	6
2.3.1	El Nino.....	8
3	METHODEN	9
3.1	Höhenmessung	9
3.2	Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsmessung	10
3.3	Untersuchungen im Bodenstratum	10
3.3.1	Habitatkriterien.....	10
3.3.2	Höhenzonierung der Artenvielfalt	11
3.3.2.1	Probengröße und Durchführung.....	12
3.3.3	Sammlung von Bodennestern.....	12
3.3.3.1	Probengröße und Durchführung.....	12
3.3.4	Angebot künstlichen Nistraums.....	13
3.3.5	Messung der biologischen Aktivität des Edaphons.....	14
3.3.6	Köderversuche.....	15
3.4	Untersuchungen in der niederen Vegetation	15
3.4.1	Habitatkriterien.....	15
3.4.2	Höhenzonierung der Artenvielfalt	15
3.4.2.1	Probengröße und Durchführung.....	16
3.4.3	Sammlung von Vegetationsnestern.....	16
3.4.3.1	Probengröße und Durchführung.....	16
3.4.4	Angebot künstlichen Nistraums.....	17
3.4.4.1	Probengröße und Durchführung.....	17
3.4.5	<i>Polyrhachis</i> Höhenzonierung	17
3.5	Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie von <i>Diacamma sp.</i> über einen Gradienten von 300 Höhenmetern	17
3.5.1	Kartierung der Nester.....	18
3.5.2	Ausgrabung und Aufnahme der Nestarchitektur	18
3.5.3	24-Stunden Aktivitätsmessung	19
3.5.4	Nahrungsspektrum.....	19
3.5.5	Umsetzversuche.....	19
3.6	Statistische Methoden.....	20
3.7	Taxonomische Bearbeitung der Ameisen.....	21

4	ERGEBNISSE	22
4.1	Abiotische Faktoren	22
4.1.1	Temperatur	22
4.1.1.1	Temperatur am Boden	24
4.1.1.2	Temperatur in der Vegetation	31
4.1.1.3	Temperatur von Boden und Vegetation im Vergleich	35
4.1.2	Relative Luftfeuchtigkeit	36
4.1.2.1	Relative Luftfeuchtigkeit am Boden	36
4.1.2.2	Relative Luftfeuchtigkeit in der Vegetation	37
4.1.3	Beschaffenheit des Bodenstratums	38
4.1.3.1	Laubstreu (O-Horizont)	39
4.1.3.2	Humus (O- und A-Horizont)	39
4.1.3.3	Oberboden (B-Horizont)	41
4.1.3.4	Zusammenfassung der Veränderung der ersten 20 cm des Bodenstratums	44
4.1.4	Totholz am Boden und in der niederen Vegetation	44
4.2	Taxonomische Zusammensetzung der Ameisenfauna	49
4.2.1	Taxonomische Zusammensetzung am Boden	50
4.2.1.1	Unterfamilien	51
4.2.1.2	Gattungen	52
4.2.2	Taxonomische Zusammensetzung der niederen Vegetation	56
4.2.2.1	Unterfamilien	56
4.2.2.2	Gattungen	58
4.3	Höhenzonierung der Ameisenvielfalt in Boden- und Vegetationsstratum	59
4.3.1	Artenabnahme entlang des Höhengradienten	60
4.3.2	Abnahme von Individuenzahl und Biomasse	62
4.3.3	β -Diversität entlang des Höhengradienten	66
4.4	Artenabnahme und Temperatur	68
4.5	Pflanzenzonierung	69
4.5.1	Pflanzen ohne Ameisen	69
4.5.2	Pflanzen mit Ameisen	70
4.5.2.1	Zusammenfassung	73
4.5.3	Trophobie und extraflorale Nektarien	73
4.6	Nistraumzonierung	74
4.6.1	Nistraum am Boden	74
4.6.1.1	Vergleich der Bodennestaufnahme mit der Höhenzonierung	78
4.6.2	Nistraum in der Vegetation	80
4.6.2.1	Freinester bauende Arten und Polyrhachis-Höhenzonierung	83
4.6.3	Boden- und Vegetationsnester im Vergleich	84
4.6.4	Künstlicher Nistraum	85
4.7	Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie von <i>Diacamma</i> sp. über einen Gradienten von 300 Höhenmetern	86
4.7.1	Räumliche Verteilung der Nester	86
4.7.2	Nestarchitektur	87
4.7.3	Koloniegröße	89
4.7.4	Aktivität	90
4.7.5	Nahrungsspektrum	91
4.7.6	Umsetzversuche	91
4.7.7	<i>Pheidole</i> sp.21 in <i>Diacamma</i> sp. Nestern	93
4.7.7.1	Zusammenfassung	94

5	DISKUSSION	96
5.1	Methodendiskussion	96
5.1.1	Temperatur- und Luftfeuchtmessung	96
5.1.2	Der Mini-Container Test zur Messung der biologischen Aktivität des Edaphons	97
5.1.3	Sammelmethoden am Boden	98
5.1.4	Sammelmethoden in der niederen Vegetation	99
5.2	Einschätzung des Einflusses der in der Studie untersuchten Parameter auf die Artenabnahme der Ameisen mit zunehmender Höhe	100
5.2.1	Temperatur	100
5.2.1.1	Direkter Einfluß auf die Ameisenzönosen am Boden und in der niederen Vegetation	101
5.2.1.2	Fallbeispiel <i>Diacamma</i> sp.	105
5.2.2	Relative Luftfeuchtigkeit	107
5.2.3	Nistraum	108
5.2.3.1	Boden	108
5.2.3.2	Niedere Vegetation	111
5.2.4	Nahrungsressourcen	114
5.2.4.1	Direkte Nutzung von Pflanzen	115
5.2.4.2	Indirekte Nutzung von Pflanzen	118
5.2.4.3	Nahrung am Boden als limitierender Faktor – Fallbeispiel <i>Diacamma</i> sp. und Literaturstudien	120
5.2.4.4	Weitere Nahrungsressourcen am Boden und in niederer Vegetation	124
5.3	Zusammenfassende Bewertung der Artenabnahme von Ameisen entlang eines Höhengradienten	125
5.3.1	Die Abnahme der Ameisenarten des Bodenstratums	126
5.3.1.1	580 m bis 830 m	127
5.3.1.2	830 m bis 1140 m	128
5.3.1.3	1140 m bis 1340 m	129
5.3.1.4	1340 m bis 1520 m	130
5.3.1.5	Fallbeispiel <i>Diacamma</i> sp.	130
5.3.2	Die Abnahme der Ameisenarten der niederen Vegetation	130
5.3.2.1	580 m bis 830 m	131
5.3.2.2	830 m bis 1140 m	131
5.3.2.3	1140 m bis 1340 m	132
5.3.2.4	1340 m bis 1520 m	133
5.3.3	Die Artenabnahme aus historisch-tiergeografischer Sicht	134
5.4	Anwendung der Ergebnisse auf offene Fragestellungen zur Beschränkung der Artenvielfalt von Ameisen	135
5.4.1	Bedeutung der ermittelten Faktoren für die Artenvielfalt von Ameisen entlang anthropogener Störungsgradienten	135
5.4.2	Montane Ameisenarten	136
5.4.3	Ausbreitungsgrenze von tropischen Ameisen im Vergleich zu anderen Arthropodengruppen	137
6	ZUSAMMENFASSUNG	140
7	LITERATUR	142
8	ABBILDUNGS- UND TABELLENVERZEICHNIS	153
9	ANHANG	161
9.1	Untersuchungsgebiet	161
9.2	Abiotische Faktoren	161
9.3	Biologische Aktivität des Edaphons	162

9.4 Taxonomische Zusammenfassung.....	162
9.5 Höhenzonierung	171
9.6 Pflanzenzonierung	172
9.7 Nistraum	172
9.8 Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie von <i>Diacamma</i> sp.....	173

1 EINLEITUNG

Tropische Tieflandregenwälder sind für ihre hohe Artenvielfalt und außergewöhnlich hohe Biodiversität bekannt. Bisher sind weltweit ca. 1,5 Millionen Tierarten beschrieben, doch die Schätzungen der möglichen Gesamtartenzahl, allein nur der Arthropoden, liegen zwischen weiteren 10 und 80 Millionen Arten (Gaston 1991, Stork 1988, Erwin 1982). Die Diskrepanzen zwischen diesen Zahlen machen deutlich, wie weit wir noch von einer realistischen Einschätzung der weltweiten und insbesondere der tropischen Artenvielfalt entfernt sind. Auch darum ist seit einigen Jahren die Biodiversitätsforschung wieder in den Mittelpunkt des Interesses gerückt (Linsenmair 1990).

Neben der Feststellung der Artenvielfalt steht die Frage nach ihren Ursachen und nach ihrer Aufrechterhaltung im Vordergrund. Zur Frage der Aufrechterhaltung werden zwei prinzipielle Erklärungsansätze diskutiert, die jeweils in Form verschiedener Modelle formuliert wurden. Die stochastischen Fluktuationsmodelle (Hubbel & Foster 1986, Pickett & White 1985, Connell 1978) gehen davon aus, daß die Zusammensetzung einer Lebensgemeinschaft und die Häufigkeit einer Art in entscheidender Weise von Zufallsprozessen bestimmt werden. Die Nischenüberlappung mehrerer bzw. vieler Arten ist so stark, daß nicht vorhersehbar ist, welche einen frei gewordenen Platz in einer Lebensgemeinschaft einnehmen wird (Linsenmair 1990). Die deterministischen Gleichgewichtsmodelle (Tilman 1982, Ashton 1969, Pianka 1966) arbeiten hingegen mit der Annahme, daß die vorhandenen Ressourcen über interspezifische Konkurrenz aufgeteilt werden und die Arten einer Lebensgemeinschaft jeweils ihre eigene Nische bilden, in der sie ihren Konkurrenten überlegen sind (Linsenmair 1990). Das Erarbeiten solcher theoretischen Erklärungsansätze ist grundlegend für das Verständnis der Regenwald-Ökosysteme. Es gibt jedoch bisher kaum Studien, die versuchen, die ökologischen Faktoren, die die Artenvielfalt eines Taxons bedingen, kausal zu untersuchen (Brühl 2001). Gerade vor dem Hintergrund der deutlichen Faunenverarmung von anthropogen beeinflussten Regenwäldern wären solche Studien wichtig. Sie liefern Hinweise darauf welche Bedingungen erfüllt sein müssen, um in Nutzwäldern den Verlust an Artenvielfalt so gering wie möglich zu halten. Die vorliegende Arbeit versucht, mit Hilfe eines neuen Forschungsansatzes dieses Problem anzugehen und neue Erkenntnisse zu diesem Themenbereich beizutragen.

Die grundlegende Idee ist, die Artenabnahme eines Taxons und die sie potentiell verursachenden Faktoren entlang eines natürlichen Gradienten in einem unbeeinflussten Habitat aufzunehmen, um im Umkehrschluß Hinweise zu finden, welche Bedingungen für die Aufrechterhaltung der Artenvielfalt entscheidend sind. Eine solche Untersuchung ist dazu geeignet, grundlegende Hinweise zu liefern, um dann zu einem späteren Zeitpunkt gezielte Fragen entwickeln und diese durch experimentelle Eingriffe verifizieren zu können. Als natürlicher Gradient wurde ein Höhengradient innerhalb eines primären Klimaxwaldes gewählt, da hier einerseits anthropogene Einflüsse ausgeschlossen werden können und andererseits einige abiotische Faktoren sich graduell verändern.

Die basale Voraussetzung für diese Untersuchung war demnach eine starke Artenvielfaltsveränderung eines Taxons mit zunehmender Höhe, wodurch sich Ameisen (Hymenoptera: Formicidae) besonders als Untersuchungsobjekt anboten. Sie zeigen zum einen eine sehr starke Arten- und Abundanzabnahme mit zunehmender Höhe (z.B. Brühl et al. 1998, Fisher 1998, Samson et al. 1997, Olson 1994), zum anderen kommt ihnen aufgrund ihrer großen Biomasse und Abundanz sowie ihres dominierenden ökologischen Einflusses auf ihre Umwelt eine Schlüsselrolle im Tieflandregenwald zu (Stork 1988, Fittkau & Klinge 1973). Auch sind sie von der subarktischen Tundra bis in karge Wüstenregionen verbreitet (Bolton 1994) und in den gemäßigten Breiten bis auf 4000 m Höhe zu finden (Brown 1973). Vor diesem Hintergrund ist die starke Abnahme der Ameisenarten und -abundanz entlang eines Höhengradienten im tropischen Regenwald ein bisher nicht geklärtes Phänomen., wobei die Frage, warum sie ab 2300 m in den Tropen völlig verschwunden sind (Brühl 1999, Olson 1994, Collins 1980, Janzen

1976, Brown 1973), ein besonders interessantes Problem darstellt. Im Hinblick auf die möglichen Ursachen dieser gegenüber den gemäßigten Breiten so niedrigen Grenze existieren nur einige vage Vermutungen:

- a) Janzen (1967) stellt die Hypothese auf, daß die geringen Tagestemperaturschwankungen der Tropen entlang von Höhengradienten eine geringere Überlappung der Temperaturspektren zur Folge haben und so in einer „schnelleren“ Temperaturabnahme resultieren als in gemäßigten Breiten. Organismen, die in den Tropen seit Jahrtausenden mit diesen sich kaum verändernden klimatischen Bedingungen leben, haben daher im Laufe der Evolution ihre Toleranzbereiche entsprechend angepaßt und optimiert. So treffen engere Temperaturtoleranzbereiche auf eine schnellere Temperaturabnahme, was eine beschleunigte Artenabnahme entlang des Höhengradienten zur Folge hat.
- b) Brown (1973) vermutet, daß die Wärmestrahlung der Sonne der limitierende Faktor ist, da zu kühle und schattige Bedingungen eine ausreichende Aufwärmung der Ameisen zur effizienten Futtersuche oder der Larven zu einer ausreichenden Entwicklungsgeschwindigkeit verhindern könnten (allgemein: Verlangsamung biochemischer Prozesse).
- c) Olson (1994) und Brühl (1999) fügen zusammenfassend noch die Vermutungen hinzu, daß im Übergang zum Bergregenwald zu kalte Temperaturen, unter Wasser stehendes Bodensubstrat, niedriger pH-Wert des Bodens und Pflanzenartenwechsel der Vegetation zu einem Mangel an Nahrungs- und Nistressourcen führen können.

Ziel dieser Arbeit war es, empirisch besser fundiertere Hinweise auf die abiotischen und biotischen Faktoren zu finden, die für die Artenabnahme der Ameisen mit zunehmender Höhe verantwortlich sind. Grundlegender Versuchsansatz war dabei eine vergleichende Durchführung der Untersuchungen im Boden- und Vegetationsstratum. Die Unterschiedlichkeit beider Ameisengemeinschaften in Lebensraum, Verhalten, Ernährung, taxonomischer Zusammensetzung und evolutiver Entwicklung (Brühl et al. 1998, Maschwitz 1992, Baroni-Urbani et al. 1992, Hölldobler & Wilson 1990) sollte eine gute Chance bieten, über gleichartige und divergierende Veränderungen in den beiden Gemeinschaften etwas über die ursächlichen Faktoren zu erfahren.

Ausgangspunkt der Untersuchung war eine parallele Erfassung der Ameisenzönosen am Boden und in der niederen Vegetation entlang eines Höhengradienten zwischen dem Tiefland- bis zum unterem Bergregenwald, um

- festzustellen, ob die Abnahme in den Straten gleich oder unterschiedlich verläuft,
- herauszufinden, wie die taxonomische Zusammensetzung der Straten-spezifischen Zönosen beschaffen ist,
- die Artenvielfalt und Diversität entlang des Höhengradienten zu vergleichen.

Weiterhin sollten abiotische Parameter aufgenommen und eine nähere vergleichende Untersuchung ausgewählter ökologischer, für die Ameisenarten beider Straten relevanter Parameter durchgeführt werden. Hier stand der Nistraum an erster Stelle, um einen besonders wichtigen Aspekt für das Vorkommen der Arten aufzuklären:

- Temperaturmessung entlang des Höhengradienten in beiden Straten
- Aufnahme der relativen Luftfeuchtigkeit entlang des Höhengradienten in beiden Straten
- Pflanzenzonierung entlang des Höhengradienten
- Qualitative und quantitative Aufnahme des genutzten und potentiellen Nistraums in beiden Straten (insbesondere Boden- und Totholzbeschaffenheit)

Abschließend wurde eine der wenigen Arten ausgewählt, die über einen größeren Höhenbereich vorkam, und Aspekte ihrer Ökologie über einen Höhengradienten von 300 m untersucht. Hiermit sollte geklärt werden

- ob diese Art ökologische Anpassungen entlang des Umweltgradienten aufweist
- und welche Faktoren für ihr Verschwinden oberhalb ihrer ermittelten Verbreitungsgrenze verantwortlich sein könnten.

2 UNTERSUCHUNGSGBIET

Da für geplante Untersuchung die Kenntnis möglichst vieler Faktoren der abiotischen und biotischen Umwelt von Ameisen von großem Vorteil ist, bot sich der Mt. Kinabalu in Sabah als ideales Untersuchungsgebiet an. An ihm wurden in der Vergangenheit schon viele Höhenzonierungen seiner Flora und Fauna durchgeführt, die teilweise für die Einschätzung der Lebensräume der Ameisen von großem Wert waren (z.B. Kitayama & Iwamoto 2001, Brühl et al. 1999, Brühl 1996, Kitayama 1999, Leideritz 1993, Burmester 1993, Kitayama 1992, Beaman & Beaman 1990, Frahm et al. 1990, Holloway 1970)

2.1 Malaysia

„Malaysia and the adjacent parts of Indonesia taken together are probably the largest truly ever-wet area in the world“ (Richards 1978). Der malaiische Archipel ist in die große paläotropische Region integriert und reicht von Süd-Ost-Asien bis Nord-Australien. Er liegt auf zwei tektonisch besonders aktiven Platten: dem Sundaschelf (Malaysia, Philippinen und Teile Indonesiens) und dem Sahulschelf (Teile Indonesiens, New Guinea und Nord-Australien). In Malaysia ist ein extrem artenreicher Dipterocarpaceen Tieflandregenwald die vorherrschende Waldformation (Whitmore 1993), doch wurde inzwischen der größte Teil der ausgedehnten Tieflandregenwälder in wirtschaftliche Nutzfläche umgewandelt. Malaysia besteht aus der west-malaysischen Halbinsel und den auf Borneo liegenden ost-malaysischen Bundesstaaten Sabah und Sarawak (Abb. 2.1.1). Das Inland Borneos wird von Südwest nach Nordost vom einem mit Regenwald bewachsenen Gebirgsmassiv durchzogen, das schließlich im Mt. Kinabalu (4097 m) in Sabah seinen höchsten Punkt findet (Abb. 2.1.1). Poring Hot Springs ($6^{\circ}02'N$, $116^{\circ}42'E$) ist eine Nebenstation des 753,7 km² großen Kinabalu National Parks ($6^{\circ}04'N$, $116^{\circ}33'E$) und liegt ca. 120 km nord-östlich von Kota Kinabalu. Alle Untersuchungen wurden dort am „East-Ridge“ des Mt. Kinabalu durchgeführt.

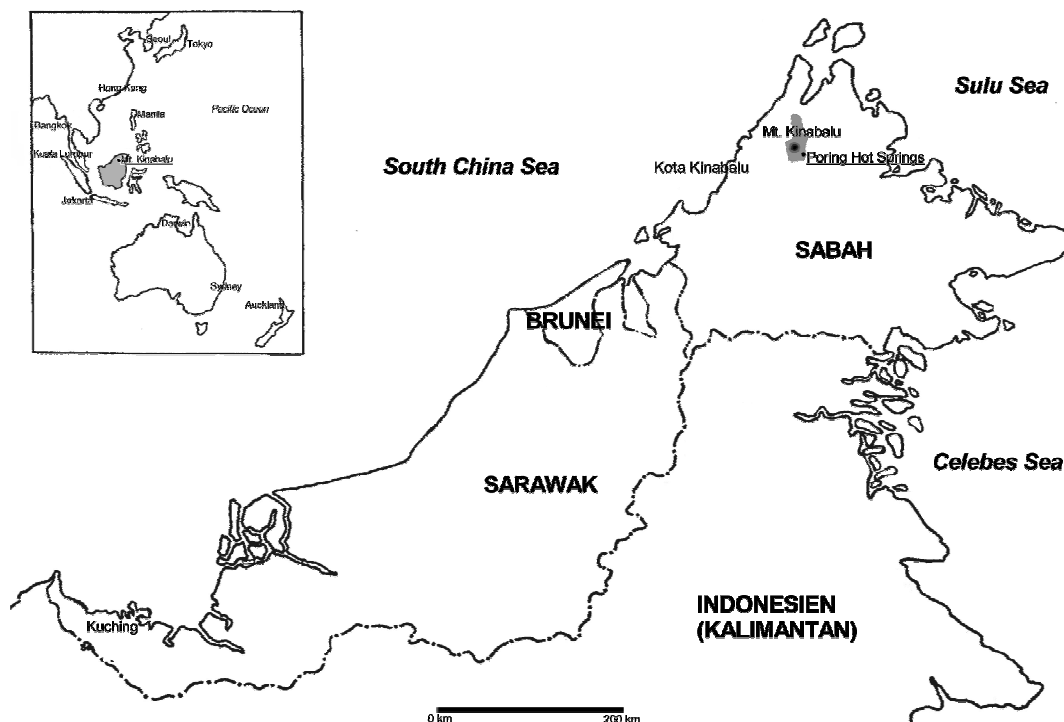


Abb. 2.1.1: Die Lage Borneos und des Mt. Kinabalus im malaiischen Archipel (kleine Karte) und die Lage des Mt. Kinabalus und des Untersuchungsgebietes Poring Hot Springs in Sabah, Ost-Malaysia auf Borneo.

2.2 Gunung Kinabalu

2.2.1 Geschichte und Geographie

Der Gunung Kinabalu (malays.: Berg Kinabalu) ist mit 4097 m die höchste Erhebung zwischen dem Himalaya Gebirgsmassiv und dem Mt. Wilhelm (4508 m) in Papua Neu Guinea. Sein heutiger Name ist wahrscheinlich auf den Begriff „*nabalu*“ aus der Sprache der Dusun zurückzuführen, einer der größten Bevölkerungsgruppen Sabahs, der im übertragenen Sinne „Ruheort der toten Seelen“ bzw. „geisterfüllter Fels“ bedeutet. Ursächlich für seine Entstehung waren tektonischen Verschiebungen dreier Erdplatten: der südchinesischen Platte, der Sulu-See Platte und der eurasischen Platte vor ungefähr 40 Millionen Jahren. Die dadurch entstehende Hitze schmolz das Gestein und flüssiges Magma begann sich langsam durch die Erdkruste nach oben zu drücken, um dann vor vier bis zehn Millionen Jahren über Meereshöhe anzusteigen. In diesen Zeitraum begann auch die Besiedelung des Kinabalu durch Flora und Fauna. Er hebt sich auch heute noch um ca. 3 mm pro Jahr (Wong & Chan 1997, Choi 1996, Jacobson 1978 nach Beaman & Beaman 1990, Myers 1978 nach Beaman & Beaman 1990).

Der Gunung Kinabalu besteht vollständig aus einem ovalen Batholith (großes Tiefengesteinsmassiv) aus Granit, dessen oberer Teil heute das 150 km² große Gipfelplateau bildet und das bis vor 9200 Jahren noch von einer 5 km² großen Eiskappe bedeckt war. Einzelne Moränen reichten hinunter bis 3000 m. Das Granitplateau reicht heute bis in ca. 3350 m - 3700 m über N.N. hinunter und ist, neben dem in diesem Bereich zunehmend auftretenden Bodenfrost, ursächlich für die bis hierhin reichende Florengrenze der subalpinen Vegetationszone. Die Baumgrenze des subalpinen Waldes liegt bei ca. 3400 m und die subalpine Zone beginnt bei 2800 m. Darunter folgt der obere montane Bergregenwald (2800 m bis 2000-2350 m), der submontane Regenwald (2000 – 2350 m bis 1200 m) und schließlich der Tieflandregenwald (< 1200 m). Die Waldformationen korrelieren mit den Bodentypen: subalpine Inceptisole, montane Histosol/Spodosol Komplexe und Tiefland-Oxisole (Wong & Chan 1997, Choi 1996, Kitayama 1992). Heute findet man ca. 4000 Arten an Gefäßpflanzen aus 180 Familien und 950 Gattungen am Mt. Kinabalu (Beaman & Beaman 1990). Die montanen Waldzonen weisen sogar Florenelemente gemäßiger Breiten auf wie Arten der Gattungen *Ranunculus* (Hahnenfuß) und *Euphrasia* (Augentrost) sowie Koniferen der austral-antarktischen Region wie die der Gattungen *Leptospermum* und *Dacrydium* (Wong & Chan 1996, Beaman & Beaman 1990).

2.2.2 Tiefland- und submontaner Regenwald

Die vorliegende Untersuchung wurde im Tieflandregenwald und im submontanen Regenwald durchgeführt (Abb. 2.2.1). Im Tieflandregenwald gibt es 11 vorherrschende Pflanzenfamilien (Bombacaceae, Burseraceae, Dipterocarpaceae, Fabaceae, Gonystylaceae, Meliaceae, Moraceae, Rubiaceae, Rutaceae, Sapindaceae und Xanthophyllaceae). Die Dipterocarpaceae (insbesondere die Gattung *Shorea*) sind die dominierende Familie im Tieflandregenwald, doch kommen auch einige wenige Arten im Bergregenwald vor. Ebenso können auch noch Arten der Moraceae im Unterwuchs des Bergregenwald gefunden werden. Jedoch ist keine der im Tiefland vorkommenden typischen Pflanzenfamilien noch für den unteren Bergregenwald charakteristisch.

Der submontane Regenwald wird auch als „lauro-fagaceous zone“ (Steenis 1964) bezeichnet. Hier fand Kitayama (1992) fünf vorherrschende Pflanzenfamilien: Fagaceae, Lauraceae, Theaceae, Myrtaceae und Elaeocarpaceae. Fagaceae und Lauraceae sind am Mt. Kinabalu weit verbreitet und kommen auch in Tiefland- sowie in subalpinen Zonen vor. Im Gegensatz zu einer

im Vergleich zum Tieflandregenwald geringeren Artenvielfalt an Bäumen und Sträuchern weist der Bergregenwald eine sehr hohe Artenvielfalt an Epiphyten auf.

Die Festlegung der Grenze zwischen Tiefland- und submontanen Regenwald (1200 m N.N.) von Kitayama (1992) beruht allerdings auf einer eher willkürlich festgelegten unteren Grenze der prozentualen Übereinstimmung beider Florengemeinschaften von weniger als 10 %. Wie seine Untersuchung zeigte, ähnelten sich die Artengemeinschaften von 600 m und 800 m zu 45,3 %, wohingegen beide Höhen zusammengenommen der Artengemeinschaft auf 1000 m nur noch zu 18,4 % glichen. Die Artenzusammenfassung von 600 m bis 1000 m ähnelte der auf 1200 m nur noch zu ca. 12 %. Diese Werte sprechen dafür, daß schon zwischen 800 m und 1000 m ein deutlicher Florenwechsel (Arten turnover) beginnt. Dieser Höhenbereich wird anscheinend auch von den Autoren früher durchgeführter Pflanzenzonierungen favorisiert, die die Grenze zum unteren Bergregenwald bei 900 m bis 1000 m annehmen (nach grafischer Übersicht in Kitayama 1992: Pflanzenzonierungen von Cockburn 1978, Hotta 1974 und Menzel 1988). Es scheint mir hier ein Ermessensspielraum vorzuliegen, der vor allem verdeutlicht, daß es schwierig ist, zwischen Tieflandregenwald und submontanem Regenwald eine scharfe Grenze zu ziehen. Grubb (1974) stellt in diesem Zusammenhang fest, daß sich Tieflandregenwald und unterer Bergregenwald generell in der mittleren Blattgröße gleichen und sich in Laubblattfallmenge sowie Baumhöhe überschneiden. Unter Einbeziehung der in dieser Studie erhaltenen Ergebnisse wird deutlich, daß zwischen 900 m und 1000 m des Tieflandregenwaldes eine Übergangszone beginnt (Abb. 4.1.26, S.41), in der Fagaceen und Lauraceen zunehmend die Dipterocarpaceen verdrängen und die im Bereich zwischen 1140 m und 1340 m im Bergregenwald endet (Tab. 4.5.2, S.71; Abb. 2.2.1).

Im Rahmen dieser Arbeit habe ich die Arbeitshöhe 1140 m begrifflich noch dem Tieflandregenwald zugeordnet, wobei jedoch entsprechend den obigen Ausführungen zu beachten ist, daß diese Höhe wahrscheinlich schon sehr viele Florenelemente des submontanen Regenwaldes enthält.



Abb. 2.2.1: Von links nach rechts: Regenwald auf 600 m (Tieflandregenwald), 1140 m (Übergangszone) und 1520 m N.N. (unterer Bergregenwald) des East-Ridge am Mt. Kinabalu, Sabah, Malaysia.

2.2.3 Oberbodentyp und –horizonte

Die beiden wesentlichen Prozesse der Bodenbildung sind Gesteinsverwitterung und der Abbau von organischem Material. In allen feuchten tropischen Regionen vollziehen sich diese bodenbildenden Prozesse, aufgrund der warmen Temperaturen und des vielen Regens, sehr schnell. Die löslichen Bestandteile werden als Lösungen dem Boden wieder entzogen („leaching“) und der zurückbleibende Boden besteht in den Tropen üblicherweise vorwiegend aus lehmigen Mineralien (unlösliche Produkte des Verwitterungsprozesses). Böden können auf der Basis der Teilchengröße der Mineralien klassifiziert werden. Teilchen der Größe 0-0,002 mm werden als Lehm bezeichnet, von 0,002-0,02 mm Durchmesser als Schlick und Partikel > 0,02 mm als Sand. Viele tropische Böden sind gelb, orange oder rot gefärbt und deuten damit ihren hohen Gehalt an Eisenoxid an. Nach Kitayama (1992) sind die Mineralböden der Tieflandregionen des Kinabalu Oxisole (B-Horizont; Tab. 2.2.1). Am East-Ridge gehen sie aus Sedimentgestein hervor (C-Horizont), das vor 40 Millionen Jahren vom Meeresboden mit angehoben wurde. Es setzte sich aus Schiefer, Schieferton, Schlick und Sandstein zusammen (Choi 1996, Cranbrook & Edwards 1994). Im submontanen Bereich werden diese gelben Lehmböden zwischen 1300 m und 1600 m durch Podsole mit Rohhumus abgelöst, die nicht mehr mit Mineralbestandteilen des Bodens durchmischt sind (Malkmus 1988).

In der vorliegenden Arbeit wurde nicht die übliche Einteilung der Bodenhorizonte verwandt (Tab. 2.2.1), da die Plots mit der Laubstreu beginnend schichtweise abgetragen wurden. Daher ergaben sich folgende Einteilungen: 1) Laubstreuerschicht (entspricht dem oberen O-Horizont), 2) Humuswurzelschicht (HWS) zusammen mit der obersten Mineralbodenschicht (entspricht dem unteren O-Horizont und dem A-Horizont) und 3) Oberboden bis in 20 cm Tiefe (entspricht dem B-Horizont). Der C-Horizont wurde nicht erreicht.

Tab. 2.2.1: Klassifikation der Bodenhorizonte nach Cranbrook & Edwards (1994).

Horizont	Allgemeine Beschreibung
O	Oberflächliche Streuschicht, zerkleinertes organisches Material und Wurzelmatte. Je nach Zersetzungsgrad des Bestandabfalls können weitere Unterteilungen vorgenommen werden.
A	Der oberste Bereich der Mineralbodens. Besitzt er unterschiedliche Färbungen, kann er weiter unterteilt werden.
B	Mineralischer Horizont unter der Oberfläche, in dem sich aus den oberen Bereichen stammende Verbindungen ablagern.
C	Das Ausgangsgestein bzw. Übergang zum Ausgangsmaterial (verwitternder B-Horizont).

2.3 Klima

Das tropische Klima ist gekennzeichnet durch eine gleichbleibend hohe Temperatur, die auf Meereshöhe ca. 26°C beträgt und selten 34°C überschreitet (Whitmore 1993, Jacobs 1988). Als Definitionskriterium für tropisches Klima dient oft eine Durchschnittstemperatur, die auch im kältesten Monat noch bei mindestens 18°C liegt (Whitmore 1993). Diese Grenze beruht auf dem von Köppen (1936) entworfenen thermalen System, das eine Mindesttemperatur von 18°C für tropisches Klima festsetzt. Da dadurch jedoch in den meisten Fällen die tropischen Bergregenwälder ausgeschlossen werden, wird als alternatives Definitionsmerkmal für tropisches Klima ein Unterschied von weniger als fünf Grad zwischen den Durchschnittstemperaturen des kältesten und des wärmsten Monats benutzt. Diese Definition

veranschaulicht einen entscheidenden Unterschied zwischen den tropischen und gemäßigten Breiten. Die Tagesschwankungen der Durchschnittstemperatur in den Tropen übertreffen bei weitem die der Jahrestemperatur (sogenanntes „Tageszeitenklima“). Daher sind in den Tropen die täglichen Temperaturmaxima und –minima die entscheidenden Grenzwerte für die belebte Umwelt und erfahren dadurch eine besondere Bedeutung. Trotzdem gibt es auch in den immerfeuchten Tropen jahreszeitliche Unterschiede, die jedoch vor allem durch die Menge der Niederschläge bestimmt werden. Selbst während „trockener Perioden“ gibt es nur kurze Zeiträume von ein paar Tagen oder wenigen Wochen, in denen kein Niederschlag fällt. Diese Zeiträume werden hier aufgrund der einfacheren Handhabung trotzdem als „Trockenzeiten“ bezeichnet, obwohl sie nicht mit den mindestens zweimonatigen Trockenzeiten der z.B. Monsunregionen vergleichbar sind. Während der tropischen Trockenzeit in Poring Hot Springs sind kurze, heftige, nächtliche Regenfälle charakteristisch und die restliche Zeit eines Tagesganges (24 Stunden) bleibt es trocken und unbewölkt. Daher schwanken die Tagestemperaturen in dieser Jahreszeit stärker als in der Regenzeit, die durch tägliche stundenlange Regenfälle, die in seltenen Fällen auch mal mehrere Tage anhalten können, charakterisiert ist. Nur sehr selten reißt die Wolkendecke auf bzw. gibt es Regenpausen von mehr als einem Tag (Whitmore 1993, Strasburger 1998; pers. Beob.).

Das Klima auf Borneo ist insbesondere durch Monsunwinde bestimmt, die durch Konvektion über dem Äquator entstehen und durch Sonnenenergie sowie Erdrotation angetrieben werden. Die Konvektionsströme bewegen sich vom Äquator ausgehend ungefähr zwischen dem 23°N und 23°S Breitengrad und definieren den tropischen Klimaraum. Von dort aus kehren sie zurück und treffen in der Äquatorregion, an der „Inter-Tropical Convergence Zone“ (ITCZ), wieder aufeinander. Die saisonalen Klimaveränderungen der Tropen werden durch die Bewegungen der ITCZ bestimmt, die der Sonne folgend zwei mal den Äquator überschreitet. Sie wandert über Borneo in Richtung Süden und überquert im Laufe des Novembers den Äquator. Zwischen Dezember und März liegt die ITCZ bei ca. 5°-10°S und daher kommt der Wind in Sabah während dieser Zeit aus nord-östlicher Richtung. Daraufhin wandert die ITCZ im Mai wieder über Borneo hinweg in nördlicher Richtung bis zum Breitengrad 15°N, wodurch dann Sabah von Juni bis September Wind aus süd-westlicher Richtung erfährt. Typischerweise entstehen durch diese Bewegungen zwei Regenzeiten im Jahr, die regional unterschiedlich ausgeprägt sein können (Cranbrook & Edwards 1994). In Poring Hot Springs fällt der meiste Regen zwischen Dezember und Februar. Eine zweite weitaus schwächere Regenzeit kann zwischen Juli und September auftreten (Kitayama et al. 1999; pers. Beob.).

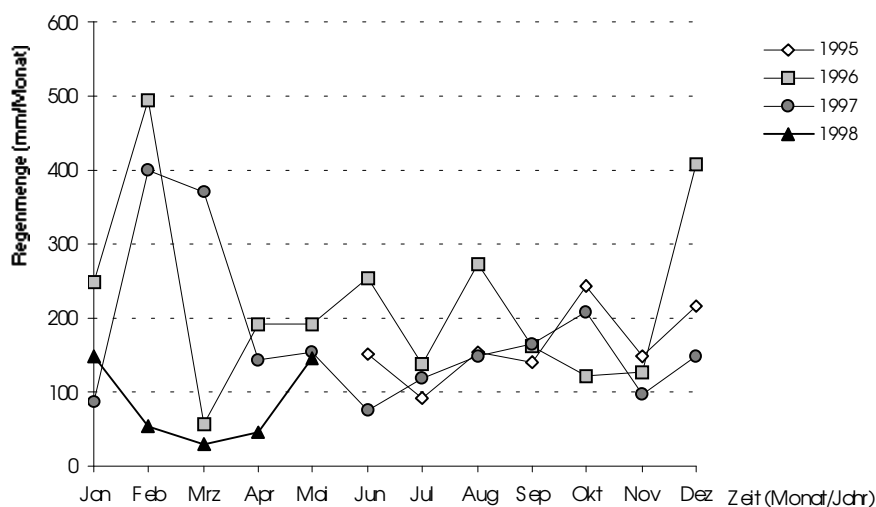


Abb. 2.3.1: Regenmengen pro Monat (mm) in Poring Hot Springs von Juni 1995 bis Mai 1998 nach Jahren getrennt (Daten aus Kitayama et al. 1999).

2.3.1 El Nino

Das El Nino Phänomen entsteht in Abständen von wenigen Jahren im pazifischen Ozean. Das warme Wasser des westlichen, äquatorialen, tropischen Pazifiks verschiebt sich nach Osten in die Regionen des normalerweise kalten, östlichen Pazifiks und löst damit eine klimatische Kettenreaktion aus, die vor allem in den östlichen tropischen Gebieten zu großer Trockenheit führen kann. Ein solches Ereignis fand von Ende 1997 und bis Anfang 1998 statt und beeinflusste die Regenmenge in Poring Hot Springs zwischen Dezember und April erheblich (Abb. 2.3.1). Von Februar bis April 1998 waren die trockensten Monate, doch trotzdem regnete es in Poring gelegentlich und die maximalen Luftfeuchtigkeitswerte waren meistens nahe 100 % (Kitayama et al. 1999). Im Mai stieg die Regenmenge wieder rapide an und das Klima normalisierte sich wieder. Die Untersuchungen für das vorliegende Projekt fanden 1998 von Anfang Mai bis Ende Juli statt. In den letzten beiden Aprilwochen und der ersten Maiwoche waren am Zustand der Waldes und des Bodenstratums die Folgen dieser trockenen Periode deutlich zu erkennen, doch mit einsetzendem Regen konnte ich eine überraschend schnelle Regeneration des Bodenstratums (gleichmäßige Durchfeuchtung und Abundanzzunahme von Ameisennestern in der Humusschicht und kleinem Totholz) und der niederen Vegetation beobachten.

3 METHODEN

3.1 Höhenmessung

Zur Höhenmessung wurde der Höhenmesser "CASIO Module Nr. 1282 GE" verwendet (Auflösung: 5 m). Er wurde jeweils auf Meereshöhe geeicht, wenn möglich, mehrere Male pro Aufenthalt. Die Differenzen zwischen den Höhen wurden direkt während eines Auf- oder Abstiegs gemessen, um den Einfluß wetterbedingter Luftdruckschwankungen so gering wie möglich zu halten. Zudem wurden über den gesamten Untersuchungszeitraum hinweg immer wieder Messungen an festgelegten Punkten durchgeführt. Die in der Arbeit angegebenen Höhen sind Mittelwerte aus diesen Messungen (Tab. 3.1.1; pro Höhe $n \geq 15$). Die technische Meßgenauigkeit liegt bei 5 % der Höhendifferenz plus 30 m.

Aufgrund von natürlichen und anthropogenen Veränderungen des untersten Arbeitsgebietes während des Untersuchungszeitraumes (1996 - 1999), waren zwischen 1996 und 1998 Verlegungen des Untersuchungsgebietes notwendig, die eine leichte Höhenverschiebung nach oben zur Folge hatten. Um die Abstände zwischen den Arbeitshöhen konstant zu halten und eine Vergleichbarkeit zu gewährleisten, wurden auch die darauffolgenden Höhenstufen vertikal entsprechend verbreitert. Nur die Höhen A3 und B3 waren diesem Verfahren nicht unterworfen, da sie erst 1998 festgelegt wurden (Tab. 3.1.1). Zudem lagen die Arbeitshöhen A2, B2, C, D, und E an schmalen Stellen des Bergrückens, so daß die Probennahmen einer Methode nicht nur horizontal, sondern auch vertikal verteilt werden mußten. Daher wurden folgende Höhenzonen festgelegt:

Tab. 3.1.1: Mittelwerte der Höhenbereiche der bearbeiteten Höhenstufen.

Höhenstufe	A	A2	A3	B	B2	B3
Arbeitsbereich	580 - 620 m	720 - 760 m	650 m	820 - 860 m	960 - 1000 m	950 m
Höhenstufe	C	D	E			
Arbeitsbereich	1110 - 1150 m	1325 - 1365 m	1500 - 1540 m			

Der mit einer Methode bearbeitete Höhenbereich betrug max. 20 Höhenmeter. Die Untersuchungen können wie folgt zusammengefaßt werden:

- 1996 wurden die Untersuchungen auf den Höhen A, B, C, D, und E durchgeführt.
- 1997 wurden die Untersuchungen auf den Höhen A, A2, B, B2 und C durchgeführt.
- 1998 wurden die Untersuchungen ebenfalls auf den Höhen A, A2, B, B2 und C durchgeführt sowie zusätzlich auf A3 und B3.
- 1999 wurden die Untersuchungen auf den Höhen A3, B und B3 durchgeführt.

Es wird ersichtlich, daß sich die Untersuchungen ab 1997 auf den Tieflandregenwaldbereich bis ca. 1140 m konzentrierten. Zwischen den Höhen A und B, sowie B und C wurden zwei weitere Arbeitshöhen definiert (A2 und B2).

Für die Untersuchungen an *Diacamma* sp. 1998 und 1999 war die Definition neuer Höhenstufen notwendig (A3 und B3), um einen möglichst konstanten Abstand zwischen den drei Untersuchungshöhen zu erhalten. Zudem befanden sich auf diesen Höhen, etwa auf Höhe B, relativ ebene Areale, die die Untersuchungen an *Diacamma* sp. sehr erleichterten.

Die Arbeitshöhen der jeweiligen Untersuchung werden im Methodenteil zum besseren Verständnis immer wieder aufgeführt, eine Übersichtskarte ist im Anhang zu finden (Abb. 9.1.1, S.161).

3.2 Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsmessung

Temperatur- und relative Luftfeuchtigkeit wurden während der Feldaufenthalte in beiden Straten mit wasserdichten (IP68) Meßgeräten aufgenommen (Tinytalk II von Gemini Data Loggers (UK) Ltd., Orion Group). Sie konnten per Computer programmiert, gestartet und ausgelesen werden. Die Tinytalk II Logger speicherten bis zu 1800 Datenpunkte. Über die in Tab. 3.2.1 angegebenen Zeiträume hinweg, maßen sie die Temperatur bzw. relative Luftfeuchtigkeit alle 30 Minuten, so daß 48 Meßwerte einen Tagesgang beschrieben. Die Temperaturmeßgeräte wurden von 1996 - 1999 eingesetzt. Die oberhalb des Bodens installierten Meßgeräte wurden mit einem Aluminiumdach gegen direkte Nässe geschützt. Um die Meßgeräte in 2 cm Höhe anzubringen, wurde die Laubstreu unterhalb des Meßgerätes entfernt und die Höhe ausgehend von der Bodenoberfläche (Humusschicht) gemessen. Für die Messungen im Boden wurde die Humusschicht entfernt, die Meßgeräte 2 cm tief in den Oberboden gesetzt und wieder mit Erde und Laub bedeckt.

Die Luftfeuchtigkeitslogger erwiesen sich für die Tropen als nur bedingt tauglich. Es konnte daher kein vollständiger Datensatz erhalten werden.

Tab. 3.2.1: Übersicht über die Installationsorte und -zeiten der Temperatur- und Luftfeuchtigkeitslogger. * = nur Temperaturlogger; ü.B. = über dem Boden; i.B. = im Boden; 1 - 4 = Januar bis April; 5 - 7 = Mai bis Juli; etc..

	1996		1997		1998			1999
	2 cm ü.B.	2 m ü.B.	2 cm ü.B.	2 m ü.B.	2 cm ü.B.	2 m ü.B.	2 cm i.B.*	20 cm i.B.*
580 m	1 - 4	1 - 4	5 - 7	5 - 7	5 - 7	5 - 6	6 - 7	
650 m								5
720 m			5 - 7	5 - 7	5 - 7	5 - 6	6 - 7	
830 m	1 - 4	1 - 4	5 - 7	5 - 7	5 - 7	5 - 6	6 - 7	5
950 m								5
1000 m			5 - 7	5 - 7	5 - 7	5 - 6	6 - 7	
1140 m	1 - 4	1 - 4	5 - 7	5 - 7	5 - 7	5 - 6	6 - 7	
1340 m	1 - 4	1 - 4						
1520 m	1 - 4	1 - 4						

Zudem wurden während der Nestsammlungen in 12 cm Bodentiefe Temperaturmessungen mit einem Meßgerät mit Einstechfühler durchgeführt (Firma Digitron, Modell T 202 KC; siehe auch 4.3.1). Pro Arbeitsfläche wurden mindestens drei Messungen vorgenommen und der Mittelwert gebildet.

3.3 Untersuchungen im Bodenstratum

Alle ¼ m² großen Arbeitsflächen mussten die gleichen Habitatkriterien erfüllen.

3.3.1 Habitatkriterien

- Laubstreuabdeckung > 75 %
- Beschattung der Fläche > 60 % (geschätzt anhand der Freiräume im Kronendach)
- keine dauerfeuchten Bodenverhältnisse
- möglichst kein Pflanzenbewuchs; wenn, dann nur sehr spärlich mit krautigen Pflanzen
- keine großen Holzstücke auf der Probenfläche (Ø > 5 cm), die die zu untersuchende Arbeitsfläche deutlich verkleinert und zudem vermutlich ein eigenes Mikrohabitat dargestellt hätten.

3.3.2 Höhenzonierung der Artenvielfalt

Zur Untersuchung der Artenvielfalt und ihrer Veränderung mit zunehmender Höhe wurde am Boden die Winklermethode verwandt. Sie ist ein in zwei Arbeitsschritte geteilter Vorgang, an dessen

Ende der Winkler/Moczarski-Gesiebeautomat zum Einsatz kommt (Erstbeschreibung, Holdhaus 1910). Der Einfachheit halber wird hier der gesamte Vorgang als Winklermethode bezeichnet und der Gesiebeautomat als Winkler-Apparat. Für die Durchführung der Winklermethode wurde folgendes Material benötigt:

- ein Käfersieb (Bez. v. Firma Winkler, Wien). Es bestand aus einem Segeltuchsack, in dessen obere Öffnung eine rundes Sieb eingefügt war (ca. 9 mm² Maschengröße). Der Boden des Sackes hatte eine verschließbare Öffnung.
- Es standen sechs Winkler-Apparate zur Verfügung (Abb. 3.3.1). Ein Apparat bestand aus zwei Metallrahmen (33 cm x 27 cm), über die ein Außensack aus Baumwolle gespannt war. Über dem oberen Metallrahmen konnte der Außensack verschlossen und aufgehängt werden, unterhalb ging er in eine Stoffröhre über, in die ein Sammelbecher eingeschoben werden konnte. In den Metallrahmen konnten max. vier flache Netztaschen gehängt werden, von denen im gefüllten Zustand keine breiter als 3 cm war, da ihre gegenüberliegenden Seiten von kleinen Bändern zusammengehalten wurden.
- 24 flache Netztaschen (ca. 23,5 x 40 cm, Maschenweite ca. 1 mm)
- acht Transportbeutel (Baumwolle)
- ein transparentes Wachstuch
- 80 % Alkohol
- sechs Sammelbecher (ca. 0,2 l)
- 25 cm x 25 cm großer Holzrahmen

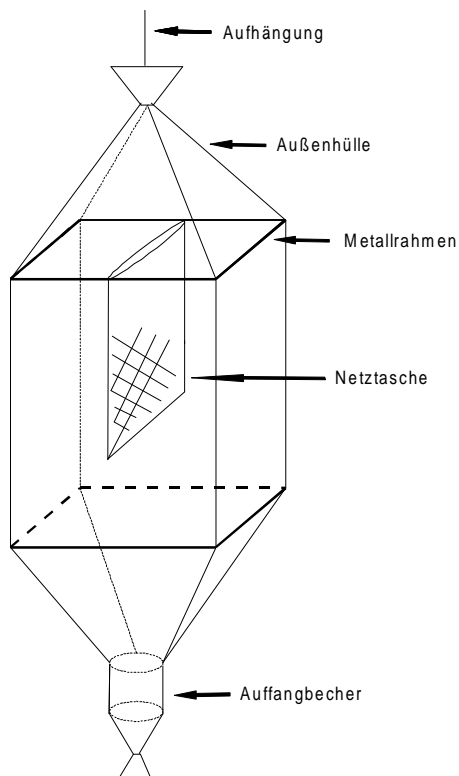


Abb. 3.3.1: Winkler-Apparatur zur Extraktion von Bodenarthropoden aus gesiebttem Bodensubstrat.

3.3.2.1 Probengröße und Durchführung

Die einzelnen Proben-Flächen hatten eine Größe von $\frac{1}{4} \text{ m}^2$ (50 cm x 50 cm). Insgesamt wurden $16 * \frac{1}{4} \text{ m}^2$, also 4 m^2 , zu einer Winklerprobe zusammengefaßt und auf jeder Höhenstufe insgesamt vier Winklerproben, also 16 m^2 , extrahiert.

Die Probengröße von 4 m^2 ergab eine Gesiebe-Extraktmenge, die durchschnittlich ausreichte, um eine Winklerapparatur mit 4 Netztaschen zu befüllen.

Der $\frac{1}{4} \text{ m}^2$ als Einzelprobengröße wurde gewählt, um mit einer größeren Anzahl von Einzelproben ein breiteres Artenspektrum zu erreichen. Entlang des Bergrückens traten immer wieder sehr schmale oder steile Abschnitte auf, an denen sich diese Probengröße als sehr flexibel und einfach zu handhaben erwies. Zudem nahm der Unterwuchs mit zunehmender Höhe zu, so daß sich der $\frac{1}{4} \text{ m}^2$ ohne Probleme einpassen und gemäß der oben angeführten Habitatkriterien bearbeiten ließ.

Auf jeder Höhe wählte ich für jede der insgesamt vier 4 m^2 Proben ein ca. 400 m^2 großes Areal aus, auf dem die 16 Einzelproben gleichmäßig verteilt nach obigen Habitatkriterien aufgenommen werden konnten. So war es am besten möglich, auf die topographischen Gegebenheiten der einzelnen Höhenstufen einzugehen. Vor allem die unterschiedliche Breite und Steilheit des Bergrückens, sowie der mit der Höhe abnehmende Kronenschluß und damit zunehmende Unterwuchs machten eine über alle Höhen gleiche, durch Linientransekte standardisierte Aufnahme unmöglich.

Die Sammlungen führte ich zwischen Januar und April 1996 auf 580 m, 830 m, 1140 m, 1340 m und 1520 m durch. Die Proben wurden entlang des Höhengradienten jeweils innerhalb zweier Tage aufgenommen.

Mit Hilfe eines Holzrahmens von 50 cm x 50 cm Seitenlänge wurde die Einzelprobenfläche begrenzt. Um Fluchtchancen zu verringern, mußte die jeweilige Fläche schnell und vehement abgekratzt werden. Die aufgenommenen Holzstücke wurden zerbrochen, zusammen mit Laubstreu, Erde und Kleinstwurzeln ausgesiebt. Der Gesiebeextrakt wurde dann in Transportbeuteln zur Feldstation gebracht, dort portionsweise auf eine Plastikplane geschüttet, aufgelockert und anschließend in Netztaschen gefüllt. Bei diesem Vorgang flüchtende Ameisen wurden abgefangen und in Alkohol (80 %) überführt. Jede Siebtasche kam nach dem Befüllen sofort in die Winklerapparatur. Bei diesem Vorgang flüchtende Ameisen wurden abgefangen und in Alkohol (80 %) überführt. Jede Siebtasche kam nach dem Befüllen sofort in die Winklerapparatur. Abschließend wurde der Sammelbecher mit Alkohol (80 %) gefüllt und die Apparaturen an einen geschützten und schattigen Ort gehängt (nach Besuchet et al. 1987).

Über fünf Tage hinweg leerte ich alle 24 Stunden die Netztaschen, lockerte die Erde und füllte die Taschen wieder auf, um eine gleichmäßigere Durchtrocknung zu gewährleisten.

3.3.3 Sammlung von Bodennestern

Um Veränderungen des Nistverhaltens und des Nistraums von Ameisen am Boden zu erfassen, führte ich eine standardisierte Aufnahme von Nestern und abiotische Faktoren durch. Zudem quantifizierte ich das potentielle Nistraumangebot in totem Holz, um seine Ausnutzung einschätzen zu können. Die Untersuchungen fanden auf fünf Höhenstufen im Bereich der Tieflandregenwaldes statt: 600 m, 720 m, 850 m, 1000 m und 1140 m.

3.3.3.1 Probengröße und Durchführung

Im Mai 1997 wurden zehn Probenflächen ($\frac{1}{4} \text{ m}^2$) und im Mai 1998 sechs Arbeitsflächen bis in 20 cm Tiefe auf Nester hin untersucht (Abb. 3.3.2); insgesamt also 4 m^2 Bodenfläche pro Höhenstufe.

Zwischen den einzelnen Arbeitsflächen galt ein Mindestabstand von fünf Metern, um die Sammlung von Teilnestern polydomer Kolonien weitestgehend auszuschließen. 1997 wurden möglichst fünf Arbeitsflächen in jeweils fünf Metern Abstand entlang eines Transektes gelegt. War dies aus topographischen Gründen nicht möglich (siehe 3.7.2.3.), setzte ich das Transekt mit

einem Richtungswechsel von 90° fort. Ein zweites Transekt mit fünf Arbeitsflächen legte ich auf gleiche Weise in mindestens zehn Metern Entfernung aus. 1998 wurden jeweils zwei mal drei Aufnahme­flächen in gleicher Weise auf den gleichen Höhenstufen verteilt.

Auf jeder Arbeitsfläche maß ich zunächst die Temperatur mittels eines Einstechfühlers in 2 cm und 12 cm Tiefe und protokollierte ihre Beschattung und Laubstreuabdeckung. Anschließend wurde das Totholz einzeln abgesammelt, teilweise vermessen, zerbrochen, klassifiziert und im Falle eines Nestfundes näher beschrieben. Die Höhe der Laubstreu­schicht wurde gemessen, die Laubblätter einzeln aufgenommen, zur Volumenmessung in einer in Litern geeichten Schüssel gesammelt und im Falle eines Laubnestfundes dieses näher beschrieben.

Nach der Entfernung der Laubstreu und des aufliegenden Holzes lag die Humuswurzelschicht (HWS) frei. Die lockere dunkelbraune Erde, die dem Oberboden aufliegend von einem Feinstwurzelsystem durchzogen wurde, in das verrottende Pflanzenpartikel in unterschiedlichsten Stadium des Zerfalls und Zersatzes eingelagert waren (siehe auch Tab. 4.1.7, S. 40), wurde mit einer Gartenschere in handgroßen Stücken vom Oberboden abgetrennt und der Humus vorsichtig zerbröseln. In der HWS befindliche Totholzstückchen, Früchte etc. wurden ebenfalls nach dem oben beschriebenen Verfahren untersucht. Nach Bearbeitung der HWS wurde ihre Höhe und Durchwurzelung protokolliert. Abschließend wurde die Arbeitsfläche bis in ca. 20 cm Bodentiefe vorsichtig abgetragen und Nestfunde näher beschrieben. Farbe, Festigkeit, Konsistenz und Durchwurzelung des Oberbodens wurden protokolliert.

Die Klassifizierungen der aufgenommenen Parameter werden aufgrund der besseren Übersicht an entsprechender Stelle im Ergebnisteil aufgeführt. Auf ihrer Basis sollte eine Vergleichbarkeit des jeweiligen Nesttyps zwischen den Höhen ermöglicht werden. Ziel war es, eventuelle Veränderungen des Nistraums selbst bzw. der Nistraumpräferenzen der Ameisen entlang des Höhengradienten erkennen zu können.



Abb. 3.3.2: Linkes Photo: Die eine Hälfte der ¼ m² Arbeitsfläche ist mit Laubstreu bedeckt und die andere zeigt die unter der Laubstreu liegende Humus-Wurzel-Schicht (HWS). Rechtes Photo: Von der ¼ m² Arbeitsfläche wurden Laubstreu und HWS entfernt sowie der Oberboden bis in 20 cm Tiefe abgetragen.

3.3.4 Angebot künstlichen Nistraums

Künstlicher Nistraum wurde angeboten, um zu überprüfen, ob ein großes Angebot potentiellen Totholz-Nistraums zu einer erhöhten Besiedelungsdichte führt.

Als künstlicher Nistraum wurde Bambus gewählt, da er als einziger natürlicher, totholzähnlicher Nistraum in ausreichender Menge und standardisierter Größe zur Verfügung stand. Die einzelnen Bambusröhrchen hatten eine Länge von ca. 10 ± 1 cm, waren einseitig geschlossen und wurden nach drei verschiedenen Innendurchmessern sortiert geschnitten und ausgebracht. Die kleinste Bambusgröße (A) hatte einen Innendurchmesser von 0,2 cm bis 0,49 cm, die mittlere Bambusgröße (B) hatte einen Innendurchmesser von 0,5 cm bis 0,79 cm und die größte

Bambusgröße (C) hatte einen Innendurchmesser von 0,8 cm bis 1,1 cm. Die Wandstärke der Bambusstücke betrug unabhängig vom Innendurchmesser 1 - 3 mm.

Zuerst legte ich die Probenfläche bis zur Humuswurzelschicht frei und entfernte Laubstreu und Totholz. Die Bambusröhrchen wurden auf fünf Höhen (600 m, 720 m, 850 m, 1000 m und 1120 m) auf jeweils $10 \cdot \frac{1}{4} \text{ m}^2$ Flächen standardisiert ausgelegt (Abb. 3.3.3). Auf jeder Arbeitsfläche wurden von jeder Größe (A, B und C) sechs Bambusstücke angeordnet, so daß pro $\frac{1}{4} \text{ m}^2$ 18 Stück, pro Höhe 180 Stück und insgesamt 900 Stück Bambus angeboten wurden.

Anschließend deckte ich die Bambusröhrchen mit der vorher entfernten Laubstreu wieder ab und achtete darauf, den ursprünglichen Zustand soweit wie möglich wieder herzustellen bzw. den Belag der direkten Umgebung anzupassen. Das Nistangebot lag für sieben Wochen aus (Mai bis Juli 1997).

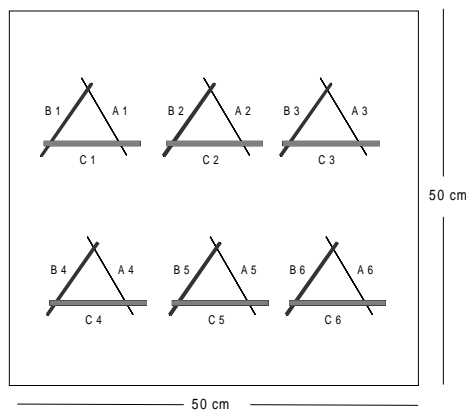


Abb. 3.3.3: Anordnung der Bambusröhrchen unterschiedlichen Innendurchmessers (A, B und C) auf einer $\frac{1}{4} \text{ m}^2$ Fläche.

Der $\frac{1}{4} \text{ m}^2$ als Einzelprobengröße wurde gewählt, um eine Vergleichbarkeit zu den Arbeitsflächen der Bodennestaufnahme herzustellen. Auch ihre Verteilung entsprach der der Bodennestaufnahme (siehe S.12).

3.3.5 Messung der biologischen Aktivität des Edaphons

Die Meso- und Makrofauna des Bodenstratums stellt für Ameisen eine wichtige Nahrungsressource dar und sollte anhand des hier verwendete Minicontainer-Tests untersucht werden (Eisenbeis et al. 1995). Dieser Test erfaßt die biologische Aktivität des Bodens, indem die relative Streuabbaurate gemessen wird. Die biologische Aktivität des Bodens wird von Eisenbeis (1994) als ein breites Maß für die Belebtheit von Böden angesehen, die durch die spezifische Zusammensetzung und Ausprägung des Edaphons charakterisiert ist. Da sie stark von den abiotischen Faktoren des Standorts beeinflusst wird (Eisenbeis 1996), waren Abundanzveränderungen der Destruenten mit zunehmender Höhe zu erwarten.

Die einzelne Versuchseinheit für den Minicontainer-Test besteht aus einem PVC-Stab (30 cm x 2 cm x 1,65 cm), der mit 12 Bohrungen (\varnothing 1,6 cm) versehen ist. In die Bohrungen können Miniaturcontainer mit einem Volumen von ca. $1,5 \text{ cm}^3$ eingeschoben werden. Diese Polyethylencontainer bestehen aus einem zylindrischen Grundkörper und zwei Ringen, mit deren Hilfe je eine Gazescheibe definierter Maschenweite (2 mm) über den beidseitigen Öffnungen fixiert werden kann. Ein Minicontainer hat ein Fassungsvermögen von ca. 150 mg bis 300 mg Laubstreu. Zur Substrateinwägung wurde eine Feinwaage benutzt (Ohaus CT10-S; 0,002 g).

Damit das Substrat für das Einwiegen vor dem Versuch und das Auswiegen nach dem Versuch den gleichen Wassergehalt aufweist, muß es vor der jeweiligen Wägung bei ca. $40 - 60^\circ\text{C}$ getrocknet werden. Hierfür wurden aus verschließbaren Plastikeimern kleine Öfen hergestellt,

die von Glühbirnen (100 Watt) beheizt wurden. Für eine konstante Temperaturregelung wurde ein selbst gebautes Meßgerät benutzt, das über einen Temperaturfühler die eingestellte Ofentemperatur maß und die Temperatur über das An- und Abschalten der Glühbirnen regelte. Der Toleranzbereich des Reglers lag bei ca. ± 1 °C.

Auf 600 m, 850 m und 1140 m wurden jeweils 6 Stäbe ausgelegt. Vertikal lagen drei Stäbe in einem Abstand von drei Metern nebeneinander und beide Reihen waren horizontal 15 m voneinander entfernt. Die Stäbe wurden unter die Laubstreuschicht in die Nähe der Humusschicht geschoben.

Als Substrat wurde Laubstreu der jeweiligen Höhe und reine Zellulose in Form von reiner Watte verwandt (mdl. Empfehlung Eisenbeis). Um einen repräsentativen Querschnitt durch die Laubstreu der drei Höhenstufen zu erhalten, wurde jeweils entlang eines 25 m Transektes alle 50 cm ein intaktes Laubstreublatt aufgenommen. Die pro Höhe resultierenden 50 Laubstreublätter wurden mit einer Schere in ca. 1 cm² große Stücke zerkleinert, gemischt und jeder zweite Containerplatz mit 200 mg \pm 20 mg Laubstreu befüllt. In die dazwischen liegenden Minicontainer kamen 62 mg \pm 2 mg Zellulose. Nach 8 Std. Trocknung bei ca. 40 °C wurde das Ausgangsgewicht jedes einzelnen Minicontainers protokolliert. Der Versuchszeitraum betrug 5 Wochen.

3.3.6 Köderversuche

Für die Auswahl einer im Bodenstratum lebenden Ameisenart, die in einer möglichst breiten Höhenzone vorkommt, wurden Köderversuche auf vier Höhen im Tieflandregenwald durchgeführt. Mit Thunfisch und Honigwasser wurde auf 600 m, 850 m, 1000 m und 1140 m geködert. Die beiden Ködertypen wurden immer 15 cm voneinander entfernt in der Laubstreu angeboten. Pro Höhe gab es zwei Untersuchungsflächen (10 m x 10 m), auf welcher jeweils fünf Köderstellen mit mindestens fünf Metern Abstand zueinander gleichmäßig verteilt waren. An diesen fünf Köderstellen wurden in einem viermaligen Turnus der Reihe nach jeweils fünf Minuten lang die am Köder eintreffenden Ameisen abgesammelt. Die beiden Untersuchungsflächen lagen auf jeder Höhe ca. 10 m auseinander.

Nachdem *Diacamma* sp. als Untersuchungsart fest stand, wurden zwischen 1000 m und 1140 m weitere Köder nach subjektivem Ermessen ausgebracht, um die maximale Höhengausbreitung von *Diacamma* sp. festzustellen.

3.4 Untersuchungen in der niederen Vegetation

Als niedere Vegetation wurde die gesamte Vegetation vom Bodenstratum bis in ca. 3 m Höhe angesehen. Dies bezog also auch große Bäume oder bis ins Kronendach reichende Lianen mit ein, die aber nur bis zu drei Metern Höhe abgesucht wurden.

3.4.1 Habitatkriterien

Die Auswahl der Transekte für alle durchgeführten Untersuchungen folgte durchgängig den gleichen Habitatkriterien.

- Beschattung des Transektes > 60 % (geschätzt anhand der Freiräume im Kronendach)
- Relativ gleichmäßiger Unterwuchs (keine größeren Lücken oder dichtes Gestrüpp)
- Intakte Vegetation, die z.B. nicht durch einen herabgefallenen Ast niedergedrückt oder durch Tierbiß kürzlich deutlich geschädigt worden war.

3.4.2 Höhenzonierung der Artenvielfalt

Für die Untersuchung der Artenvielfaltsveränderung mit zunehmender Höhe wurde die niedere Vegetation nach Ameisenindividuen abgesucht und diese mit der Hand (Pinzette und Exhaustor)

abgefangen. Die Sammlungen wurden von Januar bis April 1996 auf 580 m, 830 m, 1140 m, 1340 m und 1520 m durchgeführt.

3.4.2.1 Probengröße und Durchführung

Entlang von zufällig ausgewählten Transekten (unter Beachtung der genannten Habitatkriterien) wurden auf jeder Höhe ca. 400 Pflanzen nach Ameisenindividuen abgesucht. Die einzelnen Transekte hatten eine Länge von 5 m und eine Breite von 1 m. Sie verliefen quer zum Hang, und wenn möglich, wurde ein weiteres Transekt fünf Meter über- oder unterhalb der besammelten Stelle auf gleiche Weise abgegangen. War es nicht möglich ein Transekt bis zum Ende abzulaufen (z.B. einsetzender Regen oder nicht zutreffende Habitatkriterien), wurde die Aufnahme mit dem gegebenen Quadratmeter beendet und mit in die Wertung einbezogen. Die nächste Aufnahme wurde an einer anderen Stelle neu begonnen.

Am Startpunkt wurde ein Maßband fixiert und vor der Aufnahme einen Meter weiter ausgebracht, ohne die Vegetation zu berühren. Daraufhin wurden alle Pflanzen 50 cm links und 50 cm rechts des Bandes nach Ameisen abgesucht, klassifiziert und Ameisenfunde protokolliert. Dies ermöglichte es mir Pflanzen bzw. Ameisen pro Quadratmeter sowie Ameisenfunde pro Pflanzenanzahl zu berechnen. Weiterhin ermöglicht die Aufnahme pro Quadratmeter einen Vergleich zur flächenbezogenen Aufnahme am Boden. Der Stamm- bzw. Sproßachsendurchmesser wurde ungefähr auf halber Höhe der Pflanzen gemessen bzw. maximal in ca. 1,50 m Höhe. Die Pflanzenhöhe wurde anhand der Größenklassen geschätzt (Tab. 3.4.1).

Tab. 3.4.1: Klassifizierung von Höhe und Durchmesser der zu kartierenden Pflanzen. Die numerischen Klassen gruppieren die Höhe und die alphabetischen Klassen den Durchmesser.

Klasse	Höhe	Klasse	Durchmesser
1	40 - 60 m	a	> 1 m
2	20 - 40 m	b	70 - 1 m
3	10 - 20 m	c	50 - 70 cm
4	5 - 10 m	d	30 - 50 cm
5	2 - 5 m	e	20 - 30 cm
6	1 - 2 m	f	10 - 20 cm
7	50 - 100 cm	g	5 - 10 cm
8	≤ 50 cm	h	2 - 5 cm
		i	≤ 2 cm

3.4.3 Sammlung von Vegetationsnestern

Um Veränderungen des Nistverhaltens und des Nistraums von Ameisen in der Vegetation zu erfassen, wurden Nester standardisiert aufgenommen und beschrieben. Um das potentielle Nistraumangebot durch Totholz zu quantifizieren und seine Nutzung einzuschätzen, wurde jedes Totholzstück klassifiziert und vermessen. Die Auswahl der Flächen unterlag den in 3.4.1 aufgeführten Habitatkriterien.

3.4.3.1 Probengröße und Durchführung

Im Juni 1997 wurden ca. 700 Pflanzen und im Juni 1998 ca. 200 Pflanzen auf jeder Höhenstufe (600 m, 720 m, 850 m, 1000 m und 1140 m) auf Ameisennester hin abgesucht. Allerdings wurden 1998 nur noch Pflanzen ≥ 50 cm Länge untersucht, um die Suche effektiver zu gestalten. Die Nestsammlung 1997 hatte nur 2 Nester in der Krautschicht (Pflanzen ≥ 50 cm) ergeben. Die einzelnen Transekte hatten eine Länge von 23 m und eine Breite von 1 m. Sie verliefen 10 m quer zum Hang, dann in rechtem Winkel 3 m parallel zum Hang und daraufhin wieder 10 m zurück quer zum Hang. Die Durchführung erfolgte wie in 3.4.2.1 für die Höhenzonierung

beschrieben, allerdings ohne die Pflanzen zu klassifizieren. Nur im Falle eines Nestfundes wurde die Pflanze nach 3.4.1 eingeordnet.

3.4.4 Angebot künstlichen Nistraums

Wie auch am Boden wurde als künstlicher Nistraum Bambus gewählt (siehe S.13)

3.4.4.1 Probengröße und Durchführung

Die einzelnen Bambusröhrchen variierten in der Länge zwischen 15 - 20 cm, waren einseitig geschlossen und wurden nach drei verschiedenen Innendurchmessern sortiert geschnitten und ausgebracht. Auf jeder Höhenstufe (600 m, 720 m, 850 m, 970 m und 1120 m) wurden 20 Bambusröhrchen als Nistmöglichkeiten ausgebracht. Da ich aufgrund meiner Beobachtungen in der niederen Vegetation im Mittel etwas größere Arten vermutete, wählte ich andere Größenklassen als am Boden. Aufgrund der begrenzten Verfügbarkeit der größeren Bambusröhrchen ergab sich folgende Stückelung pro Höhe: 13 Bambusröhrchen mit einem Innendurchmesser von 0,5 cm bis 0,79 cm, vier Stück mit einem Innendurchmesser von 0,8 cm bis 1,09 cm und drei Stück mit einem Innendurchmesser von 1,1 cm bis 1,4 cm. Die Wandstärke der Bambusstücke betrug unabhängig vom Innendurchmesser zwischen 1 - 4 mm.

Die Bambusröhrchen wurden entlang eines Transektes in ca. drei Metern Abstand, mit Draht an kleine Bäume (5i oder 5h, siehe Tab. 3.4) in 1,50 m bis 2 m Höhe festgebunden. Sie wurden in vier Reihen á fünf Bambusröhrchen ausgebracht, wobei die verschiedenen Bambusgrößen zufällig verteilt wurden. Die Reihen mußten ebenfalls mindestens 3 m voneinander entfernt sein und wurden auf einem Areal von ca. 400 m² dem Unterwuchs entsprechend verteilt. Das Nistangebot hing für 7 Wochen (Mai bis Juli 1997) in der Vegetation.

3.4.5 *Polyrhachis* Höhenzonierung

Die Auswertung der Höhenzonierung (siehe 3.4.2) zeigte eine sehr starke Abnahme von Arten der freinstbauenden Gattung *Polyrhachis*. Um diese exemplarisch genauer zu untersuchen, wurde eine gezielte Höhenzonierung von *Polyrhachis* durchgeführt. Auf 600 m, 850 m, 1000 m, 1140 m und 1340 m wurden 10 m Transekte von 1 m Breite abgelaufen und die Vegetation nach *Polyrhachis*nestern und -individuen bis in 3 m Höhe abgesucht. Zwischen den Transekten befand sich ein vertikaler Abstand von 10 m (da für *Polyrhachis* ein verhältnismäßig großer Fouragierradius anzunehmen ist). Es wurden alle Pflanzen oberhalb 50 cm Höhe untersucht, außer Rattanpalmen und anderen fiederblättrigen Gewächsen, um die Suche effektiver zu gestalten. Die Arten der Gattung *Polyrhachis* sind durchweg von größerer Statur (1 – 2 cm) und die Wahrscheinlichkeit ihre Nester unter den sehr schmalen Blättern dieser Pflanzen zu finden, ist gering. Zwischen 600 m und 1140 m konnten ca. 400 m² Vegetation abgesucht werden und 300 m² auf 1340 m.

3.5 Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie von *Diacamma* sp. über einen Gradienten von 300 Höhenmetern

Diacamma sp.1 erwies sich aufgrund ihres häufigen Vorkommens sowie ihrer gut zu beobachtenden Nester und Individuen als ideales Studienobjekt, um verschiedene ökologische Parameter vergleichend über die Höhe zu untersuchen.

Die Untersuchungen wurden von Mai bis August 1998 und von April bis Juni 1999 auf 650 m (A3), 830 m (B) und 950 m (B3) durchgeführt. Die Untersuchungen von Aktivität, Nahrung und Beuteeintrag wurden 1998 an je neun benachbarten Nestern durchgeführt. Abschließend wurden sechs von ihnen ausgegraben und vermessen. 1999 wurden pro Höhe nochmals 14 Nester ausgegraben und zur Untersuchung von Nestarchitektur und Koloniegröße herangezogen sowie um Umsetzversuche durchzuführen.

3.5.1 Kartierung der Nester

Auf jeder Aufnahmehöhe wurden jeweils zwischen 30 und 35 Nester kartiert (siehe Anhang Abb. 9.8.27 bis Abb. 9.8.31, S.180). Die geköderten Arbeiterinnen wurden bis zum Nesteingang verfolgt, dieser markiert und mit einer Nummer versehen. Zum Ködern erwiesen sich salzige Cracker in mehrfacher Hinsicht als am geeignetsten: Sie besaßen eine hohe Attraktivität, waren zerkleinert sehr gut flächig auszubringen und waren aufgrund ihrer weißlichen Farbe hervorragend sichtbar, was sich bei der Verfolgung der Arbeiterinnen als sehr hilfreich erwies. Wenn in einem Areal keine neuen Nester mehr zu finden waren, wurde noch über ca. einen halben Tag hinweg weiter geködert, um sicherzustellen, daß kein Nest übersehen worden war. Anschließend wurden die Nestabstände derart vermessen, daß von jedem Nest aus immer drei Meßwerte zu benachbarten Nestern vorlagen. So war es im Nachhinein möglich, die Positionen der Nester in eine Karte zu übertragen.

Zur Erstellung der Karten wurde das Computerprogramm „AutoCAD 14.0“ (Computer Added Design) von „Autodesk“ verwendet. Dadurch war es möglich, nach der Fertigstellung einer Karte alle Abstände der Nester zueinander vermessen zu können (auch Abstände, die im Feld nicht aufgenommen wurden).

Die Kartierungen von 1998 wurden 1999 auf den gleichen Arealen wiederholt.

3.5.2 Ausgrabung und Aufnahme der Nestarchitektur

Der Nesteingang wies eine charakteristische Bauweise auf. Er war von einem Holzwall bzw. Holzwall (HW) umgeben (bestehend aus Reisig, Laubstreupartikeln, Samen, Rindenstückchen etc.), der auf einem kleinen Erdwall (EW) aufgebaut war. War kein Holzwall vorhanden, wurde der Erdwall vermessen bzw. nur die Eingangsöffnung. Als Eingangsöffnung (E) wurde der Zugang zum Nest bezeichnet, der in der Regel dem Innendurchmesser des Holzwalls bzw. des Erdwalls entsprach.

Von Innen- und Außendurchmesser des Holzwalls wurden Längs- und Breitenachse aufgenommen sowie seine Höhe vermessen. Der Holzwall konnte gut als Ganzes entfernt werden. Länge und Breite der darunter liegenden Gangöffnung in den Boden wurde ebenfalls vermessen. Als beste Annäherung an die tatsächliche Form, wurden für die Flächenberechnung Eingang und Holzwall als Ellipse angenommen. Aus Längs- und Querachse des Eingangs bzw. Holzwalls wurde die Fläche (F_E) aus den Halbachsen „a“ und „b“ berechnet ($F_E = \pi \times a/2 \times b/2$). Wird die so berechnete Fläche der Eingangsöffnung von der des Holzwalls abgezogen, so erhält man die Grundfläche des Holzwalls.

Von der Eingangsöffnung aus wurde der Verlauf des Ganges bis zu ersten Nistkammer bei allen ausgegrabenen Nestern 1998 und 1999 beschrieben. Für seinen Verlauf wurden folgende Kategorien gebildet: 1) gerade oder gewinkelt und 2) steil oder flach. Ein Gang wurde dann als steil eingeordnet, wenn einer seiner Abschnitte senkrecht in den Boden führte, und er wurde als gewinkelt eingestuft, wenn er mindestens einen Richtungswechsel von 90° aufwies. Zudem wurde protokolliert, ob der Gang in einen Hang gebaut war oder in ebenen Boden führte.

Als beste Annäherung an die Grundform der Nistkammern wurde ebenfalls die Ellipse gewählt bzw. für das Volumen entsprechend noch mit der Höhe (c) multipliziert: $F_E = \pi \times a/2 \times b/2 \times c$. Hierbei ist zu beachten, daß zur Berechnung jeweils die längste (a) und die breiteste (b) Stelle einer Kammer als Meßwerte Verwendung fanden. Für die Kammerhöhe (c) wurde ein Mittelwert aus den 14 Maximalwerten der Hauptkammern je Höhenstufe gebildet und zur Volumenberechnung aller Kammern verwendet.

Die Nester wurden vorsichtig Stück für Stück am Nesteingang beginnend ausgegraben. Dazu wurde vor allem eine Handschaufel und eine Gartenschere benutzt. Ein- oder auslaufende Arbeiterinnen wurden abgefangen und in ein hohes Plastikgefäß überführt, dessen oberer Rand mit Paraffinöl eingerieben war. Larven und Puppen kamen in eine separate Plastikschaale. Eier konnten nicht repräsentativ erfaßt werden. Während der Ausgrabung wurden immer wieder Messungen der Gang- bzw. Kammerbreite und Kammerlänge vorgenommen, Zeichnungen und

Photographien angefertigt sowie Besonderheiten protokolliert. Am Ende jeder Ausgrabung wurden Arbeiterinnen, Puppen und Larven ausgezählt und in den meisten Fällen an gleicher Stelle wieder ausgesetzt. Andere Verfahrensweisen werden im folgenden beschrieben.

1998 wurden auf jeder Höhe sechs und 1999 14 Nester ausgegraben. 1998 fand die Auswahl der sechs Nester unter Berücksichtigung der Ergebnisse der 24-Stunden Aktivitätsmessungen statt. Die einzelnen Nester wiesen größere Aktivitätsunterschiede auf und es sollte überprüft werden, ob eine Korrelation zwischen Aktivität und Koloniegröße bestand.

3.5.3 24-Stunden Aktivitätsmessung

1998 wurde auf A3, B und B3 je eine 24 Stunden-Messung an jeweils neun benachbarten Kolonien durchgeführt. Alle zwei Stunden wurde in einem Meßturnus jede der neun Kolonien drei Minuten lang beobachtet. Zwischen jeder Einzelmessung lagen vier Minuten. Meßbeginn war um 14.00 Uhr und Meßende um 15.00 Uhr am Tag darauf. Dadurch ergaben sich 13 Messungen pro Nest.

Die Aktivität wurde anhand der ein- und auslaufenden Arbeiterinnen registriert. Wenn eine Arbeiterin den gut definierbaren Nestrand überschritt, galt dies als "raus" und das Gleiche in umgekehrter Richtung als "rein". Zudem wurden die äußeren Bedingungen und Verhaltensbeobachtungen protokolliert.

3.5.4 Nahrungsspektrum

Auf jeder Höhe wurde durch Abfangen von Beutestücken vor den Nestern das Nahrungsspektrum erfaßt. Auf jeder Höhe sollten mehr als 30 Beuteobjekte abgefangen werden. Nach Erreichen der 30 Beuteobjekte wurde das Absammeln mit Ablauf der vollen Stunde beendet und die benötigte Stundenzahl notiert.

Um den Beuteeintrag zu quantifizieren und damit eine Vergleichsmöglichkeit zwischen den Höhen in Bezug auf die Eintragefrequenz zu erhalten, legte ich für die ausgewählten Nester ein möglichst gleich starkes Aktivitätsniveau fest.

Die einzelnen Nester zeigten deutliche Aktivitäts- und Ruhezeiten, die aber individuell verschieden über 24 Stunden verteilt waren. In den Ruhezeiten war maximal nur eine Wächterin im Nesteingang sichtbar, aber es fand keinerlei Ein- oder Auslauf statt. Im Übergang zur aktiven Phase kamen vereinzelt Arbeiterinnen aus dem Nest, bis dann schließlich in regelmäßigen Abständen Arbeiterinnen ein- und ausliefen. Es fiel auf, daß ein Teil der auslaufenden Arbeiterinnen sich ohne zu zögern weit vom Nest entfernten und andere in Nestnähe blieben und dort fouragierten. An diesen sich in der Nähe eines Nesteingangs aufhaltenden Arbeiterinnen konnte ein aktives Nest gut erkannt werden. Daher wurde ein Nest als "aktiv" definiert und zum Beuteabfangen als geeignet betrachtet, wenn sich in unmittelbarer Nestumgebung (Radius bis zu 1 m) mindestens 5 Arbeiterinnen aufhielten. Ließ die Aktivität nach und unterschritt diesen Wert, wurde das Absammeln der Beute an diesem Nest beendet und ein anderes aktives Nest aufgesucht.

3.5.5 Umsetzversuche

Da 1998 durch erste Aufnahmen der Nestarchitektur Bauunterschiede zwischen den Höhen A3, B und B3 aufgefallen waren, sollten 1999 sechs Kolonien von 650 m gegen sechs Kolonien von 950 m ausgetauscht werden und umgekehrt, um ihre Etablierung und den Nestbau nach 3 Wochen durch erneutes Kartieren und Ausgraben zu untersuchen. Das Umsetzen zweier Kolonien fand jeweils im direkten Austausch statt, so daß ein ausgegrabenes Nest von z.B. 650 m am gleichen Tag noch auf 950 m an der Stelle ausgesetzt werden konnte, an der zuvor das ursprüngliche Nest entnommen worden war. Nach der Ausgrabung eines jeden Nestes wurden

ca. zwei Drittel der Arbeiterinnen farbtypisch auf dem Alitrunk mit einem Lackstift markiert, um das Nest später wiederfinden zu können. Arbeiterinnen und Brut wurden mit wenig Erde und Laubstreu in einem verschließbaren Plastikgefäß auf die jeweils neue Höhe gebracht. Zum Vergleich wurden sechs weitere Nester pro Höhe ausgegraben und an gleicher Stelle wieder ausgesetzt.

3.6 Statistische Methoden

Im Rahmen dieser Arbeit wurden verschiedene statistische Tests angewandt. Folgende wurden mit der Statistiksoftware WinSTAT (Version 3.1; deutsche Version G. Greulich Software) und SPSS 9.0 (SPSS Incorporation) berechnet: Kolmogorov-Smirnov Test für eine Stichprobe (Normalverteilung), Pearsons Maßkorrelationskoeffizient, χ^2 -Test, Mann-Whitney Test (U-Test), Student T-Test und lineare Regression. Alle Daten wurden auf ihre Normalverteilung hin überprüft. Mit einer Biodiversitäts-Software der Universität Würzburg wurden die Arten-Akkumulationskurven nach Shinozaki berechnet. Weiterhin wurde der Ähnlichkeits-Index von Sörensen angewandt. Die entsprechenden Formeln zur Berechnung der verschiedenen statistischen Methoden sind in der einschlägigen Literatur zu finden (z.B. Sachs 1999, Magurran 1988).

Anmerkung zum χ^2 -Test: Der χ^2 -Test wurde unter anderem zum Vergleich von Stichproben entlang des Höhengradienten angewandt. Allerdings muß hier ein Problem beachtet werden, das beim Vergleich und der Wertung der Testergebnisse eines berechneten Parameters entstehen kann. Die Höhenabstände zwischen den Arbeitshöhen sind nicht konstant und eine sichere Einschätzung der Testergebnisse ist dann nicht mehr gegeben, wenn sich nur zwischen den beiden Nachbarhöhen mit dem größten dazwischen liegenden Höhenabstand eine Signifikanz ergibt. Hier könnte auch eine stetige Veränderung des Parameters mit zunehmender Höhe vorliegen, die zwischen den anderen Nachbarhöhen nur aufgrund des geringeren Höhenabstandes ein nicht signifikantes Niveau erreicht. In solchen Fällen muß eine vorsichtige Bewertung der Bedeutung der signifikanten Abnahme vorgenommen werden. Wird aber bei dieser Berechnung eine Signifikanz ausschließlich zwischen kleineren Höhenabschnitten festgestellt, dann ist ein vorherrschender Einfluß des Höhenabstandes auf den berechneten Parameter nicht anzunehmen und andere Faktoren müssen auch in Erwägung gezogen werden.

Bonferroni-Korrektur: Werden in einem statistischen Testverfahren zur Überprüfung einer Null-Hypothese multiple Vergleiche durchgeführt, wächst mit zunehmender Testzahl auch die Wahrscheinlichkeit einer Pseudosignifikanz (Rice 1989). Um dieses Artefakt zu vermeiden, wurden alle statistischen Berechnungen, für die mehr als zwei Tests zur Überprüfung einer Nullhypothese notwendig waren, mit dem sequenziellen Bonferroni Test (Holm 1979) überprüft.

Multiple statistische Methoden: Aufgrund der unterschiedlichen Probengrößen, Probenzahl, Höhenstufen und Skalierung der Daten, ist es nicht möglich eine integrierte statistische Berechnung aller Parameter durchzuführen. Die relative Bedeutung der einzelnen Parameter wird im Rahmen einer ökologische Bewertung in der Diskussion vorgenommen.

3.7 Taxonomische Bearbeitung der Ameisen

Für die Bestimmung der gesammelten Ameisen bis zur Gattung wurde der Schlüssel von Bolton (1994) verwendet. Alle Proben wurden gegeneinander abgeglichen und die Arbeiterinnen anhand morphologischer Parameter in Morphospezies aufgetrennt. Unter anderem wurde die Länge des Mesosomas einer jeden Art bestimmt, wenn möglich anhand verschiedener Proben und einer größeren Anzahl von Individuen. Bei geringen Abweichungen monomorpher Arten wurde der Mittelwert der Mesosomalänge verwendet, bei dimorphen Arten die Mesosomalänge der Arbeiterinnen und bei polymorphen Arten die Mesosomalänge der häufigsten Kaste. Der in dieser Arbeit verwandte Begriff der "Art" bezieht sich auf die morphologische Unterschiede zwischen den Arbeiterinnen und wird in dieser Arbeit demnach im Sinne von Morphospezies verwendet.

Wenn Arbeiterinnen variable, auftrennungsrelevante Merkmalsunterschiede aufwiesen, jedoch nicht genügend Individuen vorlagen, um mit völliger Sicherheit zu entscheiden, ob es sich um die breite Variabilität eines Merkmals oder um zwei unterschiedliche Arten handelte, wurde vorläufig auf Zugehörigkeit zu einer Art entschieden.

Wenn Soldatinnen nicht gemeinsam mit den zugehörigen Arbeiterinnen eingesammelt werden konnten, wurden sie nicht in die Auswertung mit einbezogen.

4 ERGEBNISSE

4.1 Abiotische Faktoren

4.1.1 Temperatur

Da Ameisen als stark thermophil eingestuft werden und nur noch wenige spezialisierte Arten bei dauerhaft unter 20°C liegenden Temperaturen gut leben können (Hölldobler & Wilson 1990), führte ich umfangreiche Temperaturmessungen durch, um einen Temperaturvergleich 1) entlang des Höhengradienten 2) zwischen den beiden Straten 3) über den Untersuchungszeitraum und 4) zu den experimentell erhobenen Daten herstellen zu können. Die Meßergebnisse werden im folgenden entsprechend detailliert dargestellt. Die Meßzeiträume und -orte können Tab. 3.2.1, S.10 entnommen werden.

Meßfehler: Der Meßfehler der TinyTalk IP 68 Temperaturmeßgeräte liegt laut Werkangaben bei $\pm 0,2^{\circ}\text{C}$ zwischen 0°C und 70°C plus der möglichen Auflösung ($\pm 0,35^{\circ}\text{C}$ bei 25°C). Ein Testlauf mit zehn TinyTalk Meßgeräten ergab nach 1248 Messungen folgende Abweichungen:

Die maximale Abweichung der Durchschnittstemperaturen betrug $0,25^{\circ}\text{C}$ und die Standardabweichung $0,08^{\circ}\text{C}$.

Die maximale Abweichung der Minimaltemperaturen betrug $0,7^{\circ}\text{C}$ und die Standardabweichung $0,2^{\circ}\text{C}$.

Die maximale Abweichung der Maximaltemperaturen betrug $1,6^{\circ}\text{C}$ und die Standardabweichung $0,5^{\circ}\text{C}$.

Der Temperaturlogger auf 1520 m Höhe war nach der ersten Messung (15.1. – 29.1.1996) defekt und konnte für die weiteren Messungen nicht mehr eingesetzt werden. Die weiteren Temperaturmessungen auf den unteren vier Höhen während der Regenzeit im Februar ergaben keine Unterschiede zu den mittleren Temperaturen im Januar. Daher werden alle Messungen dieses Zeitraums im folgenden als Regenzeit zusammengefaßt.

Der Meßfehler des Digitron Temperaturmeßgerätes mit Einstechfühler liegt laut Werkangaben bei $\pm 0,2^{\circ}\text{C}$ im Temperaturbereich oberhalb -100°C , plus der möglichen Auflösung von $\pm 0,1\%$ der Anzeige und ± 1 Digit ($\pm 0,1^{\circ}\text{C}$). Die maximale Abweichung beträgt demnach bei einer Temperatur von $25^{\circ}\text{C} \pm 0,325^{\circ}\text{C}$. Der Temperaturmeßbereich des Gerätes liegt zwischen -200°C und 1350°C .

Datenauswertung nach Klimabedingungen: Um die Temperatur von Regen- und Trockenzeit zu erfassen, begannen die Temperaturmessungen Anfang Januar und reichten bis Mitte April 1996. Die Messungen in 1996 werden daher am Boden und in der niederen Vegetation unter Berücksichtigung der sich verändernden Klimabedingungen dargestellt, wohingegen die Temperaturdaten von 1997 und 1998 ausschließlich in der Trockenzeit erhoben wurden und daher nach Monaten aufgeschlüsselt werden.

Anhand der Temperaturdaten und eigener Klimaaufzeichnungen konnten 1996 drei Klimaphasen voneinander getrennt werden: Regenzeit (15.1. – 18.2.1996), Übergangszeit (19.2. – 11.3.1996) und Trockenzeit (12.3. – 14.4.1996).

Die separate Darstellung einer Übergangszeit zwischen Regen- und Trockenzeit wurde notwendig, da der Wechsel von Regen- zu Trockenzeit in beiden Straten von einer Temperaturabnahme begleitet wurde, die über ca. drei Wochen anhielt. Während dieser Übergangszeit lag die Tages-Durchschnittstemperatur deutlich niedriger als in der Regen- und der Trockenzeit. Sie begann in beiden Straten am 18.2. mit einer Temperaturabnahme, die aber

auf den unteren zwei Höhen nicht so ausgeprägt war wie auf den oberen Höhen (Abb. 4.1.1 und Abb. 4.1.2).

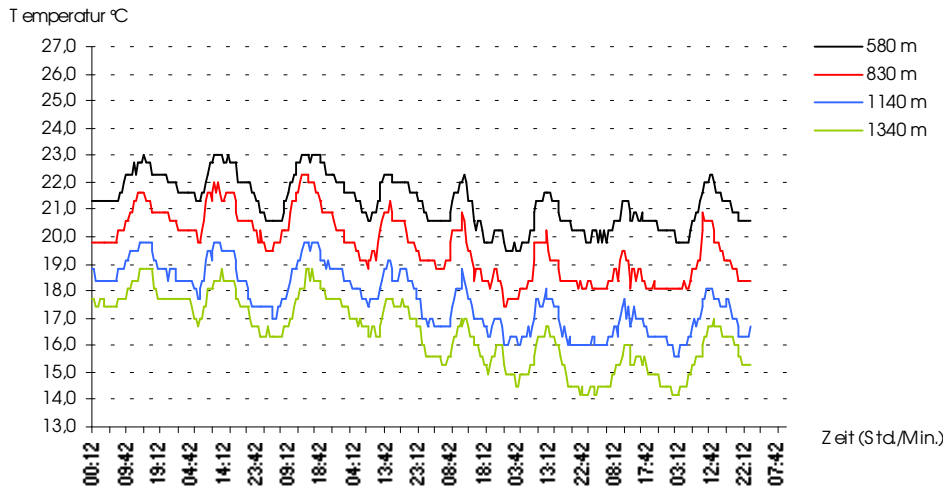


Abb. 4.1.1: Temperaturen 2 cm über dem Boden vom 15. - 22.02.1996 zwischen 580 m und 1340 m.

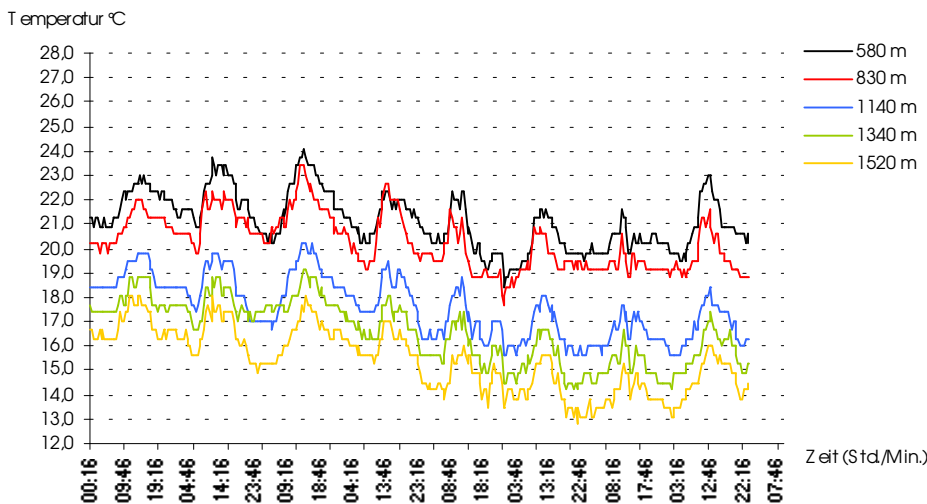


Abb. 4.1.2: Temperaturen in 2 m Höhe in der niederen Vegetation vom 15. - 22.02.1996 zwischen 580 m und 1520 m.

Die Übergangszeit endet nach eigener Feststellung am 11.3., da ab dann die Temperatur ebenso schnell wieder zunahm, wie sie drei Wochen zuvor abgesunken war (Abb. 4.1.3 und Abb. 4.1.4). Auch hier waren die Veränderungen auf 580 m und 830 m nicht so ausgeprägt wie auf 1140 m und 1340 m bzw. 1520 m (nur Vegetation). Zudem vollzog sich der Temperaturanstieg auf den unteren beiden Höhen über mehrere Tage hinweg, wohingegen die Temperatur auf den beiden oberen Höhen innerhalb eines Tageszyklus anstieg. Z.B. erhöhte sich die Temperatur am Boden auf 1140 m um 6°C von 13,8°C auf 19,8°C und sank danach nur noch bis auf 17,4°C ab (Abb. 4.1.3). Bis zum Ende der Messungen im April 1996 sank die Temperatur nicht mehr unter 16°C und unter Einbeziehung der Daten von Mai/Juni 1997 nur noch selten unter 17°C.

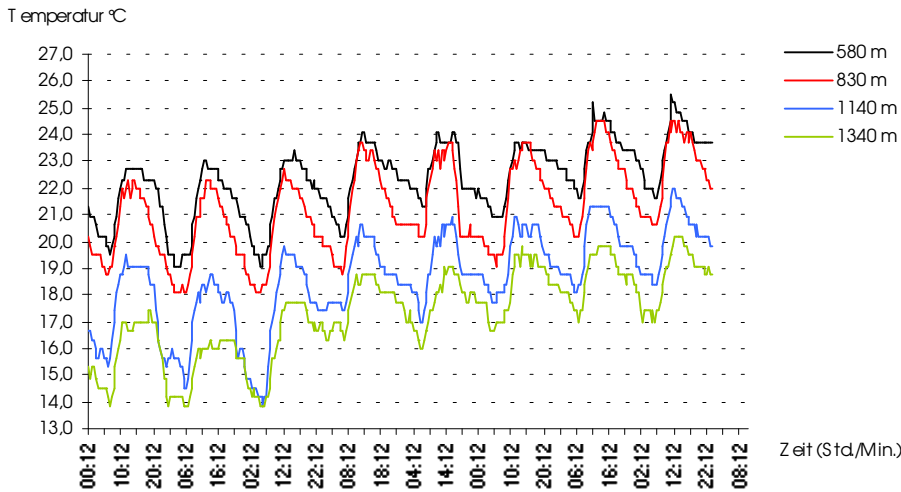


Abb. 4.1.3: Temperaturen 2 cm über dem Boden vom 10. - 17.03.1996 zwischen 580 m und 1340 m.

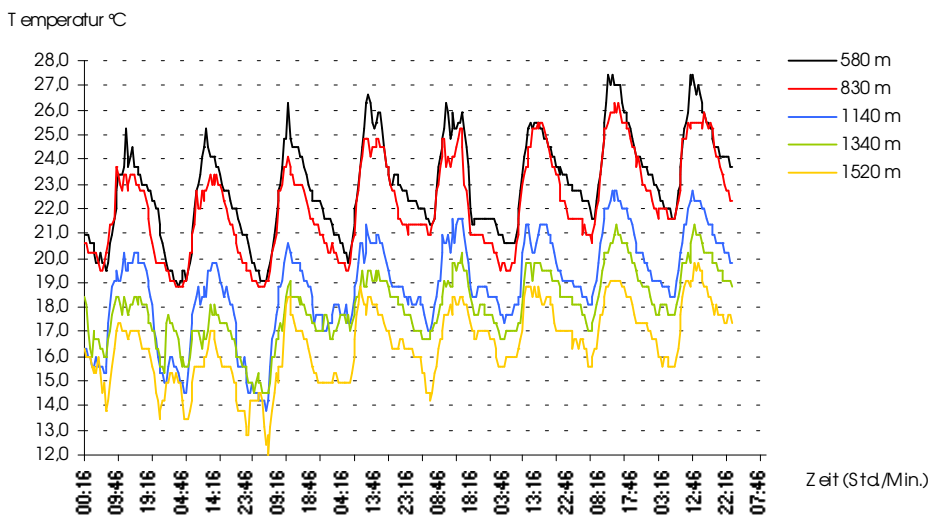


Abb. 4.1.4: Temperaturen in 2 m Höhe in der niederen Vegetation vom 10. - 17.03.1996 zwischen 580 m und 1520 m.

4.1.1.1 Temperatur am Boden

Durchschnittstemperatur: Die mittleren Temperaturen der Regenzeit lagen deutlich unter denen der Trockenzeit (Tab. 4.1.1). Am kältesten war es in der Übergangszeit (s.o.). In der Regenzeit war die mittlere Temperaturabnahme zwischen 580 m und 1520 m am geringsten ($0,54\text{ C}^\circ/100\text{ m N.N.}$), in der Übergangszeit am stärksten ($0,65\text{ C}^\circ/100\text{ m N.N.}$) und der Temperaturabfall der Trockenzeit lag mit $0,60\text{ C}^\circ/100\text{ m}$ dazwischen (Abb. 4.1.5). Die Temperaturabnahme war insgesamt sehr gleichmäßig. In der Übergangs- und Trockenzeit jedoch nahm die Temperatur auf 830 m etwas stärker zu als auf den anderen Höhenstufen. Dadurch verringerte sich die Abnahme der Temperatur zwischen 580 m und 830 m von $0,56\text{ C}^\circ/100\text{ m N.N.}$ in der Regenzeit auf $0,44\text{ C}^\circ/100\text{ m}$ in der Trockenzeit, und vergrößerte sich zwischen 830 m und 1140 m von $0,58\text{ C}^\circ/100\text{ m N.N.}$ auf $0,77\text{ C}^\circ/100\text{ m}$.

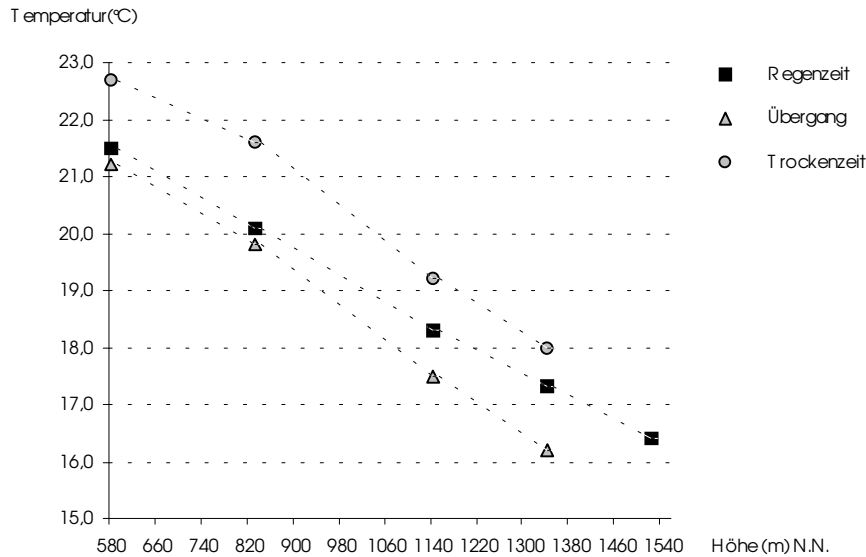


Abb. 4.1.5: Vergleich der Temperaturabnahme am Boden entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m) während der Regen-, der Übergangs- und der Trockenzeit 1996.

Tab. 4.1.1: Mittelwerte der durchschnittlichen Tagestemperaturen (T) mit Standardabweichung (s) am Boden in der Regen-, der Übergangs- und der Trockenzeit 1996 zwischen 580 m und 1520 m.

	580 m T (°C)	± s (°C)	830 m T (°C)	± s (°C)	1140 m T (°C)	± s (°C)	1340 m T (°C)	± s (°C)	1520 m T (°C)	± s (°C)
Regenzeit	21,5	0,9	20,1	0,9	18,3	0,8	17,3	0,9	16,4	0,9
Übergangszeit	21,2	1,1	19,8	1,4	17,5	1,3	16,2	1,2		
Trockenzeit	22,7	1,5	21,6	1,4	19,2	1,3	18,0	1,1		

Werden alle Meßwerte von 1996 gemittelt, so gab es zwischen den Höhenstufen kaum Unterschiede in der durchschnittlichen Temperaturabnahme pro 100 m N.N. (Tab. 4.1.2).

Tab. 4.1.2: Durchschnittliche Temperaturabnahme am Boden zwischen jeweils zwei Höhenstufen von Januar - April 1996; berechnet auf 100 Höhenmeter.

1996	580 m – 830 m	830 m – 1140 m	1140 m – 1340 m	1340 m – 1520 m
$\Delta T [^{\circ}\text{C}]/100 \text{ m (N.N.)}$	0,49	0,70	0,60	-

Die Messungen in den Monaten Mai bis Juni/Juli 1997 und 1998 bestätigen die 1996 ermittelte Temperaturabnahme von 580 m über 830 m bis 1140 m (Abb. 4.1.6). Die mittleren Temperaturen der 97/98 neu hinzu kommenden Meßhöhen (720 m und 1000 m) zeigen aber, daß die Temperaturabnahme im Tieflandregenwald nicht stetig verlief, wie die Meßwerte von 1996 vermuten ließen. Von 580 m auf 720 m nahm die Temperatur stärker ab (1997: $0,78^{\circ}\text{C}/100 \text{ m}$; 1998: $0,85^{\circ}\text{C}/100 \text{ m}$) als zwischen 720 m und 830 m (1997: $0,22^{\circ}\text{C}/100 \text{ m}$; 1998: $0,39^{\circ}\text{C}/100 \text{ m}$).

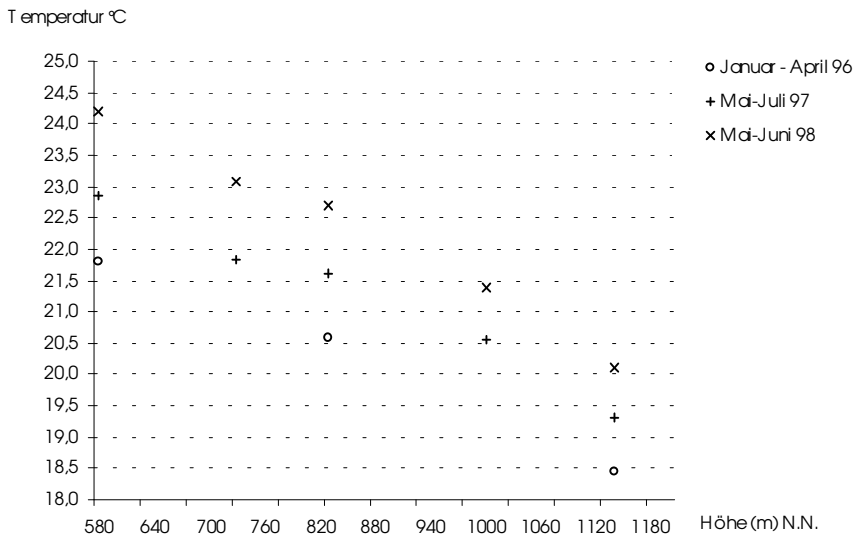


Abb. 4.1.6: Abnahme der Durchschnittstemperatur der Jahre 1996 bis 1998 am Boden zwischen 580 m und 1140 m im Vergleich.

Höchst- und Tiefsttemperaturen: Für die Berechnung der Höchst- und Tiefsttemperaturen 1996 wurde die jeweils höchste und tiefste Temperatur eines jeden Tages herangezogen und der Mittelwert berechnet. Für die Höhe 1520 m stehen nur die Messungen der Regenzeit zur Verfügung. Sie werden in den folgenden Berechnungen nicht berücksichtigt.

Die Abweichungen der Tiefsttemperaturen von den Durchschnittstemperaturen der einzelnen Höhenstufen blieben weitestgehend konstant, wohingegen die Höchsttemperaturen auf den unteren beiden Höhen stärker abwichen als auf 1140 m und 1340 m (insbesondere auf 830 m, Abb. 4.1.7). Die Höchsttemperaturen lagen im Durchschnitt $1,47 \pm 0,32^\circ\text{C}$ höher als der Mittelwert und die Tiefsttemperaturen $1,51 \pm 0,07^\circ\text{C}$ niedriger.

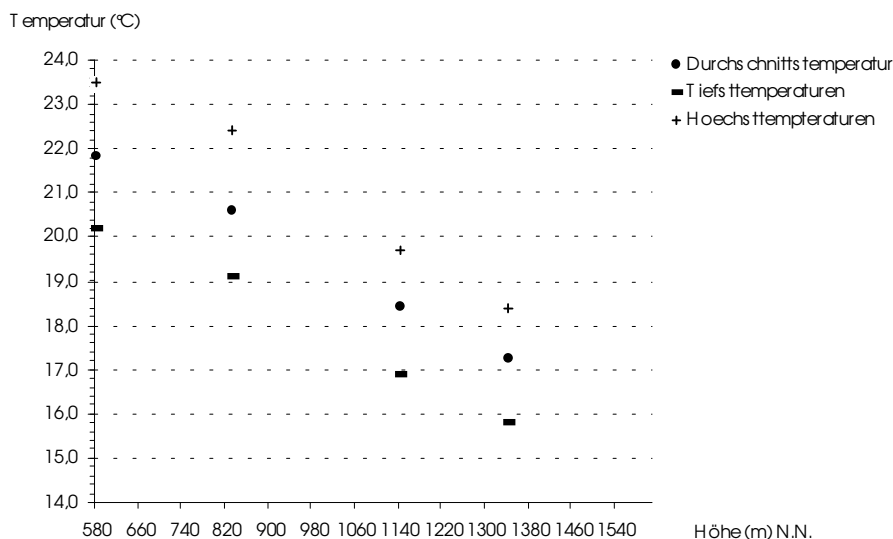


Abb. 4.1.7: Abnahme der Tiefst-, Höchst- und Durchschnittstemperaturen zwischen 580 m und 1340 m am Boden (Januar – April 1996).

Die niedrigsten Temperaturen wurden in der Übergangszeit Ende Februar und Anfang März gemessen. Die Minimalwerte lagen auf 580 m bei $18,8^\circ\text{C}$, auf 830 m bei $17,4^\circ\text{C}$, auf 1140 m bei $13,8^\circ\text{C}$ und auf 1340 m ebenfalls bei $13,8^\circ\text{C}$. In den jeweiligen Trockenzeiten 1996 bzw. 1997 wurden diese Minimaltemperaturen nicht erreicht. Sie lagen auf 580 m bei $19,1^\circ\text{C}$ bzw. $19,5^\circ\text{C}$,

auf 830 m bei 18,8°C bzw. 19,1°C und auf 1140 m bei 16,0°C bzw. 16,3°C. Dies zeigt, daß sich die Temperaturerhöhung in der Trockenzeit auf die Mindesttemperaturen der oberen Höhen stärker auswirkt.

Werden Höchst- und Tiefsttemperaturen 1996 nach Regen-, Übergangs- und Trockenzeit getrennt aufgetragen, wird ersichtlich (Abb. 4.1.8), daß für die kühlen Temperaturen der Übergangszeit hauptsächlich die Tiefsttemperaturen verantwortlich sind. Die Höchsttemperaturen der Übergangszeit lagen im Tieflandregenwald im gleichen Bereich wie die der Regenzeit. Die Höchsttemperaturen der Trockenzeit setzen sich klar um $1,9 \pm 0,5^\circ\text{C}$ von denen der Regen- und Übergangszeit ab. Es fällt zudem auf, daß sich in der Trockenzeit die Tiefsttemperaturen auf 830 m am stärksten erhöhen und sich dadurch denen von 580 m annähern. Ansonsten unterscheiden sich die Tiefsttemperaturen der jeweiligen Höhen von denen der Regenzeit nur unwesentlich.

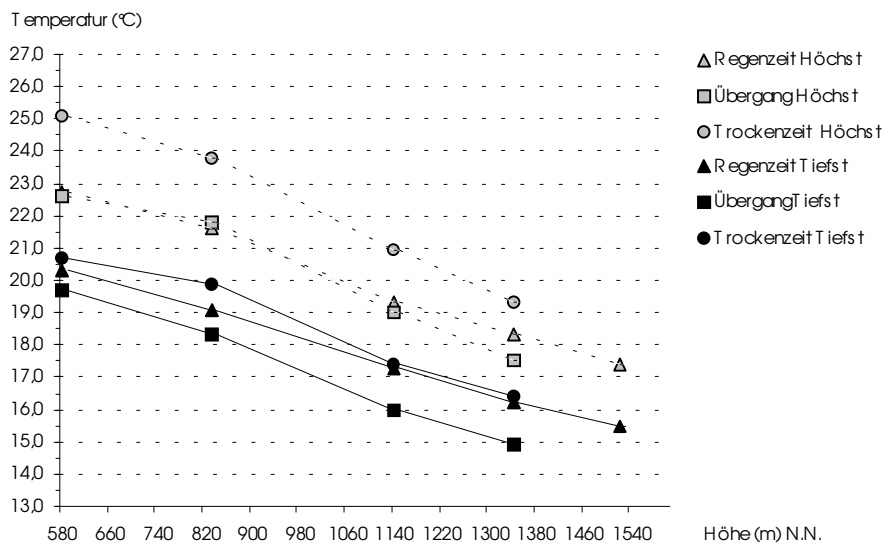


Abb. 4.1.8: Abnahme der Tiefst- und Höchsttemperaturen zwischen 580 m und 1340 m am Boden in Regen-, Übergangs- und Trockenzeit 1996. Die Daten auf 1520 m konnten 1996 nur in der Regenzeit erhoben werden.

Konstruierter Jahrestemperaturverlauf: In Abb. 4.1.9, S.28 ist ein aus den Jahren 1996 und 1997 konstruierter Verlauf der mittleren Tagestemperatur über die ersten sieben Monate eines Jahres im Höhenvergleich dargestellt. Zusätzliche Daten von Mai und Juni 1998 zeigen den Effekt des El Nino (siehe Einleitung S.8).

In den Regenmonaten Januar und Februar (inkl. Übergangszeit) war die Temperatur am niedrigsten, stieg dann von Februar bis Mai deutlich an, um dann zum Juli hin wieder abzunehmen. Allerdings unterscheiden sich die Kurven der drei Höhen etwas im Übergang von Mai zu Juni. Auf 580 und 830 m nahm die Tagesdurchschnittstemperatur im Juni nochmals leicht um $0,1^\circ\text{C}$ bzw. $0,18^\circ\text{C}$ zu, wohingegen sie auf 1140 Metern um $0,23^\circ\text{C}$ absank. Die Temperaturdifferenz von Januar bis Juli beträgt für 580 m $1,83^\circ\text{C}$, für 830 m $2,36^\circ\text{C}$ und für 1140 m $1,94^\circ\text{C}$.

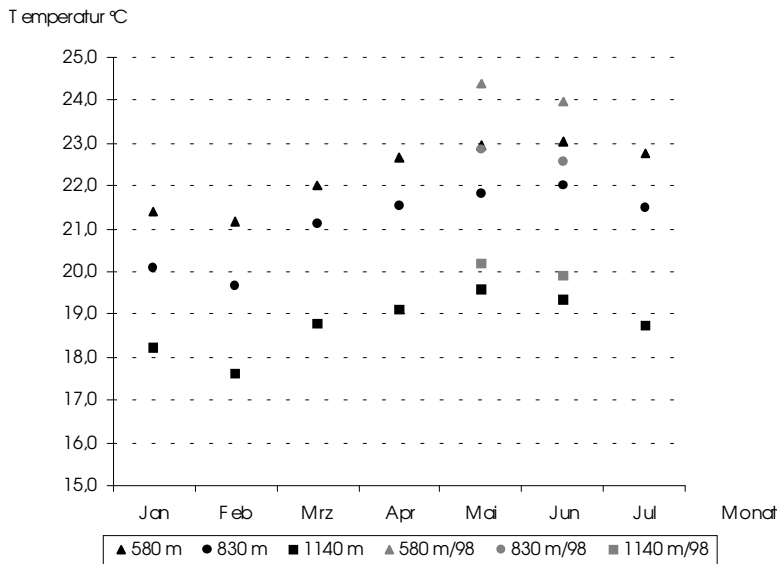


Abb. 4.1.9: Darstellung eines konstruierten Boden-Temperaturprofils der ersten sieben Monate eines Jahres und vergleichend die Temperaturen während des El Nino Phänomens Mai/Juni 1998 auf 580 m, 830 m und 1140 m.

Im Mai 1998 lagen die Tagesdurchschnittstemperaturen von 580 m, 830 m und 1140 m im Mittel um 1,5°C, 1,0°C und 0,6°C über denen von Mai 1997. Im Juni 1998 lagen die Durchschnittstemperaturen auf diesen Höhen im Mittel um 1,0°C, 0,6°C und 0,6°C über denen von Juni 1997. Dies weist auf eine Abnahme des Einflusses des El Nino mit zunehmender Höhe hin.

Tagesoszillationen: Der Klimawechsel von Regen- zu Trockenzeit wirkte sich auch auf die Tagestemperaturschwankungen aus. In der Regenzeit waren die Tagesoszillationen am geringsten. Auf 580 m z.B. wich die Temperatur in der Regenzeit im Mittel nur um $\pm 1,25^\circ\text{C}$ von der Durchschnittstemperatur ab (Abb. 4.1.1). In der Übergangszeit vergrößerten sich die Abweichungen bis hin zur Trockenzeit, wo sie durchschnittlich $\pm 2,05^\circ\text{C}$ betragen (Abb. 4.1.3).

Im April waren die Tages-Temperaturschwankungen am größten. Ein Tagesgang auf 580 m verlief über ca. 5 - 6°C (Mittel: $\pm 2,53^\circ\text{C}$) und auf 830 m über ca. 4 - 5°C (Mittel: $\pm 2,1^\circ\text{C}$), wohingegen die Schwankungen in der Regenzeit jeweils nur ca. 2 - 3°C betragen. Auf 1140 m umfaßte ein Tagesgang ca. 4°C (Mittel: $\pm 1,86^\circ\text{C}$), gegenüber ca. 2°C in der Regenzeit. Auf 1340 m erhöhte sich die Tagestemperaturdifferenz von ca. 2°C in der Regenzeit auf nur ca. 3°C in der Trockenzeit (Mittel: $\pm 1,5^\circ\text{C}$), was im Vergleich zu 1140 m vor allem auf die niedrigeren Tageshöchsttemperaturen zurückzuführen ist.

Abschließend läßt sich festhalten, daß sich die Tagestemperaturschwankungen in der Regenzeit über die Höhen kaum unterschieden. Bis hin zur Trockenzeit stiegen dann die Oszillationen im Tieflandregenwaldbereich deutlich stärker an als auf 1140 m und 1340 m.

Temperatur in 2 cm Bodentiefe

Im Juni/Juli 1998 wurden die Temperaturen 2 cm im und 2 cm über dem Boden parallel gemessen (Abb. 4.1.10). Es zeigte sich, daß auf 600 m die mittlere Temperatur im Boden höher war als 2 cm oberhalb des Bodens. Die Höhen 720 m und 830 m wiesen weitestgehend gleiche Durchschnittstemperaturen auf. Auf 1000 m jedoch blieb die Temperatur 2 cm oberhalb des Bodens auf dem Niveau von 830 m, wohingegen im Boden die Temperatur weiter abnahm.

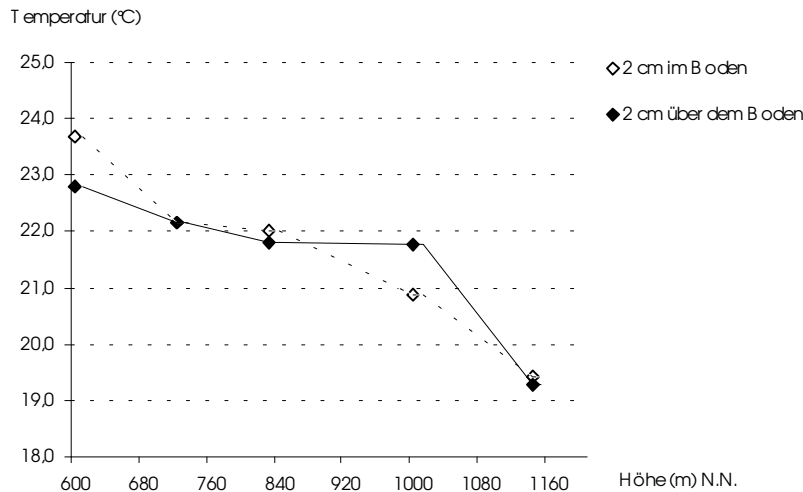


Abb. 4.1.10: Durchschnittstemperatur entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m) in Juni/Juli 1998 in 2 cm Bodentiefe und 2 cm über dem Boden.

Allerdings erscheint der Verlauf der Temperaturabnahme 2 cm oberhalb des Bodens im Juni/Juli 1998 untypisch im Vergleich zu den vorangegangenen Messungen 1997 und 1998 (Abb. 4.1.6). Werden alle vorhandenen Messungen 2 cm oberhalb des Bodens von 1996 bis 1998 in separate Kurvenverläufe aufgetragen (Abb. 4.1.11), so wird deutlich, daß der Abnahmeverlauf der Durchschnittstemperatur im Juni/Juli 1998 auf 1000 m von den übrigen abweicht.

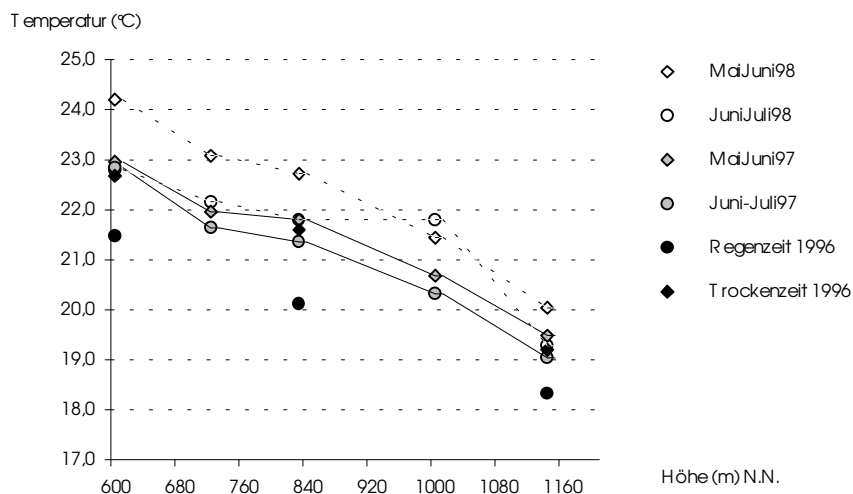


Abb. 4.1.11: Vergleich der Messungen 2 cm oberhalb des Bodens von 1996, 1997 und 1998 zwischen 600 m und 1140 m.

Der Verlauf der Abnahme der Durchschnittstemperatur in 2 cm Bodentiefe (Abb. 4.1.10) hingegen zeigt keine wesentlichen Unterschiede zu den Abnahmen 2 cm oberhalb des Bodens. Allerdings waren die Tagesamplituden in der Trockenzeit 1998 in 2 cm Bodentiefe (Tab. 4.1.3) deutlich geringer als die 2 cm oberhalb des Bodens. Die mittlere Tagesamplitude wurde aus der Differenz zwischen mittleren Minimal- und Maximaltemperaturen gebildet und ergab, daß auf 600 m die Temperatur in 2 cm Bodentiefe nur um $\pm 0,61^\circ\text{C}$ schwankte und 2 cm oberhalb des Bodens um $\pm 1,79^\circ\text{C}$. Über den Höhengradienten gab es keine Veränderungen der Tagesamplituden in 2 cm Bodentiefe.

Die Temperatur in 2 cm Bodentiefe nahm um $0,76^\circ\text{C}/100\text{ m N.N.}$ ab.

Tab. 4.1.3: Angabe von Mittelwert (Mw) und Standardabweichung (s) und der mittleren Temperaturamplitude/Tag (Tg.) in 2 cm Bodentiefe; Juni/Juli 1998; (600 m – 1140 m).

	600 m	720 m	850 m	1000 m	1140 m
Mw (°C)	23,67	22,17	22,02	20,89	19,41
s (°C)	0,51	0,71	0,51	0,45	0,55
± Tg. (°C)	0,61	0,91	0,66	0,51	0,7

Temperatur in 12 cm Bodentiefe: In den Jahren 1997 und 1998 wurden auf fünf Höhen, zwischen 600 m und 1140 m sowie auf jedem der insgesamt 16 untersuchten $\frac{1}{4}$ m² Flächen (siehe 3.4.3), mit einem Einstechfühler Temperaturmessungen in 12 cm Bodentiefe durchgeführt. Die Temperatur in 12 cm Tiefe zeigte eine gleichmäßige Abnahme (Abb. 4.1.12). Im Vergleich zu den Messungen in 2 cm Tiefe 1998 waren die Temperaturen auf 600 m in 12 cm Tiefe um ca. 0,63°C kühler. Auf den mittleren Höhen (720 m – 1000 m) lagen die Durchschnittstemperaturen beider Meßbereiche im Mittel nur um 0,23°C auseinander. Auf 1140 m war die tiefere Schicht um ca. 0,58°C wärmer als der Boden in 2 cm Tiefe. Die mittleren Temperaturen in 20 cm Bodentiefe an schattigen Meßpunkten (siehe unten) lagen um ca. 0,4°C bis 0,5°C niedriger als in 12 cm Tiefe. Die Temperatur in 12 cm Bodentiefe nahm um 0,56°C/100 m N.N. ab.

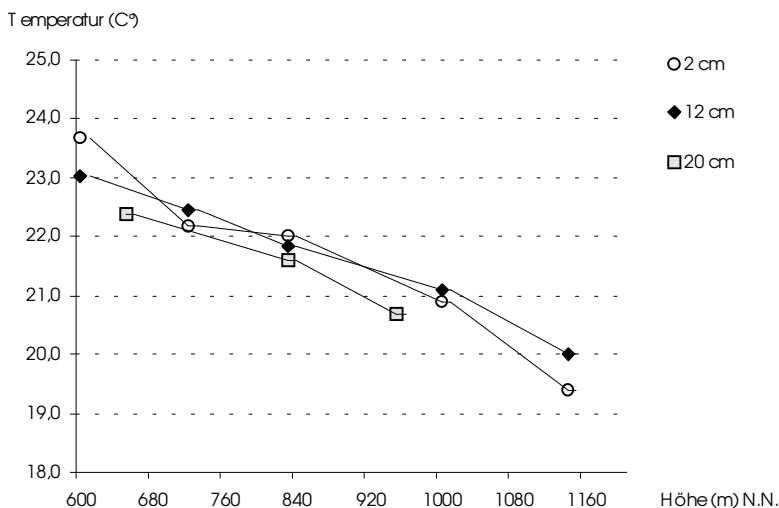


Abb. 4.1.12: Abnahme der Temperatur in 2 cm, 12 cm und 20 cm Bodentiefe entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m).

Temperatur in 20 cm Bodentiefe: Zwischen 7. und 25. Mai 1999 wurden auf 650 m, 830 m und 950 m an sonnigen und schattigen Stellen TinyTalk Temperaturmeßgeräte in 20 cm Bodentiefe eingegraben (siehe 3.2). Die Messungen ergaben, daß sich die Temperaturen zwischen sonnigen und schattigen Stellen auf 650 m und 830 m nicht unterschieden (Tab. 4.1.4), wohingegen auf 950 m die Temperaturen der sonnigen Stelle denen auf 850 m glichen und die der schattigen Stelle deutlich darunter lag (Abb. 4.1.13). Auf 950 m wurden an der sonnigen Stelle nur die Messungen bis 14. Mai gewertet, da danach die Temperatur kontinuierlich bis auf fast 24°C anstieg und das gerade im Vergleich zu den Messungen auf den anderen Höhen, nicht als normale Temperaturentwicklung angesehen werden kann. Die Ursachen für diesen Anstieg waren nicht festzustellen und insofern muß diese Messung mit Vorsicht betrachtet werden.

Die sonnigen Stellen erreichten tagesbedingt leicht höhere Maximalwerte und auf 650 m sogar etwas tiefere Minimalwerte als am schattigen Meßort, aber insgesamt blieben die Tagesschwankungen innerhalb und zwischen den Höhen weitestgehend gleich (Tab. 4.1.4, Abb. 4.1.13). Über den Höhengradienten nahm die Temperatur an besonnten Stellen nur um 1°C ab (0,33°C/100 m N.N.) und im Schatten um 1,7°C (0,56°C/100 m N.N.).

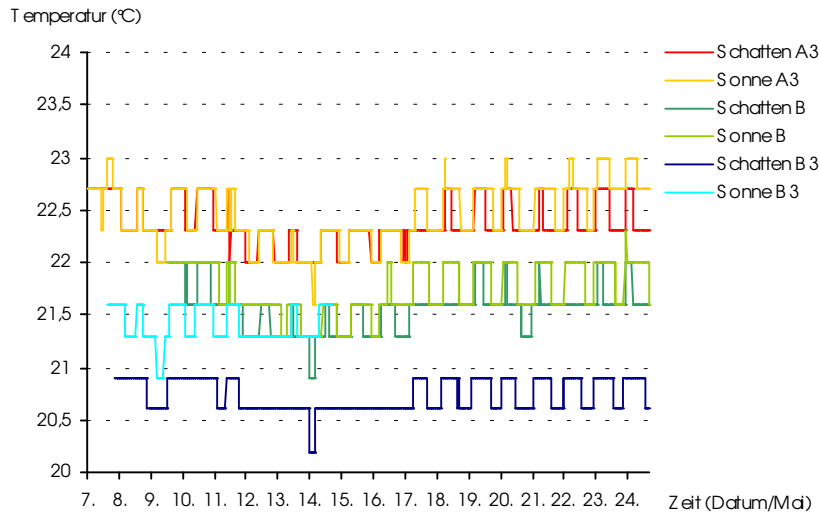


Abb. 4.1.13: Vergleich der Temperatur über drei Höhenstufen (A3 = 650 m, B = 830 m und B3 = 950 m) und zwischen sonnigen und schattigen Stellen in 20 cm Bodentiefe.

Tab. 4.1.4: Mittelwerte (Mw), Minimal- (MIN) und Maximaltemperaturen (MAX) auf 650 m, 830 m und 950 m an sonnigen (So) und schattigen (Sc) Stellen in 20 cm Bodentiefe.

	Sc 650 m	So 650 m	Sc 830 m	So 830 m	Sc 950 m	So 950 m
Mw	22,4	22,4	21,6	21,7	20,7	21,4
s	0,22	0,30	0,22	0,24	0,16	0,18
MIN	22	21,6	20,9	21,3	20,2	20,9
MAX	22,7	23	22	22,3	20,9	21,6

4.1.1.2 Temperatur in der Vegetation

Durchschnittstemperatur: Die mittleren Temperaturen der Trockenzeit lagen deutlich über denen der Regen- und Übergangszeit (Tab. 4.1.5). Die niedrigsten Durchschnittstemperaturen traten in der Übergangszeit auf, wobei sich jedoch die unteren beiden Höhen (580 m und 830 m) hierin kaum von der Regenzeit unterschieden (Abb. 4.1.14).

Tab. 4.1.5: Mittelwerte der durchschnittlichen Tagestemperaturen (T) mit Standardabweichung (s) in der niederen Vegetation in Regen-, der Übergangs- und der Trockenzeit 1996 zwischen 580 m und 1520 m.

	580 m	± s	830 m	± s	1140 m	± s	1340 m	± s	1520 m	± s
	T (°C)	(°C)	T (°C)	(°C)	T (°C)	(°C)	T (°C)	(°C)	T (°C)	(°C)
Regenzeit	21,4	1,2	20,6	1,2	18,2	0,9	17,3	0,9	16,30	1,1
Übergangszeit	21,3	1,6	20,6	1,6	17,5	1,5	16,6	1,2	15,4	1,3
Trockenzeit	23,2	1,9	22,6	1,7	19,4	1,6	18,5	1,1	17,0	1,4

In der Regenzeit war die mittlere Temperaturabnahme zwischen 580 m und 1520 m am geringsten ($0,54^{\circ}\text{C}/100\text{ m N.N.}$), wurde dann in der Übergangszeit stärker ($0,63\text{ C}^{\circ}/100\text{ m N.N.}$) und war in der Trockenzeit am stärksten ($0,66^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$; Abb. 4.1.14). Allerdings war der Verlauf der mittleren Temperaturabnahme in der niederen Vegetation nicht gleichmäßig, sondern wies eine Stufenform auf. Diese Art des Verlaufes ist in der Regenzeit am schwächsten ausgeprägt und in der Trockenzeit am stärksten. Zum Beispiel betrug die Temperaturabnahme in Regen- und Trockenzeit zwischen 580 m und 830 m im Mittel nur $0,3^{\circ}\text{C}/100\text{ m N.N.}$ zwischen 830 m und 1140 m jedoch $0,77^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$ in der Regenzeit und in der Trockenzeit sogar $1,03^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$.

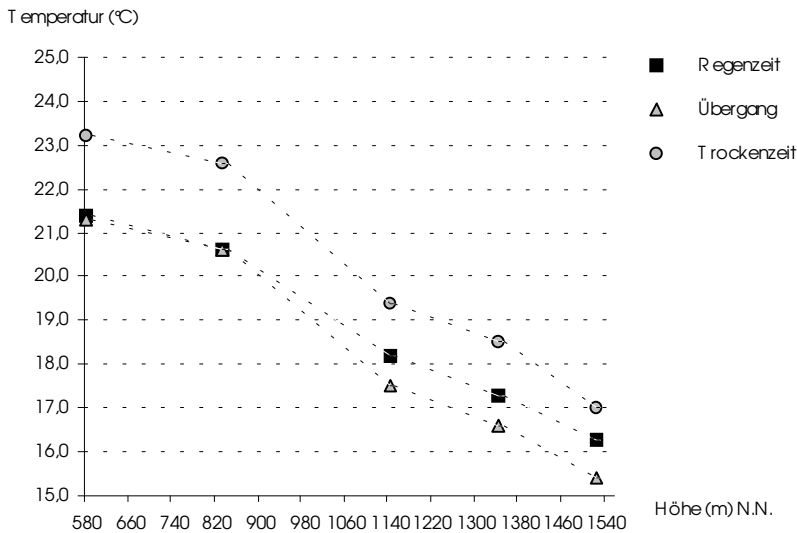


Abb. 4.1.14: Abnahme der Temperatur 2 m über dem Boden zwischen 580 m und 1520 m für die einzelnen Monate von Januar bis April 1996.

Werden alle Temperaturmeßwerte der niederen Vegetation von 1996 zusammengefaßt, so ergibt sich eine eindeutig stufenförmige Abnahme der Durchschnittstemperatur zwischen 580 m auf 1520 m (Tab. 4.1.6).

Tab. 4.1.6: Durchschnittliche Temperaturabnahme in der niederen Vegetation zwischen jeweils zwei Höhenstufen von Januar - April 1996; berechnet pro 100

1996	580 m – 830 m	830 m – 1140 m	1140 m – 1340 m	1340 m – 1520 m
$\Delta T [^{\circ}\text{C}]/100 \text{ m (N.N.)}$	0,29 $^{\circ}\text{C}$	0,93 $^{\circ}\text{C}$	0,44 $^{\circ}\text{C}$	0,72 $^{\circ}\text{C}$

In Abb. 4.1.15 sind die Temperaturdaten von 1996 bis 1998 für den Tieflandregenwaldbereich zusammengefaßt.

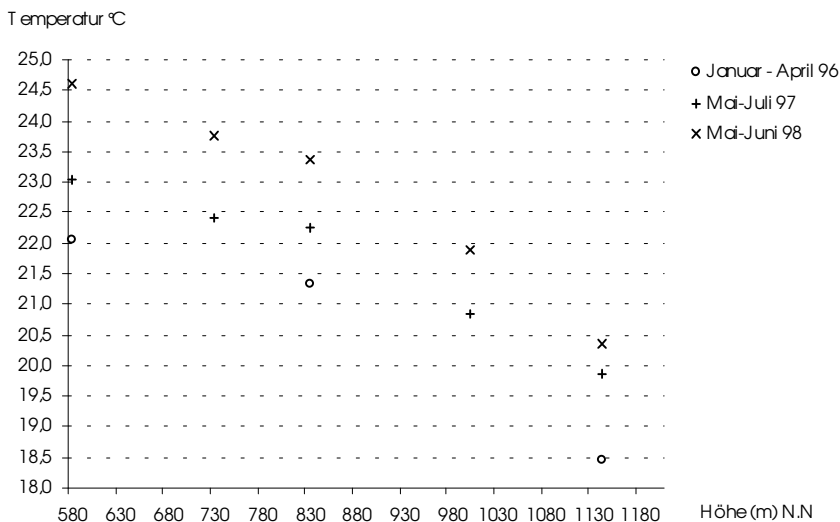


Abb. 4.1.15: Abnahme der Temperatur der Jahre 1996 bis 1998 im Vergleich, gemessen 2 m über dem Boden.

Sie zeigen für jedes Jahr, mit leichten Abweichungen, den gleichen Verlauf. 1997 nahm die Temperatur zwischen 580 m und 720 m allerdings etwas schneller ab (0,48 $^{\circ}\text{C}/100 \text{ m}$) als

zwischen 720 m und 830 m ($0,18^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$). Auf 1140 m ergab sich 1997 ebenfalls ein leicht abweichender Wert, der etwas höher lag als die vergleichbaren Durchschnittstemperaturen in 1996 und 1998. Dies erklärt auch die geringere Temperaturabnahme pro 100 Höhenmeter in der Trockenzeit 1997 ($0,58^{\circ}\text{C}/100\text{ m N.N.}$) als in '96 und '98.

Höchst- und Tiefsttemperaturen: Für die Berechnung der Höchst- und Tiefsttemperaturen 1996 wurde die jeweils höchste und tiefste Temperatur eines jeden Tages herangezogen und der Mittelwert berechnet.

Die Abweichungen der Tiefsttemperaturen von den jeweiligen Durchschnittstemperaturen blieben relativ konstant ($1,9 \pm 0,13^{\circ}\text{C}$), bis auf eine $0,4 - 0,5^{\circ}\text{C}$ höhere Tiefsttemperatur auf 1340 m im Vergleich zu ihren Nachbarhöhen (Abb. 4.1.16). Die Höchsttemperaturen wichen auf den unteren beiden Höhen um mehr als $0,5^{\circ}\text{C}$ stärker ab als zwischen 1140 m und 1520 m. Auf 1340 m war die Abweichung am geringsten.

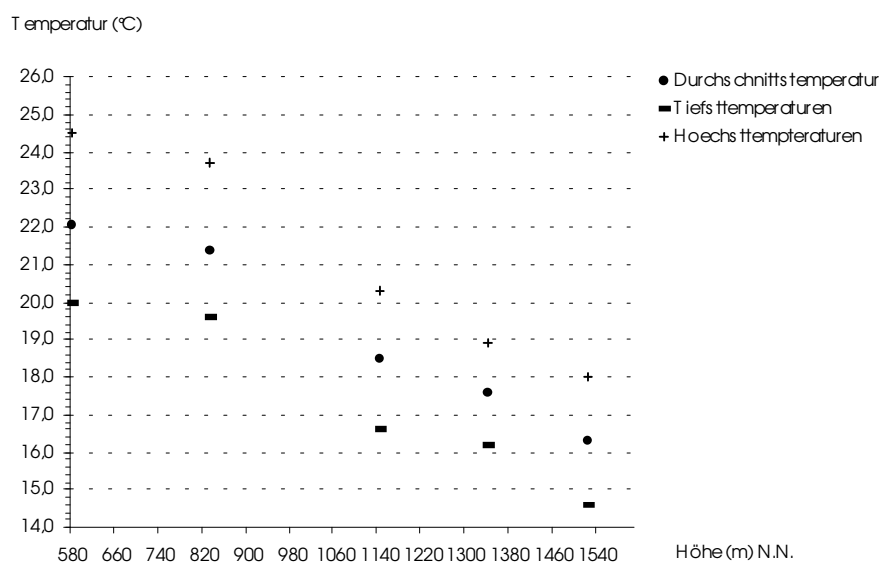


Abb. 4.1.16: Abnahme der Temperatur zwischen 580 m und 1520 m; gemessen 2 m über dem Boden mit Angabe der Minimal-, Maximal- und Durchschnittstemperatur (Januar - April).

Die niedrigsten Temperaturen wurden in der Übergangszeit gemessen. Die Minimalwerte lagen auf 580 m bei $18,4^{\circ}\text{C}$, auf 830 m bei $17,7^{\circ}\text{C}$, auf 1140 m bei $13,8^{\circ}\text{C}$, auf 1340 m bei $13,5^{\circ}\text{C}$ und 1520 m bei $11,7^{\circ}\text{C}$. In den Trockenzeiten 1996 und 1997 wurden diese Minimaltemperaturen nicht erreicht. Auf 580 m wurden jeweils $19,5^{\circ}\text{C}$ bzw. $19,1^{\circ}\text{C}$, auf 830 m $19,5^{\circ}\text{C}$ bzw. $19,0^{\circ}\text{C}$ und auf 1140 m $16,0^{\circ}\text{C}$ bzw. $17,0^{\circ}\text{C}$ minimal gemessen. Dies veranschaulicht, daß sich die Temperaturerhöhung mit Beginn der Trockenzeit auf die Mindesttemperaturen der oberen Höhen stärker auswirkt.

Werden Höchst- und Tiefsttemperaturen 1996 der niederen Vegetation nach Regen-, Übergangs- und Trockenzeit getrennt aufgetragen, wird ersichtlich (Abb. 4.1.17, S.34), daß für die kühlen Temperaturen der Übergangszeit hauptsächlich die Tiefsttemperaturen verantwortlich waren, die durchweg niedriger lagen als die der Regenzeit. Die Höchsttemperaturen der Übergangszeit auf 580 m und 830 m lagen über denen der Regenzeit, was auf eine Zunahme der Tagesamplituden zurückzuführen ist (siehe unten). Die Höchsttemperaturen der Trockenzeit setzten sich klar um $2,2 \pm 0,35^{\circ}\text{C}$ von denen der Regen- und Übergangszeit ab.

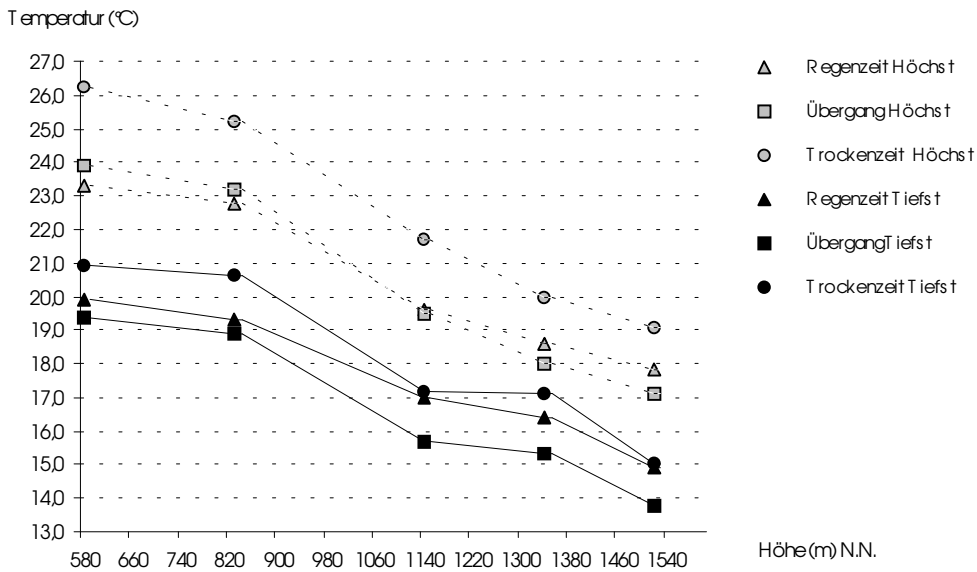


Abb. 4.1.17: Abnahme der Tiefst- und Höchsttemperaturen zwischen 580 m und 1340 m in der niederen Vegetation in Regen-, Übergangs- und Trockenzeit 1996.

Sehr auffällig ist weiterhin, daß der stufenförmige Abnahmeverlauf, wie er zuvor für die Durchschnittstemperatur festgestellt werden konnte (Abb. 4.1.14), bei den Tiefstwerten besonders deutlich auftritt, wohingegen der Abnahmeverlauf der Höchsttemperaturen zwischen den oberen Höhen, 1140 m und 1340 m, kein Plateau aufweist. Das läßt vermuten, daß für die geringe Abnahme der Durchschnittstemperaturen zwischen 1140 m und 1340 m die verhältnismäßig hohen Tiefsttemperaturen auf 1340 m verantwortlich sind.

Konstruierter Jahrestemperaturverlauf: In Abb. 4.1.18 ist ein konstruierter Verlauf der mittleren Temperatur aus den Jahren 1996 und 1997 in 2 m Höhe über die ersten sieben Monate eines Jahres dargestellt. Es wurden Daten von Januar bis April 1996 und Mai bis Juli 1997 verwendet. Zusätzliche Daten von Mai und Juni 1998 veranschaulichen den Effekt des El Nino (siehe Einleitung).

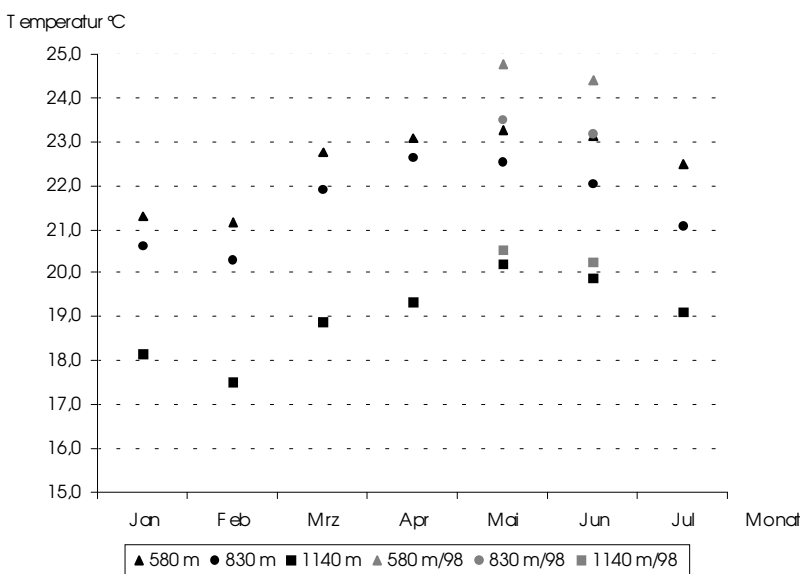


Abb. 4.1.18: Darstellung eines konstruierten Vegetations-Temperaturprofils der ersten sieben Monate eines Jahres vergleichend auf drei Höhen des Tieflandregenwldes (580 m, 830 m und 1140 m).

In den Regenmonaten Januar und Februar (inkl. Übergangszeit) war die Temperatur am niedrigsten (Abb. 4.1.18). Sie stieg dann von Februar bis Mai deutlich an, um dann ab Juni wieder abzunehmen. Auffällig ist der starke Anstieg der Temperatur von Februar bis März auf 580 m um $1,5^{\circ}\text{C}$, auf 830 m um $1,6^{\circ}\text{C}$, auf 1140 m um $1,2^{\circ}\text{C}$. Bis zu den Höchsttemperaturen im Mai nahm die Temperatur auf 580 m nur noch um weitere $0,53^{\circ}\text{C}$ zu, auf 830 m noch um $0,66^{\circ}\text{C}$ und auf 1140 m stieg die Durchschnittstemperatur sogar noch um weitere $1,45^{\circ}\text{C}$ an. Dementsprechend ist die resultierende Temperaturdifferenz von Januar bis Juli auf 1140 m mit $2,67^{\circ}\text{C}$ am größten (830 m $2,26^{\circ}\text{C}$ und 580 m $2,02^{\circ}\text{C}$).

Im Mai 1998 lagen die Temperaturen auf 600 m, 830 m und 1140 m im Mittel um $1,5^{\circ}\text{C}$, $0,9^{\circ}\text{C}$ und $0,3^{\circ}\text{C}$ über denen von Mai 1997. Im Juni 1998 lagen die Temperaturen auf 600 m, 830 m und 1140 m im Mittel um $1,3^{\circ}\text{C}$, $1,1^{\circ}\text{C}$ und $0,4^{\circ}\text{C}$ über denen von 1997. Dies verdeutlicht, daß sich die durch den El Nino bedingten Klimaveränderungen auf den unteren Höhen stärker auswirkten.

Tagesamplituden: Die mit der Trockenzeit eintretenden Klimaveränderungen zeigten auch Auswirkungen auf die Amplitudenbreite der Tagesgänge. In der Regenzeit 1996 waren die Tagesamplituden am geringsten. Auf 580 m z.B. schwankte die Tagestemperatur in der Regenzeit im Mittel nur um $\pm 1,2^{\circ}\text{C}$ (Abb. 4.1.2) und in der Übergangszeit vergrößerten sich die Amplituden bis hin zur Trockenzeit im April um mehr als das Doppelte (Abb. 4.1.4). Ein Tagesgang verlief in der Trockenzeit auf 580 m und 830 m über ca. $5 - 7^{\circ}\text{C}$ (Mittel: jeweils $\pm 2,65^{\circ}\text{C}$ und $\pm 2,3^{\circ}\text{C}$) im Gegensatz zur Regenzeit mit ca. $2 - 4^{\circ}\text{C}$. Auf 1140 m und 1520 m schwankten die Tagestemperaturen um ca. $4 - 5^{\circ}\text{C}$ (Mittel: jeweils $\pm 2,25^{\circ}\text{C}$ und $\pm 2,05^{\circ}\text{C}$), gegenüber ca. $2 - 3^{\circ}\text{C}$ in der Regenzeit. Auf 1340 m sind die Veränderungen gering und verschieben sich von ca. 2°C in der Regenzeit auf ca. 3°C in der Trockenzeit im April (Mittel: $\pm 1,45^{\circ}\text{C}$). Abschließend läßt sich festhalten, daß sich die Tagestemperaturschwankungen in den Regenmonaten auf allen Höhen kaum unterschieden und mit dem Übergang zur Trockenzeit deutlich anstiegen, am stärksten auf den unteren Höhen.

4.1.1.3 Temperatur von Boden und Vegetation im Vergleich

Im folgenden werden die wichtigsten gemeinsamen und unterschiedlichen Ausprägungen des abiotischen Faktors Temperatur beider Straten nochmals zusammenfassend dargestellt.

Gemeinsame Charakteristika:

In der Regenzeit glichen sich die Temperaturmuster beider Straten am meisten. Die mittlere Temperaturabnahme zeigt in beiden Straten den gleichen Verlauf (Abb. 4.1.19, S.36). Dort nahm die Temperatur in der Regenzeit pro 100 m N.N. am geringsten ab ($0,54^{\circ}\text{C}/100\text{ m N.N.}$). Auch die Tagestemperaturschwankungen waren in der Regenzeit am geringsten und unterschieden sich entlang des Höhengradienten kaum. In der Übergangszeit vergrößerten sich die Tagesamplituden bis hin zur Trockenzeit, wobei aber dieser Effekt mit zunehmender Höhe abnahm. Die Minimaltemperaturen waren in beiden Straten auf gleichem Niveau (Abb. 4.1.8 und Abb. 4.1.17) und stiegen jeweils in der Trockenzeit auf 830 m und 1140 m stärker an als auf 580 m. Die Messungen von 1996 bis 1998 bestätigen sich und zeigen zwischen 580 m und 1140 m den gleichen Abnahmeverlauf (Abb. 4.1.6, S.26 und Abb. 4.1.15, S.32).

Unterschiedliche Charakteristika:

Die Abnahmen der durchschnittlichen Temperaturen in Übergangs- und Trockenzeit verliefen in beiden Straten unterschiedlich: am Boden gleichmäßig und in der niederen Vegetation stufenförmig (siehe unten Abb. 4.1.19). Gleiches gilt für den Abnahmeverlauf der Tiefsttemperaturen in der Regen-, Übergangs- und Trockenzeit (Abb. 4.1.8 und Abb. 4.1.17).

Im Gegensatz zum Boden wichen in der niederen Vegetation die Höchst- und Tiefsttemperaturen auf 1340 m deutlich weniger von der Durchschnittstemperatur ab als auf allen anderen Höhenstufen (Abb. 4.1.17).

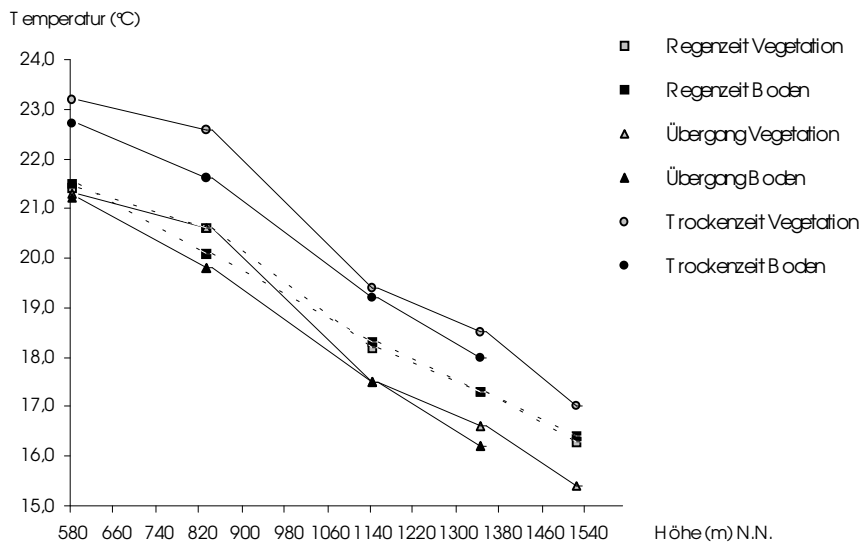


Abb. 4.1.19: Abnahme der durchschnittlichen Temperatur am Boden und in der niederen Vegetation während Regen, Übergangs- und Trockenzeit zwischen 580 m und 1520 m.

4.1.2 Relative Luftfeuchtigkeit

In drei aufeinander folgenden Jahren (1996 - 1998) wurde die relative Luftfeuchtigkeit mit Tinytalk Datenloggern in 2 m Höhe in der Vegetation und 2 cm über dem Boden gemessen.

Meßfehler: Der Meßfehler der TinyTalk IP 68 Feuchtigkeitsmesser liegt bei 20 % Luftfeuchte bei $\pm 4\%$ plus der möglichen Auflösung: Die Genauigkeit der Auflösung liegt bei 1) $< 30\% = 1.5\%$, 2) $31\% \text{ bis } 80\% = 2\%$ und 3) $> 81\% = 2.5\%$. Demnach liegt der größtmögliche Meßfehler bei $\pm 6.5\%$. Der Meßbereich ohne Kondenswasserbildung liegt zwischen 0% und 98% .

Aufgrund technischer Defekte konnten die Daten von 1996 insgesamt nicht verwertet werden. Die Feuchte logger wurden komplett ausgetauscht. Auch danach ist die Meßgenauigkeit in den oberen Feuchtebereichen recht hoch und die Daten sind mit Vorsicht zu bewerten. Die meisten Meßreihen enthielten Abschnitte mit eindeutigen Fehlmessungen (vermutlich Kondenswasserbildung), die herausgenommen werden mußten. Daher weisen die Datensets eine unterschiedliche Anzahl an Messungen auf, werden jedoch aufgrund ausreichend korrekter Messungen als repräsentativ angesehen. Einzige Ausnahme ist die Messung der Bodenluftfeuchtigkeit auf 1140 m in 1998, die aufgrund zu vieler fehlerhafter Messungen nicht gewertet werden konnte.

4.1.2.1 Relative Luftfeuchtigkeit am Boden

Die durchschnittliche relative Luftfeuchtigkeit 2 cm über dem Boden lag auf allen Höhen zwischen $90,2\%$ und $98,9\%$ (Abb. 4.1.20). Die Maximalwerte lagen jeweils bei 100% und die Minimalwerte zwischen $64,8\%$ und $74,9\%$. Es waren keine Veränderungen mit zunehmender Höhe festzustellen (siehe 5.1.1).

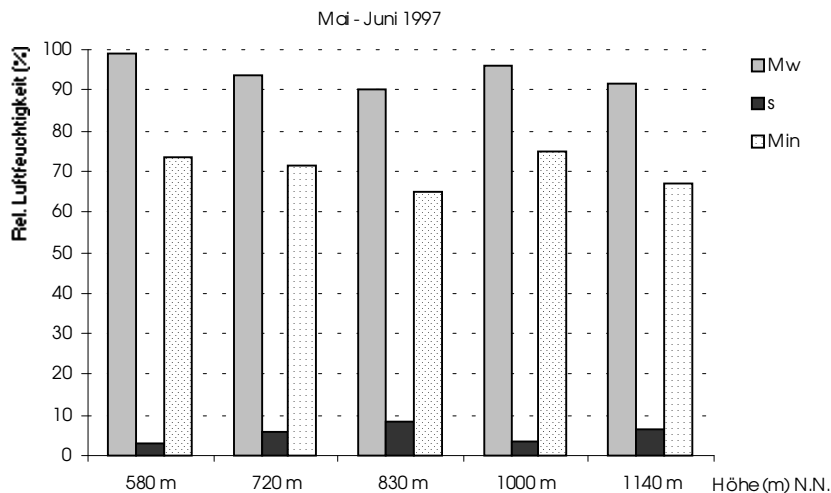


Abb. 4.1.20: Luftfeuchtigkeit 2 cm über dem Boden auf fünf Höhen zwischen 580 m und 1140 m. Mw = Mittelwert, s = Standardabweichung, Min = Minimalwert. Es wurden zwischen 1195 (ca. 25 Tage) und 1383 (ca. 28 Tage) Messungen ausgewertet.

Dies wird durch die Werte von 1998 bestätigt. Die mittlere Luftfeuchte 2 cm über dem Boden lag auf allen Höhen zwischen 90,4 % und 97,3 % (Abb. 4.1.21). Die Maximalwerte lagen jeweils bei 100 %. Die Minimalwerte liegen zwischen 55,1 % und 68,5 %. Sie waren um ca. 10 % niedriger als 1997 und verdeutlichen die größeren Tagesschwankungen im El Nino Jahr 1998. Weitere Auswirkungen auf die relative Luftfeuchtigkeit und Veränderungen mit zunehmender Höhe konnten im Bodenstratum nicht festgestellt werden.

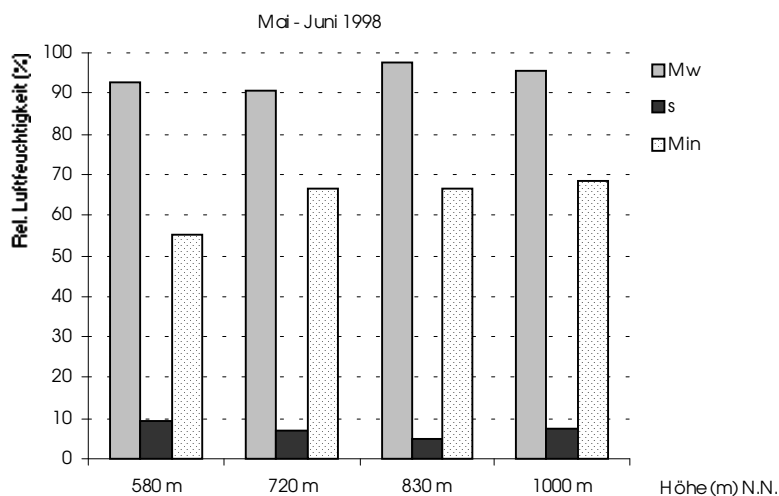


Abb. 4.1.21: Luftfeuchtigkeit 2 cm über dem Boden auf vier Höhen zwischen 580 m und 1000 m. Auf 1140 m war der Logger defekt. Mw = Mittelwert, s = Standardabweichung, Min = Minimalwert. Es wurden zwischen 1341 (ca. 28 Tage) und 1575 (ca. 33 Tage) Messungen ausgewertet.

4.1.2.2 Relative Luftfeuchtigkeit in der Vegetation

Die durchschnittliche relative Luftfeuchtigkeit 2 m Höhe in der niederen Vegetation lag entlang des Höhengradienten zwischen 78,0 % und 91,1 % (Abb. 4.1.22). Die Maximalwerte lagen jeweils bei 100 % und die Minimalwerte zwischen 37,5 % und 51,6 %. Es waren keine Veränderungen mit zunehmender Höhe festzustellen (siehe 5.1.1).

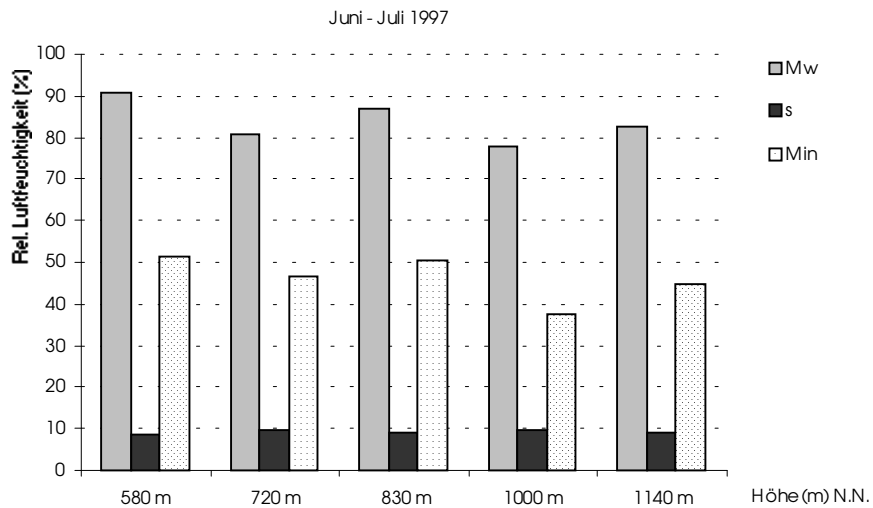


Abb. 4.1.22: Luftfeuchtigkeit 2 m über dem Boden auf fünf Höhen zwischen 580 m und 1140 m. Mw = Mittelwert, s = Standardabweichung, Min = Minimalwert. Es wurden auf jeder Höhe 1800 (ca. 37 Tage) Messungen ausgewertet.

Die Messungen 1998 ergeben ein etwas anderes Bild (Abb. 4.1.23). Bis auf den Wert auf 1000 m nimmt die Luftfeuchtigkeit von 580 m (70,6 %) bis auf 1140 m (88,4 %) zu. Die Maximalwerte liegen jeweils bei 100 % und die Minimalwerte zwischen 5 % und 51,7 %. Die niedrigen Minimalwerte auf 580 m (an 10 der 33 gewerteten Meßtage sank die Luftfeuchtigkeit unter 30 %) sind jedoch mit Sicherheit auf einen Meßfehler zurückzuführen (evtl. durch direkte Sonneneinstrahlung).

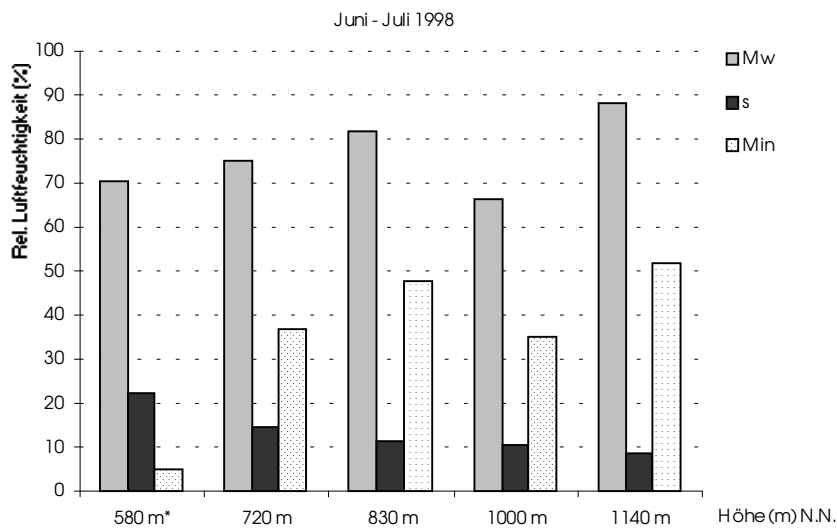


Abb. 4.1.23: Luftfeuchtigkeit 2 m über dem Boden auf fünf Höhen zwischen 580 m und 1140 m. Mw = Mittelwert, s = Standardabweichung, Min = Minimalwert, * Meßfehler der Minimalwerte (siehe Text). Es wurden zwischen 1593 (ca. 33 Tage) und 1800 (ca. 37 Tage) Messungen ausgewertet.

4.1.3 Beschaffenheit des Bodenstratums

Die Veränderungen des Bodenstratums beim Übergang vom Tieflandregenwald in den submontanen Regenwald sind offensichtlich und wurden auch schon mit der Abnahme der Artenvielfalt von Ameisen mit steigender Höhe in Zusammenhang gebracht (Olson 1994, Brühl et al 1999). Daher war es mir wichtig eine auf Ameisen bezogene Aufnahme verschiedener

Parameter des Bodenstratums durchzuführen, um potentielle Veränderungen dieses für viele Arten unverzichtbaren Nistraums festzuhalten. Dies fand parallel zu den Nestsammlungen im Bodenstratum auf 600 m, 720 m, 850 m, 1000 m und 1140 m statt. Neben den im folgenden aufgeführten Parametern, hatte ich noch Verpilzung und Feuchtigkeit der Probenflächen protokolliert. Sie erwiesen sich jedoch bei der Auswertung als nicht verwendbar (siehe 5.1.3 und 9.1). Auf jeder Höhe wurden 16 $\frac{1}{4}$ m² Flächen bis in 20 cm Tiefe bearbeitet.

4.1.3.1 Laubstreu (0-Horizont)

Die Höhe der Laubstreichschicht und des Laubvolumens zeigten keine wesentlichen Veränderungen entlang des untersuchten Höhengradienten (Abb. 4.1.24). Das durchschnittliche Laubstreuolumen der fünf Höhen betrug für einen $\frac{1}{4}$ m² $8,0 \pm 2,5$ Liter. Die durchschnittliche Laubstreuhöhe der fünf Höhen lag bei $2,7 \pm 0,7$ cm. Laubstreuhöhe und -volumen korrelierten positiv miteinander (Pearsons Maßkorrelationskoeffizient: $r = 49,5$, $p < 0,001$).

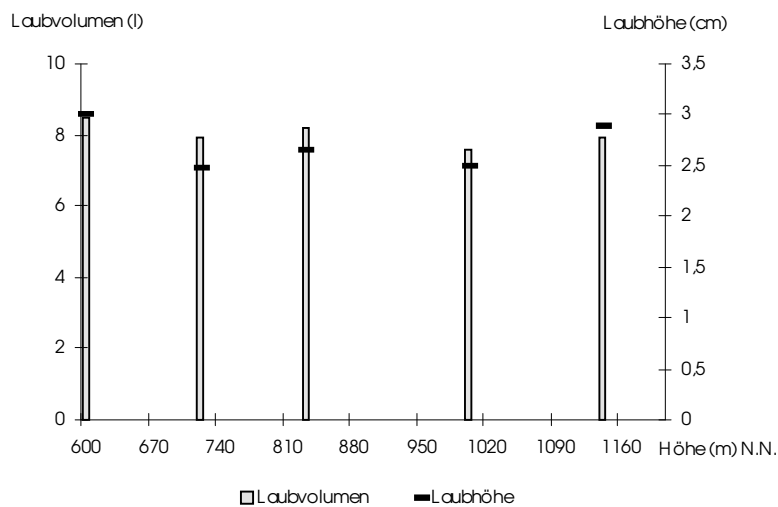


Abb. 4.1.24: Veränderung von Laubstreuolumen und -höhe entlang des Höhengradienten zwischen 600 m und 1140 m.

4.1.3.2 Humus (0- und A-Horizont)

Die Höhe der Humusschicht blieb zwischen 600 m ($1,4 \pm 1,1$ cm), 720 m ($1,6 \pm 0,9$ cm) und 850 m ($1,7 \pm 1,2$ cm) annähernd gleich (Abb. 4.1.25, S.40). Zwischen 850 m und 1000 m veränderte sich die Humusschicht deutlich und ihre Höhe schwankte zwischen 0,5 cm bis > 20 cm (Median: 4,0 cm, $n = 16$). Für diese große Streuung der Humusschichthöhe waren vor allem zwei Probenflächen verantwortlich, deren Humusschicht tiefer als 20 cm reichte. Werden nur die Probenflächen gewertet, auf denen der Oberboden innerhalb der ersten 20 cm des Bodenstratums erreicht werden konnte, so ergeben sich normal verteilte Werte ($n = 14$) und ein signifikanter Unterschied zur Humushöhe auf 850 m ($4,6 \pm 4,0$ cm; T-Test: $t = 2,621$, $p = 0,019$).

Auf 1140 m wurde sogar auf sechs der 16 Arbeitsflächen kein Oberboden erreicht, was über den Höhengradienten eine signifikante Zunahme dieser Flächen ergibt (Fisher's exact: $p < 0,01$). Die Ursachen hierfür waren vielseitig: die Humusschicht ging tiefer als 20 cm, oder es trat unter der Humusschicht ein großer Hohlraum auf, oder extrem dichtes und festes Wurzelgeflecht bzw. dicht gepackt eingelagerte Steine machten eine Grabung bis in 20 cm Tiefe unmöglich. Die mittlere Humushöhe aller Probenflächen ($n = 16$) betrug hier $9,1 \pm 5,5$ cm. Werden die Probenflächen bei denen kein Oberboden erreicht wurde weggelassen ($n = 10$), so betrug die mittlere Humushöhe $5,8 \pm 2,9$ cm.

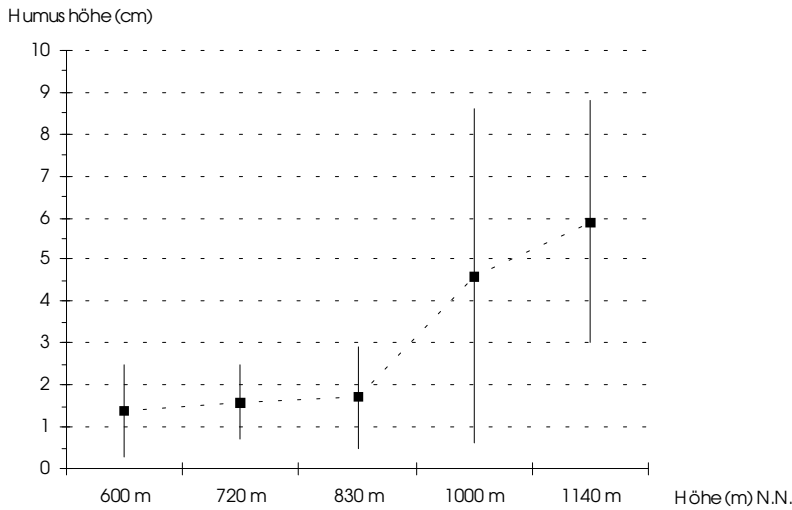


Abb. 4.1.25: Mittlere Humusschichthöhe der Arbeitsflächen, auf denen Oberboden erreicht werden konnte, auf 580 m, 720 m und 850 m (je n = 16) sowie 1000 m (n = 14) und 1140 m (n = 10).

Für die Durchwurzelung von Humuswurzelschicht und Oberboden gab es vier Kategorien (Tab. 4.1.7).

Tab. 4.1.7: Klassifizierung der Durchwurzelungsstärke der Humuswurzelschicht und des Oberbodens.

Nr.	Klasse	Humuswurzelschicht (HWS)	Oberboden (OB)
1	"leicht"	Sehr dünne, netzartige Schicht aus feinen Wurzeln mit wenig eingelagertem dunklem Humus.	Nur von wenigen Wurzeln durchzogen.
2	"mittel"	Dichtes, recht lockeres, gut mit den Händen zerreibares Geflecht aus vielen feinen und wenigen kräftigeren Wurzeln, das zusammen mit dunklem Humus, kleinen Laubpartikeln und weichen Totholzteilchen eine deutliche, vom OB gut trennbare Schicht bildet.	Von mehreren dünnen oder wenigen dicken Wurzeln durchzogen.
3	"stark"	Sehr dichtes, festes, nicht mit den Händen zerreibares Geflecht aus vielen feinen und kräftigeren Wurzeln, das mit dunklem Humus, vielen Laubstreu- und Totholzteilchen eine kompakte, gut vom OB zu trennende Schicht bildete.	Von einigen dicken und vielen dünnen Wurzeln durchzogen.
4	"sehr stark"	Sehr dichtes, festes, nicht mit den Händen zerreibares Geflecht aus sehr vielen vor allem kräftigeren Wurzeln, das mit torfigem dunklem Humus, sehr vielen Laubstreu- und Totholzteilchen eine Schicht bildet, deren Wurzeln in den Oberboden hineinreichen. Der OB läßt sich vor allem nach Farbe und Konsistenz von der HWS abgrenzen.	Sehr viele dünnere Wurzeln im Übergang von HWS zu OB. Dichtes Wurzelgeflecht setzt sich im OB fort und dickere Wurzeln kommen nach einigen Zentimetern hinzu, so daß OB kaum oder nicht mehr durchgrabbar.

Die Durchwurzelungsstärke- und -dichte nahm zwischen 600 m und 1140 m stark zu. (Abb. 4.1.26). Zwischen 600 m und 850 m überwog die mittlere Durchwurzelung der Kategorie 2 (50 % bis 62 %). Auf 1000 m waren 37,5 % der Humusschicht stark durchwurzelt und weitere 25 % wiesen die sehr starke Durchwurzelung der Kategorie 4 auf, die auf den darunter liegenden Höhen nicht festgestellt werden konnte. Auf 1140 m erreichte die Durchwurzelung des Humus die stärkste Ausprägung (56 % der Kategorie 4). Kategorie 1 kam auf dieser Höhe nicht vor.

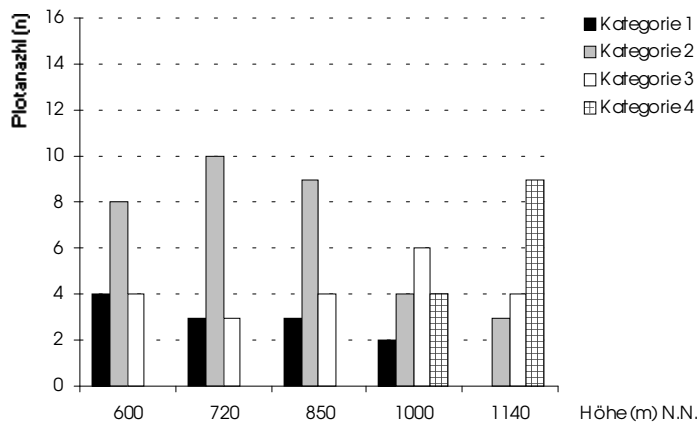


Abb. 4.1.26: Veränderung der Humusdurchwurzelung entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m). Die Durchwurzelungsklassen sind 1 = leicht, 2 = mittel, 3 = stark und 4 = sehr stark.

Für einen statistischen Vergleich der Durchwurzelungsspektren der Höhen mit allen vier Kategorien ist die Anzahl der Probenflächen pro Kategorie zu klein. Eine Zusammenfassung der Kategorien 1 und 2, sowie Kategorie 3 und 4 ergibt, daß zwischen 850 und 1000 m ein signifikanter Anstieg der Durchwurzelungsstärke und –dichte auftrat ($\chi^2 = 4,57$, $p < 0,05$). Zwischen 1000 m auf 1140 m nahm zwar die starke bis sehr starke Durchwurzelung (Kategorie 3 und 4) anteilig von 62 % auf 81 % zu, aber ergab keinen signifikanten Unterschied.

4.1.3.3 Oberboden (B-Horizont)

Die Durchwurzelung des Oberbodens wurde ebenfalls in vier Kategorien eingeteilt (Tab. 4.1.7). Sie nahm entlang des Höhengradienten an Dichte und Stärke zu (Abb. 4.1.27).

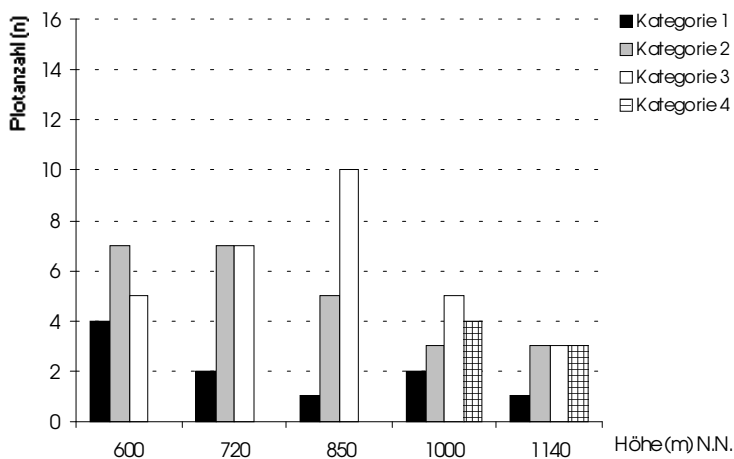


Abb. 4.1.27: Veränderung der Oberbodendurchwurzelung entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m); Durchwurzelungsklassen s. Abb. 4.1.26

Zwischen 600 m und 850 m kamen nur die ersten drei Durchwurzelungskategorien vor. Die leichte Durchwurzelung der Kategorie 1 nahm mit zunehmender Höhe deutlich ab sowie auch die mittlere Durchwurzelungskategorie ab 720 m. Dementsprechend war eine Zunahme der starken Durchwurzelung (Kategorie 3) entlang dieser drei Höhen zu verzeichnen. Auf 1000 m

und 1140 m wurde der Anteil von Kategorie 3 wieder geringer, was jedoch mit dem Auftreten einer sehr starken Durchwurzelung (Kategorie 4) in Verbindung zu bringen ist.

Wie bei der Humusbodendurchwurzelung reicht die Anzahl der Probenflächen pro Kategorie nicht für einen statistischen Vergleich der Höhen. Dies vor allem, da für die Oberbodendurchwurzelung auf 1000 m nur 14 und auf 1140 m nur 10 Probenflächen herangezogen werden können, da nicht auf allen Probenflächen Oberboden erreicht wurde. Werden Kategorie 1 und 2, sowie Kategorie 3 und 4 zusammengefaßt, so ergibt sich bei keinem der möglichen Höhenvergleiche der Oberbodendurchwurzelung ein signifikanter Unterschied.

Die gelblich ocker bis hellbraune Färbung und die lehmige Konsistenz des Oberbodens am East-Ridge weist ihn als „orthic Acrisol“ aus (2.2.3, S.6). Der Oberboden der unteren drei Höhen wies durchweg diese typischen Farbtöne auf (Abb. 4.1.28). Die Zunahme an Humus (0- und A-Horizont) oberhalb des Acrisols wirkte sich auf 1000 m und 1140 m auch auf seine Färbung aus.

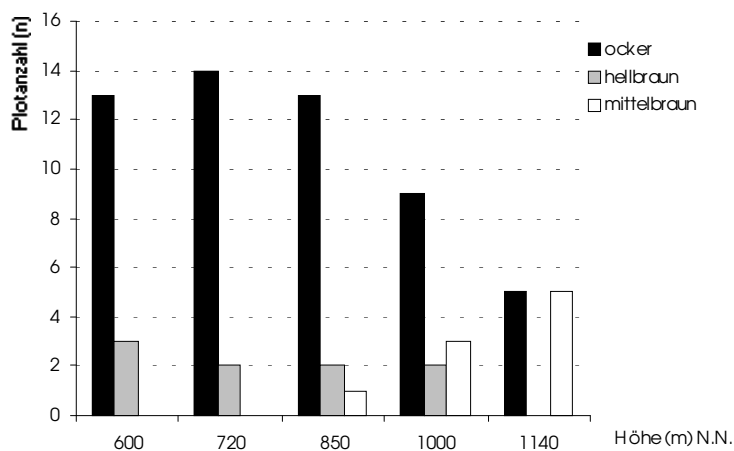


Abb. 4.1.28: Veränderung der Färbung des Oberbodens entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m).

Die Beschreibung der Konsistenz des Bodens beschränkte sich bei der Protokollierung auf die fühlbaren Unterschiede der Lehm- und Sandanteile des Oberbodens und wurde in drei Kategorien eingeteilt:

1. sandig: sandiges Substrat mit kleineren und größeren Quarzstücken. Kein fühlbarer Lehmanteil.
2. lehmig-sandig: lehmiges Substrat, mit deutlich fühlbarem Sandanteil.
3. lehmig: lehmiges Substrat, kein fühlbarer Sandanteil.

In den ersten 20 cm des Bodenstratums nahm der Anteil des als rein lehmig eingestuften Acrisols zwischen 600 m und 850 m zu und der Anteil an lehmig-sandiger Konsistenz nahm dementsprechend ab, da hier nur diese beiden Kategorien vorkamen (Abb. 4.1.29). Diese Veränderungen führten aber zu keinem signifikanten Unterschied zwischen den drei unteren Höhen. Auf 1000 m (n = 14) und 1140 m (n = 10) gab es weniger rein lehmigen Boden als auf 850 m. Der Anteil des lehmig-sandigen Bodens blieb jedoch weitestgehend gleich. Als dritte Kategorie trat hier rein sandiger Oberboden auf. Für einen statistischen Vergleich der Oberbodenkonsistenz der oberen zwei Höhen mit drei Kategorien ist die Anzahl der Probenflächen pro Kategorie zu klein. Eine Reduzierung der Kategorien wäre hier allerdings nicht sinnvoll, da auf den unteren drei Höhen nur zwei Kategorien vorkamen. Daher kann dieser Parameter nur qualitativ beschrieben werden.

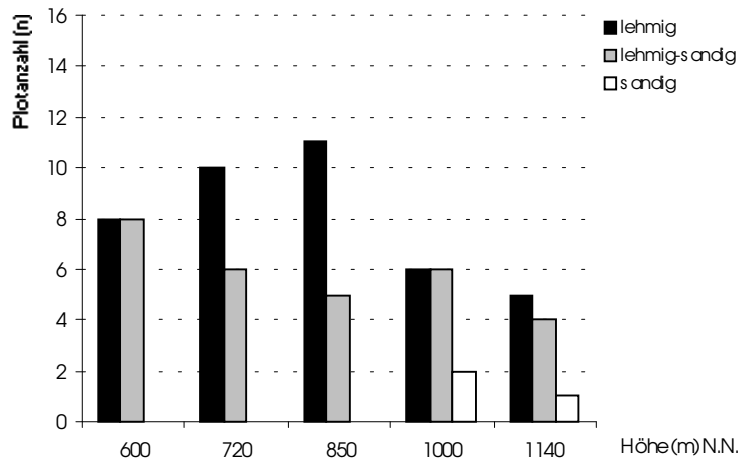


Abb. 4.1.29: Veränderung der Konsistenz des Oberbodens entlang des Höhengradienten.

Die Festigkeit des Bodens wurde in folgende Kategorien eingeteilt:

4. locker: leichtes Graben im Boden; keine Schollenbildung; nur kleine Erdpartikel.
5. leicht fest: leichtes Abstechen von Erdschollen. Scholle zerfällt leicht und bröselig in kleine Klümpchen.
6. fest: Abstechen von Erdschollen nur mit Kraftaufwand. Scholle bleibt kompakt, kann aber in beliebige Klumpen zerbrochen werden.

Ein Höhenvergleich der Bodenfestigkeit anhand aller drei Kategorien ist statistisch nicht möglich, da die Anzahl der Arbeitsfläche pro Kategorie zur Berechnung zu klein wird. Werden die Kategorien „locker“ und „leicht fest“ zu „nicht fest“ zusammen gefaßt und der Kategorie „fest“ gegenübergestellt, so ergibt sich, daß die Festigkeit bis auf 850 m signifikant zunahm ($\chi^2 = 16,76$, $p < 0,001$) und danach signifikant bis auf 1140 m wieder ab (Fisher's exact: $p < 0,001$). Die beiden oberen Höhen waren von weitestgehend gleicher Festigkeit und unterschieden sich auch nicht von 600 m. Demnach zeigt die Festigkeit des Oberbodens keine sich mit der Höhe kontinuierlich verändernde Tendenz, sondern einen „Festigkeitspeak“ auf der mittleren Höhe (Abb. 4.1.30).

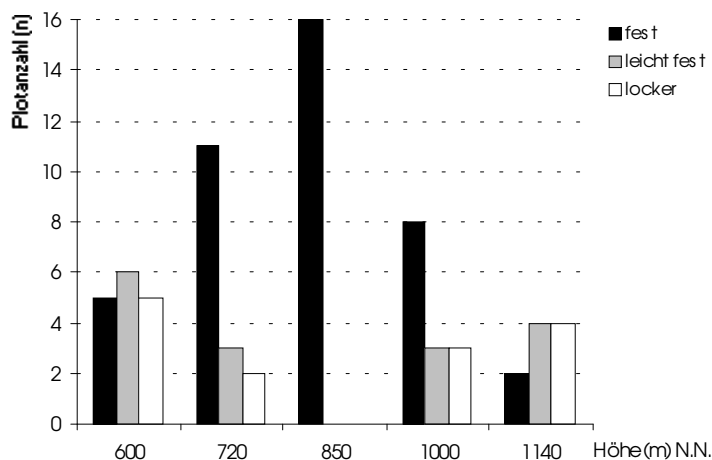


Abb. 4.1.30: Veränderung der Festigkeit des Bodens entlang des Höhengradienten.

Wird die Kategorie ‚fest‘ mit der Kategorie und ‚lehmig‘ (s.o. ‚Konsistenz‘) über die Höhen verglichen, so ergibt sich, daß die Festigkeit des Bodens mit seinem Lehmgehalt positiv korreliert (Pearsons Maßkorrelationskoeffizient: $r = 0,87$, $p = 0,03$).

Ein weiterer Unterschied der Bodenbeschaffenheit entlang des Höhengradienten war das Vorkommen von Steinen im Oberboden (überwiegend Quarz). Auf 600 m wurden in zwei Arbeitsflächen (12,5 %) Steine im Oberboden gefunden, auf 1000 m ($n = 14$) waren es fünf (35,7 %) und auf 1140 m ($n = 11$) waren es acht Arbeitsflächen (72,7 %) mit Steinen. Auf 720 m und 850 m wurden keine Steine gefunden. Dies ergibt eine signifikante Zunahme von nicht verwittertem Quarz im Oberboden von 720 m bis auf 1140 m ($\chi^2 = 8,0$, $p < 0,01$).

4.1.3.4 Zusammenfassung der Veränderung der ersten 20 cm des Bodenstratums

Abschließend läßt sich festhalten, daß sich zwischen 600 m und 1140 m die Laubstreuauflage nicht veränderte, die Beschaffenheit des darunter liegenden Bodenstratums dagegen sehr (Abb. 4.1.31). Die Höhe sowie die qualitative und quantitative Durchwurzelung der Humusschicht nahm zwischen 850 m und 1140 m signifikant zu. In diesem Höhenbereich wurde dementsprechend beim Graben immer seltener der Oberboden erreicht, dessen qualitative und quantitative Durchwurzelung sogar entlang des gesamten untersuchten Höhengradienten zunahm. Im unteren Höhenbereich, zwischen 600 m und 850 m, nahmen zudem Lehmgehalt und Festigkeit des Oberbodens signifikant zu, die bis auf 1140 m jedoch wieder abnahmen.

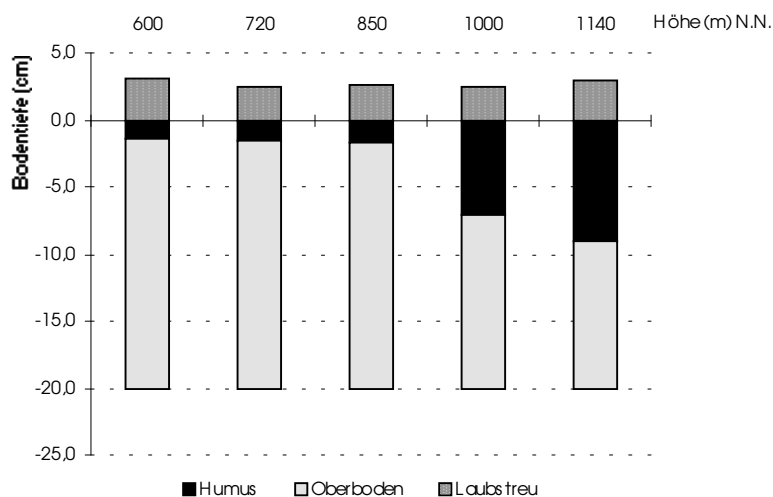


Abb. 4.1.31: Vergleichende Darstellung der Laubstreuauflage und der Bodenstruktur der ersten 20 cm entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m).

4.1.4 Totholz am Boden und in der niederen Vegetation

Totholz ist der von den meisten Ameisenarten bevorzugte Nistraum (Byrne 1994) und es wurde versucht während der Nestsammlungen am Boden und in der niederen Vegetation (siehe 3.3.3 und 3.4.3), durch Aufnahme und Klassifizierung des gesamten Totholzes der Probenflächen eventuelle Veränderungen des Nistraumangebots über die Höhe darzustellen. Als Totholz wurde das gesamte verholzte Pflanzenmaterial bezeichnet, wie z.B. Zweige, Rinden- und Astbruchstücke, abgestorbene Wurzeln und verholzte Früchte. Totholz bis 0,49 cm Durchmesser galt als Reisig und Totholz mit einem Durchmesser $\geq 0,5$ cm als Zweige. Jedes Totholz der Reisig-Gruppe wurde zerbrochen und ihm ein Wert zweier Härtegrade, sowie ein Wert dreier Hohlungsgrade, zugeordnet (Tab. 4.1.8) Jedes Totholz der zweiten Gruppe wurde ebenfalls nach Tab. 4.1.8 klassifiziert, jedoch zusätzlich noch vermessen und Besonderheiten notiert. Im Falle

eines Nestfundes wurde das Nest und das betreffende Totholzstück genau beschrieben und vermessen.

Tab. 4.1.8: Klassifizierung des Härte- und Hohlungsgrades des am Boden und in der niederen Vegetation aufgenommenen Totholzes.

Nr.	Klassen	Definition
1	Hart	Das Totholz ist fest, spröde, gar nicht oder kaum biegsam, bricht sofort oder ist zum Durchbrechen zu hart.
2	weich	Das Totholz läßt sich biegen, bricht erst nach deutlicher Biegung oder ist zu weich zum Durchbrechen.
3	voll	Das Totholz weist keinerlei Höhlungen auf.
4	gekammert	Das Totholz weist mindestens eine Höhlung in Holz oder Rinde auf, die als Nistraum geeignet erscheint.
5	hohl	Das Totholz ist durchgehend hohl, kann aber durch Erdeinlagerungen gekammert sein.

Am Boden waren dies insgesamt 4675 Stück Totholz, davon galten 4298 Stück (91,9 %) als Reisig ($\varnothing < 0,5$ cm) und 377 Stück (8,1 %) als Zweige ($\varnothing \geq 0,5$ cm). In der niederen Vegetation wurden insgesamt 1452 Stück Totholz ausgewertet, davon 960 Stück Reisig (66,1 %) und 492 Stück Zweige (33,9 %).

1997 wurden zehn $\frac{1}{4}$ m² Plots am Boden bzw. ca. 330 Pflanzen und 1998 sechs $\frac{1}{4}$ m² Plots und ca. 200 Pflanzen abgesucht. Um das gesammelte Totholz beider Jahre miteinander vergleichen zu können, muss es auf eine einheitliche Probengrößen berechnet werden. Am Boden wird daher die Totholzzahl auf 1 m² standardisiert und in der niederen Vegetation auf die kleinste abgesuchte Pflanzenzahl (200 Pflanzen). Demnach wurde im El-Nino Jahr 1998 am Boden ($\chi^2 = 45,89$, $p < 0,001$) sowie auch in der Vegetation ($\chi^2 = 123$, $p < 0,001$) signifikant mehr Totholz gefunden als 1997. Qualitativ umfaßte dieses Totholz die Kategorien voll, gekammert und hohl. Die Kategorie Vollholz, ungeachtet dessen ob weich oder hart, wird hier als für Ameisen nicht geeigneter Nistraum betrachtet. Es ist nicht bekannt wie groß oder klein der Anteil der Ameisenarten ist, die in der Lage sind, sich aus vollem Holz Nistkammern heraus zu nagen. Auch vorhandene Totholznester lassen nicht mit völliger Sicherheit ein Urteil zu, ob das Nest in vorhandenen Hohlräumen, durch z.B. vorherige Minierer oder durch die Ameisen selbst ausgehöhlt worden ist. Daher wird volles Totholz aus der Betrachtung des potentiellen Nistraums ausgeschlossen.

Demnach wurden am Boden insgesamt 1854 Stück Totholz als potentieller Nistraum gewertet (39,7 % des Gesamttotholzes) und in der niederen Vegetation 841 Stück (57,9 % des Gesamttotholzes). Auch in bezug auf potentiellen Nistraum gab es in beiden Straten 1998 signifikant mehr Totholz als 1997 (Boden: $\chi^2 = 285$, $p < 0,001$; Vegetation: $\chi^2 = 286$, $p < 0,001$), was jedoch vor allem auf ein höheres Reisigvorkommen im El-Nino Jahr 1998 zurückzuführen ist (Abb. 4.1.32 und Abb. 4.1.33). In beiden Straten gab es signifikant mehr Reisig als Zweige (Chi²-Test: $< 0,001$). Am Boden unterschied sich die Zweiganzahl beider Jahre nicht, aber in der niederen Vegetation waren auch hier in 1998 signifikant mehr zu finden als 1997 ($\chi^2 = 51,6$; $p < 0,001$). Entlang des Höhengradienten nahm der potentielle Nistraum in beiden Jahren am Boden von 1000 m auf 1140 m signifikant ab (1997: $\chi^2 = 9,783$, $p = 0,002$, 1998: $\chi^2 = 11,465$, $p < 0,001$). Auffällig ist weiterhin, daß 1998 in beiden Straten auf 850 m der meiste Reisig gefunden wurde.

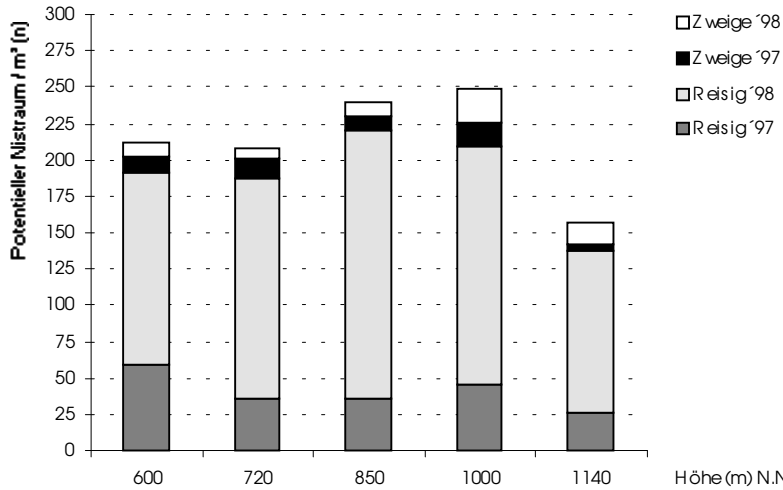


Abb. 4.1.32: Potentieller Nistraum pro m² am Boden entlang des Höhengradienten, aufgetrennt nach Totholzgröße („Reisig“: Ø < 0,5 cm; „Zweige“: Ø ≥ 0,5 cm) und den Jahren 1997 und 1998.

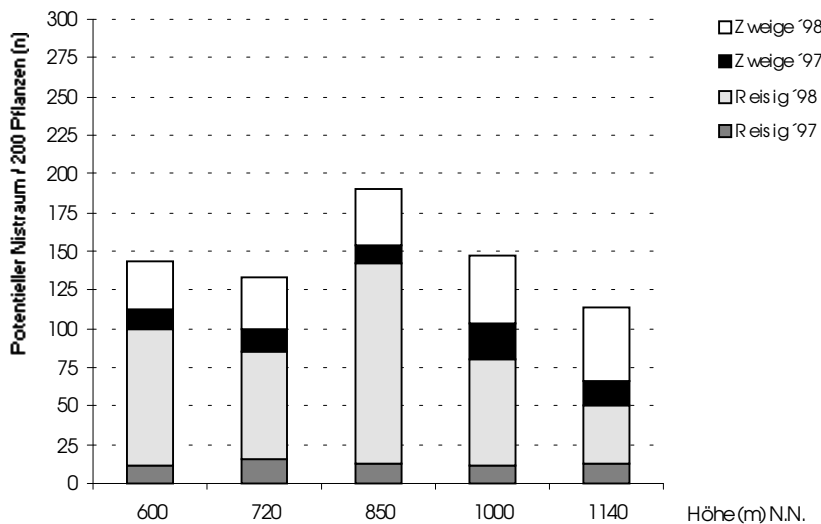


Abb. 4.1.33 Potentieller Nistraum auf 200 Pflanzen in der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten, aufgetrennt nach Totholzgröße („Reisig“: Ø < 0,5 cm; „Zweige“: Ø ≥ 0,5 cm) und den Jahren 1997 und 1998.

Entscheidend für die weitere Auswertung ist eine Analyse der Totholzgrößen, in denen tatsächlich Ameisennester gefunden wurden: am Boden kamen nur 12,4 % (n = 16) der Ameisennester in Reisig vor und dementsprechend 87,6 % (n = 114) in Zweigen. In der niederen Vegetation waren 33,3 % (n = 42) der Ameisennester in Reisig und 66,7 % (n = 84) in Zweigen. In beiden Straten war deutlich mehr Reisig als Zweige vorhanden (s.o.), doch in Zweigen wurden signifikant mehr Nester gefunden als in Reisig (Boden: $\chi^2 = 74$, $p < 0,001$; Vegetation: $\chi^2 = 14,0$, $p < 0,001$).

Die Ausnutzung des potentiellen Zweignistraumes am Boden lag zwischen 32,6 % und 71,9 % (Tab. 4.1.9, S.47). Sie war in 1997 und 1998 sehr unterschiedlich, doch mit ein bis zwei Drittel in beiden Jahren erstaunlich hoch. In der niederen Vegetation war in 1997 auch fast jeder zweite Zweig besiedelt, aber in 1998 nur jeder sechste. Hier ist zu beachten, daß 1998 signifikant mehr potentieller Zweignistraum gefunden wurde.

Tab. 4.1.9: Prozentualer Anteil des von Ameisen besiedelten Totholzes an dem zur Verfügung stehenden geeigneten Totholz, getrennt nach Stratum, Totholzgröße und Jahren.

	Boden			Vegetation		
	1997 (%)	1998 (%)	Gesamt (%)	1997 (%)	1998 (%)	Gesamt (%)
Reisig	1,4	0,9	0,9	14,8	6,4	8,2
Zweige	32,6	71,9	49,6	41,9	15,2	25,7

Da in beiden Straten im Zweig-Nistraum signifikant mehr Nester gefunden wurden und dieser Nistraum also offensichtlich eine sehr gute Ausnutzung erfährt, werden im folgenden sein Vorkommen, seine Besiedelung und seine möglichen quantitativen und qualitativen Veränderungen entlang des Höhengradienten analysiert.

Der Zweig-Nistraum beschränkte sich auf Totholz mit einem Durchmesser von $\geq 0,5$ cm bis zu ca. 5 cm (siehe 3.4.1). Am Boden wurden insgesamt 234 potentielle Nistzweige gefunden und in der niederen Vegetation 411.

Am Boden zeigte die Häufigkeitsverteilung der Zweigfunde beider Jahre keine Veränderungen mit regelhaftem Charakter entlang des Höhengradienten (Abb. 4.1.34). Die beiden Jahre unterschieden sich nur auf 1140 m signifikant ($\chi^2 = 6,368$, $p = 0,01$), da in 1997 eine signifikante Abnahme des Zweignistraumes festgestellt werden konnte ($\chi^2 = 7,2$, $p = 0,007$). In der niederen Vegetation blieb die Nistzweig-Anzahl 1997 entlang des Höhengradienten auf gleichem Niveau, nahm jedoch 1998 zwischen 600 m und 1140 m signifikant zu (Abb. 4.1.35, S.; $\chi^2 = 4,57$, $p < 0,05$).

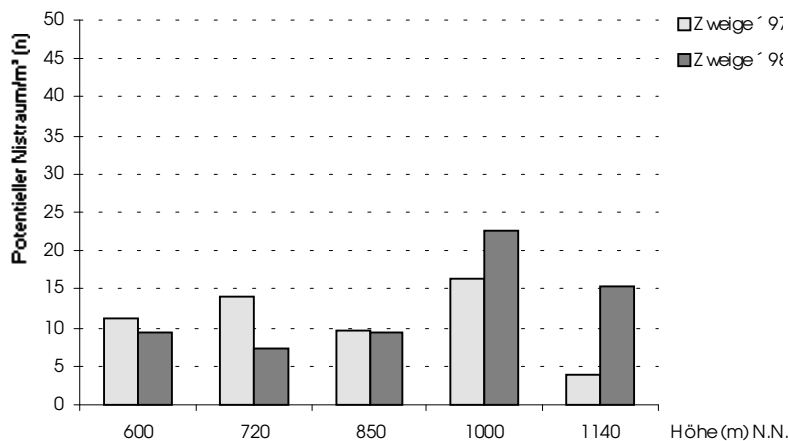


Abb. 4.1.34: Potentieller Zweignistraum am Boden pro m² entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m) nach 1997 und 1998 getrennt.

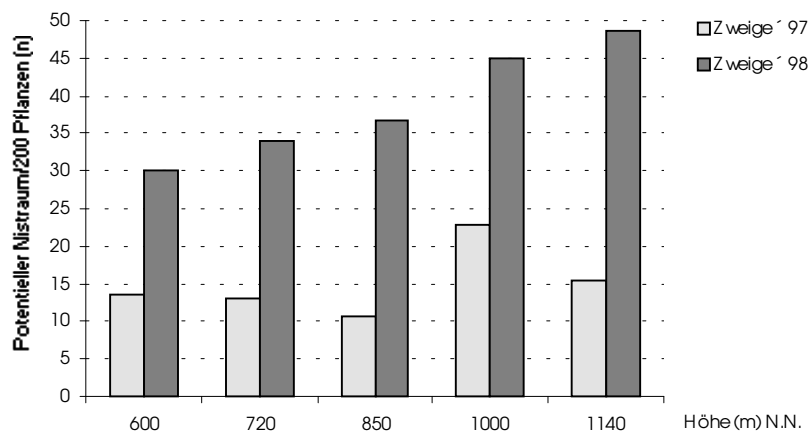


Abb. 4.1.35: Potentieller Zweignistraum auf 200 Pflanzen entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m) nach 1997 und 1998 getrennt.

Der prozentuale Anteil der Ausnutzung des Zweignistraums beider Straten und Jahre entlang des Höhengradienten (Tab. 4.1.10) zeigt, daß der Zweignistraum am Boden durchweg stärker besiedelt war als in der niederen Vegetation. Bis auf 1140 m war am Boden jedes zweite oder dritte Totholz besiedelt und in der niederen Vegetation jedes dritte oder vierte.

Tab. 4.1.10: Ausnutzung des Zweignistraumes am Boden und in der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m) in 1997 und 1998.

	600 m	720 m	850 m	1000 m	1140 m
Zweige Boden	32,3	33,3	47,2	26,5	13,2
Zweige Vegetation	28,4	16,4	30,1	18,2	9,6

Der potentielle Nistraum wurde zudem nach den Parametern „Aushöhlung“ (gekammert und hohl) und „Konsistenz“ (weich und hart) kategorisiert (Tab. 4.1.11 und Tab. 4.1.12).

Tab. 4.1.11: Prozentualer Anteil des gekammerten und hohlen potentiellen Totholz-Nistraums ($\varnothing \geq 0,5$ cm) und des mit Nestern gefundenen Totholz-Nistraums ($\varnothing \geq 0,5$ cm) für 1997 und 1998, aufgetrennt nach Boden (B) und Vegetation (V).

	Pot. Nistr. ($\varnothing \geq 0,5$ cm)		Nistr. ($\varnothing \geq 0,5$ cm)	
	1997	1998	1997	1998
B: gekammert	78,3	84,4	70,7	71,1
B: hohl	21,7	15,6	29,3	28,9
V: gekammert	83,7	71,7	85,2	86,7
V: hohl	16,3	28,3	14,8	13,3

Tab. 4.1.12: Prozentualer Anteil des weichen und harten potentiellen Totholz-Nistraums ($\varnothing \geq 0,5$ cm) und des mit Nestern gefundenen Totholz-Nistraums ($\varnothing \geq 0,5$ cm) für 1997 und 1998, aufgetrennt nach Boden (B) und Vegetation (V).

	Pot. Nistr. ($\varnothing \geq 0,5$ cm)		Nistr. ($\varnothing \geq 0,5$ cm)	
	1997	1998	1997	1998
B: weich	82,5	79,2	74,1	64,4
B: hart	17,5	20,8	25,9	35,6
V: weich	55,7	43,1	47,3	53,3
V: hart	44,3	56,9	52,7	46,7

Das prozentuale Verhältnis der Kategorien eines jeweiligen Parameters unterschied sich zwischen den Jahren kaum. Auch über den Höhengradienten gab es keine deutlichen regelhaften Veränderungen. Gekammerte Zweige waren in beiden Straten signifikant häufiger als hohle Zweige (Boden: $\chi^2 = 88,6$, $p < 0,001$; Vegetation: $\chi^2 = 91,5$, $p < 0,001$). Am Boden waren ca. zwei Drittel der Zweige weich und ein Drittel hart, wohingegen in der niederen Vegetation das Verhältnis ungefähr bei 1:1 lag.

Die Ausnutzung für jede Kategorie entlang des Höhengradienten ist in Tab. 4.1.13 und Tab. 4.1.14 (S.49) aufgeführt. In beiden Straten ergaben sich mit zunehmender Höhe keine Hinweise auf eine regelhafte Veränderung der Ausnutzung einer der Kategorien. Obwohl auf jeder Höhe mehr Nester in gekammertem Nistraum vorkamen, wurde anteilig etwas mehr hohler Nistraum besiedelt.

Tab. 4.1.13: Ausnutzung des Zweignistraumes am Boden nach Aushöhlungs- und Konsistenzkategorien getrennt entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m).

	600 m	720 m	850 m	1000 m	1140 m
gekammert	22,9	38,8	37,5	22,1	13,8
hohl	61,5	23,8	61,9	42,9	0,0
hart	15,6	20,0	33,3	20,0	0,0
weich	28,8	26,1	37,5	18,1	6,8

Tab. 4.1.14: Ausnutzung des Zweignistraumes in der niederen Vegetation nach Aushöhlungs- und Konsistenzkategorien getrennt entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m).

	600 m	720 m	850 m	1000 m	1140 m
gekammert	21,3	14,7	24,0	12,6	8,1
hohl	25,0	0,0	14,3	41,7	20,0
hart	28,0	16,2	22,0	12,3	7,5
weich	17,1	12,5	24,1	18,2	10,8

Davon ausgehend, daß nicht jedes potentielle Nisttotholz für eine Nistraum suchende Königin oder Kolonie geeignet ist, weisen diese Ergebnisse darauf hin, daß der Totholz-nistraum „Zweige“ generell eine knappe Ressource sein könnte. Die Ergebnisse zeigen aber auch, daß keine weitere Verknappung oder qualitative Veränderung dieses Nistraumes mit zunehmender Höhe vorlag.

4.2 Taxonomische Zusammensetzung der Ameisenfauna

Alle Sammlungen dieser Untersuchung, inklusive der nicht standardisierten Zufallsfänge, ergaben 376 Arten aus 65 Gattungen und 8 Unterfamilien (siehe Anhang Tab. 9.4.1, S.162). Es wurden insgesamt 37.997 Individuen ausgewertet.

45 Arten (12,6 %), 8 Gattungen und 2 Unterfamilien wurden ausschließlich durch zufällige Handsammlungen aufgenommen. Dazu gehören unter anderem 4 *Leptogenys*-, 7 *Polyrhachis*- und 6 *Camponotus*-Arten sowie *Harpegnathos* sp., *Probolomyrmex* sp., *Cardiocondyla* sp. und *Dacetinops* sp. (siehe Anhang Tab. 9.4.1, S.162). Die Arten der Treiberameisen-Unterfamilien Aenictinae und Dorylinae konnten ebenfalls nur durch nicht standardisierte Handfänge erfaßt werden.

Demnach wurden 331 Arten aus 57 Gattungen und 6 Unterfamilien mit standardisierten Methoden gesammelt (Tab. 4.2.1). Die mit Abstand häufigste Unterfamilie in Arten- und Gattungszahl waren die Myrmicinae (M). Auf sie folgten die Formicinae (F) mit der zweitgrößte Artenzahl und die Ponerinae (P) mit der zweitgrößten Gattungsvielfalt. Von den Dolichoderinae (D) wurden zwar weniger Gattungen und Arten gefunden als von den Ponerinae, aber sie stellten mit *Technomyrmex* eine der größten Gattungen (Tab. 4.2.2).

Tab. 4.2.1: Taxonomische Zusammensetzung der Ameisenfauna in Poring Hot Springs unter Berücksichtigung aller Fänge mit standardisierten Methoden auf allen Höhen.

	Arten Total	Arten %	Gattungen total	Gattungen %
Myrmicinae (M)	160	48,3	24	42,1
Formicinae (F)	67	20,3	11	19,3
Ponerinae (P)	56	16,9	15	26,3
Dolichoderinae (D)	37	11,2	5	8,8
Cerapachyinae (C)	8	2,4	1	1,75
Pseudomyrmecinae (Ps)	3	0,9	1	1,75
Σ	331	100,0	57	100,0

Die häufigsten Gattungen mit ≥ 20 Arten waren *Pheidole* (M), *Technomyrmex* (D), *Tetramorium* (M), *Strumigenys* (M) und *Polyrhachis* (F) (Tab. 4.2.2). Diese fünf Gattungen stellten 39,9 % aller Arten. Nur noch weitere fünf Gattungen hatten mehr als 10 Arten. Von den verbleibenden 50 Gattungen war knapp die Hälfte mit nur einer Art vertreten und 11 Gattungen mit nur 2 Arten.

Von den 331 Arten, die mit standardisierten Methoden erfaßt wurden, konnten 34,8 % nur einmal und 19,7 % nur zweimal gefunden werden. 26,7 % der Arten wurden drei bis fünf mal gefunden, 11,2 % sechs bis zehn mal und nur 7,6 % der Arten wurden häufiger als 10 mal gefunden.

Um die taxonomische Zusammensetzung der Ameisenfauna über die Höhen vergleichend darzustellen, werden im folgenden Bodenstratum und niedere Vegetation getrennt behandelt, da sie in beiden Straten signifikant unterschiedlich war (Tab. 4.2.3 und Tab. 4.2.5; $\chi^2 = 42,5$, $p < 0,001$).

Tab. 4.2.2: Die Gattungshäufigkeiten in Poring Hot Springs unter Berücksichtigung aller Höhen und der standardisierten Methoden.

Gattung	Arten- zahl	Arten (%)	Gattung	Arten- zahl	Arten (%)	Gattung	Arten- zahl	Arten (%)
<i>Acanthomyrmex</i>	2	0,6	<i>Loweriella</i>	1	0,3	<i>Ponera</i>	4	1,2
<i>Acropyga</i>	1	0,3	<i>Mayriella</i>	1	0,3	<i>Prenolepis</i>	1	0,3
<i>Anochetus</i>	4	1,2	<i>Meranoplus</i>	1	0,3	<i>Prionopelta</i>	1	0,3
<i>Camponotus</i>	14	4,2	<i>Monomorium</i>	5	1,5	<i>Pristomyrmex</i>	2	0,6
<i>Cataulacus</i>	1	0,3	<i>Myopias</i>	2	0,6	<i>Proatta</i>	1	0,3
<i>Cerapachys</i>	8	2,4	<i>Myrmecina</i>	6	1,8	<i>Proceratium</i>	1	0,3
<i>Crematogaster</i>	19	5,7	<i>Myrmicaria</i>	3	0,9	<i>Pseudolasius</i>	4	1,2
<i>Cryptopone</i>	2	0,6	<i>Myrmoteras</i>	4	1,2	<i>Pyramica</i>	7	2,1
<i>Diacamma</i>	1	0,3	<i>Mystrium</i>	1	0,3	<i>Recurvidris</i>	1	0,3
<i>Discothyrea</i>	2	0,6	<i>Odontomachus</i>	3	0,9	<i>Rhopalomastix</i>	1	0,3
<i>Dolichoderus</i>	8	2,4	<i>Odontoponera</i>	2	0,6	<i>Romblonella</i>	1	0,3
<i>Echinopla</i>	2	0,6	<i>Oligomyrmex</i>	13	3,9	<i>Solenopsis</i>	1	0,3
<i>Euprenolepis</i>	2	0,6	<i>Pachycondyla</i>	9	2,7	<i>Strumigenys</i>	22	6,6
<i>Eurhopalotrix</i>	1	0,3	<i>Paratrechina</i>	16	4,8	<i>Tapinoma</i>	2	0,6
<i>Gnamptogenys</i>	3	0,9	<i>Pheidole</i>	40	12,0	<i>Technomyrmex</i>	25	7,5
<i>Hypoponera</i>	15	4,5	<i>Pheidologeton</i>	2	0,6	<i>Tetramorium</i>	25	7,5
<i>Lepisiota</i>	1	0,3	<i>Philidris</i>	1	0,3	<i>Tetraoponera</i>	3	0,9
<i>Leptogenys</i>	6	1,8	<i>Plagiolepis</i>	1	0,3	<i>Vollenhovia</i>	3	0,9
<i>Lophomyrmex</i>	1	0,3	<i>Polyrhachis</i>	21	6,3	<i>Vombisidris</i>	2	0,6

4.2.1 Taxonomische Zusammensetzung am Boden

Zur Analyse der taxonomischen Struktur der Ameisenfauna des Bodenstratums entlang des Höhengradienten werden ausschließlich die Daten der Höhenzonierung mit der Winklermethode herangezogen, da sie Tiefland- und Bergregenwald erfassen (580 m – 1520 m). Mit dieser Methode wurden auf jeder Höhe 16 m² Laubstreu auf Ameisen hin untersucht. Es ergaben sich 211 Arten aus 51 Gattungen und 5 Unterfamilien (Tab. 4.2.3, S.51). Alle weiteren standardisierten Artensammlungen der darauf folgenden Jahre wurden nur noch im Tieflandregenwald durchgeführt und ergaben am Boden noch zusätzlich 32 Arten aus 4 Gattungen: *Loweriella* (D), *Probolomyrmex* (P), *Polyrhachis* (F) und *Tetraoponera* (Pseudomyrmecinae = Ps).

Tab. 4.2.3: Taxonomische Zusammensetzung der Ameisenfauna am Boden in Poring Hot Springs unter Berücksichtigung aller untersuchten Höhenstufen (580 m – 1520 m).

	Arten (n)	Arten (%)	Gattungen (n)	Gattungen (%)
Myrmicinae (M)	117	55,5	22	43,1
Formicinae (F)	26	12,3	9	17,7
Ponerinae (P)	51	24,2	15	29,4
Dolichoderinae (D)	12	5,7	4	7,8
Cerapachyinae (C)	5	2,3	1	2,0
Σ	211	100,0	51	100,0

Die Darstellung der folgenden taxonomischen Vergleiche entlang des Höhengradienten werfen das Problem auf, daß eine Art, die auf zwei weit voneinander entfernten Höhenstufen gefunden wurde (z.B. auf 830 m und 1340 m), mit hoher Wahrscheinlichkeit über diesen gesamten Höhenbereich vorkommt, und daher auch auf den dazwischen liegenden Höhen als potentiell vorkommende Art mit hinzu gerechnet werden müßte. Diese potentiellen Arten sind jedoch ausschließlich für die in der Mitte liegenden Höhenstufen zu ermitteln, wohingegen die beiden Höhen am Rande des Untersuchungsraums von diesem Verfahren nicht betroffen sind. Da dies den gesamten Verlauf von Arten-, Gattungs- bzw. Unterfamilienkurven entscheidend verändern würde, werden die Artenzahlen hier nicht um potentiell dort vorkommende Arten erweitert. In wichtigen Einzelfällen wird im folgenden darauf hingewiesen, daß eine Art auf einer bestimmten Höhe potentiell vorkommen könnte.

4.2.1.1 Unterfamilien

In Abb. 4.2.1 ist die Verteilung der Unterfamilien vergleichend für jede Höhe dargestellt. Zusammenfassend waren die unteren beiden Höhen in ihrer Unterfamilienzusammensetzung fast gleich: Die Myrmicinae war die dominierende Unterfamilie, danach folgten die Ponerinae mit ungefähr doppelt so vielen Arten wie die Formicinae. Die Cerapachyinae und Dolichoderinae waren mit nur wenigen Arten am Boden vertreten. Die oberen drei Höhen heben sich etwas durch die Verschiebung des Verhältnisses Ponerinae : Formicinae von den unteren beiden Höhen ab. Auch ist der verhältnismäßig erhöhte Anteil der Dolichoderinae auf 1340 m und der der Myrmicinae auf 1520 m zu beachten.

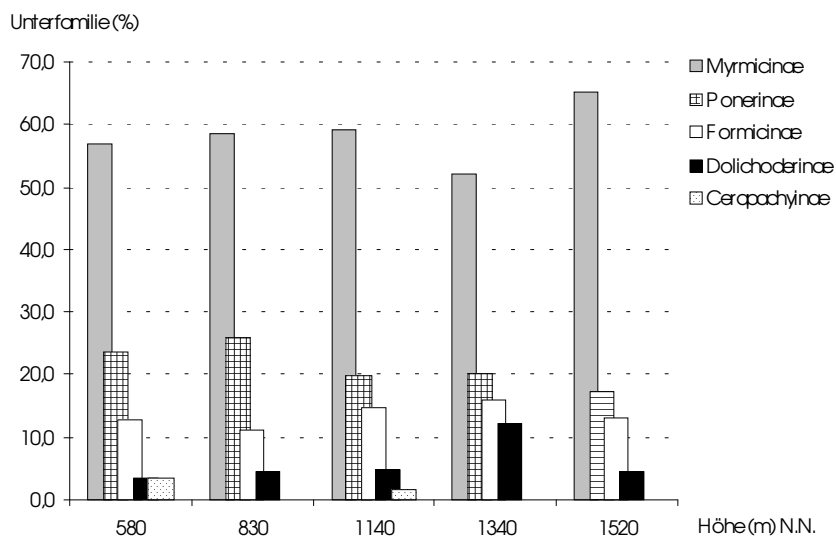


Abb. 4.2.1: Vergleich der Unterfamilienzusammensetzung am Boden pro Höhe, berechnet anhand der Gesamtartenzahl einer jeden Höhe (580 m – 1520 m).

Den Verschiebungen der prozentualen Anteile der Unterfamilien an der Ameisenfauna lagen unterschiedlich verlaufende Abnahmen ihrer Artenzahlen zugrunde (Abb. 4.2.2). Zwar nehmen die drei größten Unterfamilien weitestgehend stetig ab, doch bricht die Artenzahl der Myrmicinae zwischen 1140 m und 1340 m regelrecht ein (von 36 auf 13 Arten) und führt zu dem niedrigeren Myrmicinenanteil auf 1340 m. Die Annäherung der prozentualen Anteile der Ponerinae und Formicinae auf 1140 m kommt durch die Abnahme der Ponerinae und die konstant bleibende Artenzahl der Formicinae zustande. Bemerkenswert ist zudem, daß die Dolichoderinae zwischen 580 m und 1340 m keine Abnahme zeigten.

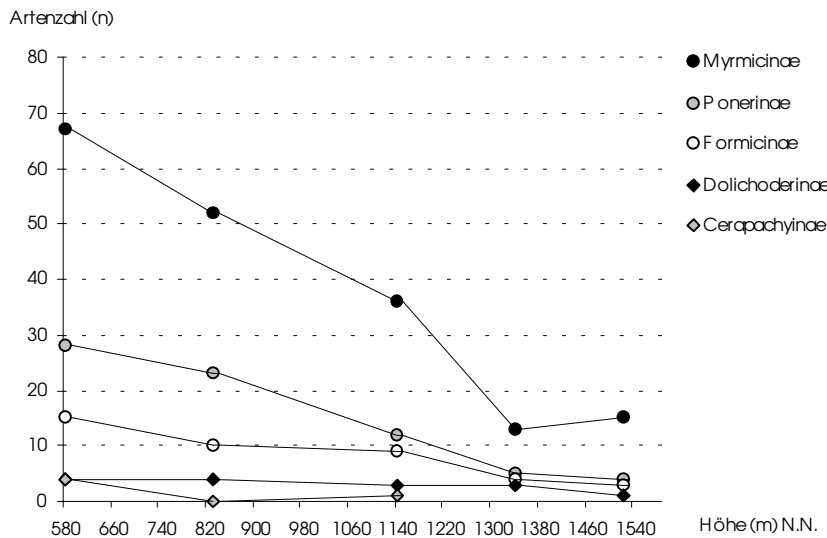


Abb. 4.2.2: Vergleichende Darstellung der Abnahme der Artenzahlen pro Unterfamilie am Boden entlang eines Höhengradienten (580 m – 1520 m).

4.2.1.2 Gattungen

Die Gattungsvielfalt nahm entlang des Höhengradienten signifikant ab (Tab. 4.2.4; $\chi^2 = 17,31$, $p < 0,001$). Am stärksten war die Gattungsabnahme zwischen 580 m und 830 m um 23,8 % und vor allem zwischen 1140 m und 1340 m um 46,2 % (Abb. 4.2.3, S.53). Zwischen 830 m und 1140 m, dem größten absoluten Höhenunterschied waren es nur 18,6 %.

Tab. 4.2.4: Gattungszahlen am Boden pro Höhe und Unterfamilie.

	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m
Myrmicinae	20	14	11	6	7
Ponerinae	12	11	7	4	2
Formicinae	7	6	5	2	1
Dolichoderinae	2	1	2	2	1
Cerapachyinae	1	0	1	0	0
Σ	41	32	26	14	11

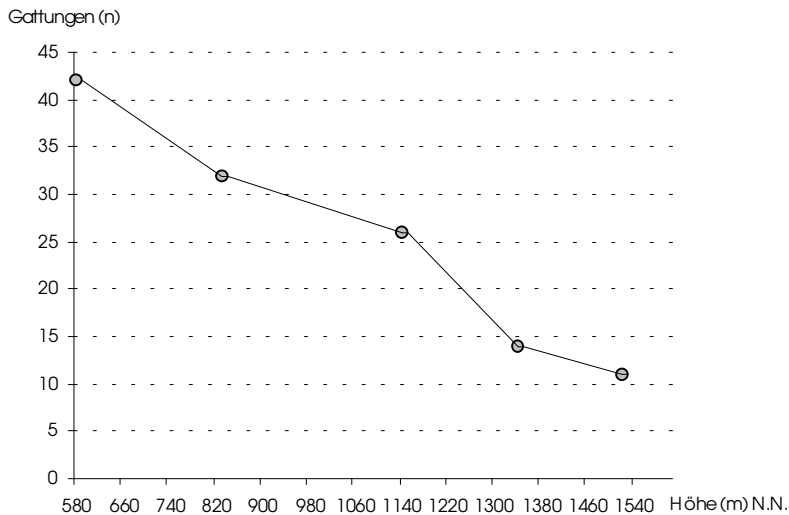


Abb. 4.2.3: Abnahme der Gattungen am Boden entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m).

Die *Myrmicinae* stellten insgesamt 22 Gattungen am Boden, von denen 92 % auf 580 m vertreten waren (Tab. 4.2.4). Die deutliche Abnahme zwischen den unteren beiden Höhen wird v.a. durch den Wegfall von vier, nur durch eine Art repräsentierten Gattungen verursacht, die nur auf 580 m vorkamen (Anhang, Tab. 9.4.2, S.170). Zwischen 1140 m und 1340 m fanden *Acanthomyrmex*, *Crematogaster*, *Myrmecaria* und *Pheidologeton* ihre Verbreitungsgrenze. Bis auf *Pheidologeton* (eine Art) waren diese Gattungen mit zwei oder drei Arten über den Höhengradienten von 580 m bis 1140 m verteilt. Von den Myrmicinengattungen, die über den gesamten Höhengradienten bis 1520 m vorkamen, war *Lophomyrmex* als einzige Gattung nur durch eine Art repräsentiert. *Pyramica* und *Myrmecina* waren mit sieben und sechs Arten auf den Höhen vertreten, und die restlichen vier Gattungen waren die größten Myrmicinengattungen mit 11 bis 40 Arten (Abb. 4.2.4). Sie machten 50 % der Arten aus und waren damit entscheidend für den Artenreichtum der Myrmicinae.

Ihre Artenabnahme über die Höhen ist somit auch ein wichtiger Faktor für die Gesamtabnahme der Myrmicinae. In Abb. 4.2.4 zeigt jede dieser Gattungen einen etwas anderen Abnahmeverlauf.

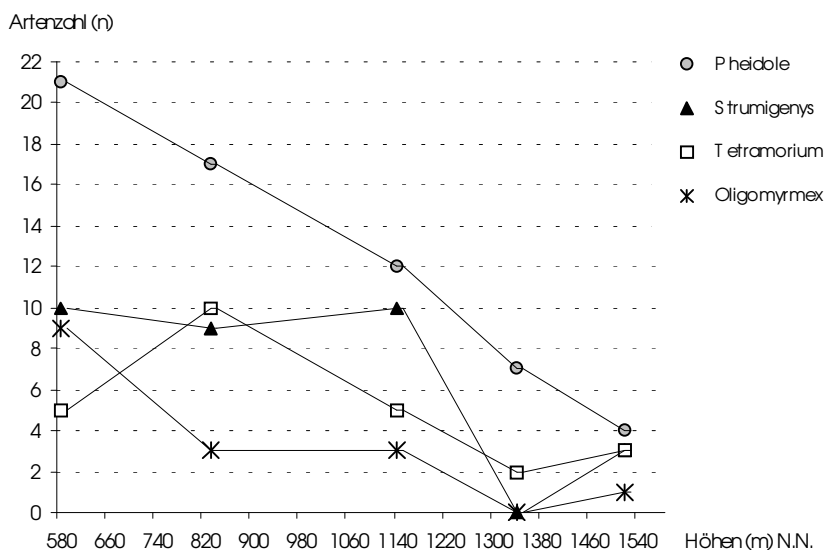


Abb. 4.2.4: Artenabnahme der vier größten Myrmicinengattungen am Boden entlang des untersuchten Höhengradienten (580 m – 1520 m).

Die Gattung *Pheidole* nahm als einzige stetig über die Höhe ab. Die Gattung *Tetramorium* erreichte als einzige auf 580 m nicht ihr Artenmaximum. Sie nahm von 830 m bis auf 1340 m stark ab. Die Gattung *Oligomyrmex* zeigte einen regelrechten Arteneinbruch zwischen 580 m und 830 m und auf 1340 m war keine Art mehr zu finden. Auf 1520 m wurde zwar noch eine Art gefunden, die jedoch auch nur hier vorkam. Für die verstärkte Abnahme der Myrmicinae zwischen 1140 m und 1340 m kann jedoch vor allem die Gattung *Strumigenys* verantwortlich gemacht werden. Zwischen 580 m und 1140 m kamen auf jeder Höhe 9 – 10 Arten vor, aber auf 1340 m keine einzige mehr. Auf 1520 m wurden wieder drei Arten gefunden, von denen jedoch zwei Arten nur hier vorkamen. Die dritte dort vorkommende *Strumigenys*art wurde auch auf 1140 m gefunden und daher ist anzunehmen, daß sie auch auf 1340 m vorkommt.

Die Ponerinae waren am Boden mit 15 Gattungen vertreten, wovon zwei relativ artenreich waren: *Hypoponera* mit 15 Arten und *Pachycondyla* mit neun Arten. Darauf folgte *Ponera* mit vier und *Anochetus*, *Gnamptogenys*, *Leptogenys* und *Odontomachus* mit drei Arten. Die restlichen Gattungen waren nur mit ein oder zwei Arten vertreten.

Zwischen 580 m und 830 m blieb die Gattungsvielfalt der Ponerinae auf dem gleichen Niveau (Tab. 4.2.3) und die beiden Höhen hatten zehn Gattungen gemeinsam (Anhang, Tab. 9.4.2, S.170). Auf 1140 m wurden deutlich weniger Gattungen gefunden (ca. 36 %). Die noch bis 1000 m allgegenwärtigen Gattungen *Odontoponera* und *Diacamma* konnten hier nicht mehr gefunden werden, sowie auch *Anochetus*, *Leptogenys* und *Myopias* (*Leptogenys* jedoch noch durch zufälligen Handfang). Auf 1340 m waren nur noch vier Gattungen präsent, von denen drei von 580 m an gefunden worden waren (Anhang, Tab. 9.4.2). Die Gattung *Pachycondyla* erreichte hier ihre Verbreitungsgrenze (Abb. 4.2.5). Auf 1520 m wurden nur noch eine *Hypoponera* Art und drei *Ponera* Arten gefunden. Alle vier Arten kamen nur auf dieser Höhe vor. *Hypoponera* und *Pachycondyla* stellten fast 50 % der Ponerinenarten. Ihre Artenverteilung über die Höhen ist ein wichtiger Faktor für die Gattungspräsenz der Ponerinae. Aus Abb. 4.2.5 wird deutlich, daß die Artenvielfalt beider Gattungen auf den unteren beiden Höhen gleich blieb. Zwischen 830 m und 1140 m erlebte *Hypoponera* einen Arteneinbruch von acht auf drei Arten, wohingegen *Pachycondyla* weiterhin mit vier Arten vorkam. Zwischen 1140 m und 1340 m nahmen dann die Artenzahlen beider Gattungen auf eine Art ab. Auf 1520 m konnte keine *Pachycondyla* mehr gefunden werden.

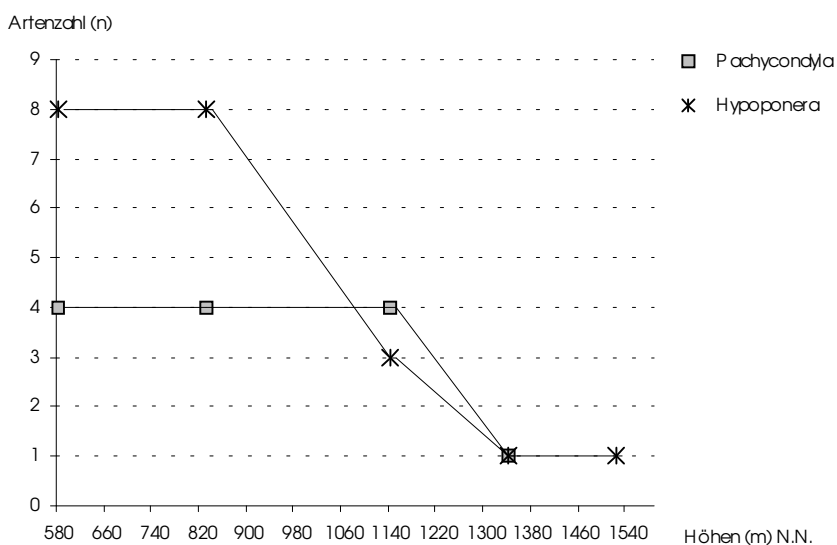


Abb. 4.2.5: Abnahme der beiden größten Ponerinengattungen am Boden entlang des untersuchten Höhengradienten (580 m – 1520 m).

Von den Formicinae wurden neun Gattungen gefunden. Von ihnen war nur die Gattung *Paratrechina* (11 Arten) relativ artenreich (Abb. 4.2.6) *Myrmoteras* war mit vier Arten die zweitgrößte Gattung und *Camponotus* mit drei Arten die drittgrößte. Die weiteren acht Gattungen waren nur durch eine oder zwei Arten vertreten.

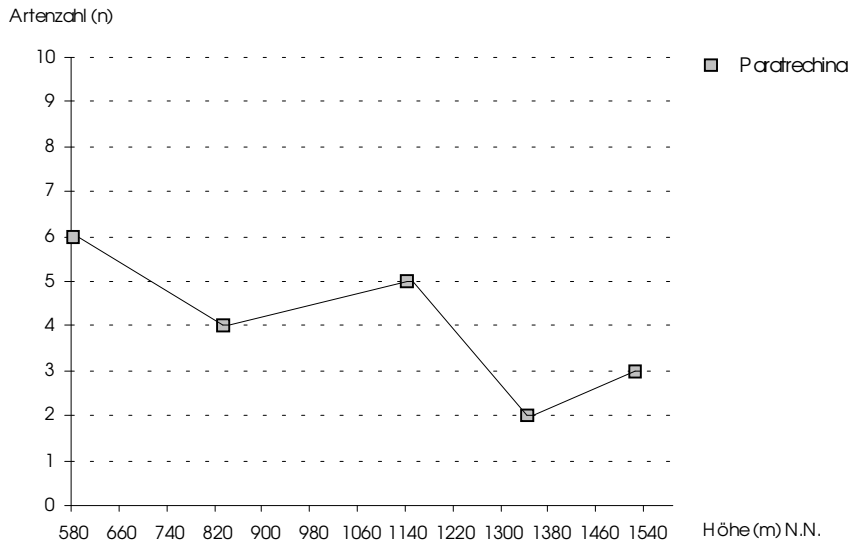


Abb. 4.2.6: Abnahme der größten Formicinengattung am Boden entlang des untersuchten Höhengradienten (580 m – 1520 m).

Auf den unteren drei Höhen blieb die Gattungszahl auf dem gleichen Niveau (Tab. 4.2.4), sie hatten vier Gattungen gemeinsam (Anhang, Tab. 9.4.2, S.170). Acht der insgesamt neun Gattungen kamen zwischen 580 m und 1140 m vor. Auf 1340 m nahm die Gattungszahl bis auf zwei Gattungen abrupt ab (*Paratrechina* und *Myrmoteras*) und reduzierte sich bis auf 1520 m auf eine Gattung (*Paratrechina*).

Paratrechina war eine der erfolgreichsten Gattungen in Bezug auf die ökologische Toleranzbreite ihrer Arten. Zwei Arten (von nur insgesamt fünf) kamen über den ganzen Höhengradienten vor und zwei bis auf 1340 m. Dies wird auch an der Artenverteilung über die Höhe deutlich (Abb. 4.2.6). Zwar ist eine leichte Abnahme zu verzeichnen, aber *Paratrechina* ist mit drei Arten auf 1520 m genauso häufig vertreten wie die großen Myrmicinengattungen *Pheidole*, *Tetramorium* und *Strumigenys* (Abb. 4.2.4).

Die Dolichoderinae sind am Boden mit nur 4 Gattungen vertreten: *Dolichoderus*, *Philidris*, *Tapinoma* und *Technomyrmex*. Die drei zuerst genannten Gattungen wurden durch nur eine Art repräsentiert und jede von ihnen trat nur auf einer Höhe auf (Anhang, Tab. 9.4.2). *Technomyrmex* war mit neun Arten die größte Dolichoderinengattung. Ihre Artenvielfalt beschränkte sich auf die unteren beiden Höhen, auf denen sieben der neun Arten vorkamen (Abb. 4.2.7, S.56). Auf den oberen drei Höhen kamen nur noch drei Arten vor. Eine Art kam über den gesamten Höhenbereich von 580 m bis 1520 m vor.

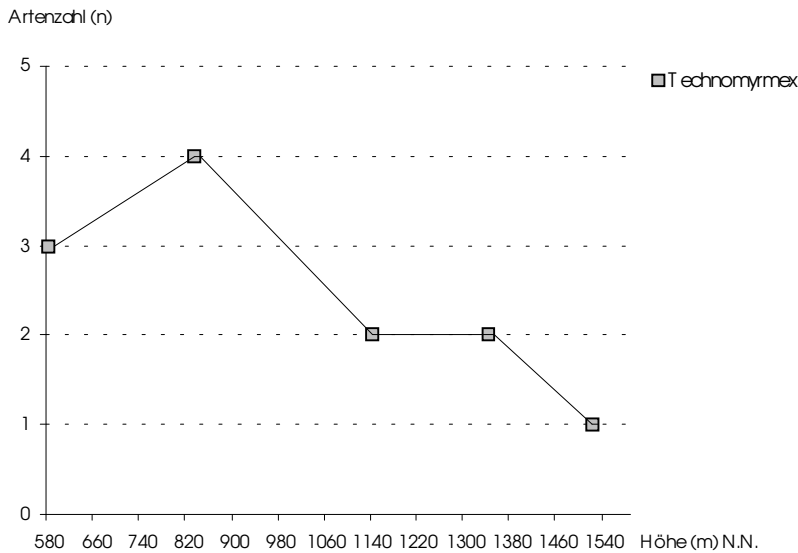


Abb. 4.2.7: Abnahme der größten Dolichoderinengattung am Boden entlang des untersuchten Höhengradienten (580 m – 1520 m).

Die *Cerapachyinae* waren am Boden ausschließlich durch fünf Arten der Gattung *Cerapachys* vertreten. Davon kamen vier auf 580 m vor und eine Art auf 1140 m.

4.2.2 Taxonomische Zusammensetzung der niederen Vegetation

Zur Darstellung der taxonomische Zusammensetzung der Ameisenzönose in der niederen Vegetation werden ausschließlich die Daten der Höhenzonierung des standardisierten Handfangs von 1996 herangezogen, da sie in Tiefland- und Bergregenwald erhoben wurden (580 m – 1520 m). Auf jeder Höhe wurden ca. 400 Pflanzen abgesucht und insgesamt 78 Arten aus 20 Gattungen und 5 Unterfamilien gesammelt (Tab. 4.2.5).

Alle weiteren standardisierten Artensammlungen der darauf folgenden Jahre wurden nur noch im Tiefland durchgeführt und ergaben in der niederen Vegetation noch zusätzlich 38 Arten, 5 Gattungen (*Anochetus* (P), *Monomorium* (M), *Myrmecina* (M), *Plagiolepis* (F), *Cerapachys* (C)) und 1 Unterfamilie (*Cerapachyinae* = C). Weitere Erläuterungen siehe 4.2.1.

Tab. 4.2.5: Taxonomische Zusammensetzung der Ameisenfauna in der niederen Vegetation in Poring Hot Springs nach den Handaufsammlungen 1996 zwischen (580 m – 1520 m).

	Arten (n)	Arten (%)	Gattungen (n)	Gattungen (%)
Myrmicinae (M)	29	37,2	7	33,3
Ponerinae (P)	3	3,85	3	14,3
Formicinae (F)	21	26,9	5	28,6
Dolichoderinae (D)	22	28,2	4	19,0
Pseudomyrmecinae (Ps)	3	3,85	1	4,8
Σ	78	100,0	20	100,0

4.2.2.1 Unterfamilien

In Abb. 4.2.8 (S.57) ist die Verteilung der Unterfamilien über die Höhe dargestellt. Die Zusammensetzungen der Unterfamilien pro Höhe unterschieden sich deutlich, da die Anteile der Dolichoderinen bzw. Formicinen von Höhe zu Höhe schwankten und der der Myrmicinae bis auf 1340 m stetig zunahm. Auf 1520 m kamen insgesamt nur noch 3 Arten vor, zwei Formicinen

und eine Myrmicine. Pseudomyrmecinae (bis 1340 m) sowie Ponerinae (bis 1140 m) waren nur mit wenigen Arten vertreten.

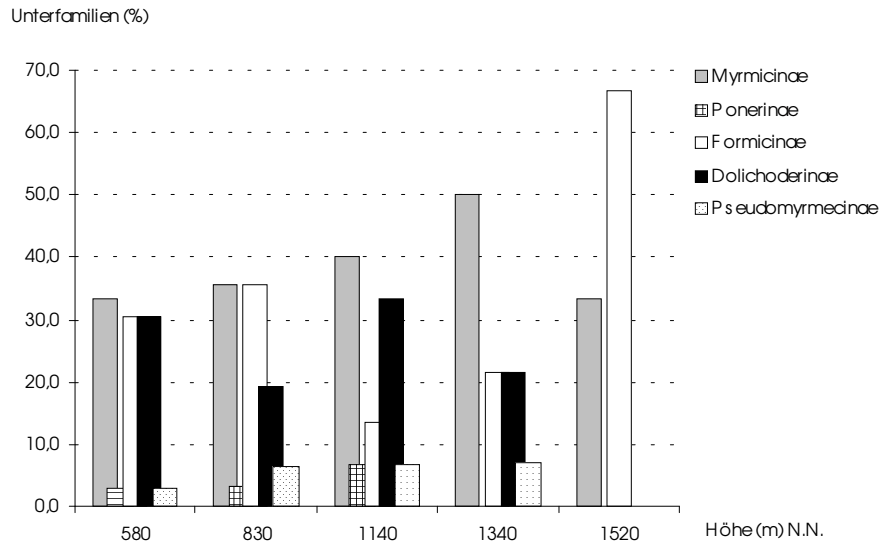


Abb. 4.2.8: Vergleich der Unterfamilienzusammensetzung in der niederen Vegetation pro Höhe, berechnet anhand der Gesamtartenzahl einer jeden Höhe (580 m – 1520 m).

Wie durch die Verschiebungen der prozentualen Anteile der Unterfamilien ersichtlich, verlaufen die Abnahmen ihrer Artenzahlen unterschiedlich (Abb. 4.2.9). Während die Artenzahlen der Myrmicinae und Formicinae auf 580 m und 830 m fast gleich blieben, zeigten die Dolichoderinae in diesem Bereich eine besonders starke Abnahme. Zwischen 830 m und 1140 m wiederum verschwanden viele Arten der Myrmicinae und Formicinae, wodurch auf 1140 m der Anteil der Dolichoderinen, trotz ihrer stetigen Artenabnahme, an der Artenzönose wieder anstieg (Abb. 4.2.8).

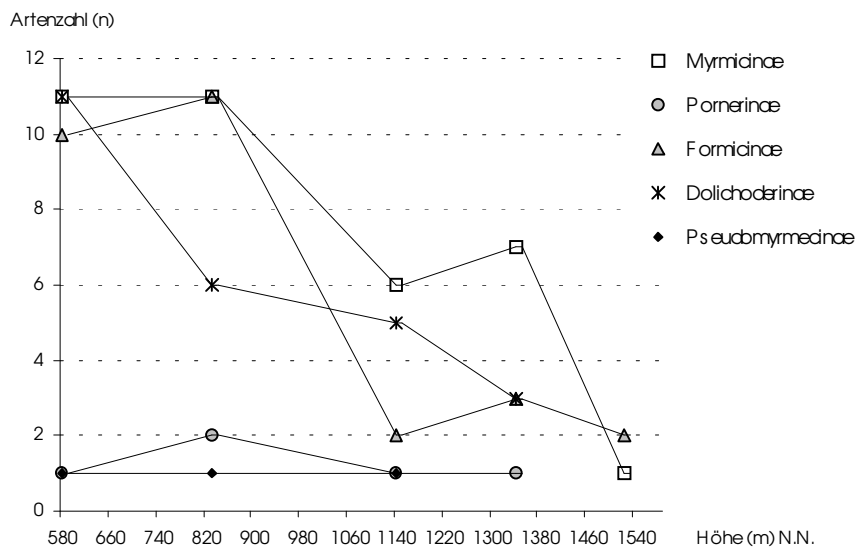


Abb. 4.2.9: Vergleichende Darstellung der Abnahme der Artenzahlen pro Unterfamilie in der niederen Vegetation entlang eines Höhengradienten (580 m – 1520 m).

4.2.2.2 Gattungen

Im folgenden soll eine nähere Betrachtung auf Gattungsniveau Hinweise darauf bringen, ob sich taxonomische Gruppen entlang des Höhengradienten auffällig veränderten.

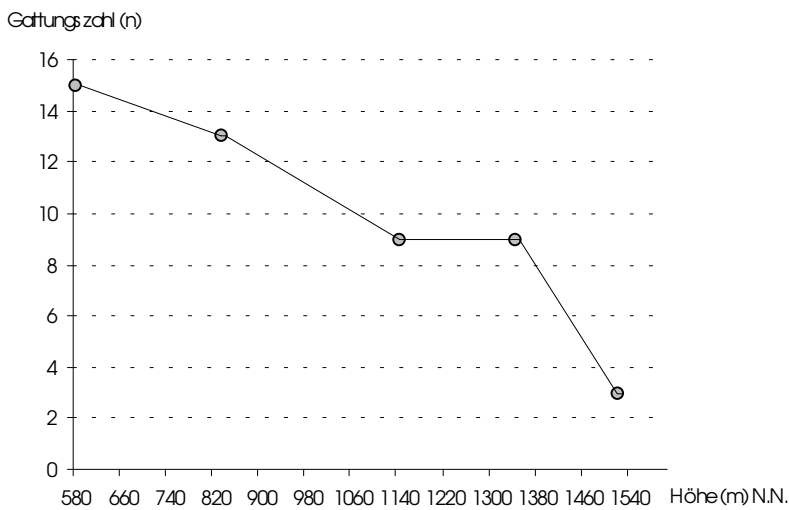


Abb. 4.2.10: Abnahme der Gattungen in der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m).

Tab. 4.2.6: Gattungszahlen in der niederen Vegetation pro Höhe und Unterfamilie.

	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m
Myrmicinae	5	3	4	5	1
Formicinae	4	5	2	2	2
Dolichoderinae	4	3	1	1	0
Pseudomyrmecinae	1	1	1	1	0
Ponerinae	1	1	1	0	0
Σ	16	13	9	9	3

Die Gattungsvielfalt nahm entlang des Höhengradienten signifikant ab ($\chi^2 = 8,9$, $p < 0,01$). Am stärksten war die Abnahme zwischen 1340 m und 1520 m um 66,7 %, wohingegen die Anzahl der Gattungen zwischen 1140 m und 1340 m gleich blieb. Zwischen 830 m und 1140 m nahm die Gattungsanzahl um 30,1 % ab.

Die Myrmicinae stellten insgesamt fünf Gattungen in der niederen Vegetation. Die größten Gattungen waren *Crematogaster* mit 15 Arten und *Tetramorium* mit 7 Arten. *Pheidole* war mit nur drei Arten vertreten und die restlichen vier Gattungen mit einer Art.

Ihre Gattungsvielfalt blieb über den Höhengradienten bis 1340 m fast konstant (Tab. 4.2.6). Ursächlich hierfür war vor allem, daß die Gattungen *Crematogaster*, *Pheidole* und *Tetramorium* von 580 m bis auf 1340 m vorkamen. Weitere vier Myrmicinengattungen kamen nur auf ein oder zwei Höhen vor (Anhang, Tab. 9.4.3, S.171). *Crematogaster* war vor allem auf den unteren beiden Höhen häufig. Auf 1140 m und 1340 m kommen nur noch zwei Arten vor und auf 1520 m konnte keine Art mehr gefunden werden (Abb. 4.2.11).

Die Ponerinae wurden auf den drei unteren Höhen mit jeweils einer Art aus einer Gattung gefunden: *Leptogenys*, *Diacamma* und *Pachycondyla*.

Von den Formicinen wurden ebenfalls fünf Gattungen gefunden. *Polyrhachis* war mit neun Arten die größte Gattung, danach kam *Camponotus* (5 Arten) und *Paratrechina* mit 4 Arten. *Echinopla* stellte zwei und *Lepisiota* eine Art.

Auf den unteren beiden Höhen wurden die meisten Gattungen gefunden (Tab. 4.2.6). Schon ab 1140 m waren nur noch zwei Gattungen pro Höhe vertreten, wovon jeweils eine immer von *Polyrhachis* gestellt wurde. Sie kam als einzige Gattung von 580 m bis 1520 m vor (Anhang, Tab. 9.4.3). *Polyrhachis* nahm innerhalb des Tieflandregenwaldes stark ab und war im unteren Bergregenwald nur noch mit ein oder zwei Arten vertreten (Abb. 4.2.1).

Camponotus wurde mit standardisiertem Handfang zwar nur bis 830 m gesammelt, konnte mit Zufallsfängen jedoch bis 1140 m nachgewiesen werden.

Die Dolichoderinae kamen nur bis 1340 m vor. *Technomyrmex* war die größte Gattung (13 Arten), gefolgt von *Dolichoderus* (6 Arten), *Tapinoma* (2 Arten) und *Philidris* (1 Art). *Technomyrmex* und *Dolichoderus* kamen bis 1340 m vor. *Tapinoma* wurde nur bis 830 m in der niederen Vegetation gefunden und *Philidris* nur auf 580 m.

Technomyrmex war im Gegensatz zu *Crematogaster* und *Polyrhachis* auf 1140 m noch fast so artenreich wie auf 580 m (Abb. 4.2.11). Nahm dann aber auf 1340 m auf eine Art ab und war auf 1520 m nicht mehr zu finden.

Von den Pseudomyrmecinae gibt es im indo-australischen Raum nur die Gattung *Tetraoponera*. Sie war mit drei Arten zwischen 580 m und 1340 m vertreten.

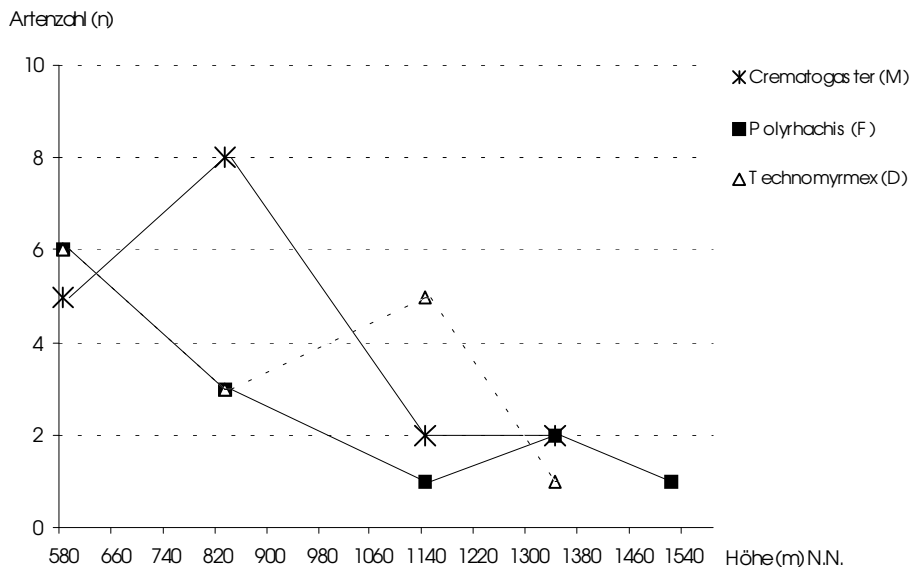


Abb. 4.2.11: Artenabnahme der jeweils größten Gattung der Myrmicinae (M), Formicinae (F) und Dolichoderinae (D) in der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m).

4.3 Höhenzonierung der Ameisenvielfalt in Boden- und Vegetationsstratum

Ein wichtiger Ansatz dieses Projektes war, alle Untersuchungen vergleichend am Boden und in der niederen Vegetation durchzuführen, da sich die Ameisengemeinschaften beider Straten in Ökologie, Taxonomie und evolutiver Entwicklung distinkt unterscheiden (Malsch i. Vorb., Brühl et al. 1998, Hölldobler & Wilson 1992, Baroni Urbani et al. 1992, Brown 1954 aus Wilson 1971). In beiden Straten wurde daher auf 580 m, 830 m, 1140 m, 1340 m und 1520 m eine Höhenzonierung durchgeführt, um festzustellen, ob sich die Artenabnahmen gleichen oder unterscheiden. Am Boden wurden mit der Winklermethode auf jeder Höhe 16 m² Laubstreu auf

Ameisen hin untersucht und in der niederen Vegetation mit standardisiertem Handfang pro Höhe ca. 400 Pflanzen abgesucht (3.4.2 und 3.5.2).

4.3.1 Artenabnahme entlang des Höhengradienten

Die Artenabnahme entlang des Höhengradienten verlief am Boden und in der niederen Vegetation unterschiedlich (Abb. 4.3.1).

Am Boden nahm die Artenzahl innerhalb des Tieflandregenwaldes von 580 m (n = 118) bis 1140 m (n = 61) stetig und hoch signifikant ab ($\chi^2 = 18,15$, $p < 0,001$). Zwischen 1140 m und 1340 m (n = 25), über einen Höhengradienten von nur 200 Metern, nahm die Artenzahl ebenfalls hoch signifikant ab ($\chi^2 = 15,07$, $p < 0,001$). Auf 1520 m (n = 23) schließlich wurden am Boden fast genauso viele Arten gefunden wie auf 1340 m (n = 25).

Ein deutlich anderer Verlauf ergab sich für die Artenabnahme in der niederen Vegetation (Abb. 4.3.1). Auf 580 m (n = 35) wurden nur vier Arten mehr gefunden als auf 830 m (n = 31). Von 830 m bis 1140 m (n = 15) nahm dann die Artenzahl um mehr als die Hälfte signifikant ab ($\chi^2 = 5,57$, $p < 0,05$) und blieb daraufhin, im Gegensatz zum Bodenstratum, bis auf 1340 m (n = 14) fast gleich. Zwischen 1340 m und 1520 m erfolgte dann ein regelrechter „Arteneinbruch“ um 78,6 % auf nur drei Arten ($\chi^2 = 7,12$, $p < 0,05$), im Gegensatz zu fast gleichbleibenden Artenzahlen am Boden.

Gleiches gilt für den Abnahmeverlauf der Gattungen (Tab. 4.3.1). Die Abnahmen in beiden Straten entsprachen jeweils der der Arten und unterschieden sich voneinander ebenfalls entsprechend eindeutig.

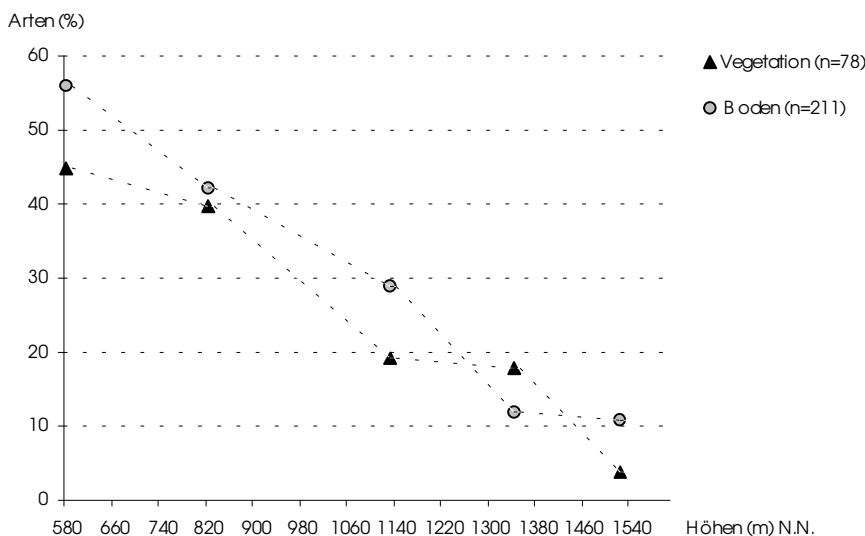


Abb. 4.3.1: Vergleich der Artenabnahme am Boden und in der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m).

Tab. 4.3.1: Verteilung der Gattungen entlang des Höhengradienten am Boden und in der Vegetation in Poring Hot Springs.

	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m
Boden	42	32	25	14	12
Vegetation	16	13	9	9	3

Die Arten-Akkumulations-Kurven für die einzelnen Höhen am Boden und in der niederen Vegetation zeigten ebenfalls deutliche Unterschiede zwischen den Höhen und zwischen beiden Straten (Abb. 4.3.2 und Abb. 4.3.3).

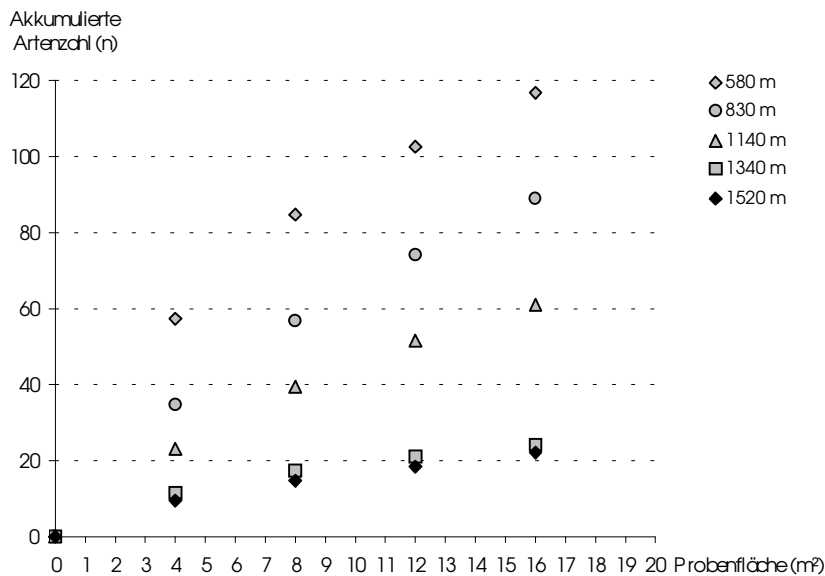


Abb. 4.3.2: Arten-Akkumulations-Kurve, berechnet nach Shinozaki, für vier 4 m² Proben, die mit der Winklermethode auf den fünf Untersuchungshöhen am Boden erhoben wurden.

Am Boden nehmen die Arten-Akkumulations-Kurven der unteren drei Höhen einen steilen, fast geraden Verlauf ohne deutliche Sättigungstendenz. Eine Regression ergibt, daß die Daten dieser drei Kurven am besten durch eine lineare Funktion beschrieben werden, deren r^2 Werte zwischen 0,915 und 0,969 liegen. Eine Extrapolation dieser linearen Abhängigkeit auf den weiteren potentiellen Kurvenverlauf ist jedoch nicht möglich. Allerdings besteht die Möglichkeit einer Einschätzung des Artenpotentials der untersuchten Höhen im Vergleich zueinander, da die Proben unter vergleichbaren Bedingungen erhoben wurden.

Zwischen 1140 m und 1340 m veränderte sich der Kurvenverlauf deutlich. Die Artenakkumulation auf 1340 m verlief wesentlich flacher und läßt eine Sättigungstendenz annehmen. Die Arten-Akkumulations-Kurve auf 1520 m zeigte einen fast deckungsgleichen Verlauf zu der auf 1340 m. Trotz der Sättigungstendenz werden auch diese beiden Kurven am besten durch eine lineare Funktion beschrieben ($r^2 = 0,957$ und $r^2 = 0,977$). Im Verhältnis zu diesen flachen Kurven können auf den unteren drei Höhen noch deutlich mehr Arten erwartet werden, wobei sich jedoch die Kurven in ihrer Steigung, also in der vorgefundenen Artendichte, deutlich voneinander unterscheiden (Arten/m²: im Mittel A = $14,3 \pm 1,6$; B = $8,6 \pm 2,6$; C = $5,6 \pm 1,4$). Die Kurven der oberen beiden Höhen verlaufen fast identisch und es ist mit keiner deutlichen, zu den unteren Höhen vergleichbaren, Steigerung der Artenzahl mehr zu rechnen. Beide Höhen zeigen fast die gleiche Artendichte (Arten/m²: D = $2,8 \pm 0,4$; E = $2,2 \pm 0,8$).

Für die Berechnung der Arten-Akkumulations-Kurven der niederen Vegetation wurde die Artenzunahme wie am Boden quadratmeterweise aufgetragen (und reduzierte so den zeitlichen Auswertungsaufwand erheblich) und zwar nur die m², auf denen Ameisen gefunden wurden. Durch die unterschiedliche Fundhäufigkeit von Ameisen und eine sich verändernde Pflanzendichte entstanden unterschiedlich lange Kurvenverläufe (Abb. 4.3.3, S. 62).

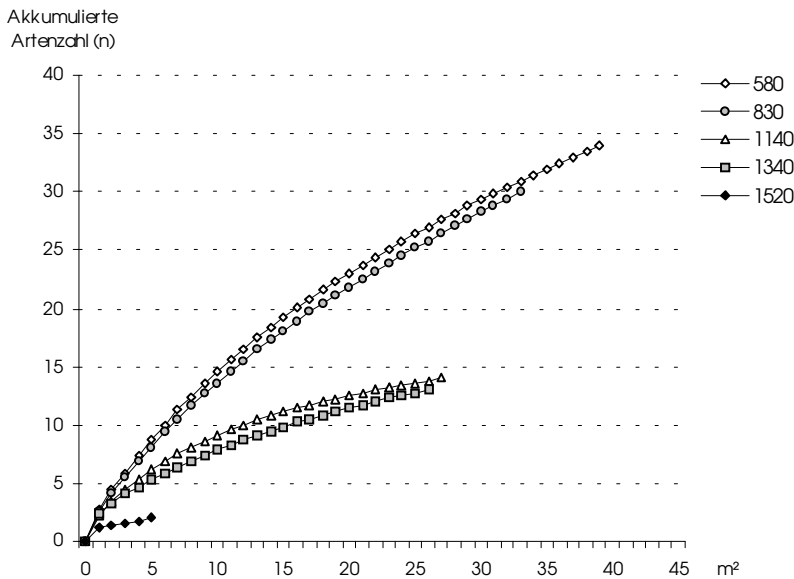


Abb. 4.3.3: Arten-Akkumulations-Kurve, berechnet nach Shinozaki, für die Handfänge, die auf den fünf Untersuchungshöhen in der niederen Vegetation erhoben wurden.

Es ergab sich ein deutlich anderes Bild als am Boden. Die Höhen 580 m und 830 m sowie 1140 m und 1340 m zeigten jeweils sehr ähnliche Arten-Akkumulations-Kurven, beide Gruppen hingegen unterschieden sich deutlich voneinander. Die unteren beiden Höhen weisen steile, fast gerade Steigungen ohne Sättigungstendenz auf, wohingegen die Artenakkumulationen auf 1140 m und 1340 m deutlich flacher verlaufen und Sättigungstendenz zeigen. Trotzdem werden alle vier Kurven am besten durch eine lineare Funktion beschrieben (r^2 Werte zwischen 0,912 und 0,976). Auf 1520 m wurden auf fünf von 45 m² insgesamt nur drei Arten gefunden und dementsprechend flach und kurz verläuft die Arten-Akkumulations-Kurve. Sie wird als einzige Kurve am besten durch eine logarithmische Funktion beschrieben ($r^2 = 0,990$).

In der niederen Vegetation bildeten die Arten-Areal-Kurven der fünf Höhenstufen drei Steigungsgruppen. Auf 580 m und 830 m war der Kurvenverlauf fast identisch und auf beiden Höhen können noch deutlich mehr Arten erwartet werden. Es mußte hier nur die Vegetation auf 1,5 m² (A) bzw. 1,8 m² (B) für eine neue Ameisenart abgesucht werden. Im Verhältnis dazu waren die ebenfalls fast gleich verlaufenden Kurven von 1140 m und 1340 m wesentlich flacher. Daher sind hier viel weniger neue Arten zu erwarten als auf den unteren beiden Höhen. Zu beachten ist hier, daß auf 1140 m mehr Fläche für eine neue Ameisenart abgesucht werden mußte (3,6 m²) als auf 1340 m (3,0 m²), da zwischen diesen beiden Höhen die Pflanzendichte signifikant zunahm (siehe 4.4). Von diesen beiden Höhen wiederum deutlich abgesetzt ist der Kurvenverlauf der Arten-Akkumulation auf 1520 m. Hier mußte die Vegetation auf durchschnittlich 15,3 m² nach einer neuen Ameisenart abgesucht werden.

4.3.2 Abnahme von Individuenzahl und Biomasse

Ein weiterer wichtiger Aspekt bei der Betrachtung der Verteilung von Ameisen entlang des Höhengradienten ist die Abnahme ihrer Abundanz. Mit der Winklermethode konnte die Individuenzahl gut erfaßt werden. Dies gilt für den Handfang in der niederen Vegetation nicht in gleichem Maße, da die hier fangbare Individuenzahl erheblich von Größe und Verhalten der jeweiligen Art abhing. Daher wird hier nur der Abnahmeverlauf der Individuenzahlen am Boden dargestellt und mit der Abnahme der Arten verglichen (Abb. 4.3.4, S.63). Für diesen Vergleich wurden die Abundanzen in Prozent umgerechnet. Da in die Gesamtindividuenzahl alle auf den Höhen gefundenen Individuen eingehen, werden hier dementsprechend als Gesamtartenzahl alle Arten einer jeden Höhe addiert.

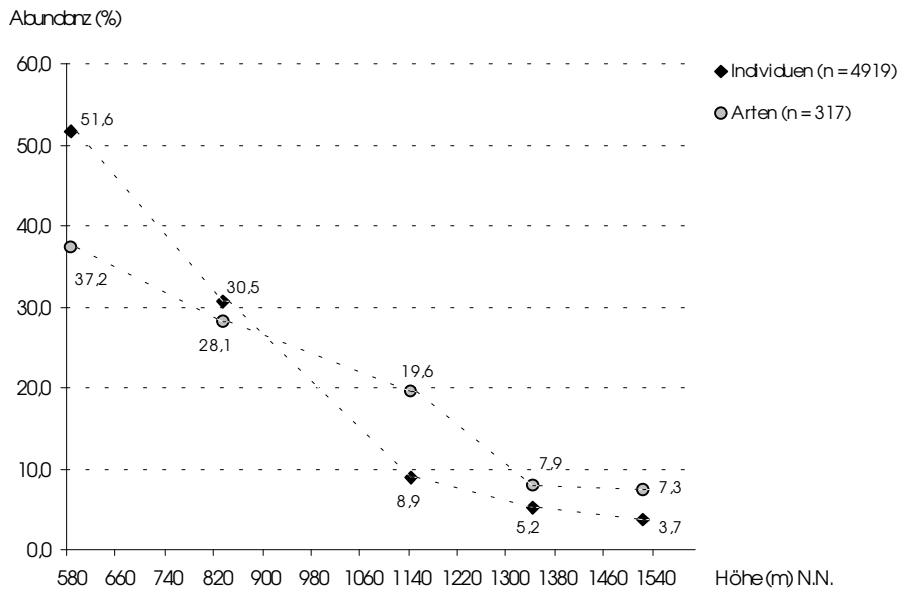


Abb. 4.3.4: Abnahme der Abundanz von Ameisen im Vergleich zur Abnahme ihrer Arten entlang des Höhengradienten (580 m bis 1520 m) am Boden.

Entlang des untersuchten Höhengradienten war eine sehr starke Abnahme der Individuenzahl von 2538 Individuen auf 187 Individuen zu verzeichnen ($\chi^2 = 1252$, $p < 0.001$). Der Kurvenverlauf, der die Individuenabnahme zeigt verlief steiler als die Artenabnahme, wodurch sich das Verhältnis Arten zu Individuen über die Höhe stark veränderte und sich sogar umkehrte (Tab. 4.3.2): auf 580 m kamen ca. 37 % der Arten vor, die über 50 % der Individuen stellten, und auf 1140 m kamen auf 19,6 % der Arten nur noch 8,9 % der Individuen.

Tab. 4.3.2: Anzahl und prozentualer Anteil der Ameisenindividuen und -arten am Boden auf 16 m² pro Höhenstufe.

	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m
Individuenzahl (n)	2538	1501	438	258	184
Individuen (%)	51,6	30,5	8,9	5,2	3,7
Artenzahl (n)	118	89	62	25	23
Artenzahl (%)	37,2	28,1	19,6	7,9	7,3

In diesem Zusammenhang ist die Biomasse der Ameisen eine wichtige Größe, da sich über den Höhengradienten die Artenzusammensetzung (Tab. 4.3.5, S.66) sowie auch das Arten-Individuen-Verhältnis ständig änderte (Abb. 4.3.4) und daher durch die Individuenabnahme allein keine Rückschlüsse auf die tatsächliche Biomassenveränderung möglich sind. Um die Biomasse der Ameisen abzuschätzen, wurde von jeder Ameisenart die Länge des Mesosomas als Körpermassenäquivalent herangezogen (siehe auch 3.8). Die so ermittelten artspezifischen Längen wurden mit der jeweiligen Individuenzahl multipliziert. Das daraus resultierende Biomassenäquivalent (BQ) wird als repräsentativ angesehen, um die relative Ameisenbiomasse entlang des Höhengradienten vergleichend darzustellen.

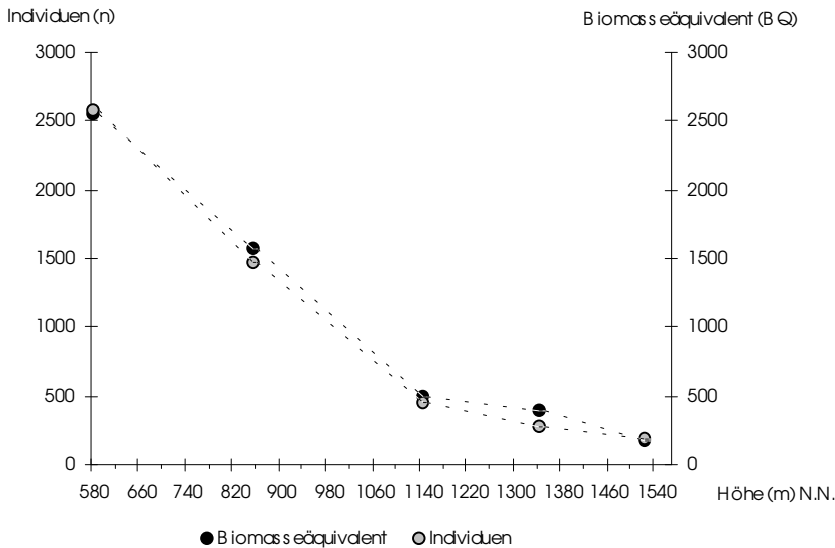


Abb. 4.3.5: Individuen- und Biomassenäquivalentabnahme im Vergleich entlang des Höhengradienten (580 m bis 1520 m) am Boden.

In Abb. 4.3.5 ist zu sehen, daß Biomasse und Individuen in der Laubstreu im gleichen Verhältnis zueinander abnehmen. Dies wirft die Frage auf, ob die Größenzusammensetzung der Ameisen entlang des Höhengradienten tatsächlich gleich bleibt. Die Analyse der Größenspektren wurde ebenfalls anhand der Mesosomalängen durchgeführt und kann auf Artbasis wieder für beide Straten vergleichend vorgenommen werden. Die Mesosomalänge der am Boden lebenden Ameisenarten reichte von 0,3 mm (*Oligomyrmex* spp.) bis 4,9 mm (z.B. *Odontomachus* spp.) mit einem Median von 0,9 mm. In der niederen Vegetation reichte sie von 0,4 mm (z.B. *Tapinoma* spp.) bis 4,5 mm (z.B. *Polyrhachis* spp.) mit einem Median von 1,1 mm (Tab. 4.3.3).

Tab. 4.3.3: Mesosomalängen der am Boden mit der Winklermethode erhobenen Arten und der in der niederen Vegetation mit Handfang gesammelten Arten; ML = Mesosomalänge.

	≤ 0,5 mm	0,51 – 1 mm	1,1 – 2 mm	2,1 – 3 mm	3,1 – 4 mm	> 4 mm
ML Bodenarten (%)	14,2	51,2	25,6	4,7	1,9	2,4
ML Vegetationsarten (%)	5,1	39,7	39,7	7,7	5,1	2,6

Entlang des Höhengradienten waren innerhalb beider Straten deutliche Veränderungen des Größenspektrums zu beobachten. Die Größen-Variationsbreite blieb am Boden zwischen 580 m und 1140 m weitestgehend gleich (Abb. 4.3.6), aber von 1140 m auf 1340 m konnte eine deutlich Verkleinerung der Variationsbreite um 54,2 % festgestellt werden und von 1340 m auf 1520 m um 36,4 %. Insofern kann durch das Verschwinden der großen Arten, eine generelle Verkleinerung der Ameisenfauna festgestellt werden. Der Interquartilabstand (ca. 0,6 mm bis 1,1 mm Mesosomalänge) blieb allerdings zwischen 580 m und 1520 m gleich.

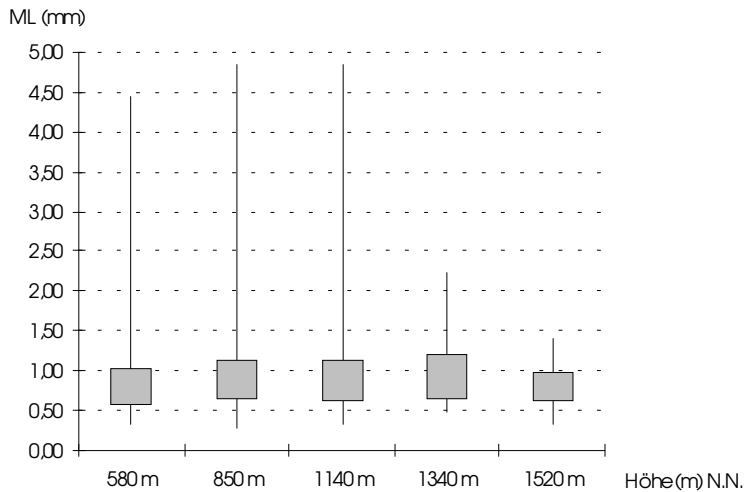


Abb. 4.3.6: Angabe der Variationsbreite der Mesosomalängen bodenlebender Ameisenarten mit Interquartilabstand (mittlere 50 % des Wertebereichs) auf fünf Höhenstufen zwischen 580 m und 1520 m; ML = Mesosomalänge.

In der niederen Vegetation variierten die Mesosomalängen nur auf 580 m und 830 m in einem gleichen, breiten Bereich (Abb. 4.3.7). Zwischen 850 m und 1140 m trat eine distinkte Verkleinerung der Variationsbreite um 58,2 % auf, die sich dann bis auf 1520 m nicht mehr wesentlich weiter veränderte. Der Interquartilabstand verkleinerte sich in der niederen Vegetation zwischen 580 m und 850 m um über die Hälfte (58,2 %) und von 580 m bis 1140 m sogar um 71,8 %. Auf 1340 m und 1520 m war die durch den Interquartilabstand angegebene Variationsbreite der mittleren 50 % der Mesosomalängen wieder fast so groß wie auf 580 m.

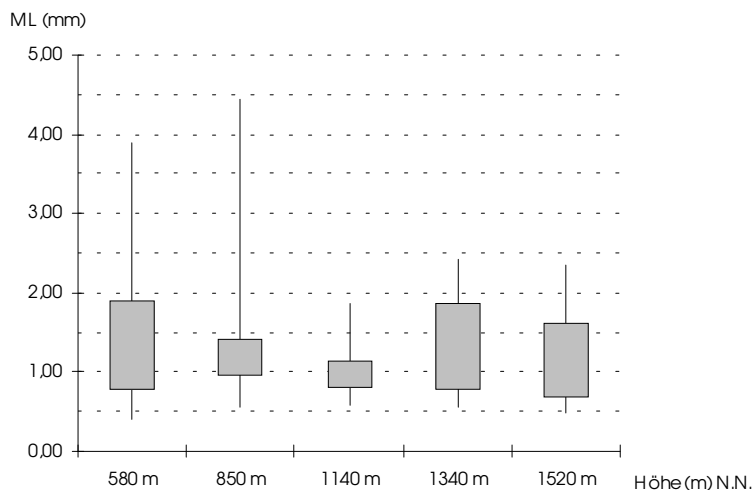


Abb. 4.3.7: Angabe der Variationsbreite der Mesosomalängen der Ameisenarten der niederen Vegetation mit Interquartilabstand (mittlere 50 % des Wertebereichs) auf fünf Höhenstufen zwischen 580 m und 1520 m; ML = Mesosomalänge.

Der Stratenvergleich der Mesosomalängen der Ameisen ergibt, daß ihr Median in der niederen Vegetation signifikant größer war als am Boden (U-Test: $z = -2,52$, $p = 0,01$). Dies wird auch aus Tab. 4.3.3 ersichtlich: über 65 % der Arten am Boden hatten eine kleinere Mesosomagröße als 1 mm, im Gegensatz zu nur ca. 45 % in der niederen Vegetation.

4.3.3 β -Diversität entlang des Höhengradienten

In Kapitel 4.3.1 wurden die unterschiedlichen Artenabnahmen von Ameisen am Boden und in der niederen Vegetation beschrieben. Die Abnahmeverläufe (Abb. 4.3.1) und Arten-Akkumulations-Kurven (Abb. 4.3.2 und Abb. 4.3.3) beider Straten ergaben, daß zwischen benachbarten Höhen teils sehr unterschiedliche, aber auch teilweise vergleichbar große Artenzahlen und Artendichten zu finden waren. Der nun folgende qualitative Artenvergleich zwischen den Höhen soll klären, inwieweit sich die Ameisenzönosen auf den jeweiligen Höhen gleichen bzw. differieren.

Für diesen Artenvergleich ist es notwendig, die ermittelten Artenzahlen auf den Höhen ausnahmsweise um potentiell dort vorkommende Arten zu erweitern. Das heißt, daß davon ausgegangen wird, daß eine Art, die auf 830 m und 1340 m gefunden wurde, auch über den gesamten dazwischen liegenden Höhenbereich vorkommt. Würde diese Korrektur nicht vorgenommen, so könnten sich für weit auseinander liegende Höhen größere Ähnlichkeiten ergeben als für Nachbarhöhen. Dieses Artefakt wird in diesem Fall als gravierender eingestuft, als der Fehler der dadurch entsteht, daß die Artenzahlen der am Rande des Untersuchungsgebietes liegenden Höhen nicht in gleicher Weise korrigiert werden können (Tab. 4.3.4; siehe auch 4.1.1). Die Benachteiligung der Randhöhen ist als geringer einzuschätzen als das Weglassen der potentiellen Arten, da hier zwischen den einzelnen Höhen qualitative Vergleiche der Artenzusammensetzung durchgeführt und keine auf quantitativen Daten beruhenden Kurvenverläufe abgeglichen werden.

Tab. 4.3.4: Artenzahlen pro Höhe mit (=*) und ohne der potentiell vorkommenden Arten.

	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m
Boden	118	89	61	25	23
Vegetation	35	31	15	14	3
Boden*	118	96	70	32	23
Vegetation*	35	36	19	15	3

Der Vergleich der Artengemeinschaften wurde mit dem Sørensen-Index vorgenommen (siehe 3.7). Mit ihm kann die Artenübereinstimmung bzw. die Ähnlichkeit zweier zu vergleichender Proben berechnet und in Prozent angegeben werden (Tab. 4.3.5). Die Anzahl der gemeinsamen Arten der Höhen ist im Anhang zu finden (Tab. 9.5.1, S.171).

Tab. 4.3.5: Angabe der Übereinstimmung der Höhen (in %) getrennt nach Boden und niederer Vegetation; berechnet anhand des Sørensen-Index.

Boden	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m	Vegetation	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m
580 m	-	53,3	30,9	16,0	7,1	580 m	-	39,4	22,2	16,0	0,0
830 m		-	45,8	25,0	8,4	830 m		-	29,1	19,6	0,0
1140 m			-	45,1	19,4	1140 m			-	41,2	9,1
1340 m				-	32,7	1340 m				-	11,1
1520 m					-	1520 m					-

Zur Einschätzung der Artenübereinstimmung zweier Höhen ist zusätzlich der Turnover der jeweils zu vergleichenden Höhen mit hinzuzuziehen, da durch die Artenabnahme entlang des Höhengradienten sehr unterschiedliche Probengrößen verglichen wurden. Der Turnover gibt den Anteil der gemeinsamen Arten für die größere und die kleinere Probe in Prozent an (Tab. 4.3.6, S.67).

Tab. 4.3.6: Angabe des prozentualen Anteils der gemeinsamen Arten zweier Proben an ihrer jeweiligen Gesamtartenzahl in Prozent. Die Leserichtung ist horizontal; z.B. hat am Boden 1140 m mit 1340 m 32,9 % der Arten gemeinsam und 1340 m mit 1140 m 71,9 %.

Boden	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m	Vegetation	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m
580 m	-	48,3	24,6	10,2	4,2	580 m	-	40,0	17,1	11,4	0,0
830 m	59,4	-	39,6	16,7	5,2	830 m	38,9	-	22,2	13,9	0,0
1140 m	41,4	54,3	-	32,9	12,9	1140 m	31,6	42,1	-	36,8	5,3
1340 m	37,5	50,0	71,9	-	28,1	1340 m	26,7	33,3	46,7	-	6,7
1520 m	21,7	21,7	39,1	39,1	-	1520 m	0,0	0,0	33,3	33,3	-

Die Ähnlichkeitswerte in Tab. 4.3.5 zeigen, daß sich immer die jeweils benachbarten Höhen am meisten ähneln. Dies gilt für das Boden- und das Vegetationsstratum gleichermaßen.

Am Boden gleichen sich die beiden untersten Höhen am meisten, wobei jedoch der Unterschied zu den Ähnlichkeitswerten der anderen jeweils direkt benachbarten Höhen bis auf 1340 m nicht sehr groß ist. Sie teilen sich jeweils ca. die Hälfte ihrer Ameisenfauna. Die Artengemeinschaft auf 1520 m teilte mit 1340 m deutlich weniger Arten, wobei hier jedoch beachtet werden muß, daß zu 1520 m keine potentiell vorkommenden Arten addiert werden konnten und zudem die kleinste Artenzahl gefunden wurde. Der Turnover (Tab. 4.3.6) zeigt, daß ca. 39,1 % der Arten von 1520 m auch auf 1340 m und 1140 m vorkamen, sowie 21,7 % auf den beiden unteren Höhen. Alle weiteren Turnover Werte am Boden des prozentualen Anteils gemeinsamer Arten zweier Höhen an der kleineren Probe liegen zwischen 37,5 % und 71,9 %. Insgesamt verringerte sich die Ähnlichkeit der Ameisenzönosen zwar mit zunehmender Entfernung zwischen den Höhen um ungefähr jeweils die Hälfte, aber alle Höhen wiesen gemeinsame Arten auf. Fünf Arten kamen über den gesamten Höhengradienten vor. Insofern kann keine scharfe Abgrenzung der Artengemeinschaften am Boden zwischen den direkt benachbarten Höhen festgestellt werden. Über etwas größere Distanzen wie zwischen 580 m und 1140 m oder 1340 m ergab sich jedoch ein hoher durchschnittlicher Artenturnover von ca. 70 % bzw. 85 % der Boden-Ameisenzönose (Tab. 4.3.5).

Für die niedere Vegetation ergibt sich ein etwas anderes Bild, was aber schon alleine dadurch bedingt ist, daß auf 1520 m nur noch drei Arten vorkamen. Davon wurden zwei ausschließlich auf 1520 m gefunden, wodurch die niedrigen Ähnlichkeitswerte zustande kommen (Tab. 4.3.5). Die restlichen vier Höhen wiesen alle gemeinsame Arten auf. Auffällig ist die verhältnismäßig geringe Faunenähnlichkeit der Nachbarhöhen 830 m und 1140 m (29,1%), wobei hier jedoch der deutliche Unterschied in der Probengröße zu beachten ist. Die Ameisengemeinschaft von 1140 m (15 Arten) ähnelte der von 830 m (31 Arten) zu 42,1 %. Insgesamt kann auch in der niederen Vegetation keine scharfe Abgrenzung der direkt benachbarten Artengemeinschaften zwischen den Höhen festgestellt werden. Über etwas größere Distanzen wie zwischen 580 m und 1140 m oder 1340 m ergab sich jedoch für die Ameisenzönose in der niederen Vegetation ein hoher durchschnittlicher Artenturnover von ca. 80 % bzw. 85 % (Tab. 4.3.5).

Um die β -Diversität zwischen den Höhen (interzonal) besser einschätzen zu können, ist in Tab. 4.3.7 die mittlere β -Diversität innerhalb der Höhen (intrazonal) bzw. zwischen den vier einzelnen Winkler-Proben dargestellt. Es zeigt sich, daß die Probenähnlichkeit im Tieflandregenwald von 580 m auf 1140 m stark abnimmt und die Ähnlichkeit der Proben einer Höhe untereinander oberhalb 580 m sogar geringer ist als die Ähnlichkeit zu den jeweils benachbarten Höhen (siehe oben). Im Bergregenwald auf 1340 m ist die Übereinstimmung der Proben wieder deutlich größer, nimmt aber auf 1520 m wieder ab-

Tab. 4.3.7: Mittlere β -Diversität und Standardabweichung der Winklerproben einer jeden Höhe.

	Mittelwert (%)	Stdw.
580 m	51,6	2,71
830 m	33,8	6,1
1140 m	25,8	7,73
1340 m	44,7	5,2
1520 m	31,2	11,54

Abschließend ist in Tab. 4.3.8 die Stratendifferenzierung von Boden und niederer Vegetation dargestellt. Es zeigt sich, daß die Ähnlichkeit zwischen den Strata mit der Höhe bis auf 1340 m zunimmt. Auf 1520 m gab es keine gemeinsamen Arten mehr. Jede dieser 13 Arten wurde jeweils nur auf einer Höhe in beiden Straten gefunden.

Tab. 4.3.8: Faunenähnlichkeit des Bodenstratums und der niederen Vegetation mit zunehmender Höhe, berechnet anhand des Sørensen Index (%).

	Faunenähnlichkeit (%)	Gemeinsame Arten (n)	Arten Boden (n)	Arten Vegetation (n)
580 m	1,3	1	118	35
830 m	5,0	3	89	31
1140 m	13,2	5	61	15
1340 m	20,5	4	25	14
1520 m	0,0	0	23	3

4.4 Artenabnahme und Temperatur

In Kapitel 4.1 wurde die Temperaturabnahme am Boden und in der niederen Vegetation im Detail dargestellt. Im folgenden wird ausschließlich die Temperatur, die parallel zur Höhenzonierung von Januar bis April 1996 in beiden Straten erhoben wurde, mit der Abnahme der Ameisenarten verglichen (Abb. 4.4.1).

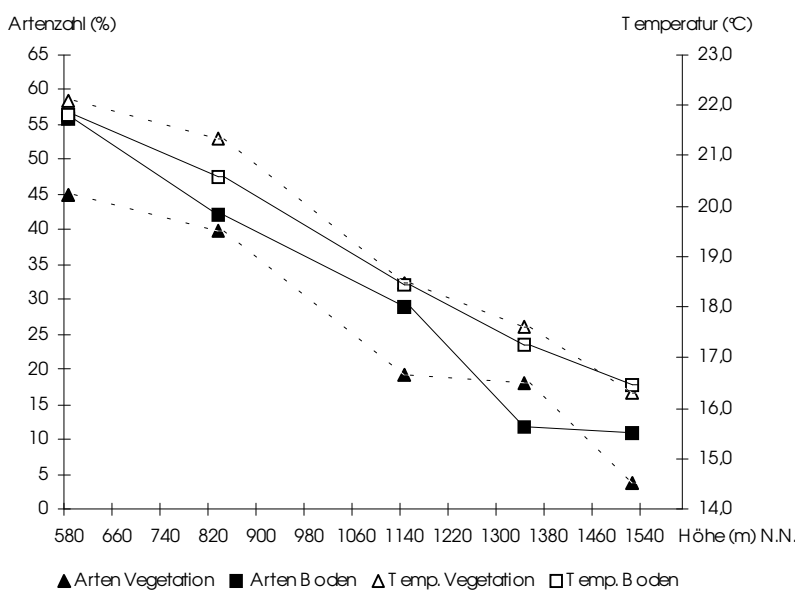


Abb. 4.4.1: Abnahme der Ameisenarten (Anzahl (n), linke Skala) und der Temperatur (Temp. °C, rechte Skala) am Boden und in der niederen Vegetation zwischen 580 m und 1520 m, 1996.

Es zeigt sich eine starke Ähnlichkeit der Verläufe der Arten- und Temperaturkurven des jeweiligen Stratum. Am Boden verlaufen die Abnahmen beider Parameter weitestgehend stetig und parallel (Abb. 4.4.1). Zwischen 1340 und 1520 m blieb die Artenzahl allerdings konstant wohingegen die Temperatur weiter abnahm. In der niederen Vegetation nehmen die Graphen beider Parameter, Temperatur und Artenzahl, einen stufenförmigen Verlauf. Der stufenförmige Verlauf war in der Regenzeit am geringsten ausgeprägt und in der Übergangszeit am stärksten. Werden die Artenzahlen der jeweiligen Höhenstufen in Abhängigkeit von den Durchschnittstemperaturen von Januar bis April 1996 aufgetragen (Abb. 4.4.2) und eine lineare Regression durchgeführt, so zeigt sich eine positive Korrelation und zwischen beiden Parametern in beiden Straten ein signifikant linearer Zusammenhang (Boden: $r^2 = 0,975$, $p < 0,02$, $F = 119$, Vegetation: $r^2 = 0,985$, $p < 0,01$, $F = 194$).

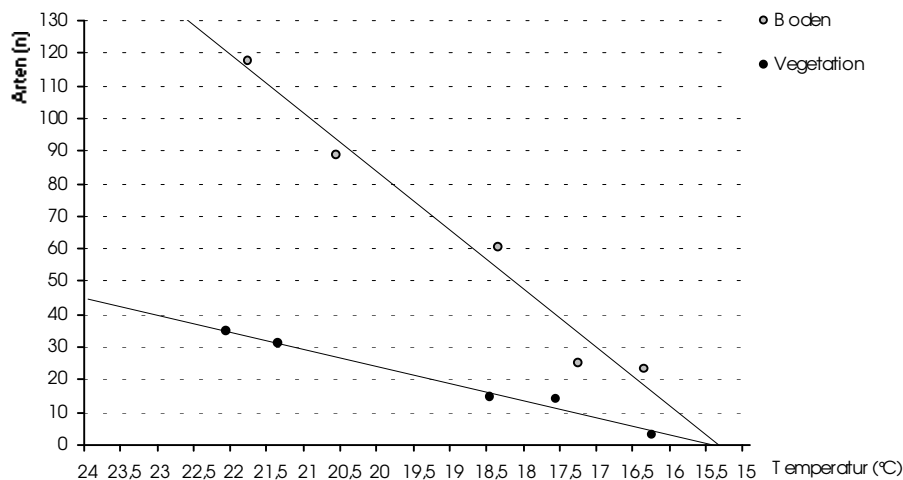


Abb. 4.4.2: Die Abnahme der Arten am Boden und in der niederen Vegetation entlang des Temperaturgradienten auf fünf Höhenstufen zwischen 580 m und 1520 m (1996), mit Einfügung der jeweiligen Regressionsgeraden.

4.5 Pflanzenzonierung

4.5.1 Pflanzen ohne Ameisen

Die taxonomische Zusammensetzung der Vegetation am Mt. Kinabalu wurde von Kitayama (1992) aufgenommen und analysiert. Um Struktur und Dichte des Lebensraums „niedere Vegetation“ zu erfassen, protokollierte ich während der Ameisensammlungen Anzahl, Größe und Durchmesser der abgesehenen Pflanzen (pro Höhe ≥ 400 Pflanzen; siehe Tab. 3.1.1, S.16). Die Bearbeitung eines Transektes fand nach Quadratmetern statt, wodurch sich eine leicht unterschiedliche Gesamtpflanzenzahl ergab (Tab. 4.5.1).

Tab. 4.5.1: Absolute Anzahl und Summe der untersuchten Pflanzen pro Untersuchungshöhe, 1997.

	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m	Σ (n)
Σ (n)	414	418	402	411	418	2063

Eine Zusammenfassung der häufigsten vier Pflanzenklassen (siehe Anhang Tab. 9.6.1, S.172) der niederen Vegetation ergibt, daß auf den unteren drei Höhen 95 % und auf den oberen beiden Höhen 96 % der Pflanzen ≤ 2 cm im Durchmesser und bis zu 5 m hoch waren. Nur 1 - 2 % der Pflanzen waren höher als 5 m und hatten ausnahmslos einen Durchmesser ≥ 20 cm. Da demnach nur 4 - 5 % der Pflanzen einen größeren Durchmesser hatten als 2 cm, wird der Durchmesser bei

der folgenden Auswertung außer acht gelassen. Die so entstehenden vier Größenklassen (K = ≤ 50 cm, S1 = 50 - 100 cm, S2 = 1 - 2 m und S3 = 2 - 5 m) repräsentieren zusammengefaßt 98-99 % der untersuchten niederen Vegetation (n = 2038). Ihre Verteilung bzw. Abundanz entlang des Höhengradienten wird im folgenden analysiert.

Es zeigte sich, daß die Anzahl der Pflanzen ≤ 50 cm (Krautschicht „K“) mit zunehmender Höhe signifikant abnahm (Abb. 4.5.1; $\chi^2 = 14,26$, $p < 0,001$). Die Anzahl der Pflanzen von 0,5 m - 1 m (Strauchschicht „S1“) und 1 - 2 m (Strauchschicht „S2“) nahmen hingegen leicht zu, jedoch ohne Signifikanzniveau zu erreichen. Die Anzahl der 2 m - 5 m hohen Pflanzen (Strauchschicht „S3“) nahm im Tieflandregenwaldbereich zwischen 580 m und 1140 m signifikant zu ($\chi^2 = 10,89$, $p < 0,001$).

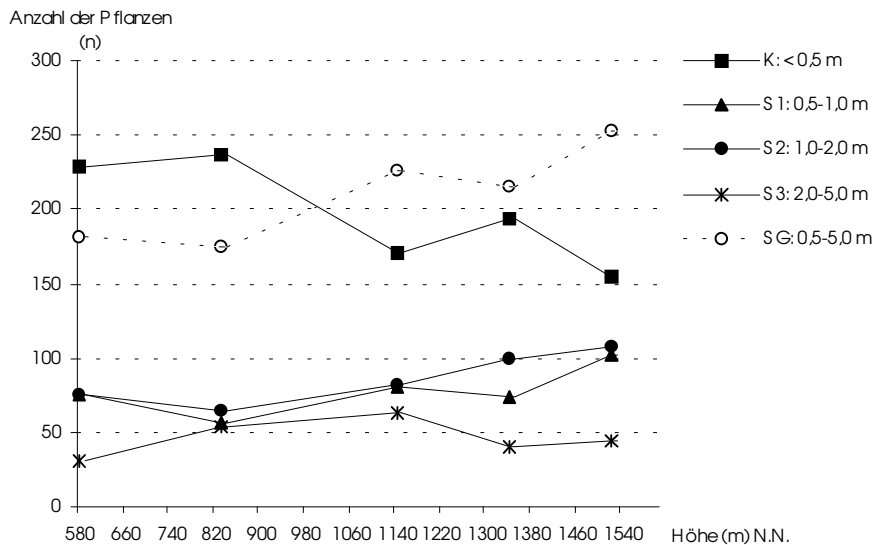


Abb. 4.5.1: Fundhäufigkeiten der vier häufigsten Pflanzenklassen entlang des untersuchten Höhengradienten; K = Krautschicht; S1, S2 oder S3 = Lebensformen der Strauchschicht verschiedener Größe; SG = Strauchschicht gesamt.

Ökologisch setzten sich die Pflanzen der Krautschicht überwiegend aus krautigen Lebensformen sowie aus Keimlingen zusammen. Die Lebensformen der Strauchschicht stellten überwiegend junge Bäume dar; nur vereinzelt kamen z.B. Palmen oder Baumfarne vor. Eine Zusammenfassung der Pflanzen der Größenklassen S1, S2 und S3 zu SG (Strauchschicht gesamt) zeigt, daß ihre Summe über den Höhengradienten (n = 1052) der der krautigen Pflanzen ungefähr entspricht (n = 986), und daß die Abundanzen beider Gruppen über die Höhe stark negativ miteinander korreliert sind (Pearsons Maßkorrelationskoeffizient: $r = -0,989$, $p < 0,001$; Abb. 4.5.1). Die Zunahme der Pflanzen in der Strauchschicht ist mit steigender Höhe signifikant ($\chi^2 = 11,59$, $p < 0,001$).

Die Pflanzendichte der niederen Vegetation nahm zwischen 1140 m und 1340 m zu (Tab. 4.5.2). Im Bereich des Tieflandregenwaldes (bis 1200 m) betrug die Pflanzendichte im Mittel ca. $7,8 \pm 1,7$ Pflanzen / m² und war damit signifikant geringer als im Bereich des unteren Bergregenwaldes mit ca. $9,2 \pm 1,8$ Pflanzen / m² (T-Test: $t = -2,557$, $p = 0,015$).

4.5.2 Pflanzen mit Ameisen

Die Häufigkeit der von Ameisen belaufenen Pflanzen nahm zwischen 1340 m und 1520 m hochsignifikant ab ($\chi^2 = 31,7$, $p < 0,001$), was auf einem Einbruch von 47 auf nur sechs Pflanzen mit Ameisenfunden beruht (Tab. 4.5.2). Auch innerhalb des Tieflandregenwaldes (580 m – 1140 m) nahm die Fundhäufigkeit von Ameisen auf Pflanzen signifikant ab ($\chi^2 = 6,57$, $p = 0,01$), aber auf 1340 m wurden wieder etwas mehr Pflanzen von Ameisen belaufen als auf 1140 m.

Tab. 4.5.2: Aufnahme der Pflanzen pro Quadratmeter: mit Angabe der abgesuchten Gesamtquadratmeter, der Pflanzendichte pro m² und der Gesamtzahl der von Ameisen besuchten Pflanzen.

	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m
Quadratmeter gesamt	54	57	54	46	45
Pflanzen (n) / m ²	7,7 ± 1,3	8,1 ± 2,1	7,7 ± 1,8	9,0 ± 2,1	9,3 ± 1,5
Pflanzen mit Ameisen gesamt (n)	69	58	42	47	6

Neben der Abnahme der Häufigkeit von Pflanzen mit Ameisen nahm auch die Gleichmäßigkeit ihrer Verteilung zwischen 580 m und 1520 m ab (Tab. 4.5.3). Dies wurde anhand der Fundhäufigkeit von Ameisen in der Vegetation ermittelt. Den einzelnen Linientransekten entsprechend wird die abgesuchte Pflanzenzahl durch die Anzahl der Pflanzen mit Ameisenfunden dividiert. So erhält man pro Transekt eine mittlere Fundhäufigkeit, d.h. die durchschnittliche Anzahl der Pflanzen, die für einen Ameisenfund abgesucht werden mußten. Auf 580 m mußten nur ca. 5,7 Pflanzen (Median) abgesucht werden, um auf Ameisen zu treffen (Tab. 4.5.2) und letzere traten auf dieser Höhe auch am regelmäßigsten in der Vegetation auf (ungefähr alle 2,9 bis 11 Pflanzen). Auf 1520 m war die Fundhäufigkeit am geringsten und nur vier von zehn Aufnahmen ergaben überhaupt einen Ameisenfund. Nur 180 Höhenmeter unterhalb 1520 m, auf 1340 m, wurden mehr Pflanzen mit Ameisen gefunden als auf 1140 m. Hier ist aber zu beachten, daß trotz der größeren Fundhäufigkeit auf 1340 m, die Ameisen auf dieser Höhe offensichtlich geklumpter vorkamen.

Tab. 4.5.3: Verteilung der Ameisenfunde (AF) auf den abgesuchten Pflanzen pro Höhenstufe; * = plus weitere 6 Aufnahmen ohne Ameisenfund.

	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m
abgesuchte Pflanzen (n) bis 1. AF	2,9 - 11	3,3 - 22,5	4,2 - 29	2,7 - 77	27 - 48
Median abgesuchter Pflanzen bis 1. AF	5,7	7,0	12,4	7,3	25,3
Transekte (n)	11	11	11	10	4*

Insgesamt wurden 222 von Ameisen belaufene Pflanzen gefunden. Davon gehörten 98 % (n = 218) zu den vier häufigsten Größenklassen in der niederen Vegetation (siehe oben). Werden diese aufgeschlüsselt, so zeigt sich, daß in der Strauchschicht signifikant häufiger Ameisen gefunden wurden (n = 162; 74,3 %) als in der Krautschicht (n = 56; 25,7 %; $\chi^2 = 51,54$, $p < 0,001$). Noch deutlicher wird dies am prozentualen Anteil der belauften Pflanzen an der jeweiligen Gesamtzahl der einzelnen Pflanzenklassen: 17,6 % aller S3-Pflanzen (n = 41), 19,3 % aller S2-Pflanzen (n = 83), 9,8 % aller S1-Pflanzen (n = 38) und nur 5,7 % aller K-Pflanzen wurden von Ameisen belaufen. Zusammengefaßt wurden von den SG-Pflanzen 15,4 % belaufen. Dies verdeutlicht, daß die Krautschicht zwar 25,2 % aller belauften Pflanzen stellt, aber berechnet auf ihren Anteil an der untersuchten Vegetationsschicht nur ein kleiner Teil ihrer Pflanzen belaufen wurde; junge Bäumchen (SG-Pflanzen) wurden dreimal so häufig belaufen.

In der Gruppe der SG-Pflanzen waren die S2-Pflanzen deutlich am häufigsten belaufen (S2/S3: $\chi^2 = 14,23$, $p < 0,001$), obwohl S2- und S1-Pflanzen fast gleich abundant waren. Die S3-Pflanzen waren um ca. die Hälfte seltener als S2- und S1-Pflanzen, aber es wurden anteilig fast genauso viele Pflanzen belaufen wie bei den S2- bzw. fast doppelt so viele wie unter den S1-Pflanzen.

Die Häufigkeit von K-Pflanzen mit Ameisen nahm insgesamt über die Höhe ab (Abb. 4.5.2) und korrelierte stark positiv mit der Abnahme der K-Pflanzen insgesamt (Pearsons Maßkorrelationskoeffizient: $r = 0,955$, $p < 0,01$; Abb. 4.5.1). Der prozentuale Anteil der von Ameisen belauften K-Pflanzen nimmt daher zwischen 580 m (7,0 %) und 1340 m (4,6 %) kaum ab (Abb. 4.5.3), aber zwischen 1340 m und 1520 m reduzierte sich der Anteil auf nur noch 0,6 %. Die Verteilung der von Ameisen besuchten S1-Pflanzen über die Höhen zeigte keine regelmäßige Verteilung (Abb. 4.5.2) und keine Korrelation zur Zunahme der S1-Pflanzen über die Höhen insgesamt. Die Anzahl der S2-Pflanzen, die von Ameisen besucht wurden, blieb

zwischen 580 m und 1340 m trotz zunehmender Pflanzenzahl fast gleich ($20 \pm 1,9$ Pflanzen/Höhe) und nahm dann abrupt auf 3 Pflanzen ab ($\chi^2 = 12,57$, $p < 0,001$). S3-Pflanzen wurden anteilig an ihrer Abundanz auf den unteren beiden Höhen am häufigsten von Ameisen belaufen (Abb. 4.5.3). Die Anzahl der von Ameisen belaufenen S3-Pflanzen war auf 580 m und 830 m fast gleich und nahm daraufhin trotz zunehmender Pflanzenzahl signifikant bis auf 1140 m ab ($\chi^2 = 7,2$, $p < 0,01$; Abb. 4.5.2). Auf 1520 m wurde nur noch eine belaufene S3-Pflanze gefunden. Zusammengefaßt nahmen die belaufenen SG-Pflanzen über die Höhe ab, bis auf einen Peak auf 1340 m. Diese Abnahme korreliert negativ mit der Zunahme der Häufigkeit der SG-Pflanzen entlang des Höhengradienten ($r = -0,843$, $p < 0,05$).

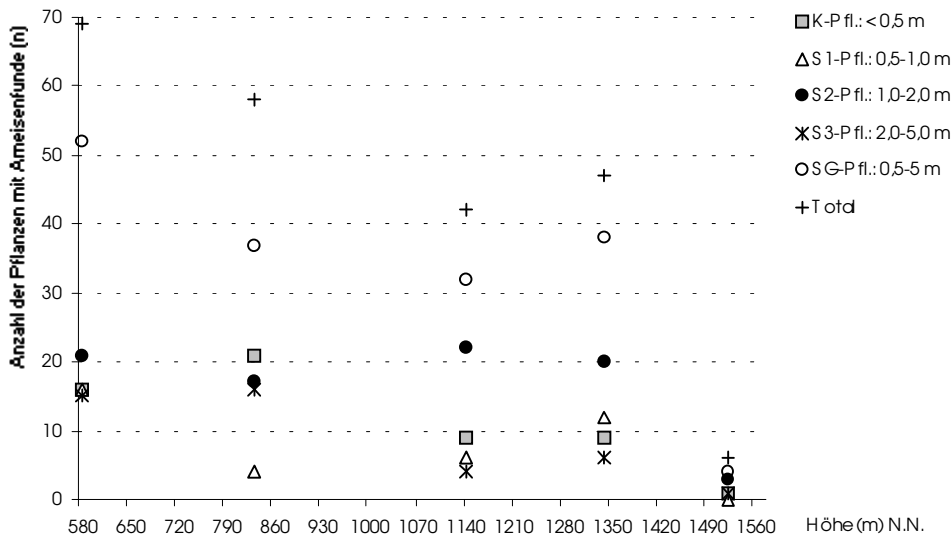


Abb. 4.5.2: Anzahl der Pflanzen der Kraut- und der Strauchschicht mit Ameisenfunden zwischen 580 m und 1520 m; K = Krautschicht; S1, S2 oder S3 = Lebensformen der Strauchschicht verschiedener Größe; SG = Strauchschicht gesamt.

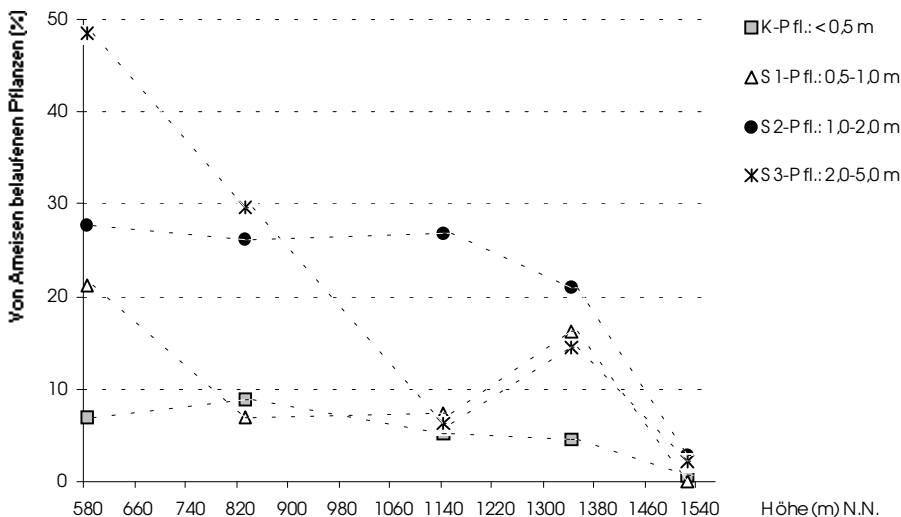


Abb. 4.5.3.: Prozentualer Anteil der von Ameisen belaufenen Pflanzen der Kraut- und der Strauchschicht an ihrer jeweiligen Gesamthäufigkeit entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m); K = Krautschicht; S1, S2 oder S3 = Lebensformen der Strauchschicht verschiedener Größe.

4.5.2.1 Zusammenfassung

Die niedere Vegetation setzte sich zu 98-99 % aus Pflanzen bis zu 5 m Größe zusammen ($n = 2063$). Davon gehörten 47,8 % der Krautschicht an (krautige Pflanzen und Keimlinge ≤ 50 cm) und 51,0 % der Strauchschicht (junge Bäumchen von 0,5 m bis 5 m Höhe). Die Pflanzendichte nahm zwischen 1140 m und 1340 m signifikant zu. Im Bereich des Tieflandregenwaldes nahm die Fundhäufigkeit der von Ameisen belaufenen Pflanzen mit der Höhe signifikant ab, ebenso wie zwischen 1340 m und 1520 m. Weiterhin kamen Pflanzen mit Ameisenfunden von 580 m bis 1520 m zunehmend geklumpt vor.

Die Anzahl der Pflanzen der Krautschicht nahm über die Höhen signifikant ab, wohingegen die Pflanzenzahl der Strauchschicht signifikant zunahm. Diese Zunahme korrelierte jedoch negativ mit der Belaufhäufigkeit auf der Strauchschicht durch Ameisen. Trotzdem wurden Pflanzen der Strauchschicht signifikant häufiger von Ameisen belaufen als Pflanzen der Krautschicht.

Auf den Pflanzen von 1 m bis 2 m Höhe (S2-Pflanzen) wurden signifikant häufiger Ameisen gefunden als auf Pflanzen von 2 m bis 5 m (S3-Pflanzen) oder 0,5 m bis 1 m Höhe (S1-Pflanzen). Allerdings entsprach der prozentuale Anteil der belaufenen S3-Pflanzen dem der S2-Pflanzen und war fast doppelt so hoch wie der der S1-Pflanzen.

4.5.3 Trophobiose und extraflorale Nektarien

Im Rahmen dieser Arbeit konnten Trophobioten von Ameisen bzw. Futterressourcen wie extraflorale Nektarien (EFN) an Pflanzen entlang des Höhengradienten nicht standardisiert erhoben werden. Eine Höhenzonierung dieser für Ameisen in der Vegetation wichtigen Nahrungsressourcen ist mit einem beträchtlichen Aufwand verbunden und war zeitlich nicht durchführbar. Während meiner Handfänge (580 m – 1520 m) und Nestsammlungen (600 m – 1140 m) in der niederen Vegetation traf ich jedoch immer wieder auf eindeutige Assoziationen zwischen 1) Ameisen und Pflanzen an EFN junger, vegetativer Pflanzensproßlinge oder 2) zwischen Ameisen und ihren Trophobiosepartnern (wie Schildläusen und Buckelzirpennymphen) an Pflanzen oder in Ameisennestern. Ich protokollierte die Ereignisse konsequent und sammelte die Trophobiosepartner ein. Diese Daten sind zwar quantitativ völlig unzureichend, aber da sie während standardisierter Ameisensammlungen aufgenommen wurden, können sie jedoch zumindest Abundanztendenzen aufzeigen. In Tab. 4.5.4 sind die Fundhäufigkeiten der jeweiligen Assoziation aufgeführt. Hierbei muß berücksichtigt werden, daß auf 1000 m keine standardisierten Handfänge und auf 1340 m und 1520 m keine Nestsammlungen durchgeführt wurden. Auch wurde entsprechend der Auswertung der Vegetationsnester (siehe 4.6.2, S.80) nur eine Trophobiosestelle pro Pflanze gewertet, um Artefakte zu vermeiden. Es wird deutlich, daß Ameisen an Trophobioten wesentlich häufiger gefunden wurden als Ameisen an EFN ($\chi^2 = 28,5$, $p < 0,001$), wobei jedoch letztere Assoziation sehr viel schwieriger zu erkennen ist.

Tab. 4.5.4: Fundhäufigkeit von Ameisen an extrafloralen Nektarien (EFN), an Trophobioten in Nestern und an unverborgenen Trophobioten direkt an Pflanzen zwischen 600 m und 1520 m; „0“ = kein Fund, „-“ = Sammelmethode nicht angewandt.

Fundhäufigkeit	600 m	830 m	1000 m	1140 m	1340 m	1520 m	Σ
EFN (n)	0	3	0	0	0	1	4
Trophobiose in Nestern (n)	5	0	10	5	-	-	20
Trophobiose an Pflanze (n)	6	10	-	2	1	0	19

In Abb. 4.5.4 ist die Trophobiose-Fundhäufigkeit an Pflanzen und Nestern zusammengefaßt und mit den in Trophobiose gefundenen Ameisenarten zusammen entlang des Höhengradienten dargestellt. Die Artenzahl nahm von 600 m an kontinuierlich ab, wohingegen die Fundhäufigkeit im Tieflandregenwaldbereich bis 1000 m auf einem Niveau blieb. Ein statistischer Vergleich von

600 m und 1140 m (auf beiden Höhen wurden beide Sammelmethode angewandt) ergibt keinen signifikanten Unterschied für die Arten- oder Fundhäufigkeitsabnahme.

Mit den oben genannten zwei Sammelmethode wurden insgesamt an nur ca. 0,8 % aller untersuchten Pflanzen (über 4700) Trophobioseassoziationen gefunden.

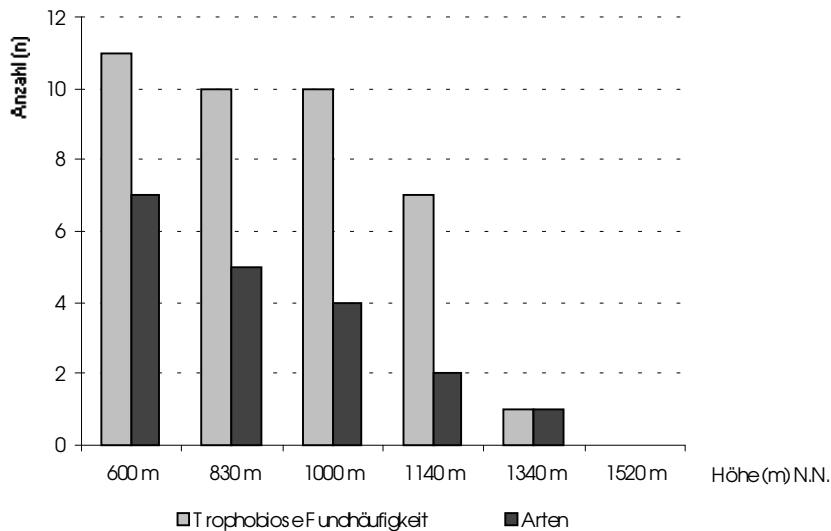


Abb. 4.5.4: Anzahl der in Trophobiose gefundenen Ameisenarten und ihre Fundhäufigkeit an Trophobiosestellen entlang des Höhengradienten (600 m – 1520 m).

4.6 Nistraumzonierung

Die Aufnahme des Nistraums von Ameisen entlang des Höhengradienten war ein grundlegender Schritt, um sich das Vorkommen und die Lebensweise der Arten zu erschließen sowie Veränderungen vergleichend über die Höhe festzuhalten. Am Boden wurden insgesamt $16 \cdot \frac{1}{4} \text{ m}^2$ auf jeder der fünf Höhen zwischen 600 m und 1140 m nach Ameisennestern und potentiellm Nistraum (Totholz) abgesucht, davon zehn Plots 1997 und sechs Plots 1998 (siehe 3.3.3).

In der niederen Vegetation wurden auf jeder Höhe ca. 900 Pflanzen nach Ameisennestern und potentiellm Nistraum (Totholz) abgesucht, davon ca. 700 Pflanzen 1997 (alle Pflanzengrößen) und ca. 200 Pflanzen 1998 (Pflanzen ≥ 50 cm Höhe; siehe 3.4.2.1, S. 16). Es werden nur Pflanzen ≥ 50 cm Höhe in die Auswertung mit einbezogen, was einer Gesamtpflanzenzahl von $543 \pm 8,9$ Pflanzen pro Höhenstufe entspricht.

Ein Nest war durch die Anwesenheit von Königin, Brut bzw. Alate oder von mindestens fünf Arbeiterinnen in einer Höhlung beliebiger Beschaffenheit definiert.

4.6.1 Nistraum am Boden

Zwischen den Jahren 1997 und 1998 gab es weder in bezug auf die Nestverteilung noch auf die Artenverteilung entlang des Höhengradienten einen deutlichen Unterschied (Tab. 4.6.1, S.75). Die Daten beider Jahre werden daher im folgenden zusammengefaßt dargestellt.

Tab. 4.6.1: Prozentualer Anteil der Nester und Arten im Bodenstratum an der jeweiligen Gesamtzahl pro Höhenstufe für 1997 und 1998 separat.

	600 m	720 m	850 m	1000 m	1140 m
Nester '97 (%)	27,5	18,7	26,4	24,2	3,3
Nester '98 (%)	24,6	28,1	24,6	17,5	5,3
Arten '97 (%)	29,8	25,5	23,4	14,9	6,4
Arten '98 (%)	27,7	20,0	23,1	24,6	4,6

Es wurden insgesamt 179 Nester von 67 Arten aus 25 Gattungen und 6 Unterfamilien gefunden (siehe Anhang, Tab. 9.4.1). Sie verteilten sich auf vier Nesttypen: Totholznester ($n = 131$), (Ober)Bodennester ($n = 26$), Laubnester ($n = 12$) und Humusnester ($n = 10$).

Zwischen 600 m und 1000 m gab es kaum Unterschiede in der gesammelten Gesamtnestanzahl mit max. 46 Nestern auf 850 m ($11,5 \pm 1,2$ Nester/m²) und 40 Nestern auf 1000 m ($10,3 \pm 5,1$ Nester/m²; Abb. 4.6.1). Zwischen 1000 m und 1140 m jedoch nahm die Anzahl der Nester signifikant von 40 auf 6 ab ($1,5 \pm 0,6$ Nester/m²); $\chi^2 = 25,13$, $p < 0,001$).

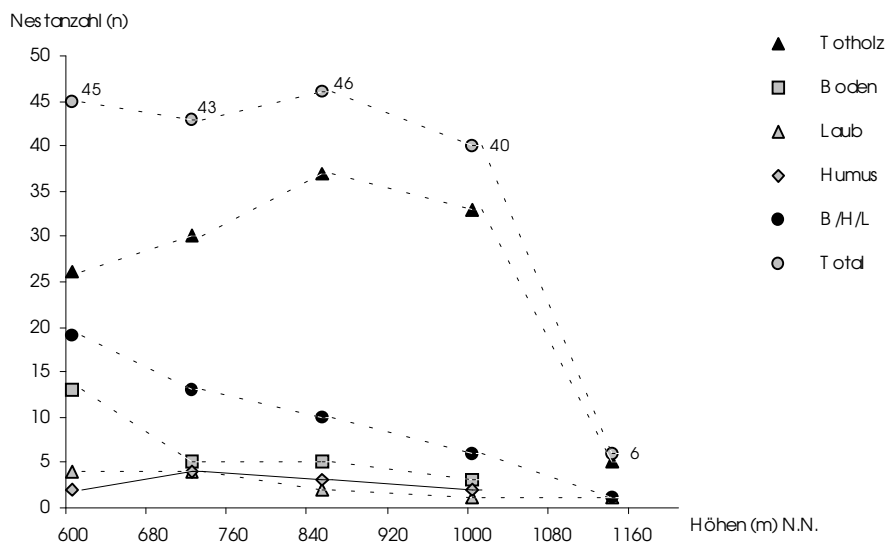


Abb. 4.6.1: Häufigkeit der Nester am Boden entlang des Höhengradienten zwischen 600 m und 1140 m: Total = alle Nester zusammengefaßt, B/H/L = (Ober)Boden-, Laub- und Humusnester zusammengefaßt.

Die Anzahl der Totholznester nahm im Gegensatz zu den anderen Nesttypen zwischen 600 m und 850 m zu, und blieb bis 1000 m auf diesem Niveau (Abb. 4.6.1). Die Bodennester und Laubnester nahmen kontinuierlich mit zunehmender Höhe ab. Die Bodennester wurden jedoch nur bis 1000 m gefunden, wohingegen ein Laubnest noch auf 1140 m vorkam. Nester in der Humusschicht waren generell sehr selten und kamen ebenfalls nur bis 1000 m vor.

In Totholznestern sind Ameisenkolonien gegenüber ihrer direkten Umwelt geschützt bzw. abgegrenzt, wohingegen sie in den anderen drei Nesttypen abiotischen (z.B. starke Regenfälle) und biotischen (z.B. Treiberameisen) Umweltbedingungen direkt ausgesetzt sind. Faßt man dementsprechend Boden-, Humus- und Laubnester als nicht-abgegrenzte Nester zusammen („B/H/L“) und vergleicht ihre Häufigkeit entlang des Höhengradienten mit der der Totholznester, so zeigt sich ein deutlich gegensätzlicher Trend. Der prozentuale Anteil der Totholznester an der Gesamtnestzahl nimmt von 600 m bis auf 1000 m deutlich zu und bleibt auf 1140 m auf diesem Niveau (Tab. 4.6.2, S.76). Dementsprechend nahm der Anteil der nicht-abgegrenzten Nester von 600 m auf 1000 m ab.

Tab. 4.6.2: Anteil der Totholznester bzw. der Boden-, Humus- und Laubnester (B/H/L) an der Gesamtneztzahl pro Höhe.

	600 m	720 m	850 m	1000 m	1140 m
Totholz (%)	57,8	69,8	78,3	84,6	83,3
B/H/L (%)	42,2	30,2	21,7	15,4	16,7

Im Gegensatz zu den Neztzahlen waren die ermittelten Artenzahlen nur zwischen 720 m und 1000 m fast gleich (Abb. 4.6.2). Auf 600 m wurden in ungefähr gleicher Neztzahl sieben bis zehn Arten mehr gefunden als auf den darauffolgenden drei Höhen ohne jedoch Sinifikanzniveau zu erreichen. Zwischen 1000 m und 1140 m nahm die Artenzahl dann signifikant ab ($\chi^2 = 6,8$, $p = 0,009$). Die Artenzahlen der Boden-, Humus- und Laubstreunester (B/H/L) nahmen entsprechend den Neztzahlen über die Höhe ab. In den Totholznestern blieben die Artenzahlen zwischen 600 m und 1000 m auf dem gleichen Niveau, wodurch durch die Totholznesterzunahme in diesem Höhenbereich auf 600 m durchschnittlich eine Art in 1,4 Totholznestern zu finden war und auf 1000 m in 2,2 Totholznestern.

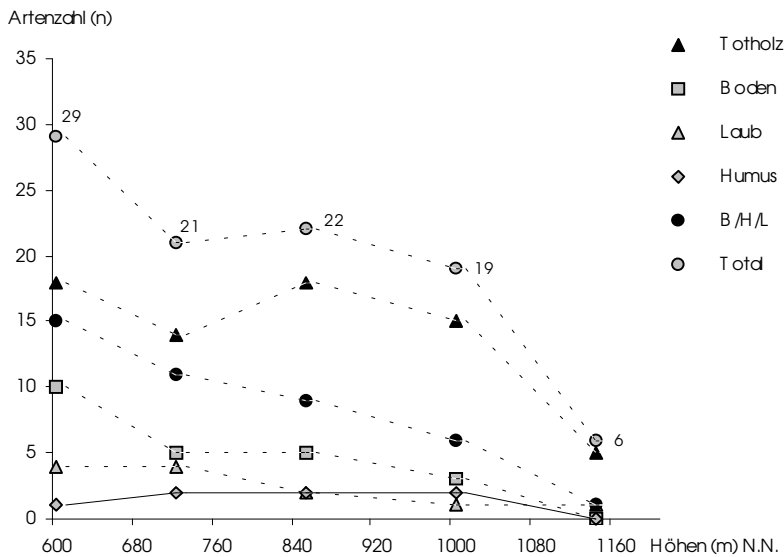


Abb. 4.6.2: Artenzahlen in den Bodennesttypen entlang des Höhengradienten; Legende s. Abb. 4.6.1.

Die Individuenzahl pro Nest variierte auf jeder Höhe sehr stark, aber in der Mehrzahl der Nester (ca. 72 %) befanden sich weniger als 50 Individuen (Tab. 4.6.3). Diese 72 % stellten insgesamt nur 28,6 % der Gesamtindividuenzahl.

Tab. 4.6.3: Individuenzahl (Median und Höchstwert (MAX)) in den Bodennestern pro Höhenstufe sowie prozentualer Anteil der Nester mit ≤ 50 Individuen an der Gesamtneztzahl einer jeweiligen Höhe.

	600 m	720 m	850 m	1000 m	1140 m
Ind./Nest: Median (n)	15	40	20	23	35
MAX Nest Ind. (n)	225	432	418	239	80
Nester ≤ 50 Ind. (%)	73,3	69,8	73,9	73,9	66,7

Die Gesamtindividuenzahl lag auf 720 m und 850 m um 20-25 % signifikant höher als auf 600 m und 1000 m (Chi²-Test: $p < 0,001$; Abb. 4.6.3, S.77). Hierfür können unter anderem Großnester verantwortlich gemacht werden: z.B. auf 720 m von *Pseudolasius* sp.3 (in der Humusschicht 432 Ind.) und auf 850 m von *Tetramorium* sp.9 (im Oberboden 418 Ind.; Tab. 4.6.3). Ansonsten

wurden auf keiner der Höhen Nester mit mehr als 240 Individuen gefunden. Werden die Individuenzahlen nach Nesttypen aufgetrennt, so zeigt sich, daß die Individuenzahlen in den Totholznestern einen ähnlichen Verlauf nehmen wie die Gesamtindividuenzahlen, aber auch wie die Totholznestverteilung entlang des Höhengradienten (Abb. 4.6.1). Die Gesamtindividuenzahl nahm von 1000 m auf 1140 m signifikant ab ($\chi^2 = 1182$, $p < 0,001$).

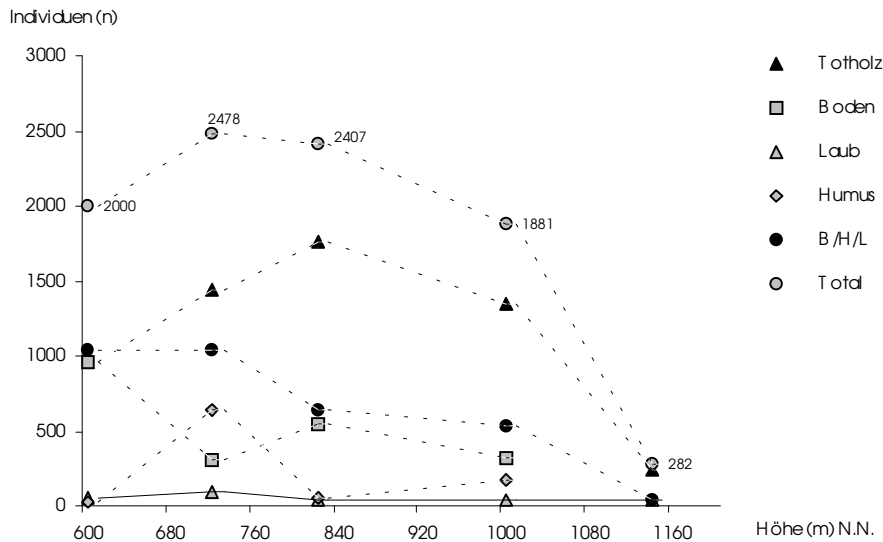


Abb. 4.6.3: Absolute Individuenabundanzen der Bodennesttypen entlang des Höhengradienten; Legende s. Abb. 4.6.1.

Um die Biomasse der Bodennester abzuschätzen wurde ihr Biomassenäquivalent (BQ) entsprechend Kapitel 4.3.2, S.62 berechnet. Da in der Mehrheit der Nester ≤ 50 Individuen gefunden wurden (Tab. 4.6.3), wird ihre Biomasse getrennt von den wenigen großen Nestern dargestellt, die aber ca. 71 % der Gesamtbiomasse ausmachten. Aus Abb. 4.6.4 wird ersichtlich, daß das Verhältnis von Individuenzahl und Biomasse in den kleineren Nestern über den Höhengradienten gleich blieb, wohingegen in den größeren Nestern von 600 m bis 850 m die Anzahl der Individuen zunahm und ihre Biomasse abnahm.

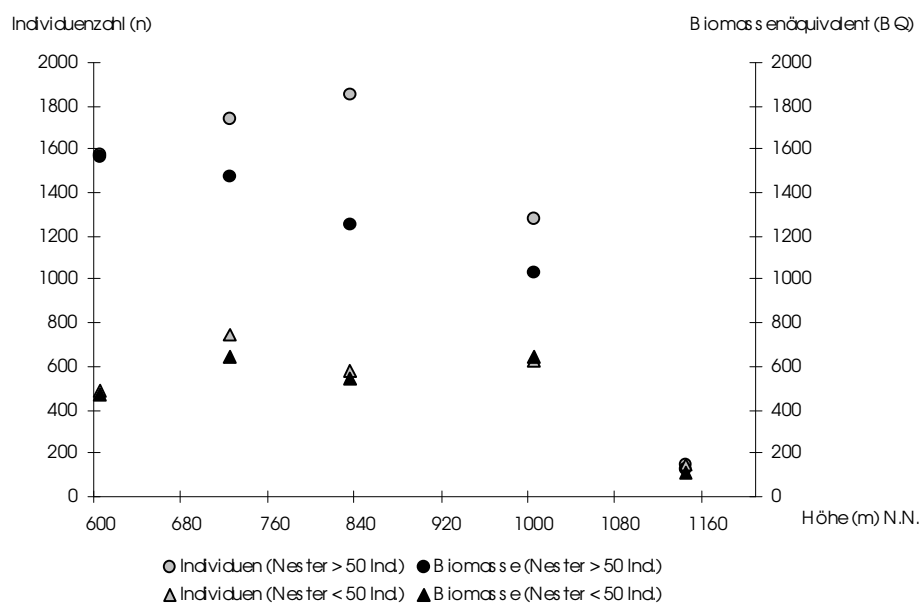


Abb. 4.6.4: Biomassenäquivalente und Individuenzahlen in den am Boden gefundenen Ameisennestern entlang des Höhengradienten zwischen 600 m und 1140 m; Nester > 50 Individuen und der Nester ≤ 50 Individuen sind getrennt dargestellt.

Wird letzteres anhand der Nestdaten überprüft, so zeigt sich, daß die größeren Nester zunehmend von sehr kleinen, polydomen und im Totholz nistenden Arten gestellt wurden. Auf 600 m waren es 25 %, auf 720 m 61,5 % und auf 850 m 81,8 % der Nester, in denen vor allem kleine *Pheidole*- und *Oligomyrmex*-Arten mit einer Mesosomalänge von nur 0,5-0,6 mm gefunden wurden.

Eine nähere Betrachtung der Mesosomalängen der Nestarten zeigt (Abb. 4.6.5), daß die Variationsbreite auf 600 m am größten war und bis auf 720 m um 39,6 % abnahm. Der Interquartilabstand blieb zwar über den Höhengradienten in einem Bereich von ca. 0,5 mm – 1 mm Mesosomalänge, doch im Detail verschiebt sich der Interquartilabstand zwischen 600 m und 720 m um ca. 0,2 mm hin zu kleineren Mesosomalängen. Der Median blieb über die Höhen im Bereich zwischen 0,70 mm und 0,81 mm gleich.

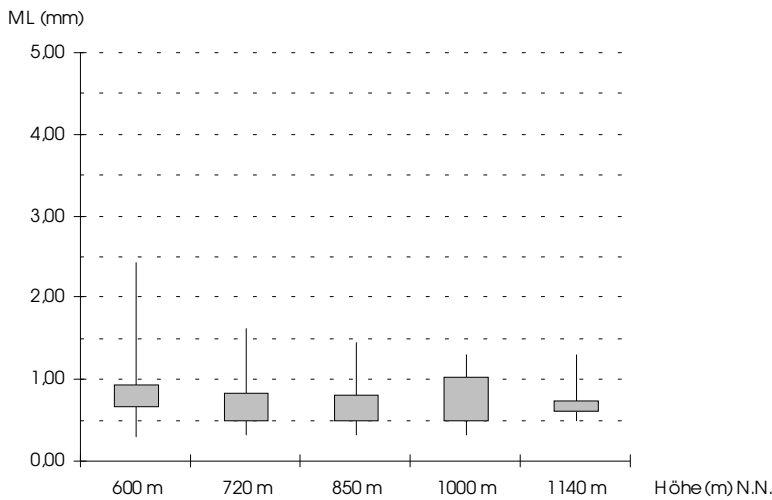


Abb. 4.6.5: Variationsbreite der Mesosomalängen (ML) am Boden nistender Ameisenarten mit Interquartilabstand (mittlere 50 % des Wertebereichs) zwischen 600 m und 1140 m.

4.6.1.1 Vergleich der Bodennestaufnahme mit der Höhenzonierung

Ein Vergleich von Winklermethode und Bodennestaufnahme ist interessant, da diese Methoden zwei sich ergänzende Lebensbereiche von Ameisen erfassen: das Nestinnere und die in Humusschicht fouragierenden Arbeiterinnen.

Der prozentuale Anteil der Artenabnahme beider Methoden war zwischen 600 m und 850 m fast identisch. Die mit der Winklermethode ermittelte Artenzahl nahm um 24,6 % ab und die der Nesterhebung um 24,1 %. Zwischen 850 m und 1140 m ergibt sich für die Winklermethode eine weitere Artenabnahme von 22,9 %, für die Nesterhebung jedoch eine Abnahme von 55,2 %. Mit letzterer wurden im Verhältnis zur Winklermethode auf 1140 m nur noch sehr wenige Arten/m² gefunden (Tab. 4.6.4).

Tab. 4.6.4: Durchschnittliche Artenzahl pro 1 m² in den Nestern des Bodenstratums („N-Arten“) und in der Laubstreu-Humusschicht („W-Arten“, da mit Winklermethode erhoben) auf 600 m, 850 m und 1140 m.

	W-Arten/m ²	N-Arten/m ²
600 m	14,3	7,25
850 m	8,5	5,5
1140 m	5,8	1,5

Weitergehend vermitteln die Abb. 4.3.4 (S.63) und Abb. 4.6.4 den Eindruck, daß die Individuenzahlen in der Laubstreu auf 850 m stark abnehmen, wohingegen hier die Individuenzahlen in den Bodennestern gleich bleiben bzw. sogar zunehmen. Um dies genauer zu prüfen, sollten die zu vergleichenden Artengemeinschaften bei beiden Methoden übereinstimmen. Ein Artenabgleich beider Methoden ergibt, daß insgesamt 74,6 % ($n = 50$) der in den Bodennestern gefundenen Arten auch mit der Winklermethode nachgewiesen wurden: auf 600 m waren es 79,3 %, auf 850 m 86,4 % und auf 1140 m 100 % der Nestarten. Wie stark sich das Artenspektrum beider Methoden auf einer Höhe ähnelt, wenn nur die insgesamt 50 gemeinsamen Arten zugrunde gelegt werden, zeigt Tab. 4.6.5 (berechnet mit dem Sørensen Index).

Tab. 4.6.5: Anteilige Artenzahlen der jeweiligen Methode an den 50 gemeinsamen Arten beider Methoden pro Höhe sowie die höheninterne Anzahl der gemeinsamen Arten beider Methoden und die prozentuale Artenübereinstimmung beider Methoden auf der jeweiligen Höhe (berechnet mit Sørensen-Index).

	600 m	850 m	1140 m
„Nestarten 50“ (n)	23	19	6
„Winklerarten 50“ (n)	37	31	18
gemeinsam Arten (n)	20	17	6
Artenübereinstimmung (%)	66,7	68,0	50,0

Aufgrund der recht hohen Anzahl gemeinsamer Arten pro Höhe (Tab. 4.6.5) kann ein Individuen- und Biomassenvergleich bei diesen Arten zwischen drinnen (in den Nestern) und draussen (fouragierend im Bodenstratum) vorgenommen werden. Die Artenzusammensetzung der gemeinsamen Arten auf einer Höhe kann sich zwar zwischen den Höhen stark unterscheiden, doch ist dies irrelevant, da ausschließlich die gemeinsamen Arten der beiden Methoden auf einer Höhenstufe miteinander verglichen werden. In Abb. 4.6.6 ist dieser Vergleich dargestellt (berechnet für 4 m² Bodenfläche pro Höhe) und es zeigt sich, daß Individuen- und Biomassenkurven der Winklermethode denen der Nestaufnahme ähneln und sich deutlich von der Gesamtwinkleraufnahme unterscheiden (Abb. 4.3.5).

Beide Individuenkurven in Abb. 4.6.6 steigen von 600 m auf 850 m an: die der Nestaufnahme um ca. 18 % und die der Winkleraufnahme um ca. 6 %. Die Biomasse in den Nestern nimmt um ca. 9 % ab, wohingegen sie in der Laubstreu ebenfalls leicht zunimmt (ca. 14 %). Auf 600 m und 850 m sind in den Nestern ca. sechs bis acht mal soviel Individuen bzw. Biomasse vorhanden wie in der umgebenden Laubstreu. Auf 1140 m war die Individuenzahl in den Nestern 14 mal so hoch wie außerhalb und die Biomasse elf mal.

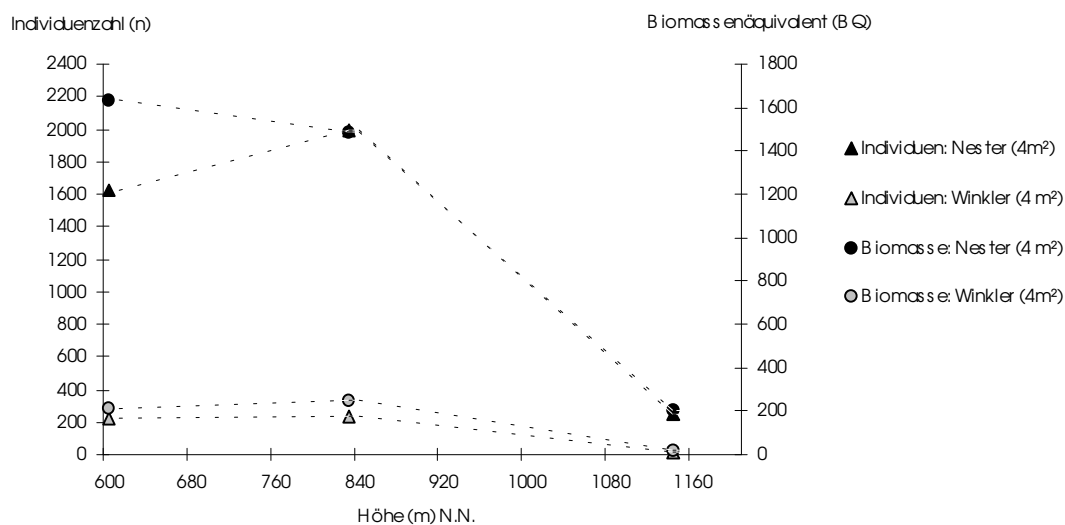


Abb. 4.6.6: Individuenzahlen und Biomassenäquivalent der 50 gemeinsamen Arten von Winkler- und Bodennestaufnahme auf 600 m, 850 m und 1140 m.

4.6.2 Nistraum in der Vegetation

Weder die Nestverteilung noch die Artenverteilung wies entlang des Höhengradienten einen deutlichen Unterschied zwischen den Jahren 1997 und 1998 auf (Tab. 4.6.6). Die Daten beider Jahre werden im folgenden zusammengefaßt dargestellt.

Tab. 4.6.6: Prozentualer Anteil der Nester und Arten in der niederen Vegetation an der jeweiligen Gesamtanzahl pro Höhenstufe für 1997 und 1998 separat.

	600 m	720 m	850 m	1000 m	1140 m
Nester ' 97 (%)	29,1	18,6	19,8	24,4	8,1
Nester ' 98 (%)	25,3	22,8	24,1	20,3	7,6
Arten ' 97 (%)	29,6	14,8	22,2	22,2	11,1
Arten ' 98 (%)	23,9	19,6	21,7	26,1	8,7

Der Nistraum in der niederen Vegetation sollte ähnlich erfaßt und klassifiziert werden, wie dies am Boden durchgeführt wurde (siehe 4.1.3, S.38) und für Totholz in der niederen Vegetation umgesetzt werden konnte (S.44). Ziel war es, eventuelle bauliche bzw. qualitative Veränderungen der Nestbauweisen entlang des Höhengradienten erkennen zu können. Die Klassifizierungen von Karton- und Seidennestern erwiesen sich jedoch schon im Feld als nicht praktikabel und wurden dementsprechend auch nicht weiter verfolgt (siehe 5.1.4 und 0). Für Blattnester, Lebendholznester (Domatien) oder sonstige seltene Nistweisen gab es keine Klassifizierungen. Sie wurden vermessen und beschrieben.

Bei der Auswertung der Vegetationsnester wurde pro Pflanze nur ein Nest einer jeden Ameisenart gewertet, um Artefakte zu vermeiden. Notwendig wurde diese Regelung v.a. durch Karton bauende polydome Arten wie *Technomyrmex* sp.20, die unter jedes Blatt ihrer Nistpflanze und manchmal sogar über mehrere Pflanzen hinweg Nester baut. Je nach zufällig angetroffener Koloniegröße konnte dies die aufgenommene Gesamtnebstzahl einer Höhe erheblich beeinflussen. Auf 1140 m kam z.B. *Technomyrmex* sp. 20 auf sechs Pflanzen mit 41 Nestern vor. Die resultierende Gesamtnebstzahl auf 1140 m hätte so diejenige aller anderen Höhen überschritten und ein falsches Bild der tatsächlich vorhandenen Nestdichte wiedergeben.

Dementsprechend wurden von insgesamt 256 gesammelten Nestern nur 173 in die Auswertung mit einbezogen. In ihnen wurden 51 Arten aus 16 Gattungen und 5 Unterfamilien gefunden. Sie verteilten sich auf fünf Nesttypen: Totholznester (n = 119), Kartonnester (n = 42), Domatium / Lebendholznester (n = 8), Blattnester (n = 3) und Seidennester (n = 1). Totholz- und Kartonnester stellten 92,5 % der Gesamtnebstzahl der niederen Vegetation und die übrigen drei Nesttypen entsprechend 7,5 %. Letztere werden aufgrund ihrer geringen Fundhäufigkeit in Abb. 4.6.7 (S.81) zu D/B/S zusammengefaßt.

Insgesamt wurden auf 720 m zehn Nester weniger gefunden als auf 600 m. Auf 850 m kamen jedoch fast genauso viele Nester vor wie auf 600 m (Abb. 4.6.7). Auch von 600 m bis auf 1000 m nahm die Nestanzahl nur um sieben Nester ab. Zwischen allen Höhen von 600 m bis 1000 m gab es keine signifikanten Veränderungen. Zwischen 1000 m und 1140 m nahm die Nestzahl dann signifikant um etwa die Hälfte ab ($\chi^2 = 5,79$, $p < 0,05$).

Die Totholz- und Kartonnester zeigten zwischen 600 m und 1000 m eine gegenläufige Verteilung, aber keine negative Korrelation. Die Anzahl der wenigen „D/B/S-Nester“ blieb über die Höhe weitestgehend konstant.

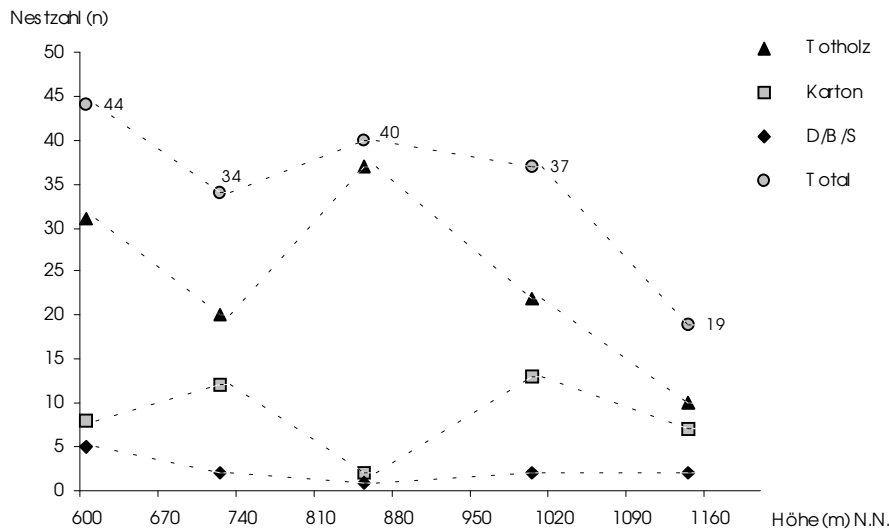


Abb. 4.6.7: Häufigkeit der Nester in der niederen Vegetation zwischen 600 m und 1140 m; Total = Gesamtnestzahl; D/B/S = Domatium-, Blattnester- und Seidennester.

Um die Nestdichte zu ermitteln, muß zuvor die jeweilige Pflanzendichte pro m² betrachtet werden, da eine sich verändernde Pflanzendichte einen Einfluß auf die räumliche Verteilung der Nester haben könnte. Die Pflanzendichte blieb zwischen 600 m und 1140 m gleich (siehe Tab. 4.5.2, S.71). Die Unterschiede in der Nestdichte zwischen 600 m und 1000 m waren gering und es mußten im Mittel $14,2 \pm 1,5$ Pflanzen bzw. $5,1 \pm 0,7$ m² abgesucht werden, um ein Nest zu finden. Auf 1140 m hingegen waren es im Mittel 29,8 Pflanzen bzw. 8,2 m² pro Nest.

Die Artenzahlen der Nestaufnahmen zeigen mit steigender Höhe eine etwas andere Verteilung als die der Nestabundanzen (Abb. 4.6.8). Wie bei der Artenverteilung in den Bodennestern wurden auf 600 m sieben bis neun Arten mehr gefunden als auf 720 m und 850 m. Die Sammlung auf 1000 m ergab jedoch wieder fast genauso viele Arten wie auf 600 m. Dies ist vor allem auf ein ungewöhnlich starkes Vorkommen von *Technomyrmex* Arten ($n = 8$) auf 1000 m gegenüber den anderen Höhen (zwei bis vier Arten) zurückzuführen. Zudem war zwischen 600 m und 850 m *Plagiolepis* sp.1 sehr stark im Totholz vertreten (11 - 15 Totholznester), die jedoch auf 1000 m nur noch einmal gefunden werden konnte.

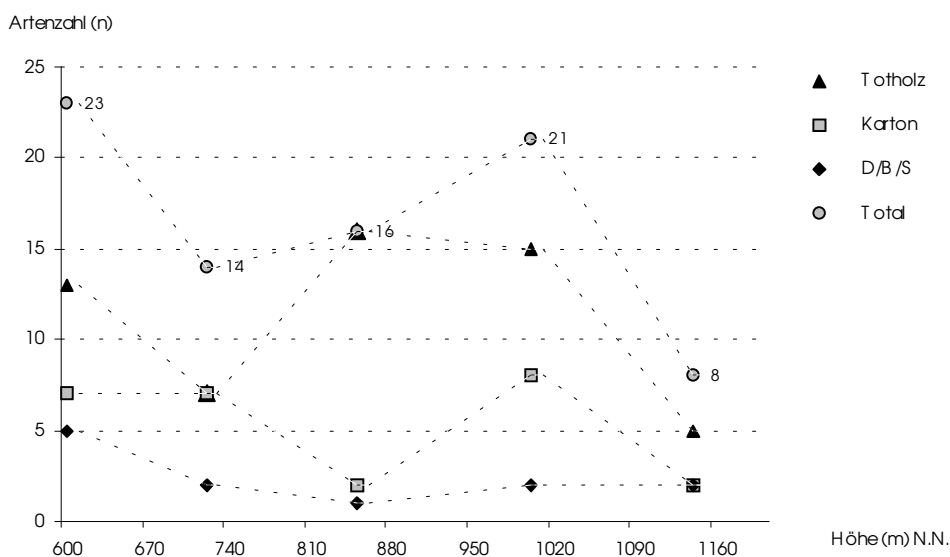


Abb. 4.6.8: Artenzahlen in den Nestern der niederen Vegetation zwischen 600 m und 1140 m; Legendenerklärung s. Abb. 4.6.7.

Die Individuenzahl in den Nestern schwankte auf jeder Höhe sehr stark. Insgesamt hatten jedoch ca. 67,0 % der Nester weniger als 50 Individuen (Tab. 4.6.7), stellten damit nur 20,6 % der Gesamtindividuenzahl. Die Individuenzahlen auf 600 m und 850 m waren fast gleich und lagen jeweils signifikant höher als auf 720 m (z.B. 720/850 m: $\chi^2 = 123$, $p < 0,001$). Von 1000 m bis 1140 m nahm die Individuenzahl dann hoch signifikant ab ($\chi^2 = 888$, $p < 0,001$).

Tab. 4.6.7: Individuenzahl (Median und Höchstwert (MAX)) in den Nestern der niederen Vegetation pro Höhenstufe sowie prozentualer Anteil der Nester mit ≤ 50 Individuen an der Gesamtstanzahl einer jeweiligen Höhe.

	600 m	720 m	850 m	1000 m	1140 m
Ind./Nest: Median (n)	23	28	37	29	64
Ind./Nest: MAX (n)	354	290	540	515	239
Nester < 50 Ind. (%)	69,6	61,1	70,7	74,3	47,4

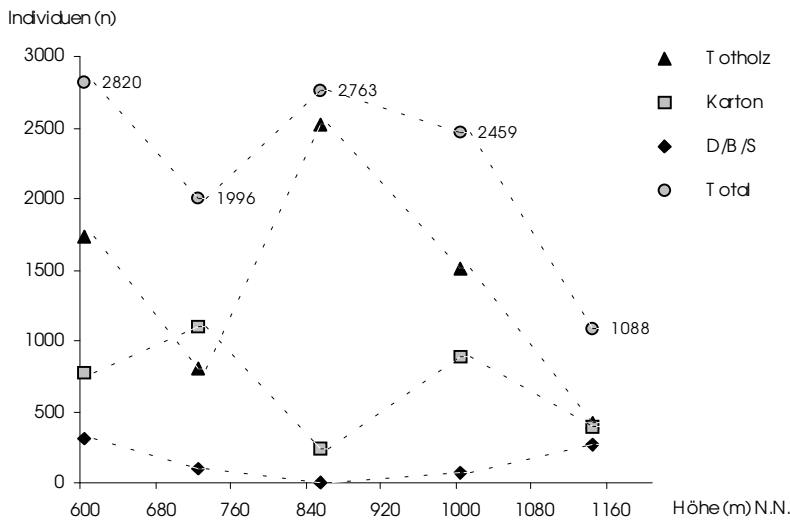


Abb. 4.6.9: Absolute Individuenabundanzen in den Nestern der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten zwischen 600 m und 1140 m; Legendenerklärung s. Abb. 4.6.8.

Die Biomasse der Vegetationsnester wurde mit Hilfe der Länge des Mesosomas als Körpermassenäquivalent abgeschätzt (Abb. 4.6.10; siehe auch 4.3.2).

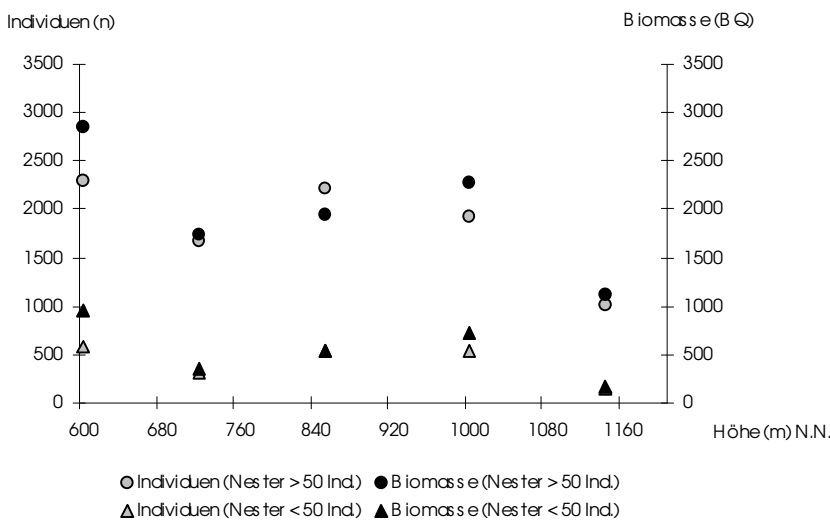


Abb. 4.6.10: Absolute Individuenabundanzen und Biomasseäquivalente (BQ) der Vegetationsnester entlang des Höhengradienten, aufgetrennt nach Nestern > 50 Individuen und ≤ 50 Individuen.

Aus Abb. 4.6.10 wird deutlich, daß der überwiegende Teil der Biomasse (ca. 79,4 %) von größeren Nestern (> 50 Ind.) gestellt wurde, obwohl sie nur ca. 33 % der Nester ausmachten. Trotzdem zeigten beide Nest-Größenklassen das gleiche Individuen-Biomasse Verhältnis entlang des Höhengradienten. Die Variationsbreite der Mesosomalängen der Nestarten war auf 600 m und 720 m um ca. 39 % größer als auf 850 m bis 1140 m. Die Interquartilabstände variierten über die Höhen, ohne eine Regelmäßigkeit dabei aufzuweisen. Der Median allerdings blieb sehr konstant zwischen 0,95 mm und 1,05 mm.

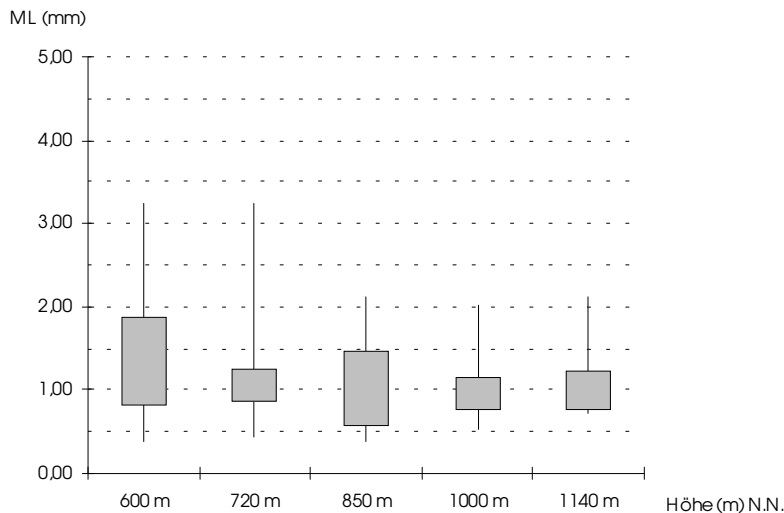


Abb. 4.6.11: Variationsbreite der Mesosomalängen (ML) von Ameisen in Nestern der niederen Vegetation mit Interquartilabstand (mittlere 50 % des Wertebereiches) auf fünf Höhenstufen zwischen 600 m und 1140 m.

Im Gegensatz zur Nestsammlung erfaßte ich mit der Höhenzonierung per Handfang ausschließlich Arten, die in der niederen Vegetation fouragierten (siehe 4.2). Ein Artenabgleich beider Methoden ergibt, daß insgesamt 49,0 % der Nestarten ($n = 25$) auch mit Handfang gesammelt wurden: auf 600 m waren es 47,8 %, auf 850 m 85,7 % und auf 1140 m 75,0 %.

Zwischen 600 m und 850 m war der prozentuale Anteil der mit beiden Methoden ermittelten Artenabnahme deutlich unterschiedlich. Die mit Handfang ermittelte Artenzahl nahm nur um 11,4 % ab und die der Nestsammlung um 39,1 %. Zwischen 850 m und 1140 m ergab der Handfang eine etwas stärkere Artenabnahme (51,6 %) als die Nestsammlung (43,9 %).

Eine Vergleich der Biomassenäquivalent- und Individuenabnahmen beider Methoden ist leider nicht möglich, da die durch den Handfang ermittelte Individuenzahl erheblich von Größe und Verhalten der jeweiligen Art abhing. Dadurch sind die erhaltenen Individuen-Abundanzen nicht vergleichbar.

4.6.2.1 Freinester bauende Arten und *Polyrhachis*-Höhenzonierung

Crematogaster, *Polyrhachis* und *Technomyrmex* waren die drei größten Gattungen in der niederen Vegetation (Abb. 4.2.11, S. 59). Alle drei gehören zu den als „Freinestbauer“ bekannten Gattungen. Bei näherer Betrachtung der Nestsammlungsergebnisse zeigte sich jedoch, daß nur von zwei der fünf nistend gefundenen *Crematogaster*-Arten Kartonnester besiedelten und diese zwei Arten zudem auch in Totholz nisteten. Von den zehn nistend gefundenen *Technomyrmex*-Arten kamen nur drei ausschließlich in Karton vor, gegenüber fünf ausschließlich in Totholz nistenden Arten. Von *Polyrhachis* fand ich jedoch fünf Arten in Freinestern und nur eine Art in Totholz. *Polyrhachis* sp.12 baute als einzige reine Seidennester und kam nur auf 600 m vor. Die anderen vier freinestbauenden Arten bauten zwar ebenfalls Seidennester, doch verstärkten sie diese mit unterschiedlichen, holzigen Material in unterschiedlicher Menge und Qualität. Das letzte Freinest von *Polyrhachis* fand ich auf 1000 m, wohingegen die einzige im Totholz

nistende Art (*Polyrhachis* sp. 5) mit der Höhenzonierung bis 1340 m nachgewiesen werden konnte. Aufgrund dieser Hinweise und der starken Artenabnahme von *Polyrhachis* im Tieflandregenwaldbereich stellte sich die Frage, inwieweit nicht eine bestimmte Nistweise Vorteile für eine größere Höhenverbreitung bieten könnte. Auch interessierte mich, ob sich die Bauweise der Freinester entlang des Höhengradienten verändern würde.

Die durchgeführte *Polyrhachis*-Höhenzonierung zwischen 600 m und 1340 m (siehe 3.4.5, S.17) ergab jedoch nicht die erwartete Menge an Nistraumdaten, da insgesamt nur noch fünf weitere *Polyrhachis*-Nester gefunden werden konnten (vier Seiden-Kartonnester auf 600 m und eines auf 850 m). Aufgrund des nicht ausreichenden Nest-Datenmaterials, vor allem der oberen Höhen, wird hier keine weitere Auswertung vorgenommen. Eine Zusammenfassung aller Artenfunde der verschiedenen Erfassungsmethoden ergibt, daß die enorme Artenvielfalt der Gattung *Polyrhachis* auf die unterste Höhe des Tieflandregenwaldes dieser Untersuchung (600 m) beschränkt bleibt.

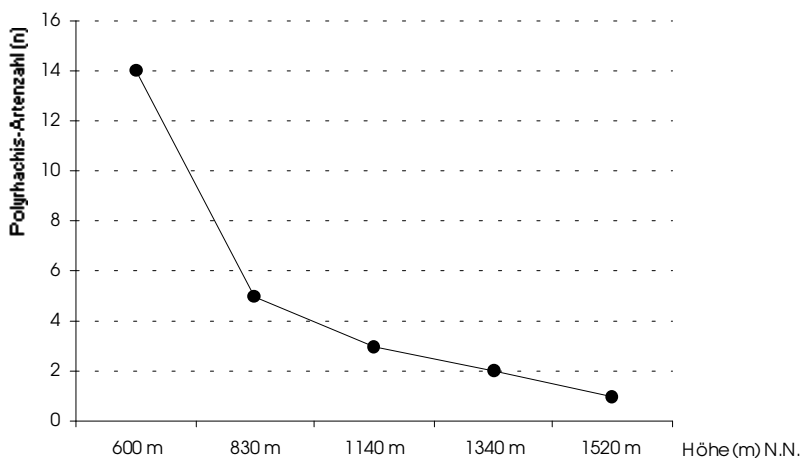


Abb. 4.6.12: Artenabnahme der Gattung *Polyrhachis* entlang des Höhengradienten (580 m - 1520 m), resultierend aus allen standardisiert angewandten Methoden.

4.6.3 Boden- und Vegetationsnester im Vergleich

- Am Boden wurden in 179 Nestern 16 Arten und 9 Gattungen mehr gefunden als in den 173 gewerteten Nestern der niederen Vegetation bzw. in 256 Nestern unter Einbeziehung der polydomen Teilnester auf einer Nistpflanze.
- Ein Vergleich über den Höhengradienten von 600 m bis 1140 m ergab nur fünf Arten, die in beiden Straten nistend gefunden wurden: *Cerapachys* sp.2, *Crematogaster* sp.2, *Pheidole* sp.9, *Pheidole* sp.13 und *Tetraoponera* sp.1. Insgesamt nahm die Stratendifferenzierung von Boden und niederer Vegetation zwischen 1000 m und 1140 m ab (Tab. 4.3.8), da die Gesamtartenzahl geringer wurde, aber die Anzahl der in beiden Straten gemeinsam nistenden Arten gleich blieb. Es konnte keine Zunahme von in beiden Straten nistenden Arten gefunden werden.

Tab. 4.6.8: Faunenähnlichkeit des Bodenstratums und der niederen Vegetation mit zunehmender Höhe, berechnet anhand des Sörensen Index (%).

	Faunenähnlichkeit (%)	Gemeinsame Arten (n)	Arten Boden (n)	Arten Vegetation (n)
580 m	11,5	3	29	23
720 m	5,7	1	21	14
850 m	10,5	2	22	16
1000 m	10,0	2	19	21
1140 m	28,6	2	6	8

- Die Kurvenverläufe der Nestabundanzen und der Artenzahlen in den Nestern zeigten in beiden Straten jeweils einen ähnlichen Verlauf mit zunehmender Höhe (Abb. 4.6.1, Abb. 4.6.2, Abb. 4.6.7, Abb. 4.6.8).
- Am Boden nahm die Anzahl der Totholznester zwischen 600 m und 850 m zu und blieb bis 1000 m auf diesem Niveau. In der niederen Vegetation gab es keine zunehmenden oder abnehmenden Tendenzen eines Nesttyps entlang des Höhengradienten.
- In der Vegetation wurden in 173 Nestern signifikant mehr Individuen gefunden (11116 Ind.) als am Boden in 179 Nestern (9175 Ind.; $\chi^2 = 185$, $p < 0,001$). Zudem waren der Median der Mesosomalängen der Arten in der niederen Vegetation über die Höhen signifikant größer als am Boden ($z = 2,627$, $p < 0,01$), was dementsprechend auch in einen signifikanten Unterschied des Biomassenäquivalents resultiert ($\chi^2 = 872$, $p < 0,001$).

4.6.4 Künstlicher Nistraum

Am Boden und in der niederen Vegetation wurden als künstlicher Nistraum Bambus-Hölzchen standardisierter Größe angeboten (siehe 3.4.4.1). Am Boden wurden 180 Stück Bambus und in der niederen Vegetation 20 Stück Bambus pro Höhe ausgebracht (auf 600 m, 720 m, 850 m, 1000 m und 1140 m).

Am Boden wurden in nur 29 Bambushölzchen (3,2 %) Ameisennester gefunden. Es waren 13 Arten aus 7 Gattungen und 4 Unterfamilien. In der niederen Vegetation wurden in 10 Bambushölzchen (10 %) Ameisennester von 5 Arten, 4 Gattungen und 3 Unterfamilien gefunden. Weder am Boden noch in der niederen Vegetation wurde eine bestimmte Bambusgröße bevorzugt. Es konnte auch keine Abnahme an Nestern oder Arten mit zunehmender Höhe (Tab. 4.6.9) verzeichnet werden. Allerdings wurden in beiden Straten auf 850 m die meisten Nester und Arten in den künstlichen Nestern gefunden. Für die hohe Nestzahl war vor allem *Crematogaster* sp.2 verantwortlich, die am Boden allein sechs der dreizehn Nester besiedelte.

Tab. 4.6.9: Anzahl der Nester und Arten in am Höhengradienten ausgelegten Bambus-Hölzchen am Boden und in der niederen Vegetation zwischen 600 m und 1140 m.

	Boden		Vegetation	
	Nester (n)	Arten (n)	Nester (n)	Arten (n)
600 m	7	3	2	1
720 m	4	3	0	-
850 m	13	7	6	3
1000 m	2	2	2	2
1140 m	3	3	0	-

Auch insgesamt war die stark polydome *Crematogaster* sp.2 die häufigste Art in den künstlichen Bambusnestern. Sie kam in beiden Straten vor. In der niederen Vegetation nistete sie in vier der

zehn besiedelten Bambusse (40 %) und am Boden in sieben der 33 besiedelten Bambusse (21,2 %).

Es ist anzunehmen, daß die meisten Bambushölzchen von polydomen Arten zur Bildung von Satellitennestern genutzt wurden, da am Boden in nur sieben Nestern (von fünf Arten) eine Königin vorkam. In der niederen Vegetation konnten in nur einem Nest 15 Königinnen mit 863 Arbeiterinnen und Brut gefunden werden.

Es bleibt festzuhalten, daß die Besiedlungsdichte der Untersuchungsflächen durch das Ausbringen von Bambus nicht erhöht werden konnte.

4.7 Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie von *Diacamma* sp. über einen Gradienten von 300 Höhenmetern

Am Beispiel von *Diacamma* sp. war geplant mögliche ökologische Anpassungen entlang des Umweltgradienten zu untersuchen sowie Faktoren herauszuarbeiten, die für ihr Verschwinden in größerer Höhe verantwortlich sein könnten. 1998 wurden an neun *Diacamma*-Nestern Nahrungsspektrum und Aktivität vergleichend auf drei Höhen untersucht: 650 m (A3), 830 m (B) und 950 m (B3). Pro Höhe wurden sechs Nester ausgegraben, vermessen und die Koloniegröße bestimmt. 1999 wurden 14 Nester pro Höhe ausgegraben, vermessen und die Individuenzahlen aufgenommen. Da die Nestarchitektur 1999 wesentlich genauer dokumentiert wurde als 1998, werden im folgenden für die Darstellung der Nestkonstruktion ausschließlich diese 42 Nester zu Grunde gelegt. Bei statistischen Berechnungen wurden jeweils alle Höhen miteinander verglichen. Im folgenden sind jedoch ausschließlich die signifikanten dargestellt.

4.7.1 Räumliche Verteilung der Nester

Auf jeder der drei Untersuchungshöhen wurde 1998 auf einem Areal eine Nestkartierung durchgeführt und 1999 auf den gleichen Arealen wiederholt. Auf jedem Areal wurden 25-30 Nester kartiert. Die Nester waren in beiden Jahren auf allen Höhen gleichmäßig über das Areal verteilt (Anhang, Abb. 6.7.27 bis 6.7.32, S.180). Allerdings fällt auf, daß der Nestabstand mit zunehmender Höhe größer wurde. Um dies zu überprüfen, wurden zur Berechnung des durchschnittlichen Nestabstandes pro Höhe von jedem Nest die Meßwerte zu den drei nächstgelegenen Nachbarnestern verwendet. Den Nestern am Kartenrand konnten teilweise nur zwei Meßwerte zugeordnet werden. Dies ergab 1998 auf 650 m einen mittleren Abstand von $5,80 \text{ m} \pm 1,40 \text{ m}$ ($n = 87$), auf 830 m waren es $6,50 \text{ m} \pm 1,50 \text{ m}$ ($n = 74$) und auf 950 m waren es $8,0 \text{ m} \pm 1,80 \text{ m}$ ($n = 71$). Die Zunahme des Nestabstandes über den Höhengradienten war von Höhe zu Höhe deutlich signifikant (A3/ B: $t = -2,878$, $p < 0,01$; B/B3: $t = -5,463$, $p < 0,001$ und A3/B3: $t = -8,275$, $p < 0,001$). Mit den Daten der Kartierung wurde 1999 genauso verfahren und auch hier zeigte sich eine Zunahme des durchschnittlichen Nestabstandes zwischen den Nestern mit zunehmender Höhe. Auf 650 m ergab sich ein mittlerer Abstand von $5,70 \text{ m} \pm 1,50 \text{ m}$ ($n = 92$), auf 830 m waren es $5,80 \text{ m} \pm 5,30 \text{ m}$ ($n = 91$) und auf 950 m $6,90 \text{ m} \pm 2,30 \text{ m}$ ($n = 90$). Wie 1998 waren die durchschnittlichen Nestabstände von 650 m und 950 m ($t = -4,080$, $p < 0,001$) signifikant unterschiedlich. Keinen deutlichen Unterschied jedoch ergaben die Vergleiche zwischen 650 m und 830 m und zwischen 830 m und 950 m. Im letzteren Fall kann dies auf die sehr hohe Standardabweichung des mittleren Nestabstandes auf 830 m zurückgeführt werden. Insgesamt war allerdings in beiden Jahren über den Höhengradienten von 650 m bis auf 950 m eine signifikante Zunahme des Nestabstandes zu verzeichnen.

Durch Köderversuche (3.3.6, S.15) wurde die Verbreitungsgrenze von *Diacamma* sp. im Untersuchungsgebiet für 1050 m, 100 Höhenmeter oberhalb B3, ermittelt.

4.7.2 Nestarchitektur

Die Nester von *Diacamma* sp. waren einfach strukturierte, in den Erdboden gegrabene sackförmige Nester (Abb. 4.7.1). Die Nester hatten nur einen Zugang, von dem ausgehend ein Gang bis zu einer Hauptkammer führte. Immer vorhanden war zudem noch eine zusätzliche kleinere Abfallkammer.

Um das Eingangsloch herum war ein kleiner Erdwall angelegt, auf dem mit holzigem Material wie Reisig, Samen und Rinde ein Holzwall bzw. Holzkamin errichtet wurde. Von diesem baulichen Grundtypus konnten die Nester individuell abweichen und

- 1) es konnten mehrere Kammern unterschiedlicher Größe und Form vorhanden sein, die hintereinander bzw. übereinander gebaut waren
- 2) der Gang vom Eingang bis zur ersten Kammer konnte in Länge, Neigungswinkel und Verlauf sehr unterschiedlich gebaut sein

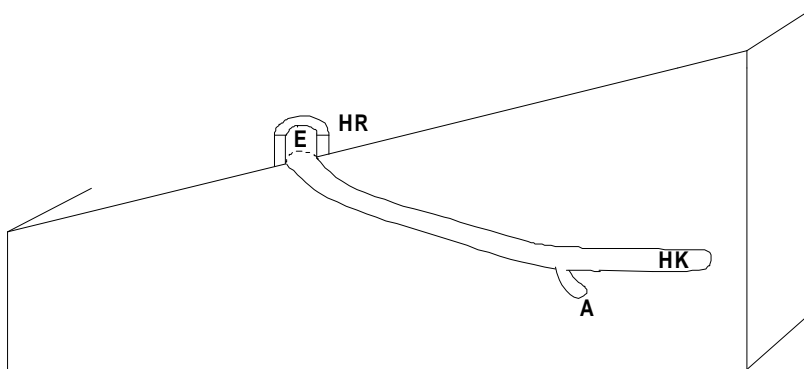


Abb. 4.7.1: Grundbautyp eines *Diacamma* sp. Nestes: HW = Holzwall, HK = Hauptkammer, A = Abfallkammer und E = Eingang.

Eingangsbereich: Vom Eingang wurde der Innendurchmesser (= Eingangsöffnung) und Außendurchmesser des Holzwalls (HW) bzw. Erdwalls (EW) vermessen (siehe 3.6.3). Die Differenz beider Durchmesser ergab die Holzwallfläche. Aus Tab. 4.7.1 wird deutlich, daß sich die durchschnittliche Größe der Eingangsöffnung über den Höhengradienten nicht stark veränderte, daß aber die Standardabweichung über den Höhengradienten zunahm. Die Grundfläche des Holzwalls war auf den oberen beiden Höhen deutlich größer als auf 650 m (A3/B: $t = -2.882$, $p < 0.01$; A3/B3: $t = -2.267$, $p < 0.05$). Der Holzwall war zudem auf 830 m signifikant höher als auf 650 m ($t = -3.448$, $p < 0.01$) und auf 950 m ($t = 2.291$, $p < 0.05$).

Tab. 4.7.1: Mittelwerte der Messungen des Eingangsbereiches von *Diacamma* sp. Nestern auf den drei Untersuchungshöhen.

Höhe (N.N.)	Eingangsöffnung (cm ²)	n	Grundfläche des Holzwalls (cm ²)	N	Höhe des Holzwalls (cm)	n
650 m	8,8 ± 3,5	28	32,0 ± 21,1	28	2,7 ± 1,7	28
830 m	10,2 ± 6,3	29	54,4 ± 35,8	29	4,8 ± 3,4	29
950 m	9,9 ± 8,8	24	48,4 ± 29,4	24	3,0 ± 2,6	24

Gang: Die Länge des Ganges zur ersten Nistkammer wurde 1999 bei allen Nestern genau vermessen (

Tab. 4.7.2). Er war auf 950 m signifikant länger als auf 830 m ($t = -3.639$, $p < 0,01$) und auf 650 m ($t = -2.777$, $p < 0.05$).

Tab. 4.7.2: Durchschnittliche Länge des Ganges von der Eingangsöffnung bis zur ersten Nistkammer im Höhenvergleich; NK = Nistkammer.

Höhe	Ganglänge bis NK (cm)	n
650 m	15,6 ± 7,5	14
830 m	13,0 ± 5,5	14
950 m	27,1 ± 13,3	14

Wird der Gangverlauf mit der Hangneigung um den Nesteingang in Verbindung gesetzt, zeigt sich, daß *Diacamma* sp. den Gang signifikant häufiger gerade ($\chi^2 = 19,9$; $p < 0,001$) und flach ($\chi^2 = 29,8$; $p < 0,001$) in den Hang baute als in eine ebene Bodenfläche (Tab. 4.7.3). In Letztere waren die Gänge signifikant häufiger steil ($\chi^2 = 9,53$; $p < 0,01$) und gewinkelt ($\chi^2 = 6,26$; $p < 0,05$) gebaut als in Hanglage. Ein Gang galt als gewinkelt, wenn er mindestens einen Richtungswechsel von 90° aufwies und als steil, wenn er abschnittsweise senkrecht in den Boden hineinführte. Daraus wird deutlich, daß der Verlauf des Ganges zur ersten Nistkammer stark von der Topographie der Nestumgebung bestimmt wird, die dementsprechend von *Diacamma* sp. erfaßt werden muß.

Ein weiterer Vergleich zwischen den Höhen ist nicht sinnvoll, da die Anzahl der Einzelparameter für einen Vergleich zu gering würde und aufgrund der großen Unterschiede der Geländeformationen eine umfassendere vergleichbare Standardisierung der Topographie notwendig wäre.

Tab. 4.7.3: Gangkategorien mit der Anzahl der Stichproben auf der jeweiligen Arbeitshöhe.

	Gerade	Gewinkelt	Flach	Steil	Total
Ebene	12	20	6	26	64
Hang	46	7	45	8	106

Nistkammern: Die Lage der Hauptkammern in der Tiefe des Bodens nahm mit zunehmender Höhe zu (Tab. 4.7.4). Die Zunahme von 650 m bis auf 950 m war signifikant ($t = -2,524$, $p < 0,05$). Im Gegensatz dazu nahm die Höhe der Hauptkammern signifikant ab ($t = 2,116$, $p < 0,05$). Vergleicht man entlang des Höhengradienten die mittlere Länge (a) und Breite (b) der Hauptkammern, so fällt auf, daß die Proportionalitätsfaktoren ($a : b = x$) der unteren beiden Höhen fast gleich sind und sie sich darin deutlich von 950 m unterscheiden. Für 650 m ergibt sich ein Proportionalitätsfaktor von $x = 1,4 \pm 0,4$, für 830 m ist $x = 1,4 \pm 0,5$ und für 950 m $x = 1,2 \pm 0,2$. Vergleicht man die Proportionalitätsfaktoren der einzelnen Nester zwischen den Höhen, so unterschied sich 950 m signifikant von 850 m ($t = 2,241$, $p < 0,05$) und 650 m ($t = 3,2$, $p < 0,01$).

Tab. 4.7.4: Vergleich der mittleren Abmessungen und der Bodentiefe der größten Hauptkammern der untersuchten *Diacamma* sp. Nester auf den drei Untersuchungshöhen 650 m, 830 m und 950 m.

Höhe N.N.	Länge (cm)	Breite (cm)	Höhe (cm)	Bodentiefe (cm)	N
650 m	17,3 ± 3,9	12,2 ± 3,1	3,8 ± 1,1	19,9 ± 4,3	14
830 m	22,1 ± 3,8	15,9 ± 3,4	3,4 ± 1,3	21,9 ± 5,5	14
950 m	14,1 ± 7,0	11,4 ± 4,6	2,8 ± 1,3	24,5 ± 4,6	14

Wie oben erwähnt, wiesen die Nester nicht nur eine große Hauptkammer auf, sondern es konnten auch zwei oder mehrere Nistkammern vorkommen, die dann hinter- oder übereinander angeordnet waren. Eine genaue Vermessung der *Diacamma* Nester zu ihrer exakten Rekonstruktion und Volumenberechnung war im Rahmen dieser Untersuchung nicht möglich. Daher wird hier stellvertretend für die Nestgröße annäherungsweise Fläche und Volumen der Nistkammern jedes der 14 Untersuchungsnester pro Höhe von 1999 berechnet (Tab. 4.7.5; siehe

auch 3.5.2). Als Nistkammern wurden nur Kammern in die Auswertung mit einbezogen, deren Seitenlängen mindestens 5 cm aufwiesen, da kleinere Einbuchtungen z.B. auch im Bau befindliche Gänge oder Grabungsartefakte sein könnten. Die Abfallkammern blieben ebenfalls unberücksichtigt.

Die Grundfläche der Nester auf 830 m war deutlich größer als die auf 650 m ($t = -4,667$, $p < 0,001$) und auf 950 m ($t = 4,12$, $p < 0,001$; Tab. 4.7.5). Die Grundflächen auf 950 m und 650 m unterschieden sich kaum. Ähnliches gilt für das Volumen der Nester. Das mittlere Volumen eines Nestes auf 830 m war deutlich größer als auf 650 m ($t = -3,252$, $p < 0,01$) und auf 950 m ($t = 5,091$, $p < 0,001$). Durch die Abnahme der Kammernhöhe mit zunehmender Höhe (siehe oben), ist der Volumenunterschied der Nester auf 650 m und 950 m deutlich größer als beim Vergleich der Grundflächen. Die Nester auf 950 m waren im Mittel um ca. ein Drittel kleiner als auf 650 m, aber zeigten die größte Standardabweichung. Daher ergab sich kein signifikanter Unterschied.

Tab. 4.7.5: Vergleich der mittleren Grundflächen und Volumina der Nester anhand aller Nistkammern ≥ 5 cm zwischen den Höhen.

Höhe N.N.	Fläche (cm ²)	Volumen (cm ³)	N
650 m	213,6 \pm 89,5	809,7 \pm 339,3	25
830 m	380,1 \pm 92,4	1206,7 \pm 280,5	29
950 m	192,3 \pm 136,0	543,5 \pm 376,7	24

4.7.3 Koloniegröße

Zur Bestimmung der Koloniegröße und zum Vergleich über die Höhen werden die Ergebnisse der Auszählungen der 42 Nester von 1999 herangezogen und die Anzahl der Arbeiterinnen zur Berechnung verwendet (Tab. 4.7.6). Auf 830 m kamen die größten Kolonien vor. Sie waren signifikant größer als auf 950 m ($t = 4,260$, $p < 0,001$). Zwischen 650 m und 830 m sowie 650 m und 950 m ergaben sich keine wesentlichen Unterschiede ($t = 1,867$, $p = 0,073$).

Tab. 4.7.6: Durchschnittliche Anzahl der Arbeiterinnen, Puppen, Larven und Männchen pro Nest und Untersuchungshöhe.

Höhe (N.N.)	Arbeiterinnen (n)	Puppen (n)	Larven (n)	Männchen (n)
650 m	148 \pm 56	27 \pm 17	22 \pm 10	7
830 m	180 \pm 34	37 \pm 12	21 \pm 6	4
950 m	110 \pm 48	28 \pm 20	14 \pm 9	3

1998 wurden gezielt Nester ($n = 6$ pro Höhe) unterschiedlicher Aktivität ausgegraben, um eine eventuelle Korrelation zwischen Koloniegröße (Arbeiterinnenzahl) und Aktivität zu überprüfen (siehe 3.6.5). Die Entscheidung über den Aktivitätsstatus wurde anhand der Protokolle der 24-Stunden Aktivitätsmessung getroffen (siehe 4.7.4). Mit Pearsons Maßkorrelationskoeffizienten (r) konnte keine signifikante Abhängigkeit beider Meßgrößen festgestellt werden.

Weiterhin wurde eine mögliche Korrelation zwischen Koloniegröße und Nestvolumen getestet. Über alle Höhen ($n = 42$) ergab sich eine signifikant positive Korrelation von $r = 0,70$ mit $p < 0,001$ (Pearsons Maßkorrelationskoeffizient). Innerhalb der Höhen ($n = 12$) konnte ebenfalls eine positive Korrelation festgestellt werden (650 m: $r = 0,589$ und $p < 0,05$; 830 m: $r = 0,599$ und $p < 0,05$; 950 m: $r = 0,542$ und $p < 0,05$). Allerdings gibt es Unterschiede zwischen den Höhen, wieviel Volumen (cm³) pro Arbeiterin im Nest vorhanden war. Auf 650 m sind es $5,8 \pm 2,4$ cm³ für eine Arbeiterin, auf 830 m $6,8 \pm 1,3$ cm³ und auf 950 m $4,8 \pm 2,3$ cm³. Der Unterschied zwischen 830 m und 950 m ist signifikant ($t = 2,656$, $p < 0,05$).

Abschließend wurde eine mögliche Korrelation der Holzwallhöhe bzw. des gesamten Holzwalls (cm³) mit der Koloniegröße eines Nestes untersucht ($n = 38$). Mit Pearsons

Maßkorrelationskoeffizienten (r) ergab sich unter Einbeziehung aller Nester eine positive Korrelation von Koloniegroße mit Holzwallhöhe ($r = 0.43$, $p < 0.01$) und der Größe des gesamten Holzwalls ($r = 0.33$, $p < 0.05$). Auf den einzelnen Höhen konnten keine signifikanten Abhängigkeiten beider Meßgrößen festgestellt werden.

4.7.4 Aktivität

Diacamma sp. war auf allen Höhen über 24 Stunden aktiv (Abb. 4.7.2). Die einzelnen Nester zeigten individuell unterschiedliche Aktivitätsmuster, die auf keinerlei Begrenzung auf einen Tageszeitraum rückschließen ließen, sondern eher auf Aktivität „nach Bedarf“. Primäres Ziel dieser Messungen war es aber, das Maß der Aktivität von *Diacamma* sp. über die Höhen zu vergleichen. Werden die direkt an den Nestern aufgenommenen Bewegungen zwischen den Höhen verglichen, so war die Aktivität auf 830 m signifikant höher als auf 650 m ($t = -4.4848$; $p < 0.001$) und auf 950 m ($t = 3.200$; $p < 0.01$). Auf 950 m war zwar eine stärkere Aktivität zu verzeichnen als auf 650 m, aber die beiden Höhen zeigen keinen signifikanten Unterschied.

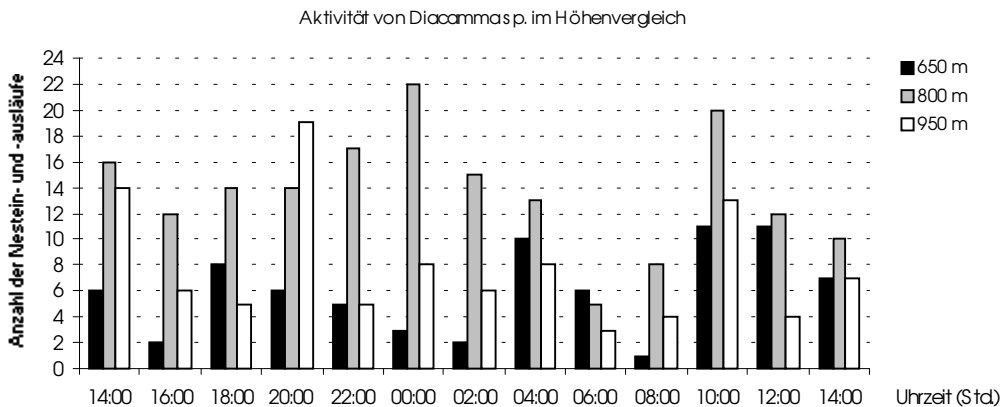


Abb. 4.7.2: Anzahl der Nestein- und -ausläufe von *Diacamma* Arbeiterinnen der neun Untersuchungsneester auf 650 m und 830 m sowie der acht Untersuchungsneester auf 950 m. Die Messungen werden hier auf der Zeitskala der ersten Messung zusammengefaßt.

Die aufgeführten Bewegungsanzahlen sind korrigierte Werte, da auf Höhe B (830 m) und B3 (950 m) an einzelnen Nestern Auseinandersetzungen von *Diacamma* sp. mit *Leptogenys* Raubzügen beobachtet wurden. Diese führten punktuell zu einer stark erhöhten Aktivität an dem betroffenen *Diacamma* Nest und die resultierenden Meßwerte beeinflussten erheblich den Gesamteindruck der „normalen“ Aktivität (Abb. 6.4.15 und Abb. 6.4.16). Um eine repräsentative, vergleichbare Gesamtaktivität von *Diacamma* sp. auf der jeweiligen Höhe zu erhalten, wurde eine Korrektur für die durch *Leptogenys*-Raubzüge erhöhten Aktivitätswerte durchgeführt, indem der Mittelwert aus den nicht beeinflussten Meßwerten des Nestes ermittelt und eingesetzt wurde. Auf gleiche Weise wurde ein Wert auf Höhe B korrigiert, der punktuell durch eine starke Bautätigkeit (Arbeiterinnen trugen Erdklumpen aus dem Nest) eine überdurchschnittlich erhöhte Aktivität wiedergab (Abb. 6.4.13). Dieses Verfahren konnte auf ein Nest auf 950 m nicht angewendet werden (Abb. 6.4.18), da der *Leptogenys*raubzug hier sehr lange andauerte und keine klaren Grenzen zur normalen Aktivität gezogen werden konnten. Alle Aktivitätsmessungen sind im Anhang aufgeführt (6.4; S.173). Sie verdeutlichen auch die sehr unterschiedliche Aktivität der einzelnen Nester einer Höhe.

4.7.5 Nahrungsspektrum

Das Beutespektrum umfaßte überwiegend verschiedene Arthropoden wie z.B. Acarina, Araneida, Collembola, Coleoptera, Diptera, Ensifera, Hymenoptera (insbesondere Formicidae), Isoptera und verschiedenste Larven (Tab. 4.7.7). Auf jeder Höhe wurden ca. 60 % identifizierbare tierische Beuteobjekte eingetragen. Das taxonomische Spektrum der eingetragenen Beuteobjekte wies keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Höhen auf. Allerdings wurden auf den unteren beiden Höhen mit je fünf Individuen Termiten am häufigsten eingetragen, was einen Anteil von ca. 25 % an den bestimmmbaren tierischen Beuteobjekten ausmachte. Auf 950 m hingegen wurde während 12 Stunden Fangzeit nicht eine Termiten eingetragen. Weiterhin konnten noch 1) pflanzliche Objekte wie Laubpartikel, kleinste Hölzchen und Blüten, 2) kleine grüne Faecesbällchen, 3) ein Pilzstückchen und 4) nicht identifizierbare Objekte abgesammelt werden. Da *Diacamma* sp. auch an Honigwasserködern beobachtet wurde, kann sie als omnivor eingestuft werden.

Tab. 4.7.7: Anzahl bzw. Prozentanteil und Einordnung der an *Diacamma* sp. Nestern abgefangenen Beuteobjekte pro Untersuchungshöhe.

Beuteobjekte	650 m (n/%)	830 m (n/%)	950 m (n/%)	Total n/Anteil %
Tierisch	21/60	20/55,6	21/56,8	62/57,4
Pflanzlich	5/14,3	2/5,5	8/21,6	15/13,9
Fungi	0/0	1/2,8	0/0	1/0,9
Faeces	4/11,4	3/8,3	4/10,8	11/10,2
Nicht identifizierbar	5/14,3	10/27,8	4/10,8	19/17,6
Σ	35/100,0	36/100,0	37/100,0	108/100,0

Zwischen den Höhen erwiesen sich die Fangzeiten als stark unterschiedlich (Tab. 4.7.8). Auf 950 m wurde mit 12 Stunden für 37 Beuteobjekte die längste Fangzeit benötigt und auf 830 m mit 5 Stunden für 36 Beuteobjekte die kürzeste. Berechnet man die Anzahl der abgefangenen Beuteobjekte auf 5 Stunden für alle Höhen, so war die Fangleistung auf 950 m signifikant geringer als auf 830 m ($\chi^2 = 8,16$; $p < 0,01$).

Tab. 4.7.8: Anzahl der abgefangenen Beuteobjekte und dafür benötigte Fangzeit in Stunden und geschätzte Anzahl von eingetragenen Beuteobjekte in 24 Stunden im Höhenvergleich.

Höhe	Fangzeit (Std.)	Beuteobjekte (n)	Beuteobjekte / 5 h
650 m	8	35	21,9
830 m	5	36	36
950 m	12	37	15,5

4.7.6 Umsetzversuche

Um im folgenden die Darstellung der Ergebnisse zu vereinfachen, werden die Vergleichsnester, die auf den beiden Ursprungshöhen (650 m und 950 m) ausgegraben und wieder ausgesetzt wurden, als VN650 und VN950 bezeichnet. Die zwischen den Höhen umgesetzten Nester werden als UN650 und UN950 bezeichnet, wobei die Höhenangabe die Höhe bezeichnet, auf der die Nester ausgesetzt wurden. Demnach wurden also die UN650 auf 950 m ausgegraben und auf 650 m ausgesetzt.

Von den Umsetznestern konnten alle 12 Nester wiedergefunden werden und von den Vergleichsnestern 11. Ein Nest auf 950 m war nicht mehr auffindbar und es gehen nur fünf VN950 in die Auswertung ein.

Für die Berechnung der Flächen und Volumina wurde in gleicher Weise verfahren wie in 4.7.2 beschrieben. Zusätzlich jedoch mußten hier Berechnungen des Gangvolumens durchgeführt

werden (siehe unten). Als Fläche wurde hier als Annäherung das Rechteck gewählt (Länge a x Breite b) und als Volumenannäherung der Zylinder mit elliptischer Deckfläche (siehe 3.5.2).

Nestgröße: Der Exponierungszeitraum von drei Wochen war ausreichend, um von allen 11 Vergleichskolonien (beider Höhen) zum Bau neuer Nester mit Nistkammern genutzt zu werden. Von den UN650 hatten fünf Nester mindestens eine Nistkammer und ein Nest bestand nur aus einem Gang (Tab. 4.7.9). Von den UN950 hatten nur zwei Nester mindestens eine Nistkammer und vier Nester bestanden nur aus einem Gang. Demnach wirft ein statistischer Vergleich der Nistkammergröße (Tab. 4.7.9) das Problem auf, daß die UN950 in diesen Vergleich nicht mit einbezogen werden können, da in nur zwei Fällen Nistkammern vorhanden waren und in vier Fällen der Bereich *Gang* nicht von dem Bereich *Nistkammer* unterschieden werden konnte. Im weiteren Sinne können die Gänge jedoch als *Nistraum* betrachtet werden, da sie tatsächlich von der Kolonie als solcher genutzt wurden. Daher wurde hier im Falle der insgesamt fünf Nester ohne Kammern der Gang für die Berechnung der Nistraumfläche und des Nistraumvolumens herangezogen. Durch die hier fehlende Trennung von Gang und Nistraum, ist es aber erforderlich bei den Nestern mit Nistkammer den Gang bis zur 1. Nistkammer mit in die Berechnung einzubeziehen, um eine Vergleichbarkeit zu gewährleisten.

Der Vergleich der beiden Versuchsnesttypen innerhalb einer Höhe ergab, daß sich Nistraumfläche und -volumen sowie die Fläche der Eingangsöffnung der Umsetznester nicht unterschieden. Faßt man demnach alle Nester einer Höhenstufe zusammen (UN und VN; n = 12) und vergleicht ihre Bauweise zwischen 650 m und 950 m, ergaben sich für alle drei Parameter signifikante Unterschiede: auf 650 m waren Nistraumfläche (T-Test: $t = 2,188$, $p < 0,05$), Nistraumvolumen ($t = 2,988$, $p < 0,01$) und Eingangsöffnung ($t = 2,96$, $p < 0,01$) signifikant größer als auf 950 m. Die Zunahme des Signifikanzgrades von Fläche zu Volumen zwischen den Höhen ist auf den ebenfalls stark signifikanten Unterschied der Kammerhöhe zurückzuführen ($t = 3,615$, $p = 0,002$). Auf 650 m beträgt die mittlere Höhe $3,5 \pm 0,5$ cm und auf 950 m $2,8 \pm 0,4$ cm.

Die Tiefe der größten Kammer war (siehe oben) nicht für alle Nester zu ermitteln. Da aber die Gänge der fünf Nester ohne Kammer gleichzeitig den Nistraum darstellen, wird hier ihr tiefster Punkt als Wert mit einbezogen. Demnach beträgt die durchschnittliche Tiefe des größten Nistraumes für VN650 $13,7 \pm 3,6$ cm, für UN650 $17,0 \pm 6,2$ cm, für VN950 $22,2 \pm 7,4$ cm und für UN950 $17,4 \pm 6,8$ cm. Vergleiche innerhalb und zwischen den Höhen mittels des t-Tests ergaben keine signifikanten Unterschiede. Es fällt jedoch auf, daß der Nistraum der VN650 am niedrigsten und der der VN950 am tiefsten im Boden liegen, wohingegen die Umsetznester beider Höhen zwischen diesen Werten bei ca. 17 cm lagen.

Tab. 4.7.9: Mittlere Anzahl der Kammern und Arbeiterinnen, Grundfläche und Volumen der Nistkammern sowie der durchschnittliche Anteil (%) der Koloniegröße der Ursprungsnester der Vergleichs- und Umsetznester auf 650 m und 950 m.

	VN650	UN650	VN950	UN950
Nester m. Kammern	6 (100%)	5 (83,3%)	5 (100%)	2 (33,3%)
Kammerzahl (Ø)	$1,8 \pm 0,8$	$2,3 \pm 1,4$	$1,2 \pm 0,4$	$0,5 \pm 0,8$
Nistraumfläche (cm ²)	$252,8 \pm 121,3$	$239,5 \pm 141,3$	$160,5 \pm 45,3$	$156,8 \pm 68,4$
Nistraumvolumen (cm ³)	$850,7 \pm 456,6$	$731,9 \pm 458,8$	$416,9 \pm 179,0$	$349,5 \pm 182,7$
Eingangsöffnung (cm ²)	$8,0 \pm 1,6$	$5,9 \pm 2,2$	$4,9 \pm 1,6$	$4,6 \pm 0,8$
Koloniegröße (n)	100 ± 44	82 ± 54	85 ± 25	90 ± 34
Anteil v. Urnest (%)	$86,3 \pm 19,7$	$75,2 \pm 23,3$	$67,3 \pm 19,5$	$62,1 \pm 22,5$

Für die Variablen Nistraum und Koloniegröße (Arbeiterinnenzahl) ergab sich auf beiden Untersuchungshöhen eine positive Korrelation (Maßkorrelationskoeffizient (r) von Pearson: 650 m: $r = 0,65$, $p < 0,05$, $n = 12$ und 950 m: $r = 0,60$, $p < 0,05$, $n = 11$), sowie auch für Individuenzahl und Nistraumvolumen auf 650 m ($r = 0,57$, $p < 0,05$). Auf 950 m konnte keine Korrelation festgestellt werden.

Zu beachten ist, daß die mittlere Arbeiterinnenzahl pro Nest (Tab. 4.7.9) keine großen Unterschiede aufwies. Hieraus wird deutlich, daß die Arbeiterinnen auf 650 m in einem vergleichbaren Zeitraum signifikant mehr Erdvolumen ausgruben als die Arbeiterinnen auf 950 m. Pro Arbeiterin sind dies auf 650 m $12,2 \pm 4,4 \text{ cm}^3$ und auf 950 m $4,5 \pm 2,0 \text{ cm}^3$ ($t = 3,212$, $p < 0,01$).

Wird der durchschnittliche prozentuale Anteil der Koloniegröße der Vergleichs- und Umsetznester von ihren Ursprungsnestern berechnet (Tab. 4.7.9), so haben auf beiden Höhen die Vergleichsnester einen größeren Anteil als die Umsetznester, es wird aber keine Signifikanz erreicht. Vergleicht man unter dem gleichen Aspekt die Höhen gegeneinander, so zeigt sich, daß in den Nestern ($n = 12$) auf 650 m deutlich mehr Arbeiterinnen ($80,7 \pm 21,4 \%$) wiedergefunden werden konnten als auf 950 m ($64,7 \pm 20,2$). Allerdings wird auch hier kein Signifikanzniveau erreicht.

Eingangsbereich: Ein Holzwall (HW) bzw. Erdwall (EW) um den Nesteingang war nicht immer vorhanden (Tab. 4.7.10), und eine sinnvolle Auswertung der Meßwerte ist daher nicht möglich. Werden aber die Nester auf 650 m und 950 m jeweils zusammengefaßt, so wird deutlich, daß auf 650 m insgesamt neun Kolonien mit dem Bau eines EW oder HR begonnen hatten, im Gegensatz zu nur drei Nestern auf 950 m.

Tab. 4.7.10: Anzahl der Holzwälle (HW) und Erdwälle (EW) pro Höhe (650 m und 950 m) und Nesttyp (Umsetznester (UN) oder Vergleichsnestern (VN)).

	UN650	VN 650	VN950	UN950
HR (n)	3	1	1	1
EW (n)	1	4	0	1
Σ	4	5	1	2

Die mittlere Größe der Eingangsöffnung, berechnet als Ellipse, ergibt für VN650 $8,0 \pm 1,6 \text{ cm}^2$, für UN650 $5,9 \pm 2,2 \text{ cm}^2$, für VN950 $4,9 \pm 1,6 \text{ cm}^2$ und für UN950 $4,6 \pm 0,8 \text{ cm}^2$. Die beiden Nestgruppen unterscheiden sich innerhalb einer Höhe weder auf 650 m noch auf 950 m. Die Eingänge auf 650 m waren jedoch signifikant größer als die auf 950 m ($t = 3,038$, $p < 0,01$).

4.7.7 *Pheidole* sp.21 in *Diacamma* sp. Nestern

Während der Ausgrabungen 1998 wurden *Pheidole* sp.21 Nester mehrfach in den Wänden von *Diacamma* sp. Nestern gefunden. Ihre Häufigkeit und Lage wurde während der Ausgrabungen 1999 genauer untersucht und aufgenommen: in je 14 *Diacamma* Nestern pro Höhe wurde *Pheidole* sp.21 auf 650 m und 830 m in neun Nestern (64 %) und auf 950 m in acht *Diacamma* sp. Nestern (57%) gefunden. *Pheidole* sp.21 wurde einmal mit der Winkler-Methode erfaßt und konnte einige Male nach dem Ausstreuen von Ködern (salzige Cracker) um den *Diacamma* Nesteingang dort beobachtet werden. Während der Nestsammlungen (siehe auch 4.6.1) konnte kein unabhängiges *Pheidole* sp.21 gefunden werden.

Bei ca. 50 % aller *Pheidole* Funde waren nur ein bis zwei kleine Nestkammern vorhanden (Größe: $\emptyset = 1 - 3 \text{ cm}$), seltener waren bis zu fünf Nester und nur einmal auf 650 m und 950 m sowie zweimal auf 830 m wurden sehr große *Pheidole* Kolonien gefunden. Letztere bestanden aus mindestens 20 Kammern, die sich um das gesamte *Diacamma* Nest (Gang, Hauptkammer, Abfallkammer) herum, in den Wänden verteilt, befanden (Größe: bis 20 cm^3). Eine solche Kolonie wurde nicht ausgezählt, aber es kann ohne Zweifel von mehreren tausend Individuen ausgegangen werden. Es konnten auch Nestgründungen gefunden werden. In einem Nest auf 650 m kamen in drei separaten Kammern Königinnen mit Brut vor. In einer der Kammern wurden zwei Königinnen zusammen vorgefunden.

Die Gänge der Nester von *Pheidole* sp.21 (ca. 2 – 3 mm Durchmesser) mündeten in das *Diacamma* sp. Nest. Im Falle von mehreren *Pheidole* Nestkammern standen diese ebenfalls

durch Gänge miteinander in Verbindung. Die Nestkammern lagen zwischen zwei und fünf Zentimeter tief in den Wänden des *Diacamma* sp. Nestes. Die Lage der *Pheidole* Kolonie innerhalb des *Diacamma* Nestes erwies sich als sehr unterschiedlich (Tab. 4.7.11).

Tab. 4.7.11: Angabe der Fundhäufigkeit und Lage von *Pheidole* sp.21 Nestern in *Diacamma* sp. Nestern auf den drei Untersuchungshöhen zwischen 650 m und 950 m.

Höhe (N.N.)	Eingang	Gang	Hauptkammer	Abfallkammer	Zwischenboden
650 m	2	2	3	6	0
830 m	2	3	5	4	3
950 m	1	2	3	4	0
Σ	5	7	11	15	3

Am häufigsten nistete *Pheidole* tief im *Diacamma* Nest in der Wand um Abfallkammer und Hauptkammer. Das erste *Pheidole* Nest lag auf 650 m durchschnittlich nach 15,4 cm vom Eingang aus in der Wand des *Diacamma* Nestes, auf 830 m nach 16,6 cm und auf 950 m nach 23,8 cm. Vergleicht man diese Angaben mit der mittleren Ganglänge zur ersten Nistkammer (Tab. 4.7.2) so bestätigt dies, daß die meisten Nester in der Näher der Hauptkammer bzw. Abfallkammer lagen.

In drei Umsetznestern konnte nach drei Wochen jeweils eine *Pheidole* sp.21 Königin gefunden werden. Auf 950 m hielt sich die Königin in einer von *Diacamma* ausgegrabenen Seitentasche (3 cm breit, 3 cm hoch, 2 lang) auf. Auf 650 m befand sich die Königin ebenfalls in einer kleinen von *Diacamma* ausgegrabenen Seitentasche (3 cm breit, 3 cm lang und 1 cm hoch) zusammen mit drei *Diacamma* Arbeiterinnen und eine kam aus der Hauptkammer gelaufen.

Weiterhin wurden während der Ausgrabungen *Pheidole* Arbeiterinnen an *Diacamma* Beute sowie in der Abfallkammer gesehen.

4.7.7.1 Zusammenfassung

1) Signifikante Veränderungen untersuchter Parameter an *Diacamma* sp. Nestern von 650 m bis 950 m:

- Der Abstand zwischen den Nestern nahm deutlich zu.
- Die Kammerhöhe nahm ab.
- Die Tiefe der Hauptkammer nahm zu.
- Die Standardabweichung der Größe des Nesteingangs nahm zu.

2) Signifikanter Unterschied von 950 m zu den unteren beiden Höhen:

- Der Gang zur 1. Nistkammer war länger.
- Die Kammerform, ausgedrückt durch die Proportionalität von Länge und Breite, war quadratischer.
- Die Beutefangleistung war geringer als auf 830 m.

3) Signifikanter Unterschied von 650 m zu den oberen beiden Höhen:

- Die Grundfläche bzw. die Dicke des Holzwalls war auf 830 m und 950 m größer als auf 650 m.

4) Signifikanter Unterschied von 830 m zu 650 m und 950 m:

- Der Holzwall auf 830 m war höher.
- Die Nestfläche, das Nestvolumen und das Volumen pro Arbeiterin waren größer.
- Die Kolonie und die Aktivität waren größer.

5) Korrelationen:

- Die Nestgröße war mit der Koloniegröße positiv korreliert.
- Der gesamte Holzwall und seine Höhe waren mit der Koloniegröße positiv korreliert.

- Es gab keine Korrelation zwischen Aktivität und Koloniegröße bei einer Messung über 24 Stunden.

6) Sonstiges:

- Der Gangverlauf zur Hauptkammer ist von der Topographie des Geländes abhängig. Führte der Gang in einen Hang, verlief er meist gerade und flach. Ging er von einer ebenen Fläche aus führte er meist gewinkelt und mit senkrechten Abschnitten in die Tiefe.

Zwischen Umsetznestern und Vergleichsnestern gab es innerhalb einer Höhe keinen Unterschied in bezug auf Nestfläche und –volumen sowie der Größe der Eingangsöffnung. Zwischen den Höhen ergab sich zwischen allen drei Größen ein signifikanter Unterschied.

5 DISKUSSION

5.1 Methodendiskussion

Zur besseren Einschätzung der Ergebnisse möchte ich der Diskussion ein Kapitel voranstellen, das sich kritisch mit den verwendeten Methoden beschäftigt. Insbesondere werden mögliche Fehlerquellen der angewandten Methoden diskutiert, sowie die Eignung der Sammelmethode für die Erfassungen in unterschiedlichen Habitaten. Dies soll im Hinblick auf Verbesserung der Methodenanwendung in zukünftigen Untersuchungen und zur besseren Einschätzung der hier erhaltenen Ergebnisse erfolgen. Gerätemessfehler wurden an der entsprechenden Stelle im Methoden- oder Ergebnisteil behandelt und werden hier nur in soweit diskutiert, wie sie einen Einfluß auf die Verwendbarkeit der Ergebnisse haben

5.1.1 Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsmessung

Die verwendeten TinyTalk II Meßgeräte für die Messungen der relativen Luftfeuchtigkeit waren nicht uneingeschränkt nutzbar. Die Luftfeuchtigkeitsmeßgeräte neigen nach Werksangaben zur Kondenswasserbildung bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von mehr als 98 %. Dies führte wahrscheinlich zur Korrosion der Geräte, die 1996 benutzt wurden, so daß sie komplett ausgetauscht werden mußten. Die neuen Luftfeuchtigkeitsmeßgeräte wiesen zwar auch während der Trockenzeiten 1997 und 1998 wiederholt einzelne Fehlmessungen im Sättigungsbereich der Luftfeuchtigkeit auf (siehe 4.1.2), doch ließen diese sich durch lange Laufzeiten und einen entsprechend umfangreichen Datensatz auffangen. Daher lieferten diese Geräte trotz ihrer Schwächen in hohen Luftfeuchtebereichen repräsentative Daten, die für die vorliegende Fragestellung ausreichend waren. Für Feinmessungen der relativen Luftfeuchtigkeit nahe des Sättigungspunktes sind diese Geräte jedoch unbrauchbar.

Die zehn Temperaturmeßgeräte funktionierten einwandfrei, bis auf den Defekt eines Gerätes 1996. Allerdings sind die Temperaturmessungen aufgrund des potentiellen Meßfehlers der Geräte mit Vorsicht zu betrachten (siehe auch 4.3.1). Während einer Testmessung untereinander wies die Durchschnittstemperatur der TinyTalk Temperaturmeßgeräte einen Meßfehler von ca. 0,25°C der auf. Das ist eine recht hohe Abweichung für die durchgeführten Messungen, da die Temperaturunterschiede oft im Bereich von 0,1°C lagen. Daher müssen vor allem die Meßwerte mit Vorsicht betrachtet werden, die mit nur einem Meßgerät über einen kurzen Zeitraum von nur wenigen Tagen aufgenommen wurden. Von Jahr zu Jahr wiederholte, mit wechselnden Meßgeräten durchgeführte Messungen, halte ich jedoch für aussagekräftig und verlässlich. Sie beruhen auf einem sehr großen Datensatz (48 Messungen/Tag), und durch die Mittelung der Messungen kann davon ausgegangen werden, daß ein normalverteilter Meßfehler der Einzelmessungen korrigiert werden kann.

Am Boden wurde die Lufttemperatur 2 cm über der Bodenoberfläche gemessen. Dies entspricht zwar nicht genau der Temperatur in Laubstreu- und Humusschicht, in der die Großzahl der am Boden lebenden Ameisen foragiert und nistet, doch wird sie hier als gute Annäherung angesehen. Direkte Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsmessungen in Laubstreu- und Humusschicht waren im Rahmen dieser Untersuchung nicht durchführbar. Das Mikroklima beider Schichten ist stark durch den Wechsel von Trockenheit und Nässe beeinflusst. Der Zeitraum für das lokale Abfließen bzw. Verdampfen von Staunässe kann z.B. je nach Hanglage, Bodenbeschaffenheit, Laub- und Humusschichtdicke stark differieren. Daher wären hier zur Erfassung von Temperatur- und Luftfeuchtigkeit viel umfangreichere und detailliertere Messungen notwendig gewesen, wofür diesem Projekt nicht genügend Meßgeräte zur Verfügung standen.

Zur Einschätzung der Temperaturveränderung von 2 cm oberhalb des Bodens bis in die oberste Schicht des Oberbodens wurden weitere Messungen in 2 cm, 12 cm und 20 cm Bodentiefe durchgeführt (Abb. 4.3.12). Die Vergleichbarkeit der Durchschnittstemperaturen ist aus oben genannten Gründen eingeschränkt und wurden zudem in unterschiedlichen Jahren aufgenommen. Zudem wurden die Messungen in 2 cm Bodentiefe während des El-Nino Phänomens 1998 durchgeführt, wodurch eine potentiell stärkere Erwärmung des Bodens die Messungen beeinflusst haben könnte. Im allgemeinen nimmt das El-Nino Jahr in Bezug auf die Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsmessungen eine Sonderstellung ein, dessen möglicher Einfluß auf die erhobenen Daten im entsprechenden Kapitel bewertet wird. Generell jedoch gilt, daß die Auswirkungen des El-Nino mit zunehmender Höhe abnahmen (Abb. 4.3.6).

5.1.2 Der Mini-Container Test zur Messung der biologischen Aktivität des Edaphons

Die mit Hilfe des Mini-Container Tests zur Messung der biologischen Aktivität gewonnenen Ergebnisse (siehe 9.3) erwiesen sich als unbrauchbar und sind für die Diskussion nicht zu verwenden. Zwar konnte bei den Laubstremessungen eine Gewichtsabnahme zwischen 16 % und 20 % festgestellt werden, aber ihre Ursache kann nicht eindeutig auf einen Abbau durch Destruenten zurückgeführt werden.

Das entscheidende Problem zur Beurteilung der Ergebnisse ist die Einschätzung der Trockenheit des Laubs vor und nach dem Versuch, da sich die Belüftung der Öfen als mangelhaft erwies. Die am Ende des Exponierungszeitraumes eingesammelten Container waren naß und während der Trocknung entstand Kondenswasser im Inneren der Öfen, das auch nicht mit Filterpapier am Boden des Ofens ausreichend aufgefangen werden konnte. Es bedurfte einer Trocknungszeit von ca. 32 Stunden, um bei allen Laubstreu-Containern und den meisten Watte-Containern keine weitere Gewichtsreduzierung mehr durch Trocknung zu erreichen. Das vor dem Versuch eingesammelte Laub war weitestgehend trocken, wurde während der Weiterverarbeitung noch trockener und kam vor der Ausbringung im Feld noch für acht Stunden bei 40°C in den Trocknungsöfen. Bei dieser Trocknung entstand kein Kondenswasser. Es wurde allerdings nicht sichergestellt, ob vor dem Versuch durch weitere Trocknung noch eine weitere Gewichtsreduzierung zu erlangen gewesen wäre. Daher ist nicht mit Sicherheit auszuschließen, daß beim Auswiegen am Ende des Versuchs ein nicht unerheblicher Anteil des Gewichtsverlustes durch eine vorherige stärkere Trocknung als bei der Einwaage verursacht wurde. Auch kann keine zu erwartende Abbaurate formuliert werden, da die Methode noch nicht in den Tropen angewandt wurde. Die in Deutschland ermittelten relativen Abbauraten (k_r) betragen pro Woche je nach angebotenen Substrat und Habitat zwischen 1,1 % (Fichtennadelabbau in einem gesundem Fichtenwald) und 9,1 % (Wiesenheu in Ackerboden; Eisenbeis et al. 1996). Für die tropischen Wälder wäre ebenfalls ein Substratumsatz in diesem Bereich zu erwarten gewesen, da ihre Abbaurate der anderer Klimate vergleichbar ist; der Laubstreuabbau kann sogar geringer sein als in den gemäßigten Breiten (Whitmore 1973). Als potentielle Fehlerquelle für den geringen Substratabbau könnte das angebotene Laub selbst in Frage kommen. Zur Bestückung der Container sammelte ich ausschließlich oben auf der Laubstreuauflage liegende Laubblätter. Dieses Laub ist aber im Verhältnis zu tiefer gelegenen Blättern noch verhältnismäßig frisch und könnte diverse (für Destruenten eventuell unverträgliche) Sekundärstoffe des Pflanzenstoffwechsels enthalten haben. Ebenfalls nicht optimal könnte auch die Position des Mini-Container-Stabes in der unteren Laubstreuauflage gewesen sein. Eine noch tiefere Positionierung direkt auf der Humusschicht wäre vermutlich vorteilhaft gewesen, da sich dort mehr Destruenten aufhalten als in den darüber liegenden Schichten der Laubstreu (Topp 1981).

Zusammenfassend wären für eine sinnvolle Anwendung dieser Methode in den Tropen weitere Versuchsreihen, längere Exponierungszeiträume und professionelle Trockenöfen notwendig gewesen. Zudem nahm allein der Zusammenbau, die Bestückung und das Einwiegen der 216 Mini-Container mit Watte oder Laubstreu ca. zwei Tage in Anspruch. Auch ist zu beachten, daß

am Ende des Exponierungszeitraums alle Container unter einem Binokular auf darin sitzenden Schmutz bzw. Tiere untersucht werden müssen. Insofern ist diese Methode in den Tropen nicht für den „normalen“ Feldgebrauch geeignet und sollte nur bei einem Feldaufenthalt von mehr als drei Monaten und Zugang zu entsprechender Laborausstattung angewendet werden.

5.1.3 Sammelmethode am Boden

Die durchgeführten Nestsammlungen, die Erhebung des potentiellen Nistraumes und die Winklermethode erwiesen sich als effektive Untersuchungsmethoden. Die für die Winklermethode verwendete Probengröße von $\frac{1}{4}$ m² erwies sich zudem als sehr handlich. Es war auf jeder Untersuchungshöhe ohne Probleme möglich, in dem sehr variablen Gelände auch an steileren Hanglagen Proben zu nehmen. Der $\frac{1}{4}$ m² erwies sich auch für die Nestsammlung als ideale Probengröße, vor allem in Bezug auf die benötigte Arbeitszeit (2-3 Std./Arbeitsfläche). Zudem war so die Vergleichbarkeit zu den Winkleraufnahmen gewährleistet.

Die parallel zur Nestsuche durchgeführte Aufnahme von diversen abiotischen Parametern der Laubstreu-, Humus- und Oberbodenschicht sowie des gefundenen Totholzes war gut praktikabel, und die gebildeten Kategorien waren sinnvoll. Doch die neben den in 3.3.3.2 aufgeführten noch zusätzlich aufgenommenen Parameter Feuchtigkeit und Verpilzung der Arbeitsflächen erwiesen sich als nicht brauchbar (9.2). Die Feuchtigkeit ist nicht nur stark wetter- sondern auch tageszeitenabhängig und wäre nur dann ein sinnvoller Parameter, wenn man die Messungen entlang des Höhengradienten jeweils in einem relativ kurzen Zeitraum vornehmen würde. Auch war ein Abschätzen der Feuchtigkeit einer Fläche (ohne Meßgeräte) nicht ganz einfach, aber die im Anhang aufgeführten Klassifizierungen waren prinzipiell gut einzuhalten. Pilze spielen in den Tropen eine sehr wichtige Rolle beim Abbau toten organischen Materials und als Nahrungsressource für Meso- und Makrofauna (Fittkau & Klinge 1973). Der Prozentsatz der sichtbaren Verpilzung einer Gesamtarbeitsfläche sollte grobe Hinweise auf ihre Abundanz entlang des Höhengradienten erbringen. Hierbei ergaben sich zwei Probleme: einerseits waren die meisten der sichtbar verpilzten Areale so klein, daß eine prozentuale Abschätzung und vor allem Differenzierung zwischen den Flächen nicht möglich war, und andererseits setzte sich die Verpilzung auch auf einigen Flächen in die Tiefe der Laubstreu und Humusschicht fort und erschwerte dadurch zusätzlich eine Kategorisierung. Auch ist es schwer einschätzbar, inwieweit das Ausmaß der sichtbaren Verpilzung tatsächlich die Dichte bzw. Menge des unsichtbaren Hyphengeflechts wiedergibt. Daher war der Versuch, über die sichtbare Verpilzung zu einem sinnvollen Parameter für die unsichtbare Verpilzung des Bodenstratums zu kommen, nicht erfolgreich.

Da die Winklermethode die fouragierenden Individuen in der Laubstreu und die Nestsammlungsmethode die Individuen in den Nestern erfaßt, ergänzen sich die beiden Methoden sehr gut, um sich einen Eindruck über die Verteilung der Ameisenindividuen und ihre Biomasse zu verschaffen. Bei einem Vergleich muß jedoch beachtet werden, daß die Nestsammlung auf einen kleineren Habitatausschnitt begrenzt ist als die Winklermethode. Zwar unterlagen beide Methoden den gleichen Habitatkriterien, aber die Winklermethode erfaßt auch fouragierende Arbeiterinnen aus Mikrohabitaten, die mit der Nestsammlung nicht untersucht wurden (z.B. großes Totholz oder sehr tief im Boden gelegene Nester). Dies veranschaulicht z.B. die Variationsbreite der Mesosomalängen beider Artenspektren (Abb. 4.2.6 und Abb. 4.6.5), da die Nester großer Ameisenarten mit der Nestsammlung nicht erreicht werden konnten. Mit der Winklermethode wurden insgesamt 13 Arten aufgenommen (wie *Diacamma* sp. oder *Odontomachus* sp), die eine größere Mesosomalänge hatten (> 2,4 mm) als die größten Arten der Nestsammlung. Umgekehrt konnte mit der Winklermethode das Artenspektrum der Nestsammlungen auf 800 m und 1140 m zum größten Teil mit erfaßt werden (siehe 4.6.1.1, S.78

Künstlicher Nistraum

Durch das Angebot künstlichen Nistraums (Bambushölzchen) konnte keine Erhöhung der Nestdichte erreicht bzw. Neugründungen angeregt werden. Inwieweit dies auf Bambus selbst als Nistraum zurückzuführen ist, läßt sich nur schwer beurteilen. Meiner Einschätzung und Erfahrung nach sind Bambushölzchen von ihrer Beschaffenheit her sehr gut für den Bau von Totholznestern geeignet, und es läßt sich zumindest prüfen, ob die drei angebotenen Bambusgrößen (Innendurchmessern von 0,2 cm bis 1,1 cm) überhaupt zur Besiedelung durch Ameisen geeignet waren. Es zeigt sich, daß ca. 77 % der gesammelten Totholznester einen Außendurchmesser von $\leq 1,5$ cm hatten. Daraus kann geschlossen werden, daß die schwache Besiedelung nicht primär durch ein unpassendes Angebot an Bambusgrößen verursacht wurde, sondern auf ökologische Ursachen zurückzuführen ist. Eine sinnvolle Erklärung ließe sich anhand der relativ konstanten Nestzahl am Boden von 10 bis 11 Nestern/m² zwischen 600 m und 1000 m herleiten (S.81). Dies ist meiner Meinung nach als Hinweis auf eine maximale Nestdichte zu werten, die die Besiedelung der Bambushölzchen beschränkt haben könnte. Vor dem Ausbringen der Bambushölzchen wurde zwar die Fläche bis auf die Humusschicht freigelegt, doch ergaben die Nestsammlungen (s.o.), daß sich von 100 Totholznestern nur 25 in der Laubstreuenschicht, aber 71 Totholznester in der Humusschicht und 4 im Oberboden befanden. Dies zeigt, daß sich ca. 75 % der Totholznester noch nach der Entfernung der Laubstreuenschicht auf den Arbeitsflächen befunden haben könnten, ganz abgesehen von den noch zusätzlich eventuell vorhandenen Humusnestern und Bodennestern. Es ist anzunehmen, daß es nur wenigen Jungköniginnen gelingen wird, auf so dicht besiedeltem Terrain eine neue Kolonie zu gründen und ein Zeitraum von sieben Wochen für die meisten etablierten Kolonien zu kurz ist, um Satellitennester gründen können und umzuziehen.

5.1.4 Sammelmethode in der niederen Vegetation

Handfang

Das direkte Sammeln per Hand ist für die niedere Vegetation die einfachste und effektivste Sammelmethode. Es ist aber nicht möglich, mit dieser Sammelmethode die Individuen einer Arten quantitativ zu erfassen. Ich habe dies zwar versucht, indem ich pro Pflanze mit zwei Minuten eine zeitliche Sammelgrenze setzte, dies führte aber nicht zum gewünschten Erfolg, da die Fängigkeit der Arten pro Zeiteinheit von Größe und Verhalten abhängig war. Um dieses Problem vergleichbar zur Winklermethode zu lösen, müßte zum Beispiel jede Pflanze abgeschnitten und über einem Trichter ausgeschüttelt werden - eine nicht ernsthaft in Erwägung zu ziehende Methode.

Die vorgenommene Kategorisierung der Pflanzen war sinnvoll und ergab, daß in vergleichbaren Habitaten eine Aufnahme des Durchmessers nicht unbedingt notwendig ist. Wichtig war eine Unterteilung in Kraut- und Strauchschicht, je nach Fragestellung kann auch die weitere Unterteilung der Strauchschicht zusätzliche Informationen bringen. Die Aufnahme der Ameisen pro Pflanze und zusätzlich pro Quadratmeter halte ich für sehr nützlich, da es die Auswertungsmöglichkeiten im Nachhinein vervielfältigt.

Nestsammlung

Ich hatte mir vorgenommen, bei Karton- und Seidennestern ihre Beschaffenheit aufzunehmen, um eventuelle Veränderungen entlang des Höhengradienten aufzuzeigen (siehe 9.7). Doch stellten sich die vorbereiteten Nistraumparameter als schwer kategorisierbar heraus, da sie große Erfahrung und Detailkenntnis der Nesttypen voraussetzen. Anhand der Arbeit von Weißflog (2001) wäre eine bessere Klassifizierung möglich.

Auch halte ich es für unbedingt lohnend bei einer Klassenbildung für Nisttotholz die Kategorie gekammert weiteren Einteilungen zu unterziehen. In dieser Untersuchung galt jedes Totholz als

gekammert, das nicht durchgängig hohl war oder aus solidem Holz bestand. Dementsprechend gab es in dieser Kategorie große Unterschiede. Sehr kleine Arten z.B. kamen immer wieder in stark gefasertem Holz nistend vor, das keinerlei deutlich abgegrenzte Kammern aufwies. Auch war häufig nur ein kleiner Teil des jeweiligen Totholzes gekammert und von Ameisen nicht selten durch Erde ihren Bedürfnissen baulich angepaßt. Eine gute Aufschlüsselung dieser Vielfalt könnte helfen, sehr viel mehr über die Nistbedürfnisse der Arten aussagen zu können. Bei eingehenden Untersuchungen dieses Nistraums sollten sich daher eine Kategorisierung möglichst an der vorgefundenen Realität orientieren und vermeiden, die Kammerung nur zu quantifizieren.

Der Individuenhandfang und die Nestsammlung sind auf gleiche Art und Weise durchgeführte Methoden und es liegt nahe, hier ebenfalls eine optimale Ergänzung beider Methoden anzunehmen (siehe 5.1.3). Wie am Boden ist es auch in der Vegetation wahrscheinlich, daß mit dem Individuenhandfang ein größeres Spektrum an Arten erfaßt wurde, da auch Arten, die am Boden oder arboreal nisten, in der niederen Vegetation potentiell fouragieren können. Aus Tab. 4.3.8, S.68 und aus den Untersuchungen von Brühl et al. (1998) und Malsch et al. (i.Vorb.) kann jedoch geschlossen werden, daß die Artenüberlappung von Boden und niederer Vegetation nur sehr gering ist. Etwas stärker hingegen könnte der Austausch mit der arborealen Region sein. Von *Polyrhachis* z.B. wurden zwar 29 mal fouragierende Arbeiterinnen aus 19 Arten in der niederen Vegetation gefunden, doch insgesamt nur fünf Teilnester, da die meist polydomen Kolonien eher in Kronenregionen zu finden sind (Weißflog 2001). Auch zeigt eine Untersuchung von Malsch et al. (i.Vorb.) in Pasoh, West-Malaysia, daß sich die beiden Vegetationsstraten bis zu 42,8 % ähneln können - ein Wert der auch zwischen zwei Proben innerhalb eines Stratum, z.B. des Bodenstratum, erreicht wird (siehe Tab. 4.3.5; Malsch 2000). Insofern ist es wahrscheinlich, daß das Artenspektrum der Nestsammlungen nicht das der Handsammlungen erfassen kann. Umgekehrt jedoch konnten mit dem Handfang die Arten der Nestsammlung auf 800 m und 1140 m größtenteils mit erfaßt werden, auf 600 m jedoch nur 47,8 % (siehe S. 83). Dies muß bei der Beurteilung der Ergebnisse berücksichtigt werden.

5.2 Einschätzung des Einflusses der in der Studie untersuchten Parameter auf die Artenabnahme der Ameisen mit zunehmender Höhe

In diesem Kapitel werden die Ergebnisse zu den verschiedenen untersuchten Parametern einzeln diskutiert, um die Faktoren, die für die Ameisenabnahme verantwortlich sind, herauszuarbeiten und zu bewerten.

Wenn im folgenden von „den Tropen“ gesprochen wird, sind damit ausschließlich die immerfeuchten Tropen gemeint, in denen dieses Projekt durchgeführt wurde.

5.2.1 Temperatur

Wie in der Einleitung detailliert dargestellt (S.6), sind in den Tropen, im Gegensatz zu den gemäßigten Breiten, die Schwankungen der Tagestemperaturen größer als die der Jahrestemperaturen. Daher ist das tropische Klima von gleichmäßiger Wärme geprägt, und die Durchschnittstemperaturen liegen im Tieflandregenwald bei mindestens 18°C. Diese klimatischen Verhältnisse erstrecken sich bis auf ca. 1000 m – 1200 m. Die Temperatur nimmt entlang eines senkrechten Höhengradienten stetig ab (Jacobs 1988, Köppen 1936). Die Beziehungen zwischen Höhe, Luftdruck und Temperatur wurden von der Internationalen Zivilluftfahrtbehörde (ICAO) in den ISA (Internationale Normatmosphäre-Werte) beschrieben. Danach nimmt die Temperatur zwischen 0 m und 6000 m pro 1000 Höhenmetern um ca. 6,5 °C ab (engl.: lapse-rate). Am Mt. Kinabalu wurde zwischen 560 m und 2700 m in Bodennähe eine etwas geringere lapse-rate von 0,56°C/100 m N.N. gemessen (Brühl et al. 1999) und zwischen 550 m und 3270 m in 1,5 m Höhe ergaben sich 0,55°C/100 m (Kitayama et al. 1999). Die in der

vorliegenden Studie erhobenen Durchschnittstemperaturen zwischen 580 m und 1520 m liegen in einem normalen Bereich zwischen diesen Werten (Boden: 0,61°C/100 m N.N., Vegetation: 0,60°C/100 m N.N.). Die detaillierte Auswertung der Daten zeigt jedoch, daß die Temperatur mit steigender Höhe nicht immer mit einem konstanten Wert pro 100 Höhenmeter abnimmt, sondern auch eine davon abweichende Abnahmedynamik vorliegen kann. Ein Phänomen, daß auch von Pepin (2001) in den gemäßigten Breiten beobachtet wurde. Am East-Ridge war die mittlere Temperaturabnahme in der niederen Vegetation zwischen den Höhenstufen über Jahre gleichbleibend unterschiedlich (Abb. 4.3.15). Zudem nahm die Durchschnittstemperatur nicht nur zwischen den Straten und von Höhe zu Höhe unterschiedlich ab, sondern es ergaben sich auch Unterschiede zwischen Regen- und Trockenzeit (Abb. 4.1.5 und Abb. 4.1.14), und zwischen den mittleren Höchst- und Tiefsttemperaturen innerhalb der niederen Vegetation (Abb. 4.1.17). Zusammengenommen zeigen die Messungen ein sehr differenziertes Temperaturmuster, das gerade unter Berücksichtigung des für Ameisen wichtigen Mikroklimas von Bedeutung sein kann.

Das Mikroklima beeinflußt vor allem Nestlage und Aktivität von Ameisen (Roces & Nunez 1995, Kaspari 1993, Hölldobler & Wilson 1990, Torres 1984, Bernstein 1979). Insbesondere Temperatur hat eine entscheidende Kontrollfunktion in Bezug auf die Aktivität adulter Individuen und die Geschwindigkeit der Brutentwicklung; zwei Größen, die direkt die Wachstumsrate einer Kolonie bestimmen (Porter & Tschinkel 1993, Porter 1988). Petal (1978) listet die Temperaturoptima von 17 temperaten und tropischen Ameisenarten auf, von denen keine Nesttemperaturen unter 19°C aufwies; bei der überwiegenden Mehrheit wurden Nesttemperaturen zwischen 25°C und 30°C gemessen. Hölldobler & Wilson (1990) stellen fest, daß die meisten Ameisenarten, bis auf einige wenige der gemäßigten Breiten, bei Temperaturen unterhalb 20°C nicht mehr voll „funktionstüchtig“ sind und keine Temperaturen unter 10°C tolerieren können. Sie sind damit als stark thermophil einzustufen. Im allgemeinen versuchen Ameisen, die Nesttemperatur durch eine Kombination von fünf verschiedenen Strategien zu kontrollieren: 1) Lokalisation eines guten Nistplatzes, 2) effiziente Nestkonstruktion, 3) Umzüge innerhalb des Nestes, 4) Umzüge zwischen mehreren Nestern (bei Polydomie) und 5) Regulation durch Stoffwechselwärme, die entweder zur Temperaturerhöhung genutzt werden kann, indem die Arbeiterinnen sich lokal akkumulieren, oder zur Temperaturreduktion, indem sie sich im Nest verteilen (Hölldobler & Wilson 1990).

Obwohl die abiotischen und biotischen Unterschiede zwischen Vegetation und Boden offensichtlich sind und in taxonomisch und ökologisch distinkt unterschiedlichen Ameisengemeinschaften resultieren (Brühl et al. 1998, Malsch i. Vorb.), konnten verschiedene Hinweise gefunden werden, daß Temperatur ein wichtiger, in beiden Straten die Artenabnahme von Ameisen mit zunehmender Höhe verursachender Faktor ist. Ihre Einflußnahme kann direkter oder indirekter Natur sein. Im folgenden wird ausschließlich ihr direkter Einfluß diskutiert. Die indirekten Auswirkungen zeigen sich in Form der Beeinflussung und Veränderung weiterer Faktoren, die in den nachfolgenden Kapiteln analysiert werden.

5.2.1.1 Direkter Einfluß auf die Ameisenzönosen am Boden und in der niederen Vegetation

In der vorliegenden Studie konnte am Boden und in der niederen Vegetation eine signifikant positive Korrelation von Temperatur- und Artenabnahme ermittelt werden (Abb. 4.4.2, S.69). Am Boden verliefen die Abnahmen von Artenzahl und Durchschnittstemperatur stetig und in der niederen Vegetation stufenförmig (Abb. 4.4.1). Betrachtet man diese weitestgehend parallelen Verläufe und geht, wie Janzen (1967), davon aus, daß jede Art eine spezifische Toleranzbreite entlang eines Temperaturgradienten besitzt und das Überschreiten dieser Toleranzen eine Verbreitungsbarriere darstellt, dann wäre eine sukzessive Artenabnahme, die der Temperaturabnahme folgt, vorstellbar. Janzen (1967) nimmt weiterhin an, daß der Zusammenhang zwischen Temperatur und Artenabnahme in den Tropen besonders deutlich ist, da die physiologische Toleranzbreiten in Regionen mit gleichbleibenden klimatischen

Bedingungen besonders eng sind. Er folgert daraus, daß die Temperaturabnahme in tropischen Regionen entlang von Höhengradienten stärkere Auswirkungen hat als in gemäßigten Regionen und begründet dies mit zudem geringeren Tages- bzw. Jahres-Temperaturschwankungen (an einem gegebenen Ort bzw. in einer bestimmten z.B. Höhenzone) in den Tropen, die zu einer geringeren Überlappung der Temperaturspektren entlang eines Höhengradienten führen. Dieses Phänomen ist zum Beispiel gut an den am East-Ridge erhobenen Temperaturdaten abzulesen (Abb. 4.1.1, S.23 bis Abb. 4.1.4), die verdeutlichen, daß sich die Temperaturspektren von 580 m und 1140 m in Trocken- wie Regenzeit kaum oder gar nicht mehr überschneiden. Janzen führt weiter aus, daß je geringer diese Überlappung ist und je stärker die Temperaturbereiche gegeneinander abgegrenzt sind, sie umso schärfere Ausbreitungsgrenzen für Organismen darstellen müssen. Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen diese Hypothese insofern, daß die Ähnlichkeit zwischen den Höhen mit zunehmender Entfernung sehr stark abnahm (Tab. 4.3.5, S.66) und zwischen 580 m und 1140 m z.B. schon ein Arten-Turnover von mehr als 70% vorlag. Auch wenn durch Janzens (1967) Hypothese und durch die hier vorliegende positive Korrelation von Artenzahl- und Temperaturabnahme kein kausaler Zusammenhang zwischen Temperatur- und Ameisenartenabnahme hergestellt werden darf, so verstärken doch beide das potentielle Gewicht des abiotischen Faktors Temperatur erheblich und unterstützen die hier gefundenen ökologischen Hinweise auf direkten Temperatureinfluß (siehe unten).

Die vorliegenden Temperaturdaten der niederen Vegetation scheinen zudem durch den unterschiedlichen Verlauf von Höchst- und Tiefsttemperaturen (Abb. 4.1.17, S.34) darauf hinzuweisen, daß vor allem die mittleren Tiefsttemperaturen für den stufenförmigen Abnahmeverlauf der Durchschnittstemperaturen verantwortlich zu machen sind. Doch muß beachtet werden, daß biologisch für das Vorkommen einer Art vor allem das Unterschreiten bestimmter Grenztemperaturen bzw. eine artspezifische minimale Wärmesumme für bestimmte Zeitspannen entscheidend ist. Da in den Tropen das „Tageszeitenklima“ bestimmend ist, könnte es sein, daß die täglichen Tiefsttemperaturen diese kritischen Grenzbereiche recht gut widerspiegeln. Es wäre meiner Meinung nach lohnend, an exemplarischen Arten im Labor experimentell diese Grenzbereiche zu bestimmen und mit den tatsächlichen Ausbreitungsgrenzen dieser Arten sowie den dort herrschenden Temperaturen zu vergleichen.

Die Abnahme der Arten- und Individuenzahlen im Bodenstratum gibt eine Vorstellung davon, wie die von der Temperatur induzierte Abnahme vor sich gehen könnte (Abb. 4.3.4 S.63). Es zeigt sich, daß die Individuenabnahme deutlich steiler verläuft als die Artenabnahme. Dieses sich verändernde Art/Individuen-Verhältnis könnte z.B. auf eine Verkleinerung der Kolonien mit zunehmender Höhe hinweisen und unter Einbeziehung der Tatsache, daß Ameisen erst ab einer für jede Art charakteristischen Koloniegröße Geschlechtstiere produzieren (Hölldobler & Wilson 1990), zu einer sukzessiven Ausbreitungsgrenze führen. Darauf weist auch die Ähnlichkeit der Proben untereinander hin. Die Artenzusammensetzung der Nachbarzönosen auf 580 m, 830 m und 1140 m ähnelte sich jeweils zwischen 45 % und 53 % (Tab. 4.3.5, S.66), die Probenähnlichkeit innerhalb der Höhenstufen jedoch nahm von 51,6 % auf 15,8 % ab (Tab. 4.3.7, S.68). Dieses Phänomen muß auf eine zunehmend verringerte Individuendichte zurückgeführt werden, bei einer im Verhältnis weniger stark abnehmenden Artenzahl.

Der direkte Vergleich der Individuenzahlen in Nestern und Laubstreu anhand der mit der Winklermethode und der Nestsammlung erfaßten gemeinsamen Arten ergab (Abb. 4.6.6, S.79), daß die Individuenzahlen in der Laubstreu zwischen 650 m und 850 m genauso zunahmen wie die der Nestaufnahme. Die Graphen der entsprechenden Biomasse verliefen zwar leicht entgegengesetzt, doch blieb auf beiden Höhen das Individuen- bzw. Biomasse-Verhältnis von Nestern gegenüber Laubstreu gleich (jeweils sechs bis acht mal mehr in Nestern als in der Laubstreu). Bis auf 1140 m nahmen dann alle Parameter ab. Diese Abnahme verlief allerdings in Laubstreu und Nestern nicht gleichwertig, sondern in den Nestern kamen hier vierzehn mal so viele Individuen vor wie in der Laubstreu. Diese Zunahme an Nestindividuen könnte auf eine verringerte Fouragieraktivität hinweisen oder auch auf eine Aggregation der Nestindividuen, um

z.B. die Brut zu wärmen. Doch letzteres ist eher unwahrscheinlich, wenn man die hier gefundenen mittleren Nestindividuenzahlen mit einbezieht. In ca. 72 % der Nester befanden sich weniger als 50 Individuen (Tab. 4.6.3, S.76). Demnach fouragieren bei einem Verhältnis der Individuenzahlen in Laubstreu und Nest von 1 : 6 bis 1 : 8 zirka sechs bis acht Arbeiterinnen und von 1 : 14 nur zirka drei bis vier Arbeiterinnen in der Laubstreu. Eine derartig geringe Zunahme an Nestindividuen wird vermutlich nicht ausreichend sein, um die Temperatur zu erhöhen. Insofern könnte die verringerte Fouragieraktivität eher auf einen durch die niedrigeren Temperaturen verursachten, geringeren Nahrungsbedarf zurückzuführen sein bzw. auf eine zusätzliche Reduktion des Energieverbrauchs der Kolonie durch inaktive Individuen.

Da auf 1140 m jedoch nur sechs Nester zum Vergleich zur Verfügung standen (Tab. 4.6.5), kann nicht ausgeschlossen werden, daß neben einer Verkleinerung von Koloniegrößen auch Zunahmen vorkommen könnten. Die insgesamt abnehmende Individuenzahl kann aber letztendlich nur durch sukzessiv abnehmende Koloniegrößen erklärt werden. Daher ist auch wichtig, daß ca. 66 % der mit der Winklermethode erhobenen Arten auf eine Höhenstufe beschränkt blieben und damit die meisten Arten ein geringes Ausbreitungsgebiet entlang des Höhengradienten aufwiesen.

Das Verschwinden von Arten und die Abnahme der Gesamtindividuenzahl wirft wiederum die Frage auf, warum die verbleibenden Arten auf den oberen Höhen den durch das Verschwinden der anderen Arten frei werdenden Platz nicht durch größere Kolonien oder höhere Kolonieabundanz nutzen. Dieses Phänomen konnte zwischen 600 m und 850 m festgestellt werden, da hier die Totholznestzahl kleiner polydomer Arten in dem Maße zunahm, wie die Anzahl der Boden- und Laubstreunester abnahm (Abb. 4.6.4). Die Gesamtnebstzahl blieb in diesem Höhenbereich konstant. Die signifikante Abnahme der Gesamtnebstzahl zwischen 1000 m und 1140 m könnte daher z.B. als ein Hinweis auf Nahrungsmangel (ausführliche Diskussion vgl. Kapitel 5.2.4.3) und/oder auf einen Temperatur-Schwellenwert (siehe unten) gewertet werden.

Für die Einschätzung des direkten Einflusses von Temperatur auf die Ausbreitung von Ameisen mit zunehmender Höhe ist die bisherige Erfahrung, daß die meisten Ameisen unterhalb 20°C nicht mehr in vollem Umfang „funktionstüchtig“ sind, besonders wichtig (Hölldobler & Wilson 1990). In Tab. 4.1.1 und Tab. 4.1.5 ist zu sehen, daß in beiden Straten die Durchschnittstemperaturen je nach Jahreszeit auf 580 m ungefähr zwischen 21°C und 23°C betragen, auf 830 m noch 20°C bis 22°C, aber auf 1140 m nur noch ca. 17,5°C bis 19,5°C. Auf dieser Höhe nistende Ameisen müßten die Nestinnentemperatur um mindestens 5°C höher halten als die Außentemperatur, um den für die Brut optimalen Temperaturbereich von 25°C – 35°C zu erreichen (Hölldobler & Wilson 1990). Von der hügelbauenden *Formica rufa polyctena* (gemäßigte Breiten) sind solche Leistungen bekannt (Raigner 1948). Sie kann bei einer Bodentemperatur von ca. 13°C Nesttemperaturen von bis zu 30°C erreichen. Tropische Tieflandregenwald-Arten haben normalerweise bei weitem nicht solche Differenzen auszugleichen, sondern müssen hingegen sogar, z.B. wie *Atta colombica* (Panama), in der Lage sein, Temperatur zu reduzieren (Weber 1972). Entscheidend für die Temperaturregulation innerhalb des Nestes ist, unabhängig vom Habitat, vor allem der Nestbau selbst. Kusnezov (1957) stellt fest, daß Ameisenarten in größeren Höhen der Tropen sowie in den gemäßigten Breiten meistens auf niedrige Temperaturen spezialisiert sind.

Betrachtet man aus dem Blickwinkel der tropischen Arten die Arten der temperaten Regionen, so können ihre Nist- und Lebensweisen als Reaktion auf niedrige Temperaturen angesehen werden. Sie nisten vor allem im Boden, an der Bodenoberfläche unter Steinen oder in großem Totholz (Hölldobler & Wilson 1990). Die wenigen Arten, die nicht im Boden nisten, sondern das ganze Jahr über z.B. in kleinem Totholz (wie *Leptothorax* spp.), müssen in der Lage sein, im Sommer sehr heiße Temperaturen zu ertragen und im Winter Frost (Gösswald 1989). Die Nistplätze direkt unter Steinen wiederum werden von bodennistenden Arten vorwiegend im Frühjahr und Sommer aufgesucht, um deren thermoregulatorische Vorteile zu nutzen. Aufgrund ihrer

niedrigen spezifischen Wärme erwärmen sich Steine wesentlich schneller als der sie umgebende Boden und ermöglichen so den Ameisenkolonien einen früheren Eintritt in die reproduktive Phase. Das gleiche Phänomen gilt für die Rinde von Baumstümpfen oder für tote Baumstämme, wenn im Frühjahr die Ameisenkolonien aus ihrem Inneren an die trockene und warme Oberfläche ziehen (Hölldobler & Wilson 1990). Nach den gleichen Autoren nisten in den Tropen hingegen die weitaus meisten Arten in kleinen Totholzstückchen, eine geringere Anzahl arboreal oder in toten Baumstämmen und die wenigsten im Boden.

Dies bestätigte sich für die untersuchten Straten auch in der vorliegenden Untersuchung, in der kleine Totholznester am häufigsten gefunden wurden, gefolgt von Kartonnestern in der niederen Vegetation und wenigen Nestern in Humus und Oberboden. Dieser Nistweisen-Vergleich verdeutlicht, daß offensichtlich die meisten Ameisenarten der Tropen in thermoregulatorisch ungünstigem Nistraum leben. Zudem besitzen Ameisen nur eine sehr geringe ökologische Toleranz in Bezug auf Nistraumvariabilität (Hölldobler & Wilson 1990), und es ist daher nicht anzunehmen, daß sie ihre Nistweise mit zunehmender Höhe völlig verändern. Hierauf konnte auch in der vorliegenden Studie keinerlei Hinweis gefunden werden (siehe auch 5.2.3.1). Weder am Boden noch in der Vegetation kam entlang des Höhengradienten eine Ameisenart erst in einem Nesttyp (z.B. Boden) und dann in einem anderen (z.B. Totholz) vor. Dementsprechend ist anzunehmen, daß zwischen 830 m und 1140 m zunehmend Arten mit verändertem Nistmuster auftreten (siehe oben). Darauf geben auch die vorliegenden Nestsammlungen bis 1140 m einen Hinweis, und es wäre interessant, mehr Daten zu sammeln, um diese These zu überprüfen. Am Boden nahm die Anzahl der Nester in kleinem Totholz bis 830 m stetig zu. Hier fand ich insgesamt 22 nistende Arten auf 4 m² (Abb. 4.6.1, S.75) und auf gleicher Fläche ca. 34 fouragierende Arten mit der Winklermethode. Auf 1140 m hingegen konnten bei insgesamt 6 Arten fünf Totholznester und ein Laubnest gefunden werden, dabei wurden mit der Winklermethode auf 1140 m aber noch ca. 23 Arten/4 m² nachgewiesen. Diese Diskrepanz zwischen nistend und fouragierend gefundenen Arten könnte damit erklärt werden, daß die Mehrheit der Arten auf 1140 m in größerem Totholz nisteten, um thermoregulatorische Vorteile zu erlangen. Da in der vorliegenden Arbeit Totholz mit einem Durchmesser von mehr als 5 cm jedoch nicht untersucht wurde, war das Entdecken solcher Nester ausgeschlossen. Dementsprechend wäre es sinnvoll, vom Tieflandregenwald aus bis z.B. 1340 m eine Nistraumaufnahme durchzuführen, die jeden möglichen Nistraum (z.B. größeres Totholz, unter Rinde an Lebendholz) erfaßt.

Die Annahme, daß mit abnehmender Temperatur zunehmend nur noch bestimmte Nistplätze in Frage kommen, könnte im weiteren zur Konsequenz eines erhöhten Konkurrenzdrucks auf diese ökologischen Nischen führen, wenn sie eine begrenzte Ressource darstellen. Dieser Punkt wird unter „Nistraum“ (5.2.3) behandelt.

Abschließend läßt sich festhalten, daß direkter Temperatureinfluß vermutlich für viele Arten ein entscheidend begrenzender Faktor ist. Dies scheint insbesondere für die Höhenzonen am East-Ridge zu gelten, in denen die Temperatur dauerhaft unter 20°C sinkt: am Boden zwischen 1140 m und 1340 m und in der niederen Vegetation zwischen 1340 m und 1520 m. Diese Höhenabschnitte stellen vermutlich allein aufgrund der dort herrschenden Temperaturen für die meisten tropischen Ameisenarten einen Grenzbereich dar. Daher könnte der direkte Einfluß von Temperatur auf Ameisen hier als ein Hauptfaktor für ihr Verschwinden betrachtet werden. Um dies jedoch mit größtmöglicher Sicherheit sagen zu können, wäre eine weitere experimentelle Überprüfung des Schwellenwertes von 20°C notwendig, die möglichst die in diesem Höhenbereich erfaßten Arten mit einbezieht. Hier könnten z.B. durch eine Kombination aus Umsetzung von Kolonien im Freiland und Temperaturmanipulationen im Labor wertvolle Informationen gewonnen werden.

5.2.1.2 Fallbeispiel *Diacamma* sp.

Der direkte Einfluß von Temperatur wurde auch in der exemplarischen Studie an *Diacamma* sp. deutlich. Einige Aspekte der sich signifikant verändernden Nestbauweise (4.7.2) sowie der Ergebnisse der Umsetzversuche („Leistung“; 4.7.6) weisen in diese Richtung.

Die Nestarchitektur zeigte mit zunehmender Höhe folgende Veränderungen: 1) die Höhe der Hauptkammer nahm deutlich ab (von 3,8 cm auf 2,8 cm), 2) ihre Lage nahm um ca. 4,5 cm Bodentiefe zu, 3) der Gang zur Hauptkammer war auf 950 m fast doppelt so lang wie auf den darunter liegenden Höhen (Tab. 4.7.4, S.88 und Tab. 4.7.5) und 4) die Kammerproportionen veränderten sich in Richtung eines thermodynamisch günstigeren Oberflächen-Volumen Verhältnisses. Zusätzlich ergaben die Umsetzversuche ebenfalls eine signifikante Abnahme der Kammerhöhe (von 3,5 cm auf 2,8 cm; S.91) und eine deutliche Abnahme des Eingangsdurchmessers.

Im folgenden werden diese Punkte bezüglich ihrer im weitesten Sinne thermoregulatorischen Funktionen diskutiert. Doch soll hier kurz vorweg genommen werden, daß ihre Wirkung sicherlich nur dazu geeignet ist, eine kleinräumige Erhöhung der Lufttemperatur in der unmittelbaren Umgebung der Arbeiterinnen hervorzurufen. Die umgebende Bodentemperatur kann als bestimmend für das Nestklima betrachtet werden, da die Kolonien von *Diacamma* sp. bei weitem zu klein sind, um vergleichbar zu *Formica polyctena* (siehe oben) durch Ansammlung der Arbeiterinnen das Nest um mehrere Grad Celsius aufzuheizen. Da jedoch im physiologischen Grenzbereich der Brutentwicklung auch schon wenige Zehntel Grad Celsius für die Ameisenbrut wichtig sein können (Roces & Nunez 1995; siehe unten), könnte ein Zusammenwirken aller festgestellten baulichen Veränderungen der Nester dazu geeignet sein, die Konvektion der metabolisch erzeugten Wärme der Arbeiterinnen mit der Umgebung zu verlangsamen und so die Wirkung auf die Brut zu erhöhen. Die Brut von *Diacamma* sp. war auf dem Boden der Hauptkammer ausgebracht, auf welchem zudem Laubstreu und andere holzige Partikel gefunden werden konnten. Bis auf die wenigen fouragierenden und den Eingang bewachenden Arbeiterinnen hielten sich alle in der Hauptkammer – in der Nähe der Brut – auf. Insgesamt halte ich daher einen positiven Wärmeeffekt von *Diacamma*-Arbeiterinnen auf ihre Brut für möglich.

Die Punkte 1) und 3) könnten dazu geeignet sein, die Durchlüftung des Nestes zu reduzieren und damit den Temperatúraustausch mit der Außenluft am Eingang des Nestes. Zudem führt die Höhenabnahme der Hauptkammer zur Reduktion des Kammervolumens um ca. ein Drittel, was ebenfalls den wärmenden Effekt der großen *Diacamma*-Arbeiterinnen erhöhen könnte.

Die zunehmend tiefer im Boden gelegenen Hauptkammern (Punkt 2), könnten mit den dort geringer werdenden Tagestemperaturschwankungen zusammenhängen (Abb. 4.1.13, S.31). Die mittleren Tiefsttemperaturen 2 cm oberhalb des Bodens erreichten in der Trockenzeit auf 1140 m ca. 17,5°C (Abb. 4.1.8, S. 27), wohingegen auf 950 m die parallel gemessenen mittleren Tiefsttemperaturen in 20 cm Bodentiefe im Schatten nicht unter 20°C sanken und an sonnigen Stellen nicht unter 21°C (Abb. 4.1.13). Diese Temperaturen entsprechen den mittleren Tiefsttemperaturen auf 580 m und 830 m (Abb. 4.1.8) und könnten für die Entwicklung der Brut von *Diacamma* sp. Grenzwerte darstellen. Zwar sind die Unterschiede in den Tagesschwankungen zwischen 2 cm (ca. $\pm 0,6^\circ\text{C}$) und 20 cm (ca. $\pm 0,2^\circ\text{C}$) Bodentiefe nicht mehr so groß wie gegenüber der Lufttemperatur 2 cm oberhalb des Bodens ($\pm 1,2^\circ\text{C}$), doch zeigten Roces & Nunez (1995) an *Camponotus* spp., daß Ameisen auf Temperaturunterschiede von nur 0,2°C mit einem Brutumzug zu reagierten.

Die veränderten Kammerproportionen (Punkt 4) auf 950 m könnten ebenfalls dazu geeignet sein, die metabolische Wärmewirkung der Arbeiterinnen zu maximieren. Die große Mehrheit der Hauptkammern auf 650 m und 830 m war deutlich länger als breit und hatten eine länglich-elliptische Form. Die Nester auf 950 m hatten überwiegend fast gleich lange Mittelachsen und näherten sich dadurch eher einer Kreisform. Da der Kreis bzw. davon abgeleitet die Kugel der geometrische Körper mit der kleinsten Oberfläche im Verhältnis zum Volumen ist und eine

kleinere Oberfläche wiederum einen geringeren Wärmeaustausch mit der Umgebung zur Folge hat, könnte eine Veränderung der Kammerproportionen in diese Richtung einen positiven Effekt auf den Wärmeverlust der Arbeiterinnen haben.

Insgesamt stellt sich hier die Frage wieviel der signifikanten Veränderungen der Nestarchitektur von *Diacamma* sp. tatsächlich auf eine Nestklimaveränderung abzieht oder nicht doch auf unbeachtete Bodenbeschaffenheitsveränderungen oder auf Zufall zurückzuführen sind. Eine Antwort kann nur durch z.B. exakte vergleichende Temperaturmessungen im Feld und experimentelle Temperaturmanipulationen im Labor ermittelt werden.

Solche Anpassungen an Umweltgradienten und aktives Optimieren des benötigten Mikroklimas ist von vielen Ameisen bekannt. Ein sehr ausgefeiltes Lüftungssystem ihrer Hügelnester zur Temperaturkontrolle ist von unserer einheimischen roten Waldameise bekannt (*Formica rufa polyclena*; Gösswald 1989). Ein ebenfalls sehr flexibles Bauverhalten zeigt *Formica cunicularia glauca* Ruzky. Sie baut im schattigen Wald oder in hohem Gras über ihre Erdnester einen großen Erdhügel, der jedoch in sonnigen Habitaten fehlt (Seifert 1996, Dlussky 1967 nach Petal 1978). *Camponotus acvapimensis* Mayr schließlich zeigt ein vergleichbares Verhalten wie die hier untersuchte *Diacamma* sp., indem sie in der afrikanischen Savanne in der kühleren Jahreszeit ihre Brut in Kammern in 20 cm Tiefe hält, aber sie während der heißen Perioden bis in 40 cm Tiefe bringt (Lévieux 1972). *Diacamma* sp. ist durch ihre ethologische Flexibilität möglicherweise in der Lage, eine weitere Ausbreitung in Höhen zu erreichen, deren Temperaturen ohne diese Adaptationen für sie wahrscheinlich nicht mehr tolerierbar wären.

Die Umsetzversuche mit *Diacamma* sp. ergaben, daß die Leistungsfähigkeit (gegrabene cm³ einer Arbeiterin/Zeit) der Arbeiterinnen auf 950 m signifikant geringer war (5,8 cm³) als auf 650 m (12,2 cm³; S.92). Dies könnte in der niedrigeren durchschnittlichen Tagestemperatur begründet sein. Die Arbeiterinnen der meisten Kolonien auf 650 m waren in der Lage, innerhalb des dreiwöchigen Versuchszeitraumes komplette Nester auszugraben. Das durchschnittlich ausgegrabene Volumen der Vergleichsnester (VN; Tab. 4.7.9) lag im Bereich der Ursprungsnester (UR; Tab. 4.7.5). Das Volumen der umgesetzten Nester (UN) lag jedoch etwas darunter, da ein Nest nur aus einem Gang bestand (Tab. 4.7.9). Trotzdem gruben die von 950 m auf 650 m umgesetzten Kolonien Nester mit fast doppelt soviel Volumen aus wie VN und UN auf 950 m. Letztere hatten ein Gesamtvolumen, das unter dem der Ursprungsnester lag; hierbei muß beachtet werden, daß in die Volumenberechnung der VN und UN noch zusätzlich das Gangvolumen einging.

Zusammenfassend wird deutlich, daß die Arbeiterinnen der UN und VN auf 950 m in einem vergleichbaren Zeitraum sehr viel weniger leisteten als die UN und VN auf 650 m: eine geringere Individuen-Leistung, ein geringeres Nest-Gesamtvolumen und weniger Nester mit einer Hauptkammer. Dies macht deutlich, daß die *Diacamma*-Arbeiterinnen auf 950 m durch die niedrigeren Temperaturen in ihrer Bauaktivität bzw. Leistungsfähigkeit (cm³/Zeit) erheblich eingeschränkt waren. Vergleichbares fand Torres (1984) bei *Monomorium ebeninum* in Puerto Rico, bei der sich eine Temperaturreduktion negativ auf die Kolonieaktivität auswirkte und zudem eine stark reduzierte Aggressivität der Arbeiterinnen verursachte.

Der große Leistungsunterschied zwischen den untersuchten *Diacamma* Kolonien könnte weiterhin auch auf einen höheren Fouragieraufwand bzw. weniger verfügbare Nahrung auf 950 m zurückzuführen sein (siehe unten). Dies kann zwar nicht ausgeschlossen werden, doch ist das Ausgraben eines neuen Nestes für die umgesetzten Kolonien mit großer Wahrscheinlichkeit wesentlich wichtiger als Koloniewachstum bzw. Brutproduktion. Daher kann der Einfluß eines höheren Fouragieraufwandes auf die Bauaktivität als gering eingeschätzt werden.

5.2.2 Relative Luftfeuchtigkeit

Neben der Temperatur ist die relative Luftfeuchtigkeit ein weiterer das Mikroklima bestimmender Faktor. Gösswald (1938, 1941) wies nach, daß Temperatur- und Feuchtigkeitssinn von Ameisen sehr ausgeprägt sind, und daß bodenbewohnende Arten feuchtigkeitsgesättigte Luft (100 %) bevorzugen. Die meisten Arten der gemäßigten Breiten sind Bodenbewohner (Gösswald 1989) und nutzen damit den generell vorherrschenden Umstand, daß die Feuchtigkeit ab einer Tiefe von nur wenigen Zentimetern nur noch geringen Schwankungen unterliegt (Hölldobler & Wilson 1990). Ein weiterer Vorteil dieser Nistweise ist, daß beim Austrocknen des Bodens tiefere Nistkammern mit noch feuchtigkeitsgesättigter Luft aufgesucht werden können. Entsprechend haben bodennistende Arten in gemäßigten Breiten eine wesentlich geringere Toleranz gegenüber niedriger Luftfeuchtigkeit als die in Totholz oder Steinspalten nistenden Arten. Im Gegensatz zu den gemäßigten Breiten haben tropische Ameisen im allgemeinen auch in kleinem Totholz sehr gute und konstante Luftfeuchtigkeits-Bedingungen. Mit zunehmender Höhe und abnehmender Temperatur allerdings verdunstet der gefallene Regen zunehmend langsamer und die Trocknung der für Ameisen relevanten Mikrohabitate braucht länger. Die Wahrscheinlichkeit von Staunässe wird größer (siehe unten). Eine Zunahme der Luftfeuchtigkeit konnte jedoch mit zunehmender Höhe während normaler Bedingungen im Bereich des Tieflandregenwaldes nicht festgestellt werden (Abb. 4.1.20 und Abb. 4.1.22, S.37), da sie nahe am Kondensationspunkt lag und damit außerhalb des für die Meßgeräte erfaßbaren Bereiches. Eine Luftfeuchtigkeitszunahme war nur nach längerer Trockenheit 1998 feststellbar (Abb. 4.1.23, S.38).

Eine Luftfeuchtigkeit um den Sättigungspunkt verursachte vermutlich die auf allen Höhen festgestellten Fehlmessungen (5.1.1, S.96). Da jedoch auf 1140 m 10 % - 20 % mehr Messungen ungültig waren als auf den darunter liegenden Höhen, könnte dies als eine Folge der ansteigenden Luftfeuchtigkeit interpretiert werden. Diese Annahme wird gestützt von Frahm et al. (1990), die für Poring ab ca. 900 m die ersten meßbaren Mengen an Moosen auf umgestürzten Baumstämmen verzeichnen konnten. Sie können als Indikatoren für zunehmend längere Phasen hoher Feuchtigkeit und zunehmend kürzere Phasen mit niedriger Luftfeuchte zu angesehen werden. Auf 1140 m war auf totem Holz schon deutlich mehr Moosbewuchs zu erkennen, und ab ca. 1340 m traten zunehmend Epiphyten im Kronenraum auf. Auf dieser Höhe kamen auch ab und zu längere Nebelphasen vor (bis zu einem halben Tag), wohingegen im Tieflandregenwaldbereich aufsteigende Feuchtigkeit in Form von Nebel nur selten auftrat und schnell nach oben weiterzog. Bis auf 1520 m nahm der Bewuchs der Bäume mit epiphytischen Gefäßpflanzen, Flechten und Moosen derart zu, daß die Bäume von der Krone bis zum Boden bewachsen sein konnten. Auf dieser Höhe konnte sich der Nebel während der Regenzeit auch einen ganzen Tag lang festsetzen (pers. Beob.; Malkmus 1988). Dies erhöht den Niederschlag, der bis in den oberen Bergregenwald bzw. Nebelwald weiter zunimmt. Der aufsteigende Wolkengürtel bleibt am Mt. Kinabalu zwischen 1800 m/2000 m und 2600 m hängen, und es fällt hier das Maximum an Niederschlag (bis zu 4060 mm auf 2150 m; Kitayama et al. 1999, Frahm et al. 1996, Burnham 1974).

Zusammenfassend ist demnach vom Tieflandregenwald ausgehend eine Zunahme der relativen Luftfeuchtigkeit festzustellen, die vermutlich im Bereich um 900 m beginnt. Die Luftfeuchtigkeit am Boden liegt meist nahe dem Sättigungspunkt zwischen 90 % und 100 %. Zudem trocknet die Laubstreu mit abnehmender Temperatur zunehmend langsamer. Dieser Effekt wird zwar erst ab 900 m sichtbar (Moose), aber es ist anzunehmen, daß auch schon etwas unterhalb dieser Höhe das Mikroklima durch Kondensationswasserbildung und Staunässe beeinflusst wird. Zum Thema Staunässe und ihren Einfluß auf Ameisen gibt es in der Literatur keine Untersuchungen, doch ist es leicht nachvollziehbar, daß länger anhaltende Staunässe für Arbeiterinnen und insbesondere für Brut nicht zu tolerieren ist. Sie hat vor allem Auswirkungen auf kleinere Arten, deren fouragierende Arbeiterinnen im Wasserfilm gefangen werden bzw. nicht aktiv werden können, solange dieser den Untergrund überzieht. Collins (1980) stellt fest, daß sich die meisten

Invertebraten auf oberen Höhenstufen wegen Staunässe in der Nähe der Bodenoberfläche aufhalten. Auch in der niederen Vegetation kann zunehmend länger anhaltend gesättigte Luftfeuchtigkeit zu Nistraum- und Fouragierproblemen führen. Insbesondere die feuchtigkeitsinduzierten Veränderungen der Wuchsform des Waldes zwischen 1340 m und 1520 m können starke Auswirkungen auf Nistraum- und Nahrungsangebot haben (5.2.3.2 und 5.2.4.1).

Insgesamt könnten negativen Auswirkungen der zunehmenden Luftfeuchtigkeit auf die Ameisenvielfalt ab ca. 900 m einsetzen und ähnlich der Temperatur in beiden Straten auf unterschiedlichen Höhen greifen. Da dieser Parameter vor allem Einfluß auf Nahrung und Nistraum der Ameisen zu haben scheint, wird er in den folgenden Kapiteln an geeigneter Stelle diskutiert. Prinzipiell werden negative Auswirkungen von relativer Luftfeuchtigkeit von 900 m an abwärts zunehmend unwahrscheinlich und können daher nicht für die Artenabnahme der Ameisen auf den unteren Höhen (580 m bis ca. 850 m) mitverantwortlich gemacht werden. Es muß hier abschließend nochmals auf das völlige Fehlen an experimentell erhobenen Daten über die Nässeempfindlichkeit von Ameisen hingewiesen werden. Hier bestünde ein großer Bedarf an Fakten, die viel zu einem besseren Verständnis der ökologischen Bedürfnisse von Ameisen beitragen würden.

5.2.3 Nistraum

Das Vorhandensein geeigneten Nistraums ist für die meisten Ameisenarten eine Grundvoraussetzung für die Etablierung einer Kolonie. Für Jungköniginnen ist generell das schnelle Auffinden bzw. Bauen von geeignetem Nistraum eine Überlebensfrage. Viele haben spezifische Verhaltensweisen entwickelt, um den für sie am besten geeigneten Nistraum zu finden. Auch sind Quantität und Qualität des Nistraums wichtige Faktoren für die Ausbreitung von Ameisen, und daher war vor allem die Aufnahme des tatsächlich genutzten Nistraums im Vergleich zum potentiellen Nistraum entlang des Höhengradienten von besonderem Interesse. Da die Nistweisen der Ameisen beider Straten sehr unterschiedlich sind, werden sie in getrennten Kapiteln behandelt.

5.2.3.1 Boden

Aus der Perspektive von Bodenarthropoden wie Ameisen stellt das Bodenstratum einen dreidimensionalen Lebensraum dar, der aus Laubstreuerschicht, Humus-Wurzel-Schicht und Oberboden besteht. Dieser vertikalen Stratifizierung der Umwelt von bodenlebenden Ameisen sollte mit der Aufnahme der verschiedenen Parameter Rechnung getragen werden.

Totholz in Form kleiner Zweige waren am Boden der weitaus wichtigste Nistraum (73,2 %; Abb. 4.6.1, S.75). Im Gegensatz zur Abnahme aller anderen Nesttypen (Boden-, Humus- und Laubnester; „BHL“) nahm ihre Anzahl bis auf 850 m zu und blieb dann bis auf 1000 m fast konstant, so daß zwischen 600 m und 1000 m eine insgesamt fast gleichbleibende Nestdichte existierte (S.75). Diese entgegengesetzte Entwicklung ließ vermuten, daß Totholz mit steigender Höhe ein zunehmend attraktiverer Nistraum sein könnte und Arten, die auf z.B. 600 m im Boden nisteten, dann auf 850 m in Totholz zu finden wären. Eine Überprüfung dieser Annahme ergab jedoch, daß keine einzige Art einen Nistraumwechsel mit zunehmender Höhe vollzog. Dieses Ergebnis weist prinzipiell auf eine deutliche Nistraumpräferenz von Ameisen hin. Weiterhin könnte sogar eine starke Nistraumspezialisierung vorliegen, wenn Nistraumverknappung alleine für Verbreitungsgrenzen verantwortlich gemacht werden kann. Im folgenden finden sich darauf deutliche Hinweise.

Ursächlich für die Totholznestzunahme bis auf 850 m war also kein Nistraumwechsel, sondern vielmehr das vermehrte Vorkommen kleiner, polydomer, im Totholz nistender Arten (Abb. 4.6.4, S.77). Diese hatten möglicherweise durch die abnehmende Nestdichte der anderen Nesttypen die Möglichkeit, größere Kolonien zu etablieren. Diese Annahme setzt die Existenz einer potentiell erreichten maximalen Biomasse/Fläche der Ameisen voraus, auf die die Daten deutliche Hinweise liefern: 1) die gleichbleibende Nestdichte trotz eines sich verändernden Nesttypenverhältnisses, 2) die sinkende Artenzahl und 3) die zunehmenden Individuenzahlen bei abnehmendem Biomassenäquivalent. Insofern wäre die zunehmende Dominanz der Totholznesten bis einschließlich 1000 m auf eine gleichbleibend gute Qualität dieses Nistraums und auf eine abnehmende Qualität der anderen Nesttypen zurückzuführen. Dies läßt sich durch die Aufnahme von Anzahl und Beschaffenheit der Totholznesten und des potentiellen Totholzes noch bestätigen. Weder Menge, Aushöhlung noch Konsistenz des potentiellen Totholznistraums veränderte sich in diesem Höhenbereich, noch konnte eine sich verändernde Besiedlungspräferenz festgestellt werden (Tab. 4.1.10 und Tab. 4.1.13). Zwischen 1000 m und 1140 m nahm dann die Anzahl des potentiellen Zweignistraums signifikant ab (Abb. 4.1.34, S.47). Damit kann jedoch der Einbruch von über 30 auf 5 Totholznesten in diesem Höhenbereich nicht erklärt werden, da die Anzahl der Nester so stark abnahm, daß auf 1140 m die Ausnutzung des geeigneten Totholzes von allen Höhen am geringsten war. Die Ursachen hierfür sind vermutlich auf direkte Temperatureinwirkung zurückzuführen (siehe 5.2.1).

Laubstreunester waren generell selten (Abb. 4.6.1), aber auf den unteren beiden Höhen kamen doppelt so viele Nester und Arten vor wie zwischen 850 m und 1140 m. Laubstreuqualität und -volumen können erwiesenermaßen einen Einfluß auf Nestdichte und Artenreichtum von Ameisen haben (Brühl 2001, Kaspari 1996), doch die Laubstreuerschicht (Höhe und Volumen) veränderte sich zwischen 600 m und 1140 m nicht (Abb. 4.1.24, S.39), weswegen hier ein Einfluß dieser beiden aufgenommenen Parameter auf die Artenvielfalt der Ameisen ausgeschlossen werden kann. Über die Beeinflussung der Laubstreuqualität durch eine sich verändernde Florenzzusammensetzung kann keine Aussage gemacht werden.

Die Laubnestabnahme ab 850 m ist wahrscheinlich auf ein mit zunehmender Höhe temperaturinduziertes Auftreten von Staunässe zurückzuführen (siehe 5.2.2). Die Nester bestehen aus nur mit etwas Erde zwischen Laubblätter gebauten Kammern und sind relativ ungeschützt einer Durchnässung ausgesetzt. Da von zwölf Laubstreunestern nur eines mit einer Königin gefunden wurde (auf 600 m), ist zudem von Nestern auszugehen, die nur vorübergehend in der Laubstreu etabliert werden.

Die Humus-Wurzel-Schicht (HWS) stellte die Hauptnistraumschicht im Bodenstratum zwischen 600 m und 1000 m dar, 71 % aller Totholznesten waren dort lokalisiert. Für Totholznesten bietet die HWS eine Kombination verschiedener Vorteile, die zusammen wahrscheinlich für ein ausgeglichenes Mikroklima sorgen. Innerhalb einer nur ca. 6 cm umfassenden Schicht, von 2 cm oberhalb der Bodenoberfläche durch die HWS (ca. 2 cm; siehe 4.1.3.2) bis 2 cm in den Oberboden, reduzierten sich die Tagesamplituden um mehr als 2°C ($\pm 1^\circ\text{C}$). Die Tiefsttemperaturen lagen somit in 2 cm Oberbodentiefe um ca. 1°C höher als 2 cm oberhalb der Bodenoberfläche (S.30). Dieser Unterschied von 1°C ist entlang des Bergrückens mit fast 200 Höhenmetern vergleichbar. Die dem Oberboden aufliegende HWS stellt praktisch eine Übergangszone dar, in der nach unten hin die Temperaturbedingungen für Ameisen immer besser werden und im ganzen besser sind als in der auf ihr liegenden Laubstreu. Weiterhin sind Nester im Totholz gegen Nässe etwas geschützter als frei in der HWS vorkommende Nester, gleichzeitig stellt das feuchtere Milieu der HWS einen besseren Schutz gegen Austrocknung dar. Gegen dauerhafte Nässe werden jedoch auch vermutlich die gesammelten kleinen Totholznesten nicht genügend geschützt sein, da sie zu ca. 81 % von weicher Konsistenz waren und damit nicht mehr wasserundurchlässig. Daher greifen spätestens ab 1000 m für Humus- und Totholznesten in der HWS die gleichen Argumente wie für die Laubstreunester, wobei sich allerdings hier die

längeren Trocknungszeiten mit abnehmenden Temperaturen noch stärker auswirken könnten, da Höhe und Durchwurzelung der Humusschicht zwischen 850 m und 1000 m signifikant zunahm (Abb. 4.1.25, S.40 und Abb. 4.1.26). Zirka die Hälfte der Flächen auf 1000 m hatte eine höhere Humusschicht (4 – 15 cm), und auf zwei Flächen konnte nach 20 cm Tiefe noch kein Oberboden erreicht werden. Durch die zunehmende Dicke und damit erhöhte Wasserspeicherkapazität der torfigen HWS ist vermehrte Staunässe möglich. Zwischen 1140 m und 1340 m nimmt dieses Problem für die Ameisen des Bodenstratums weiterhin zu (2.2.3, S.6). Auf 1140 m hatten fast alle Arbeitsflächen (ca. 94 %) eine mindestens 4 cm hohe HWS dieser starken Qualität, deren vermehrte Durchwurzelung sich auch in den Oberboden fortsetzte. Gleiches wurde von Kitayama (1992) an Bodenprofilen nachgewiesen. Die Humus-Wurzel-Schicht erreicht auf 1400 m eine Tiefe von ca. 40 cm (Kitayama 1992) und kann stellenweise sogar mindestens 1 m betragen, wenn durch kräftige Wurzeln größere Höhlungen entstehen und diese dadurch den Abstand zum Oberboden noch vergrößern (pers. Beob.). Neben zunehmender Feuchtigkeit kann die Höhe der HWS selbst ab 1000 m für Gründungsköniginnen, die lehmigen Oberboden zur Nestgründung benötigen, ein nicht mehr überwindbares Hindernis darstellen. Bis 850 m hatte eine Königin im Mittel weniger als zwei 2 cm zu durchgraben, um in den für den Tieflandregenwald typischen lehmigen Oberboden zu gelangen. Bedenkt man vor diesem Hintergrund, daß entsprechend den Ausführungen in 5.2.1.1 der Oberboden ein bevorzugter Nistraum in größeren Höhen sein könnte, wäre dies als ein deutlicher Hinweis auf die Beteiligung der beiden Parameter Staunässe und HWS-Höhe an der Artenabnahme am Boden zu werten (Abb. 4.3.1, S.60).

Im Bergregenwald, ist zwischen 1340 m und 1520 m hingegen eine Stagnation der Artenabnahme festzustellen (25 und 23 Arten), doch ähneln sich die beiden Artenzönosen nur zu 32,7 % (Tab. 4.3.5), dem geringsten Ähnlichkeitsindex zwischen zwei Nachbarhöhen. Dieser scheinbar hohe Artenturnover könnte ein Stichprobenartefakt darstellen, da zwischen den Proben auf 1520 m eine geringere Ähnlichkeit bestand (31,2 %) als zwischen 1340 m und 1520 m. Trotz einer deutlichen Habitatsveränderung (siehe 5.2.3.2 und 5.2.2) erscheint diese Erklärungsmöglichkeit plausibel. Das Bodenstratum als Ameisen-Lebensraum verändert sich nur dadurch, daß die HWS weiter an Mächtigkeit zunimmt und verstärkt mit Moosen bewachsen ist. Es ist jedoch nicht anzunehmen, daß es für am Boden lebende Ameisen einen großen Unterschied macht, ob die (nasse und torfige) HWS 40 cm oder 1 m tief ist. Im Gegenteil, die Zunahme an epiphytischen Moosen könnte sich sogar positiv auswirken, da sie als erdiger potentieller Nistraum geeignet erscheinen und vermutlich keine dauerhafte Staunässe aufweisen (siehe 5.2.3.2). Daher läßt sich die geringe Faunenähnlichkeit zwischen 1340 m und 1520 m mit größerer Wahrscheinlichkeit auf die stark abnehmende Individuendichte zurückführen (Abb. 4.3.4), die zu einer geringeren Fundwahrscheinlichkeit der einzelnen Arten führt. Nur durch eine deutlich höhere Probenzahl könnte diese Frage befriedigend beantwortet werden.

Es bleibt noch zu klären, was ursächlich für die deutliche Abnahme der Oberbodennester zwischen 600 m und 720 m sein könnte (Abb. 4.6.1, S.75). In diesem Höhenbereich nahm vor allem die Oberbodenfestigkeit bis 850 m signifikant zu (Abb. 4.1.30, S.43). Auf 600 m waren nur ca. 31 % des Oberbodens von sehr fester Konsistenz, auf 720 m waren es schon 69 %. Diese Festigkeitskategorie könnte für viele Ameisenarten bzw. Gründungsköniginnen zu hart gewesen sein, um adäquate Nester zu bauen, da die Anzahl der im Boden nistenden Arten um 50 % von 10 auf 5 Arten abnahm, mehr als doppelt soviel wie die ca. 24,6 % der Gesamtartenabnahme. Auch ist von vielen Arten der bodennistenden Gattungen *Acropyga* und *Pseudolasius* bekannt, daß ihre Hochzeitsflüge während starker (nächtlicher) Regenfälle stattfinden (Johnson et al. 2001, Malsch et al. 2001). Dieses Verhalten kann am besten dadurch erklärt werden, daß Jungköniginnen in dem durch Regen aufgeweichten Boden größere Chancen für eine erfolgreiche Koloniegründung vorfinden. Insofern kann die signifikante Zunahme der Bodenfestigkeit als ein wichtiger Faktor in diesem Höhenbereich eingeschätzt werden. Inwieweit allerdings die Bodenfestigkeitszunahme mit steigender Höhe auf abiotische Ursachen zurückzuführen ist, läßt

sich nur schwer beurteilen. Nicht unwesentlich könnte hier die Abnahme der Termiten mit zunehmender Höhe sein (5.2.4.3, S.120). Sie tragen im Tieflandregenwald entscheidend zu Stoffumsatz und Düngung des Bodens bei, indem sie totes Pflanzenmaterial mineralisieren, Tunnel graben, in Bodenkammern Pilzgärten anlegen und organisches Material durch Eintragen und Ausscheiden bis in Bodentiefen von mehr als einem Meter ausbringen. Sie haben in den Tropen einen höheren Stellenwert als Regenwürmer, welche zudem ebenfalls mit zunehmender Höhe im Übergang zum Bergregenwald zu verschwinden scheinen (Burnham 1974). Eine Abundanzabnahme dieser beiden Gruppen könnte demnach eine Verfestigung des Oberbodens zur Folge haben. Es könnte sich jedoch auch nur um einen lokalen Effekt handeln. In diesem Fall wäre dann zu vermuten, daß der in den Tropen überwiegend lehmige Boden für Ameisen generell eine nicht grundsätzlich verfügbare Nistressource darstellt.

Abschließend erscheint es als ziemlich gesichert, daß eine Verknappung des potentiellen Nistraums für Ameisen vorliegt. Die festgestellten Veränderungen des Oberbodens und der Humusbeschaffenheit sowie die zunehmende Staunässe könnten geeignet sein, zur Reduzierung der Artenvielfalt am Boden beizutragen. Um diesen Punkt weiterführend zu klären sind experimentelle Nachweise notwendig, in denen z.B. Ameisenkolonien oder Gründungsköniginnen in Wahl- bzw. Zwangsversuchen entsprechend modifizierte Nistmöglichkeiten angeboten würden.

5.2.3.2 *Niedere Vegetation*

Die Nestsammlung in der niederen Vegetation ergab keine Hinweise auf eine regelhafte Veränderung eines bestimmten Nistraums mit zunehmender Höhe. Die Ameisen nisteten vorwiegend in Totholz (ca. 69 %) oder in selbst hergestellten „Freinestern“ (ca. 25 %), die aus Karton oder Seide bzw. einer Kombination dieser Materialien bestanden (Abb. 4.6.7, S.81). Totholznester waren demnach fast dreimal so häufig wie Freinester. Der somit wichtigste Nistraum in der niederen Vegetation wird von den Pflanzen selbst gestellt. Seine Häufigkeit und Beschaffenheit sind daher für Ameisen wichtige Faktoren, die sich potentiell durch die Veränderung der Pflanzenzusammensetzung und durch die Temperaturabnahme entlang des Höhengradienten verändern können. Daher wurden beide Parameter an Totholz mit und ohne Nestern aufgenommen. In der Literatur gibt es keine vergleichbare Untersuchung des für Ameisen relevanten Totholzes entlang eines Höhengradienten. Die vorliegenden Daten bringen die ersten Hinweise zur Einschätzung dieses Faktors. Es zeigte sich, daß Totholznistraum in der niederen Vegetation (wie auch am Boden) eine gute Ausnutzung erfährt (Tab. 4.1.14, S.49), aber weder eine Nistraumverknappung vorlag und noch entlang des Höhengradienten relevante Veränderungen auftraten. Die Menge des bevorzugt besiedelten Zweignistraums blieb 1997 auf gleichem Niveau, und 1998 nahm er sogar entlang des Höhengradienten zu (Abb. 4.1.35, S.47). Dies zeigte jedoch keine Auswirkungen auf die tatsächliche prozentuale Ausnutzung des Totholzes auf 1140 m. Die signifikante Zunahme an Totholz 1998 ist mit großer Wahrscheinlichkeit auf den Regenmangel während der langen Trockenheit (El Nino, 2.3, S.8) zwischen Ende 1997 und April 1998 zurückzuführen.

Karton- bzw. Freinester werden im allgemeinen von Ameisen an den unterschiedlichsten Strukturen einer Pflanze angebracht und können daher potentiell uneingeschränkt vorkommen. Nach Weißflog (2001) kommen die meisten Freinester unter Blättern vor. Am häufigsten bauen *Polyrhachis*-Arten ihre Nester an die Blattunterseite (67 % der Arten). Für den Kartonnestbau können Größe und Behaarung der Blätter wichtige Parameter darstellen (Weißflog 2001). Da die Größe der Blätter bis hin zur Baumgrenze (ca. 3500 m) deutlich abnimmt (Tang & Ohsawa 1999, Whitmore 1993, Grubb 1974), wäre ein Einfluß auf die Freinestbauer nicht auszuschließen. Die beiden hier untersuchten Waldtypen (Tiefland- und submontaner Regenwald) zeigen jedoch in diesem Merkmal keinen Unterschied (Tang & Ohsawa 1999, Grubb 1974); beides sind Waldformationen mit großblättriger Flora.

Ein weiterer wichtiger Parameter für den Kartonnestbau ist einerseits die Verfügbarkeit von Wasser und andererseits der Schutz vor zu starker Durchfeuchtung (Weißflog 2001). Eine hohe Luftfeuchte oder einzelne Wassertropfen sind notwendig, um die Materialien miteinander zu verkleben und fördern die Elastizität. Bei einsetzendem Regen kann daher sogar verstärkte Bauaktivität vorkommen. Im allgemeinen jedoch sind Materialien, Struktur und Festigkeit der Freinester sehr unterschiedlich und daher entsprechend auch die Wasserempfindlichkeit. Weißflog (2001) zeigte, daß Nester von *Dolichoderus*-Arten keinerlei wasserabweisenden Eigenschaften aufwiesen und Wassertropfen sofort aufsogen. Im Gegensatz dazu enthielten Nester von *Myrmecaria* oder *Crematogaster* Arten z.B. Lignin (*Myrmecaria*) und es konnte bis zu 21 Minuten dauern, bis aufgetragenes Wasser völlig eingezogen war. Sehr starke Regenfälle führen allerdings auch bei diesen Arten zu einer starken Instabilität des Materials. Yu (1994) beobachtete zudem, daß nach nur zwei Regenfällen der Karton von Ameisengärten bauenden Arten auseinander fiel, wenn die Epiphyten zuvor blattfrei gemacht wurden.

Legt man diese Informationen einer entsprechenden Betrachtung des Höhengradienten zu Grunde, dann ist es sehr wahrscheinlich, daß für Freinestbauer die Zunahme von Luftfeuchtigkeit, Regen und Nebel mit zunehmender Höhe zu Nistraumproblemen und Ausbreitungsgrenzen führen kann. Als erstes müßten hier die Freinesttypen betroffen sein, die nicht geschützt unter Blättern angebracht sind, sondern frei an Sproßachsen oder Zweigen der Pflanzen (Abb. 5.2.1).

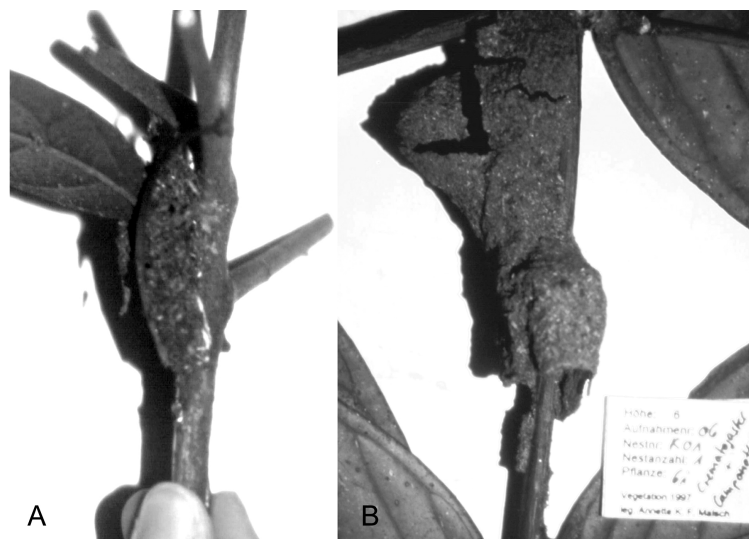


Abb. 5.2.1: An Sproßachse bzw. Zweig angebrachte Freinester von A) *Technomyrmex* sp.13 auf 1000 m und B) *Crematogaster* sp.10 und *Camponotus* sp.10 (Parabiose) auf 600 m am East-Ridge, Poring Hot Springs.

Am East-Ridge ergaben die Nestsammlungen bis einschließlich 1140 m jedoch keine Hinweise in diese Richtung. Die Kartonnest- und Artenzahlen nahmen zwar zwischen 1000 m und 1140 m deutlich ab (Abb. 4.6.7 und Abb. 4.6.8), doch gilt gleiches für die Totholznester. Auf 850 m z.B. wurden weniger Kartonnester gefunden als auf 1140 m, doch dafür die höchste Totholznestzahl der Sammlungen und insgesamt genauso viele Nester wie auf den anderen Höhen zwischen 580 m und 1000 m. Insofern scheint bis auf 1140 m keine negative Beeinflussung der Freinester durch höhere Luftfeuchtigkeit vorzukommen, doch kann von dieser Höhe ausgehend und insbesondere zwischen 1340 m und 1520 m damit gerechnet werden (4.6.2.1, S.83). Aus diesem Höhenbereich fehlen systematische Nestsammlungen, die diese Annahme verstärken oder abschwächen könnten. Die folgenden Daten können nur als erster Hinweis gewertet werden: Von vier der erfaßten 17 Arten des unteren Bergregenwaldes ist der Nistraum bekannt: eine Art baute kleine Kartonnester in aufgerollte Blätter (*Dolichoderus* sp.6) und drei Arten nisteten in Totholz (*Pheidole* sp.5, *Polyrhachis* sp.5 und *Technomyrmex* sp.5).

Weiterhin könnte die Tatsache, daß zwischen 1000 m und 1140 m Karton- und Totholznester abnehmen, wie am Boden (siehe oben), auf einen direkten Einfluß von Temperatur zurückzuführen sein. Zudem ist in der niederen Vegetation thermoregulatorisch günstiger Nistraum, wie größeres Totholz, sehr selten, wenn überhaupt vorhanden. Auf 1140 m wurde z.B. von insgesamt 252 Totholzstücken nur eines mit einem größeren Durchmesser (4 cm) als 2 cm gefunden. Es könnte daher aufgrund des Fehlens alternativer thermoregulatorisch günstiger Nistressourcen ab 1140 m für viele Arten ein Nistraummangel angenommen werden.

Ein weiteres Nistraumproblem entsteht für die Ameisen in der niederen Vegetation generell durch die offensichtliche Wuchsformveränderung des Waldes ausgehend vom Tiefland- bis hin zum unteren Bergregenwald auf 1520 m. Auf 1140 m fällt auf, daß große Emergenten nicht mehr vorkommen und auch insgesamt die Höhe der Bäume nicht mehr der auf 830 m entspricht. Auf 1140 m sowie auch auf 1340 m findet man allerdings noch einen dreistöckigen Wald vor, der sich auf beiden Höhen vom Habitus her sehr ähnelt. Doch beginnt zwischen diesen beiden Höhen eine Öffnung des Kronendachs, die darunter liegende niedere Vegetation nahm auf 1340 m signifikant zu (4.5.1). Dieser Prozeß setzt sich bis auf 1520 m fort. Die Bäume sind auffällig niedriger (nur noch 15 m – 30 m), die Kronen kleiner und das Kronendach offener (pers. Beob., Malkmus 1988). Die niedrige Strauchschicht nimmt weiter zu und die Krautschicht ab (Abb. 4.5.1). Insofern kommen sich, durch den niedrigen Wuchs der Bäume, die zunehmende Zahl an Aufsitzerpflanzen und den bis in den Kronenraum reichenden Moosbewuchs (siehe 5.2.2), die Bereiche des Kronenraums, der niederen Vegetation und des Bodenstratums räumlich näher und weisen vermehrt mikroklimatisch ähnliche Habitate auf. Die Lebensräume der Ameisengemeinschaften werden durch diese Entwicklung zunehmend enger und als Folge dessen könnte zwischen und innerhalb der Straten eine zunehmende Konkurrenz um Nistraum (und Nahrung, siehe 5.2.4.1) vermutet werden. Ein Hinweis darauf ist, daß der Lebensraum niedere Vegetation nicht mehr von den anderen beiden Straten klar zu separieren war. Für diese Argumentation sprechen die Charakteristika der drei Arten, die noch in der niederen Vegetation gefunden wurden. Zwei dieser Arten, *Paratrechina* sp.16 und *Pheidole* sp.15, wurden nistend in einem Moospolster in ca. 1,50 m Höhe an einem kleinem Bäumchen gefunden und lassen sich von ihrem Aussehen ohne weiteres dem Bodenstratum zuordnen. *Paratrechina* sp.16 z.B. ist gelblich gefärbt und damit typisch für die hellen *Paratrechina*-Arten am Boden, wohingegen Arten der niederen Vegetation deutlich dunkelbraune bis schwarze Färbungen aufweisen. *Polyrhachis* sp.10 wiederum kann eher dem Kronenraum zugeordnet werden, da Arten dieser Gattung zwar in dieser Studie häufig in der niederen Vegetation fouragierend gefunden werden konnten, aber im Verhältnis dazu sehr wenige Nester (4.6.2.1, S.83). Letztere sind im Kronenraum in großer Zahl zu finden (Weißflog 2001). Daraus ließe sich ableiten, daß es auf 1520 m für Ameisen nur noch zwei Straten gibt, das Boden- und das Kronenraumstratum. Inwieweit sich die beiden Vegetationsstraten zu einem zusammenschließen oder die Arten der niederen Vegetation dem Druck der Boden- und Kronenraumarten weichen müssen, kann hier nicht befriedigend beurteilt werden. Hilfreich sind jedoch die von Simon (pers. Mttlg.) im Kronenraum durchgeführten Fänge mit Stammeklektoren, die auf 1520 m zehn Arten aus sieben Gattungen ergaben. Da Kronenraum und niedere Vegetation auf Gattungsniveau deutliche Unterschiede aufweisen (Malsch et al. i.Vorb.), läßt sich ihre Zugehörigkeit einschätzen. Bis auf *Pheidole* und *Myrmecaria*, sind die von Simon (pers. Mttlg.) ermittelten Gattungen charakteristisch für den Kronenraum: *Camponotus*, *Polyrhachis*, *Tapinoma*, *Vollenhovia* und *Cerapachys*. Letztere Gattung ist zwar typischerweise am Boden zu finden, doch können auch Arten exklusiv im Kronenraum auftreten (Malsch et al. i.Vorb.).

Zusammenfassend konnte in der niederen Vegetation im Bereich des Tieflandregenwaldes bis 1140 m keine Nistraumverknappung festgestellt werden. Ab diesem Höhenbereich könnte direkter Temperatureinfluß jedoch eine zunehmend wichtige Rolle spielen, wenn von einer nicht

ausreichenden Menge an größerem Totholz ausgegangen wird. Weitere experimentelle Untersuchungen, wie das Ausbringen von geeignetem Totholz, könnten hier Aufschluß bringen. Auch wäre ab 1140 m durch stark zunehmende Feuchtigkeit ein Nistraumproblem für Kartonnestbauer möglich. Zwischen 1340 m und 1520 m tragen vermutlich die einschneidenden Habitatveränderungen nicht unwesentlich zum signifikanten Arteneinbruch innerhalb dieser nur 180 m Höhenmeter bei. Um die potentielle Nistraumverknappung in der niederen Vegetation im Bereich des Bergregenwaldes weiter zu klären wären Nestsammlungen und eine vertikale Stratifizierung der Ameisenzönose der niederen Vegetation sehr hilfreich.

5.2.4 Nahrungsressourcen

Die Ameisenarten der Vegetation ernähren sich überwiegend von Pflanzensaft (siehe 5.2.4.4), der ihnen entweder von den Pflanzen direkt über z.B. extraflorale Nektarien (EFN) bzw. Foodbodies zur Verfügung gestellt wird oder indirekt durch die Ausscheidungen (Honigttau) ihrer Trophobionten (verschiedene Gruppen der Hemipteren; Blüthgen et al. 2000, Tobin 1991, Buckley 1982). Die niedere Vegetation unterscheidet sich vom Kronenraum im wesentlichen durch 1) das junge Alter der verholzten Pflanzen (Strauchschicht) und 2) das Vorhandensein einer Krautschicht. Das prozentuale Verhältnis beider Lebensformen veränderte sich signifikant mit zunehmender Höhe (Abb. 4.5.1, S.70). Auf 580 m und 830 m gab es mehr Pflanzen in der Krautschicht (ca. 59 %) als in der Strauchschicht. Danach drehte sich dieses Verhältnis bis auf 1140 m um, und auf 1520 m betrug der Anteil der Krautschicht nur noch ca. 38 %. Diese Veränderungen können zum einen auf einen starken Arten turnover zwischen Tiefland- und submontanem Regenwald zurückgeführt werden (Kitayama 1992; siehe S.4) und zum anderen auf die im submontanen Regenwald nicht mehr geschlossene Kronendecke, die mehr Licht auf den Unterwuchs zuläßt (Malkmus 1988).

In der Literatur wird vermutet, daß die Artenzusammensetzung der Vegetation und damit der Florenwechsel entlang eines Höhengradienten von der Temperatur abhängig ist (Pendry & Proctor 1996, Kitayama 1992, Ohsawa 1990, Grubb 1974) bzw. von einer limitierenden Menge an Wärmestrahlung in den oberen Waldzonen (oberer Bergregenwald, subalpiner Wald; Kitayama 1992, Ohsawa 1990). Am Mt. Kinabalu findet zwischen Tieflandregenwald und submontanem Regenwald ein erster sehr starker Arten turnover statt. Keine der für den Tieflandregenwald charakteristischen Familien bleibt für den submontanen Regenwald noch charakteristisch. Die Übergangszone zwischen beiden Waldtypen beginnt bei ca. 900 m und endet bei ca. 1200 m (siehe S.4). In diesem Höhenbereich wurde in der niederen Vegetation eine signifikante Artenabnahme der Ameisen festgestellt (Abb. 4.3.1, S.60). Es soll im folgenden eine Einschätzung der möglichen Auswirkungen dieses Florenwechsels auf die Nahrungsverfügbarkeit von Ameisen erfolgen. Da, wie in 4.5.3 erläutert, keine standardisierte Aufnahme der Nahrungsressourcen in der Vegetation durchgeführt werden konnte, wird versucht, diesen Faktor anhand von Literaturdaten zu beurteilen. Dabei ist es sinnvoll, sich im Rahmen der Fragestellung auf die Betrachtung unspezifischer mutualistischer Assoziationen von Pflanzen, Ameisen und Hemipteren zu konzentrieren, da der prozentuale Anteil der „echten“ myrmecophytischen Pflanzen an der Gesamtpflanzenzahl sehr gering ist (z.B. 1,2 % im Pasoh Forest Reserve, West-Malaysia, Moog et al. i.Vorb.).

Wie in der niederen Vegetation war auch am Boden eine eingehende Untersuchung der Nahrungsressourcen der überwiegend räuberisch lebenden Bodenameisen im Zeitrahmen dieser Studie nicht durchführbar. Für eine solch aufwendige Untersuchung müßten zumindest umfangreiche Informationen über Vorkommen und Nistweisen der zu untersuchenden Arten vorliegen. Da durch die vorliegende Arbeit diese Daten nun für viele Arten bekannt sind, könnte darauf aufbauend ein solches Projekt durchgeführt werden. Konkretere Daten zum Thema Nahrungsressourcen am Boden liegen allerdings durch die exemplarisch untersuchte *Diacamma*

sp. vor. Anhand dieser Ergebnisse und anhand von Literaturdaten kann das Thema Nahrungsressourcen am Boden diskutiert werden (Kapitel 5.2.4.3).

5.2.4.1 Direkte Nutzung von Pflanzen

Mutualismus wird als jede Form der Interaktion definiert, an der zwei oder mehrere Arten gegenseitigen Nutzen von der Gegenwart der anderen Arten haben (Addicott 1984). An unspezifischen mutualistischen Beziehung sind immer mehrere Arten auf einer oder beiden Seiten beteiligt. Sie treten zwischen Ameisen und Pflanzen vor allem an extrafloralen Nektarien (EFN) auf (Koptur 1991). EFN werden zudem überwiegend von nicht-dominanten Arten aufgesucht, die den dominanten Arten in Verhalten, Körpergröße bzw. Individuenzahl unterlegen sind (Blüthgen et al. 2000, Dejean et al. 2000). Es gibt inzwischen viele Belege für den Besuch von Ameisen an EFN und ihren dadurch verursachten (biotischen) Schutz der Pflanzen vor Herbivoren (Heil et al. 2001, Beattie 1986, Buckley 1982, Bentley 1977). Die Entfernung von EFN von Pflanzen verringert die Anzahl der belaufenden Ameisen entscheidend (Koptur 1979), ein zunehmendes Nektarangebot führt zu einer ansteigenden Menge an verfügbaren Kohlenhydraten und entsprechend stärkeren Belauf von Ameisen (Bentley 1976, Carroll & Janzen 1973). Folgerichtig konnten starke Korrelationen zwischen Pflanzensaftexkretion und Ameisenabundanz sowie auch der Artenvielfalt auf Pflanzen mit EFN gefunden werden (Apple & Feener 2001, Blüthgen et al. 2000, Keeler 1979, Bentley 1976). Schemske (1982) konnte an den EFN von nur vier Pflanzenarten 34 Ameisenarten beobachten, Blüthgen et al. (2000) sammelte 52 Ameisenarten auf fünf Pflanzenarten und allein 42 auf einer einzigen. Oliveira & Brandao (1991) berechneten für tropische und subtropische Regionen der Neotropis durchschnittlich 9,4 Ameisenarten pro EFN produzierender Pflanzenart. Diese Ergebnisse belegen deutlich, daß die Anzahl an EFN-Pflanzen eines Habitats für die Artenvielfalt und Ameisenabundanz in der Vegetation von großer Bedeutung ist und somit auch ihre Verteilung entlang eines Höhengradienten.

Daher ist es wichtig, zu einer Einschätzung ihrer Abundanz im Untersuchungsgebiet zu gelangen. EFN gibt es an Blütenpflanzen und Farnen aus über 90 Familien, sie kommen überwiegend in tropischen und subtropischen Regionen vor (Koptur 1992). Der prozentuale Anteil der verholzten EFN-Pflanzen an der jeweiligen Gesamtpflanzenzahl nimmt von den gemäßigten Regionen (3 – 4 %) bis hin in tropische Regionen (19,3 %) stark zu (Pemberton 1998, Fiala & Linsenmair 1995). In tropischen Regionen können EFN-Pflanzen je nach Störungsgrad des Waldes bis zu 80 % ausmachen (Bentley 1976), doch gibt es nicht viele umfangreiche Studien über den Anteil von EFN-Pflanzen in geschlossenen Tieflandregenwäldern. Coley & Aide (1991) schätzten den EFN-Pflanzenanteil in Australien auf ca. 30 % und Schupp & Feener (1991) kamen in Panama auf 26,6 % (inkl. vieler Arten aus Baumsturzlücken). In Malaysia liegen die Werte zwischen 7 % bzw. 8,5 % (Fiala et al. 1994) und 19,3 % (Fiala & Linsenmair 1995). Fiala & Linsenmair (1995) stellen allerdings fest, daß in der Strauchschicht EFN seltener waren als im Kronenraum. Es wird hier zusammenfassend von einem EFN-Pflanzenanteil von ca. 10 - 20 % ausgegangen, da es neben EFN noch Nektarien an Blüten und anderen reproduktiven Pflanzenstrukturen sowie kleine Futterkörperchen gibt, mit welchen ebenfalls fakultativ an jungen Pflanzenteilen Ameisen angelockt werden (Koptur 1992, Schupp & Feener 1991). Diese Strukturen werden hier unter EFN-Pflanzen zusammengefaßt, da sie ebenfalls Ameisen für ihren Pflanzenbesuch mit Nahrung belohnen. Obwohl auf sie im folgenden nicht näher eingegangen wird, gelten die angeführten Argumente auch für sie analog. Weiterhin berichteten viele Autoren der hier genannten EFN-Studien über Schwierigkeiten, EFN zu erkennen, und gaben übereinstimmend an, daß ihre Angaben daher eher als unterschätzt einzustufen sind. Demnach müßte im Mittel jede fünfte bis zehnte Pflanze im Tieflandregenwald ameisenbezogene Strukturen besitzen, wodurch den Ameisen ein dichtes Nahrungsangebot von ungefähr einer EFN-Pflanze pro Quadratmeter zur Verfügung stünde. Diese Einschätzungen werden auch dadurch gestützt, daß am Mt. Kinabalu auf 580 m nur 2,9 bis 11 Pflanzen (Median

5,7) abgesucht werden mußten, um Ameisen zu finden. Diese Fundfrequenz nahm mit steigender Höhe ab (Tab. 4.5.3, S.71) und auf 1140 m waren es schon 4,2 bis 29,0 Pflanzen (Median 12,4). Diese zunehmende Variationsbreite der Präsenz von Ameisen auf Pflanzen könnte auf ein zunehmend selteneres Vorkommen von EFN-Pflanzen hinweisen („resource limitation hypothesis“), doch könnte auch aufgrund eines geringeren Ameisenbelaufs eine geringere EFN-Produktion der Pflanzen vorliegen („ant limitation hypothesis“; Schupp & Feener 1991 sowie Referenzen darin). Keeler (1980, 1979) z.B. verfolgte letztere These und stellte fest, daß in Habitaten, in denen Ameisen selten sind, auch Pflanzen mit EFN seltener vorkommen. Fiala & Linsenmair (1995) konnten besiedelte Myrmecophyten in tropischen Regionen bis 1250 m - 1400 m finden, aber unbesiedelte Myrmecophyten kamen am Mt. Kinabalu bis 1600 m vor. Ebenso konnte Koptur (1985) im Tieflangregewald an *Inga*-Arten Ameisenschutz feststellen, wohingegen auf 1300 m bis 1650 m Ameisen seltener und deutlich weniger aktiv waren. Weiterhin können Pflanzenarten sogar in Abwesenheit von Ameisen ihre ameisenbezogenen Eigenschaften verlieren, wie die Arten der myrmekophytischen Gattung *Cecropia* (Rickson 1977). Dieses Phänomen wurde ursprünglich von Janzen (1973, 1969) mit zunehmender Höhe beobachtet, doch führte er dies nicht (wie Koptur 1992) auf einen Rückgang von Ameisenbesuchen zurück, sondern auf einen stark nachlassenden Druck durch Fraßfeinde in den Bergregewaldregionen der Tropen. In diesen Regionen wird die Notwendigkeit, sich zu verteidigen, für Pflanzen geringer und mit der Reduzierung von z.B. EFN kann eine Pflanze Stoffwechselkosten sparen (Rickson 1977).

Inwieweit dies auch für den East-Ridge anzunehmen ist, läßt sich nur schwer beurteilen, da ein unbefriedigender Forschungsstand viel Raum für Vermutungen läßt. Es gibt weder konkrete Untersuchungen über die Höhenverbreitung von unspezifischen fakultativen Ameisen-Pflanzenbeziehungen noch über Herbivorendruck auf tropische Pflanzen entlang eines Höhengradienten. Eine Studie von Coley & Aide (1991) allerdings verdeutlicht den latitudinal nachlassenden Herbivorendruck von tropischen Regionen bis in die gemäßigten Breiten. Sie zeigt, wieviel mehr Energie eine tropische Pflanze in ihre Verteidigung gegen herbivore Insekten investieren muß und welch enormen Verteidigungsdruck tropische Pflanzen im Tiefland unterliegen, da noch eine zusätzliche Verteidigung durch das Anlocken von Ameisen notwendig ist. Da sich zwischen den Breitengrad- und Höhenveränderungen viele Parallelen finden lassen, liegt es nahe, auch in diesem Fall den unteren Bergregewald mit den gemäßigten Breiten zu vergleichen (siehe auch 2.3 und 5.2.1). Dann wäre ein nachlassender Herbivoren-Druck im unteren Bergregewald anzunehmen. Unter Einbeziehung des starken Artenturnovers der Pflanzengesellschaften auf Familienniveau ist es daher sehr wahrscheinlich, daß für neu auftretende Pflanzenarten die Notwendigkeit eines Ameisenschutzes gar nicht mehr besteht bzw. daß bei Pflanzenarten, die in beiden Waldformationen vorkommen, die EFN-Strukturen verschwinden. Dieser Effekt könnte am East-Ridge vor allem zwischen 830 m und 1140 m auftreten und mit verantwortlich für die starke Ameisenartenabnahme (31 auf 15 Arten) zwischen diesen beiden Höhen sein.

Um hier noch zu einer besseren Einschätzung der Bedeutung des Florenwechsels für die Anwesenheit von EFN-Pflanzen zu kommen, soll eine nähere Betrachtung einiger Pflanzenfamilien der jeweiligen Waldformation erfolgen. EFN kommen im malaysischen Tieflandregewald vor allem an Arten der Euphorbiaceae, Dipterocarpaceae, Leguminosae und Ebenaceae vor (Fiala & Linsenmair 1995). Von ihnen sind die Dipterocarpaceae als die den Tieflandregewald in Malaysia charakterisierende Familie bekannt (ca. 470 Arten) und in elf ihrer zwölf Gattungen kommen EFN-Pflanzen vor. Im unteren Bergregewald sind jedoch nur noch vereinzelt Arten dieser Familie zu finden. Die Euphorbiaceae (ca. 7500 Arten, 290 Gattungen) beinhalten die meisten EFN-Pflanzengattungen ($n = 44$) und stellen zudem mit der Gattung *Macaranga* (280 Arten) eines der am besten untersuchten Myrmecophytie-Systeme (19 Arten). Die gesamte Gattung *Macaranga* hat ihr Verbreitungszentrum in den Tieflandregewäldern Malaysias. Nur einige wenige nicht-myrmecophytische *Macaranga*-Arten kommen bis auf 1900 m vor und locken bis in diese Höhe Ameisen mit EFN an (sensu Fiala &

Linsenmair 1995, Cranbrook & Edwards 1994, Kitayama 1992, Koptur 1992). Von den im unteren Bergregenwald am Mt. Kinabalu vorherrschenden Pflanzenfamilien (siehe 2.2.2, S.4) ist hingegen keine tropische bekannt, die EFN Strukturen anbieten würde (nach Liste in Koptur 1992). Allerdings kann dies nicht wirklich repräsentativ sein, da nur wenige Sammlungen von EFN-Pflanzen über den Tieflandregenwald hinausgingen. Sie ergaben nur noch wenige oder gar keine EFN-Pflanzen mehr (Diaz-Castelazo & Rico-Gray 1998, Keeler 1979). Am East-Ridge konnte *Polyrhachis* sp.10 noch auf 1520 m an extrafloralen Nektarien beobachtet werden.

Zusammenfassend ist es zwar nicht möglich, einen prozentualen Anteil von EFN-Pflanzen für den unteren Bergregenwald anzugeben, doch kann von einem deutlichen Rückgang der Pflanzen mit EFN-Strukturen bzw. der EFN-Produktion ausgegangen werden. Dies könnte wiederum zu einer Ressourcenknappheit führen und eine ansteigende Konkurrenz um die verbleibenden Ressourcen zur Folge haben. Dieser Vorgang müßte letztendlich in einer Abnahme der Artenvielfalt resultieren. Insofern könnte eine zunehmende Nahrungsverknappung zwischen 830 m und 1140 m als ein wichtiger Faktor für die starke Ameisenabnahme angesehen werden.

Zwischen 1140 m und 1340 m blieb die Anzahl der Ameisenarten fast gleich (15 und 14 Arten), und ihre Fundhäufigkeit nahm sogar etwas zu (S.60). Der obigen Argumentation folgend könnte hier eine Stagnation der Abnahme der Nahrungsressourcen angenommen werden. Dies wäre auch insofern plausibel, da der Wechsel zwischen Tiefland- und Bergregenwald auf 1140 m fast abgeschlossen ist und für beide Höhen eine schon recht ähnliche Pflanzengesellschaft angenommen werden kann (S.4). Auch der Habitus des Waldes auf beiden Höhen erscheint sehr ähnlich, nur der Epiphytenbewuchs nimmt etwas zu (5.2.2 und 5.2.3.2). Trotzdem wären mit zunehmender Höhe die Argumente eines geringer werdenden Herbivorendrucks gültig und eine Abnahme der EFN-Pflanzen zu erwarten. Allerdings wurde in diesem Höhenbereich eine signifikant zunehmende Pflanzendichte (Tab. 4.5.2, S.71; Kitayama 1992) und über den gesamten untersuchten Höhengradienten eine signifikant zunehmende Abundanz der Strauchschicht (in Relation zur Krautschicht) festgestellt (Abb. 4.5.1, S.70). Diese beiden Tendenzen könnten zusammen in der niederen Vegetation einer EFN-Pflanzen- und Volumenabnahme entgegenwirken und zwischen 1140 m und 1340 m eine gleichbleibende Menge an Nahrungsressourcen begründen.

Zwischen 1340 m und 1520 m erfolgte dann innerhalb von nur 180 Höhenmetern ein erneut signifikanter Einbruch der Ameisenartenvielfalt (von 14 auf 3 Arten), doch ist es fraglich, inwieweit dies auf eine weitere Reduktion von EFN zurückgeführt werden kann. Die Artenabnahme zwischen 1340 m und 1520 m (78 %) ist stärker als die zwischen 830 m und 1140 m (52 %), vollzieht sich auf einem wesentlich kürzeren Höhenabschnitt, und es findet kein Wechsel von Waldformationen statt. In diesem Höhenbereich könnte die sich stark verändernde Wuchsform des Waldes eine wichtige Rolle spielen. Durch die räumliche Verkleinerung des Lebensraumes wäre eine zusätzliche Nahrungsverknappung möglich, die potentiell eine Konkurrenz um die verbleibenden Ressourcen zur Folge haben könnte (siehe auch 5.2.2 und 5.2.3.2).

Zusammenfassend scheint die Verknappung von Nahrungsressourcen, die direkt von Pflanzen für Ameisen zur Verfügung gestellt werden, ein die Artenvielfalt reduzierender Faktor zu sein, der jedoch entlang des Höhengradienten nicht von gleichbleibender Bedeutung sein dürfte. Besonders schwerwiegende Veränderungen sind vor allem in der Übergangszone zwischen Tiefland- und unterem Bergregenwald anzunehmen, wohingegen die Veränderungen innerhalb der jeweiligen Waldformationen vermutlich eher als marginal einzustufen sind. Um diese Annahmen zu bestätigen oder zu verwerfen wären quantitative Erhebungen von EFN-Pflanzen entlang eines Höhengradienten notwendig. Auch fehlen grundlegende, detaillierte Studien über den Anteil der EFN-Ressourcen an der Gesamtnahrung der Ameisen(zönose) der niederen Vegetation.

5.2.4.2 Indirekte Nutzung von Pflanzen

Zunächst muss die taxonomische Zuordnung der Trophobiosepartner der Ameisen kurz erläutert werden. Die meisten mit Ameisen assoziierten Trophobiosepartner gehören der ehemaligen Unterordnung Homoptera an. Die Homoptera wurden jedoch von Gullan (1999) aufgelöst, da sie keine monophyletische Gruppe darstellen. Daher wird im folgenden auf die Ordnung der Hemiptera zurückgegriffen. Sie umfaßt die in den Tropen häufig mit Ameisen assoziierten Coccoiden (Schildläuse), Membraciden (Buckelzirpen) und Fulgoriden (Laternenträger), sowie auch die selteneren myrmecophilen Aleyrodiden (Mottenschildläuse), Aphididen (Blattläuse), Psylliden (Blattflöhe), Cicadelliden (Zwergzikaden) und Heteropteren (Wanzen). Der Honigtau ihrer Trophobiosepartner ist für Ameisen eine weitere wichtige Nahrungsressource in der Vegetation, wofür die assoziierten Hemipteren von Ameisen Schutz vor ihren natürlichen Feinden erhalten (Wood 1984, Way 1963). Die Assoziationen kommen auf den meisten Familien der Blütenpflanzen vor und sind von den Tropen bis in gemäßigte Regionen weit verbreitet (Literaturübersicht in Buckley 1987, Way 1963).

Die meisten mutualistischen Beziehungen zwischen Ameisen und Hemipteren sind unspezifisch und fakultativer Natur (Gullan & Buckley 1993, Ward 1991, Tho 1978). Auch kommt es sehr selten vor, daß Hemipteren auf eine einzige Pflanzenart spezialisiert sind (Monophagie l. Grades; Zwölfer 1958). Daher kann für die meisten Pflanzensauger Oligophagie (an mehreren Gattungen einer Pflanzenfamilie), Pleophagie (an mehreren verwandten Pflanzenfamilien) oder Polyphagie (an mehr als 13 dikotylen und monokotylen Pflanzenfamilien) angenommen werden.

Im allgemeinen stellen Hemipteren für Ameisen eine sehr attraktive Nahrungsquelle dar, sie werden bei gleichzeitigem Angebot von extrafloralen Nektarien (EFN) bevorzugt (Rashbrook et al. 1992, Buckley 1983). Trophobionten produzieren ihren Honigtau im Vergleich zu EFN in größeren Mengen, in einer höheren Qualität, mit stärkerer Gleichmäßigkeit und sind zudem besser manipulierbar (Blüthgen et al. 2000). Insofern verwundert es nicht, daß im Kronenraum der Tropen fast alle Pflanzenlaus- und Zikadenansammlungen von Ameisen besucht sind (Blüthgen et al. 2000). Allerdings ist die Ausnutzung dieser Nahrungsressource auf wenige Gattungen und Arten beschränkt, die aufgrund ihres dominanten Verhaltens, ihrer Abundanz bzw. Körpergröße diese Ressourcen monopolisieren können (Blüthgen et al. 2000, Dejean et al. 2000). Die in den genannten Studien gleichzeitig zur Verfügung stehenden EFN-Ressourcen an Epiphyten wurden hingegen von einem wesentlich breiteren Spektrum an Arten und Gattungen besucht, das sich vor allem aus kleinen, weniger volksstarken und nicht dominanten Ameisen zusammensetzte. Nichts desto trotz können auch EFN z.B. an Infloreszenzen monopolisiert werden (Schemske 1982), und ebenso können kleine Hemipterenansammlungen auf beieinander stehenden Pflanzen der niederen Vegetation von unterschiedlichen Ameisenarten besucht werden (pers. Beob.). Neben diesen einzeln oder in kleinen Gruppen an Trophobiosepartnern sitzenden Ameisen wurden Hemipteren vor allem in Nestern solcher Ameisen gefunden, die Freinester bauen (4.5.3, S.73). Es kam selten vor, daß in der niederen Vegetation mehrere Ameisenarten auf einer Pflanze fouragierten, und es konnte nicht beobachtet werden, daß mehrere Ameisenarten an einer Pflanze Hemipteren besuchten. Letzteres ist jedoch stark von der Größe der Pflanze abhängig, und auch auf kleinen Pflanzen wäre dies z.B. durch unterschiedliche diurnale Rhythmen der Ameisenarten möglich, wie von Schellerich-Kaaden & Maschwitz (1998) an EFN festgestellt wurde.

Ausgehend von den hier in der niederen Vegetation gefundenen Ameisenarten sind drei wichtige Beobachtungen festzuhalten: Die überwiegende Mehrheit nistete erstens in Totholz und damit ohne potentiell mögliche Hemipteren im Nest (69 %; S.75), war zweitens von kleiner Körpergröße (77 % bis 1,5 mm Mesosomalänge) und hatte drittens kleine Nester (67 % ≤ 50 Ind. und 82 % ≤ 100 Ind.; S.76). Hierbei darf zwar nicht direkt auf Koloniegröße geschlossen werden, doch wurden in 74 der 173 Vegetationsnester (ca. 43 %) Königinnen gefunden (davon 15 Nester mit mehr als einer Königin), was den Eindruck unterstützt, daß die Mehrheit der Arten trotz möglicher Polydomie kleine Kolonien hatte. Aus diesen Ergebnissen kann geschlossen

werden, daß ungefähr zwei Drittel der Arten in der niederen Vegetation nicht in der Lage sind, dauerhaft Trophobionten zu monopolisieren und sie daher auf unspezifische und fakultative Nahrungsressourcen fouragieren.

Über die Höhenverbreitung der fakultativ mit Ameisen assoziierten Hemipteren gibt es nur wenige konkrete Angaben in der Literatur. Wolda (1987) ermittelte in Panama von Meereshöhe bis in 2200 m N.N. eine stetige Abnahme von „Homopteren“ (Auchenorrhyncha). McCoy (1990) stellte im Südwesten der USA einen „mid-elevation peak“ zwischen 600 m – 800 m fest und von da an eine stetige Abnahme der Hemipterenarten. Die meisten Taxa waren auf wenige Höhenstufen beschränkt. Wood (1984) stellte generell für die Tropen mit zunehmender Höhe eine Abnahme myrmecophiler Membraciden fest. Olmstead & Wood (1990) untersuchten dies genauer anhand einer Literaturstudie. Sie stellten fest, daß der prozentuale Anteil der mit Ameisen assoziierten Buckelzirpen an der Gesamtartenzahl abnahm, der der „pre-social“ lebenden, nicht mit Ameisen assoziierten zunahm und der der solitär lebenden Arten gleich blieb. Da mit Ameisen assoziierte Membraciden ohne Ameisen relativ schutzlos sind, schlossen sie daraus, daß die Ameisenartenabnahme für die Abnahme der assoziierten Buckelzirpen verantwortlich sein muß. Die von ihnen ausgewerteten Artenzahlen von 500 m bis 1500 m zeigen jedoch, daß auch die solitären Arten deutlich abnehmen (35 auf 8 Arten), die Zunahme der „pre-social“ Arten nur sehr gering ist (1 auf 7 Arten) und die mit Ameisen assoziierten Buckelzirpen in diesem Höhenbereich dominierend sind (72 auf 5 Arten). Da sich auch hier die Frage stellt, wessen Artenabnahme die andere mit induziert, ist die Tatsache, daß die solitär lebenden Buckelzirpenarten ebenfalls stark abnehmen, von Bedeutung. Sie zeigt, daß es auch von einer Ameisenabnahme unabhängig auf Buckelzirpen wirkende Faktoren gibt und daher also die Ameisenabnahme nicht unmittelbar ursächlich für die assoziierten Trophobionten sein muß. Da die Autoren teils geschätzte Artenzahlen verwendeten und auch keine Informationen über die Ameisenartenzahlen auf vergleichbaren Höhenstufen Kolumbiens vorlegten, soll hier keine tiefergehende Interpretation der Daten erfolgen.

Die in der vorliegenden Untersuchung durchgeführte Trophobiontenaufnahme ergab ebenfalls Hinweise auf eine von Trophobionten unabhängige Artenabnahme der Ameisen, da die Fundhäufigkeit von Trophobiosestellen bis 1140 m gleich blieb (Abb. 4.5.4, S.74). Diese Daten sind allerdings mit äußerster Vorsicht zu verwenden, da bei weitem nicht alle Trophobiosestellen erfaßt wurden. Die Ameisenarten, die mir an offen zugänglichen Trophobiosestellen auffielen, gehörten ausnahmslos zu den Gattungen, die auch für die Monopolisierung von Trophobionten bekannt sind: *Crematogaster* (Myrmicinae), *Dolichoderus* (Dolichoderinae), *Polyrhachis* (Formicinae) und *Technomyrmex* (Dolichoderinae); (*Camponotus* (Formicinae) konnte nur selten fouragierend in der niederen Vegetation gefunden werden – viele Arten sind nachtaktiv, mdl. Mittlg. K.E. Linsemair, B. Fiala). Dies könnte einerseits ein Artefakt sein, da mir eventuell nur Trophobiosestellen auffielen, wenn viele bzw. große Ameisen daran saßen. Es könnte aber auch für die niedere Vegetation bestätigen, daß den überwiegenden Teil dieser Ressource Arten weniger Gattungen ausnutzen. Unter Einbeziehung von *Camponotus* repräsentierten die oben genannten Gattungen nur 20 % des gefundenen Spektrums, aber stellten insgesamt 58 % der Arten. Der Erfolg dieser fünf Gattungen ist insbesondere auf die Fähigkeit des Freinestbaus zurückzuführen, der es ihnen ermöglicht, große, volksstarke, polydome Kolonien auf einer Pflanze oder über mehrere Pflanzen hinweg zu bilden, und ihre Trophobionten direkt bei der Brut im Nest zu halten (Weißflog 2001). Letzteres Verhalten konnte in der niederen Vegetation bei *Crematogaster*-, *Dolichoderus*- und *Technomyrmex*-Arten gefunden werden. *Polyrhachis*-Arten haben in der Regel keine Trophobionten im Nest (Weißflog 2001), und von 15 gefundenen *Camponotus*-Nestern waren nur drei aus Karton. Diese drei wurden von *Camponotus* sp.10 und *Crematogaster* sp.10 parabiologisch besiedelt (Abb. 5.2.1). Auch von den 19 *Crematogaster*-, *Dolichoderus*- und *Technomyrmex*-Arten nisteten nur neun auch in Karton, und davon hatten wiederum nur fünf Arten Hemipteren im Nest, das sind 10 % aller nistend gefundenen Arten. Diese Zahlen unterstützen die Vermutung, daß nur wenige Arten in der niederen Vegetation Hemipteren monopolisieren.

Insgesamt wurden elf der neunzehn Arten (ca. 58 %) in Trophobioseassoziationen gefunden, und es ist zu vermuten, daß der Prozentsatz noch um einiges höher liegt, wenn nicht gar alle Arten dieser Gattungen Trophobionten besuchen. Zwar sind auch für die Arten anderer Gattungen wie *Myrmecaria*, *Monomorium*, *Paratrechina*, *Philidris* und *Tetraoponera* Trophobiontenbesuche oder einzelne enge Assoziationen bekannt (Weißflog 2001, Klein et al. 1992, Hölldobler & Wilson 1990), und es ist noch von vielen weiteren Gattungen auszugehen, doch konnte ich während der standardisierten Sammlungen keine weitere finden. Unter Berücksichtigung dessen, daß ich sicher nicht alle Trophobiosestellen erkannte, entsteht dadurch der Eindruck, daß auch die fakultative Nutzung der Nahrungsressource „Trophobionten“ nur von einem kleineren taxonomischen Spektrum genutzt bzw. monopolisiert wird. Die große Artenvielfalt dieser Gattungen könnte sogar durch die Erschließung dieser Nahrungsressourcen entstanden sein (nach Maschwitz 1992). Die Abnahme ihrer Artenvielfalt und Abundanz hätte unweigerlich Auswirkungen auf die assoziierten Hemipteren und umgekehrt. Daher kann hier nur festgestellt werden, daß die Fundhäufigkeit der Hemipteren zwar über die Höhe im Tieflandregenwald gleich blieb, doch ist über ihre Artenzahl nichts bekannt. Diese könnte ebenso abnehmen wie die der Ameisen. Der auf hohem taxonomische Niveau stattfindende Florenwechsel zwischen Tieflandregenwald und unterem Bergregenwald stellt mit großer Wahrscheinlichkeit auch für sehr viele Hemipteren eine Verbreitungsgrenze dar (siehe 5.2.4.1).

Ein Beispiel für die Abhängigkeit von Ameisenarten von der ökologischen Toleranz ihrer Trophobiosepartner könnte die am East-Ridge untersuchte bodenlebende Art *Pseudolasius* sp.1 darstellen. Sie ist eng mit der Wurzellaus *Rhicoecus* sp.21 assoziiert (Malsch et al. 2001). Nester von *Pseudolasius* sp.1 konnten während der Nestsammlungen (4.6.1) mit gleichbleibend großer Häufigkeit bis 1000 m gefunden werden, aber auf 1140 m kamen nur noch zwei Arbeiterinnen in einer Winklerprobe vor. Die Verbreitungsgrenze ist demnach eindeutig zwischen diesen beiden Höhenstufen erreicht, da auch auf 1140 m während der Nestsammlungen weder Nester von *Pseudolasius* sp.1 noch Individuen von *Rhicoecus* sp.21 gefunden werden konnten. Letztere sind leuchtend weiß und wurden oft früher bemerkt als die gelbbraunen *Pseudolasius* sp.1 Arbeiterinnen. Da *Pseudolasius* sp.1 auch in West-Malaysia mit anderen Wurzellausarten gefunden wurde, ist das parallele Verschwinden beider Arten nicht selbstverständlich. Aber da in Poring Hot Springs *Pseudolasius* sp.1 ausschließlich mit *Rhicoecus* sp.21 assoziiert war, kann ein voneinander abhängiges Verschwinden angenommen werden.

Alles in allem spricht auch in Bezug auf Trophobionten einiges dafür, daß ihre Abundanz und Artenvielfalt aufgrund des Florenwechsels sukzessiv abnehmen und sich dadurch für Ameisen die Nahrungsverknappung verstärkt. Es können hier insofern die gleichen Schlußfolgerungen gezogen werden wie in Kapitel 5.2.4.1.

5.2.4.3 Nahrung am Boden als limitierender Faktor – Fallbeispiel *Diacamma* sp. und Literaturstudien

Die Kartierung der *Diacamma*-Nester entlang des Höhengradienten ergab eine signifikante Zunahme des Nestabstandes zwischen 650 m und 950 m (4.7.1, S.86 und Abb. 9.8.27 bis Abb. 9.8.31, S.180). Da die Zunahme des Nestabstandes nicht mit einer Zunahme der Koloniegöße verknüpft war, kann als eine mögliche Ursache hierfür eine Verringerung der Nahrungsressourcen angenommen werden. Diese Vermutung wird zusätzlich durch den zwischen 830 m und 950 m signifikant abnehmenden Beuteeintrag / Zeit gestützt (Tab. 4.7.8, S.91). Die Arbeiterinnen trugen auf 830 m in fünf Stunden die Menge an Beute ein, für die die Arbeiterinnen auf 950 m zwölf Stunden benötigten. Auch wenn hier für eine hinreichende Beurteilung weitere Messungen notwendig wären, lassen diese Hinweise zusammenfassend vermuten, daß innerhalb dieser nur 120 Höhenmeter eine zunehmende Nahrungsverknappung auftritt, die zudem zu einer Konkurrenz um Nahrung führen könnte.

Diacamma sp. kann als überwiegend karnivor gelten und ernährt sich generalistisch von verschiedensten Arthropodentaxa (S.91). Dies gilt für die meisten am Boden lebenden Ameisenarten und wirft die Fragen auf, woraus sich das potentielle Beutespektrum zusammensetzt, mit welcher Biomasse die potentiellen Beute-Taxa vorkommen und wie sich deren Biomasse über die Höhe verändert. Das Nahrungsspektrum von *Diacamma* sp. gibt hilfreiche Hinweise bezüglich dieser Fragen, denn es wies zwei größere Beutegruppen auf: Isoptera und Formicidae. Der Anteil der Ameisenbeute am indentifizierbaren Gesamteintrag betrug auf allen Höhen zwischen 20 % und 24 %. Der Anteil der Termiten betrug auf 650 m und 850 m 25 %, wohingegen auf 950 m keine Termiten mehr eingetragen wurde. Daraus wäre zu folgern, daß diese beiden Gruppen auf den unteren beiden Höhen ca. 50 % des Nahrungsbedarfs decken können und auf 950 m trotz wesentlich höheren Fouragieraufwandes nur noch 24 %. Dies ist vor dem Hintergrund, daß Ameisen und Termiten ca. 68 % (Fittkau & Klinge 1973) bis 75 % (Beck 1971) der Insektenbiomasse und ca. 31 % der gesamten tierischen Biomasse eines Tieflandregenwaldes stellen können, nicht verwunderlich. Im Gegenteil, es müßte sogar zu erwarten sein, daß sich das Biomasseverhältnis des in der Laubstreu vorhandenen Beutespektrums generalistischer Ameisen in dem tatsächlich eingetragenen Beutespektrum widerspiegelt. Geht man von der Annahme aus, daß die unspezifische Ernährungsweise von *Diacamma* sp. repräsentativ für die meisten bodenlebenden Arten ist, dann wäre die Abundanz- bzw. Biomasseentwicklung von Termiten und Ameisen entscheidend für die Ameisenzönose im Bodenstratum.

Termiten und Ameisen haben eine mehr als 100 Millionen Jahre alte gemeinsame Geschichte, in der im allgemeinen Ameisen die Jäger und Termiten die Beute darstellen (Hölldobler & Wilson 1990). Beide Autoren schätzen, daß ein großer Teil der Ameisen (inklusive der artenreichsten Gattungen *Pheidole* und *Camponotus*), wenn nicht sogar die Mehrheit, Termiten erbeuten, sobald sie die Gelegenheit dazu haben. Auch die sonst sehr vorsichtig agierenden *Diacamma* sp. Arbeiterinnen verhielten sich bei einem zufälligen Astbruch, bei dem viele Termiten zu Boden fielen, überraschend aktiv und aggressiv (pers. Beob.). Die Biomasse der Termiten nimmt nach Collins (1980) am Gunung Mulu (2376 m) in Sarawak mit zunehmender Höhe zwischen 130 m und 1930 m ab. Doch kann seinen Daten entnommen werden, daß sie im Tieflandregenwaldbereich auf 500 m und 800 m die gleiche Abundanz aufweisen können. Oberhalb 800 m nahm dann ihre Biomasse bis in den unteren Bergregenwald (1130 m) stark ab. Diese Tendenz wird von Jones (2000) bestärkt. Er sammelte Termiten im unteren und oberen Bergregenwald des Maliau Basins in Sabah, und ein Vergleich mit malaysischen Tieflandregenwäldern (Danum Valley, Ost-Malaysia und Pasoh, West-Malaysia) ergab, daß die Abundanz der Termiten im unteren Bergregenwald deutlich niedriger lag. Weitere Biomassedaten von Termiten aus Tiefland- und unteren Bergregenwäldern sind mir nicht bekannt oder sind, wie Jones (2000) anmerkt, allgemeine Bodenfauna-Studien, die für Termiten keine verlässlichen Schätzungen erbringen (z.B. Atkin & Proctor 1988). Aufnahmen von Termitenarten können jedoch zumindest einen Eindruck über die Termitenverteilung entlang eines Höhengradienten vermitteln. Gathorne-Hardy et al. (2001) stellten auf Sumatra zwischen 300 m und 1400 m eine Abnahme der Artenvielfalt der Termiten fest. Allerdings ermittelten sie im Tiefland auf 500 m und 1000 m eine fast gleiche Artenzahl. Eine Unterteilung der Termitenarten nach ihren Fraßgewohnheiten zeigte jedoch, daß zwei der vier funktionellen Gruppen auch zwischen 500 m und 1000 m eine starke Abnahme mit zunehmender Höhe aufwiesen: Die Arten der Gruppe II nisten im Boden oder arboreal und fouragieren (obligatorisch) zu geeignetem Fraßholz (alle Macrotermitinae und viele Nasutitermitinae), und Gruppe III nistet im Boden und frißt in der Umgebung in Humusschicht und humifiziertem Boden (fast alle Termitinae und einige Nasutitermitinae). Die übrigen beiden Gruppen leben und fressen fast ausschließlich kryptisch in Totholz oder Boden, ohne zu fouragieren. Aus Ameisensicht ist dies insofern besonders interessant, da nur die Termitengruppen II und III als potentielle Beute für unspezialisierte, fouragierende Ameisen leicht erreichbar sind. Jones (2000)

betont, daß Termitenarten, die a) sich von Laubstreu ernähren (Nasutitermitinae und Macrotermitinae) oder b) mit Pilzen assoziiert sind (Macrotermitinae), im unteren Bergregenwald nicht mehr vorkommen. Sie wären anhand der Einteilung von Gathorne-Hardy et al. (2001) den Gruppen II oder III zuzuordnen. Leideritz (1993) und Burmester (1993) ermittelten am East-Ridge in Poring Hot Springs eine Abnahme der Artenvielfalt von Termiten zwischen 550 m und 1800 m. Auf 600 m fanden sie 32 Arten und auf 1000 m nur noch 20 Arten. Die Macrotermitinae (n = 8) blieben auf den Höhenbereich von 500 m bis 700 m beschränkt, und von den Nasutitermitinae (n = 40) kamen die meisten Arten zwischen 550 m und 650 m vor; nur vier Arten konnten im unteren Bergregenwald gefunden werden.

Faßt man die Informationen dieser Untersuchungen zusammen, so wird deutlich, daß die Artenzahlen der für Ameisen leicht zugänglichen Termiten schon im Bereich des Tieflandregenwaldes stark abnehmen. Daher ist es naheliegend zu vermuten, daß auch ihre Abundanz nachläßt. Dies würde erklären, warum *Diacamma* sp. auf 950 m keine Termiten mehr erbeuten konnte. Bis in den unteren Bergregenwald kann mit großer Sicherheit von einer Abundanzabnahme ausgegangen werden.

Die Abundanz und Biomasse der Ameisen nimmt am East-Ridge zwischen 580 m und 1140 m hoch signifikant ab (Abb. 4.3.5, S.64). Auch Collins (1980) stellte in diesem Bereich eine Abnahme fest, die jedoch bei weitem nicht so deutlich war. Hier könnte jedoch ebenfalls, wie bei den Termiten (Jones 2000; siehe oben), ein methodisches Artefakt vorliegen. Untersuchungen, die die Biomasse der Meso- und Makrofauna erfassen wollen, müssen sich aufgrund der hohen Abundanzen der Mesofauna auf eine kleine Probengrößen beschränken. Da Ameisennester in den Tropen relativ frei zugänglich im Bodenstratum vorkommen und so beim Ausstechen kleiner Bodenproben ohne weiteres mit aufgenommen werden können, ist der potentielle Fehler durch unterschiedliche Nestgrößen als sehr hoch einzuschätzen, es sei denn, die Gesamtprobengröße kann dieses Artefakt ausschließen. Collins (1980) jedoch extrahierte insgesamt nur knapp einen dreiviertel Quadratmeter pro Höhe. Eine ähnliche Methodik wendeten auch Leakey & Proctor (1987) und Atkin & Proctor (1988) mit nur einem halben Quadratmeter Gesamtprobengröße an. Diese Untersuchungen können für Ameisen nicht als repräsentativ erachtet werden. Brühl et al. (1999) hingegen führte am East-Ridge mit der Winklermethode eine Höhenzonierung mit Ameisen durch (ca. 20 m² pro Höhe) und ermittelten eine vergleichbar starke Arten- und Individuenabnahme wie in der vorliegenden Untersuchung (Abb. 4.3.4, S.63). Es ist leicht vorstellbar, daß bei einer solch hohen Individuenzahl auf den unteren Höhen regelmäßig z.B. verletzte oder alterschwache Arbeiterinnen für andere zu einer leichten Beute werden. Chitinreste von Ameisen fielen mir immer wieder in den Abfallhaufen der hier untersuchten Nester im Bodenstratum auf. Auch wurden verletzte oder tote Ameisenindividuen von generalistischen „Scavenger“-Arten wie *Odontomachus* sp. oder *Odontoponera* spp. gerne eingetragen. Eine *Odontomachus* sp. Arbeiterin konnte ich sogar dabei beobachten, wie sie versuchte, aus einer *Pheidole*-Straße Arbeiterinnen zu erbeuten. Auch die Arten der größten Gattung dieser Untersuchung, *Pheidole* (Tab. 4.2.2, S.50), sind, bis auf wenige Ausnahmen, weltweit als Generalisten bekannt. Insofern ist die Vermutung naheliegend, daß, ganz abgesehen von spezialisierten Ameisenjägern wie *Aenictus*, für die überwiegende Mehrheit der generalistischen karnivoren Ameisenarten Ameisen selbst eine wichtige Nahrungsquelle darstellen. In diesem Sinne könnte hier also eine positive Verstärkung der Ameisenabundanzabnahme durch die Ameisen selbst angenommen werden.

Collins (1980) konnte für alle übrigen Arthropodengruppen, außer Termiten und Ameisen, keine Abundanzabnahme entlang des Höhengradienten feststellen. Auch Brühl (1996) ermittelte am Mt. Kinabalu zwischen 830 m und 1520 m eine weitestgehend konstante Arthropodenabundanz. Generell müßte daher anzunehmen sein, daß diese Nahrungsressourcen in ausreichender Menge für Ameisen zur Verfügung stehen. Es muß jedoch beachtet werden, daß die große Mehrzahl der am Boden gesammelten Ameisenarten (86,5 %) nur von ungefähr 1 mm bis 5 mm Körpergröße

waren und sich ihr potentielles Beutespektrum eher aus Mesofauna (0,2 mm – 2 mm) und kleiner Makrofauna (2 mm – 2 cm) zusammensetzt, die nicht umfassend in den beiden oben genannten Studien aufgenommen wurde. Durch Staunässe tritt für kleine Bodenameisen bzw. Bodenarthropoden ein Problem auf, das nicht unterschätzt werden darf. Je kleiner ein Individuum ist, umso größer werden die Schwierigkeiten, die Adhäsionskräfte eines Wasserfilms auf Laubblättern zu überwinden. Schon kleinere Wasseransammlungen können für sie ein ernsthaftes Hindernis sein (pers. Beob.; Hölldobler & Wilson 1990), wohingegen große Arten - wie *Diacamma* sp. oder *Camponotus gigas* – sogar dazu neigen können, bei einsetzendem Regen verstärkt zu fouragieren (pers. Beob., mdl. Mttlg. B. Fiala). Für kleinere Ameisenarten verlängern sich aber, durch die skizzierten Probleme mit zunehmender Höhe, die Zeiträume, in denen aufgrund zu nasser Laubstreu keine Nahrungssuche stattfinden kann. Die Konkurrenz um Nahrungsressourcen wird dadurch verstärkt und könnte zu Ausbreitungsgrenzen führen. Zudem könnten auch ihre potentiellen Beutearthropoden in ihrer Abundanz beeinträchtigt werden, doch ist es sehr schwierig, dies ohne konkrete Daten zu beurteilen. Ein Beispiel hierfür sind die Beuteobjekte vieler Ameisenarten des Tribus Dacetini. Sie haben sich auf Collembola, Acari und andere Arthropodentaxa spezialisiert (Hölldobler & Wilson 1990). *Strumigenys* z.B. zeigt bis 1140 m eine gleichbleibende Artenvielfalt (Abb. 4.2.4, S.53), die danach im unteren Bergregenwald stark abnimmt. Es kann daraus jedoch nicht auf eine abnehmende Beutemenge geschlossen werden, da Collembolen Staunässe nicht vor derartige Schwierigkeiten stellt. Sie leben in enger Beziehung zu Wasser und haben verschiedene Verhaltensweisen entwickelt, Nässe zu überdauern oder mit ihr zu leben (Hopkins 1997). Insofern müssen für die *Strumigenys*-Abnahme andere Faktoren verantwortlich gemacht werden. Staunässe z.B. verursacht am Boden, neben den in 5.2.2 und 5.2.3.1 sowie oben beschriebenen Beeinträchtigungen, eine räumliche Verknappung dieses dreidimensionalen Lebensraums. Im Tieflandregenwald lebt ungefähr die Hälfte der gesamten tierischen Biomasse in den oberen 10 cm des Bodenstratums (Fittkau & Klinge 1973). Es ist offensichtlich, daß eine wenn auch noch so minimale räumliche Einschränkung dieses Lebensraumes durch zunehmende Bodenstaunässe zu einer erhöhten Konkurrenz um Nistraum und Nahrung führen muß (ganz abgesehen von den mikroklimatischen Veränderungen). Dieser Prozeß beginnt vermutlich mit der Übergangszone zum unteren Bergregenwald (siehe 5.2.2), verstärkt sich mit der Zunahme der Humus-Wurzel-Schicht und ist wahrscheinlich erst im Bereich des Bergregenwaldes abgeschlossen (um 1340 m), wenn weitere Bodenveränderungen keine zusätzlichen Verschlechterungen für Ameisen mehr bedingen. Die Wuchsformveränderungen der Vegetation des Bergregenwaldes können zwischen 1340 m und 1520 m für Bodenameisen sogar neue Lebensräume schaffen (siehe 5.2.3.1 und 5.2.4.1). Das Überlappen der Straten bietet den Ameisen am Boden die Möglichkeit, in die Vegetation auszuweichen und dort z.B. in kleinen Mikrohabitaten wie Epiphyten nach Nahrung zu suchen. Dies könnte die Stagnation der Artenabnahme zwischen diesen beiden Höhen erklären.

Zusammenfassend könnte Nahrungsverknappung für Ameisen am Boden ein begrenzender Parameter für die Ausbreitung mit zunehmender Höhe sein. Er scheint schon im oberen Bereich des Tieflandregenwaldes starke Auswirkungen zu zeigen. Die Ergebnisse von *Diacamma* sp. verdeutlichen dies exemplarisch. Es ist anzunehmen, daß Nahrungsmangel bei ihrer Verbreitungsgrenze von 1050 m eine wichtige Rolle spielt. Insgesamt darf jedoch nicht außer acht gelassen werden, daß die starke Abundanzabnahme der Ameisen auch einen stark reduzierten Nahrungsbedarf der Ameisenzönose bedingt und daher nicht alle Höhen gleichwertig von Nahrungsverknappung betroffen sein werden (siehe 5.3.1, S.126). Es fehlen auch für die Ameisenzönose des Bodenstratums grundlegende Studien über die Zusammensetzung der Nahrung generalistischer Ameisenarten und über die Verteilung dieser Nahrung entlang von tropischen Höhengradienten. Weiterhin wären vor allem experimentelle Untersuchungen über die Auswirkung von Nahrungsverknappung auf die Ameisengemeinschaft wünschenswert, insbesondere unter dem Gesichtspunkt der zu vermutenden Konkurrenz um diese Ressourcen.

5.2.4.4 Weitere Nahrungsressourcen am Boden und in niederer Vegetation

Ameisen sind, bis auf einige Nahrungsspezialisten, im allgemeinen als omnivor einzustufen und die meisten in der Vegetation lebenden Arten nutzen daher auch tierische Nahrungsressourcen, sobald sie die Gelegenheit dazu haben. Belege hierfür sind Chitinreste in Nestern von Arten der Gattungen *Philidris*, *Camponotus*, *Technomyrmex*, *Dolichoderus* und *Crematogaster* (Weißflog 2001, Dill 1996). Bisher sind nur aus Laubstreuansammlungen des Kronenraums jagende Arten bekannt (Longino & Nadkarni 1990), die jedoch von typischen „Boden-Gattungen“ gestellt werden (z.B. *Discothyrea*, *Eurhopalotrix*, *Hypoponera* oder *Stenamma*). Insgesamt wird der Anteil der proteinreichen Nahrung an der Ernährung der Vegetationsameisen als gering eingestuft (Weißflog 2001, Dill 1996, Maschwitz 1992, Tobin 1991, Hölldobler & Wilson 1990); nicht zuletzt deshalb, da adulte Arbeiterinnen vermutlich ausschließlich mit proteinarmen Honigtau oder Nektar auskommen können (Heckroth 1999, Dill 1996). In jüngerer Zeit weisen Floren & Linsenmair (1997, 2000) jedoch darauf hin, daß für viele Arten nicht bekannt ist, woraus sich ihre Nahrung zusammensetzt. Allerdings gibt es bisher außer den Studien an der *Dolichoderus cuspidatus* Gruppe von Dill (1996) keine Untersuchungen zur relativen Bedeutung alternativer Nahrungsressourcen für Vegetationsameisen. Er ermittelte, daß die obligatorisch mit Läusen assoziierten Ameisen maximal 0,49 % tierische Nahrung eintrugen. Daher sind zur Klärung dieser Frage genaue Studien auf breiter taxonomischer Basis notwendig. In der vorliegenden Arbeit wird dementsprechend davon ausgegangen, daß die potentielle Veränderung alternativer Nahrungsressourcen in der niederen Vegetation keinen entscheidenden Beitrag zur Artenabnahme leistet.

Ameisen des Bodenstratums wurden selten in der niederen Vegetation gefunden. Charakteristisch für das Bodenstratum sind die Ponerinae, die am Boden ca. 24 % der Arten stellten (Tab. 4.2.3, S.51) und in der niederen Vegetation nur ca. 4 % (Tab. 4.2.5, S.56). Letztere beschränkten sich auf vier Arten aus vier Gattungen (*Anochetus*, *Diacamma*, *Leptogenys* und *Pachycondyla*). Die Überlappung beider Straten war insgesamt sehr gering (Tab. 4.3.8, S.68), was auch von Brühl et al. (1998) und Malsch et al. (i. Vorb.) nachgewiesen wurde. Demzufolge kann die Bedeutung der Nahrungsressourcen in der niederen Vegetation für bodenlebende Ameisen als sehr gering eingeschätzt werden. Es gibt jedoch auch Assoziationen von Ameisen und Trophobionten an den Wurzeln von Pflanzen. Diese Assoziationen sind bisher kaum untersucht, und ihre Abundanz und Bedeutung für bodenlebende Ameisen ist weitestgehend unbekannt. Nur über die obligatorischen Assoziationen der Gattungen *Acropyga* (Bünzli 1937, Literaturübersicht siehe Johnson et al. 2001) und *Pseudolasius* (Malsch et al. 2001) in den Tropen und der Gattung *Lasius* (Seifert 1996, Nixon 1951) in den gemäßigten Breiten ist genaueres bekannt. Über fakultative Trophobiontenbesuche von Ameisen an den Wurzeln von Pflanzen gibt es bisher keine konkreten Untersuchungen. Es gibt allerdings Hinweise, daß diese Assoziationen häufiger sind als angenommen. Malsch et al. (2001) fanden an 138 jungen Bäumen der Strauchschicht fünf Ameisenarten aus fünf Gattungen und zwei Unterfamilien in Trophobiose mit Wurzelläusen vor: *Crematogaster* sp., *Pheidole* sp., *Proatta butelli* (Myrmicinae) und *Camponotus* sp., *Paratrechina* sp. (Formicinae). Weiterhin konnte eine *Tetramorium* sp. (Myrmicinae) dabei beobachtet werden, wie sie ihre Trophobionten nach Öffnen des Totholznestes eilig davon trugen (Kaufmann, E. pers. Mittlg.). Zwar sind Arten der Gattungen *Camponotus* und *Crematogaster* selten am Boden zu finden, doch *Pheidole*, *Tetramorium* (Abb. 4.2.4, S.53) und *Paratrechina* (Abb. 4.2.6) gehören zu den größten Gattungen des Bodenstratums (siehe auch Tab. 9.4.1, S.162). Für die Verteilung dieser Nahrungsressource entlang des untersuchten Höhengradienten gilt gleiches wie in 5.2.4.2 ausgeführt.

5.3 Zusammenfassende Bewertung der Artenabnahme von Ameisen entlang eines Höhengradienten

Olson (1994) und Brühl et al. (1999) vermuten, daß eine Kombination aus Faktoren für die Ameisenabnahme entlang eines Höhengradienten verantwortlich sei. Brühl et al. (1999) schloß sich Olson (1994) an, der die gleichmäßige Abnahme der Artenvielfalt auf verschiedene variierende physikalische Faktoren zurückführte. Olson (1994) hatte einen Arteneinbruch am Boden in der Übergangszone zwischen oberem Tiefland- und unterem Bergregenwald festgestellt, und führte ihn auf sich in diesem Höhenbereich verändernde Bodenbedingungen zurück. Diese Vermutungen konnten durch die vorliegenden Ergebnisse am Boden speziell für diesen Höhenbereich erhärtet und darüberhinaus auf die niedere Vegetation ausgedehnt werden. Hierbei ist zu beachten, daß die besonders starke Artenabnahme in beiden Straten in unterschiedlichen Höhenabschnitten der Übergangszone stattfand: in der Vegetation zwischen 830 m und 1140 m und am Boden zwischen 1140 m bis 1340 m. Samson et al. (1997) erhielten ein ähnliches Bild einer in beiden Straten am Höhengradienten versetzten Artenabnahme auf den Philippinen. Wie die vorliegende Untersuchung ergab, ist dieser Unterschied zwischen den Straten nicht auf grundlegend unterschiedliche Parameter zurückzuführen, sondern auf deren unterschiedliche Ausprägung entlang des Höhengradienten. Es handelt sich hier in beiden Straten zusammenfassend vermutlich vor allem um vier, sich teils gegenseitig beeinflussende Faktoren: Temperatur, Feuchtigkeit (umfaßt relative Luftfeuchtigkeit, Nebel, Regen und Staunässe), Nistraumverknappung und Nahrungsverknappung (Abb. 5.3.1). Temperatur wird im folgenden im Sinne von Durchschnittstemperatur verwendet, wohingegen andere Temperaturwerte genauer beschrieben werden. Wichtig ist hier zudem zu betonen, daß alle vier Faktoren durch Hypothesen ermittelt wurden, die auf den Ergebnissen dieser Arbeit und auf Literaturdaten basieren. Endgültige Beweise sind nur durch weiterführende experimentelle Untersuchungen möglich, für die die vorliegende Studie die grundlegende Vorarbeit darstellt. Um jedoch in Kapitel 5.3 die Abwägung der verschiedenen Parameter gegeneinander zu vereinfachen, wird im weiteren von der Richtigkeit der hier aufgestellten Arbeitshypothesen ausgegangen. Ihr Annahmekarakter wird nicht mehr immer wieder im einzelnen hervorgehoben.

Die grafische Darstellung veranschaulicht (Abb. 5.3.1), daß die vier ermittelten Faktoren in beiden Straten eine Rolle spielen, aber auf unterschiedlichen Höhenstufen greifen. Daher werden beide Straten im Detail getrennt besprochen (5.3.1 und 5.3.2). Zuvor soll hier jedoch kurz die für beide Straten gültige, grundlegende Vernetzung der vier Faktoren dargestellt werden.

Die Temperaturabnahme bzw. der Temperaturgradient mit zunehmender Höhe (5.2.1) ist der grundlegende Faktor, der zur Abnahme der Artenvielfalt der Ameisen führt - sei es direkt über die Verlangsamung des Stoffwechsels von adulten Tieren und Brut (5.2.1.1) oder indirekt über Veränderung abiotischer und biotischer Parameter (5.2.2, 5.2.3 und 5.2.4). Entlang dieses Temperaturgradienten nimmt in direkter Abhängigkeit die „Feuchtigkeit“ (s.o.) in Boden- und Vegetationsschicht zu. Neben der direkten Einflußnahme von Feuchtigkeit auf Ameisen (z.B. Tod durch Ertrinken oder Fouragierbehinderung) beeinflussen beide abiotische Faktoren zusammen wiederum die Pflanzensammensetzung, Pflanzenwachstum, Beschaffenheit des Bodenstratums und potentielle tierische Nahrungsressourcen. Diese Parameter wirken ihrerseits entweder direkt oder indirekt auf die Artenvielfalt der Ameisen. Indirekt verursachen sie durch ihre Veränderung eine Ressourcenknappheit bzw. einen sukzessiven Ressourcenverlust der für Ameisen lebenswichtigen Parameter Nistraum und Nahrung. Eine erhöhte Konkurrenz um die reduzierten Ressourcen kann zu einer Abnahme der Artendiversität führen. Abb. 5.3.1 veranschaulicht weiterhin, daß die verschiedenen Faktoren innerhalb eines Stratums einzeln wirken sowie sich auch gegenseitig verstärken können. Am Boden erreichen sie auf 1340 m ein Maximum, das sich im untersuchten Höhenbereich nicht mehr zu verändern scheint.

Die Erörterung der Artenabnahmen beider Straten wird im folgenden nach den in der vorliegenden Studie untersuchten Höhenzonen erfolgen. Es wird jedoch immer wieder auf die in Abb. 5.3.1 verwendete Einteilung in Tieflandregenwald, Übergangszone (2.2.2, S.4) und submontanen Regenwald Bezug genommen. Auf Querverweise wird in 5.3.1 und 5.3.2 aufgrund der besseren Lesbarkeit weitestgehend verzichtet, da die Details aus den vorangegangenen Kapiteln (siehe 5.2) bekannt sind.

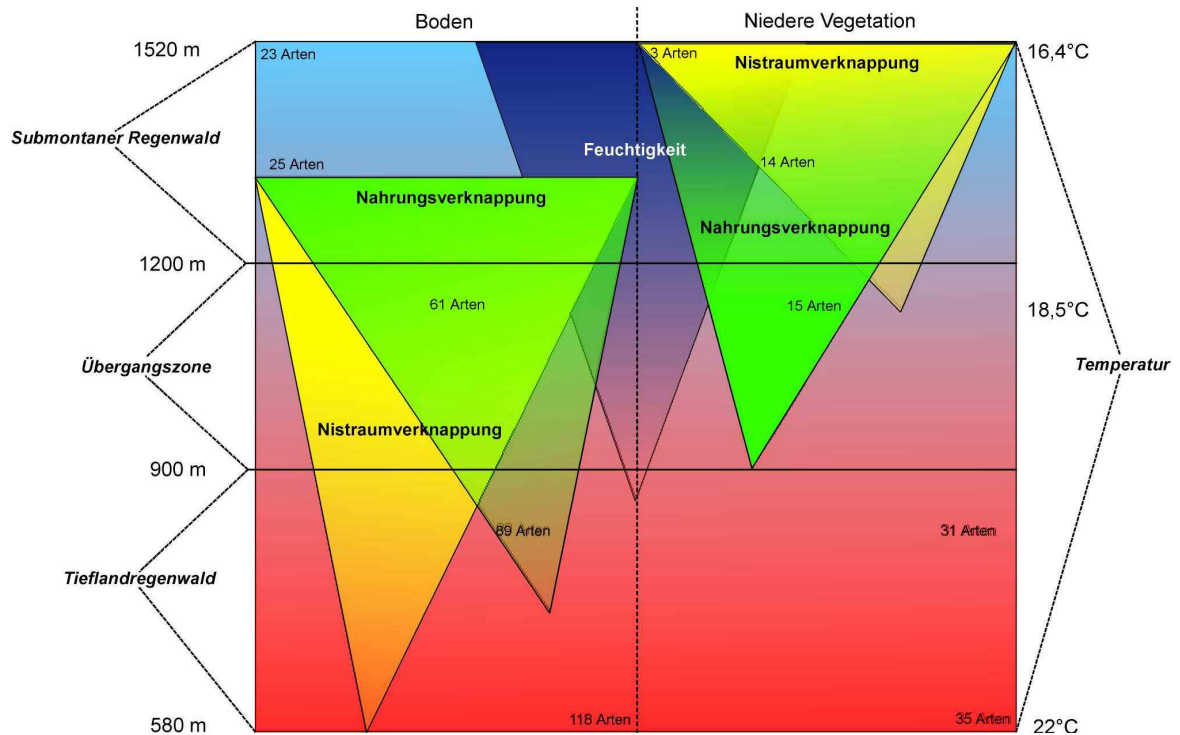


Abb. 5.3.1: Schematische, nicht qualitative, Darstellung der wichtigsten, in beiden Straten die Ameisenartenabnahme mit zunehmender Höhe beeinflussenden Faktoren: vor dem Hintergrund des grundlegend bestimmenden Faktors Temperatur sind Feuchtigkeit, Nahrungsverknappung und Nistraumverknappung von Bedeutung. Des weiteren Angabe der Waldzonen (2.2.2, S.4) und der entsprechenden Höhenstufen am Mt. Kinabalu, sowie der Anzahl der Ameisenarten beider Straten auf 580 m, 830 m, 1140 m, 1340 m und 1520 m.

5.3.1 Die Abnahme der Ameisenarten des Bodenstratums

Im Bodenstratum sind nach den hier in der Arbeit vorgestellten Befunden und Überlegungen aller Wahrscheinlichkeit nach folgende Faktoren an der Artenabnahme der Ameisen direkt bzw. indirekt beteiligt: Temperatur, Feuchtigkeit, Bodenbeschaffenheit, Bodenfauna und Vegetation. Auf der Basis dieser Annahmen ist es möglich, ein Bild der grundlegenden Zusammenhänge darzustellen, die zur Ameisenabnahme am Boden führen (Abb. 5.3.2). Wichtig ist jedoch zu beachten, daß noch weitere unbekannt bzw. nicht untersuchte Parameter zusätzlich zur Ameisenabnahme beitragen können. Daher sind die folgenden Darstellungen auch als Arbeitshypothesen anzusehen, die aufgrund der hier bisher angeführten Überlegungen Kausalitäten herstellen, die jedoch keinen Anspruch auf Tatsachencharakter haben und deren Überprüfung noch aussteht (gleiches gilt für Kapitel 5.3.2).

In Abb. 5.3.2 liegt der Schwerpunkt der schematischen Darstellung auf der Wirkung der verschiedenen diskutierten Faktoren auf die Ameisenzönose, und daher sind nicht alle möglichen Verknüpfungen der Parameter untereinander berücksichtigt. Die Erläuterung und Verknüpfung der dargestellten Faktoren findet sich detailliert in den folgenden Kapiteln (5.3.1.1 - 5.3.1.5).

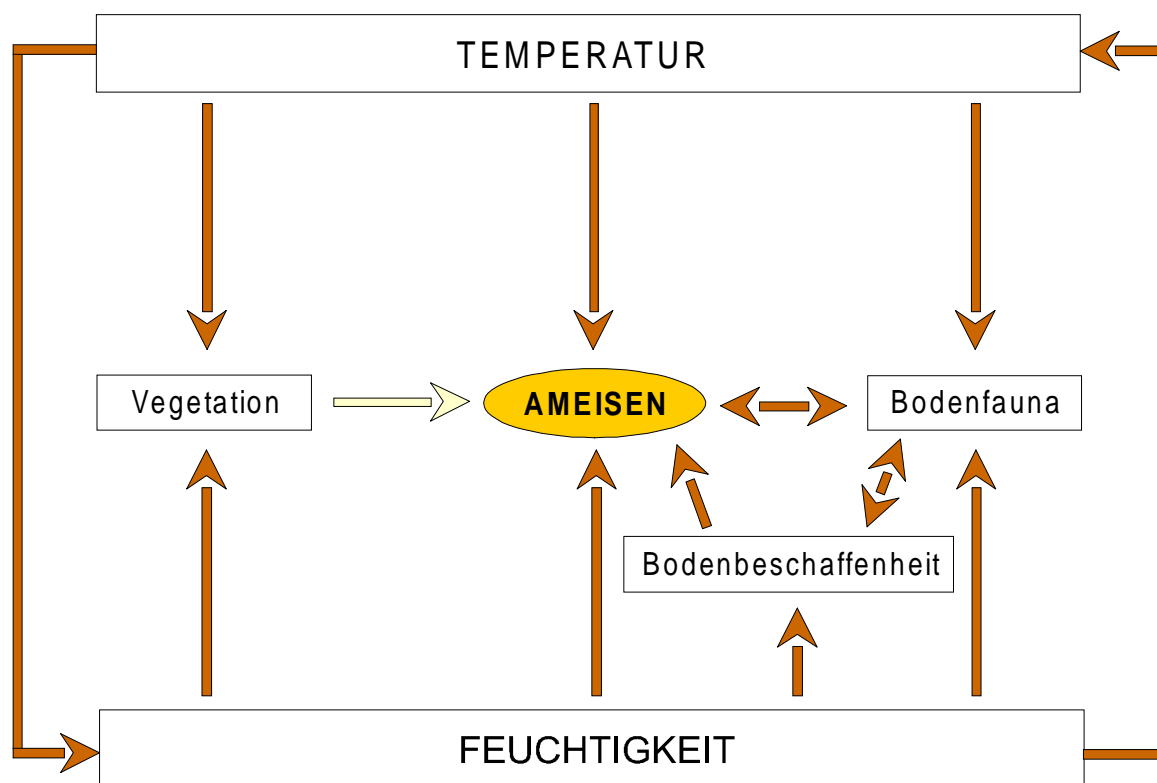


Abb. 5.3.2: Schematische Darstellung der auf die Artenvielfalt der Ameisen des Bodenstratum wirkenden Faktoren. Die Farbe der Pfeile gewichtet die einzelnen Parameter: braun = entscheidend wichtig, hellgelb = weniger wichtig.

5.3.1.1 580 m bis 830 m

Dieser Höhenbereich liegt im Tieflandregenwald (Abb. 5.3.1) und zusammenfassend konnten folgende Veränderungen festgestellt werden:

- Abnahme der Ameisenarten, -abundanz und -biomasse (4.3, 5.2.1.1 und 5.2.4.3)
- Temperaturabnahme (4.1.1.1 und 5.2.1)
- Abnahme der Ähnlichkeit zwischen den Winklerproben einer Höhe (4.3.3 und 5.2.1.1)
- Zunahme der Totholznesten (4.1.4, 4.6.1, 5.2.1.1 und 5.2.3.1)
- Abnahme der Boden- und Laubnesten (4.1.4, 4.6.1, 5.2.2 und 5.2.3.1)
- Zunahme der Bodenfestigkeit (4.1.3.3 und 5.2.3.1)

Weiterhin können folgende Veränderungen angenommen werden:

- Abnahme der Termitenarten und -abundanz (5.2.4.3) und von
- Leichte Feuchtigkeitszunahme am Boden in Humus- und Laubstreuerschicht.

Zwischen 580 m und 830 m schreibe ich der Zunahme der Bodenfestigkeit eine wichtige Rolle bei der Artenabnahme zu (f.), doch ist dadurch allein die starke Abnahme der Ameisen nicht zu erklären, da die im Boden abnehmende Artenzahl durch eine zunehmende Artenzahl, z.B. im Totholz, potentiell ausgeglichen werden könnte. Im Totholz nimmt jedoch nicht die Artenzahl, sondern nur die Abundanz der Nester in dem Maße zu (d.), wie die der anderen Nesttypen abnimmt (e.). Dies kann durch die Temperaturabnahme und eine leichte Feuchtigkeitszunahme erklärt werden (b. und h.), die beide für die starke Abundanzabnahme der Ameisen (a.) und für eine sukzessive Artenabnahme verantwortlich zu machen sind.

Nahrungsverknappung spielt in diesem Höhenbereich eine im Verhältnis zu den nachfolgenden Höhenbereichen eher untergeordnete Rolle. Selbst wenn eine Termitenabnahme vorliegt (g.), so war auf 830 m so viel Nahrung vorhanden, daß *Diacamma* sp. auf 830 m die signifikant größten Kolonien etablieren konnte. Zudem blieb die Nestdichte und Biomasse der überwiegend kleinen

Ameisenarten gleich. In den Gattungen *Pachycondyla* (Abb. 4.2.5, S.54) und *Leptogenys* finden sich Arten, die als Termitenjäger bekannt sind (Hölldobler & Wilson 1990), doch zeigten beide Gattungen auf 830 m noch die gleiche Artenvielfalt wie auf 580 m. Andererseits konnten Termitenspezialisten, wie die einzeln auf Jagd gehende *Eurhopalotrix* sp., nur auf 580 m gefunden werden. Insgesamt lassen diese Ergebnisse sogar vermuten, daß die starke Abnahme der Ameisenabundanz um ca. 40 % die potentielle Abnahme der anderen Nahrungsressourcen übertrifft und es hier daher eher zu einer Verringerung der Nahrungskonkurrenz der Ameisen kommt als zu einer Erhöhung.

Zusammenfassend scheinen in diesem Höhenabschnitt nur zwei Faktoren entscheidend zu greifen, wodurch die Bedeutung der Nistraumverknappung und die direkten Auswirkungen von Temperatur auf Ameisen generell hervorgehoben werden. (siehe auch 5.3.2).

5.3.1.2 830 m bis 1140 m

In diesem Höhenbereich geht der Tieflandregenwald langsam in den Bergregenwald über (Übergangszone Abb. 5.3.1). Dieser Prozeß ist auf 1140 m fast abgeschlossen. Es konnten zusammenfassend folgende Veränderungen festgestellt werden:

- a. Abnahme der Ameisenarten, -abundanz und -biomasse
- b. Temperaturabnahme
- c. Abnahme der Ähnlichkeit zwischen den Proben einer Höhe
- d. Abnahme der Boden-, Laub-, Humus- und Totholznester (4.1.4, 4.6.1, 5.2.1.1, 5.2.2 und 5.2.3.1)
- e. Abnahme der Nestdichte
- f. Zunahme der Höhe der Humus-Wurzel-Schicht (HWS)
- g. Zunahme der Durchwurzelungsstärke der HWS
- h. Zunahme der Oberbodendurchwurzelung
- i. Abnahme der Oberbodenfestigkeit
- j. Auftreten sandigen und steinigen Oberbodens

Weiterhin können folgende Veränderungen angenommen werden:

- k. Feuchtigkeitszunahme (5.2.2)
- l. starke Abnahme der Termitenarten und -abundanz
- m. Abnahme der Meso- und Makrofauna (5.2.4.3)
- n. Abnahme der mit Ameisen an Wurzeln assoziierten Hemipteren
- o. Abnahme der direkt angebotenen Nahrungsressourcen der Pflanzen

Die Oberbodenfestigkeit nimmt zwar zwischen 830 m und 1140 m wieder ab, doch treten andere für Bodennester ungünstige Bedingungen auf (siehe oben f. bis j.), die den Oberboden und die HWS immer unzugänglicher machen. Boden- und Humusnester konnten dementsprechend auf 1140 m gar nicht mehr gefunden werden. Die Feuchtigkeit nimmt im gesamten Bodenstratum deutlich zu (k.) und trägt ebenfalls zu einer Nistraumverknappung in Oberboden, Humus, Laubstreu und kleinem Totholz bei. Potentielles kleines Nist-Totholz ist genügend vorhanden und kann nicht ursächlich für die starke Totholznestabnahme sein. Die sinkenden Temperaturen wirken sich vermutlich entscheidend auf die Nistraumverfügbarkeit aus, und die meisten Kolonien können in thermoregulatorisch ungünstigen Nistplätzen nicht mehr bestehen. Die Durchschnittstemperaturen (Jan. bis Apr.) unterschreiten mit ca. 18,5°C auf 1140 m den Wert, der für die Entwicklung der Brut notwendig ist (b.). Die täglichen Tiefsttemperaturen liegen nur noch, gleich ob Regen- oder Trockenzeit, bei ca. 17,3°C (ausgenommen Übergangszeit). Da die Höchsttemperaturen allerdings noch täglich zwischen 19,0°C und 20,9°C erreichen, wären an thermoregulatorisch günstigeren Nistplätzen noch tolerierbare Nistbedingungen möglich.

Nahrungsverknappung kann in diesem Höhenbereich für die Bodenameisen auftreten, deren Nahrung teils oder überwiegend mit der Vegetation in Verbindung steht (n. und o.). Zudem führen Fouragierprobleme und verringerte Leistungsfähigkeit zu Nahrungsmangel. Auch kann

für generalistisch-carnivore Ameisen von einer zunehmenden Nahrungsreduktion ausgegangen werden (l. und m.), die auch die Abundanzabnahme der Ameisen einschließt (a.). Diese nimmt fast um 71 % ab und ist Ausdruck der dramatischen Veränderungen in diesem Höhenbereich. Alle vier Faktoren (siehe 5.3, Abb. 5.3.1) treten in diesem Höhenbereich verstärkt auf. Trotzdem kommen auf 1140 m noch 61 Arten vor, und die Artenabnahme der Ameisen ist in diesem Höhenbereich nicht stärker als zwischen 580 m und 830 m (Abb. 4.3.1). Auch sind im Vergleich zu den anderen Höhen auf 1140 m noch viele Arten zu erwarten (Arten-Akkumulationskurven, Abb. 4.3.2).

5.3.1.3 1140 m bis 1340 m

In diesem Höhenbereich beginnt der untere Bergregenwald (Abb. 5.3.1). Der Wechsel des Florentyps Tieflandregenwald ist ab ca. 1200 m abgeschlossen. Es konnten zusammenfassend folgende Veränderungen festgestellt werden:

- a. sehr starke Abnahme der Ameisenarten
- b. Abnahme der Ameisenabundanz und –biomasse
- c. Temperaturabnahme
- d. Verschwinden der großen Ameisenarten
- e. Zunahme der Ähnlichkeit zwischen den Proben einer Höhe

Weiterhin können folgende Veränderungen angenommen werden:

- f. Feuchtigkeitszunahme (5.2.2)
- g. sehr starke Zunahme der Humus-Wurzel-Schicht
- h. weitere Abnahme der Termitenarten und -abundanz
- i. Abnahme der Meso- und Makrofauna (5.2.4.3)
- p. Abnahme der mit Ameisen an Wurzeln assoziierten Hemipteren

Durch die weitere Zunahme von HWS und Feuchtigkeit (f. und g.) wird in diesem Höhenbereich der gesamte Oberboden für Ameisen (und Termiten) unerreichbar. Ein Zeichen dafür, daß alle im Boden nistenden Ameisen hier ihre Verbreitungsgrenze finden, ist das völlige Verschwinden der großen Ameisenarten wie *Odontomachus* sp. (d). Alle in 5.3.1.2 beschriebenen Nistraumprobleme verstärken sich erheblich, und auch größeres Totholz ist immer länger anhaltender Nässe ausgesetzt (5.3). Die Nahrungssituation verschlechtert sich in diesem Bereich sehr deutlich, und die Verknappung ist hier vermutlich am stärksten. Die gesamte Bodenfauna ist von einer räumlichen Einengung durch zunehmende Staunässe betroffen (h. bis p.). Nur sehr wenige Termitenarten überhaupt erreichen noch den Bergregenwald, und für Wurzelläuse stellen diese Bedingungen keinen Lebensraum mehr dar. Die Durchschnittstemperaturen sinken auf ca. 17,3°C (Jan. bis Apr.) und liegen in der Trockenzeit bei ca. 18°C. Die Tagestemperaturen schwanken nur noch um ca. $\pm 1,5^\circ\text{C}$ und die Tagesmaxima bleiben unterhalb 20°C.

Die Artenzahl nimmt innerhalb von nur 200 Höhenmetern signifikant ab (a.), und die Artenakkumulationskurve von 1340 m zeigt mit nur 25 Arten schon Sättigungstendenz (Abb. 4.3.2). In diesem Höhenbereich weichen die sonst parallel verlaufenden Abnahmen von Temperatur und Ameisenarten zum einzigen Mal stärker voneinander ab. Der Graph der Artenabnahme verläuft wesentlich steiler als der der Temperaturabnahme (Abb. 4.4.1, S.68). Dies könnte einerseits darauf hinweisen, daß eine besonders wirkungsvolle Akkumulation der angeführten Faktoren vorliegt, doch andererseits ist auch eine alleinige direkte Wirkung von Temperatur möglich. Auf dieser Höhe wird der Schwellenwert von ca. 20°C dauerhaft unterschritten, und das Verschwinden einer größeren Artenzahl wäre sogar zu erwarten, wenn für diese auch eine Minimaltemperatur von 20°C zutrifft. Interessant ist hier noch zu beachten, daß 71,9 % der Arten von 1340 m auch auf 1140 m vorkamen und 50 % der Arten auch auf 830 m. Das veranschaulicht deutlich, daß auf 1340 m nicht plötzlich eine eigene Bergregenwaldzönose auftritt, sondern einige generalistische Arten über einen breiteren Höhenbereich vorkommen.

5.3.1.4 1340 m bis 1520 m

Dieser Höhenbereich liegt im unteren Bergregenwald (Abb. 5.3.1). Es konnten zusammenfassend folgende Veränderungen festgestellt werden:

- a. Abnahme der Ameisenabundanz und –biomasse (keine Artenabnahme)
- b. Temperaturabnahme
- c. Abnahme der Ähnlichkeit zwischen den Proben einer Höhe

Weiterhin können folgende Veränderungen angenommen werden:

- d. Zunahme der Humus-Wurzel-Schicht
- e. starke Feuchtigkeitszunahme (5.2.2)
- f. Öffnung des Kronendachs
- g. Zunahme des Epiphytenbewuchses

Das Bodenstratum verändert sich zwischen 1340 m und 1520 m für Ameisen und die restliche Bodenfauna nicht mehr wesentlich. Sie kommen im obersten Bereich der HWS vor und die weitere Zunahme dieser Schicht ist für sie nicht von Bedeutung (d.). Allerdings führt die zunehmende Feuchtigkeit in Form von Regen, Nebel und Staunässe zu weiterer Verringerung der Nistmöglichkeiten (e.). Insbesondere Regen trifft zunehmend ungehindert auf das Bodenstratum, da sich das Kronendach der kleineren Bäume öffnet (f.). Diese Nistraumverknappung wird jedoch durch neue Nistraummöglichkeiten in der Vegetation ausgeglichen, wenn nicht sogar verringert (g.). Obwohl die Temperatur in diesem Höhenbereich weiter abnimmt (im Mittel ca. 16,5°C auf 1520 m) und die Individuenzahl nochmal um fast 30 % zurückgeht, bleibt die Artenzahl konstant. Daran wird deutlich, daß die Temperaturabnahme allein keine Artenabnahme auslösen muß, und daß die Bodenameisen des unteren Bergregenwaldes Lösungswege gefunden haben müssen, mit dauerhaft weit unter 20°C liegenden Temperaturen zurecht zu kommen (durchschnittlich 16,4°C; siehe auch 5.4.2).

5.3.1.5 Fallbeispiel *Diacamma* sp.

Für das Verschwinden von *Diacamma* sp. oberhalb 1050 m können zusammenfassend Temperatur (5.2.1.2, S.105) und Nahrungsverknappung (5.2.4.3, S.120) als wesentlich angenommen werden. Beide Parameter wirken sich negativ auf den Energiehaushalt der gesamten Kolonie aus: Temperatur durch ihren direkten Einfluß und Nahrungsmangel durch einen höheren Fouragier- bzw. Energieaufwand. Letzterer wird zudem immer weniger die sich verstärkende Nahrungsverknappung ausgleichen können. Auch dürfen hier nicht die Veränderungen der Bodenbeschaffenheit übersehen werden. Die Zunahme der HWS könnte ebenfalls zur Ausbreitungsgrenze mit beitragen.

Die Nestbau-Ergebnisse von *Diacamma* sp. zeigen, daß eine Ameisenart sich verändernden Umweltbedingungen anpassen kann und ihr Vorkommen nicht allein von ihrer physiologischen Toleranz begrenzt wird. Es ist naheliegend zu vermuten, daß Ameisenarten, die über eine derartige ethologische Flexibilität verfügen, Verbreitungsvorteile gegenüber Arten haben, die, unter gleichen ökologischen Randbedingungen lebend, diese Flexibilität nicht besitzen.

5.3.2 Die Abnahme der Ameisenarten der niederen Vegetation

In der niederen Vegetation sind folgende Faktoren an der Artenabnahme der Ameisen direkt oder indirekt beteiligt: Temperatur, Feuchtigkeit, Pflanzen mit Nektarien, Trophobionten und die Wuchsformation des Waldes. Durch sie ist es möglich, die grundlegenden Zusammenhänge, die für die Artenabnahme der Ameisen in der niederen Vegetation mit steigender Höhe verantwortlich sind, zu erklären (Abb. 5.3.3). Für Abb. 5.3.3 gilt gleiches wie für Abb. 5.3.2.

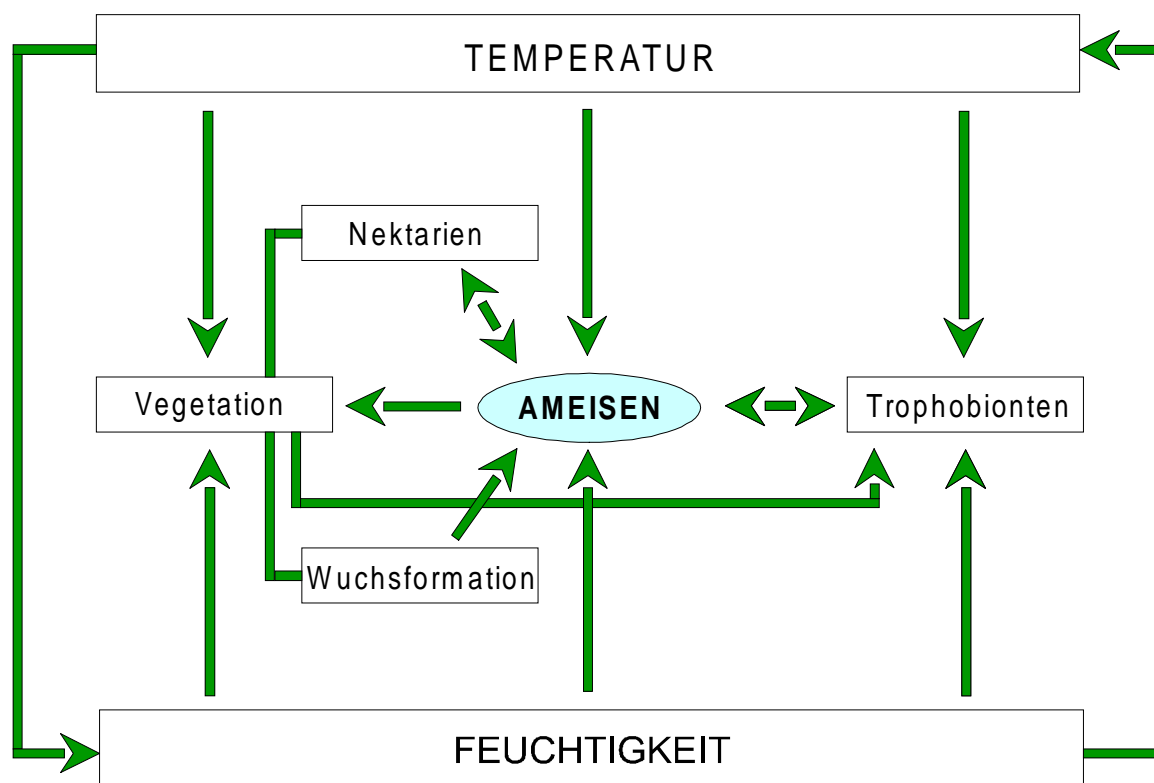


Abb. 5.3.3: Schematische Darstellung der auf die Artenvielfalt der Ameisen der niederen Vegetation wirkenden Faktoren.

5.3.2.1 580 m bis 830 m

Dieser Höhenbereich liegt im Tieflandregenwald (Abb. 5.3.1). Es wurden folgende Veränderungen festgestellt:

- Leicht abnehmende Artenzahl der Ameisen (4.3, 5.2.3 und 5.2.4)
- Leicht abnehmende Fundhäufigkeit von Ameisen (4.5.2)
- Ungleichmäßigere Verteilung von Ameisen auf Pflanzen (4.5.2)
- Leicht abnehmende Temperatur (4.1.1.2)

Innerhalb dieses 250 m hohen Gradienten verändert sich nur einer der untersuchten Faktoren offensichtlich: die Temperatur nimmt leicht ab (d.). Durch die Konstanz (bzw. nicht feststellbaren Veränderungen) anderer Parameter wie Nistraum, Nestdichte, Pflanzendichte, Pflanzengröße und Feuchtigkeit scheinen die Veränderungen der Ameisenzönose (a., c. und d.) nur auf den direkten Einfluß von Temperatur zu beruhen. Die etwas geklumptere Verteilung der Ameisen auf den Pflanzen kann jedoch auf eine Nahrungsverknappung hinweisen, wenn man davon ausgeht, daß Ameisen verstärkt die Pflanzen belaufen, die ihnen Nahrung bieten. Für alle anderen potentiellen Faktoren gibt es keine Hinweise, was aber nicht verwunderlich ist, da viele von der Temperatur selbst induziert werden und sich die Temperatur kaum verändert.

Die Artenzahl der Ameisen nahm leicht ab (35 auf 31 Arten), obwohl die Artenakkumulationskurven beider Höhen fast identisch steil und ohne Sättigungstendenz verlaufen. Letzteres weist auf eine vergleichbare Artenvielfalt hin. Die Artenabnahme ist daher wahrscheinlich auf eine etwas geringere Fundhäufigkeit bzw. Abundanz zurückzuführen.

5.3.2.2 830 m bis 1140 m

Ab ca. 900 m beginnt der Florenwechsel zwischen Tiefland- und unterem Bergregenwald (Abb. 5.3.1). Er ist auf ca. 1200 m abgeschlossen. Es wurden folgende Veränderungen festgestellt:

- a. starke Abnahme der Ameisenarten
- b. Abnahme der Nestdichte (4.6.2)
- c. abnehmende Fundhäufigkeit von Ameisen
- d. zunehmend geklumpfte Verteilung von Ameisen auf Pflanzen
- e. starke Temperaturabnahme

Weiterhin können folgende Veränderungen angenommen werden:

- f. Feuchtigkeitszunahme (5.2.2)
- g. Arten turnover der Pflanzen auf Familienniveau (2.2.2)
- h. starke Abnahme der Abundanz von Nektarien bzw. pflanzlichen Nahrungsressourcen (5.2.4.1)
- i. starke Abnahme von mit Ameisen assoziierten Trophobionten (5.2.4.2)

Durch den einschneidenden Arten turnover der Pflanzen reduzieren sich beide Hauptnahrungsressourcen der Ameisen erheblich und fördern damit die Ameisenabnahme (g. bis i.). Keine der im Tieflandregenwald noch charakteristischen Familien ist im submontanen Bergregenwald noch häufig. Die Durchschnittstemperaturen (Jan. bis Apr.) erreichen auf 1140 m nur noch 18,5°C und die mittleren Tiefsttemperaturen liegen in Regen- wie Trockenzeit bei ca. 17°C. Die mittleren Höchsttemperaturen reichen zwar je nach Jahreszeit noch von 19,6°C bis 21,7°C, doch liegen die Temperaturen die meiste Zeit unter 20°C. Für viele Arten sind diese Temperaturen vermutlich für die Entwicklung der Brut in einem kritischen Bereich. Da es in der niederen Vegetation an thermoregulatorisch günstigem Nistraum fehlt, kann eine Nistraumverknappung angenommen werden.

In diesem Höhenbereich gehen Artenzahl und Nestdichte der Ameisen signifikant zurück (a. und b.). Die Artenakkumulationskurven beider Höhen zeigen einen großen Steigungsunterschied, und die Kurve auf 1140 m weist leichte Sättigungstendenzen auf. Die Fundhäufigkeit nahm zwar nicht ganz so deutlich ab (c.) wie die Artenzahl, doch ist zudem eine zunehmend lokal gehäufte Verteilung der Ameisen festzustellen (d.). Sie unterstützt das Argument der Nahrungsverknappung. Die Arten- und Abundanzabnahme der Ameisen führt wiederum zu einem geringeren Besuch ihrer mutualistischen Nahrungsressourcen. Eine geringere Nachfrage durch weniger Ameisenbesuche reduziert das Angebot bzw. die Produktion der Nahrungssubstrate von Trophobionten wie EFN-Pflanzen. Dementsprechend muß hier sogar von einem sich gegenseitig negativ verstärkenden Effekt der beteiligten Taxa ausgegangen werden.

Die Zunahme der Feuchtigkeit scheint sich auf 1140 m nicht negativ auf die Ameisenzönose der niederen Vegetation auszuwirken (im Gegensatz zum Bodenstratum).

5.3.2.3 1140 m bis 1340 m

Der Wechsel im Florentyp Tieflandregenwald ist in diesem Höhenbereich abgeschlossen (bei ca. 1200 m) und der untere Bergregenwald beginnt (Abb. 5.3.1).

- a. Gleichbleibende Artenzahl der Ameisen
- b. Leicht zunehmende Fundhäufigkeit von Ameisen
- c. Weiter zunehmend geklumpfte Verteilung von Ameisen auf Pflanzen
- d. Gleichbleibende Tiefsttemperaturen
- e. Schwach abnehmende Durchschnittstemperatur
- f. Signifikante Zunahme der Pflanzendichte (Tab. 4.5.2)
- g. Signifikante Zunahme der Strauchschicht und Abnahme der Krautschicht entlang des gesamten Höhengradienten (580 m bis 1520 m)

Weiterhin können folgende Veränderungen angenommen werden:

- h. Weitere Feuchtigkeitszunahme
- i. Abnahme der Abundanz von Nektarien bzw. pflanzlichen Nahrungsressourcen
- j. Abnahme von mit Ameisen assoziierten Hemipteren

k. Öffnung des Kronendachs (5.2.3.2)

Die Artenzahl der Ameisen bleibt zwischen 1140 m und 1340 m auf dem gleichen Niveau (a.) und ihre Fundhäufigkeit nimmt sogar etwas zu (b.). Auch weisen beide Höhen die größte Artenübereinstimmung auf und die Artenakkumulationkurven zeigen einen fast identischen Verlauf. Trotzdem verstärkt sich die geklumpfte Verteilung der Ameisen (c.) und deutet damit eine weitere Nahrungsverknappung an (i. und j.). Dieser Nahrungsverknappung könnte die, aufgrund des offeneren Kronenraums, signifikant zunehmende Pflanzendichte entgegenwirken (f.), da auch das Volumen der Pflanzen der niederen Vegetation nicht geringer zu werden scheint (g.). Dies könnte auf 1140 m und 1340 m zumindest für eine ähnliche Anzahl an EFN-Ressourcen und Wirtspflanzen für Trophobionten sorgen.

Interessanterweise nimmt die Durchschnittstemperatur aufgrund gleichbleibender Tiefsttemperaturen (d.) zwischen 1140 m und 1340 m nicht so stark ab ($0,44^{\circ}\text{C}/100\text{ m N.N.}$), wie zwischen den Höhenzonen unterhalb 1140 m ($0,93^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$) und oberhalb 1340 m ($0,72^{\circ}\text{C}/100\text{ m}$; e.). Sie gibt damit einen wichtigen Hinweis darauf, daß direkter Temperatureinfluß für Ameisen eine entscheidende Rolle spielen könnte. Die Durchschnittstemperatur beträgt (Jan. – Apr.) $17,6^{\circ}\text{C}$. Die Höchsttemperaturen liegen in der Trockenzeit auf 1340 m jedoch noch bei 20°C und tragen daher sicherlich zur Erhaltung der Artenvielfalt in diesem Höhenbereich bei. Die weiter zunehmende Feuchtigkeit (h.) könnte in diesem Höhenbereich negative Auswirkungen auf die Kartonnester der Freinestbauer haben, doch scheint sich dies nicht negativ auf die Artenvielfalt der Ameisen der niederen Vegetation auszuwirken.

5.3.2.4 1340 m bis 1520 m

Im Bergregenwaldbereich konnten folgende Veränderungen festgestellt werden:

- a. sehr starke Abnahme der Ameisenarten
- b. sehr stark abnehmende Fundhäufigkeit von Ameisen
- c. starke Temperaturabnahme

Weiterhin können folgende Veränderungen angenommen werden:

- d. starke Feuchtigkeitszunahme (5.2.2)
- e. Öffnung des Kronendachs
- f. starke Wuchsformveränderung des Waldes
- g. weitere Abnahme der Abundanz von Nektarien bzw. pflanzlichen Nahrungsressourcen
- h. weitere Abnahme von mit Ameisen assoziierten Hemipteren
- i. Zunahme des Epiphytenbewuchses

Durch die zunehmende Feuchtigkeit (d.) und die stark abnehmenden Temperaturen (c.) treten erhebliche Veränderungen in der Wuchsform des Waldes auf (c., f. und h.). Das reduzierte Wachstum der Bäume verkleinert den Lebensraum Vegetation für Ameisen deutlich, wodurch eine generelle „Lebensraumknappheit“ verursacht werden könnte, die für Ameisen eine Nistraum- und Nahrungsverknappung entstehen ließe. Die Ameisenarten des Kronenraums kommen denen der niederen Vegetation räumlich näher und beide stehen so potentiell um diese Ressourcen in direkter Konkurrenz zueinander. Weiterhin bedingt die Öffnung des Kronendaches in Kombination mit der hohen Luftfeuchtigkeit ein starkes Auftreten an Epiphyten (i.). Diese ermöglichen, durch das vielfach erdige Milieu in ihrem Wurzel- bzw. Rhizombereich, das Eindringen von Bodenameisen in die Vegetation, wodurch der Lebensraum der niederen Vegetation ebenfalls verkleinert wird. Vegetationsameisen bleibt dieser neu entstehende, erdige Lebensraum weitestgehend verschlossen, da ca. 92,5 % der Arten Totholz- oder Kartonnester sind. Kartonnester könnten zudem in diesem Höhenbereich durch die stark zunehmende Feuchtigkeit Nistprobleme durch Materialschwäche bekommen.

Die Temperaturen erreichen auf 1520 m keine 20°C mehr. Die mittleren Höchsttemperaturen liegen je nach Jahreszeit zwischen 17,8°C und 19,1°C und die Tiefsttemperaturen sinken bis auf 14,9°C. Bei diesen Temperaturen können nur noch wenige Ameisenarten existieren, da die Zeitspannen von Temperaturen, die ihnen Aktivität im weitesten Sinn erlauben, immer kürzer werden.

Die Zahl der Ameisenarten sowie ihre Abundanz nehmen innerhalb dieser nur 180 Höhenmeter signifikant ab (a. und b.). In der niederen Vegetation ergaben sechs Funde nur drei Arten. Dieser regelrechte Arteneinbruch, im Gegensatz zum Boden, ist vermutlich auf das Akkumulieren aller Faktoren in diesem Höhenbereich zurückzuführen. Insbesondere ist hier jedoch das Absinken der Temperaturen unter 20°C hervorzuheben.

5.3.3 Die Artenabnahme aus historisch-tiergeografischer Sicht

Ein weiterer Erklärungsansatz für die starke Artenabnahme der Ameisen könnte auch in historisch zoogeographischen Ursachen gesucht werden. Der Mt. Kinabalu ist ein relativ junger Berg, dessen montane Besiedelung vermutlich erst im Pleistozän (vor 1,6 Millionen Jahren) begann (Holloway 1970). In der Ära des Pleistozäns unterlag das Klima dramatischen Veränderungen durch immer wieder auftretende Eiszeiten, während derer bis zu 30 % der Erdoberfläche von einer Eisschicht bedeckt waren.

Die letzte Eiszeit, das Würm, begann vor 70.000 Jahren, war von zwei wärmeren Perioden unterteilt und endete vor 10.000 Jahren. Auch das Granitplateau des Mt. Kinabalu war während des Würm von einer Eiskappe bedeckt, deren Gletscher bis auf 3000 m hinunter reichten. Die Meeresspiegel lagen bis zu 200 m tiefer als heute, wodurch die Berge um diesen Betrag höher waren und mehr Landmasse freilag. Holloway (1970) vermutet, daß die montanen Regenwaldzonen des Mt. Kinabalu daher um ca. 1000 m nach unten verschoben waren. In Abhängigkeit dieser Prozesse und unter Einbeziehung der Thermophilie der Ameisen, werden diese vermutlich während der Eiszeiten auf die unteren Höhenstufen der Tieflandregenwälder beschränkt gewesen sein. Es bestünde daher die Möglichkeit, daß die 10.000 Jahre seit der letzten Eiszeit für Ameisen keine ausreichende Zeit gewesen sein könnten, um sich wieder in höhere Zonen auszubreiten und die Folge daraus eine starke Abnahme der Artenvielfalt ist. Doch muß beachtet werden, daß sich die Klimazonen entlang eines tropischen Höhengradienten zwar in Abhängigkeit vom Weltklima verschoben, aber nicht völlig verschwanden.

Wenn davon ausgegangen wird, daß Pflanzen und tierische Organismen während der Übergänge zwischen den Eiszeiten und Zwischeneiszeiten die Möglichkeit hatten, sich entsprechend ihrer Toleranzbereiche am Höhengradienten auszubreiten, dann könnten historisch tiergeographische Ursachen für die starke Ameisenabnahme weitgehend ausgeschlossen werden. Wenn man hingegen relativ schnelle Klimawechsel annimmt, wäre es denkbar, daß nicht alle Ameisenarten die Klimaveränderungen mitvollziehen konnten und es dementsprechend zu einem Aussterben von Arten insbesondere in den oberen Höhenzonen kam. Aussagen über die Höhe des potentiellen Artenverlustes wären allerdings rein spekulativ, und es gibt auch aus der Literatur keine mir bekannten Einschätzungen. Eine fundierte Beurteilung des Einflusses historischer Ereignisse ist somit hier nicht möglich. Die Ergebnisse dieser Studie weisen darauf hin, daß andere Faktoren die starke Artenabnahme entlang des Höhengradienten jedenfalls weitgehend erklären können.

5.4 Anwendung der Ergebnisse auf offene Fragestellungen zur Beschränkung der Artenvielfalt von Ameisen

In den vorangegangenen Kapiteln (5.2 und 5.3) erwies sich eine Kombination abiotischer und biotischer Faktoren als entscheidend für die starke Arten- und Abundanzabnahme von Ameisen entlang eines Höhengradienten. Weiterführend ist es interessant zu prüfen, inwieweit die ermittelten Parameter einerseits Grundlegendes zur Klärung der Faunenverarmung entlang anthropogener Störungsgradienten beitragen können, und andererseits ermöglichen, die geringe Ausbreitungsgrenze von Ameisen an tropischen Höhengradienten zu erklären.

5.4.1 Bedeutung der ermittelten Faktoren für die Artenvielfalt von Ameisen entlang anthropogener Störungsgradienten

Temperatur erwies sich als grundlegend direkt oder indirekt beeinflussender Parameter, wobei Ameisenartenzahl und Temperatur positiv miteinander korrelierten. Im Gegensatz dazu ermittelte Brühl (2001) eine signifikant negative Korrelation von Ameisenartenzahl und Temperatur. Brühl (2001) untersuchte allerdings die Veränderungen der Bodenameisenzönose entlang eines anthropogenen Störungsgradienten, indem er einen primären Tieflandregenwald mit verschieden stark gestörten Sekundärwaldtypen verglich. Damit verfolgte er die Veränderungen der Ameisengemeinschaft entlang eines Temperaturgradienten in entgegengesetzter Richtung als den der vorliegenden Studie. Neben zunehmender Temperatur war die abnehmende Artenvielfalt entlang des Störungsgradienten zudem mit abnehmender Feuchtigkeit und Streuvolumen (Humus und Laubstreu) korreliert. Diese drei Parameter verhindern, daß Bodenameisen zu Nahrungs- und Nistressourcen fouragieren können (Brühl 2001). Levings & Windsor (1984) z.B. stellten fest, daß sich in künstlich befeuchteter Laubstreu eine höhere Artenvielfalt von Ameisen befand als in trockener. Diese Präferenz für feuchtes Habitat trifft insbesondere auf kleine Ameisenarten zu. Sie benötigen eine signifikant höhere Luftfeuchtigkeit zum Fouragieren und Nisten als große Arten (Kaspari 1993, Levings & Windsor 1984). Daher sind insbesondere kleine Arten stets von Austrocknung bedroht, eine Tatsache die ihre Verbreitung und Abundanz bestimmt (Edney 1977). Umgekehrt kann daraus gefolgert werden, daß das Mikroklima wie es in tropischen primären Klimaxwäldern existiert, sich positiv auf das Vorkommen von kleinen Arten auswirkt. Diese Schlußfolgerung wird dadurch gestützt, daß in dem hier untersuchten Primärregenwald, der größte Teil der bodenlebenden Arten kleine Körpergrößen besaß (Mesosomalänge bis 1,5 mm: 86,5 %, entspricht einer Körpergröße von ca. 4 mm). Insgesamt läßt sich demnach festhalten, daß am Boden der größte Teil der Artenvielfalt eines primären Regenwaldes von kleinen Arten gestellt wird. Sie weisen in besonderem Maße eine Sensibilität gegen mikroklimatische Veränderungen auf. Insbesondere Feuchtigkeit ist ein bestimmender Faktor, der sie entlang eines Höhengradienten durch Staunässe (diese Studie) und z.B. entlang eines anthropogenen Störungsgradienten (Brühl 2001) durch Trockenheit am Fouragieren und Nisten hindern kann.

Weiterhin ist wichtig, bei der Betrachtung des Bodenstratum auf seine verschiedenen Schichten zu achten, und Laubstreu von Humus und Oberboden zu trennen. Die Laubstreuschicht selbst scheint als Nistraum eine eher untergeordnete Rolle zu spielen, nur wenige Nester kamen frei zwischen den Laubblättern vor und nur ca. 21 % der Totholznester befanden sich in diesem Stratum. Der größte Teil der Totholznester (ca. 75 %) wurde in der Humusschicht gefunden (siehe Abb. 4.6.1 und Kapitel 5.1.3). Die Laubstreu hingegen scheint vor allem einen Schutz vor Austrocknung darzustellen (Brühl 2001) und ist als Fouragierstratum vermutlich von großer Bedeutung. In den unteren Bereichen der Laubstreuschicht, im Übergang zur Humusschicht, wird die Laubstreu zu Humus abgebaut. Dementsprechend ist hier ein großer Teil der Primär-, Sekundär- und Folgekonsumenten, die potentiellen Beuteobjekte der Bodenameisen, zu vermuten. Daher trägt eine gut ausgebildete Humusschicht in bezug auf Nistraum wie auch

Nahrung grundsätzlich zur Artenvielfalt der Bodenameisen bei. Ihre Bewahrung sowie die eines möglichst ausgewogenen Mikroklimas sind Grundvoraussetzung für die Vermeidung einer Artenverarmung.

Eine mikroklimatisch puffernde Humus- und Laubstreuauflage wirkt auch einer Austrocknung des Oberbodens entgegen, die ansonsten eine Verhärtung des Bodens zur Folge hat. Wie in 5.2.3.1 diskutiert, kann ein fester Oberboden eine abnehmende Nest- und Artenzahl der bodenlebenden Ameisen bedingen.

Mindestens ebenso wichtig ist weiterhin das Vorhandensein von ausreichend geeignetem Nist-Totholz. Wie in 4.6 gezeigt, war Totholz in beiden Straten der bevorzugte Nistraum. Er war generell in ausreichender Menge vorhanden (4.1.4, S.44), doch konnte eine Ausnutzung von bis zu 71,9 % festgestellt werden (Tab. 4.1.9). Es wäre daher vorstellbar, daß sich eine quantitative oder qualitative Reduktion dieses Nistraumes direkt auf die Ameisenzönose auswirken könnte.

Da entlang des Höhengradienten durch die Veränderung der Pflanzensammensetzung eine Nahrungsverknappung stark anzunehmen ist (siehe 5.2.4.1), könnte auch entlang eines Störungsgradienten durch die Pflanzenartenreduktion eine Nahrungsverknappung vermutet werden. Zwar nimmt die Quantität von EFN-Nahrungsressourcen in gestörten Habitaten zu (siehe 5.2.4.1), doch verringert ein Rückgang der Pflanzenvielfalt auch potentiell die Nahrungsvielfalt - ein Vorgang dem eine Ameisenabnahme folgen kann. Zudem sind aus Sekundärhabitaten die Artenvielfalt reduzierende Ameisenmosaiken bekannt (z.B. Dejean et al. 1999, Dijieto-Lordon & Dejean 1999), die bisher für den Primärregenwald nicht nachgewiesen werden konnten (Floren & Linsenmair 2000). Die Auswirkungen der Pflanzensammensetzung auf die Nahrungsressourcen der Ameisen und deren Vielfalt bedürfen insgesamt jedoch noch eingehenderer Studien, um klare Aussagen formulieren zu können.

5.4.2 Montane Ameisenarten

Bisher war die starke Abnahme der Ameisenarten mit zunehmender Höhe in den Tropen ein weitgehend ungeklärtes Phänomen; den wenigen Arten, die noch bis in den Bergregenwald hinauf vorkommen, wird in der Literatur kaum Beachtung geschenkt. Dadurch entstand der Eindruck, daß es in den Tropen keine auf die montanen Zonen spezialisierten Arten gäbe. Die vorliegende Arbeit zeigt jedoch, daß es unter den tropischen Ameisen durchaus Höhenspezialisten gibt, die allerdings den subalpinen Bereich nicht erreichen.

Die β -Diversitätsvergleiche der Bodenameisenzönose auf 1520 m mit denen der anderen vier Höhenstufen (1340 m, 1140 m, 830 m und 580 m) ergaben durchweg eine größere Artendivergenz als die Vergleiche der vier anderen Höhenstufen untereinander (Tab. 4.3.5). Über die Hälfte (15 Arten) der 23 Arten von 1520 m wurden nur dort gefunden. Diese 15 Arten (siehe auch Tab. 9.4.1, S.162) kommen also vermutlich nur um 1520 m oder noch höher vor und sind demnach auf die submontane bzw. eventuell montane Region spezialisiert. Nach den Ergebnissen und Arbeitshypothesen dieser Arbeit müßten Ameisen, die in diesen Höhen vorkommen, physiologische bzw. ethologische Besonderheiten aufweisen, um mit den dort herrschenden Bedingungen zurechtzukommen. Insgesamt wäre es sehr spannend, diese Arten ethoökologisch zu untersuchen, um festzustellen, wie sie z.B. das Problem einer hohen Entwicklungstemperatur für ihre Brut lösen, wovon sie sich ernähren und welchen Nistraum sie nutzen.

Ein Weg zur Aufklärung der Besonderheiten der montanen Spezialisten ist die Suche nach wiederkehrenden Mustern in Ökologie, Physiologie und Morphologie bei den hier gefundenen Arten im Vergleich zu auf das Tiefland oder auf andere geographische Regionen beschränkte Arten. Hierfür könnte insbesondere die Untersuchung von Arten höhenspezialisierter Gattungen im Gegensatz zu anderen Gattungen gleicher Unterfamilien interessant sein, oder der Vergleich von höhenspezialisierten Arten mit Tieflandarten der gleichen Gattung. Einige Beispiele zur Auswahl geeigneter Gattungen und Arten aus dieser Arbeit werden im folgenden aufgeführt.

Die Verteilung der Arten der Gattung *Ponera* (Ponerinae) ist auffällig. Nur eine *Ponera*-Art wurde häufig zwischen 580 m und 1140 m gefunden, drei weitere kamen ausschließlich auf 1520 m vor. Nach Ward (2000) sind die Ponerinae als eine der thermophilsten Unterfamilien einzustufen, da ihre Artenvielfalt hoch signifikant negativ mit zunehmendem Breitengrad korreliert ist. Die Verteilung der Gattung *Ponera* entlang des Höhengradienten erscheint vor diesem Hintergrund erstaunlich. Andererseits kommt gerade diese Gattung auch bis in gemäßigte Breiten vor. Hier wäre es interessant, zu ermitteln, was die Arten der Gattung *Ponera* von den anderen Ponerinengattungen unterscheidet und worin die ökologischen Unterschiede der submontanen *Ponera*-Arten und der Tiefland *Ponera*-Arten liegen. Ein ähnlicher Vergleich könnte auch für die Gattung *Strumigenys* lohnend sein. Bis auf 1140 m wurden ca. zehn *Strumigenys*-Arten pro Höhe gefunden (Abb. 4.2.4, S.53), auf 1340 m gar keine mehr und auf 1520 m dann drei Arten, die nur hier vorkamen.

Etwas umfassendere Daten liegen für die mit am höchsten vorkommende Ameisenart am Mt. Kinabalu, *Dolichoderus* sp.C, vor. Sie ist damit vor allem im Hinblick auf die Frage nach der besonderen Ökologie von Höhenspezialisten interessant. *Dolichoderus* sp.C ist zwar schon ab 860 m zu finden, doch kommt sie bis 2295 m (Dill 1996) vor, höher als jede andere tropische *Dolichoderus*. Sie führt eine Lebensweise, die Nistraum- und Nahrungsprobleme weitestgehend ausschließt und ihr eine schnelle Reaktion auf Umweltveränderungen ermöglicht. Sie ist obligatorisch mit Läusen (Allomyrmococcini) assoziiert und betreut ihre Nahrungsquelle intensivst, indem sie sie z.B. aktiv vor Regen schützt oder sie an geeignete Futterstellen trägt. Zum Nisten benötigt *Dolichoderus* sp.C lediglich eine Höhlung im Boden, in der sie ihr Biwaknest (eine aus lebenden Arbeiterinnen bestehende Nistkugel) installieren kann. Das Nest ist nur an seiner Ansatzstelle an der Decke der Höhlung mit dem Oberboden in Kontakt (bis in 50 cm Bodentiefe), und die Brut ist in seinem Inneren trocken aufbewahrt. Die Kolonien von *Dolichoderus* sp.C sind mit die größten ihrer Gattung und können mehr als 30.000 Individuen aufweisen (Dill 1996). Da der weitaus größte Teil einer Kolonie im Nest bleibt, wäre bei *Dolichoderus* sp.C ein Heizen des Biwakinneren durch Stoffwechselwärme, vergleichbar zu *Formica polyctena rufa*, denkbar. Diese Vermutung wäre noch zu überprüfen.

Ein wichtiger Hinweis auf die besondere Höhentauglichkeit von *Dolichoderus* sp.C läßt sich aus ihrer Nistweise ableiten, denn es sind nur noch zwei weitere *Dolichoderus* Arten bekannt, die Biwaknester in Bodenhöhlungen installieren (*D. feae* und *D. erectobilus*). Beide Arten finden ihre südliche Verbreitungsgrenze im Norden Thailands. *D. feae* kommt sogar in Nord-Indien vor, im östlichen Himalaya, und scheint dort vor allem auf die in dieser Region vorkommenden immergrünen Bergwälder (oberhalb ca. 1000 m N.N.) beschränkt zu sein (Dill 1996).

Die Tatsache, daß gerade eine Art, die mit Nistraum- und Nahrungsverknappung umgehen und potentiell die Temperatur regulieren kann, bis auf 2300 m vorkommt, verdeutlicht indirekt, daß diese Faktoren eine besondere Bedeutung für die Verbreitungsgrenze von Ameisen haben könnten.

5.4.3 Ausbreitungsgrenze von tropischen Ameisen im Vergleich zu anderen Arthropodengruppen

Die Verbreitungsgrenze von Ameisen endet am Mt. Kinabalu in der Mitte des oberen Bergregenwaldes bei ca. 2300 m (pers. Beob., Brühl et al. 1998, Dill 1996). Diese Höhe stellt für die Tropen die maximale Verbreitungsgrenze dar, obwohl Ameisen in gemäßigten Breiten (Anden und Himalaya) bis auf 3500 m und 4000 m vorkommen können (Brown 1973; siehe unten). Diese geringe Höhenausbreitung verwundert um so mehr, wenn sie mit denen anderer Arthropodentaxa verglichen wird. Die Biomasse der Arachnida, Crustacea, Myriapoda und Coleoptera zum Beispiel bleibt bis in den oberen Bergregenwald gleich oder erreicht dort sogar ihr Maximum (Collins 1980). Olson (1994) vermutet sogar einen Zusammenhang zwischen der Zunahme räuberischer Carabidae und der Abnahme räuberisch lebender Ameisen des Bodenstratums in Panama. Nachtaktive Schmetterlinge sind am Mt. Kinabalu bis auf 3750 m

verbreitet, Holloway (1970) sammelte im oberen Bergregenwald eine doppelt so große Anzahl wie im Tiefland. Von den sozialen Bienen ist eine endemische Art bekannt, *Apis nuluensis*, die am Mt. Kinabalu auf die montane Zone spezialisiert ist (1700 m bis 3400 m; Tingek et al. 1996). Sie entwickelte sich vermutlich am Mt. Kinabalu aus *Apis cerana*, die auf den unteren Höhenstudien des Mt. Kinabalu vorkommt (Tanaka et al. 2001).

Für die Ausbreitungsgrenze von Ameisen kann vermutlich ebenfalls eine Kombination von abiotischen und biotischen Faktoren verantwortlich gemacht werden (siehe 5.4.2), doch ist hier ein deutlicher Schwerpunkt auf Temperatur zu setzen. Brown (1973) machte in diesem Zusammenhang eine wichtige Beobachtung. Er stellte fest, daß nicht nur in tropischen Bergregenwäldern sondern auch in geschlossenen Laubwäldern gemäßigter Breiten die Verbreitungsgrenze von Ameisen bei 2300 m bis 2500 m lag. Ameisenvorkommen in größeren Höhen in den Anden und im Himalaya waren hingegen stets auf baumfreie Hänge beschränkt. Er schloß daraus, daß die Höhenverbreitung von Ameisen außer durch Temperatur vor allem durch direkte wärmende Sonneneinstrahlung kontrolliert ist. Durch sie haben Ameisenkolonien bis weit über 2300 m die Möglichkeit, wenn auch meist nur in einem sehr kurzen saisonalen Zeitrahmen, zu Wachstum, Reproduktion und Verbreitung. Fisher (1998) unterstützt Browns Annahmen, und es gibt in der Literatur keinen mir bekannten Hinweis auf eine höhere Ausbreitung von Ameisen in den Tropen oder geschlossenen Laubwäldern gemäßigter Breiten. Damit spricht Brown (1973) ein entscheidendes Problem der Nebelwaldzone tropischer Regenwälder an, da durch eine rasche – im Regelfall tägliche – Wolkenbildung längere Sonneneinstrahlung nicht möglich ist. Die Folge sind geringe Tagestemperaturschwankungen, deren zu niedrige absolute Temperaturmaxima zur Ausbreitungsgrenze der Ameisen führen.

Am Mt. Kinabalu reicht die Nebelwaldzone das ganze Jahr von ca. 1800 m/2000 m bis 2600 m, das Maximum an Niederschlag liegt bei ca. 2150 m (siehe 5.2.2). Kitayama (1999) gibt für 2000 m am Mt. Kinabalu noch ein Mittel von 16,5°C an, doch stimmt dies weder mit seinen Messungen auf 1200 m überein, die schon nur noch bei 18°C liegen, noch kann dieser Wert mit den vorliegenden Daten in Übereinstimmung gebracht werden. Die mittleren Temperaturen auf 1520 m lagen bei 16,3°C und bei einer lapse-rate von ca. 0,6°C dürften die Durchschnittstemperaturen auf 2000 m nur noch bei ca. 13,5°C und auf 2300 m bei ca. 11,7°C liegen. Diese Durchschnittstemperatur liegt das gesamte Jahr nahe an dem Wert (10°C), unter dem nach Hölldobler & Wilson (1990) die meisten Arten nicht mehr überleben können. Da die Tagesschwankungen zudem mit zunehmender Höhe bis in den Nebelwald abnehmen, ist anzunehmen, daß sie auf 2300 m noch unter denen liegen, die im Bereich des unteren Bergregenwaldes gemessen wurden (nur ca. $\pm 1,5^\circ\text{C}$). Daraus folgt, daß die Überlappung der Tagestemperaturverläufe entlang des Höhengradienten zunehmend geringer wird und der in Janzens (1967) Hypothese beschriebene Effekt einer „schnelleren“ Temperaturabnahme entlang tropischer Höhengradienten sich noch verstärkt (siehe 5.2.1.1, S.101). Diese stärkere Abgrenzung der Temperaturbereiche gegeneinander wiederum stellt dann für Organismen eine schärfere Ausbreitungsgrenzen dar, wenn deren spezifische physiologische Toleranzbreiten besonders eng sind, wie in Regionen mit gleichbleibenden klimatischen Bedingungen zu vermuten ist. Das grundlegende Prinzip von Janzens Hypothese stellt somit einen zentralen Erklärungsansatz für die geringere Höhenverbreitung von Ameisen in den Tropen dar. Zusammen mit den vorliegenden Ergebnissen, insbesondere der hier ermittelten positive Korrelation von Temperatur- und Artenabnahme, und den oben ausgeführten Annahmen von Brown (1973) erscheint es als ziemlich gesichert, daß Temperatur als entscheidender Hauptfaktor für die geringe Höhenausbreitung von Ameisen in den Tropen verantwortlich zu machen ist. Da die hier angeführte Begründung weltweit auf montane geschlossene Laubwälder ebenso zutrifft wie für montane Regenwälder, erklärt sie auch gleichzeitig, warum keine subalpinen Arten gemäßigter Breiten in tropische Bergregionen einwandern konnten.

Es bleibt nach wie vor die Frage, warum sich in den Tropen nicht subalpine Ameisenarten, vergleichbar *Apis nuluensis* (s.oben), evoluiert haben. Da neben den Ameisen nur noch die Termiten in vergleichbarer Weise an Arten und Abundanz mit zunehmender Höhe abnehmen (siehe 5.2.4.3), ist anzunehmen, daß die Ursache in gemeinsamen Charakteristika ihrer Biologie zu finden ist. Beide Taxa sind die einzigen rein eusozialen und gleichzeitig (weitestgehend) ungeflügelten Insekten. Alle anderen Insektentaxa enthalten entweder nur solitär lebende Arten oder umfassen ein breites Spektrum an Lebensweisen, von eusozial bis solitär lebend. Die eusoziale Lebensweise, durch die sich die Ameisen zu den erfolgreichsten Insekten weltweit entwickelten, bedingt Erfordernisse, die sich an einigen wenigen Punkten als nachteilig erweist.

- 1) Die Arbeiterinnen gehen für sich selbst, für die Königin, die Brut und die im Nest verbleibenden Arbeiterinnen auf Nahrungssuche. Zum Erreichen und Aufrechterhalten des reproduktiven Status verbrauchen sozial lebende Insekten mehr Energie als solitär lebende Insekten. Dieser Energieaufwand stellt mit abnehmenden Temperaturen ein zunehmendes Problem dar.
- 2) Die Ameisenbrut benötigt eine hohe Entwicklungstemperatur. Ameisen sind mit in den kältesten Regionen der Erde zu finden, doch nur, wenn zumindest saisonal ausreichend hohe Temperaturen erreicht werden.

Diese zwei Punkte drücken die zentrale Bedeutung von Temperatur für das Überleben einer eusozialen Kolonie aus. Insbesondere die Notwendigkeit einer hohen Nesttemperatur scheint der ausschlaggebende Faktor zu sein, der die Höhengrenze und Nordverbreitung von eusozialen Hymenopteren beschränkt. So zeigten z.B. Eickwort et al. (1996) an den Halictidae („sweat bee“, Hymenoptera), daß das Aufgeben des Sozialstaats eine größere Höhengrenze ermöglicht. *Halictus rubicundus* gründet normalerweise einjährige primitiv-eusoziale Kolonien mit zwei Brutzyklen, von denen die erste Brut (bis zu elf) Arbeiterinnen hervorbringt und so eine eusoziale Kolonie entsteht. Sie fouragieren und helfen bei der Aufzucht der zweiten Brut, die ausschließlich Geschlechtstiere umfaßt. In den Rocky Mountains (2400 m bis 2850 m N.N.) weisen die überwinterten Weibchen von *H. rubicundus* jedoch nur einen Brutzyklus auf, der ausschließlich Geschlechtstiere hervorbringt und die solitäre Lebensweise bedingt. Auch beobachteten die Autoren, daß die Ausbreitung von Kolonien geflügelter eusozialer Hymenopteren in diese Höhen der Rocky Mountains davon abhing, ob sie zur aktiven Thermoregulation in der Lage waren (Vespidae: Vespinae und Apidae: *Bombus*) oder nicht (Vespidae: Polistinae). Diese Fähigkeit ist Voraussetzung, daß sich *Apis nuluensis* am Mt. Kinabalu bis in 3400 m Höhe ausbreiten konnte (siehe oben). Damit muß als weitere Eigenheit von Ameisen, die ursächlich für ihre Ausbreitungsgrenze ist,

- 3) die Unfähigkeit zur aktiven Temperaturerhöhung genannt werden. Von Ameisen ist bisher nur von Waldameisen (*Formica rufa*, *F. polyctena* und *F. lugubris*) bekannt, daß sie die Nesttemperatur durch metabolisch erzeugte Wärme gegenüber der Außentemperatur deutlich erhöhen können (Horstmann 1990, Horstman & Schmid 1986, Horstmann 1983). Ein Zittern mit der Flugmuskulatur, wie es von Bienen, Wespen und Hummeln bekannt ist (s. oben), ist für Ameisen vermutlich aufgrund ihrer völlig veränderten, für eine laufende Lebensweise optimierten internen Muskelorganisation nicht möglich. Es ist unbekannt, ob eine andersartige aktive Wärmeerzeugung vorliegt.

Aus den vorliegenden Daten kann geschlossen werden, daß hohe Temperaturen die Vielfalt der eusozialen Lebensweise insgesamt und insbesondere der Ameisen fördern, da die kolonieinternen Prozesse, die zu einem schnellen Koloniewachstum und damit zu einer beschleunigten Fortpflanzungsrate führen, durch sie optimiert werden. Wie aus 5.4.1 jedoch hervorging, ist hohe Temperatur allein kein Garant für hohe Artenvielfalt. Für eine hohe Artenvielfalt von Ameisen sind zudem eine ausgewogene hohe Feuchtigkeit, Nistraumvielfalt und Nahrungsmenge sowie -qualität von entscheidender Bedeutung.

6 ZUSAMMENFASSUNG

Weltweit stellen die tropischen Tieflandregenwälder die Zentren der Artenvielfalt und Biodiversität dar. Sie sind das komplexeste aller terrestrischen Ökosysteme. Zu der Frage nach den Ursachen ihrer Artenvielfalt und deren Aufrechterhaltung gibt es neben theoretischen Erklärungsansätzen bisher kaum Studien, die versuchen, die Artenvielfalt eines Taxons bedingende ökologischen Faktoren kausal zu untersuchen. Die vorliegende Arbeit hatte zum Ziel, diese Thematik mit Hilfe eines neuen Forschungsansatzes aufzugreifen. Die Artenabnahme eines Taxons und die sie potentiell verursachenden Faktoren sollten entlang eines Höhengradienten aufgenommen werden, um im Umkehrschluß Hinweise zu finden, welche Bedingungen für die Aufrechterhaltung der Artenvielfalt entscheidend sind. Ameisen boten sich aufgrund ihrer starken Artenabnahme mit zunehmender Höhe besonders als Untersuchungsobjekt an. Sie nehmen zudem eine Schlüsselrolle im Ökosystem Tieflandregenwald ein, stellen unter den Invertebraten eine der taxonomisch mit am besten bearbeiteten Gruppen dar, und selbst einzelne Individuen können aufgrund ihrer eusozialen und seßhaften Lebensweise definitiv dem Fundort bzw. der Fundhöhe zugeordnet werden.

Der grundlegende Versuchsansatz bestand darin, alle Untersuchungen vergleichend in Boden- und Vegetationsstratum durchzuführen. Dementsprechend wurden entlang des Höhengradienten in beiden Straten die Artenabnahme der Ameisen sowie abiotische und biotische Parameter aufgenommen. Weiterhin wurde eine Art (*Diacamma* sp.) exemplarisch herausgegriffen, um eventuelle Veränderungen ihrer Ökologie zu erfassen.

Die Abnahme der Artenvielfalt von Ameisen am Boden und in der niederen Vegetation verläuft unterschiedlich. Dieser Unterschied ist jedoch nicht auf grundlegend unterschiedliche Faktoren zurückzuführen, sondern auf deren unterschiedliche Ausprägung entlang des Höhengradienten. Es handelt sich hier in beiden Straten zusammenfassend vor allem um vier Faktoren: **Temperatur**, **Feuchtigkeit** (umfaßt relative Luftfeuchtigkeit, Nebel, Regen und Staunässe), **Nistraumverknappung** und **Nahrungsverknappung**.

Die in dieser Studie festgestellte signifikant positive Korrelation von Arten- und Temperaturabnahme betont die besondere Bedeutung des Parameters Temperatur. Diese wirkt einerseits durch eine Beeinträchtigung des Stoffwechsels **direkt** auf adulte Tiere und Brut und andererseits **indirekt** über die Veränderung abiotischer (Feuchtigkeit und Nistraum) und biotischer (Nahrung) Parameter. Die jeweiligen relativen Anteile von direktem und indirektem Temperatureinfluß, die mit zunehmender Höhe zur Artenabnahme führen, sind mit den vorliegenden Daten nicht quantifizierbar. Zudem verändern sich die Relationen entlang des Höhengradienten. Anhand ökologischer Überlegungen kann dennoch eine Einschätzung der jeweiligen Bedeutung der Einzelfaktoren vorgenommen werden.

Der **direkte** Einfluß von **Temperatur** wird in der vorliegenden Studie mehrfach verdeutlicht. *Diacamma* sp. zeigt beispielsweise eine verminderte Leistungsfähigkeit durch eine signifikant geringere Bauaktivität mit steigender Höhe. Zudem scheint *Diacamma* sp. in der Lage zu sein, die Architektur ihrer Nester so zu verändern, daß sie thermoregulatorisch der Temperaturabnahme entgegenwirkt. Diese ethologische Flexibilität ermöglicht *Diacamma* sp., ihr Vorkommen über ihre physiologische Toleranz hinaus auszudehnen.

Ein weiterer Hinweis auf einen direkten Temperatureinfluß ergibt sich aus der generellen Reduktion der Koloniegrößen mit zunehmender Höhe. Sie könnte unter anderem durch eine verringerte Fouragieraktivität begründet sein. Weiterhin nimmt die Nesterdichte in beiden Straten in dem Höhenbereich signifikant ab, in dem die Durchschnittstemperaturen unter den ökologisch für Ameisen kritischen Schwellenwert von 20°C sinken. Der überwiegende Teil der Ameisen beider Straten nistet in thermoregulatorisch ungünstigem Nistraum (z.B. kleines Totholz, Laub, Humusschicht, Karton). Daher kann die Temperaturabnahme direkt zu einer **Nistraumverknappung** führen.

Am Boden hat die **temperaturinduzierte** Zunahme von **Staunässe** mit steigender Höhe einen zusätzlichen negativen Effekt auf die Ressource **Nistraum**. Insbesondere die Schicht, in der die meisten Nester gefunden wurden (Humus-Wurzel-Schicht), ist davon betroffen. Zudem führt die signifikant an Höhe zunehmende Humus-Wurzel-Schicht dazu, daß der Oberboden im Übergang zwischen Tiefland- und unterem Bergregenwald immer weniger als Nistraum zur Verfügung steht. Im Bergregenwald

hingegen treten durch vermehrten Epiphytenbewuchs für Bodenameisen neue Nistmöglichkeiten in der niederen Vegetation auf.

In der Vegetation werden durch zunehmende **Feuchtigkeit** die Kartonnester instabil und damit in größeren Höhen unbrauchbar. Zudem trägt die temperaturabhängige Veränderung der Wuchsform des unteren Bergregenwaldes durch eine räumliche Verkleinerung des Gesamtlebensraumes zu einer Reduzierung der Nist- und Nahrungsressourcen bei.

Die **Nahrungs**verfügbarkeit für Ameisen wird am Boden und in der niederen Vegetation ebenfalls negativ von **Temperatur** und **Feuchtigkeit** beeinflusst. Am Boden wird die Nahrungsverknappung z.B. durch den signifikant zunehmenden Nistabstand und den signifikant abnehmenden Beuteeintrag / Zeit von *Diacamma* sp. Kolonien deutlich. Es ist anzunehmen, daß Nahrungsmangel bei ihrer Verbreitungsgrenze von 1050 m eine wichtige Rolle spielt. Die Nahrungsverknappung für die räuberisch lebenden Bodenameisen wird vermutlich vor allem durch die Abnahme wichtiger Beutegruppen (z.B. Termiten) verursacht. Weiterhin hindert (Stau)Nässe kleine Ameisenarten (die große Mehrheit der hier gesammelten Arten) an der Nahrungssuche.

In der niederen Vegetation verursacht der Wechsel des Florentyps auf Familienniveau zwischen Tieflandregenwald und Bergregenwald mit großer Wahrscheinlichkeit eine entscheidende Verknappung der Nahrungsressourcen über die Abnahme von Pflanzen mit extrafloralen Nektarien und der mit Ameisen assoziierten Trophobionten. Die Arten- und Abundanzabnahme der Ameisen verstärkt diese Tendenz wiederum durch negative Rückkopplung, da eine geringere Nachfrage das Angebot bzw. die Produktion der Nahrungssubstrate reduziert.

Die vorliegenden Ergebnisse geben weiterhin Hinweise, welche Faktoren bei der Faunenverarmung in anthropogen veränderten Habitaten eine wichtige Rolle spielen können. Der größte Teil der Artenvielfalt des untersuchten primären Regenwaldes wird von kleinen Arten gestellt. Diese wiederum weisen in besonderem Maße eine Sensibilität gegenüber mikroklimatischen Veränderungen auf. Insbesondere abiotische Extreme wie Nässe und niedrige Temperaturen oder Trockenheit in Kombination mit hohen Temperaturen sind Faktoren, die sie am Fouragieren und Nisten hindern können.

Daher trägt eine gut ausgebildete Laubstreu- bzw. Humusschicht grundsätzlich zur Artenvielfalt der Bodenameisen bei. Die Laubstreichschicht dient als Fouragierstratum, die Humusschicht als Hauptniststratum, und beide zusammen wiederum sind ein Schutz gegen die Austrocknung des Oberbodens. Ihre Bewahrung sowie die eines möglichst ausgewogenen Mikroklimas sind Grundvoraussetzung für die Vermeidung einer Artenverarmung.

Für die niedrige Ausbreitungsgrenze von Ameisen an feucht-tropischen Höhengradienten (ca. 2300 m) scheinen spezielle Charakteristika ihrer eusozialen Lebensweise entscheidend zu sein. Hier sind insbesondere die ökologische Notwendigkeit geschützten Nistraums, energieaufwendiger Fouragierleistung und hoher Brut-Entwicklungstemperatur sowie die Unfähigkeit zur aktiven Nest-Temperaturerhöhung zu nennen.

Historisch tiergeografische Gründe scheinen für die starke Abnahme der Ameisenvielfalt mit zunehmender Höhe bzw. für ihre Ausbreitungsgrenzen eine eher untergeordnete Rolle zu spielen.

Temperaturabnahme allein bedingt jedoch nicht zwingend eine Artenabnahme, wie im unteren Bergregenwald an der gleichbleibenden Artenzahl des Bodenstratums deutlich wird. Die Bodenameisen müssen hier Lösungswege gefunden haben, dauerhaft mit weit unter 20°C liegenden Temperaturen, starker Nässe und geringer Sonneneinstrahlung zurecht zu kommen. Insofern können in den submontanen und montanen Bereichen der Regenwälder Höhenspezialisten vermutet werden, die jedoch nicht die subalpinen Regionen erreichen.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß für eine hohe Artenvielfalt von Ameisen eine relativ hohe Temperatur, ausgewogen hohe Feuchtigkeit, Nistraumvielfalt und Nahrungsmenge sowie -qualität von entscheidender Bedeutung sind. Eine nähere experimentelle Analyse ihres jeweiligen relativen Gewichtes und ihrer konkreten Wirkweise auf einzelne Arten bzw. Artengruppen wäre für die Zukunft wünschenswert.

7 LITERATUR

- Addicott, J.F. (1984) Mutualistic interactions in population and community processes. In: A new ecology (ed. Price, P.W., Slobodchikoff, C.N. und Gaud, W.S.), Kapitel 16, John Wiley & Sons, New York: 438-455.
- Ashton, P.S. (1969) Speciation among tropical trees: some deductions in the light of recent evidence. *Biological Journal of the Linnean Society* 1: 155-196.
- Atkin, L. & Proctor, J. (1988) Invertebrates in the litter and soil on volcán Barva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4: 307-310.
- Baroni-Urbani, C., Bolton, B. & Ward, P.S. (1992) The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17: 301-329.
- Beaman, J.H. & Beaman, R.S. (1990) Diversity and distribution patterns in the flora of Mount Kinabalu. In: Baas et al. (Hrsg.) *The plant diversity of Malesia*, Kluwer Academic Publishers, Netherlands: 147-160.
- Beattie, A.J. (1986) *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge, 182 S.
- Beck, L. (1971) Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. *Amazoniana* 3(1): 69-132.
- Bentley, B.L. (1976) Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology* 57: 815-820.
- Bentley, B.L. (1977) Extrafloral nectaries and protection by pugnacious body-guards. *Annual Review of Ecology and Systematics* 8: 407-427.
- Bernstein, R.A. (1979) Schedules of foraging activity in species of ants. *Journal of Animal Ecology* 48: 921-930.
- Besuchet, C., Burckhardt, D. H. & Löbl, I. (1987) The Winkler-Moczarski selector as an efficient extractor for fungus and litter coleoptera. *Coleopterists' Bulletin* 41: 392-394.
- Blüthgen, N., Verhaag, M., Goitia, W., Jaffé, K., Morawetz, W. & Barthlott, W. (2000) 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, 222 S.
- Brühl, C. A. (1996) Ameisenzönosen in einem Primärwaldgradienten am Mount Kinabalu, Borneo: Höhenverbreitung und Stratifizierung. Diplomarbeit an der Bayerischen Julius-Maximilians Universität Würzburg, 137 S.
- Brühl, C. A., Gunsalam, G. & Linsenmair, 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. & Linsenmair 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.
- Brühl, C.A. (2001) Leaf litter ant communities in tropical lowland rainforest in Sabah, Malaysia: effects of forest disturbance and fragmentation. Dissertation an der Bayerischen Julius-Maximilians Universität Würzburg, 158 S.
- Brown, W.L. (1973) A comparison of the Hylean and Congo-Est African rain forest ant faunas. In: Meggers, B.J., Ayensu, E.S. & Duckworth, W.D. (Hrsg.) *Tropical rainforest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA: 161-185
- Buckley, R.C. (1982) Ant-plant interactions: a world review. In: *ant-plant interactions in Australia* (Buckley, R.C. Hrsg.). W. Junk, The Hague, S. 111-141.
- Buckley, R.C. (1983) Interaction between ants and membracid bugs decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectaries. *Oecologia* 58: 132-136.
- Buckley, R.C. (1987) Ant-plant-homopteran interactions. *Advances in Ecological Research* 16: 53-85.
- Bünzli, G.H., 1937. Untersuchungen über coccidophile Ameisen aus den Kaffeefeldern von Surinam. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* 16: 455-593.
- Burmester, K. (1993) Untersuchungen zur Höhenzonierung der Termitenzönose am Mount Kinabalu (Sabah/Malaysia). Diplomarbeit, Frei Universität Berlin.
- Burnham, C.P. (1974) The role of soil forming factors in controlling altitudinal zonation on granite in Malaysia. In: Flenley, J.R. (Hrsg.) *Altitudinal Zonation in Malesia*. Transactions of the Third Aberdeen-Hull Symposium on Malesian Ecology 3, Department of Geography, University of Hull: 59-74.
- Carroll, C.R. & Janzen, D.H. (1973) Ecology of foraging by ants. *Am. Rev. Ecol. System.* 4: 231-257.
- Cavelier, J. (1996) Environmental factors and ecophysiological processes along altitudinal gradients in wet tropical mountains. In: Mulkey, S., Chazdon, R.L. & Smith, A.P. (Hrsg.) *Tropical Forest Plant Ecophysiology*, Chapman & Hall, 1996: 399 – 439.
- Choi, D.L.T. (1996) Geology of Mt. Kinabalu. In: *Kinabalu: Summit of Borneo*. The Sabah Society, Sabah Society Monograph, Kota Kinabalu: 19-29.
- Cockburn, P.F. (1978) The flora. In: M. Luping, Chin Wen & E.R. Dingley (Hrsg.) *Kinabalu: Summit of Borneo*. The Sabah Society, Sabah Society Monograph, Kota Kinabalu: 179-190, vergriffene Auflage, aus Kitayama (1992).
- Coley, P.D. & Aide, T.M. (1991) Comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad leaved forests. In: Price, P.W., Lewinsohn, T.M., Fernandes, G.W. & Benson, W.W. (Hrsg.) *Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons, New York, USA: 25-49.

- Collins, N.M. (1980) The distribution of soil macrofauna on Gunung (Mount) Mulu, Sarawak. *Oecologia* 44: 263-275.
- Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cranbrook, Earl of & Edwards, D.S. (1994) A tropical rainforest: The nature of biodiversity in Borneo at Belalong, Brunei. The Royal Geographical Society, UK, London and The Sun Tree Publishing, Singapore: 389 S.
- Dejean, A., Corbara, B. & Orivel, J. (1999) The arboreal ant mosaik in two atlantic rain forests. *Selbyana* 20(1): 133-145.
- Dejean, A., McKey, D., Gibernau, M. & Belin, M. (2000) The arboreal ant mosaic in a Cameroonian rainforest (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 35(3): 403-423.
- Diaz-Castelazo, C. and Rico-Gray, V. (1998) Numero y variacion estacional de asociaciones hormiga-planta en un bosque montano bajo de Veracruz, Mexico. *Acta Zoologica Mexicana Nueva Serie* 73: 45-55.
- Dijieto-Lordon, C. & Dejean A. (1999) Tropical arboreal ant mosaics: innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 45: 219-225.
- Dill, M. (1996) Wanderhirten. Ethoökologische und taxonomische Untersuchungen eines Symbiontenkomplexes von Ameisen der Gattung *Dolichoderus* und Pseudococciden in Südostasien. Dissertation am Fachbereich Biologie, Johann Wolfgang Goethe-Universität, Fankfurt am Main, 387 S.
- Dlussky, G.M. (1967) Ants of the genus *Formica*. Izdatelstvo 'Nauka', Moskau, S. 237. [in russisch] aus Petal 1978
- Edney, E.B. (1977) Water balance in land arthropods. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 282 S.
- Eickwort, G.C., Eickwort, J.M., Gordon, J., Eickwort, M.A. & Wcislo, W.T. (1996) Solitary behavior in a high-altitude population of the social sweat bee *Halictus rubicundus* (Hymenoptera: Halictidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38(4): 227- 233.
- Eisenbeis, G., Lenz, R. & Heiber, T. (1996) Vergleichende Dekompositionsmessungen mit dem Minicontainer-System auf Agrar- und Waldstandorten in Rheinland-Pfalz. *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* 81: S. 21-24.
- Erwin, T.L. (1982) Tropical forests: Their species richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin* 76: 74-75.
- Fiala, B. & Linsemair, K.E. (1995) Distribution and abundance of plants with extrafloral nectaries in the woody flora of a lowland primary forest in Malaysia. *Biodiversity and Conservation* 4: 165-182.
- Fiala, B., Jakob, A., Maschwitz, U. & Linsenmair, K.E. (1999) Diversity, evolutionary specialization and geographic distribution of a mutualistic ant-plant complex: *Macaranga* and *Crematogaster* in South East Asia. *Biological Journal of the Linnean Society* 66: 305-331.

- Fisher, B.L. (1998) Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Spéciale d' AnjanaharibeSud and on the Western Masoala Peninsula, Madagascar. *Fieldiana Zoology* 94: 129-147.
- Fittkau, E.J. & Klinge, H. (1973) On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica* 5(1): 2-14.
- Floren, A. & Linsemair, K.E. (1997) Diversity and recolonization dynamics of selected arthropod groups on different tree species in a lowland rainforest in Sabah, Malaysia with special reference to Formicidae. In: Stork, N.E., Adis, J. & Didham, R.K. (Hrsg.) *Canopy arthropods*. Chapman & Hall, London, England: 344-381.
- Floren, A. & Linsemair, K.E. (2000) Do ant mosaics exist in pristine lowland rain forests? *Oecologia* 123: 129-137.
- Frahm, J.P., Frey, W., Kürschner, H. & Menzel, M. (1990) Mosses and liverworts of Mount Kinabalu. Sabah Parks Publication Nr. 12 (Natural History Publications (Borneo) Sdn. Bhd.), Kota Kinabalu, Malaysia: 91 S.
- Gaston, K.J. (1991) The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology* 5(3): 283-293
- Gathorne-Hardy, F., Syaokani & Eggleton, P. (2001) The effects of altitude and rainfall on the composition of the termites (Isoptera) of the Leuser Ecosystem (Sumatra, Indonesia). *Journal of Tropical Ecology* 17: 379-393.
- Gösswald, K. (1938) Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen. 1. Die Lebensdauer ökologisch verschiedener Ameisenarten unter dem Einfluß bestimmter Luftfeuchtigkeit und Temperatur. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 151: 337-382.
- Gösswald, K. (1941) Über den Einfluß von verschiedener Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Lebensäußerungen der Ameisen und den Feuchtigkeitssinn ökologisch verschiedener Ameisenarten und seine Beziehungen zu Biotop, Wohn- und Lebensweise. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* 154: 192-247.
- Gösswald, K. (1989) *Die Waldameise: Biologie, Ökologie und forstliche Nutzung*. Aula Verlag, Wiesbaden, 660 S.
- Grubb, P.J. (1974) Factors controlling the distribution of forest types on tropical mountains: new facts and a new perspective. In: Flenley, J.R (Hrsg.), *Altitudinal Zonation in Malesia*. Transactions of the Third Aberdeen-Hull Symposium on Malesian Ecology Ed. 3, Department of Geography, University of Hull: 13-46.
- Gullan, P.J. & Buckley, R.C. (1993) Ant-tended scale insects. *Annual Review Entomology* 42: 23-50.
- Gullan, P.J. (1999) Why the taxon Homoptera does not exist. *Entomologica (ISSIS VIII)*, Bari, 33: 101-104.

- Heckroth, H.P. (1999) Schildläuse in einer myrmecophytischen Drei-Partner-Symbiose: Untersuchungen zur Sozioökologie von Cocciden (Hemiptera: Coccidae) in der südostasiatischen *Macaranga* (Euphorbiaceae)-*Crematogaster* (Hymenoptera: Formicidae) Ameisen-Pflanzen-Assoziation. Dissertation am Fachbereich Biologie, Johann Wolfgang Goethe-Universität, Frankfurt am Main, 205 S.
- Heil, M., Fiala, B., Maschwitz, U. & Linsemair, K.E. (2001) On benefits of indirect defence: short- and longterm studies of antiherbivore protection via mutualistic ants. *Oecologia* 126: 395-403.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990) *The Ants*. Springer Verlag, Berlin, 732 S.
- Holloway, J.D (1970) The biogeographical analysis of a transect sample of the moth fauna of the moth fauna of Mt. Kinabalu, Sabah, using numerical methods. *Biological Journal of the Linnean Society* 2: 259-286.
- Holm, S. (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65-70.
- Hopkins, S.P. (1997) *Biology of the springtails (Insecta: Collembola)*. Oxford University Press, Oxford, UK, 330 S.
- Horstmann, K. (1983) Regulation der Temperatur in Waldameisen-Nestern (*Formica Polycтена* Förster). *Zeitschrift für Naturforschung* 38: 508-510.
- Horstmann, K. & Schmid, H. (1986) Temperature Regulation of the wood ant, *Formica polycтена* (Hymenoptera. Formicidae). *Entomologica Generalis* 11(3): 229-236.
- Horstmann, K. (1990) Zur Entstehung des Wärmezentrums in Waldameisennestern (*Formica Polycтена* Förster; Hymenoptera, Formicidae). *Zoologische Beiträge N.F.* 33(1): 105-124.
- Hotta, M. (1974) *History and Geography of Plants*. Sanseido, Tokyo, aus Kitayama (1992).
- Hubbel, S.P. & Foster, R.P. (1986) Canopy gaps and the dynamics of a neotropical forest. In: Crawley, M.J. (Hrsg.) *Plant ecology*. Blackwell Press, Oxford, England, 496 S.
- Jacobs, M. (1988) *The tropical rain forest*. Springer Verlag Berlin Heidelberg, 295 S.
- Jacobson, G. (1978) Geology. In: M. Luping, Chin Wen & E.R. Dingley (Hrsg.) *Kinabalu: Summit of Borneo*. Sabah Society Monograph, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia: S. 101-110, vergriffene Auflage, aus Beaman & Beaman (1990).
- Janzen, D.H (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist* 101(919): 233-249.
- Janzen, D.H. (1969) Allelopathy by myrmecophytes: The ant *Atzteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. *Ecology* 5: 147-153.
- Janzen, D.H. (1973) Dissolution of mutualism between *Cecropia* and its *Azteca* ants. *Biotropica* 5: 15-28.

- Janzen, D.H. (1976) Changes in the arthropod community along an elevational transect in the Venezuelan Andes. *Biotropica* 8(3): 193-203.
- Johnson, Ch., Agosti, D., Delabie, J.H., Dumpert, K., Williams, D.J., von Tschirnhaus, M. & Maschwitz, U. (2001) *Acropyga* and *Azteca* ants with scale insects (Hymenoptera: Formicidae; Sternorrhyncha: Coccoidea): 20 Million Years of Intimate Symbiosis. American Museum Novitates: 1-18.
- Jones, D.T. (2000) Termite assemblages in two distinct montane forest types at 1000 m elevation in the Maliau Basin, Sabah. *Journal of Tropical Ecology* 16(2): 271-286.
- Kaspari, M. (1993) Body size and microclimate use in Neotropical granivorous ants. *Oecologia* 96: 500-507.
- Kaspari, M. (1996) Testing resource-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages. *Oikos* 76: 443-454.
- Keeler, K.H. (1979) Distribution of plants with extrafloral nectaries and ants at two elevations in Jamaica. *Biotropica* 11(2): 152-154.
- Keeler, K.H. (1980) Distribution of plants with extrafloral nectaries in temperate communities. *American Midland Naturalist* 104: 274-280.
- Kitayama, K. (1992) An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. *Vegetatio* 102: 149-171.
- Kitayama, K., Maklarim, L. & Wahab, M.Z. (1999) Climate profile of Mount Kinabalu during late 1995- early 1998 with special reference to the drought 1998. *Sabah Parks Nature Journal* Vol.2: 85-100.
- Kitayama, K. & Iwamoto, K. (2001) Patterns of natural ^{15}N abundance in the leaf-to soil continuum of tropical rain forests differing in N availability on Mount Kinabalu, Borneo. *Plant and Soil* 229: 203-212.
- Klein, R., Kovac, D., Schellerich, A. & Maschwitz, U. (1992) Mealybug-carrying by swarming queens of a Southeast Asian bamboo-inhabiting ant. *Naturwissenschaften* 79: 422-423.
- Köppen, W. (1936) *Das geografische System der Klimate*. Handbuch der Klimatologie, Bd.1 C, Bornträger Verlag, Berlin, Deutschland, 44 S.
- Koptur, S. (1979) Facultative mutualism between weedy vetches bearing extrafloral nectarines and weedy ants in California. *American Journal of Botany* 66: 1016-1020.
- Koptur, S. (1985) Alternative defenses against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. *Ecology* 66(5): 1639-1650.
- Koptur, S. (1991) Extrafloral nectaries of herbs and trees: modelling the interaction with ants and parasitoids. In: *Ant - Plant Interactions* (Hrsg. Huxley, C,R, and Cutler, D.F.).
- Koptur, S. (1992) Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants. In: *Bernay, E. (Hrsg.) Insect-plant interactions, Vol.4, CRC, Boca Raton, Fla: 81-129.*

- Kusnezov, N. (1957) Numbers of species of ants in faunae of different latitudes. *Evolution* 11: 298-299
- Leakey, R.J.G. & Proctor, J. (1987) Invertebrates in the litter and soil at a range of altitudes on Gunung Silam, a small ultrabasic mountain in Sabah. *Journal of Tropical Ecology* 3: 119-129.
- Leideritz, B. (1993) Untersuchungen zur Höhenzonierung der Termitenzönose am Mount Kinabalu (Sabah/Malaysia) unter besonderer Berücksichtigung des Einflusses ausgewählter abiotische Faktoren. Diplomarbeit an der Freien Universität von Berlin, 164 S.
- Lévieux, J. (1972) Le rôle des fourmis dans les réseaux trophiques d' une savane préforestière de Côte d' Ivoire. *Annales de Université d' Abidjan Ser.E*: 143240.
- Levings, S.C. (1983) Seasonal, annual, and among-site variation in the ground ant community of a deciduous tropical forest: some causes of patchy species distribution. *Ecological Monographs*, 53(4): 435-455.
- Levings, S.C. & Windsor, D.M. (1984) Litter moisture content as a determinant of litter arthropod distribution and abundance during the dry season on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 16(2): 125-131.
- Linsenmair, K.E. (1990) Tropische Biodiversität: Befunde und offene Probleme. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 83: 245-261.
- Longino, J.T. & Nadkarni, N.M. (1990) A comparison of ground and canopy leaf litter ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Neotropical montane forest. *Psyche* 97(1-2): 81-93.
- Magurran, A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London, 179 S.
- Malkmus, R. (1988) Wanderungen im Mount Kinabalu Nationalpark/Nordborneo. *Natur und Museum* 118(6): 161-181.
- Malsch, A. K. F. (2000) Investigation of the diversity of leaf-litter inhabiting ants in Pasoh, Malaysia. In Agosti, D., J. Majer, L. Alosno, and T. Schultz (Hrsg.). *Sampling ground-dwelling ants: case studies from the worlds' rain forests*, pp. 314-340. Curtin School of Environmental Biology, Bulletin 18, Perth, Australia.
- Malsch, A.K.F., Kaufmann, E., Heckroth, H.-P., Williams, D.J., Linsenmair, K.E. & Maschwitz, U. (2001) Continuous transfer of subterranean mealybugs (Hemiptera: Pseudococcidae) by *Pseudolasius* spp. (Hymenoptera: Formicidae) during colony fission? *Insectes Sociaux* 48: 333-341.
- Malsch, A.K.F., Rosciszewski K. & Maschwitz, U. (i. Vorb.) Ant species richness and diversity of a primary lowland rainforest, the Pasoh Forest Reserve, West-Malaysia. In: Okuda, T., Niiyama, K. and Sean, T. (Hrsg.) *Pasoh: Ecology and Natural History of a Lowland Tropical Rainforest*, Springer Press.
- Maschwitz, U. (1992) Gemeinsamkeit macht stark. Symbiose als Erfolgsstrategie der tropischen Ameisen. *Natur und Museum* 122: 223-234.
- McCoy, D. (1990) The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos* 58: 313-322.

- Menzel, M. (1988) The bryophytes of Sabah (North Borneo) with special reference to the BRYOTROP transect of Mount Kinabalu: The study area and its bryological exploration. *Willdenowia* 18: 281-300.
- Moog, J., Fiala, B., Werner, M., Weißflog, A., Saw, L.G. & Maschwitz, U. (i. Vorb.) Ant-plant diversity in Peninsular Malaysia, with special reference to the Pasoh Forest Reserve. In: Okuda, T., Niiyama, K. and Sean, T. (Hrsg.) Pasoh: Ecology and Natural History of a Southeast Asian Tropical Rainforest, Springer Press.
- Myers, L.C. (1978) Geomorphology. In: Luping, M., Chin Wen & Dingley, E.R. (Hrsg.) Kinabalu: Summit of Borneo. Sabah Society Monograph, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia: 101-110, vergriffene Auflage, aus Beaman & Beaman (1990).
- Nixon, G.E.J. (1951) The Association of ants with aphids and coccids. Commonwealth Institute of Entomology, London, England, 36 S.
- Ohsawa, M. (1990) An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in south and east Asia mountains. *Journal of Ecology* 78: S. 326-339.
- Oliveira, P.S. & Brandao, C.R.F. (1991) The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In: Huxley, C.R. and Cutler, D.F. (eds.) Ant - Plant Interactions. Oxford University Press, New York, USA: 198-211
- Olmstead, K.L. & Wood, T.K. (1990) Altitudinal patterns in species richness of Neotropical treehoppers (Hymenoptera: Formicidae): the role of ants. *Proc. Entomological Society of Washington* 92(3): 552-560.
- Olson, D.M. (1994) The distribution of leaf litter ants along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology* 10: 129-150.
- Pemberton, R.W. (1998) The occurrence and abundance of plants with extrafloral nectaries, the basis for antiherbivore defensive mutualisms, along a latitudinal gradient in east Asia. *Journal of Biogeography* 25: 661-668.
- Pendry, C.A. & Proctor, J. (1996) The causes of altitudinal zonation of rain forests on Bukit Belalong, Brunei. *Journal of Ecology* 84(3): S. 407-418.
- Pepin, N. (2001) Lapse rate changes in northern England. *Theoretical Applications of Climatology* 68: 1-16.
- Petal, J. (1978) The role of ants in ecosystems. In Brian, M.V. (Hrsg.) Production ecology of ants and termites. International Biological Programme 13, Cambridge University Press, 409 S.
- Pianka, E.R. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist* 100 (910): 33-46.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985) The ecology of natural disturbance and patchy dynamics. Academic Press, Orlando, USA, 472 S.
- Porter, S.D. (1988) Impact of temperature on colony growth and developmental rates of the ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Physiology* 34: 1127-1133.

- Porter, S.D. & Tschinkel, W.R. (1993) Fire ant thermal preferences: behavioural control of growth and metabolism. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 32: 321-329.
- Raigner, A. (1948) L' économie thermique d' une colonie polycalique de la fourmi des bois *Formica rufa polyctena* Foerst (Hyménoptères, Formicidés). *La cellule (Recueil de cytologie et d' histologie)* 51(3): 279-368.
- Richards, P.W. (1978) Pasoh in perspective. *Malayan Nature Journal*, 30(2): 145-148
- Rickson, F.R. (1977) Progressive loss of ant-related traits of *Cecropia pelata* on selected Caribbean islands. *American Journal of Botany* 64: 585-592.
- Rice, W. (1989) Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43(1): 223-225.
- Rico-Gray, V. (1993) Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of coastal Veracruz, Mexico. *Biotropica* 25(3): 301-315.
- Roces, F. & Nunez, J.A. (1995) Thermal sensitivity during brood care in workers of two *Camponotus* ant species: circadian variation and its ecological correlates. *Journal of Insect Physiology* 41 (8): 659-669.
- Rashbrook, V.K., Compton, S.G. & Lawton, J.H. (1992) ant-herbivore interactions: reasons for the absence of benefits to a fern with foliar nectaries. *Ecology* 73: 2163-2174.
- Schellerich-Kaaden, A.L. & Maschwitz, U. (1998) Extrafloral nectaries on bamboo culm sheath auricles: observations on four South East Asian giant bamboo species (Poaceae: Bambusoideae). *Sandakania* 11: 61-68.
- Sachs, Lothar (1999) *Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden*. Springer Verlag, Berlin, Deutschland, 881 S.
- Samson, D.A., Rickart, E.A. & Gonzales, P.C. (1997) Ant diversity and abundance along an elevational gradient in the Philippines. *Biotropica* 29(3): 349-363.
- Schemske, D.W. (1982) Ecological correlates of a neotropical mutualism: ant assemblages at *Costus* extrafloral nectaries. *Ecology* 69(4): 932-941.
- Schupp, E.W. & Feener, D.H. (1991) Phylogeny, lifeform, and habitat dependence of ant-defended plants in a Panamanian rainforest. In: Huxley, C.R, and Cutler, D.F. (eds.) *Ant - Plant Interactions*. Oxford University Press, New York, USA: 175-197.
- Seifert, B. (1996) *Ameisen: beobachten, bestimmen*. Naturbuch Verlag, Augsburg, 351 S.
- Steenis, C.G.G.J. (1964) Plant geography of the mountain flora of Mt. Kinabalu. In: Corner, E.J.H. (Hrsg.), *A discussion on the results of the Royal Society Expedition to North Borneo, 1961*. *Proceedings of the Royal Society, Series B* 161: 7-38
- Stork, N.E. (1988) Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 321-337.
- Strasburger, E. (1998) *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. Fischer Verlag, Stuttgart, Deutschland, 1007 S.

- Tang, C.Q. & Ohsawa, M. (1999) Altitudinal distribution of evergreen broad-leaved trees and their leaf-size pattern on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. *Plant Ecology* 145: 221-233.
- Tanaka, H., Roubik, D.W., Kato, M. & Gunsalam, G. (2001) Phylogenetic position of *Apis nuluensis* of northern Borneo and phylogeography of *A. cerana* as inferred from mitochondrial DNA sequences. *Insectes Sociaux* 48: 44-51.
- Tho, Y.P. (1978) Living in harmony. *Nature Malaysiana* 3: 34-39.
- Tilman D. (1982) Resource competition and community structure. University Press, Princeton, USA, 296 S.
- Tingek, S., Königer, G. & Königer N. (1996) Description of a new cavity nesting species of *Apis* (*Apis nuluensis* n. sp.) from Sabah, Borneo, with notes on its occurrence and reproductive biology (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Apini). *Senckenbergiana Biologica* 76: 115-119.
- Tobin, J.E. (1991) A neotropical rainforest canopy, ant community: some ecological considerations. In: Huxley, C.R, and Cutler, D.F. (eds.) *Ant - Plant Interactions*. Oxford University Press, New York, USA: 536-537.
- Topp, W. (1981) *Biologie der Bodenorganismen*. Quelle und Meyer, Heidelberg, S. 224.
- Torres, J.A. (1984) Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. *Biotropica* 16(4): 196-303.
- Ward, P.S. (1991) Phylogenetic analysis of pseudomyrmecine ants associated with domatia bearing-plants. In: Huxley, C.R, and Cutler, D.F. (eds.) *Ant - Plant Interactions*. Oxford University Press, New York, USA: 335-352.
- Ward, P.S. (2000) Broad-scale patterns of diversity in leaf litter ant communities. In: Agosti, D. Majer, J.D., Alonso, L.E. & Schultz, T.R. *Ants – standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, USA: 99-121.
- Way, M.J. (1963) Mutualism between ants and honeydew producing Homoptera. *Annual Review of Entomology* 8: 307-344.
- Weber, N.A. (1972) *Gardening ants: the attines*. (Memoirs of the American Philosophical Society No. 92). American Philosophical Society, Philadelphia, USA, 146 S.
- Weißflog, A. (2001) *Feinestbau von Ameisen (Hymenoptera: Formicidae) in der Kronenregion feuchttropischer Wälder Südostasiens*. (Bestandsaufnahme und Phänologie, Ethoökologie und funktionelle Analyse des Nestbaus). Dissertation an der Johann-Wolfgang Goethe Universität Frankfurt a./M., Deutschland, 268 S.
- Whitmore, T.C. (1993) *Tropische Regenwälder*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Deutschland, 275 S.
- Wolda, H. (1987) Altitude, habitat and tropical insect diversity. *The Linnean Society of London* 30: 313-323.

Wong, K.M. & Chan, C.L. (1997) Mount Kinabalu: Borneos' s magic mountain. Natural History Publications, Kota Kinabalu, Sabah, Malaysia, 95 S.

Wood, T.K. (1984) Life history patterns of tropical membracids (Homoptera: Membracidae). *Sociobiology* 8: 299-344.

Yu, D.W. (1994) The structural role of epiphytes in ant gardens. *Biotropica* 26(2): 222-226.

Zwölfer, H., (1958) Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (Homoptera, Aphidoidea). *Zeitschrift für angewandte Entomologie* 43: 1-52.

8 ABBILDUNGS- UND TABELLENVERZEICHNIS

Abbildungen

Abb. 2.1.1: Die Lage Borneos und des Mt. Kinabalus im malaiischen Archipel (kleine Karte) und die Lage des Mt. Kinabalus und des Untersuchungsgebietes Poring Hot Springs in Sabah, Ost-Malaysia auf Borneo.	3
Abb. 2.2.1: Von links nach rechts: Regenwald auf 600 m (Tieflandregenwald), 1140 m (Übergangszone) und 1520 m N.N. (unterer Bergregenwald) des East-Ridge am Mt. Kinabalu, Sabah, Malaysia.	5
Abb. 2.3.1: Regenmengen pro Monat (mm) in Poring Hot Springs von Juni 1995 bis Mai 1998 nach Jahren getrennt (Daten aus Kitayama et al. 1999).	7
Abb. 3.3.1: Winkler-Apparatur zur Extraktion von Bodenarthropoden aus gesiebten Bodensubstrat.	11
Abb. 3.3.2: Linkes Photo: Die eine Hälfte der ¼ m² Arbeitsfläche ist mit Laubstreu bedeckt und die andere zeigt die unter der Laubstreu liegende Humus-Wurzel-Schicht (HWS). Rechtes Photo: Von der ¼ m² Arbeitsfläche wurden Laubstreu und HWS sind entfernt sowie der Oberboden bis in 20 cm Tiefe abgetragen.	13
Abb. 3.3.3: Anordnung der Bambusröhrchen unterschiedlichen Innendurchmessers (A, B und C) auf einer ¼ m² Fläche.	14
Abb. 4.1.1: Temperaturen 2 cm über dem Boden vom 15. - 22.02.1996 zwischen 580 m und 1340 m.	23
Abb. 4.1.2: Temperaturen in 2 m Höhe in der niederen Vegetation vom 15. - 22.02.1996 zwischen 580 m und 1520 m.	23
Abb. 4.1.3: Temperaturen 2 cm über dem Boden vom 10. - 17.03.1996 zwischen 580 m und 1340 m.	24
Abb. 4.1.4: Temperaturen in 2 m Höhe in der niederen Vegetation vom 10. - 17.03.1996 zwischen 580 m und 1520 m.	24
Abb. 4.1.5: Vergleich der Temperaturabnahme am Boden entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m) während der Regen-, der Übergangs- und der Trockenzeit 1996.	25
Abb. 4.1.6: Abnahme der Durchschnittstemperatur der Jahre 1996 bis 1998 am Boden zwischen 580 m und 1140 m im Vergleich.	26
Abb. 4.1.7: Abnahme der Tiefst-, Höchst- und Durchschnittstemperaturen zwischen 580 m und 1340 m am Boden (Januar – April 1996).	26
Abb. 4.1.8: Abnahme der Tiefst- und Höchsttemperaturen zwischen 580 m und 1340 m am Boden in Regen-, Übergangs- und Trockenzeit 1996. Die Daten auf 1520 m konnten 1996 nur in der Regenzeit erhoben werden.	27
Abb. 4.1.9: Darstellung eines konstruierten Boden-Temperaturprofils der ersten sieben Monate eines Jahres und vergleichend die Temperaturen während des El Nino Phänomens Mai/Juni 1998 auf 580 m, 830 m und 1140 m.	28
Abb. 4.1.10: Durchschnittstemperatur entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m) in Juni/Juli 1998 in 2 cm Bodentiefe und 2 cm über dem Boden.	29
Abb. 4.1.11: Vergleich der Messungen 2 cm oberhalb des Bodens von 1996, 1997 und 1998 zwischen 600 m und 1140 m.	29
Abb. 4.1.12: Abnahme der Temperatur in 2 cm, 12 cm und 20 cm Bodentiefe entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m).	30
Abb. 4.1.13: Vergleich der Temperatur über drei Höhenstufen (A3 = 650 m, B = 830 m und B3 = 950 m) und zwischen sonnigen und schattigen Stellen in 20 cm Bodentiefe.	31
Abb. 4.1.14: Abnahme der Temperatur 2 m über dem Boden zwischen 580 m und 1520 m für die einzelnen Monate von Januar bis April 1996.	32

Abb. 4.1.15: Abnahme der Temperatur der Jahre 1996 bis 1998 im Vergleich, gemessen 2 m über dem Boden.	32
Abb. 4.1.16: Abnahme der Temperatur zwischen 580 m und 1520 m; gemessen 2 m über dem Boden mit Angabe der Minimal-, Maximal- und Durchschnittstemperatur (Januar - April).	33
Abb. 4.1.17: Abnahme der Tiefst- und Höchsttemperaturen zwischen 580 m und 1340 m in der niederen Vegetation in Regen-, Übergangs- und Trockenzeit 1996.	34
Abb. 4.1.18: Darstellung eines konstruierten Vegetations-Temperaturprofils der ersten sieben Monate eines Jahres vergleichend auf drei Höhen des Tieflandregenwldes (580 m, 830 m und 1140 m).....	34
Abb. 4.1.19: Abnahme der durchschnittlichen Temperatur am Boden und in der niederen Vegetation während Regen, Übergangs- und Trockenzeit zwischen 580 m und 1520 m... 36	36
Abb. 4.1.20: Luftfeuchtigkeit 2 cm über dem Boden auf fünf Höhen zwischen 580 m und 1140 m. Mw = Mittelwert, s = Standardabweichung, Min = Minimalwert. Es wurden zwischen 1195 (ca. 25 Tage) und 1383 (ca. 28 Tage) Messungen ausgewertet.....	37
Abb. 4.1.21: Luftfeuchtigkeit 2 cm über dem Boden auf vier Höhen zwischen 580 m und 1000 m. Auf 1140 m war der Logger defekt. Mw = Mittelwert, s = Standardabweichung, Min = Minimalwert. Es wurden zwischen 1341 (ca. 28 Tage) und 1575 (ca. 33 Tage) Messungen ausgewertet.....	37
Abb. 4.1.22: Luftfeuchtigkeit 2 m über dem Boden auf fünf Höhen zwischen 580 m und 1140 m. Mw = Mittelwert, s = Standardabweichung, Min = Minimalwert. Es wurden auf jeder Höhe 1800 (ca. 37 Tage) Messungen ausgewertet.....	38
Abb. 4.1.23: Luftfeuchtigkeit 2 m über dem Boden auf fünf Höhen zwischen 580 m und 1140 m. Mw = Mittelwert, s = Standardabweichung, Min = Minimalwert, * Meßfehler der Minimalwerte (siehe Text). Es wurden zwischen 1593 (ca. 33 Tage) und 1800 (ca. 37 Tage) Messungen ausgewertet.....	38
Abb. 4.1.24: Veränderung von Laubstreuolumen und -höhe entlang des Höhengradienten zwischen 600 m und 1140 m.....	39
Abb. 4.1.25: Mittlere Humusschichthöhe der Arbeitsflächen, auf denen Oberboden erreicht werden konnte, auf 580 m, 720 m und 850 m (je n = 16) sowie 1000 m (n = 14) und 1140 m (n = 10).....	40
Abb. 4.1.26: Veränderung der Humusdurchwurzelung entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m). Die Durchwurzelungsklassen sind 1 = leicht, 2 = mittel, 3 = stark und 4 = sehr stark.	41
Abb. 4.1.27: Veränderung der Oberbodendurchwurzelung entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m); Durchwurzelungsklassen s. Abb. 4.1.26.....	41
Abb. 4.1.28: Veränderung der Färbung des Oberbodens entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m).	42
Abb. 4.1.29: Veränderung der Konsistenz des Oberbodens entlang des Höhengradienten.....	43
Abb. 4.1.30: Veränderung der Festigkeit des Bodens entlang des Höhengradienten.....	43
Abb. 4.1.31: Vergleichende Darstellung der Laubstreuauflage und der Bodenstruktur der ersten 20 cm entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m).....	44
Abb. 4.1.32: Potentieller Nistraum pro m ² am Boden entlang des Höhengradienten, aufgetrennt nach Totholzgröße („Reisig“: Ø < 0,5 cm; „Zweige“: Ø ≥ 0,5 cm) und den Jahren 1997 und 1998.....	46
Abb. 4.1.33 Potentieller Nistraum auf 200 Pflanzen in der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten, aufgetrennt nach Totholzgröße („Reisig“: Ø < 0,5 cm; „Zweige“: Ø ≥ 0,5 cm) und den Jahren 1997 und 1998.....	46
Abb. 4.1.34: Potentieller Zweignistraum am Boden pro m ² entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m) nach 1997 und 1998 getrennt.	47

Abb. 4.1.35: Potentieller Zweignistraum auf 200 Pflanzen entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m) nach 1997 und 1998 getrennt.....	47
Abb. 4.2.1: Vergleich der Unterfamilienzusammensetzung am Boden pro Höhe, berechnet anhand der Gesamtartenzahl einer jeden Höhe (580 m – 1520 m).....	51
Abb. 4.2.2: Vergleichende Darstellung der Abnahme der Artenzahlen pro Unterfamilie am Boden entlang eines Höhengradienten (580 m – 1520 m).	52
Abb. 4.2.3: Abnahme der Gattungen am Boden entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m).	53
Abb. 4.2.4: Artenabnahme der vier größten Myrmicinen-gattungen am Boden entlang des untersuchten Höhengradienten (580 m – 1520 m).....	53
Abb. 4.2.5: Abnahme der beiden größten Ponerinen-gattungen am Boden entlang des untersuchten Höhengradienten (580 m – 1520 m).....	54
Abb. 4.2.6: Abnahme der größten Formicinen-gattung am Boden entlang des untersuchten Höhengradienten (580 m – 1520 m).	55
Abb. 4.2.7: Abnahme der größten Dolichoderinen-gattung am Boden entlang des untersuchten Höhengradienten (580 m – 1520 m).	56
Abb. 4.2.8: Vergleich der Unterfamilienzusammensetzung in der niederen Vegetation pro Höhe, berechnet anhand der Gesamtartenzahl einer jeden Höhe (580 m – 1520 m).	57
Abb. 4.2.9: Vergleichende Darstellung der Abnahme der Artenzahlen pro Unterfamilie in der niederen Vegetation entlang eines Höhengradienten (580 m – 1520 m).....	57
Abb. 4.2.10: Abnahme der Gattungen in der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m).	58
Abb. 4.2.11: Artenabnahme der jeweils größten Gattung der Myrmicinae (M), Formicinae (F) und Dolichoderinae (D) in der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m).....	59
Abb. 4.3.1: Vergleich der Artenabnahme am Boden und in der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m).	60
Abb. 4.3.2: Arten-Akkumulations-Kurve, berechnet nach Shinozaki, für vier 4 m ² Proben, die mit der Winklermethode auf den fünf Untersuchungshöhen am Boden erhoben wurden. ...	61
Abb. 4.3.3: Arten-Akkumulations-Kurve, berechnet nach Shinozaki, für die Handfänge, die auf den fünf Untersuchungshöhen in der niederen Vegetation erhoben wurden.	62
Abb. 4.3.4: Abnahme der Abundanz von Ameisen im Vergleich zur Abnahme ihrer Arten entlang des Höhengradienten (580 m bis 1520 m) am Boden.....	63
Abb. 4.3.5: Individuen- und Biomassenäquivalentabnahme im Vergleich entlang des Höhengradienten (580 m bis 1520 m) am Boden.	64
Abb. 4.3.6: Angabe der Variationsbreite der Mesosomalängen bodenlebender Ameisenarten mit Interquartilabstand (mittlere 50 % des Wertebereichs) auf fünf Höhenstufen zwischen 580 m und 1520 m; ML = Mesosomalänge.	65
Abb. 4.3.7: Angabe der Variationsbreite der Mesosomalängen der Ameisenarten der niederen Vegetation mit Interquartilabstand (mittlere 50 % des Wertebereichs) auf fünf Höhenstufen zwischen 580 m und 1520 m; ML = Mesosomalänge.....	65
Abb. 4.4.1: Abnahme der Ameisenarten (Anzahl (n), linke Skala) und der Temperatur (Temp. °C, rechte Skala) am Boden und in der niederen Vegetation zwischen 580 m und 1520 m, 1996.	68
Abb. 4.4.2: Die Abnahme der Arten am Boden und in der niederen Vegetation entlang des Temperaturgradienten auf fünf Höhenstufen zwischen 580 m und 1520 m (1996), mit Einfügung der jeweiligen Regressionsgeraden.....	69
Abb. 4.5.1: Fundhäufigkeiten der vier häufigsten Pflanzenklassen entlang des untersuchten Höhengradienten; K = Krautschicht; S1, S2 oder S3 = Lebensformen der Strauchschicht verschiedener Größe; SG = Strauchschicht gesamt.	70

Abb. 4.5.2: Anzahl der Pflanzen der Kraut- und der Strauchschicht mit Ameisenfunden zwischen 580 m und 1520 m; K = Krautschicht; S1, S2 oder S3 = Lebensformen der Strauchschicht verschiedener Größe; SG = Strauchschicht gesamt.....	72
Abb. 4.5.3.: Prozentualer Anteil der von Ameisen belauften Pflanzen der Kraut- und der Strauchschicht an ihrer jeweiligen Gesamthäufigkeit entlang des Höhengradienten (580 m – 1520 m); K = Krautschicht; S1, S2 oder S3 = Lebensformen der Strauchschicht verschiedener Größe.....	72
Abb. 4.5.4: Anzahl der in Trophobie gefundenen Ameisenarten und ihre Fundhäufigkeit an Trophobiestellen entlang des Höhengradienten (600 m – 1520 m).....	74
Abb. 4.6.1: Häufigkeit der Nester am Boden entlang des Höhengradienten zwischen 600 m und 1140 m: Total = alle Nester zusammengefaßt, B/H/L = (Ober)Boden-, Laub- und Humusnester zusammengefaßt.....	75
Abb. 4.6.2: Artenzahlen in den Bodennesttypen entlang des Höhengradienten; Legende s. Abb. 4.6.1.....	76
Abb. 4.6.3: Absolute Individuenabundanzen der Bodennesttypen entlang des Höhengradienten; Legende s. Abb. 4.6.1.....	77
Abb. 4.6.4: Biomassenäquivalente und Individuenzahlen in den am Boden gefundenen Ameisennestern entlang des Höhengradienten zwischen 600 m und 1140 m; Nester > 50 Individuen und der Nester ≤ 50 Individuen sind getrennt dargestellt.	77
Abb. 4.6.5: Variationsbreite der Mesosomalängen (ML) am Boden nistender Ameisenarten mit Interquartilabstand (mittlere 50 % des Wertebereichs) zwischen 600 m und 1140 m..	78
Abb. 4.6.6: Individuenzahlen und Biomassenäquivalent der 50 gemeinsamen Arten von Winkler- und Bodennestaufnahme auf 600 m, 850 m und 1140 m.	79
Abb. 4.6.7: Häufigkeit der Nester in der niederen Vegetation zwischen 600 m und 1140 m; Total = Gesamtnezzahl; D/B/S = Domatium-, Blattnester- und Seidennester.....	81
Abb. 4.6.8: Artenzahlen in den Nestern der niederen Vegetation zwischen 600 m und 1140 m; Legendenerklärung s. Abb. 4.6.7.	81
Abb. 4.6.9: Absolute Individuenabundanzen in den Nestern der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten zwischen 600 m und 1140 m; Legendenerklärung s. Abb. 4.6.8.	82
Abb. 4.6.10: Absolute Individuenabundanzen und Biomasseäquivalente (BQ) der Vegetationsnester entlang des Höhengradienten, aufgetrennt nach Nestern > 50 Individuen und ≤ 50 Individuen.	82
Abb. 4.6.11: Variationsbreite der Mesosomalängen (ML) von Ameisen in Nestern der niederen Vegetation mit Interquartilabstand (mittlere 50 % des Wertebereichs) auf fünf Höhenstufen zwischen 600 m und 1140 m.	83
Abb. 4.6.12: Artenabnahme der Gattung Polyrhachis entlang des Höhengradienten (580 m - 1520 m), resultierend aus allen standardisiert angewandten Methoden.....	84
Abb. 4.7.1: Grundbautyp eines Diacamma sp. Nestes: HW = Holzwall, HK = Hauptkammer, A = Abfallkammer und E = Eingang.....	87
Abb. 4.7.2: Anzahl der Nestein- und -ausläufe von Diacamma Arbeiterinnen der neun Untersuchungs-nester auf 650 m und 830 m sowie der acht Untersuchungs-nester auf 950 m. Die Messungen werden hier auf der Zeitskala der ersten Messung zusammengefaßt.....	90
Abb. 5.2.1: An Sproßachse bzw. Zweig angebrachte Freinester von A) Technomyrmex sp.13 auf 1000 m und B) Crematogaster sp.10 und Camponotus sp.10 (Parabiose) auf 600 m am East-Ridge, Poring Hot Springs.....	112
Abb. 5.3.1: Schematische, nicht qualitative, Darstellung der wichtigsten, in beiden Straten die Ameisenartenabnahme mit zunehmender Höhe beeinflussenden Faktoren: vor dem Hintergrund des grundlegend bestimmenden Faktors Temperatur sind Feuchtigkeit, Nahrungsverknappung und Nistraumverknappung von Bedeutung. Des weiteren Angabe der Waldzonen (2.2.2, S.4) und der entsprechenden Höhenstufen am Mt. Kinabalu, sowie	

der Anzahl der Ameisenarten beider Straten auf 580 m, 830 m, 1140 m, 1340 m und 1520 m.....	126
Abb. 5.3.2: Schematische Darstellung der auf die Artenvielfalt der Ameisen des Bodenstratums wirkenden Faktoren. Die Farbe der Pfeile gewichtet die einzelnen Parameter: braun = entscheidend wichtig, hellgelb = weniger wichtig.	127
Abb. 5.3.3: Schematische Darstellung der auf die Artenvielfalt der Ameisen der niederen Vegetation wirkenden Faktoren.....	131
Abb. 9.1.1: Schematisches Steigungsprofil des Bergrückens (East-Ridge, Mt. Kinabalu, Sabah, Malaysia) mit Angabe der Arbeitshöhen und jeweils durchgeführten Methoden. .	161
Abb. 9.8.1: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.11 auf 650 m.	173
Abb. 9.8.2: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.1 auf 650 m.	173
Abb. 9.8.3: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.7 auf 650 m.	173
Abb. 9.8.4: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.8 auf 650 m.	174
Abb. 9.8.5: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.26 auf 650 m.	174
Abb. 9.8.6: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.25 auf 650 m.	174
Abb. 9.8.7: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.19 auf 650 m.	174
Abb. 9.8.8: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.14 auf 650 m.	175
Abb. 9.8.9: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.18 auf 650 m.	175
Abb. 9.8.10: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.11 auf 820 m.	175
Abb. 9.8.11: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.6 auf 820 m.	175
Abb. 9.8.12: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.4 auf 820 m.	176
Abb. 9.8.13: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.5 auf 820 m.	176
Abb. 9.8.14: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.3 auf 820 m.	176
Abb. 9.8.15: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.2 auf 820 m.	176
Abb. 9.8.16: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.1 auf 820 m.	177
Abb. 9.8.17: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.7 auf 820 m.	177
Abb. 9.8.18: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.4 auf 950 m.	177
Abb. 9.8.19: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.2 auf 950 m.	177
Abb. 9.8.20: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.24 auf 950 m.	178
Abb. 9.8.21: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.23 auf 950 m.	178
Abb. 9.8.22: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.1 auf 950 m.	178
Abb. 9.8.23: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.22 auf 950 m.	178
Abb. 9.8.24: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.3 auf 950 m.	179
Abb. 9.8.25: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.5 auf 950 m.	179
Abb. 9.8.26: 24 Stunden Aktivität von <i>Diacamma</i> sp. an Nest Nr.6 auf 950 m.	179
Abb. 9.8.27: <i>Diacamma</i> Nester auf 650 m, 1998; die gestrichelten Linien deuten die Kartierungsgrenze an.	181
Abb. 9.8.28: <i>Diacamma</i> Nester, 650 m, 1999; siehe Abb. 9.8.27.....	180
Abb. 9.8.29: <i>Diacamma</i> Nester, 830 m, 1998; siehe Abb. 9.8.27.....	181
Abb. 9.8.30: <i>Diacamma</i> Nester, 830 m, 1999; siehe Abb. 9.8.27.....	180
Abb. 9.8.31: <i>Diacamma</i> Nester, 950 m, 1998; siehe Abb. 9.8.27.....	181
Abb. 9.8.32: <i>Diacamma</i> Nester, 950 m, 1999; siehe Abb. 9.8.27.....	180

Tabellenverzeichnis

Tab. 2.2.1: Klassifikation der Bodenhorizonte nach Cranbrook & Edwards (1994).	6
Tab. 3.1.1: Mittelwerte der Höhenbereiche der bearbeiteten Höhenstufen.	9
Tab. 3.2.1: Übersicht über die Installationsorte und -zeiten der Temperatur- und Luftfeuchtigkeitslogger. * = nur Temperaturlogger; ü.B. = über dem Boden; i.B. = im Boden; 1 – 4 = Januar bis April; 5 – 7 = Mai bis Juli; etc.....	10

Tab. 3.4.1: Klassifizierung von Höhe und Durchmesser der zu kartierenden Pflanzen. Die numerischen Klassen gruppieren die Höhe und die alphabetischen Klassen den Durchmesser.....	16
Tab. 4.1.1: Mittelwerte der durchschnittlichen Tagestemperaturen (T) mit Standardabweichung (s) am Boden in der Regen-, der Übergangs- und der Trockenzeit 1996 zwischen 580 m und 1520 m.....	25
Tab. 4.1.2: Durchschnittliche Temperaturabnahme am Boden zwischen jeweils zwei Höhenstufen von Januar - April 1996; berechnet auf 100 Höhenmeter.....	25
Tab. 4.1.3: Angabe von Mittelwert (Mw) und Standardabweichung (s) und der mittleren Temperaturamplitude/Tag (Tg.) in 2 cm Bodentiefe; Juni/Juli 1998; (600 m – 1140 m)....	30
Tab. 4.1.4: Mittelwerte (Mw), Minimal- (MIN) und Maximaltemperaturen (MAX) auf 650 m, 830 m und 950 m an sonnigen (So) und schattigen (Sc) Stellen in 20 cm Bodentiefe.	31
Tab. 4.1.5: Mittelwerte der durchschnittlichen Tagestemperaturen (T) mit Standardabweichung (s) in der niederen Vegetation in Regen-, der Übergangs- und der Trockenzeit 1996 zwischen 580 m und 1520 m.....	31
Tab. 4.1.6: Durchschnittliche Temperaturabnahme in der niederen Vegetation zwischen jeweils zwei Höhenstufen von Januar - April 1996; berechnet pro 100.....	32
Tab. 4.1.7: Klassifizierung der Durchwurzelungsstärke der Humuswurzelschicht und des Oberbodens.	40
Tab. 4.1.8: Klassifizierung des Härte- und Hohlungsgrades des am Boden und in der niederen Vegetation aufgenommenen Totholzes.	45
Tab. 4.1.9: Prozentualer Anteil des von Ameisen besiedelten Totholzes an dem zur Verfügung stehenden geeigneten Totholz, getrennt nach Stratum, Totholzgröße und Jahren.....	47
Tab. 4.1.10: Ausnutzung des Zweignistraumes am Boden und in der niederen Vegetation entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m) in 1997 und 1998.	48
Tab. 4.1.11: Prozentualer Anteil des gekammerten und hohlen potentiellen Totholz-Nistraums ($\varnothing \geq 0,5$ cm) und des mit Nestern gefundenen Totholz-Nistraums ($\varnothing \geq 0,5$ cm) für 1997 und 1998, aufgetrennt nach Boden (B) und Vegetation (V).....	48
Tab. 4.1.12: Prozentualer Anteil des weichen und harten potentiellen Totholz-Nistraums ($\varnothing \geq 0,5$ cm) und des mit Nestern gefundenen Totholz-Nistraums ($\varnothing \geq 0,5$ cm) für 1997 und 1998, aufgetrennt nach Boden (B) und Vegetation (V).....	48
Tab. 4.1.13: Ausnutzung des Zweignistraumes am Boden nach Aushöhlungs- und Konsistenzkategorien getrennt entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m).	49
Tab. 4.1.14: Ausnutzung des Zweignistraumes in der niederen Vegetation nach Aushöhlungs- und Konsistenzkategorien getrennt entlang des Höhengradienten (600 m – 1140 m).....	49
Tab. 4.2.1: Taxonomische Zusammensetzung der Ameisenfauna in Poring Hot Springs unter Berücksichtigung aller Fänge mit standardisierten Methoden auf allen Höhen.	49
Tab. 4.2.2: Die Gattungshäufigkeiten in Poring Hot Springs unter Berücksichtigung aller Höhen und der standardisierten Methoden.	50
Tab. 4.2.3: Taxonomische Zusammensetzung der Ameisenfauna am Boden in Poring Hot Springs unter Berücksichtigung aller untersuchten Höhenstufen (580 m – 1520 m).	51
Tab. 4.2.4: Gattungszahlen am Boden pro Höhe und Unterfamilie.....	52
Tab. 4.2.5: Taxonomische Zusammensetzung der Ameisenfauna in der niederen Vegetation in Poring Hot Springs nach den Handaufsammlungen 1996 zwischen (580 m – 1520 m).....	56
Tab. 4.2.6: Gattungszahlen in der niederen Vegetation pro Höhe und Unterfamilie.	58
Tab. 4.3.1: Verteilung der Gattungen entlang des Höhengradienten am Boden und in der Vegetation in Poring Hot Springs.	60
Tab. 4.3.2: Anzahl und prozentualer Anteil der Ameisenindividuen und -arten am Boden auf 16 m ² pro Höhenstufe.	63
Tab. 4.3.3: Mesosomalängen der am Boden mit der Winklermethode erhobenen Arten und der in der niederen Vegetation mit Handfang gesammelten Arten; ML = Mesosomalänge.....	64
Tab. 4.3.4: Artenzahlen pro Höhe mit (=*) und ohne der potentiell vorkommenden Arten.....	66

Tab. 4.3.5: Angabe der Übereinstimmung der Höhen (in %) getrennt nach Boden und niederer Vegetation; berechnet anhand des Sørensen-Index.	66
Tab. 4.3.6: Angabe des prozentualen Anteils der gemeinsamen Arten zweier Proben an ihrer jeweiligen Gesamtartenzahl in Prozent. Die Leserichtung ist horizontal; z.B. hat am Boden 1140 m mit 1340 m 32,9 % der Arten gemeinsam und 1340 m mit 1140 m 71,9 %	67
Tab. 4.3.7: Mittlere β -Diversität und Standardabweichung der Winklerproben einer jeden Höhe.	68
Tab. 4.3.8: Faunenähnlichkeit des Bodenstratums und der niederen Vegetation mit zunehmender Höhe, berechnet anhand des Sørensen Index (%).	68
Tab. 4.5.1: Absolute Anzahl und Summe der untersuchten Pflanzen pro Untersuchungshöhe, 1997.	69
Tab. 4.5.2: Aufnahme der Pflanzen pro Quadratmeter: mit Angabe der abgesuchten Gesamtquadratmeter, der Pflanzendichte pro m ² und der Gesamtzahl der von Ameisen besuchten Pflanzen.	71
Tab. 4.5.3: Verteilung der Ameisenfunde (AF) auf den abgesuchten Pflanzen pro Höhenstufe; * = plus weitere 6 Aufnahmen ohne Ameisenfund.	71
Tab. 4.5.4: Fundhäufigkeit von Ameisen an extrafloralen Nektarien (EFN), an Trophobionten in Nestern und an unverborgenen Trophobionten direkt an Pflanzen zwischen 600 m und 1520 m; „0“= kein Fund, „-“= Sammel-methode nicht angewandt.	73
Tab. 4.6.1: Prozentualer Anteil der Nester und Arten im Bodenstratum an der jeweiligen Gesamtanzahl pro Höhenstufe für 1997 und 1998 separat.	75
Tab. 4.6.2: Anteil der Totholznerster bzw. der Boden-, Humus- und Laubnerster (B/H/L/) an der Gesamtnezzahl pro Höhe.	76
Tab. 4.6.3: Individuenzahl (Median und Höchstwert (MAX)) in den Bodennestern pro Höhenstufe sowie prozentualer Anteil der Nester mit ≤ 50 Individuen an der Gesamtnezzahl einer jeweiligen Höhe.	76
Tab. 4.6.4: Durchschnittliche Artenzahl pro 1 m ² in den Nestern des Bodenstratums („N-Arten“) und in der Laubstreu-Humusschicht („W-Arten“; da mit Winklermethode erhoben) auf 600 m, 850 m und 1140 m.	78
Tab. 4.6.5: Anteilige Artenzahlen der jeweiligen Methode an den 50 gemeinsamen Arten beider Methoden pro Höhe sowie die höheninterne Anzahl der gemeinsamen Arten beider Methoden und die prozentuale Artenübereinstimmung beider Methoden auf der jeweiligen Höhe (berechnet mit Sørensen-Index).	79
Tab. 4.6.6: Prozentualer Anteil der Nester und Arten in der niederen Vegetation an der jeweiligen Gesamtanzahl pro Höhenstufe für 1997 und 1998 separat.	80
Tab. 4.6.7: Individuenzahl (Median und Höchstwert (MAX)) in den Nestern der niederen Vegetation pro Höhenstufe sowie prozentualer Anteil der Nester mit ≤ 50 Individuen an der Gesamtnezzahl einer jeweiligen Höhe.	82
Tab. 4.6.8: Faunenähnlichkeit des Bodenstratums und der niederen Vegetation mit zunehmender Höhe, berechnet anhand des Sørensen Index (%).	85
Tab. 4.6.9: Anzahl der Nester und Arten in am Höhengradienten ausgelegten Bambus-Hözchen am Boden und in der niederen Vegetation zwischen 600 m und 1140 m.	85
Tab. 4.7.1: Mittelwerte der Messungen des Eingangsbereiches von <i>Diacamma</i> sp. Nestern auf den drei Untersuchungshöhen.	87
Tab. 4.7.2: Durchschnittliche Länge des Ganges von der Eingangsöffnung bis zur ersten Nistkammer im Höhenvergleich; NK = Nistkammer.	88
Tab. 4.7.3: Gangkategorien mit der Anzahl der Stichproben auf der jeweiligen Arbeitshöhe.	88
Tab. 4.7.4: Vergleich der mittleren Abmessungen und der Bodentiefe der größten Hauptkammern der untersuchten <i>Diacamma</i> sp. Nester auf den drei Untersuchungshöhen 650 m, 830 m und 950 m.	88

Tab. 4.7.5: Vergleich der mittleren Grundflächen und Volumina der Nester anhand aller Nistkammern ≥ 5 cm zwischen den Höhen.	89
Tab. 4.7.6: Durchschnittliche Anzahl der Arbeiterinnen, Puppen, Larven und Männchen pro Nest und Untersuchungshöhe.....	89
Tab. 4.7.7: Anzahl bzw. Prozentanteil und Einordnung der an <i>Diacamma</i> sp. Nestern abgefangenen Beuteobjekte pro Untersuchungshöhe.....	91
Tab. 4.7.8: Anzahl der abgefangenen Beuteobjekte und dafür benötigte Fangzeit in Stunden und geschätzte Anzahl von eingetragenen Beuteobjekte in 24 Stunden im Höhenvergleich.	91
Tab. 4.7.9: Mittlere Anzahl der Kammern und Arbeiterinnen, Grundfläche und Volumen der Nistkammern sowie der durchschnittliche Anteil (%) der Koloniegröße der Ursprungsnester der Vergleichs- und Umsetznester auf 650 m und 950 m.	92
Tab. 4.7.10: Anzahl der Holzwälle (HW) und Erdwälle (EW) pro Höhe (650 m und 950 m) und Nesttyp (Umsetznester (UN) oder Vergleichsnestern (VN))......	93
Tab. 4.7.11: Angabe der Fundhäufigkeit und Lage von <i>Pheidole</i> sp.21 Nestern in <i>Diacamma</i> sp. Nestern auf den drei Untersuchungshöhen zwischen 650 m und 950 m.	94
Tab. 9.3.1: Durchschnittliche Gewichtsabnahme von Laubstreu und Watte in Prozent pro Höhenstufe.	162
Tab. 9.4.1: Liste der in Poring Hot Springs zwischen 580 m und 1520 m gesammelten Ameisenarten. Art Nr.: vergebene Morphospezies Nummern; Arten mit ** = wurden in Poring, jedoch außerhalb des Untersuchungsgebietes gesammelt und gehen nicht in die Auswertung ein. Höhenstufe: die für die Höhe angegebenen Buchstaben stehen für Höhenbereiche, die in Tab. 3.1 aufgeführt sind; Ausnahme ist K* = diese Art wurde auf 2300 m am Mt. Kinabalu gesammelt. Stratum: Bo = Bodenstratum; Ve = niederes Vegetationsstratum. Methoden: Hf = standardisierter Handfang, W = Winklermethode, BN = Bodennestsammlung, VN = Vegetationsnestsammlung, BB = Bodenauslage Bambus, VB = Vegetationauslage Bambus, K = Köder, PZ = Polyrhachiszonierung, PZN = Nestfund bei der Polyrhachiszonierung, ZH = Zufallshandfang. Fundzahl (N): Fundhäufigkeit einer Art (unabhängig von der gefundenen Individuenzahl) unter Einbeziehung aller Methoden.	162
Tab. 9.4.2: Höhenverteilung der Gattungen am Boden, aufgenommen mit der Winklermethode, 1996.	170
Tab. 9.4.3: Höhenverteilung der Gattungen in der niederen Vegetation, aufgenommen mit standardisiertem Handfang, 1996.....	171
Tab. 9.5.1: Anzahl der gemeinsamen Arten der einzelnen Untersuchungshöhen in der Vegetation und am Boden.....	171
Tab. 9.6.1: Zusammensetzung der niederen Vegetation in bezug auf Pflanzengröße und -durchmesser auf den fünf Untersuchungshöhen. Pflanzenhöhe: 1 = 40 - 60 m, 2 = 20 - 40 m, 3 = 10 - 20 m, 4 = 5 - 10 m, 5 = 2 - 5 m, 6 = 1 - 2 m, 7 = 50 - 100 cm, 8 = ≤ 50 cm; Pflanzendurchmesser: a = > 1 m, b = 70 - 1 m, c = 50 - 70 cm, d = 30 - 50 cm, e = 20 - 30 cm, f = 10 - 20 cm, g = 5 - 10 cm, h = 2 - 5 cm, i = ≤ 2 cm.	172

9 ANHANG

9.1 Untersuchungsgebiet

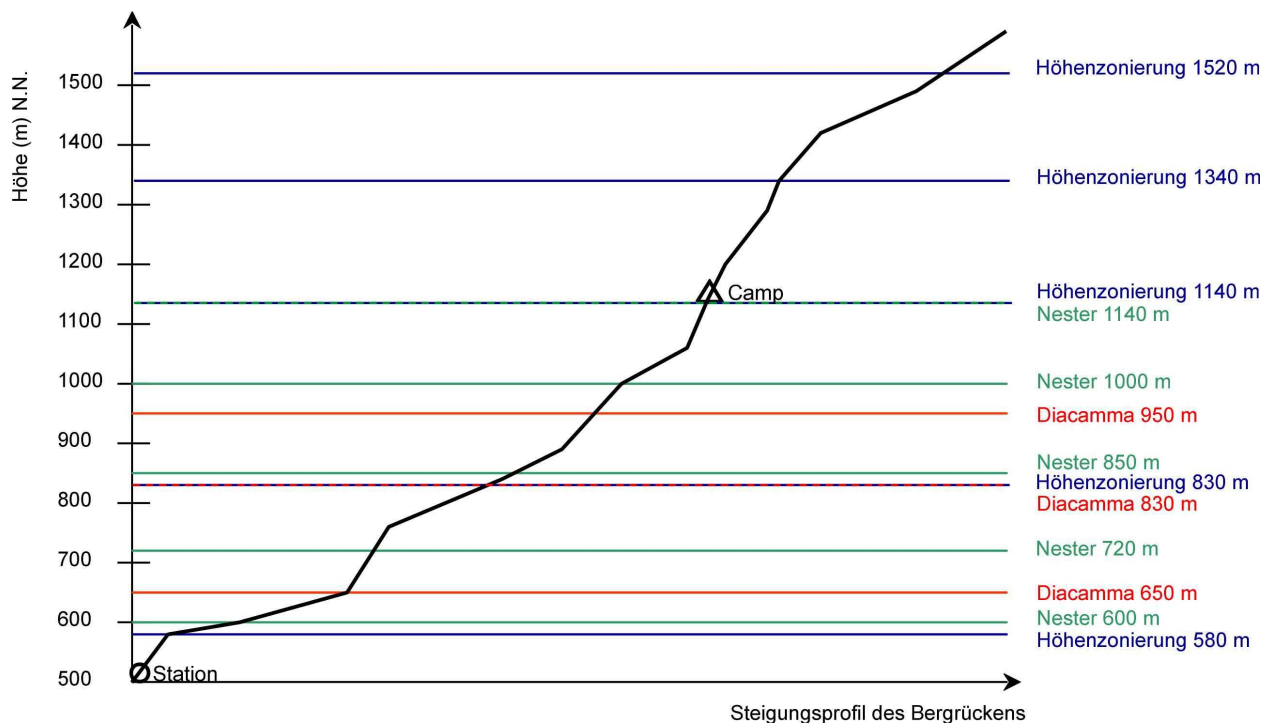


Abb. 9.1.1: Schematisches Steigungsprofil des Bergrückens (East-Ridge, Mt. Kinabalu, Sabah, Malaysia) mit Angabe der Arbeitshöhen und jeweils durchgeführten Methoden.

9.2 Abiotische Faktoren

Klassifizierung der Feuchtigkeit des Bodenstratums:

Die Feuchtigkeit der Laubstreu, der Humuswurzelschicht und des Oberbodens wurden folgendermaßen eingeteilt:

1. sehr trocken: das Substrat ist völlig ausgetrocknet; die Laubblätter sind brüchig und spröde.
2. trocken: das Substrat ist oberflächlich bzw. fühlbar trocken; die Laubblätter sind biegsam.
3. leicht feucht: das Substrat ist nur teilweise befeuchtet und auch nur die oberste Schicht.
4. feucht: das Substrat ist durchgehend mit Feuchtigkeit über- bzw. durchzogen.

Nasse Plots, die ganz oder auch nur an einzelnen Stellen von einem Wasserfilm überzogen waren, wurde nicht bearbeitet.

Klassifizierung der Verpilzung des Bodenstratums:

Die Verpilzung der Laubstreu und der Humuswurzelschicht wurde anhand der sichtbaren, meist weißlichen Hyphen in Prozenten geschätzt.

- 1) Leichte Verpilzung: nur vereinzelte Stellen wiesen an bis zu 15 % der Plotfläche Pilzhyphen auf und führten nicht zur Verklebung des Substrates.
- 2) Mittlere Verpilzung: Pilzhyphen traten an mehreren Stellen mit bis zu 30 % der Plotfläche auf und verklebten das Substrat stellenweise.
- 3) Starke Verpilzung: Pilzhyphen traten an mehr als 30 % der Plotfläche auf und verklebten Laub- und Humuswurzelschicht miteinander zu einer dichten Oberbodenaufgabe.

9.3 Biologische Aktivität des Edaphons

Die Mini-Container, alternierend mit Watte oder Laubstreu bestückt, wurden insgesamt 5 Wochen auf 650 m, 850 m und 1140 m exponiert (siehe 3.3.3). Der Wägemefehler betrug ca. +/- 4 mg. Daraus ergibt sich ein einzukalkulierender Meßfehler von ca. 13 % für die Watteeinwaage und ca. 4 % für die Laubeinwaage.

Das Endgewicht der Container war nach der ersten Trocknung, die gleichfalls wie vor der Einwaage 8 Std. betrug, ausnahmslos höher als das Ausgangsgewicht. Daher wurden die Container weiter bei 40 °C getrocknet, bis keine weitere Gewichtsreduzierung mehr zu erlangen war, jedoch nicht mehr als 24 Stunden. Nach diesen max. 32 Stunden Trocknung waren immer noch vier Wattecontainer von 650 m und fünf Wattecontainer von 1140 m fühlbar naß. Die Trocknung wurde trotzdem beendet, da eine fortschreitende Zersetzung des Laubs und der Watte bei 40 °C nicht auszuschließen war. Die neun nassen Watteproben wurden aus der Auswertung herausgenommen. Demnach gingen auf 650 m 32 Minicontainer, auf 850 m 36 Minicontainer und auf 1140 m 31 Minicontainer mit Wattefüllung in die Auswertung ein. Von den Minicontainern mit Laubstreu füllung konnten auf jeder Höhe alle 36 ausgebrachten Minicontainer ausgewertet werden.

In Tab. 9.3.1 sind die Gewichtsveränderungen in Prozent aufgeführt. Es wird deutlich, daß unter Einkalkulierung des Meßfehlers und des Fehlers durch den Trocknungsvorgang keine klare Gewichtsabnahme festzustellen war. Auffällig ist trotzdem die mittlere Abweichung vom Durchschnittsgewicht der Watte-Container. Dies ist darauf zurückzuführen, daß dreizehn Minicontainer teilweise oder fast vollständig geleert vorgefunden wurden.

Tab. 9.3.1: Durchschnittliche Gewichtsabnahme von Laubstreu und Watte in Prozent pro Höhenstufe.

	650 m	850 m	1140 m
Abnahme Laub	-20,06 ± 4,5 %	-16,84 ± 2,79 %	-19,86 ± 3,78 %
Abnahme Watte	-9,0 ± 25,8 %	-5,08 ± 15,79 %	-5,63 ± 19,48 %

9.4 Taxonomische Zusammenfassung

Tab. 9.4.1: Liste der in Poring Hot Springs zwischen 580 m und 1520 m gesammelten Ameisenarten. Art Nr.: vergebene Morphospezies Nummern; Arten mit ** = wurden in Poring, jedoch außerhalb des Untersuchungsgebietes gesammelt und gehen nicht mit in die Auswertung ein. Höhenstufe: die für die Höhe angegebenen Buchstaben stehen für Höhenbereiche, die in Tab. 3.1 aufgeführt sind; Ausnahme ist K* = diese Art wurde auf 2300 m am Mt. Kinabalu gesammelt. Stratum: Bo = Bodenstratum; Ve = niederes Vegetationsstratum. Methoden: Hf = standardisierter Handfang, W = Winklermethode, BN = Bodennestsammlung, VN = Vegetationsnestsammlung, BB = Bodenauslage Bambus, VB = Vegetationsauslage Bambus, K = Köder, PZ = Polyrhachiszonierung, PZN = Nestfund bei der Polyrhachiszonierung, ZH = Zufallshandfang. Fundzahl (N): Fundhäufigkeit einer Art (unabhängig von der gefundenen Individuenzahl) unter Einbeziehung aller Methoden.

Unterfamilie / Gattung	Art	Höhenstufe	Stratum	Methode	N
Aenictinae					
1. <i>Aenictus</i>	1	C	Bo	ZH	1
2. <i>Aenictus</i>	2	B2	Bo	ZH	1
3. <i>Aenictus</i>	3	A2	Bo	ZH	2
4. <i>Aenictus</i>	4	A2, B	Bo	ZH	2
Cerapachyinae					
1. <i>Cerapachys</i>	1	C	Bo	W	1

2.	<i>Cerapachys</i>	2	A	Bo	W	3
3.	<i>Cerapachys</i>	3	B	Bo	BN	1
4.	<i>Cerapachys</i>	4	A	Bo	W	1
5.	<i>Cerapachys</i>	5	A	Bo	W	1
6.	<i>Cerapachys</i>	6	A	Bo	W, BN	2
7.	<i>Cerapachys</i>	7	A	Bo	BN	1
8.	<i>Cerapachys</i>	8	A, A2	Ve, Bo	VN, BN	2

Dolichoderinae

1.	<i>Dolichoderus</i>	1	D, K*	Bo, Ve	W, Hf, ZH	6
2.	<i>Dolichoderus</i>	2	A,B,C	Ve	Hf, VN, VB, ZH	11
3.	<i>Dolichoderus</i>	3	A	Ve	Hf	1
4.	<i>Dolichoderus</i>	4	A	Ve	Hf	3
5.	<i>Dolichoderus</i>	5	B, B2, C	Ve	Hf, ZH	3
6.	<i>Dolichoderus</i>	6	A, D	Ve	Hf, VN	4
7.	<i>Dolichoderus</i>	7	A2	Ve	VN	3
8.	<i>Dolichoderus</i>	8	A,B,B2,C	Ve, Bo	VN, ZH, K	10
9.	<i>Dolichoderus</i>	9	A,B	Ve	ZH	8
10.	<i>Loweriella</i>	1	A	Bo	K	2
11.	<i>Philidris</i>	1	A	Bo, Ve	W, Hf	7
12.	<i>Tapinoma</i>	1	A,C	Bo, Ve	W, Hf	1
13.	<i>Tapinoma</i>	3	B,B2	Ve	Hf, VN	5
14.	<i>Technomyrmex</i>	1	A, A2,C,D,E	Bo	W, BN	10
15.	<i>Technomyrmex</i>	2	B2,D	Bo	W	1
16.	<i>Technomyrmex</i>	3	C	Bo	W	3
17.	<i>Technomyrmex</i>	4	A,B	Bo	BN, W	2
18.	<i>Technomyrmex</i>	5	A2,B,B2	Bo	BN, W, BB	8
19.	<i>Technomyrmex</i>	6	A,B	Bo, Ve	W, Hf, ZH	8
20.	<i>Technomyrmex</i>	7	B	Bo	W	1
21.	<i>Technomyrmex</i>	8	A	Bo	W, BN	4
22.	<i>Technomyrmex</i>	9	A	Bo	W	1
23.	<i>Technomyrmex</i>	10	A	Bo	K	1
24.	<i>Technomyrmex</i>	11	A2,B2,C	Ve	VN	3
25.	<i>Technomyrmex</i>	12	A	Ve	Hf	1
26.	<i>Technomyrmex</i>	13	A,A2,B,B2,C	Ve	Hf, VN	32
27.	<i>Technomyrmex</i>	14	A,B,B2	Ve, Bo	Hf, VN, K	5
28.	<i>Technomyrmex</i>	15	A	Ve	Hf	2
29.	<i>Technomyrmex</i>	16	A,B	Ve	Hf, VN	1
30.	<i>Technomyrmex</i>	17	B	Ve	Hf	1
31.	<i>Technomyrmex</i>	18	C	Ve	Hf	5
32.	<i>Technomyrmex</i>	19	B2,C	Ve	Hf, VN	3
33.	<i>Technomyrmex</i>	20	A,B2,C	Ve	Hf, VN	1
34.	<i>Technomyrmex</i>	21	A,B2,C	Ve	Hf, VN	1
35.	<i>Technomyrmex</i>	22	B2,D	Ve	Hf, VN	2
36.	<i>Technomyrmex</i>	23	B2	Ve	VN	1
37.	<i>Technomyrmex</i>	24	A,B	Ve	Hf, VN	2
38.	<i>Technomyrmex</i>	25	B	Bo	K	1

Dorylinae

1.	<i>Dorylus</i>	<i>binghami</i>	A	Bo	ZH	1
----	----------------	-----------------	---	----	----	---

Formicinae

1.	<i>Acropyga</i>	1	A	Bo	W	1
2.	<i>Anoplolepis**</i>	1	A	Bo	ZHf	1

3.	<i>Camponotus</i>	1	B	Bo	W	1
4.	<i>Camponotus</i>	2	B	Bo	W	1
5.	<i>Camponotus</i>	3	A,A2,B	Bo	BN, Hf	7
6.	<i>Camponotus</i>	4	A	Bo	W	1
7.	<i>Camponotus</i>	5	B	Ve	Hf	2
8.	<i>Camponotus</i>	6	B	Ve	Hf, VN	3
9.	<i>Camponotus</i>	7	B	Ve	Hf, VN	2
10.	<i>Camponotus</i>	8	A,A2,B2	Ve	Hf, VN, ZH	5
11.	<i>Camponotus</i>	9	A	Ve	VN	1
12.	<i>Camponotus</i>	10	A,A2	Ve	VN	3
13.	<i>Camponotus</i>	11	A,A2,B	Ve	VN, ZH	5
14.	<i>Camponotus</i>	12	A2,B,B2	Ve	VN	4
15.	<i>Camponotus</i>	13	B	Ve	VN	1
16.	<i>Camponotus</i>	14	A,B,C	Bo	ZH	3
17.	<i>Camponotus</i>	15	A2,B2	Ve	ZH	2
18.	<i>Camponotus</i>	16	B2	Ve	ZH	1
19.	<i>Camponotus</i>	17	B	Ve	ZH	1
20.	<i>Camponotus</i>	18	B2	Bo	ZH	1
21.	<i>Camponotus</i>	19	A	Ve	ZH	1
22.	<i>Camponotus</i>	20	B	Bo	K	1
23.	<i>Echinopla</i>	1	A,B	Ve	Hf	9
24.	<i>Echinopla</i>	2	D	Ve	Hf	2
25.	<i>Echinopla</i>	3	A	Ve	ZH	1
26.	<i>Echinopla</i>	4	B2	Ve	ZH	1
27.	<i>Euprenolepis</i>	1	A,B2	Bo	BN, W	2
28.	<i>Euprenolepis</i>	2	A	Bo	W	1
29.	<i>Lepisiota</i>	1	A,A2,B,B2,C	Bo, Ve	W, Hf, VN, ZH	23
30.	<i>Myrmoteras</i>	1	C,D	Bo	W	4
31.	<i>Myrmoteras</i>	2	D	Bo	W	1
32.	<i>Myrmoteras</i>	3	A,B	Bo	W	4
33.	<i>Myrmoteras</i>	4	A	Bo	W	1
34.	<i>Myrmoteras</i>	5	A	Ve	ZH	1
35.	<i>Oecophylla</i> ** <i>smaragdina</i>		A	Bo	ZH	1
36.	<i>Paratrechina</i>	1	A,A2,B,B2,E	Bo, Ve	BN, W, BB, VB, K	15
37.	<i>Paratrechina</i>	2	A,A2,B,B2,C,E	Bo	W, BN	1
38.	<i>Paratrechina</i>	3	A,D	Bo	W	2
39.	<i>Paratrechina</i>	4	A,D	Bo	W	5
40.	<i>Paratrechina</i>	5	C	Bo	W	1
41.	<i>Paratrechina</i>	6	C	Bo	W	1
42.	<i>Paratrechina</i>	7	A,A2,B,B2,C	Bo	BN, W, K	14
43.	<i>Paratrechina</i>	8	B2,C	Bo	BN, W	3
44.	<i>Paratrechina</i>	9	B	Bo	W	1
45.	<i>Paratrechina</i>	10	A	Bo	BN, W	5
46.	<i>Paratrechina</i>	11	B	Bo	BN	2
47.	<i>Paratrechina</i>	12	E	Bo	W	1
48.	<i>Paratrechina</i>	13	A	Ve	Hf	3
49.	<i>Paratrechina</i>	14	A,A2,B	Ve, Bo	Hf, K, ZH	9
50.	<i>Paratrechina</i>	15	B,B2	Ve, Bo	Hf, K	4
51.	<i>Paratrechina</i>	16	E	Ve	Hf	3
52.	<i>Plagiolepis</i>	1	A,A2,B,B2	Bo, Ve	W, Hf, VN	41
53.	<i>Polyrhachis</i>	1	A	Ve	Hf, PZ, PZN	8
54.	<i>Polyrhachis</i>	2	A,B,C,D	Ve	Hf, PZ	15
55.	<i>Polyrhachis</i>	3	A	Ve	Hf	1
56.	<i>Polyrhachis</i>	4	A	Ve	Hf	1
57.	<i>Polyrhachis</i>	5	A,B,B2,C,D	Ve	Hf, VN, VB, PZ, ZH	17
58.	<i>Polyrhachis</i>	6	A	Ve	Hf	1

59.	<i>Polyrhachis</i>	7	A	Ve	ZH	1
60.	<i>Polyrhachis</i>	8	B	Ve, Bo	Hf, K	2
61.	<i>Polyrhachis</i>	9	A,B,B2,C	Ve	Hf, PZ, ZH	4
62.	<i>Polyrhachis</i>	10	E	Ve	Hf	3
63.	<i>Polyrhachis</i>	11	A	Ve	VN	1
64.	<i>Polyrhachis</i>	12	A	Ve	VN	3
65.	<i>Polyrhachis</i>	13	A	Ve	VN	1
66.	<i>Polyrhachis</i>	14	A,B2	Ve	VN	2
67.	<i>Polyrhachis</i>	15	A	Ve	ZH	1
68.	<i>Polyrhachis</i>	16	A,A2,C	Ve	ZH, PZ	6
69.	<i>Polyrhachis</i>	17	B2	Bo	ZH	1
70.	<i>Polyrhachis</i>	18	B,B2	Ve	ZH, PZ	2
71.	<i>Polyrhachis</i>	19	B2	Ve	ZH	1
72.	<i>Polyrhachis</i>	20	A2	Ve	ZH	1
73.	<i>Polyrhachis</i>	21	A	Ve	ZH	1
74.	<i>Polyrhachis</i>	22	A	Ve	PZ	1
75.	<i>Polyrhachis</i>	23	A	Ve	PZ	2
76.	<i>Polyrhachis</i>	24	A	Ve	PZ	1
77.	<i>Polyrhachis</i>	25	A	Ve	PZ	1
78.	<i>Polyrhachis</i>	26	A	Ve	PZ	1
79.	<i>Polyrhachis</i>	27	C	Ve	PZ	1
80.	<i>Polyrhachis</i>	28	A	Ve	ZH	1
81.	<i>Prenolepis</i>	1	A,B,C	Bo	W	4
82.	<i>Pseudolasius</i>	1	A,A2,B,B2,C	Bo	BN, W, BB, ZH	36
83.	<i>Pseudolasius</i>	2	A,A2	Bo	BN, W	3
84.	<i>Pseudolasius</i>	3	A2	Bo	BN	3

Myrmicinae

1.	<i>Acanthomyrmex</i>	1	C	Bo	W	2
2.	<i>Acanthomyrmex</i>	2	A	Bo	W	1
3.	<i>Cardiocondyla</i>	1	B2	Bo	ZH	1
4.	<i>Cataulacus</i>	1	A,B	Ve	Hf	6
5.	<i>Cataulacus</i>	2	B2	Ve	ZH	1
6.	<i>Crematogaster</i>	1	A,B,C	Bo, Ve	W, Hf, K	5
7.	<i>Crematogaster</i>	2	A,B,B2,C	Bo, Ve	BN, W, VN, Hf, K, VB, BB	38
8.	<i>Crematogaster</i>	3	A	Bo	W	2
9.	<i>Crematogaster</i>	5	A	Ve	Hf	2
10.	<i>Crematogaster</i>	6	A	Ve	Hf	1
11.	<i>Crematogaster</i>	7	A	Ve	ZH	1
12.	<i>Crematogaster</i>	8	A,A2	Ve	Hf, VN	2
13.	<i>Crematogaster</i>	9	A,D	Ve	Hf	4
14.	<i>Crematogaster</i>	10	A,A2,B	Ve	Hf, VN, VB	16
15.	<i>Crematogaster</i>	11	B	Ve	Hf	4
16.	<i>Crematogaster</i>	12	A,B	Ve, Bo	Hf, ZH, K	5
17.	<i>Crematogaster</i>	13	B	Ve	Hf	6
18.	<i>Crematogaster</i>	14	A,B	Ve	Hf, VN	4
19.	<i>Crematogaster</i>	15	B	Ve	Hf	1
20.	<i>Crematogaster</i>	16	B	Ve	Hf	1
21.	<i>Crematogaster</i>	17	C	Ve	Hf	6
22.	<i>Crematogaster</i>	18	D	Ve	Hf	3
23.	<i>Crematogaster</i>	19	A	Ve	VN	1
24.	<i>Crematogaster</i>	20	A2	Ve	VN	1
25.	<i>Crematogaster</i>	21	A	Ve	ZH	1
26.	<i>Dacatinops</i>	1	A	Bo	ZH	1

27.	<i>Eurhopalotrix</i>	1	A	Bo	W	2
28.	<i>Lophomyrmex</i>	<i>bedoti</i>	A,A2,B,E	Bo	W, BN, K, ZH	7
29.	<i>Mayriella</i>	1	A	Bo	BN, W	6
30.	<i>Meranoplus</i>	1	A,A2,C,D	Bo, Ve	W, Hf, BB, K	11
31.	<i>Monomorium</i>	1	B,D	Bo	W	5
32.	<i>Monomorium</i>	2	A,B,B2	Bo, Ve	W, VN, K	14
33.	<i>Monomorium</i>	3	A,B	Bo	W	3
34.	<i>Monomorium</i>	4	A	Bo	W	2
35.	<i>Monomorium</i>	5	A2,B	Ve	VN	2
36.	<i>Myrmecina</i>	1	C,E	Bo	W	2
37.	<i>Myrmecina</i>	2	D	Bo	W	2
38.	<i>Myrmecina</i>	3	B,B2	Bo	W, K	2
39.	<i>Myrmecina</i>	4	A,B,B2	Bo	BN, W	3
40.	<i>Myrmecina</i>	5	A	Bo	W	1
41.	<i>Myrmecina</i>	6	A	Bo	W	2
42.	<i>Myrmecina</i>	7	B3	Bo	ZH	1
43.	<i>Myrmecaria</i>	1	B2,C	Bo	W, ZH	4
44.	<i>Myrmecaria</i>	2	A,A2,B	Ve, Bo	VN, W, K	4
45.	<i>Myrmecaria</i>	3	A	Bo	W	1
46.	<i>Oligomyrmex</i>	1	E	Bo	W	1
47.	<i>Oligomyrmex</i>	2	A,B,B2,C	Bo	BN, W, K	10
48.	<i>Oligomyrmex</i>	3	A,C	Bo	W	2
49.	<i>Oligomyrmex</i>	4	A,A2,B	Bo	W, BN	10
50.	<i>Oligomyrmex</i>	5	A	Bo	W, BN	2
51.	<i>Oligomyrmex</i>	6	B	Bo	W	1
52.	<i>Oligomyrmex</i>	7	A	Bo	W	3
53.	<i>Oligomyrmex</i>	8	A	Bo	W	2
54.	<i>Oligomyrmex</i>	9	A2	Bo	BN	2
55.	<i>Oligomyrmex</i>	10	A	Bo	W	2
56.	<i>Oligomyrmex</i>	11	A	Bo	W	1
57.	<i>Oligomyrmex</i>	12	A	Bo	W	1
58.	<i>Oligomyrmex</i>	13	A	Bo	BN	2
59.	<i>Pheidole</i>	1	A,B,C,D,E	Bo	W	10
60.	<i>Pheidole</i>	2	E	Bo	W	3
61.	<i>Pheidole</i>	3	E	Bo	W	1
62.	<i>Pheidole</i>	4	E	Bo	W	1
63.	<i>Pheidole</i>	5	A,B,B2,C,D	Bo, Ve	W, VN, Hf	11
64.	<i>Pheidole</i>	6	A,A2,B,B2,C,D	Bo	BN, W, K, BB	26
65.	<i>Pheidole</i>	7	D	Bo	W	1
66.	<i>Pheidole</i>	8	A,A2,B,C,D	Bo	BN, W, K, BB	33
67.	<i>Pheidole</i>	9	A,A2,B,C	Bo, Ve	BN, W, VN, BB	11
68.	<i>Pheidole</i>	10	B2,C	Bo	W, K	4
69.	<i>Pheidole</i>	11	A,B,B2,C	Bo	BN, W	9
70.	<i>Pheidole</i>	12	A,A2,B,C	Bo	BN, W, K	16
71.	<i>Pheidole</i>	13	A,C	Bo, Ve	BN, W, Hf, VN	4
72.	<i>Pheidole</i>	14	C,D	Bo	W	2
73.	<i>Pheidole</i>	15	C,E	Bo, Ve	W, Hf, K	7
74.	<i>Pheidole</i>	16	A,A2,B	Bo	BN, W, BB, ZH	16
75.	<i>Pheidole</i>	17	A,B	Bo	W, BN	7
76.	<i>Pheidole</i>	18	B,B2	Bo	W, K	2
77.	<i>Pheidole</i>	19	A,B	Bo	W	3
78.	<i>Pheidole</i>	20	A,B	Bo	W	2
79.	<i>Pheidole</i>	21	A,A2,B	Bo	W, BN	3
80.	<i>Pheidole</i>	22	A,B,B2	Bo	W, BN, K, ZH	9
81.	<i>Pheidole</i>	23	A,B,B2,C	Bo	BN, W, BB, K	9
82.	<i>Pheidole</i>	24	B	Bo	W, K	2

83.	<i>Pheidole</i>	25	A	Bo	BN	2
84.	<i>Pheidole</i>	26	A	Bo	BN, W	2
85.	<i>Pheidole</i>	27	A	Bo	BN	2
86.	<i>Pheidole</i>	28	A	Bo	W	2
87.	<i>Pheidole</i>	29	B2	Bo	BN, K	1
88.	<i>Pheidole</i>	30	B,B2	Bo	BN	1
89.	<i>Pheidole</i>	31	D	Bo	W	2
90.	<i>Pheidole</i>	32	A2,B	Bo	BN, W, K	12
91.	<i>Pheidole</i>	33	A2	Bo	BN	1
92.	<i>Pheidole</i>	34	A,B2	Bo	W, K	2
93.	<i>Pheidole</i>	35	A	Bo	W	1
94.	<i>Pheidole</i>	36	A	Bo	W, K	2
95.	<i>Pheidole</i>	37	A	Bo	W	1
96.	<i>Pheidole</i>	38	A	Ve	ZH	1
97.	<i>Pheidole</i>	39	B2	Bo	BN	3
98.	<i>Pheidole</i>	40	B	Bo	K	1
99.	<i>Pheidole</i>	41	A2,C	Bo	BB	3
100.	<i>Pheidologeton</i>	1	A,B,C	Bo	W, HWS	5
101.	<i>Pheidologeton</i>	2	A,A2,B	Bo	W, ZH, BN	4
102.	<i>Pristomyrmex</i>	1	A	Bo	W	2
103.	<i>Pristomyrmex</i>	2	D	Ve	Hf	1
104.	<i>Pristomyrmex</i>	3	A,B,B2	Ve	ZH	8
105.	<i>Proatta</i>	<i>butteli</i>	A,B	Bo	W	3
106.	<i>Pyramica (Dysedrognathus)</i>	<i>extemenus</i>	E	Bo	W	1
107.	<i>Pyramica (Smithistruma)</i>	1	A,B,C	Bo	W	9
108.	<i>Pyramica (Smithistruma)</i>	2	B,C	Bo	W	2
109.	<i>Pyramica (Smithistruma)</i>	3	A	Bo	W	3
110.	<i>Pyramica (Smithistruma)</i>	4	A	Bo	W	1
111.	<i>Pyramica (Smithistruma)</i>	5	E	Bo	W	1
112.	<i>Pyramica (Trichoscapa)</i>	6	A	Bo	W	1
113.	<i>Recurvidris</i>	1	A,A2,B,B2	Bo	W, K, BN	8
114.	<i>Rhopalomastix</i>	1	A	Bo	W	1
115.	<i>Romblonella</i>	1	A,B	Bo	BN, W	2
116.	<i>Romblonella</i>	2	A	Ve	ZH	1
117.	<i>Solenopsis</i>	1	A	Bo	W	4
118.	<i>Strumigenys</i>	1	E	Bo	W	1
119.	<i>Strumigenys</i>	2	C,E	Bo	W	4
120.	<i>Strumigenys</i>	3	E	Bo	W	1
121.	<i>Strumigenys</i>	4	C	Bo	W	1
122.	<i>Strumigenys</i>	5	B,C	Bo	W	3
123.	<i>Strumigenys</i>	6	C	Bo	W	1
124.	<i>Strumigenys</i>	7	A,B,C	Bo	W, BN	5
125.	<i>Strumigenys</i>	8	C	Bo	W	1
126.	<i>Strumigenys</i>	9	C	Bo	W	1
127.	<i>Strumigenys</i>	10	C	Bo	W	1
128.	<i>Strumigenys</i>	11	A,B,C	Bo	W	4
129.	<i>Strumigenys</i>	12	C	Bo	W	1
130.	<i>Strumigenys</i>	13	A,B	Bo	W	5
131.	<i>Strumigenys</i>	14	A,B	Bo	W	3
132.	<i>Strumigenys</i>	15	A,B	Bo	W	4
133.	<i>Strumigenys</i>	16	A,B	Bo	W	2
134.	<i>Strumigenys</i>	18	B	Bo	W	1
135.	<i>Strumigenys</i>	19	B	Bo	W	1
136.	<i>Strumigenys</i>	20	A	Bo	W	1
137.	<i>Strumigenys</i>	21	A	Bo	W	4
138.	<i>Strumigenys</i>	22	A	Bo	W	1

139.	<i>Strumigenys</i>	23	A	Bo	W	2
140.	<i>Tetramorium</i>	1	B,C,E	Bo	W, BN	6
141.	<i>Tetramorium</i>	2	E	Bo	W	2
142.	<i>Tetramorium</i>	3	E	Bo	W	1
143.	<i>Tetramorium</i>	4	B,C,D	Bo	W	6
144.	<i>Tetramorium</i>	5	D	Bo, Ve	W, Hf	27
145.	<i>Tetramorium</i>	6	A,A2,B,C	Bo	W, BN	12
146.	<i>Tetramorium</i>	7	B,C	Bo	BN, W	4
147.	<i>Tetramorium</i>	8	B2,C	Bo	W, K	2
148.	<i>Tetramorium</i>	9	A,A2,B	Bo	BN, W	11
149.	<i>Tetramorium</i>	10	B	Bo	W	2
150.	<i>Tetramorium</i>	11	A,B	Bo	W	2
151.	<i>Tetramorium</i>	12	B	Bo	W	1
152.	<i>Tetramorium</i>	13	A,B	Bo	W	2
153.	<i>Tetramorium</i>	14	B,B2	Bo	W, BB	3
154.	<i>Tetramorium</i>	15	A,A2	Bo	W, BN	3
155.	<i>Tetramorium</i>	16	B2	Bo	ZH	1
156.	<i>Tetramorium</i>	18	A	Ve	Hf	1
157.	<i>Tetramorium</i>	19	A,A2,B	Ve	Hf	3
158.	<i>Tetramorium</i>	20	A	Ve	Hf	1
159.	<i>Tetramorium</i>	21	B	Ve	Hf	1
160.	<i>Tetramorium</i>	22	C	Ve	Hf	4
161.	<i>Tetramorium</i>	23	C	Ve	Hf	1
162.	<i>Tetramorium</i>	24	D	Ve	Hf	1
163.	<i>Tetramorium</i>	25	A	Ve	VN	1
164.	<i>Tetramorium</i>	26	A	Ve	VN	1
165.	<i>Tetramorium</i>	27	B2	Ve	VN	2
166.	<i>Vollenhovia</i>	1	D	Bo	W	1
167.	<i>Vollenhovia</i>	2	A,B2	Ve	Hf, VN	2
168.	<i>Vollenhovia</i>	3	A	Ve	VN	1
169.	<i>Vollenhovia</i>	4	B2	Ve	ZH	1
170.	<i>Vollenhovia</i>	5	A	Ve	ZH	2
171.	<i>Vollenhovia</i>	6	A	Ve	ZH	1
172.	<i>Vombisidris</i>	1	A2	Ve	VN	1
173.	<i>Vombisidris</i>	2	B2	Ve	VN	1

Ponerinae

1.	<i>Anochetus</i>	1	B	Bo	W	1
2.	<i>Anochetus</i>	2	A,B	Bo	W	3
3.	<i>Anochetus</i>	3	A	Bo	W	1
4.	<i>Anochetus</i>	4	C	Ve	VN	1
5.	<i>Cryptopone</i>	1	B,B2,C	Bo	W, BN	3
6.	<i>Cryptopone</i>	2	B2	Bo	BN	2
7.	<i>Diacamma</i>	1	A,B,B2	Bo, Ve	W, Hf, ZH, K	10
8.	<i>Discothyrea</i>	1	A,B,D	Bo	W, BN	3
9.	<i>Discothyrea</i>	2	D	Bo	W, ZH	1
10.	<i>Gnamptogenys</i>	1	A	Bo	W	3
11.	<i>Gnamptogenys</i>	2	A	Bo	W	2
12.	<i>Gnamptogenys</i>	3	A,B	Bo	W, ZH	1
13.	<i>Gnamptogenys</i>	4	A	Bo	ZH	1
14.	<i>Harpegnathos</i>	1	A,B	Bo	ZH	3
15.	<i>Hypoponera</i>	1	A,B,D	Bo	W, BN	11
16.	<i>Hypoponera</i>	2	C,E	Bo	W	4
17.	<i>Hypoponera</i>	3	A,B,C	Bo	W	3
18.	<i>Hypoponera</i>	4	B,B2	Bo	BN, W	4

19.	<i>Hypoponera</i>	5	A,B	Bo	W	3
20.	<i>Hypoponera</i>	6	B	Bo	W	1
21.	<i>Hypoponera</i>	7	B,B2	Bo	W, BN	3
22.	<i>Hypoponera</i>	8	B	Bo	W	1
23.	<i>Hypoponera</i>	9	B	Bo	W	1
24.	<i>Hypoponera</i>	10	A,A2	Bo	W, BN	4
25.	<i>Hypoponera</i>	11	A	Bo	W	1
26.	<i>Hypoponera</i>	12	A	Bo	BN, W	4
27.	<i>Hypoponera</i>	13	A	Bo	W	1
28.	<i>Hypoponera</i>	14	A	Bo	W	2
29.	<i>Hypoponera</i>	15	C	Bo	W	1
30.	<i>Leptogenys</i>	1	B	Bo	W	1
31.	<i>Leptogenys</i>	2	A	Bo	BN	2
32.	<i>Leptogenys</i>	3	A	Bo	W	1
33.	<i>Leptogenys</i>	4	A	Bo	W	1
34.	<i>Leptogenys</i>	5	A, B2	Ve	Hf, ZH	3
35.	<i>Leptogenys</i>	6	A,A2	Bo	BN, ZH	2
36.	<i>Leptogenys</i>	7	A,A2,C	Bo	ZH	3
37.	<i>Leptogenys</i>	8	B,B3	Bo	ZH	4
38.	<i>Leptogenys</i>	9	A	Bo	ZH	1
39.	<i>Leptogenys</i>	10	A	Bo	ZH	1
40.	<i>Myopias</i>	1	B	Bo	W	1
41.	<i>Myopias</i>	2	A	Bo	W	2
42.	<i>Myopias</i>	3	A	Bo	ZH	1
43.	<i>Mystrium</i>	<i>camillae</i>	C	Bo	W	1
44.	<i>Odontomachus</i>	1	B2,C	Bo	W, K	5
45.	<i>Odontomachus</i>	2	A,B	Bo	W, K	7
46.	<i>Odontomachus</i>	3	A,B,B2	Bo	W, K, ZH	7
47.	<i>Odontoponera</i>	<i>transversa</i>	A,B,B2	Bo	W, K, ZH	18
48.	<i>Odontoponera</i>	2	A	Bo	ZH, W, K	3
49.	<i>Pachycondyla</i>	2	B,C,D	Bo, Ve	W, Hf	10
50.	<i>Pachycondyla</i>	3	B,C	Bo	W	2
51.	<i>Pachycondyla</i>	4	B2,C	Bo	BN, W, BB	7
52.	<i>Pachycondyla</i>	6	C	Bo	W, BB, K, ZH	5
53.	<i>Pachycondyla</i>	8	A,B,B2	Bo	W, BN, BB	10
54.	<i>Pachycondyla</i>	9	B,B2	Bo	W, K, ZH	4
55.	<i>Pachycondyla</i>	11	A	Bo	BN, W	2
56.	<i>Pachycondyla</i>	12	A	Bo	W	1
57.	<i>Pachycondyla</i>	13	A	Bo	W, BN, BB	4
58.	<i>Ponera</i>	1	E	Bo	W	1
59.	<i>Ponera</i>	2	E	Bo	W	1
60.	<i>Ponera</i>	3	E	Bo	W	1
61.	<i>Ponera</i>	4	A,B,C	Bo	W	7
62.	<i>Prionopelta</i>	1	A,B	Bo	W	7
63.	<i>Probolomyrmex</i>	1	A	Bo	BN, ZH	1
64.	<i>Proceratium</i>	1	C,D	Bo	W	4

Pseudomyrmecinae

1.	<i>Tetraponera</i>	1	A,B,B2,D	Bo, Ve	BN, VN, Hf	4
2.	<i>Tetraponera</i>	2	A,A2,C	Ve	Hf, VN, ZH	7
3.	<i>Tetraponera</i>	3	B,B2	Ve	Hf, VN	4
4.	<i>Tetraponera</i>	4	A	Ve	ZH	1

Königinnen Einzelfunde

1.	Dolichoderinae	A2	Bo, Ve	BN, VN
2.	Dolichoderinae	A	Bo, Ve	BN, VN
3.	Polyrhachis	A,A2,B,C	Ve	Hf, VN, PZ, PZN
4.	Polyrhachis	A2	Ve	Hf, VN, PZ, PZN
5.	Polyrhachis	B	Ve	Hf, VN, PZ, PZN
6.	Polyrhachis	C	Ve	Hf, VN, PZ, PZN
7.	Crematogaster	A	Ve	VN
8.	Crematogaster	C	Ve	VN
9.	Myrmicinae	A	Ve	Hf, VN
10.	Myrmicinae	A2	Ve	Hf, VN
11.	Pheidole	A2	Bo	BN
12.	Tetramorium	A	Ve	VN
13.	Cryptopone	B	Bo	BN
14.	Odontomachus	B2	Bo	ZH

Tab. 9.4.2: Höhenverteilung der Gattungen am Boden, aufgenommen mit der Winklermethode, 1996.

		580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m
Myrmicinae	<i>Acanthomyrmex</i>	x		x		
	<i>Crematogaster</i>		x	x		
	<i>Eurhopalotrix</i>	xx				
	<i>Lophomyrmex</i>	x	x			x
	<i>Mayriella</i>	xx				
	<i>Meranoplus</i>	x		x	x	
	<i>Monomorium</i>	x	x		x	
	<i>Myrmecina</i>	x	x	x	x	x
	<i>Myrmecaria</i>	x	x	x		
	<i>Oligomyrmex</i>	x	x	x		x
	<i>Pheidole</i>	x	x	x	x	x
	<i>Pheidologeton</i>	x	x	x		
	<i>Pristomyrmex</i>	xx				
	<i>Proatta</i>	x	x			
	<i>Pyramica</i>	x	x	x		x
	<i>Recurvidris</i>	x	x			
	<i>Rhopalomastix</i>	x	x			
	<i>Solenopsis</i>	xx				
	<i>Strumigenys</i>	x	x	x		x
	<i>Tetramorium</i>	x	x	x	x	x
<i>Vollenhovia</i>				xx		
Ponerinae	<i>Anochetus</i>	x	x			
	<i>Cryptopone</i>		x	x		
	<i>Diacamma</i>	x	x			
	<i>Discothyrea</i>	x			x	
	<i>Gnamptogenys</i>	xx				
	<i>Hypoponera</i>	x	x	x	x	x
	<i>Leptogenys</i>	x	x			
	<i>Myopias</i>	x	x			
	<i>Mystrium</i>			xx		
	<i>Odontomachus</i>	x	x	x		
	<i>Odontoponera</i>	x	x			
	<i>Pachycondyla</i>	x	x	x	x	
	<i>Ponera</i>	x	x	x		x
	<i>Prionopelta</i>	x	x			
	<i>Proceratium</i>			x	x	

Formicinae	<i>Acropyga</i>	xx					
	<i>Camponotus</i>	x	x				
	<i>Euprenolepis</i>	xx					
	<i>Lepisiota</i>				xx		
	<i>Myrmoteras</i>	x	x	x	x		
	<i>Paratrechina</i>	x	x	x	x	x	
	<i>Plagiolepis</i>		xx				
	<i>Prenolepis</i>	x	x	x			
	<i>Pseudolasius</i>	x	x	x			
Dolichoderinae	<i>Philidris</i>	x				x	
	<i>Tapinoma</i>				xx		
	<i>Technomyrmex</i>	x	x	x	x	x	x
Cerapachyinae	<i>Cerapachys</i>	x		x			

Tab. 9.4.3: Höhenverteilung der Gattungen in der niederen Vegetation, aufgenommen mit standardisiertem Handfang, 1996.

		580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m
Myrmicinae	<i>Cataulacus</i>	x	x			
	<i>Crematogaster</i>	x	x	x	x	
	<i>Meranoplus</i>			x	x	
	<i>Pheidole</i>	x		x	x	x
	<i>Pristomyrmex</i>	x	x	x	x	
	<i>Tetramorium</i>				x	
	<i>Vollenhovia</i>	x				
Ponerinae	<i>Diacamma</i>		x			
	<i>Leptogenys</i>	x				
	<i>Pachycondyla</i>			x		
Formicinae	<i>Camponotus</i>	x	x			
	<i>Echinopla</i>	x	x		x	
	<i>Lepisiota</i>		x	x		
	<i>Paratrechina</i>	x	x			x
	<i>Polyrhachis</i>	x	x	x	x	x
Dolichoderinae	<i>Dolichoderus</i>	x	x		x	
	<i>Philidris</i>	x				
	<i>Tapinoma</i>	x	x			
	<i>Technomyrmex</i>	x	x	x	x	
Pseudomyrmecinae	<i>Tetraponera</i>	x	x	x	x	

9.5 Höhenzonierung

Tab. 9.5.1: Anzahl der gemeinsamen Arten der einzelnen Untersuchungshöhen in der Vegetation und am Boden.

Vegetation	A	B	C	D	E	Boden	A	B	C	D	E
A	x	9	3	4	0	A	x	50	22	9	5
B		x	2	2	0	B		x	26	89	4
C			x	2	1	C			x	10	7
D				x	0	D				x	2
E					x	E					x

9.6 Pflanzenzonierung

Tab. 9.6.1: Zusammensetzung der niederen Vegetation in bezug auf Pflanzengröße und -durchmesser auf den fünf Untersuchungshöhen. Pflanzenhöhe: 1 = 40 - 60 m, 2 = 20 - 40 m, 3 = 10 - 20 m, 4 = 5 - 10 m, 5 = 2 - 5 m, 6 = 1 - 2 m, 7 = 50 - 100 cm, 8 = ≤ 50 cm; Pflanzendurchmesser: a = > 1 m, b = 70 - 1 m, c = 50 - 70 cm, d = 30 - 50 cm, e = 20 - 30 cm, f = 10 - 20 cm, g = 5 - 10 cm, h = 2 - 5 cm, i = ≤ 2 cm.

	580 m	830 m	1140 m	1340 m	1520 m	Σ (n)
8i	229	237	171	194	155	986
7i	75	56	81	74	102	388
6i	76	65	82	95	107	425
6h	0	0	0	5	0	5
5i	14	40	46	30	35	165
5h	11	12	15	9	3	50
5g	5	1	2	2	5	15
5f	0	0	0	0	2	2
5e	1	1	0	0	0	2
4g	1	0	2	1	2	6
4f	0	2	1	0	2	5
3g	1	0	0	0	0	1
3f	0	2	1	0	3	6
3e	1	0	0	1	0	2
2e	0	2	0	0	0	2
2b	0	0	0	0	1	1
2 ^a	0	0	0	0	1	1
1d	0	0	1	0	0	0
Σ (n)	414	418	402	411	418	2063

9.7 Nistraum

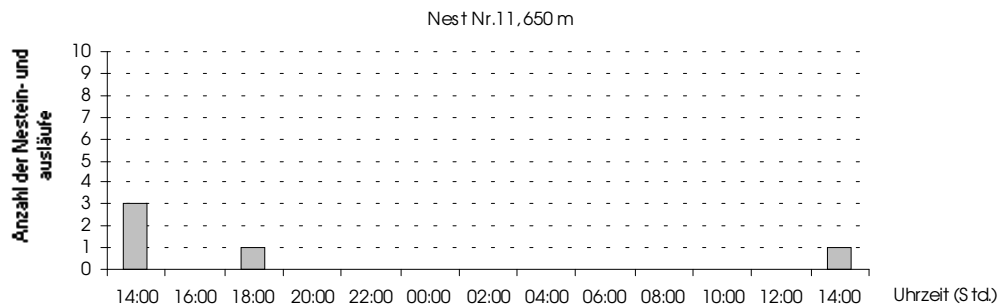
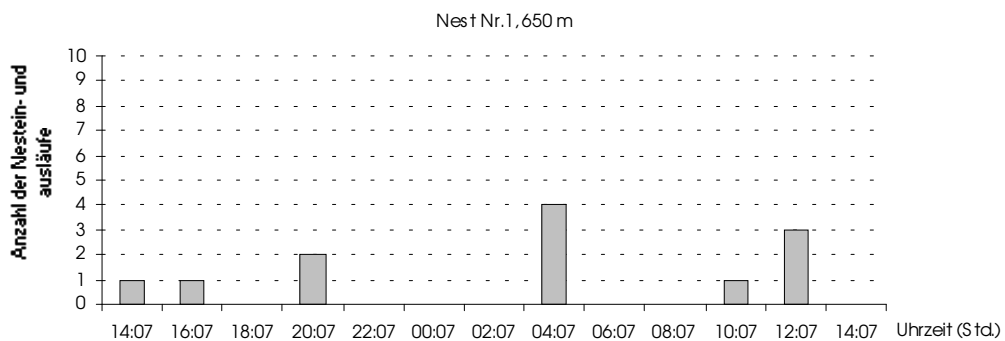
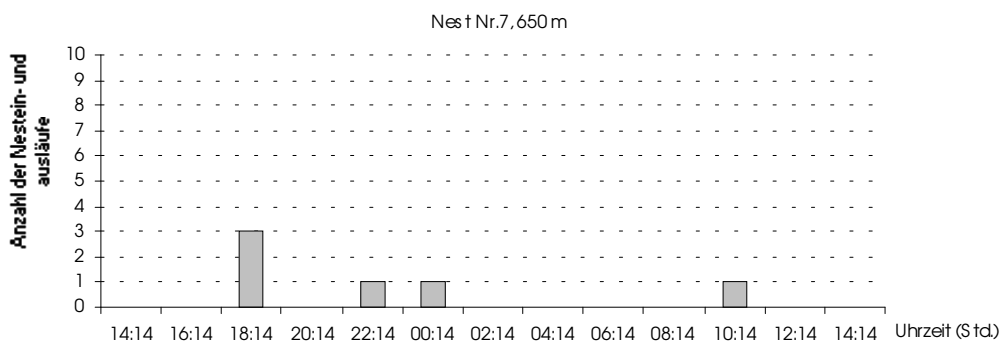
Klassifizierung der Eigenschaften von Freinestern:

Kartonnester:

- 1) fein: in dem Karton sind optisch keine bzw. kaum Baubestandteile zu erkennen. Er besteht aus einer homogen gefärbten und ebenen Substanz.
- 2) mittel: in dem Karton sind viele Baubestandteile (wie Holzspäne) zu erkennen, die in einer feinere Struktur eingearbeitet sind. Er ist weitestgehend homogen gefärbt und glatt bis leicht rauh.
- 3) grob: der Karton besteht fast ausschließlich aus größere einzeln erkennbaren Baubestandteilen, die miteinander verklebt sind. Er ist dementsprechend heterogen gefärbt mit einer rauhen Oberfläche.
- 4) mit Seide oder ohne Seide
- 5) gekammert (mehr als eine Kammer) oder ungekammert" (nur eine Kammer).
- 6) mit oder ohne in den Karton eingebaute, lebende Pflanzenteile.
- 7) Länge, Breite und Tiefe des Kartons
- 8) Lage des Nestes: die Höhe vom Boden aus, unter einem Blatt, auf einem Blatt oder an der Sproßachse der Pflanze.

Seidennester:

- 1) Seide durchsichtig oder undurchsichtig, Beschaffenheit.
- 2) viel, mittel oder wenig verholztes Material mit eingearbeitet.
- 3) mit oder ohne eingebaute lebende Pflanzenteile.
- 4) Länge, Breite und Tiefe des Seidennestes
- 5) Lage des Nestes: die Höhe vom Boden aus, Blattunter- oder oberseite.

9.8 Vergleichende Untersuchungen zur Ökologie von *Diacamma* sp.Abb. 9.8.1: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.11 auf 650 m.Abb. 9.8.2: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.1 auf 650 m.Abb. 9.8.3: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.7 auf 650 m.

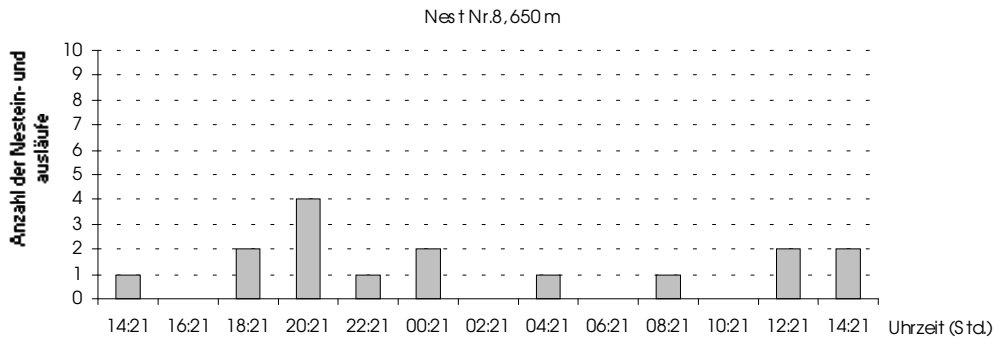


Abb. 9.8.4: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.8 auf 650 m.

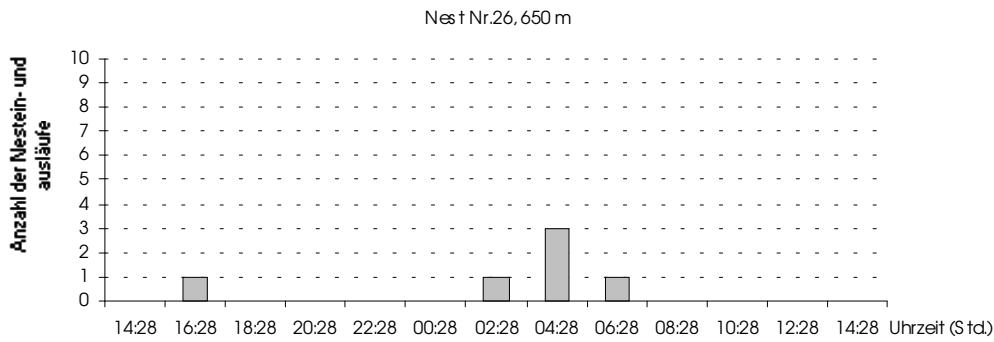


Abb. 9.8.5: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.26 auf 650 m.

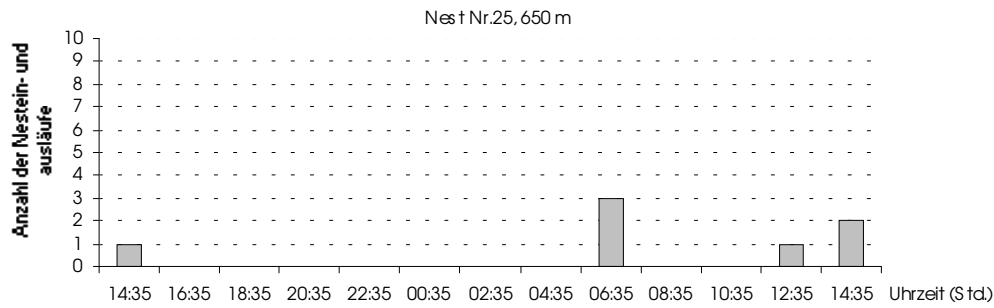


Abb. 9.8.6: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.25 auf 650 m.

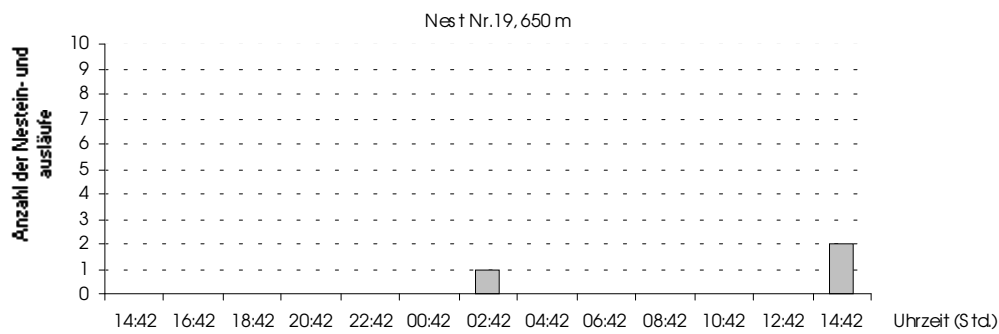
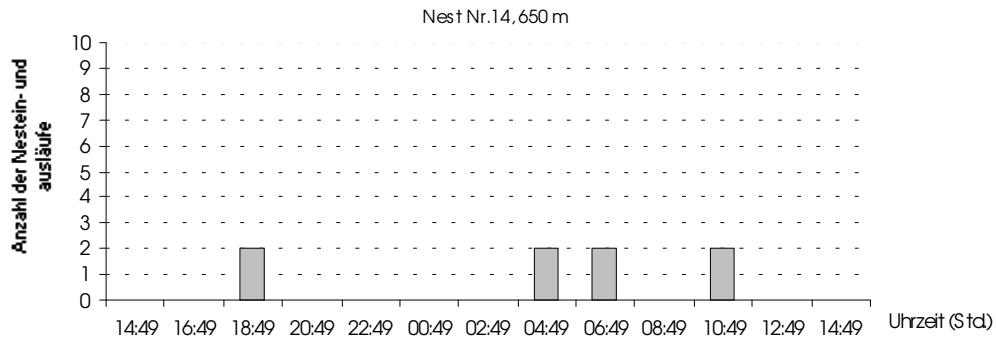
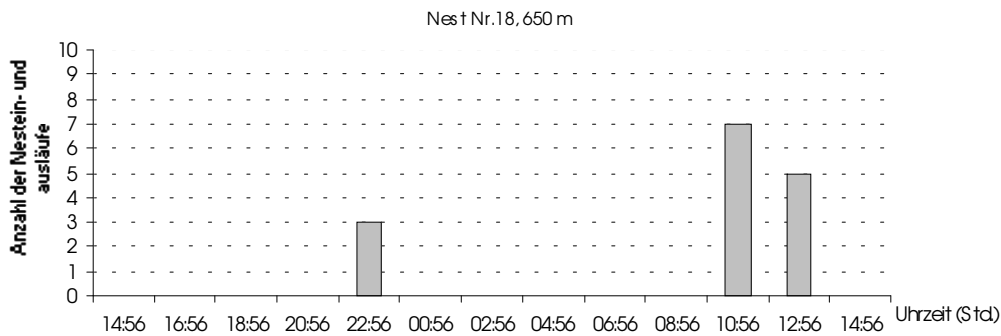
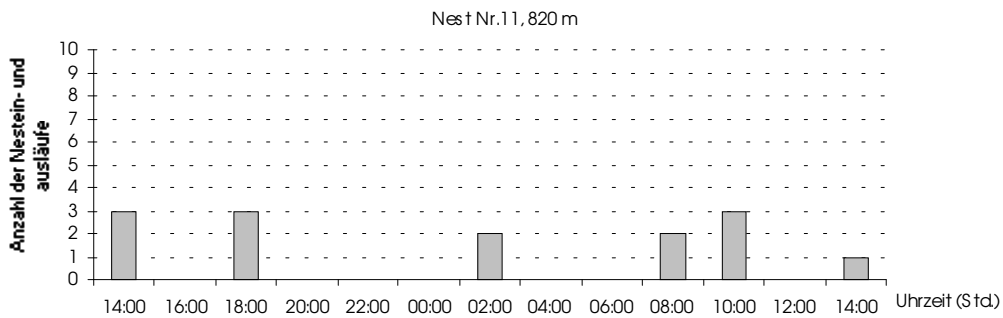
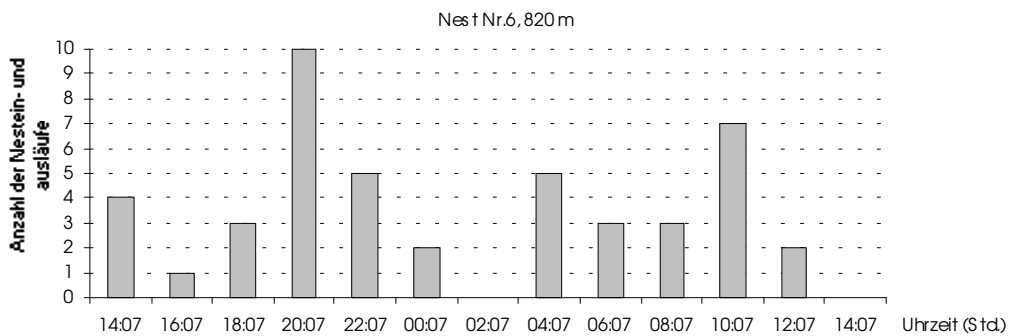


Abb. 9.8.7: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.19 auf 650 m.

Abb. 9.8.8: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.14 auf 650 m.Abb. 9.8.9: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.18 auf 650 m.Abb. 9.8.10: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.11 auf 820 m.Abb. 9.8.11: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.6 auf 820 m.

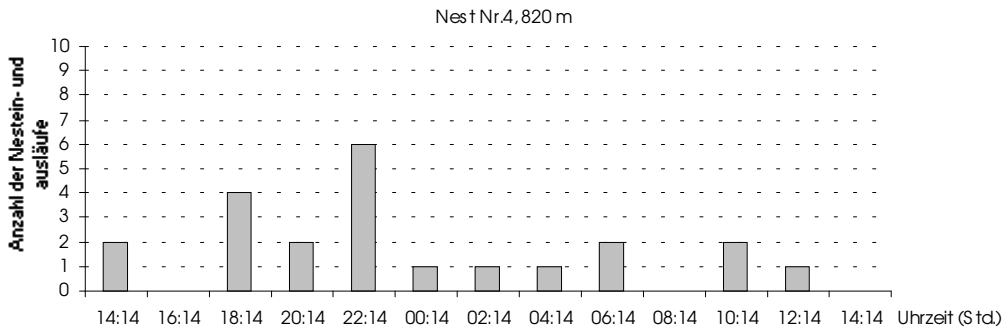


Abb. 9.8.12: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.4 auf 820 m.

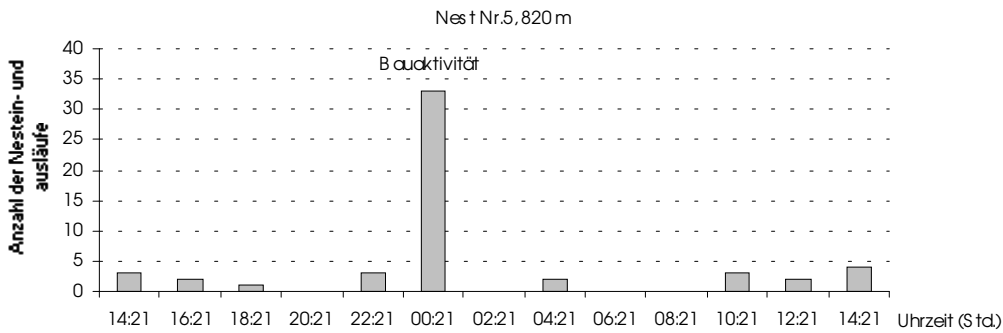


Abb. 9.8.13: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.5 auf 820 m.

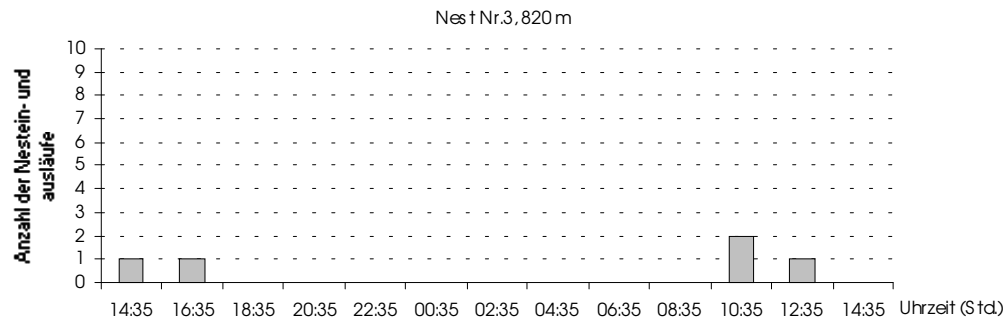


Abb. 9.8.14: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.3 auf 820 m.

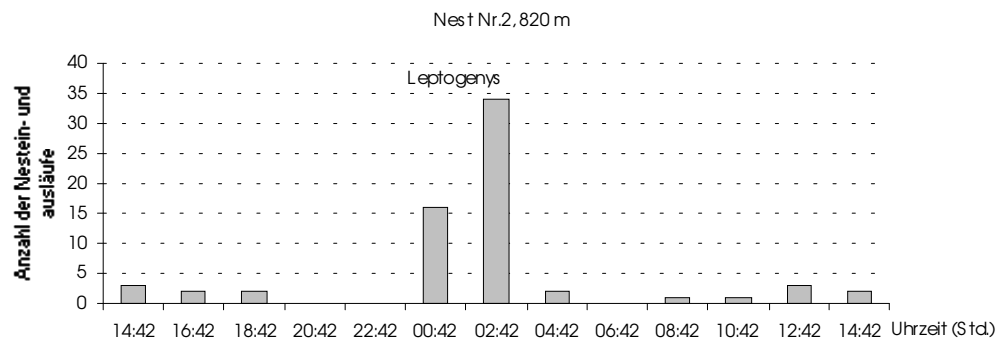


Abb. 9.8.15: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.2 auf 820 m.

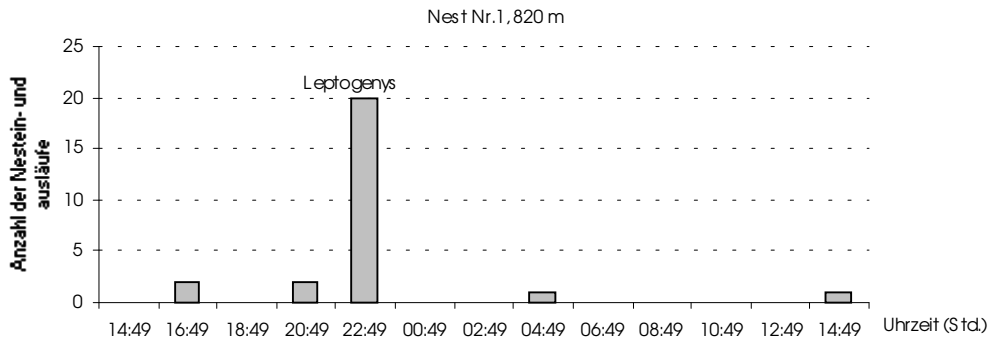


Abb. 9.8.16: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.1 auf 820 m.

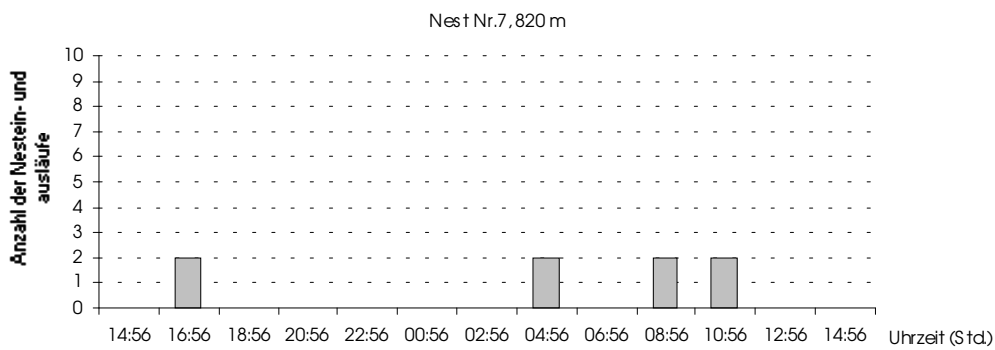


Abb. 9.8.17: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.7 auf 820 m.

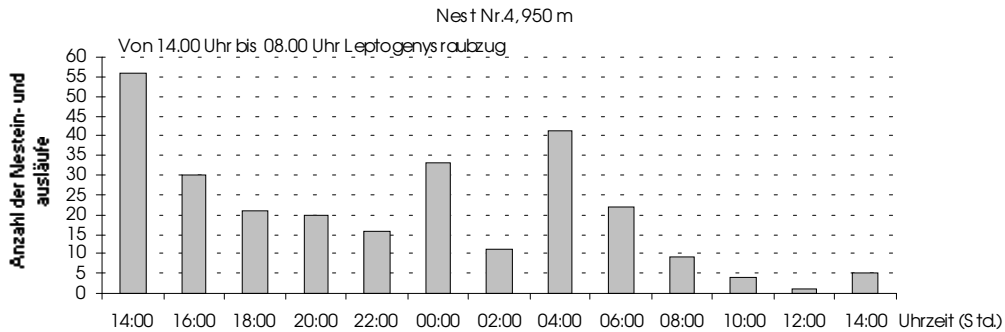


Abb. 9.8.18: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.4 auf 950 m.

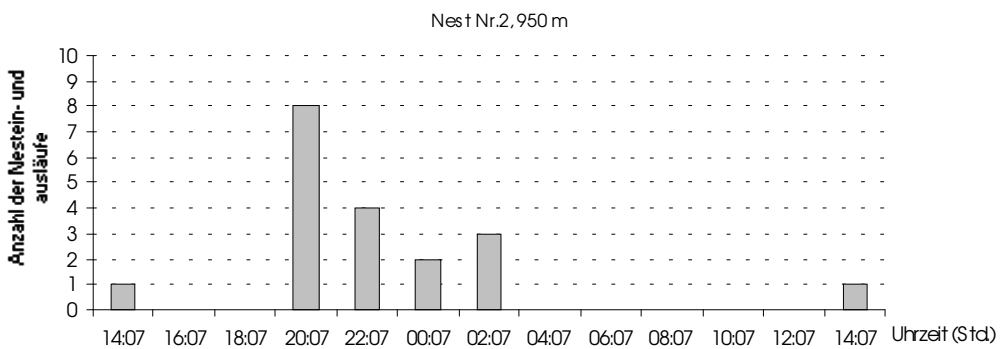


Abb. 9.8.19: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.2 auf 950 m.

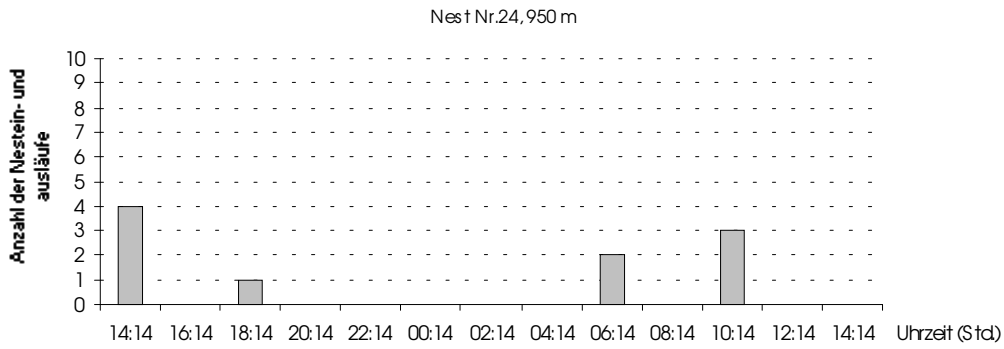


Abb. 9.8.20: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.24 auf 950 m.

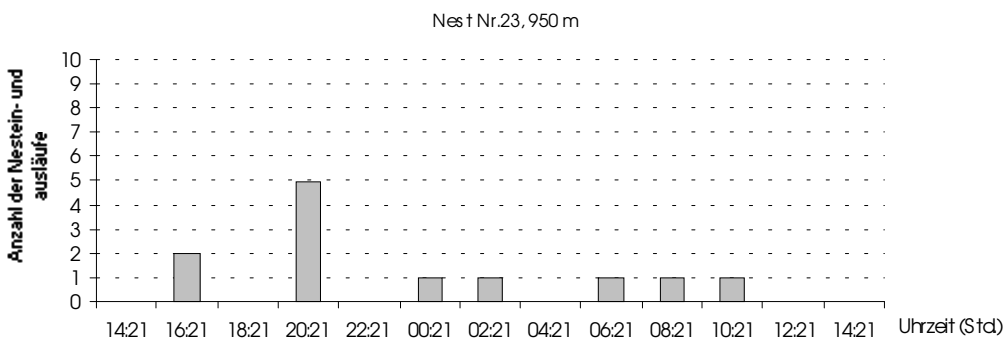


Abb. 9.8.21: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.23 auf 950 m.

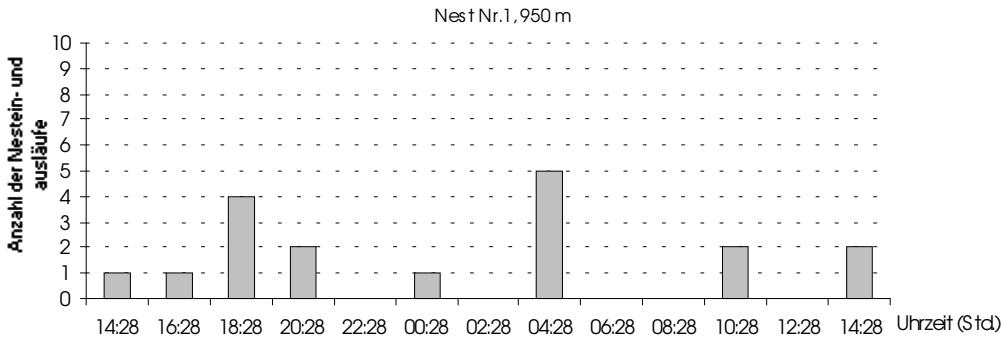


Abb. 9.8.22: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.1 auf 950 m.

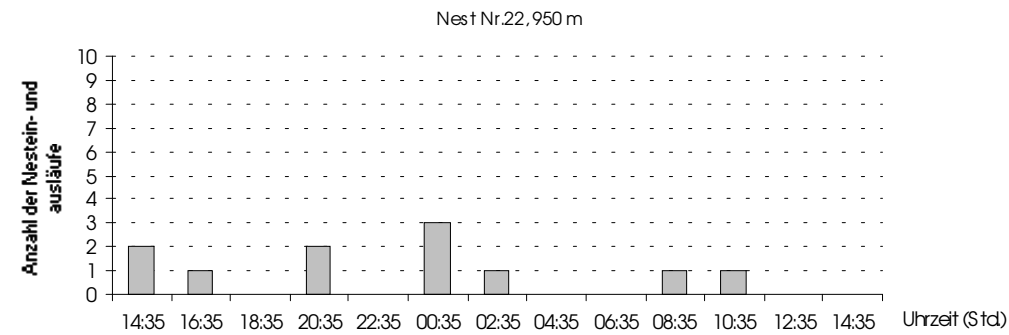
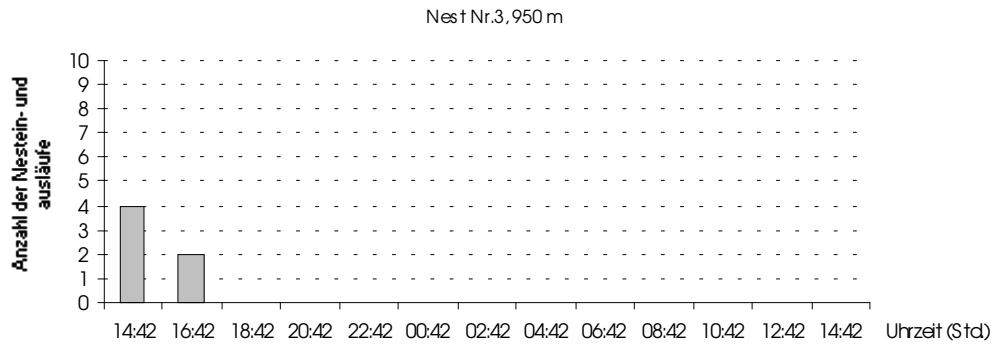
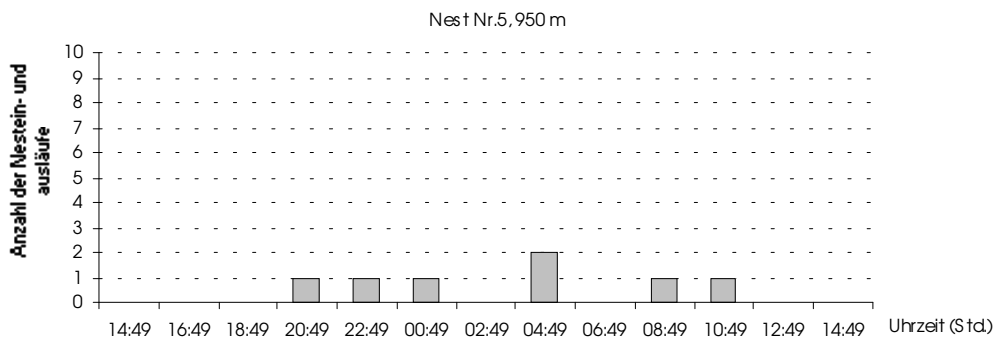
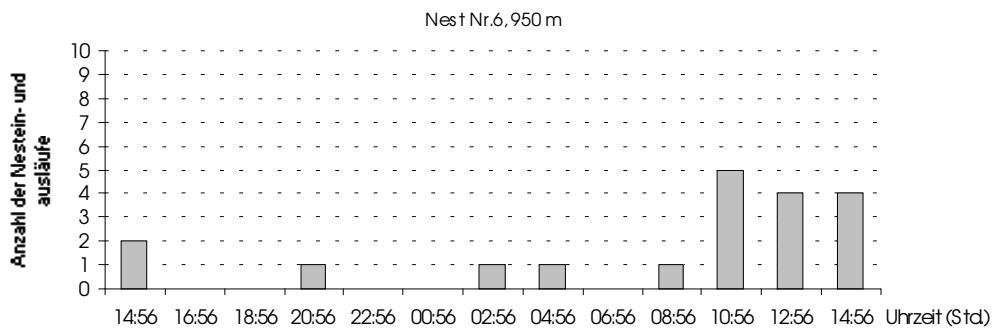


Abb. 9.8.23: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.22 auf 950 m.

Abb. 9.8.24: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.3 auf 950 m.Abb. 9.8.25: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.5 auf 950 m.Abb. 9.8.26: 24 Stunden Aktivität von *Diacamma* sp. an Nest Nr.6 auf 950 m.

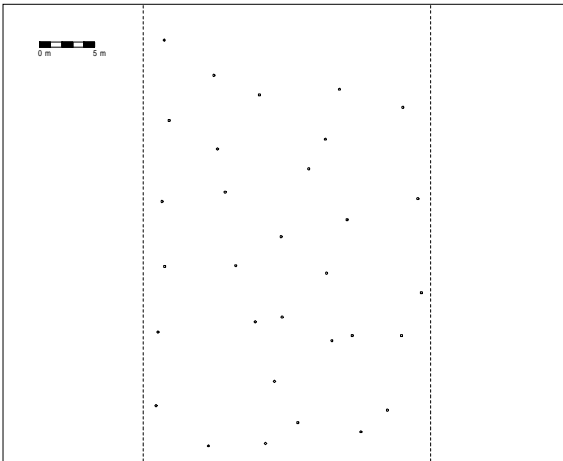


Abb. 9.8.27: *Diacamma* Nester auf 650 m, 1998; die gestrichelten Linien deuten die Kartierungsgrenze an.

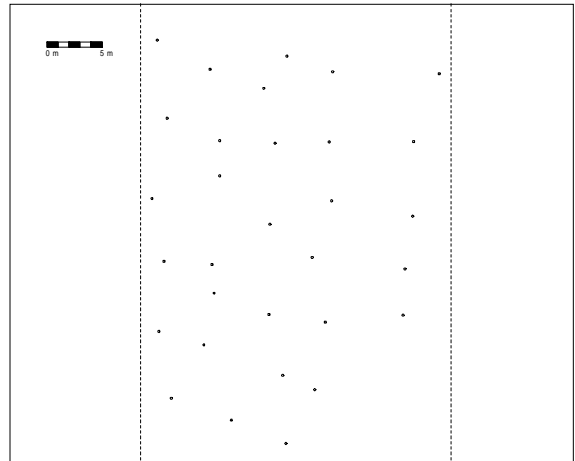


Abb. 9.8.28: *Diacamma* Nester, 650 m, 1999; siehe Abb. 9.8.27.

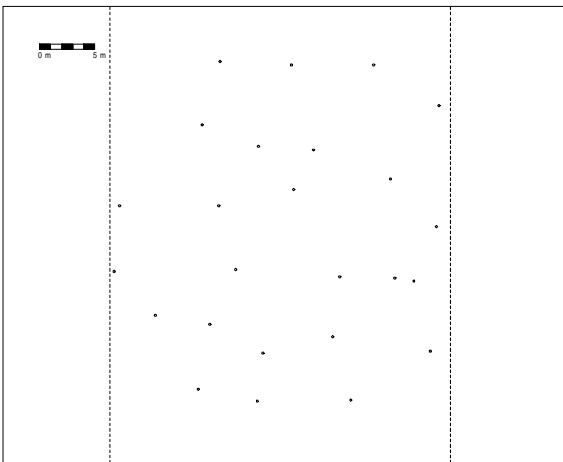


Abb. 9.8.29: *Diacamma* Nester, 830 m, 1998; siehe Abb. 9.8.27.

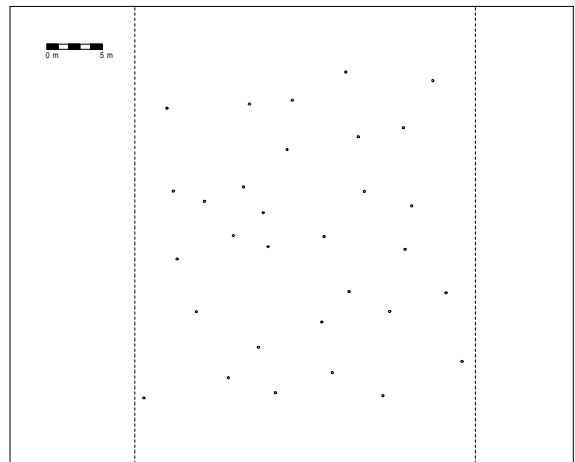


Abb. 9.8.30: *Diacamma* Nester, 830 m, 1999; siehe Abb. 9.8.27.

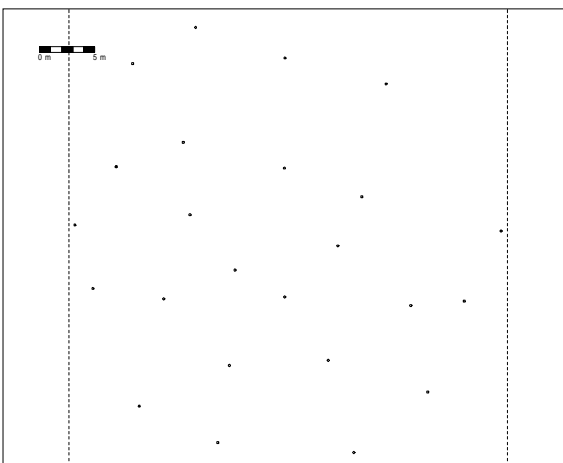


Abb. 9.8.31: *Diacamma* Nester, 950 m, 1998; siehe Abb. 9.8.27.

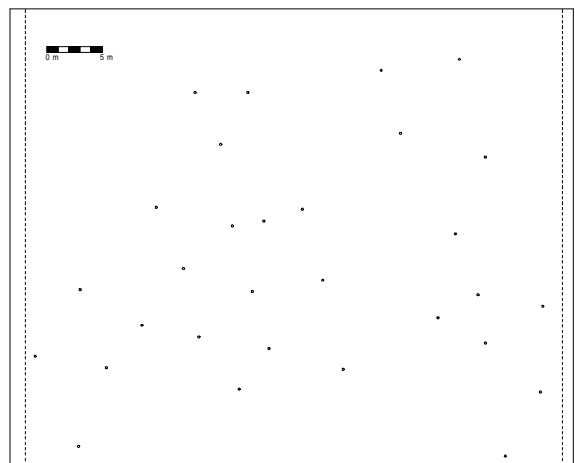


Abb. 9.8.32: *Diacamma* Nester, 950 m, 1999; siehe Abb. 9.8.27.

DANKSAGUNG

Mein erster großer Dank gilt Prof. Dr. U. Maschwitz und Prof. Dr. K.E. Linsenmair für die Bereitstellung dieses spannenden Themas, sehr hilfreiche Diskussionen und die vielseitige Unterstützung meiner Arbeit. Zudem bin ich Datin Prof. Dr. Maryati bte Mohamed der Universiti Malaysia Sabah für die hervorragende Kooperation und Unterstützung meines Projektes sehr dankbar. Gleiches gilt für Frau Dr. Brigitte Fiala, durch deren immerwährende Hilfsbereitschaft ich mich selbst in Sabah nie von allen guten Geistern verlassen fühlte.

Für die Finanzierung meiner Arbeit danke ich dem DAAD, der DFG und der Graduierten Förderung der Johann Wolfgang Goethe-Universität. Den Freunden und Förderern der Johann Wolfgang Goethe-Universität bin ich für die finanzielle Unterstützung eines sehr wichtigen Workshops in Brasilien zu Dank verpflichtet. Der Firma Globetrotter bin ich für das großzügige Sponsern großer Teile meiner Feldausrüstung dankbar und ebenso Astrid Sterlepper für das Spendieren eines Laptops.

Weiterhin gilt großer Dank der Economic Planning Unit (insbesondere Mrs. Munirah) in Malaysia für die Erteilung der Forschungsgenehmigung. Ganz entscheidend für den Erfolg des Projektes war zudem die gute Kooperation mit der Behörde des Kinabalu National Parks, die mir das Forschen am Mt. Kinabalu ermöglichte und mir jedwede Unterstützung zukommen ließ. Hier gilt ganz besonderer Dank: Datuk Lamri Ali, Mr. Francis Liew, Dr. Jamili Nais, Mr. Maklarim, Mr. Kassitah, Mr. Wahab und Mr. Kamin. In Poring Hot Springs möchte ich mich bei Minel Guntad, Alim Biun, Faridah Francis, Harry, Sofia Francis, Sahida Francis, John, Salvia und Ahmad für ihre Unterstützung und Freundschaft bedanken. Ebenso dankbar bin ich Maria M. Salim und Joyce Minasari Setiawan, die mir viel über Malaysia und seine Kultur vermittelten. Datin Farridah bin ich sehr dankbar, daß sie mir mit „home away from home“ tatsächlich ein zu Hause zur Verfügung stellte.

Dr. Phil Ward, Dr. Barry Bolton und Wolfgang Dorow danke ich sehr für die Bestimmung von schwierigen Gattungen, Dr. Penny Gullan für ihre hilfreichen Kommentare, Dr. Brooks Ferebee für seine statistische Hilfestellung und Dr. Carsten Brühl für das großzügige zur Verfügung stellen seiner Literatursammlung.

Meiner Kollegin Eva Kaufmann möchte ich einen ganz besonderen Dank aussprechen für eine exzellente Zusammenarbeit in Freiland wie Labor, für unzählige anregende Diskussionen, mühevoll Korrekturlesen, unschätzbare Wortklaubereien und ein ausgesprochen angenehmes Arbeitsklima in Zimmer 025. Dr. Brigitte Fiala und Anja Waterkamp danke ich ebenfalls sehr für das Korrekturlesen des Manuskriptes und ihre wertvollen Anregungen für meine Arbeit.

Mit großem Einsatz und viel Spaß bei der Sache halfen mir Minel Guntad, Felix Jachmann, Martin Janssen, Heike Feldhaar und Stefanie Berghoff bei der Feldarbeit am schön(en und) steilen East-Ridge des Mt. Kinabalu. Auf der Station sorgten darüber hinaus Dr. Ulrich Simon, André Herzig, Dr. Christian Schulze und Dr. Hans-Peter Heckroth mit Familie für gute Zusammenarbeit und angeregte Diskussionen. Allen möchte ich herzlichst danken.

Meinen Kollegen aus der Arbeitsgruppe, die mich über Jahre begleitet haben bin ich für viele interessante Seminare, gute Vorträge, kluge Kommentare und schöne Grillfeste dankbar; insbesondere Joachim und Ute Moog, Dr. Peter Schönege und Dr. Volker Witte.

Einen sehr persönlichen Dank möchte ich Heike Kirch, Sophie Anjin Jalan und Susanne Grotz-Biedermann aussprechen, deren Unterstützung entscheidend zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen hat. Desweiteren danke ich sehr meinen Eltern, Nadine Bankert, Ursel Boy-Malsch, Katharina Henrich, Helene Mülot, Helga Voigt, Björg Sighvatsdottir und Tanya Lehd.

LEBENS LAUF

Name: Annette Konstanze Fides Malsch
Geburtstag: 17.11.1966
Geburtsort: Frankfurt am Main
Eltern: Oskar Malsch, Lehrer
Lieselotte Malsch, geb. Barthel, Lehrerin

Schulen:

1973 - 1977: Besuch der Münzenbergerschule, Grundschule in Frankfurt
Juni/Juli 1977: Besuch der Wiedbachschule, Grundschule in Bad Schwalbach
1977 - 1983: Besuch der Nicolaus August Otto-Schule, Bad Schwalbach
1983 - 1987: Besuch des Elly Heuss-Gymnasiums in Wiesbaden
26.05.1987: Abitur an der Elly Heuss-Schule

Sprachstudium:

Juli bis Oktober 1987: Sprachaufenthalt in Frankreich

Hochschulstudium:

Wintersemester 1987: Immatrikulation an der Johann Wolfgang Goethe-Universität für das Fach Diplom Pädagogik
Wintersemester 1988: Biologiestudium an der Johann Wolfgang Goethe-Universität.
Sommersemester 1990: Abschluß des Grundstudiums mit dem Vordiplom in den Fächern Zoologie (Prof. Fleißner), Botanik (Prof. Döhler), Physik (Prof. Junior) und Chemie (Priv. Doz. Grabner).
Wintersemester 1990: Beginn des Hauptstudiums (Hauptfach: Zoologie, Nebenfächer: Botanik, organische Chemie, pharmazeutische Biologie (Prof. Rauwald) und Umweltrecht.
April/Mai 1994: Mündliche Diplomprüfung in Zoologie (Prof. Maschwitz, Prof. Semm), Botanik (Prof. Schaub), Organische Chemie (Prof. Engels) und Umweltrecht (Prof. Reh binder).
Juni 1995: Diplom, (Gesamtnote „sehr gut“), Thema der Diplomarbeit: „Die Diversität der bodenlebenden Ameisen eines südostasiatischen Tieflandregenwaldes“.

Promotion

Januar 1996 – Februar 2002: Betreuer des Promotionsprojektes: Prof. Dr. U. Maschwitz (J.W. Goethe-Universität Frankfurt) und Prof. Dr. K.E. Linsenmair (Bayrische Julius-Maximilians-Universität Würzburg). Ansprechpartner vor Ort: Prof. Maryati (Universiti Malaysia Sabah).
Januar 1996 – Sept. 1997: Förderung des Promotionsprojektes durch den Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD).
August 1996: Finanzierung der Teilnahme am „Ants Leaf Litter Workshop“ (ALL) in Ilheus, Brasilien durch die Freunde und Förderer der J.W. Goethe-Universität Frankfurt.
September 1997 – Sept. 1999: Wissenschaftliche Mitarbeiterin im Forschungsprojekt „Malaysische Arthropodengemeinschaften“ (DFG Li 150/13-5, Teilprojekt C) bei Prof. Dr. K.E. Linsenmair an der Bayrischen Julius-Maximilians-Universität Würzburg.
Dezember 1999 – März 2001: Förderung des Promotionsprojektes durch die Graduierten Förderung des Landes Hessen.