

CHRISTOPHER MARTIUS, JÖRG RÖMBKE, MANFRED VERHAAGH, HUBERT HÖFER & LUDWIG BECK

Termiten, Regenwürmer und Ameisen – prägende Elemente der Bodenfauna tropischer Regenwälder

Zusammenfassung

Neben Regenwürmern, denen weltweit eine besondere Rolle beim Abbau der organischen Substanz, der Nährstoffrückführung sowie der Bodenbildung und -strukturierung zukommt, prägen in tropischen Landökosystemen Termiten und Ameisen als soziale Insekten durch ihren Individuen- und Artenreichtum die Bodenfauna. Als sogenannte Ökosystem-Ingenieure formen sie durch ihre Fraß-, Grab- und Nestbauaktivität sichtbar ihren Lebensraum und bestimmen zusammen mit den anderen Makrofauna-Vertretern (Regenwürmer, Asseln und Tausendfüßer) die Dynamik der Nährstoffkreisläufe.

Summary

Soil fauna - together with microorganisms and plant roots - plays an essential role in the degradation of the dead plant material in terrestrial ecosystems. Therefore, the soil fauna is not only important in forming and regulating the nutrient cycles but also essential for the formation and maintenance of the soil structure. In the tropics, three animal groups - termites, earthworms and ants - dominate soil macrofauna in terms of abundance and biomass. Termites feed on wood, leaf-litter and humus. Their ability to degrade very hard and nutrient-poor substrates is based on an endosymbiosis with lignin- and cellulose-degrading, nitrogen-fixing microorganisms. Termites have a considerable influence on physical and chemical soil parameters through their burrowing and nesting activities; their nests are accumulations of organic matter and nutrients. Earthworms normally prefer substrates richer in nutrients than termites, and they do not occur in dry areas where termites dominate. Recent studies, focussing on Glossoscolecidae (including some "giant" species) show that their effects on physical soil properties, nutrient enrichment and dispersal of microorganisms are similar in tropical and temperate ecosystems. Especially in the formation of clay-humus-complexes they play a very important role for the maintenance of soil quality. In contrast to temperate forests, earthworms can be found in tropical rain forests up to the canopy in epiphyte soils. Most ants do not act as saprophages in the soil system but many species are important as predators on other soil organisms. Soil nesting ant species generally concentrate nutrients in their nests that often derive from other forest strata. On the other hand arboreal ant nests are important sources of nutrients for arboreal guilds of saprophagous animals and contribute to the soil nutrient pool when falling down some time. Ants of the tribe Attini have evolved a symbiosis with fungi, enabling them to exploit the rich resource of green plant leaves (leaf-cutting ants), or to act as saprophages through collecting arthropod remains and other litter items as a substrate for their fungus. Soil nesting ants and especially some leaf-cutting ants with their large colonies are also important soil-organisms because they move and mix large quantities of substrate. The few existing data show that in tropical ecosystems the soil fauna plays a much bigger role in the mineralization of litter than in temperate forests.

Authors

Dr. CHRISTOPHER MARTIUS, Zentrum für Entwicklungsforschung, Universität Bonn, Walter-Flex-Straße 3, D-53113 Bonn;
Dr. JÖRG RÖMBKE, ECT Oekotoxikologie GmbH, Böttgerstraße 2-14, D-65439 Flörsheim a. M.;
Dipl. Biol. MANFRED VERHAAGH, Dr. HUBERT HÖFER, Prof. Dr. LUDWIG BECK, Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Erbprinzenstr. 13, D-76133 Karlsruhe.

Key words

soil fauna, tropical rain forests, termites, ants, earthworms

In terrestrischen Ökosystemen ist die Bodenfauna neben den Mikroorganismen und dem Wurzelsystem der Pflanzen die dritte biologische Komponente, die beim Abbau des pflanzlichen Bestandesabfalls mitwirkt, Nährstoffkreisläufe schließt, die Bodenstruktur entscheidend mitbestimmt und aufrecht erhält. Regenwürmer spielen in bodenbiologischen Prozessen weltweit eine bedeutende Rolle, doch kommen in tropischen Ökosystemen zwei andere dominierende und weitverbreitete Gruppen hinzu, die Termiten und die Ameisen. Diese drei Gruppen sind, von den Regenwäldern bis zu den Savannen, prägende Elemente der tropischen Bodenfauna.

Im Gegensatz zu den "Herbivoren"-Nahrungsketten, die mit dem Verzehr grüner, noch lebenden Pflanzenmaterials durch Pflanzenfresser ihren Anfang nehmen, beginnen die "Detritivoren"-Nahrungsketten mit dem Verzehr der abgestorbenen pflanzlichen Substanz ("Detritus") durch die saprophagen Bodentiere. Der biogene Abbau der Biomasse, die von den grünen Pflanzen während der Primärproduktion gebildet wurde, schließt den Kreislauf der Nährstoffe - ein für das Funktionieren eines Ökosystems grundlegender Prozess.

Der Abbau der organischen Substanz erfolgt, vereinfacht gesehen, in zwei Schritten, dem strukturellen Abbau und der nachfolgenden Mineralisierung. Beim ersten Schritt wird die abgestorbene organische Substanz mechanisch zerkleinert, und die Strukturpolysaccharide, vor allem Cellulosen, Hemicellulosen und Lignine, werden in einfache, monomere Moleküle zerlegt. Im zweiten Schritt werden diese Moleküle intrazellulär enzymatisch gespalten und - meist oxidativ - in die mineralischen Ausgangsstoffe, beispielsweise CO₂, H₂O sowie Oxide anderer Elemente umgewan-

delt (vgl. BECK et al. 1997). Bodentiere sind auf verschiedenen Ebenen daran beteiligt: Primärzersetzer zerkleinern das frisch gefallene Pflanzenmaterial und schließen es zum Teil enzymatisch auf, während die sogenannten Sekundärzersetzer für den Aufschluss der dabei entstandenen Kotballen sorgen. Beide Gruppen interagieren auch mit der Mikroflora, so z. B. mit den Bodenpilzen, deren Biomasse sie beispielsweise durch "Abweiden" kontrollieren. Paradoxerweise wird hierdurch deren Aktivität stimuliert, denn durch das Abweiden wird die Mikroorganismengemeinschaft verjüngt – und damit produktiver. Darüber hinaus beherbergen viele Zersetzerorganismen wie Termiten und Regenwürmer reichhaltige Mikroorganismengemeinschaften (KÖNIG & BREUNIG 1997), denen sie in ihrem Darm optimierte Lebensbedingungen bieten. Durch die "Endosymbiose" sind diese Bodentiere indirekt oder direkt an beiden Abbauschritten beteiligt.

Aufgrund der opportunistischen, anpassungsfähigen Ernährungsweise vieler Bodentiere sind ihre Nahrungsketten vielfältig miteinander verknüpft; zusammen mit den Mikroorganismen bilden sie eher ein verzweigtes "Nahrungsnetz" – das der Saprophagen oder Detritivoren. Je näher die Organismen am Primärgeschehen des Abbaus tätig sind, desto unmittelbarer wird ihre Wirkung sichtbar. Anders gesagt sind es unter den Bodentieren die Primärzersetzer, die entscheidend Ablauf und Geschwindigkeit des Abbaus beeinflussen. Deren Wirkung wird in Ausschlußexperimenten mit inzwischen weltweit erprobten Streubeuteln verschiedener Maschenweite nachgewiesen (BECK 2000, CORNU et al. 1997, HÖFER et al. im Druck, LEHMANN et al. 1995, YAMASHITA & TAKEDA 1998).

Natürlich gibt es im Boden neben den Zersetzer-Organismen auch zahlreiche Prädatoren und Aasfresser, die auf vielfältige Weise mit den Saprophagen interagieren bzw. in das Bodenfauna-Nahrungsnetz eingeschlossen sind.

Die Vertreter der Bodenfauna werden nicht nur nach der Position in der Nahrungskette, sondern auch nach ihrer Größe klassifiziert, allerdings überlappen sich die beiden Klassifizierungen zum Teil. Die Primärzersetzer und Predatoren sind überwiegend der Makrofauna (Tiere mit über 2 mm Körperlänge) zuzurechnen, während Meso- (0,2-2,0 mm) und Mikrofauna (unter 0,2 mm) hauptsächlich als Sekundärzersetzer tätig sind (vgl. BECK 1993). Da diese Größeneinteilung willkürlich ist, werden in der Praxis allerdings häufig auch tiergruppenspezifische Einteilungen, bzw. Bearbeitungen vorgenommen, das heißt alle Springschwänze und Milben der Mesofauna und z.B. Käfer oder Ameisen unter 2 mm Länge der Makrofauna zugeordnet. In Ökosystemen mit raschem strukturellen Abbau wie den meisten tropischen Regenwäldern (vgl. HÖFER et al. im Druck) wird die Bodentierbiomasse von der Makrofauna dominiert. In den Böden tropischer Regen-

wälder zählen dazu vor allem drei Gruppen: Termiten, Ameisen und Regenwürmer. Sie sind zwar überwiegend in der Streuauflage und in den obersten Zentimetern des Bodens zu finden, doch können ihre Nester und Gänge mehrere Meter tief hinabreichen, weswegen diese Tiergruppen auch eine wichtige Rolle bei der Umwälzung der Bodenschichten ausüben.

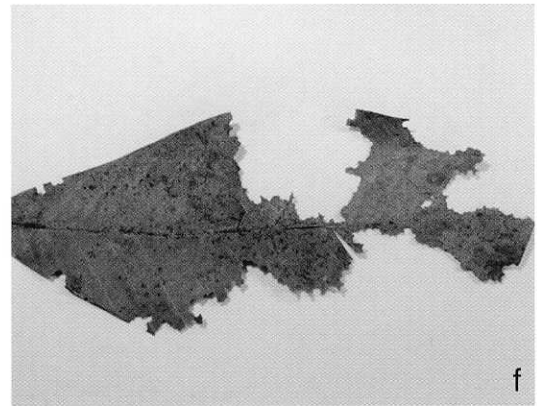
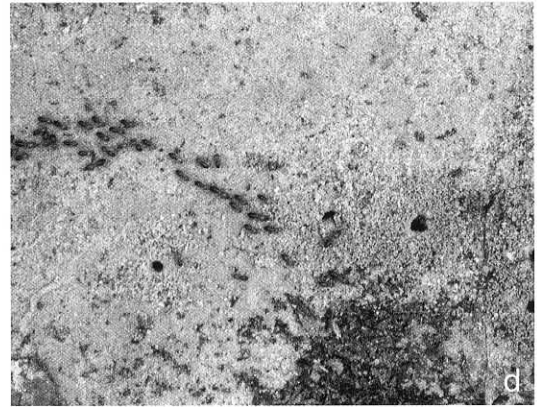
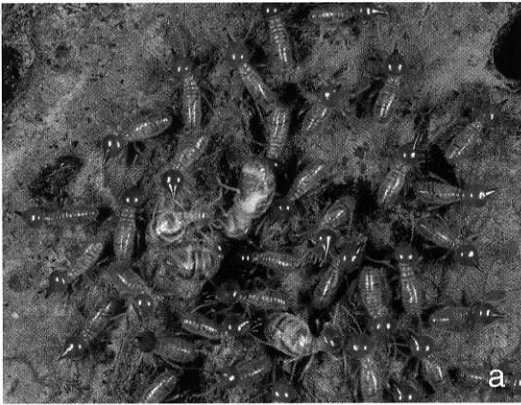
Obwohl zumindest Termiten und Ameisen überall in den Tropen jedem Beobachter auffallen, gibt es nur wenige verlässliche Daten über ihre Siedlungsdichte, ihre Biomasse und ihre Leistung. Die üblicherweise in der Bodenzologie verwendeten Standardverfahren (z.B. Handauslese oder auf Hitze- und Feuchtigkeitsgradienten beruhende Austreibungsmethoden wie Berlese-Tullgren oder Kempson; vgl. ADIS 1987, ANDERSON & INGRAM 1993, SCHAUERMANN 1982) sind leider zur Erfassung dieser stark aggregiert und immer nur mit einem Teil ihrer Population außerhalb der Nester vorkommenden sozialen Insekten wenig geeignet. Überdies liegen meist nur Daten über die jeweilige Gesamtzahl der Bodentiere an den verschiedenen Standorten vor. Ohne eine differenzierte Betrachtung der einzelnen Arten oder einzelner funktioneller Gruppen (Gilden, so z.B. der Holz- und Humusfresser bei den Termiten oder der Laubschicht- und Bodenbewohner bei den Regenwürmern) ist eine genaue Bestimmung der tatsächlichen Leistung dieser Tiere unmöglich.

Termiten

Unter den genannten Tiergruppen spielen die Termiten in tropischen Regenwäldern eine so überragende Rolle, dass man ihnen auch den Beinamen „Regenwürmer der Tropen“ gegeben hat. Sie scheinen tatsächlich in manchen Regionen die Regenwürmer zu ersetzen (s.u.), kommen aber auch mit ihnen zusammen vor, so in zentralamazonischen Regenwäldern (RÖMBKE et al. 1999, HÖFER et al. im Druck).

Alle Straten eines Regenwaldes, vom tiefen Mineralboden bis in die Baumkronen, sind von jeweils eigenen, spezialisierten Termitenarten besiedelt. Sie nutzen sämtliche Substrate als Nahrung und/oder Baumaterial, vom humusdurchsetzten Boden über den organischen Bestandesabfall in jeder Form, sei es als Laub- oder Holzstreu auf dem Waldboden, als Totholz in den Stämmen toter, noch stehender Bäume, bis hin zum (physiologisch ja bereits abgestorbenen) Holz im Kern noch lebender Bäume. Als "eu"-soziale Insekten bilden sie Staaten aus mehreren Tausend bis zu Millionen Tieren, die in verschiedene morphologisch-funktionelle Kasten differenziert sind. Ihnen obliegen die verschiedenen, zum Erhalt der Kolonie notwendigen Arbeiten (Nestbau, Nahrungsbeschaffung, Brutpflege, Verteidigung etc.).

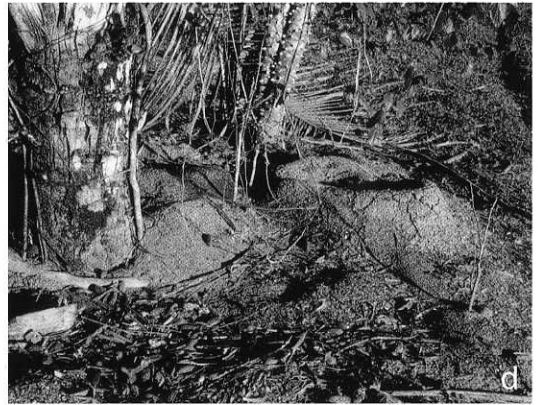
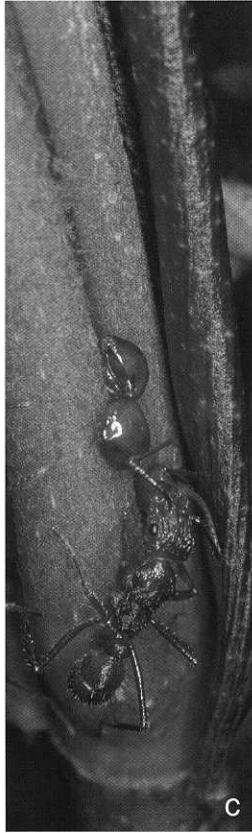
Die meisten Termiten sind Holzfresser. Die klassische Einteilung in „Trockenholztermiten“ (Familie Kalotermitidae) und „Feuchtholztermiten“, darunter vor allem



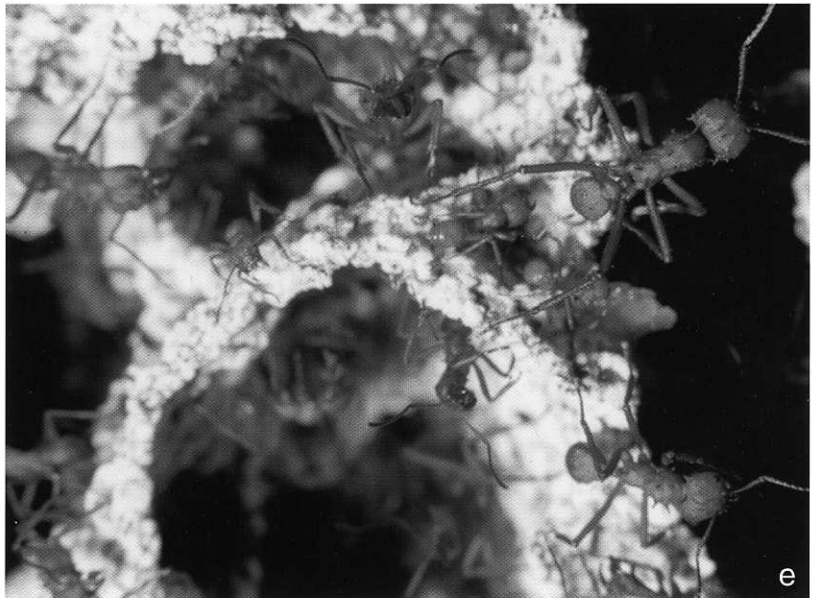
Tafel 1. a) Arbeiter einer Kolonie von *Nasutitermes macrocephalus* beim Reparieren ihres Nestes. Soldaten, die aus ihrer Kopfdrüse ein klebriges Sekret mehrere cm weit schleudern können, sichern die Stelle vor allem gegen räuberische Ameisen ab (Foto: W. QUEISSER); b) *Nasutitermes macrocephalus* beim Fraß; c) Im hohlen Stamminneren eines Jahrhunderte alten Urwaldriesen aus dem Amazonasgebiet hat sich durch die Tätigkeit von Pilzen, Termiten und Pflanzenwurzeln ein regelrechter Boden gebildet (Foto: C. MARTIUS); d, e) Laubfressende Termiten (*Syntermes*) kommen in der Dämmerung zur Nahrungssuche aus ihren Bodennestern. Sie gehören zu den größten Termiten überhaupt (Foto: C. MARTIUS, H. HÖFER); f) Die Arbeiter der *Syntermes*-Termiten schneiden mit ihren kräftigen Mandibeln halbrunde Stücke aus dem Laub, die sie ins Nest transportieren und dort verzehren (Foto: C. MARTIUS).

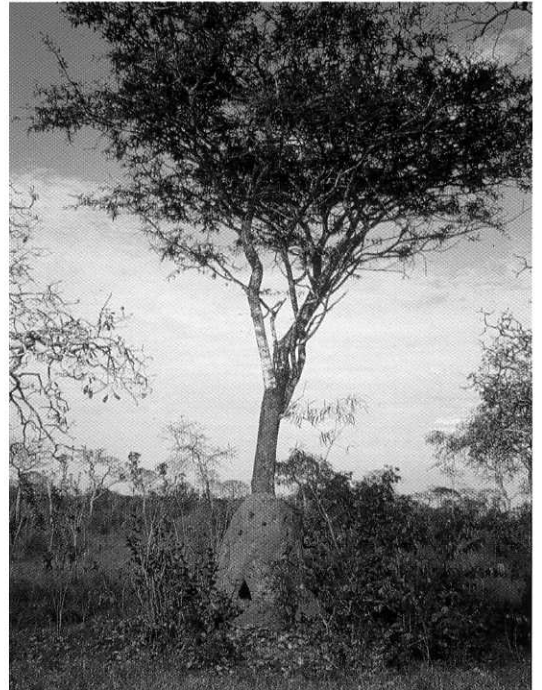


Tafel 2. a, b) Riesenregenwürmer aus einem amazonischen Tieflandregenwald (Reserva Ducke, Manaus; Fotos: H. HÖFER); c) Regenwurmxkreme in einem Tieflandregenwald nahe Manaus, Amazonien (Foto: J. RÖMBKE); d) Regenwurmxkreme in einer Elefantengras-Feuchtsavanne des Outamba-Kilimi Nationalparks in Sierra Leone (Foto: M. VERHAAGH).



Tafel 3. a) Eine Phalanx von Wanderameisen (*Eciton drepanophorum*) durchkämmt den Waldboden in Amazonien (Foto: M. VERHAAGH); b) Ameisengarten (Foto: M. VERHAAGH); c) Bodennistende Ameisen (*Ectatomma tuberculatum*) beim Sammeln von Membraciden-Honigtau (Foto: N. BLÜTHGEN); d) Das Nest einer Kolonie von Blattschneiderameisen (*Atta cephalotes*) besteht aus vielen Kammern und hat zahlreiche durch Erdkrater gekennzeichnete Ausgänge. Es kann eine Ausdehnung von mehreren Quadratmetern haben und mehrere Meter tief in den Boden reichen (Foto: L. BECK). e) Pilzzucht durch Ameisen der Gattung *Acromyrmex* in ihrem Nest (Foto M. VERHAAGH).





Tafel 4. a) Durch die Aktivität von Termiten entstandene Landschaftsform: "Campos de Murunduns" in der Nähe der brasilianischen Stadt Cuiabá (Bundesstaat Mato Grosso, Foto: L. BECK); b) Termitenbau in bolivianischen Überschwemmungssavannen (Süd-Beni; Foto: H. HÖFER)

die Vertreter der Rhinotermitiden und Nasutitermitiden, kann heute nicht mehr aufrecht erhalten werden. Die Kalotermitiden leben in unvermodertem (doch, wie sich herausgestellt hat, nicht unbedingt nur in trockenem) totem Holz noch am Baum befindlicher Äste und stehender Stämme. Es gibt wenige Arten, ihre Kolonien sind nur klein und von außen kaum wahrnehmbar. Während Kalotermitiden die Termitengemeinschaften trockener Regionen dominieren (MARTIUS et al. 1999, SCHLEMMERMEYER 2000), treten sie in Regenwäldern kaum in Erscheinung. Die Rhinotermitiden und vor allem die Nasutitermitiden (Taf. 1 a,b) stellen eine Vielzahl holzfressender Arten und einen Großteil der Termitenbiomasse in tropischen Wäldern. Diese Arten leben von vermodertem (deswegen meist "feuchtem") Totholz, welches durch eingedrungene Pilze und Mikroorganismen schon vorzersezt ist.

Dabei besteht zwischen Termiten und Pilzen wahrscheinlich eine mutualistische Beziehung: Die Termiten bohren Gänge und vergrößern damit die Angriffsfläche für die Zersetzerpilze, welche allein nur langsam im Holz vordringen könnten. Sicherlich schleppen die Termiten auch Pilzsporen ein. Wie schon erwähnt, befallen Termiten oft schon das Innere des Stammes noch lebender Bäume; sie dringen vom Boden her oder über Astlöcher in das Holz ein. Durch ihre Tätigkeit kann über die Jahrzehnte, die ein solcher Baum noch lebt, im Stamminneren ein regelrechter „Boden“ entstehen, der von Pflanzenwurzeln durchzogen ist (Taf. 1 c). Dadurch werden die in der Holzbiomasse festgelegten Nährstoffe schon vorzeitig wieder mobilisiert. Man hat dies als ein Beispiel für die möglichst verlustfrei geführten Stoffkreisläufe auf den nährstoffarmen tropischen Standorten betrachtet (JANZEN 1976).

„Erntetermiten“, die abgestorbenes (nur sehr selten auch lebendes) Laub verwerten, spielen vor allem in tropischen Savannen eine herausragende Rolle; aber auch in den Regenwäldern gibt es solche Termitenarten, in Südamerika z.B. die Vertreter der Gattung *Syntermes*, die zu den größten Termiten der Welt zählen (Taf. 1 d,e). Sie leben unterirdisch in Kolonien, die eine Ausdehnung von vielen Quadratmetern haben können und mehrere Meter tief in den Boden reichen (DARLINGTON 1995, MARTIUS 1998, MARTIUS & WELLER 1998). Diese Termiten verlassen ihre Nester meist nur nachts, um auf der Bodenoberfläche kleine halbrunde Stücke aus dem Laub zu schneiden (Taf. 1 f). Ihre Effizienz beim Zerkleinern des Laubes ist so groß, dass dort, wo sie vorkommen, die Laubschicht oft nur noch aus vereinzelt auf dem nackten Boden herumliegenden Blättern besteht. Mancher nachts im Urwald kletternde Forscher hat seine eigenen Erfahrungen mit diesen Termiten gemacht, die weder vor Zeltbahnen noch ledernen Kamerariemen Halt machen!

Die laubfressenden *Syntermes*-Arten zerkauen das in den Bau eingetragene Laub und verwerten es direkt. Ähnlich den Blattschneiderameisen gibt es aber auch

pilzzüchtende Termiten, die ebenfalls oft sehr großen Macrotermitiden, die als wichtige Holz- und Laubverwerter außer in Amerika und Australien auf allen Kontinenten zu Hause sind. Sie tragen zerkautes Laub oder Holz in besondere Kammern in ihrem Bau, wo auf diesem mit Termiten-Speichel durchmischten Pflanzenmaterial bestimmte Pilze der Gattung *Termitomyces* wachsen. Sie bilden kleine kugelförmige Körperchen, die als Nahrung für Königin und Larven verwendet werden; das vom Pilz chemisch veränderte Pflanzenmaterial dient dagegen den Arbeitern als Nahrung. Diese Termiten setzen zweimal soviel Streu pro Einheit Körpergewicht um wie andere Termiten, da sie ja auch den Pilz miternähren müssen (WOOD & SANDS 1978): Die Verlängerung der Nahrungskette bedeutet immer auch, daß ein höherer Einsatz an primärer pflanzlicher Nahrung erforderlich ist.

„Humusfresser“ als dritte große Termiten-Gruppe neben Holz- und Laubverwertern sowie Pilzzüchtern ernähren sich vom mehr oder weniger stark zersetztem organischen Material in der Streu und in den obersten Bodenschichten (BIGNELL 1994). Wie die Regenwürmer müssen sie große Mengen an Bodenmaterial durcharbeiten, um diesem niederwertigen Substrat ausreichend Energie entziehen zu können. Um effizient immer neue Bodenbereiche ausbeuten zu können, legen viele dieser Arten einfache, sich ständig wandelnde Gangsysteme im Boden an. Ein eigentliches Nestzentrum kann deshalb nicht mehr ausgemacht werden, was das Studium dieser Gruppe sehr erschwert. Hierzu gehören viele Termiten der Unterfamilie der soldatenlosen Termiten (Apicotermitinae). Aber auch die meisten Vertreter der Familie Termitidae sind Humusfresser; viele davon bauen Nester und scheinen sich bevorzugt an der Grenzfläche zwischen Totholz und Boden aufzuhalten (so genannte soil/wood interface feeders).

In der Verteilung der Nahrungstypen auf die Familien zeigt sich auch der Gang der Evolution: Während primitivere Kalotermitiden auf die Ressource Totholz nicht nur als Nahrung, sondern auch als Lebensraum vollständig angewiesen sind, können nestbauende Holz-fresser, bei denen Nist- und Fraßplatz getrennt sind, die weit verstreuten Nahrungsressourcen viel besser ausbeuten. Damit erhöht sich die potentiell mögliche Koloniegröße und somit die Überlebenschance. Die höher entwickelten Termitiden konnten sich durch eine Umstellung der Zusammensetzung ihrer Darmflora sogar die Ressource Humus erschließen.

Termiten verwenden generell ihren Kot für den Bau der Nester, und diese Kotschichten können im Lauf der Jahre eine beträchtliche Dicke erlangen. Manche humivore Termitenarten haben sich ganz auf die Ausbeutung des Nestmaterials anderer Termiten spezialisiert. Diese Mitbewohner oder „Inquilinen“ sparen sich den Energieaufwand für den Bau eigener Nester und leben gut ernährt und gleichzeitig gut geschützt in den

Wänden der Bauten ihrer Gastgeber. In afrikanischen und südamerikanischen Regenwäldern sind jeweils bis zu 30% der Termitenbauten von diesen Inquilinen besiedelt. Meist leben 2-3, in Extremfällen bis zu 9 verschiedene Arten in einem Nest (APOLINÁRIO 1993, DEJEAN & RUELLE 1995).

Durch eine Symbiose mit im Hinterdarm lebenden Mikroorganismen sind Termiten in der Lage, Pflanzenmaterial, das aufgrund seines hohen Gehaltes an pflanzlichen Strukturpolysacchariden (Cellulosen, Hemicellulosen und Lignine) eigentlich nur schwer zersetzbar ist, sehr effizient aufzuschließen. Zunächst werden die von den Mundwerkzeugen grob zerkleinerten Nahrungspartikel in einem mit Chitinzähnen bewehrten Kaumagen (Vorderdarm) weiter zerkleinert. Im Mitteldarm wird der Nahrungsbrei dann mit Cellulose spaltenden, zumindest teilweise körpereigenen Enzymen versetzt, bevor die Cellulose im (zu einer großen, blasenförmigen Gärkammer erweiterten) Hinterdarm von symbiotischen Mikroorganismen aufgeschlossen wird (KÖNIG & BREUNIG 1997). Die Darmsymbionten-Gemeinschaften der Termiten bestehen aus mehreren Arten von Protozoen sowie verschiedenen aeroben und anaeroben Bakterien, die, wie die Mikroorganismen im Pansen der Wiederkäuer, in einem komplexen Nahrungsnetz miteinander verbunden sind (YOSHIMURA 1995).

Als ein Endprodukt der anaeroben Fermentation der schwer abbaubaren Pflanzenstoffe wird mikrobiell produziertes Methan (CH_4) freigesetzt, das gegenüber Kohlendioxid (CO_2) ein 32-mal höheres Potential als „Treibhausgas“ besitzt. Nach ersten Messungen Anfang der 80er Jahre wurde angenommen, dass Termiten ein Drittel der weltweit jährlich in die Atmosphäre freigesetzten Methanmenge produzieren würden. Grund dafür war die Vermutung, daß durch die großflächige Abholzung von Tropenwäldern so viel Holz zur Verfügung stünde, daß die holzfressenden Termitenpopulationen bei diesem Überangebot an Nahrung explosionsartig anwüchsen (ZIMMERMAN et al. 1982). Aber die Waldrodung verändert die mikroklimatischen Bedingungen so einschneidend, dass die meisten Termitenarten, welche auf die konstante Feuchte des Waldes angewiesen sind, auf den offenen Schlägen gar nicht vorkommen. Das Holz, das nicht verbrannt oder in eine Sägerei gebracht wurde, wird auf den gerodeten Flächen nur sehr langsam zersetzt. In den sonnenbeschienenen, völlig trockenen Stämmen findet man nur wenige Pilze und einige holzfressende Käferlarven. Methan wird hier also nur in geringen Mengen gebildet (MARTIUS et al. 1996). Derzeit wird deshalb der Anteil der Termiten an der weltweiten Gesamtproduktion dieses Gases nur noch auf 4% geschätzt (vgl. hierzu auch MOORE 1994). Auch an der weltweiten Jahresproduktion des Treibhausgases Kohlendioxid sind die Termiten mit nur maximal 2% beteiligt (SANDERSON 1996).

Da stickstoffarme Ressourcen wie Holz die hauptsächlichliche Nahrungsgrundlage der Termiten darstellen, sind verschiedene Mechanismen des Stickstoffhalts in der Kolonie zu beobachten, wozu bei "Niederen Termiten" auch der Verzehr toter Nestgenossen gehört (WOOD & SANDS 1978). Eine weitere Verbesserung ihrer Stickstoffbilanz wird durch die Fähigkeit mancher ihrer Darmsymbionten (in diesem Fall Bakterien) Luftstickstoff zu fixieren erreicht. Obwohl deren N-Fixierungsraten nicht die der mit Leguminosen vergesellschafteten Knöllchenbakterien erreichen (SMITH & DOUGLAS 1987), beziehen beispielsweise Trockenholztermiten bis zu 50% ihres Stickstoffbedarfs über diesen Weg aus der Luft (TAYASU et al. 1994). Humusfressende Termitenarten fixieren allerdings nach neueren Daten dieser japanischen Forschergruppe wesentlich weniger Stickstoff.

Termiten sind in Regenwäldern mit etwa 100 Arten pro Hektar vertreten. Die meisten davon werden im Totholz am Waldboden gefunden. Im Boden der Regenwälder gibt es, je nach Bestand, 1.500 bis 4.500 Termiten pro Quadratmeter, mit einer Trockenbiomasse von 1,0-4,5 g/m² (das Frischgewicht liegt etwa 4-mal höher). Nimmt man jedoch die in tiefen Bodenschichten und hohlen Baumstämmen lebenden Termiten dazu, kann die Biomasse mindestens 3-mal höher liegen (vgl. BECK et al. 1997). Wie stark die Termiten im intakten Regenwald dominieren, zeigt der Vergleich der Makrofaunadichte am Boden einer Primärwaldfläche mit benachbarten Sekundärwald- und Polykulturflächen in Amazonien. Termiten stellten in Streu- und Bodenproben aus dem Primärwald 24% der gesamten Makrofauna und damit fast 50% der Zersetzer (Abundanz und Biomasse), im Sekundärwald waren sie noch ähnlich häufig, in den Pflanzungen aber unter 13% der Makrofauna bzw. 20% der Zersetzer (HÖFER et al. im Druck). Im Primärwald war allerdings auch das Gesamtvolumen an Totholz mit 35 m³ 2- bis 8-fach höher als in den anthropogenen Flächen (MARTIUS & BANDEIRA 1998).

In verschiedenen Ökosystemen konsumieren Termiten zwischen 10% und 50% der jährlich produzierten Streu (in einem Wüstenökosystem im Süden der USA sind es sogar 100%, FOWLER & WHITFORD 1996). Für amazonische Regenwälder haben in Ermangelung genauer quantitativer Daten durchgeführte Hochrechnungen ergeben, dass Termiten hier etwa 20-30% der Streu konsumieren, wobei aber nur 1-2% des in der Streu organisch gebundenen Kohlenstoffs zu CO_2 oxidiert werden (MARTIUS 1994, HANNE 2001). Vergleicht man jedoch das Verhältnis der mit 2% etwa gleich großen Mineralisierungsrate durch die Makrofauna in einem Kalkbuchenwald bei Göttingen mit der Konsumtion, dann zeigt sich, dass die gesamte Makrofauna hier 100% der jährlichen Streuproduktion konsumieren muss, um ihren Energiebedarf zu decken (SCHAEFER 1990). Dies bedeutet, dass im tropischen Regenwald der Beitrag der

Makrofauna als Primärzersetzer, die ja nicht nur aus Termiten bestehen, zum Abbau der Streu auf mindestens 5-10% zu schätzen ist und damit wesentlich höher liegt als in den gemäßigten Breiten. Neuere Ergebnisse zeigen, dass einige der Parameter, die zu den Abschätzungen in MARTIUS (1994) geführt haben, wahrscheinlich noch unterschätzt worden sind. Deswegen wurde der gesamte Beitrag der Termiten zum Kohlenstoffkreislauf von HANNE (2001) neu untersucht.

Termiten beeinflussen physikalische und chemische Bodeneigenschaften durch ihre Aktivitäten im Boden, u. a. über die Einarbeitung des Nestmaterials. Außerdem erstreckt sich ihr Einfluss auch steuernd auf die Populationen vieler anderer Zersetzerorganismen wie Pilze, Regenwürmer und Arthropoden (SALICK et al. 1983), denen sie das Rohmaterial zu ihrer Ernährung liefern. Das Baumaterial der Termitenhügel enthält meist 10-35 % organische Substanz, d. h. wesentlich mehr als der umgebende Boden; ausserdem sind in ihm Nährstoffe wie N, P, K, Mg und Ca teilweise beträchtlich angereichert. Dem steht die chemische und physikalische Stabilität und Resistenz der Humussubstanzen und der gebildeten Humus-Boden-Aggregate gegenüber (AMELUNG et al. im Druck), die aber gleichzeitig das Hohlräum- und Porenvolumen verbessern und damit so wichtige Bodeneigenschaften wie Belüftung, Drainage und Wasserhaltekapazität positiv beeinflussen.

Man kann deshalb fast generell von einer Bodenmelioration durch Termiten ausgehen, und bei der hohen Zahl existierender Arten, deren Nester die chemisch jeweils ganz verschiedenen Endprodukte ihrer Physiologie sind, ergibt sich eine hohe Diversität im Abbaugeschehen, deren Bedeutung für die Humusbildung in Regenwäldern noch gar nicht abgeschätzt werden kann (AMELUNG et al. im Druck). Allerdings ist diese Erkenntnis nicht unbedingt von praktischem Nutzen. Die Erfahrungen bei der experimentellen Verwendung von Termiten-Nestmaterial zur Bodenverbesserung sind nicht durchgängig positiv. Am Amazonas wird beispielsweise Nestmaterial von den Kayapó-Indianern zur organischen Düngung beim Pflanzen von Baumsetzlingen und von „Caboclo“-Bauern bei der Gemüseproduktion eingesetzt. Untersuchungen in Amazonien zeigen jedoch, dass Termiten-Nestmaterial trotz höherer Nährstoffgehalte das Wachstum von Anbaupflanzen nicht unbedingt verbessert; die Wirkung bleibt hinter der von Mineraldünger zurück oder bedarf zumindest der Aufbesserung durch gleichzeitige Zugabe von Mineraldünger (BATALHA et al. 1995, RIBEIRO 1997). In Afrika wird von manchen Völkern die Fruchtbarkeit degradierter Böden mit Hilfe von Mulch aus feinem Totholz (Äste und Zweige), der durch Termiten schnell umgewandelt wird, wieder hergestellt (BURNETT 1948). Andererseits sind die Nester mancher Arten, z.B. die der savannenbewohnenden *Cornitermes*-Arten, so hart und nährstoffarm, dass sie für die Landwirtschaft und Viehzucht in diesen Gebieten ein großes Problem darstellen können.

Regenwürmer

Bis Anfang der achtziger Jahre war man der Überzeugung, dass in tropischen Regenwäldern generell wenig Regenwürmer vorkommen und ihre Rolle im De-struentensystem demzufolge vernachlässigbar sei (ANDERSON & SWIFT 1983). Inzwischen musste, vor allem aufgrund methodischer Verbesserungen bei der Erfassung der Tiere, dieses Bild modifiziert werden. FRAGOSO & LAVELLE (1987) fanden beispielsweise in verschiedenen Ausprägungsformen eines süd-mexikanischen Regenwaldes bis zu 11 Arten (etwa ein Drittel davon Baumbewohner), deren Gesamtpopulation mit 120 Ind./m² und einer Biomasse von 43 g/m² Frischgewicht Werte erreichte, die in der Größenordnung gut besiedelter mitteleuropäischer Laubwälder liegen. Auch in anderen Primärwäldern, z.B. Brasiliens, dominiert die Biomasse der Regenwürmer gegenüber der anderer Makrofauna-Gruppen (CHAUVEL et al. 1987, HÖFER et al. im Druck). Bei einem Vergleich der Regenwurm-Zönosen an 12 Regenwald-Standorten stellten die Regenwürmer 51% der gesamten terrestrischen Tierbiomasse, gefolgt von den Termiten mit 13% (FRAGOSO & LAVELLE 1992). Aufgrund der extremen Größenunterschiede tropischer Regenwürmer (z.B. in einem amazonischen Primärwald mit Biomassen zwischen 10 mg und 35 g Frischgewicht bei Längen von ca. 2 bis ca. 110 cm) gibt es keine direkte Korrelation zwischen der Abundanz und Biomasse an einem Standort (RÖMBKE et al. 1999). Da zudem große Tiere äußerst ungleichmäßig verteilt vorkommen, sagen Durchschnittswerte wenig über die Bedeutung der Regenwürmer an einem Standort aus, außer über die Tatsache, dass diese Tiergruppe nicht vernachlässigbar ist.

In den Tropen dominieren andere Regenwurm-Familien als die in den gemäßigten Breiten dominanten Lumbriciden, z.B. die Glossoscolecidae in Süd- und Mittelamerika, die Eudrilidae in Afrika oder die Megascoclecidae in Südostasien. Zunehmend werden in vielen tropischen Gebieten jedoch einheimische Regenwürmer durch eingeschleppte (peregriane) Arten verdrängt. Die tropischen Regenwürmer unterscheiden sich morphologisch nur wenig von europäischen Arten (Ausnahme sind die tentakelförmigen „Kopflappen“ bei einigen Arten, z.B. bei *Thamnodrilus tenkatei* oder *Anteus distinctus*), doch können sie erheblich größer werden: Arten wie *Megascoclecoides australis* aus Australien oder *Rhinodrilus faffner* aus Brasilien werden über 2 m lang (Taf. 2 a,b). Dementsprechend groß sind dann nicht nur die Ei-Kokons (über 5 cm lang bei Glossoscoleciden aus Kolumbien; ZICSI & CSUZDI 1997), sondern auch die Exkrementhaufen (bis ca 10 cm Durchmesser; Taf. 2 c).

Über die Lebensweise dieser extrem großen Würmer ist wenig bekannt, doch scheinen sie permanente, bis in eine Tiefe von mehreren Metern reichende Tunnel zu bewohnen. AYALA et al. (1972) berichten, dass eine

Art der Gattung *Thamnodrilus* bei Störungen oder Angriffen, z.B. durch Nattern, eine klebrige Flüssigkeit absondern kann, mit der eine Tunnelröhre teilweise oder vollständig ausgefüllt wird, so dass sich der Wurm in größere Tiefen zurückziehen kann. Im Gegensatz zu manchen dramatischen Berichten des 19. Jahrhunderts sind die meist erstaunlich "weichen" Riesenregwürmer für andere Tiere völlig ungefährlich. Wenn sie an die Oberfläche kommen, werden sie von Indianern in Süd-Venezuela sogar als Nahrung genutzt.

Ökologisch lassen sich Regenwürmer weltweit in drei Gruppen einteilen (BOUCHÉ 1977): Streuschichtbewohner (Epigées), Mineralschichtbewohner (Endogées) und Tiefgräber (Anéciques). Allerdings weichen die jeweiligen Anteile dieser drei Gilden an der Regenwurmfauuna in den Tropen von denjenigen in unseren Breiten ab: In den tropischen Regenwäldern fehlen häufig die für die Holarktis typischen Vertikalgräber (Anéciques), zu denen beispielsweise der bekannteste holarktische Regenwurm, *Lumbricus terrestris*, gehört. Wenn sie vorkommen, wie z.B. in Süd-Venezuela (NEMETH & HERRERA 1982), dann sind sie kleinräumig sehr heterogen verteilt und dürften den Streuabbau weniger stark beherrschen als in Wiesen und Mullwäldern gemäßiger Breiten.

Auf der anderen Seite sind die Mineralschichtbewohner der Tropen ökologisch oft wesentlich stärker differenziert, je nach Nahrungsmenge und -qualität. Deshalb hat LAVELLE (1983) eine weitere Unterteilung in oligo-, meso- und polyhumics eingeführt. Die Ursache dürfte in dem sehr variablen Gehalt an organischer Substanz in tropischen Böden zu suchen sein, die zudem oft wegen ihres hohen Gehaltes an Alkyl-C und der daraus resultierenden Polymethylenstruktur nur schwer aufschließbar ist. Wenn aber einzelne Arten wie *Pontoscolex corethrus* aufgrund ihrer Ausstattung mit symbiotischen Mikroorganismen fähig sind, diese Nahrungsquellen zu nutzen, dann können sie hochdominant werden, wie dies beispielsweise in Böden auf Weideflächen geroderter Waldstandorte im brasilianischen bzw. peruanischen Amazonasgebiet festzustellen ist (BARROS, pers. Mittl., RÖMBKE & VERHAAGH 1992). Freilandbeobachtungen in landwirtschaftlich genutzten Böden Australiens deuten daraufhin, dass diese Spezies ihren Kohlenstoffbedarf weder aus den komplexen organischen Verbindungen der Humusfraktion des Bodens noch aus der Streu deckt (SPAIN et al. 1990). Versuche mit radioaktiv markiertem Kohlenstoff weisen darauf hin, dass die Würmer Wurzelauausscheidungen und die mit den Wurzeln assoziierten Mikroorganismen aufnehmen. BAROIS et al. (1987) halten *Pontoscolex corethrus* für fähig, ähnlich wie manche Termiten-Arten, mit Hilfe von Darmsymbionten Luftstickstoff zu fixieren, was den Tieren die Nutzung extrem nährstoffarmer Substrate erleichtern dürfte. Nur der Vollständigkeit halber sei erwähnt,

dass zu dieser Gruppe auch einige wenige räuberische Arten gehören (z.B. der Gattung *Agastrodrilus* in Savannenböden der Elfenbeinküste; LAVELLE 1983). Die häufigste Regenwurm-Gruppe in tropischen Regenwäldern sind die oft kräftig gefärbten Streuschichtbewohner (Epigées), zu denen auch viele arboricole Arten des Stamm- und Kronenraumes, speziell in den „sols suspendus“ und „sols d'épiphytes“, zu zählen sind (z.B. die blau irisierende Art *Eutrigaster sporadonephra* aus mexikanischen Bromelien (FRAGOSO & ROJAS-FERNANDEZ 1996). Solche arboricolen Regenwürmer kommen in gemäßigten Breiten kaum vor (Ausnahme in Mitteleuropa: *Lumbricus eiseni* – einer aufgrund ihrer Lebensweise oft übersehenen Art; RÖMBKE 2000). Die Nahrungsansprüche dieser Regenwürmer sind weitgehend unbekannt; man nimmt an, dass neben polysaprophagen Arten und spezialisierten Pilzfressern auch solche Arten vorkommen, die Wurzeln als Nahrungsquelle nutzen.

Es gibt nur wenige Untersuchungen über die Leistungen tropischer Regenwürmer, aber die bisherigen Ergebnisse, vor allem aus Süd- und Mittelamerika, deuten eine den Verhältnissen in den gemäßigten Breiten durchaus vergleichbare Rollenvielfalt im bodenbiologischen Geschehen an, vor allem in den oberen Bodenschichten, der so genannten Drilosphäre (LAVELLE et al. 1992): Verbesserung der physikalischen Eigenschaften, speziell der Wasserleit- und -haltefähigkeit durch Grabaktivität, Durchmischung von Mineralboden und organischer Substanz mit Bildung von sehr stabilen Aggregaten, selektive Anreicherung von Nährstoffen wie Calcium im Kot, Stimulierung und Regulation der mikrobiellen Aktivität durch Verbreitung bzw. selektiven Fraß oder wiederum im Kot (LAL 1988, MULONGOY & BEDORET 1989). Besonders hervorzuheben ist ihre Rolle beim Streuabbau, vor allem bei der Fragmentierung des Laubs und bei der Einarbeitung des Humus in den Boden (FRAGOSO & LAVELLE 1995). Aufgrund dieser, das gesamte Teilökosystem Boden beeinflussenden Aktivitäten, werden Regenwürmer, speziell Tiefgräber, als "ecosystem engineers" bezeichnet; das heißt sie schaffen erst den Lebensraum für andere Bodenorganismen (LAVELLE et al. 1997). Diese hohe Wertigkeit führte in den letzten Jahren dazu, sie – z.B. in Peru oder Indien – aktiv zur Bodenverbesserung, speziell der Förderung der Bodenfruchtbarkeit einzusetzen (LAVELLE et al. 1998).

Aufgrund der Größe und Menge von Regenwurmexkrementen besteht an verschiedenen tropischen Standorten, wie z.B. den Savannen Sierra Leones (Taf. 2 d), die oberste Bodenschicht oft quadratkilometerweise aus organo-mineralischen „Krümeln“, die ihre Stabilität jahrelang behalten und damit den Wasserhaushalt positiv beeinflussen können. Auch kleinere Arten produzieren, bei täglichen Fraßraten vom 5-30fachen des eigenen Körpergewichts, sehr große Mengen an Kotkrümeln, so z. B. *Pontoscolex corethrus* in einem

Regenwald der Elfenbeinküste mit jährlich 15-30 t/ha (NOOREN et al. 1995). Dabei können Regenwürmer und Termiten dieselben Bodenschichten nutzen; eine Regenwurmart in Sri Lanka, *Notoscolex termiticola*, lebt sogar – und möglicherweise ausschließlich – in Termitenhügeln (ESCHERICH 1911).

Insgesamt lässt sich die ökologische Rolle der Regenwürmer in tropischen Regenwäldern derzeit wie folgt zusammenfassen: Wie Termiten beeinflussen sie natürliche und anthropogen veränderte Bodeneigenschaften stark, insbesondere die Bodenfruchtbarkeit. Die jeweilige Dominanz einer dieser beiden Tiergruppen an einem Standort hängt dabei sehr vom Klima ab, denn Regenwürmer scheinen jährliche Niederschläge von mindestens 800 mm zu benötigen, während Termiten auch in trockeneren Gebieten vorkommen (LAVELLE et al. 1997, LEE 1985).

Ameisen

Während die ökologische Bedeutung der Termiten und Regenwürmer im wesentlichen im Abbau von Holz und Streu und dem sich daraus ergebenden Einfluss auf den Stoff- und Energiehaushalt liegt, ist das ökologische Wirkungsspektrum der Ameisen im Ökosystem tropischer Regenwälder breiter gefächert, was angesichts von 500 und mehr Ameisenarten, die sich hier auf wenigen Hektar finden lassen (BRÜHL et al. 1998, VERHAAGH 1990, ROSCISZEWSKI 1995), nicht verwundern kann. Aber nicht nur die lokal auftretenden Artenzahlen sind in Tiefland-Regenwäldern beeindruckend, sondern auch der Anteil an den Individuenzahlen, die Ameisen unter der gesamten Bodenmakrofauna stellen. Sie erreichen bereits 27% in kleinen (0,035 m²) Berlese extrahierten Stecherproben (VERHAAGH et al. im Druck) in Brasilien (Manaus) und rund 49 % bis 70% in per Hand oder Exhaustor ausgelesenen bzw. Berlese extrahierten Quadratproben von 0,25 bis 1 m² Größe (BECK 1971, Brasilien, Manaus; LEVINGS & WINDSOR 1982, Panama, Barro Colorado Island BCI; WILLIAMS 1941, Panama, BCI). WILLIAMS (1941) gibt auch den Anteil der Ameisen an der gesamten Bodenmeso- und Bodenmakrofauna an, also inklusive der Springschwänze (Collembola) und Milben (Acari). Er betrug in seinen Untersuchungen 25%. Die von BECK (1967, 1971) aufgrund der Zahlen von WILLIAMS (1941) geäußerte und häufig in der Literatur zitierte (z. B. FITTKAU & KLINGE 1973; HÖLLDOBLER & WILSON 1990, ALONSO & AGOSTI 2000) Vermutung, dass Ameisen und Termiten sicher 75% der Biomasse der Bodenfauna stellen, ist allerdings bis heute nicht durch konkrete Zahlen untermauert worden. Konkrete Daten zur Biomasse der Bodenameisen sind dagegen rar. In den Untersuchungen von VERHAAGH et al. im Druck) in Zentralamazonien betrug der Anteil der Ameisen an der Biomasse der Bodenmakrofauna (also ohne Milben und Springschwänze) 7%. Da die verwendete Methode, kleine Stecherproben mit ansch-

ließender BERLESE-Extraktion, Ameisen in Anzahl und Größe klar unterrepräsentiert, dürfte die Biomasse in adäquaten Quadratproben bei 15-20% der Bodenmakrofauna liegen. Bei all diesen Werten ist allerdings zu bedenken, dass die bislang benutzten gängigen Methoden zur Erfassung der Bodenfauna für Ameisen (wie für Termiten) weitgehend inadäquat sind, da der Großteil der Population sich in mehr oder weniger tief im Boden befindlichen Nestern oder in harten Oberflächennestern befindet und durch diese Methoden gar nicht erfasst wird.

Ameisen stellen auch meist den Großteil der Individuenzahl und Biomasse bei Faunenerhebungen in den Kronen tropischer Regenwälder mittels Insektizid-Benebelung (canopy fogging). Er liegt nach den bisherigen Untersuchungen meist bei über 40% (3-94 %) der Gesamtindividuenzahlen (einschließlich Milben und Collembolen) und bei rund 1/3 (16-57 %) der Biomasse (s. Übersicht in TOBIN 1995, sowie ADIS et al. 1997, FLOREN & LINSENMAIR 1997, GUILBERT 1997). Aber auch bei dieser Methode stellt sich die Frage, welcher Prozentsatz der Ameisen- und Termitenkolonien, die sich häufig im Innern von Totholz oder in kompakten Nestkonstruktionen befinden, überhaupt erfasst wurde.

Viele Ameisenarten haben ein breites Nahrungsspektrum, das lebende und tote Tiere, aber auch pflanzliche Stoffe (meist Pflanzensäfte) umfasst. Auf der anderen Seite gibt es unter den Ameisen zahlreiche ausgesprochene Nahrungsspezialisten, und zwar in einem doppelten Sinn: (1) Arten, die fast ausschließlich eine bestimmte Nahrung zu sich nehmen und (2) Arten, zu deren Nahrungsspektrum eine sehr spezielle, von den meisten Ameisen nicht genutzte Ressource gehört. Generell umfasst das von Ameisen im Regenwäldern genutzte Nahrungsspektrum folgende Bandbreite: lebende Wirbellose (meist Arthropoden), in seltenen Fällen auch kleine Wirbeltiere, Aas (tote Arthropoden und andere Wirbellose, aber auch Wirbeltierkadaver), Samen oder deren fleischige Anhänge (= Elaiosomen), Fruchteile, Pollen, Nährkörperchen spezieller Pflanzen, auf denen sie wohnen (Myrmecophyten), zuckerhaltige Säfte aus (meist extrafloralen) Nektarien und anderen Pflanzenteilen (Blätter, Sprosse, Rinde), süßen Kot ("Honigtau") von Pflanzensaugern (Homoptera: Coccidae, Membracidae, Aphidae u. a.), Pilze sowie Blätter und Blüten, die die bei den Bauern berüchtigten Blattschneiderameisen allerdings nicht direkt verwerten können, sondern durch Pilze abbauen lassen. Zur Gruppe der Blattschneider (Attini) gehören außerdem Arten, die tatsächlich als Saprophagen agieren, indem sie organische Bestandteile der Streu zur Pilzzucht nutzen (ANDRADE & BARONI URBANI 1999, BROWN 2000, CHAPELA et al. 1994, HÖLLDOBLER & WILSON 1990, HUXLEY & CUTLER 1991, TOBIN 1994, VERHAAGH 1994).

Die bekanntesten unter den Beutegreifern sind die Treiber- oder Wanderameisen (Taf. 3 a). Arten mit derart „nomadischer“, ohne dauerhaftes Nest auskom-

mender Lebensweise haben sich in den Tropen Asiens, Afrikas und Südamerikas in unterschiedlichen Ameisengruppen entwickelt. Viele dieser Wanderameisenarten überfallen in langen Kolonnen hauptsächlich die Nester anderer Ameisen oder die von Wespen, sei es im Boden oder hoch in den Bäumen. Andere Arten, z.B. in Afrika solche aus der Gattung *Dorylus* oder in Südamerika *Eciton burcheilli* und *Labidus praedator*, durchkämten auf ihren Beutezügen den Waldboden in breiten Kolonnen und tragen alles, was sie überwältigen und zerstückeln können, zu ihren temporären Nistplätzen. Das Beutespektrum solcher „Schwarmjäger“ ist beträchtlich, und sie können offensichtlich lokal einen beträchtlichen Einfluss auf die Populationsgröße und Artenstruktur von bodenbewohnenden Tiergruppen wie Ameisen, Schaben, Spinnen und Heuschrecken ausüben (GOTWALD 1995, RETTENMEYER et al. 1983, ROSCISZEWSKI & MASCHWITZ 1994, SCHNEIRLA 1971, VIEIRA & HÖFER 1994, 1998).

Unter den räuberisch lebenden Ameisen gibt es in den Regenwäldern der Erde ausgesprochene Spezialisten, hauptsächlich in den Unterfamilien Ponerinae und Myrmicinae, die sich, soweit aus bisherigen Beobachtungen geschlossen werden kann, ausschließlich oder überwiegend von einer Beutetiergruppe ernähren (BROWN 2000, HÖLLDOBLER & WILSON 1990). So tragen *Discothyrea*- und *Proceratium*-Arten Arthropodeneier ein (BROWN 1957); *Thaumatomyrmex*-Arten fangen stark beborstete Tausendfüßer (Polyxeniden), die sie mit ihren mehrspitzigen Mandibeln vor dem Verzehren entborsten (BRANDÃO et al. 1991), und manche *Leptogenys*-Arten sind mit ihren säbelförmigen Mandibeln auf Asseln in Streu und Totholz spezialisiert, wie dies auch von morphologisch ähnlichen Arten aus anderen Ökosystemen bekannt ist (LEVIEUX 1983, WHEELER 1904). Einige große Ponerinen, so *Pachycondyla commutata* in Amazonien, überfallen in größeren Gruppen Termitennester der Gattung *Syntermes* und tragen die erbeuteten Bewohner im Gänsemarsch zu ihrem Nest (WHEELER 1936). Die weltweit in tropischen Regenwäldern in der Streu oder im Epiphytenhumus lebenden, nur wenige Millimeter großen Dacetinen haben sich dagegen auf kleine saprophage Streubewohner wie Collembolen und Dipluren als Beute spezialisiert. Einige Arten erdolchen ihre Beute mit langen, dornenbesetzten Schnappkiefen, andere schleichen sich langsam an ihre Beute heran, ergreifen sie mit ihren kurzen Mandibeln und lähmen sie mit einem Stich ihres Stachels.

Samenfresser (Ernteameisen) spielen in den Regenwäldern im Gegensatz zu offenen Graslandschaften nur eine geringe Rolle (FELDMANN et al. 2000, LEVEY & BYRNE 1993); allerdings transportieren auch manche Regenwald-Ameisen ähnlich wie es aus anderen tropischen Wäldern (VOIGT et al. im Druck), Savannen oder Halbwüsten bekannt ist, Samen zu ihren Nestern, die

für sie aufgrund von anhaftenden Substanzen, Resten des Fruchtfleisches oder speziellen fleischigen, nährstoffreichen Anhängseln (Elaiosomen) attraktiv sind. Solche Arten können je nach Verhalten zur Samenverbreitung beitragen oder den Anteil keimfähiger Samen drastisch verringern, wie dies in aufgegebenen Agrarflächen in Amazonien nachgewiesen wurde (NEPSTAD et al. 1996). Auch die berühmten „Ameisengärten“ der amazonischen Regenwälder, die erstmals von ULE (1902) beschrieben wurden (Taf. 3 b), entstehen auf diese Weise, da bestimmte Ameisen für sie attraktive Samen in ihre Kartonnester eintragen, wo sie später keimen und bestens mit Nährstoffen aus dem Ameisennest versorgt sind. Nach Absterben der Kolonie oder Aufgabe der Nester stellen diese und andere arboricole Nester eine wichtige Nährstoffressource für saprophage Organismen im Kronenraum und, nach dem Herunterfallen, auch am Boden dar.

Eine häufige Lebensweise unter Ameisen ist das Sammeln von „Honigttau“, den zuckerhaltigen Ausscheidungen pflanzensaugender Homopteren (BLÜTHGEN et al. 2000, HÖLLDOBLER & WILSON 1990); dies ist aber eher eine Art von Herbivorie und hat mit dem Destruentensystem i. d. R. wenig zu tun. Allerdings reichern bodennistende Ameisen wie z.B. *Ectatomma tuberculatum* (Taf. 3 c) auf diese Weise Nährstoffe im Boden an (s.u.). Eine weitere Ausnahme bilden kleine Schuppenameisen (Formicidae) der Gattung *Acropyga*, die sich von den Ausscheidungen von an Wurzeln lebenden Schildläusen ernähren. Deren Saugtätigkeit beeinflusst das Wurzelwachstum der betroffenen Pflanzen (BÜNZLI 1935).

Ameisennester sind wie Termitenbauten ein wichtiger Faktor in der Nährstoffdynamik des Bodens, nicht nur weil sie mit Nährstoffen angereichert sind, sondern auch weil der Boden im Nest und in seiner Umgebung von den Tieren ständig bewegt und durchlüftet wird. Viele Pflanzen ziehen mit den Wurzeln Nährstoffe aus der unmittelbaren Umgebung solcher Nester. In dieser Hinsicht kommt den Blattschneiderameisen in den Neotropen eine besondere Bedeutung zu, insbesondere den rund 40 Arten der Gattungen *Atta* und *Acromyrmex*. Ausgewachsene Nester von *Atta* nehmen Flächen von über 100, ja manchmal bis zu 600 m² ein (Taf. 3 d), deren nach Millionen zählende Bewohner Hunderte von Kammern bis zu drei, vier oder mehr Meter in die Tiefe graben. In den oberen Nestkammern züchten Blattschneider einen Pilz, zu dessen Versorgung große Mengen an frischen Blattstücken von vielen verschiedenen Pflanzen abgeschnitten und eingetragen werden (Taf. 3 e). Die Blattstücke werden zerkaut und als Pellets in den Pilzgarten eingebettet. Nur der Pilz besitzt die zum Celluloseabbau nötigen Enzyme, ja er versorgt die Ameisen sogar mit proteinabbauenden Enzymen, die sie selbst nicht besitzen (BOYD & MARTIN 1975). Die Ameisen ernähren ihre Brut ausschließlich mit diesem Pilz,

während die Arbeiterinnen den größeren Teil ihres Energiebedarfs über die Pflanzensäfte decken, die sie beim Schneiden und Zerkauen der Blätter aufnehmen (QUINLAN & CHERRETT 1979). Die nicht nutzbaren Reste der Pilzgärten werden von den Ameisen in Abfallkammern tief im Boden verstaut oder an die Bodenoberfläche transportiert.

Wenn auch die Blattschneiderameisen in Kulturen enorme Schäden anrichten können, so sind sie in den Regenwäldern ein außerordentlich wichtiges Glied der Nährstoffkreisläufe. Sie bringen lebende, d.h. noch relativ nährstoffreiche Blattsubstanz direkt in den Boden ein und veranlassen die Pflanzen, neue Blätter auszutreiben; allein für die Gattung *Atta* wurde eine Konsumtion von 12-17% der Blattproduktion neotropischer Wälder errechnet (CHERRETT 1986). Demgegenüber konsumieren in gemäßigten Wäldern alle Herbivoren zusammen meist nur 5-10% der Primärproduktion. Durch die Abfallhaufen von *Atta*-Nestern fließen 16-98mal größere Nährstoffmengen als durch die Streuauflage darüber. Dass die Pflanzen davon profitieren, zeigt sich an der Feinwurzdichte, die in den Nestern viermal höher ist als im umgebenden Boden (HAINES 1978). Wenn die Blattschneiderameisen im weiteren Sinne (Tribus Attini) auch in erster Linie als Quasi-Herbivore auffallen, greifen sie doch auch in das Abbaugeschehen der Bodenstreu direkt ein. So sammeln *Atta*- und *Acromyrmex*-Arten auch frisch gefallene Blütenblätter auf, und kleinwüchsige Arten anderer Gattungen wie *Apterostigma*, *Cyphomyrmex*, *Mycocepurus* u.a. tragen Arthropodenkot, Stücke der Chitinpanzer toter Insekten und andere Teile der Streuschicht ein, um darauf in ihren Nestern ähnlich wie *Atta* oder *Acromyrmex* Pilze zu züchten (CHAPELA et al. 1994, WEBER, 1972).

Als letzter wichtiger Aspekt der Bedeutung von Ameisen für die Ökologie des Bodenkompartmentes im tropischen Regenwald seien die vertikalen Wanderungen genannt, die zahlreiche Ameisen unternehmen und die von BECK (1971) geäußerte Ansicht "Ameisen bewegen sich außerhalb ihrer Nester praktisch nur auf der Bodenoberfläche" klar widerlegen. Solche Arten (z.B. *E. tuberculatum*, *Paraponera clavata*) tragen durch ihre Futtersuche in den oberirdischen Straten des Lebensraumes zu einer Konzentration von Nährstoffen im Boden bei.

Schlussbetrachtung

Bodentiere wie Regenwürmer und Termiten sind nicht nur über die Nahrungsaufnahme und -verarbeitung in der Zersetzerkette an den Prozessen der Bodenbildung beteiligt, sondern auch über ihre oft beträchtliche Bau- und Grabaktivität. Letztere zeichnet auch Bodentiere aus, die überwiegend keine Zersetzer sind, wie die Ameisen. Weil sie Hohlräume (Gänge, Kammern) im Boden anlegen, und bei Nahrungssuche und Nestbau die mineralischen und organischen Bodenbe-

standteile kräftig durchmischen, sind alle drei Tiergruppen an der Ausbildung der Bodenstruktur beteiligt. Regenwürmer tun sich weiterhin dadurch hervor, dass bei der Dampassage ihrer Nahrung Ton-Humus-Komplexe gebildet werden, ein für die Humusanreicherung im Boden entscheidender Prozess. Außerdem bestehen die Kotballen mancher Bodentiere aus nur schwer abbaubaren Verbindungen. Termiten und Ameisen lagern zudem häufig schwer zersetzbare Substanzen in ihren oft sehr großen Nestbauten ab, wodurch Nährstoffe konzentriert und teilweise sogar Vorräte ausgebildet werden, ein wichtiger Aspekt in den sonst durch eher schnellen Abbau gekennzeichneten tropischen Ökosystemen. Regenwürmer, Termiten und Ameisen können beträchtliche Bodenmengen umsetzen, und man kann sich vorstellen, dass dies auch in geologischen Zeiträumen zu langfristig spürbaren Veränderungen der Erdoberfläche geführt haben kann. So können eventuell die tiefgründigen Verwitterungsprofile tropischer Böden auf die besonders hohe Aktivität der Bodenfauna in diesen Breiten zurückgeführt werden. Allerdings werden lokal auffällige Bodeneigenschaften oft vorschnell dem Wirken der Bodenfauna zugeschrieben. Hier herrscht noch großer Forschungsbedarf.

Es fällt auf, dass zwei der drei hier behandelten Tiergruppen den sozialen Insekten zuzurechnen sind. Während in den gemäßigten Breiten nur Ameisen in manchen Ökosystemen hohe Dichten erreichen (BRIAN 1978, HIGASHI & YAMAUCHI 1979, SEIFERT 1986), Bienen und Wespen jedoch nicht, und Termiten gar nicht vorkommen, sind alle wichtigen Nährstoffflüsse der Tropenwälder (Zersetzer-, Herbivoren-, und Zoophagen-Kette) von der Dominanz sozialer Insekten geprägt. Die Vorteile einer sozialen Lebensweise wurden von WILSON (1992) deutlich hervorgehoben. Die für eine erfolgreiche Produktion von Nachkommen notwendigen Handlungsabläufe werden bei solitär lebenden Insekten oft von Störungen unterbrochen und dann nicht zu Ende geführt; das Tier bleibt ohne Nachkommen. Wenn aber in einer Kolonie sozialer Insekten Einzelindividuen ausfallen, so springen andere in die Bresche und können die begonnene Aufgabe zu Ende führen. Des weiteren kann eine Kolonie, in der Hunderte oder Tausende genetisch gleicher, ersetzbarer Soldaten leben, mit viel mehr "Einsatz" verteidigt werden, als von einem Einzeltier, das sein Leben und damit den Fortbestand seines Erbguts schützen muß. Ein so verteidigter guter Nistplatz wird mit größerer Wahrscheinlichkeit an direkte Nachkommen oder Artgenossen weitergegeben. Die Nester mancher Termitenarten überdauern Jahrhunderte, da der sehr stabile Bau von immer neuen Generationen wieder besiedelt wird.

Regenwürmer und Termiten kommen oft zusammen vor, sind in ihrer Verbreitung aber dennoch oft vikariierend (LAVELLE et al. 1992); Regenwürmer bevorzu-

gen feuchtes Milieu mit jährlichen Niederschlägen >800 mm, Termiten kommen auch in semi-ariden und ariden Gebieten vor und werden dort dann hochdominant. Regenwürmer bevorzugen auch die Böden mit höherem Nährstoffgehalt, während Termiten noch mit ärmsten Substraten zurecht kommen, wo sie wiederum auch hochdominant sein können. Sehr wahrscheinlich ist es auch hier wieder die soziale Lebensweise, welche die Termiten befähigt, selbst unter widrigen Außenbedingungen, zumindest innerhalb ihrer Bauten, einen Lebensbereich günstiger Bedingungen zu schaffen. So können sie in Trockengebieten Wasser aus bis zu mehreren Metern Tiefe holen und die Nährstoffe aus ärmstem Substrat so konzentrieren bzw. zusätzlich über ihre Darmsymbionten mit Nährstoffen wie Stickstoff anreichern, dass ein Überleben möglich ist. Entsprechend führt ihre Aktivität oft zur Ausbildung eines Nährstoffmosaiks: Nährelemente werden in oder unter Nestbauten punktuell konzentriert und können dort von den Pflanzen auch wieder ausgebeutet werden. Termitenbauten sind in Südamerika auch bei der Entstehung einer bestimmten Landschaftsform beteiligt, die in Brasilien "Campos de Murunduns" genannt wird (Taf. 4 a). Es handelt sich um flache, abflußlose Senken, deren Boden wasserundurchlässig ist, und die sich in der Regenzeit mit Wasser füllen. Hier können nur einjährige Pflanzen wachsen. Nur auf und um Termitenbauten, die, wahrscheinlich in Trockenzeiten entstanden, in diesen Savannen zu finden sind, stehen auch Büsche und Bäume (Taf. 4 b). Die Bauten erheben sich manchmal nur wenige Zentimeter über die Staunässe heraus, aber die hierdurch bereits ermöglichte Belüftung des Bodens (der an diesen Stellen im Wesentlichen aus Termitenmaterial besteht) scheint den mehrjährigen Pflanzen bereits das Wachstum zu ermöglichen. Allerdings ist die Entstehung dieser Landschaftsform noch nicht ganz genau geklärt, und in manchen Fällen scheint es sich bei den "Murunduns" auch um Erosionsformen zu handeln. Ähnliche von Termiten und/oder Regenwürmern bedingte Mikroreliefs und Landschaftsformen sind auch aus Kolumbien ("zurales"; GOOSEN 1971), Venezuela ("lombricales"; SARMIENTO 1984) und Bolivien ("sartenejales"; RÖMBKE & HANAGARTH 1994) bekannt. Die Makrofauna tropischer Regenwälder stellt neben Mikroorganismen und der Mesofauna nur einen Teil der für die Zersetzungsprozesse verantwortlichen Organismen dar. Dennoch ist es sicherlich der Makrofauna zuzuschreiben, wenn in Regenwäldern die Streumineralisation (also der vollständige Abbau der organischen Substanz bis hinab zu den wieder von Pflanzen aufnehmbaren anorganischen Ausgangsstoffen) viel schneller vonstatten geht als in Wäldern gemäßigter Breiten. Die Makrofauna – und hier sind außer den bisher behandelten auch noch Tausendfüßer (Diplopoda) und Asseln (Isopoda) als örtlich wichtige Gruppen zu nennen – ist zwar nicht zahlenmäßig, aber

von der Biomasse her dominierend (60-82% der gesamten Bodenfauna, HÖFER et al. im Druck), und tatsächlich hochaktiv, was die Umsetzung großer Streumengen betrifft. Unter experimentellem Ausschluss der Makrofauna in Streubeuteln mit Maschenweiten unter 250 µm gingen die Streuabbauraten auf 1/3 bis 1/5 der unbeeinflussten Abbauraten zurück (HÖFER et al. im Druck). Weiterhin sind die mit Mikroorganismen vergesellschafteten Bodentiere (Regenwürmer, Termiten, manche Ameisen) zum Aufschluss sonst nicht verwertbarer Nahrungsstoffe in der Lage. Wenn die Funktion der Makrofauna tatsächlich im wesentlichen darin bestehen sollte, die Mikroflora den Weg zu ebnen, wie es BRUSSAARD & JUMA (1996) ausdrücken, dann ist es gerade den mit endo- oder exogenen Symbionten eng vergesellschafteten Termiten und Blattschneiderameisen gelungen, diese Interaktion zu einem besonders effektiven Werkzeug im Kampf ums Überleben auf ärmsten Standorten zu machen.

Angesichts der Tatsache, dass Regenwälder auf allen Kontinenten sehr stark von der Zerstörung bedroht sind, soweit sie nicht überhaupt schon, wie in Westafrika und Teilen Südostasiens, fast völlig vernichtet wurden, ist die Entwicklung angepasster und nachhaltiger Nutzungsformen vielleicht die einzige Chance, das gegenwärtige Zerstörungstempo zu verlangsamen und damit die Einsicht in die Einmaligkeit und Unwiederbringlichkeit der tropischen Lebensräume und ihrer Lebensgemeinschaften zu ermöglichen. Die Untersuchung der Zersetzungsprozesse als Schlüsselabläufe der Nährstoffkreisläufe trägt dazu bei, diese Kreisläufe besser zu verstehen und Nutzungsmodelle zu entwickeln, die den Besonderheiten dieser fragilen Ökosysteme gerecht werden.

Literatur

- ADIS, J. (1987): Extraction of arthropods from neotropical soils with a modified Kempson apparatus. – *J. Trop. Ecology*, **3**: 131-138.
- ADIS, J., PAARMANN, W., FONSECA, C. R. V. DA, RAFAEL, J. A. (1997): Knockdown efficiency of natural pyrethrum and survival rate of living arthropods obtained by canopy fogging in Central Amazonia. – In: STORCK, N. E., ADIS, J. & DIDHAM, R. K. (eds.): *Canopy arthropods*: 67-81; London (Chapman & Hall).
- ALONSO, L. E. & AGOSTI, D. (2000): Biodiversity studies, monitoring, and ants: an overview. – In: AGOSTI, D., MAJER, J. D., ALONSO, L. E. & SCHULTZ, T. R. (eds.): *Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity*: 1-8. Washington (Smithsonian Institution Press).
- AMELUNG, W., MARTIUS, C., BANDEIRA, A. G., GARCIA, M. V. B., ZECH, W. (im Druck): Lignin characteristics and density fractions of termite nests in an Amazonian rain forest - indicators of termite feeding guilds? – *Soil Biol. Biochem.*
- ANDERSON, J. M., & INGRAM, J. I. (1993): *Tropical Soil Biology and Fertility: A handbook of methods*. – 2nd ed.; Wallingford, U.K. (CAB International).

- ANDERSON, J. M. & SWIFT, M. J. (1983): Decomposition in tropical forests. – In: SUTTON, S. L., WHITMORE, T. C., CHADWICK, A. C. (eds.): Tropical rain forest: Ecology and management, Special Publication No.2 of the British Ecological Society: 287-309; Oxford (Blackwell Sci. Publ.).
- ANDRADE, M. L. DE & BARONI URBANI, C. (1999): Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present. – Stuttgart Beitr. Naturk., Ser. B, Nr. 271: 1-889.
- APOLINÁRIO, F. B. (1993): Composição faunística e hábitos de nidificação de térmitas (Insecta: Isoptera) em floresta de terra firme da Amazônia Central. – 72 pp.; Master thesis, INPA/FUA, Manaus.
- AYALA, S. C., JOHNSON, C., MORRIS, B., ROONEX, B., STUART, A. & WOODHULL, B. (1972): A colony of giant Andean earthworms. – *BioScience*, 22: 299-301.
- BAROIS, I., VERDIER, B., KAISER, P., MARIOTTI, A., RANGEL, P. & LAVELLE, P. (1987): Influence of the tropical earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae) on the fixation and mineralization of nitrogen. – In: BONVICINI PAGLIAI, A. M. & OMODEO, P. (eds.): International Symposium on Earthworms, Bologna, Italia 1985: 151-158; Modena (Mucchi).
- BATALHA, L. S., SILVA FILHO, D. F. & MARTIUS, C. (1995): Using termite nests as a source for organic matter in agro-silvicultural production in Amazonia. – *Scientia Agricola* (Piracicaba), 52 (2): 318-325.
- BECK, L. (1967): Die Bodenfauna des neotropischen Regenwaldes. – *Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica*, 5 (Zoologia): 97-101.
- BECK, L. (1971): Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes. – *Amazoniana*, 3: 69-132.
- BECK, L. (1993): Zur Bedeutung der Bodentiere für den Stoffkreislauf in den Wäldern. – *Biologie in unserer Zeit*, 23 (5): 286-294.
- BECK, L. (2000): Streuabbau und Bodenfauna in Wäldern gemäßigter und tropischer Breiten. – *Carolinea*, 58: 243-256.
- BECK, L., HÖFER, H., MARTIUS, C., RÖMBKE, J. & VERHAAGH, M. (1997): Bodenbiologie tropischer Regenwälder. – *Geographische Rundschau*, 49 (1): 24-31.
- BIGNELL, D. E. (1994): Soil-feeding and gut morphology in higher termites. – In: HUNT, J. A. & NALEPA, C. A. (eds.): Nourishment and evolution in insect societies: 131-158; New Delhi (Oxford & IBH Publishing Co), Boulder (Westview Press).
- BLÜTHGEN, N., VERHAAGH, M., GOITÍA, 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.
- BOUCHÉ, M. B. (1977): Stratégies lombriciennes. – *Ecol. Bull.*, 25: 122-132.
- BOYD, N. D. & MARTIN, M. M. (1975): Faecal proteinases of the fungus-growing ant *Atta texana*: their fungal origin and ecological significance. – *J. Insect Physiol.*, 21 (11): 1815-1820.
- BRANDÃO, C. R. F., DINIZ, J. L. M. & TOMOTAKE, E. M. (1991): *Thaumatomyrmex* strips millipedes for prey: a novel predatory behaviour in ants, and the first case of sympatry in the genus (Hymenoptera: Formicidae). – *Ins. Soc.*, 38: 335-344.
- BRIAN, M. V. (1978): Production ecology of ants and termites. – 409 pp.; Cambridge (Cambridge University Press).
- BROWN, W. L. (1957): Predation of arthropod eggs by the ant genera *Proceratium* and *Discothyrea*. – *Psyche*, 64: 115.
- BROWN, W. L. (2000): Diversity of ants. – In: AOSTI, D., MAJER, J. D., ALONSO, L. E. & SCHULTZ, T. R. (eds.): Ants. Standard methods for measuring and monitoring biodiversity: 45-79. Washington: (Smithsonian Institution Press)
- BRÜHL, C. A., GUNSALAM, G. & LINSEMAIR, K. E. (1998): Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. – *J. Trop. Ecol.*, 14: 285-297.
- BRUSSAARD, L. & JUMA, N. G. (1996): Organisms and humus in soils. – In: PICCOLO, A. (ed.): Humic Substances in Terrestrial Ecosystems: 329-359; Amsterdam (Elsevier Science B.V.).
- BÜNZLI, G. H. (1935): Untersuchungen über coccidophile Ameisen aus den Kaffeefeldern von Surinam. – *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft* Zürich, 16 (6/7): 453-593.
- BURNETT, J. R. (1948): Crop production. – In: TOOTHILL, J. D. (ed.): Agriculture in the Sudan: 275-301; London (University Press).
- CHAPELA, I. H., REHNER, S. A., SCHULTZ, T. R. & MUELLER, U. G. (1994): Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. – *Science*, 266: 1691-1694.
- CHAUVEL, A., GUILLAUMET, J. - L. & SCHUBART, H. O. R. (1987): Importance et distribution des racines et des êtres vivants dans un „latossol“ argileux sous forêt amazonienne. – *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 24: 19-48.
- CHERRETT, J. M. (1986): History of the leaf-cutting ant problem. – In: LOFGREN, C. S. & VAN DER MEER, R. K. (eds.): Fire ants and leaf-cutting ants - biology and management: 10-17; Boulder.
- CORNU, S., LUIZÃO, F., ROUILLER, J. & LUCAS, Y. (1997): Comparative study of litter decomposition and mineral element release in two amazonian forest ecosystems: litter bag experiments. – *Pedobiologia*, 41: 456-471.
- DARLINGTON, J. P. E. C. (1995): Underground foraging passages and storage pits built by the termite *Syntermes molestus* in Goiania, Brazil (Isoptera: Termitidae). – *Sociobiol.*, 23 (2), 211-212.
- DEJEAN, A., & RUELLE, J. E. (1995): Importance of *Cubitermes* termitaries as shelter for alien incipient termite societies. – *Ins. Soc.*, 42 (2): 129-136.
- ESCHERICH, K. (1911): Termitenleben auf Ceylon. – 263 S.; Jena.
- FELDMANN, M., VERHAAGH, M. & HEYMANN, E. (2000): *Sericomyrmex* ants as seed predators. – *Ecotropica*, 6: 207-209.
- FITTKAU, E. J. & KLINGE, H. (1973): On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. – *Biotropica*, 5: 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: STORCK, N. E., ADIS, J. & DIDHAM, R. K. (eds.): Canopy arthropods: 344-381; London (Chapman & Hall).
- FOWLER, H. G. & WHITFORD, W. G. (1996): Soil invertebrates and the structure of desert annual plant communities. – *Ciência e Cultura*, 48 (4): 254-255.
- FRAGOSO, C. & LAVELLE, P. (1987): The earthworm community of a mexican tropical rain forest (Chajul, Chiapas). – In: BONVICINI PAGLIAI, A. M. & OMODEO, P. (eds.): On Earthworms. Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 2: 281-295; Modena.
- FRAGOSO, C. & LAVELLE, P. (1992): Earthworm communities of tropical rain forests. – *Soil Biol. Biochem.* 24: 1397-1408.
- FRAGOSO, C. & LAVELLE, P. (1995): Are earthworms important in the decomposition of tropical litter – In: REDDY, M. V. (ed.): Soil Organisms and Litter Decomposition in the Tropics: 103-112; New Delhi (Oxford & IBH Publ. Co.).
- FRAGOSO, C. & ROJAS-FERNANDEZ, P. (1996): Earthworms inhabiting bromeliads in Mexican tropical rain forests: ecological and historical determinants. – *J. Trop. Ecol.*, 12: 729-734.

- GOOSEN, D. (1971): Physiography and soils of the llanos orientales, Colombia. – 199 pp.; Ph.D. Thesis, Serie B, No. 64, University of Amsterdam; Enschede (ITC).
- GOTWALD, W. H. (1995): Army ants - The biology of social predation. – 302 pp.; Ithaca (Cornell University Press).
- GUILBERT, E. (1997): Arthropod biodiversity in the canopy of New Caledonian forests. – In: STORCK, N. E., ADIS, J., DIDHAM, R. K. (eds.): Canopy arthropods: 265-277; London (Chapman & Hall).
- HAINES, B. L. (1978): Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. – *Biotropica*, **10** (4), 270-277.
- HANNE, C. (2001): Die Rolle der Termiten im Kohlenstoffkreislauf eines amazonischen Festlandregenwaldes. – 156 S.; Dissertation, Universität Frankfurt/Main.
- HIGASHI, S. & YAMAUCHI, K. (1979): Influence of a supercolonial ant *Formica (Formica) yessensis* FOREL on the distribution of other ants in Ishikari Coast. – *Jap. J. Ecol.*, **29**: 257-264.
- HÖFER, H., MARTIUS, C. & BECK, L. (1996): Decomposition in an Amazonian rain forest after experimental litter addition in small plots. – *Pedobiologia*, **40** (6): 570-576.
- HÖFER, H., HANAGARTH, W., GARCIA, M., MARTIUS, C., FRANKLIN, E., RÖMBKE, J. & BECK, L. (im Druck): Structure and function of the soil fauna in Amazonian anthropogenic and natural ecosystems. – *Eur. J. Soil Biol.*
- HÖLDOBLER, B. & WILSON, E. O. (1990): The ants. – 732 pp.; Berlin (Springer).
- HUXLEY, C. R. & CUTLER, D. F. (1991): Ant-plant interactions. – 601 pp.; Oxford (Oxford University Press).
- JANZEN, D.H. (1976): Why tropical trees have rotten cores. – *Biotropica*, **8** (2): 110-112.
- KÖNIG, H. & BREUNIG, A. (1997): Ökosystem Termitendarm. – *Spektrum der Wissenschaft*, April 1997: 68-76.
- LAL, R. (1988): Effects of macrofauna on soil properties in tropical ecosystems. – *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **24**: 101-116.
- LAVELLE, P. (1983): The soil fauna of tropical savannas. II. The Earthworms. – In: BOURLIÈRE, F. (Ed.): Tropical Savannas: 485-504; Amsterdam (Elsevier Scient. Publ. Co.).
- LAVELLE, P., BAROIS, I., BLANCHART, E., BROWN, G., BRUSSAARD, L., DECAENS, T., FRAGOSO, C., JIMENEZ, J. J., KA KAJONDO, K., MARTINEZ, M. DE L. A., MORENO, A., PASHANASI, B., SENAPATI, B. & VILLENAVE, C. (1998): Earthworms as a resource in tropical agroecosystems. – *Nature & Resources*, **34**: 26-41.
- LAVELLE, P., BIGNELL, D., LEPAGE, M., WOLTERS, V., ROGER, P., INESON, P., HEAL, O. W. & DHILLON, S. (1997): Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. – *Eur. J. Soil Biol.*, **33**: 159-193.
- LAVELLE, P., BLANCHART, E., MARTIN, A., SPAIN, A. V. & MARTIN, S. (1992): Impact of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics. – In: Myths and Science of Soils of the Tropics, Soil Sci. Soc. America, Spec. Publ., **29**: 157-185.
- LEE, K. E. (1985): Earthworms: Their ecology and relationships with soils and land use. – 411 pp.; Sydney (Academic Press).
- LEHMANN, J., SCHROTH, G. & ZECH, W. (1995): Decomposition and nutrient release from leaves, twigs and roots of three alley-cropped tree legumes in central Togo. – *Agroforestry Systems*, **29**: 21-36.
- LEVEY, D. J. & BYRNE, M. M. (1993): Complex ant-plant interactions: rain forest ants as secondary dispersers and post-dispersal seed predators. – *Ecology*, **74**: 1802-1812.
- LEVIEUX, J. (1983): The soil fauna of tropical savannas, IV: The ants. – In: BOURLIÈRE, F. (Ed.) Tropical savannas: 525-540; Amsterdam (Elsevier Scient. Publ. Co.).
- LEVINGS, S. C. & WINDSOR, D. M. (1982): Seasonal and annual variation in litter arthropod populations. – In: LEIGH, Jr., E. G., RAND, A. S., WINDSOR, D. M. (eds.): The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes: 355-387; Washington (Smithsonian Institution Press).
- MARTIUS, C. (1994): Diversity and ecology of termites (Isoptera) in Amazonian forests. – *Pedobiologia*, **38**: 407-428.
- MARTIUS, C. (1998): Occurrence, body mass and biomass of *Syntermes* spp. (Isoptera: Termitidae) in Reserva Ducke, Central Amazonia. – *Acta Amazonica*, **28**(3): 319-324.
- MARTIUS, C. & BANDEIRA, A.G. (1998): Wood litter stocks in a Central Amazonian rain forest (Reserva Ducke). – *Ecotropica*, **4** (1-2): 115-118.
- MARTIUS, C., FEARNSIDE, P.M., BANDEIRA, A. G. & WASSMANN, R. (1996): Deforestation and methane release from termites in Amazonia. – *Chemosphere*, **33** (3): 517-536.
- MARTIUS, C., TABOSA, W. A. F., BANDEIRA, A. G. & AMELUNG, W. (1999): Richness of termite genera in a semi-arid region (Sertão) in NE Brazil (Isoptera). – *Sociobiology*, **33**(3): 357-365.
- MARTIUS, C. & WELLER, M. (1998): Observations on the dynamics of entrance hole construction of two leaf-feeding, soil-inhabiting *Syntermes* species (Insecta: Isoptera) in an Amazonian rainforest, Brazil. – *Acta Amazonica*, **28** (3): 325-330.
- MOORE, T. R. (1994): Methanemissionen von Mooren in Kanada. – *Geographische Rundschau*, **46**: 322-327.
- MULONGOY, K. & BEDRET, A. (1989): Properties of worm casts and surface soils under various plant covers in the humid tropics. – *Soil Biol. Biochem.*, **21**: 197-203.
- NEMETH, A. & HERRERA, R. (1982): Earthworm populations in a Venezuelan tropical rain forest. – *Pedobiologia*, **23** (6): 437-443.
- NEPSTAD, D. C., UHL, C., PEREIRA, C. A. & CARDOSO DA SILVA, J. M. (1996): A comparative study of tree establishment in abandoned pasture and mature forest of Eastern Amazonia. – *Oikos*, **76**: 25-39.
- NOOREN, C. A. M., VAN BREEMEN, N., STOOVVOGEL, J. J. & JONGMANS, A. G. (1995): The role of earthworms in the formation of sandy surface soils in a tropical forest in Ivory Coast. – *Geoderma*, **65**: 135-148.
- QUINLAN, R. J. & CHERRETT, J. M. (1979): The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. – *Ecol. Entomol.*, **4** (2): 151-160.
- RETTENMEYER, C. W., CHADAB-CREPET, R., NAUMANN, M. G. & MORALES, L. (1983): Comparative foraging by Neotropical army ants. – In: JAISSON, P. (Ed.): Social insects in the tropics, **2**: 59-73; Paris (Université Paris-Nord).
- RIBEIRO, J. D'A. (1997): Ecologia de *Labiotermitis labralis* (Insecta: Isoptera) em florestas de terra firme na Amazonia Central. – Ph.D. Thesis, INPA, Manaus.
- RÖMBKE, J. (2000): Lumbricidae (Regenwürmer). – In: FLECHTNER, W., DOROW, W. & KOPELKE, J.-P. (Eds.): Naturwaldreservate in Hessen. Niddahänge östlich Rudingshain. Zoologische Untersuchungen 1990-1992, No. 5/2.1. – *Mittl. Hess. Landesforstverw.*, **32**: 57-83.
- RÖMBKE, J. & HANAGARTH, W. (1994): The present faunistic knowledge on terrestrial Oligochaeta from Bolivia. – *Andrias* **13**: 7-16.
- RÖMBKE, J., MELLER, M. & GARCIA, M. (1999): Earthworm densities in Central Amazonian primary and secondary forests and a polyculture forestry plantation. – *Pedobiologia*, **43**: 518-522.
- RÖMBKE, J. & VERHAAGH, M. (1992): About earthworm communities in a rain forest and an adjacent pasture in Peru. – *Amazoniana*, **12**: 29-49.
- ROSCISZEWSKI, K. (1995): Die Ameisenfauna eines tropischen Tieflandregenwaldes in Südostasien: Eine faunistisch-öko-

- logische Bestandsaufnahme. – 184 S.; Dissertation, Universität Frankfurt/Main.
- ROSCISZEWSKI, K. & MASCHWITZ, U. (1994): Prey specialization of army ants of the genus *Aenictus* in Malaysia. – *Andrias*, **13**: 179-187.
- SALICK, J., HERRERA, R. & JORDAN, C. F. (1983): Termitaria: Nutrient patchiness in nutrient-deficient rain forest. – *Biotropica*, **15** (1): 1-7.
- SANDERSON, M. G. (1996): Biomass of termites and their emissions of methane, carbon dioxide and chloroform: A global database. – *Global Biogeochemical Cycles*, **10**: 1-19.
- SARMIENTO, G. (1984): The ecology of neotropical savannas. – 235 pp; Cambridge (Harvard University Press).
- SCHAEFER, M. (1990): The soil fauna of a beech forest on limestone: trophic structure and energy budget. – *Oecologia*, **82**: 128-136.
- SCHAUERMAN, J. (1982): Verbesserte Extraktion der terrestrischen Bodenfauna im Vielfachgerät modifiziert nach Kempson und MacFadyen. – *Mitt. SFB*, **135** (1): 47-50.
- SCHLEMMERMEYER, T. (2000): Levantamento da termitofauna da Estacao Biológica de Boracéia, Salesópolis, SP. – Ph.D. Thesis, Universidade de São Paulo, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Ribeirão Preto.
- SCHNEIRLA, T. C. (1971): Army ants: a study in social organization. – San Francisco (Freeman).
- SEIFERT, B. (1986): Vergleichende Untersuchungen zur Habitatwahl von Ameisen (Hymenoptera: Formicidae) im mittleren und südlichen Teil der DDR. – *Abh. Ber. Naturkundemus. Görlitz*, **59**: 9-124.
- SMITH, D. C. & DOUGLAS, A. E. (1987): The biology of symbiosis. – 302 pp.; London (E. Arnold Publ.).
- SPAIN, A. V., SAFFIGNA, P. G. & WOOD, A. V. (1990): Tissue carbon sources for *Pontoscotlex corethrurus* (Oligochaeta: Glossoscolecidae) in a sugarcane ecosystem. – *Soil Biol. Biochem.*, **22**: 703-706.
- TAYASU, I., SUGIMOTO, A., WADA, E., & ABE, T. (1994): Xylophagous termites depending on atmospheric nitrogen. – *Naturwissenschaften*, **81**: 229-231.
- TOBIN, J.E. (1994): Ants as primary consumers: diet and abundance in Formicidae. – In: HUNT, J. H. & NALEPA, C. A. (eds.): *Nourishment and evolution in insect societies*: 279-307; Boulder (Westview Press).
- TOBIN, J.E. (1995): Ecology and diversity of tropical forest canopy ants. – In: LOWMAN, M.D. & NADKARNI, N.M. (eds.): *Forest canopies*: 129-147; San Diego (Academic Press).
- ULE, E. (1902): Ameisengärten im Amazonasgebiet. – *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographien*, **30** (2) (Beiblatt Nr. 68): 45-52.
- VERHAAGH, M. (1990): The Formicidae of the rain forest in Panguana, Peru: the most diverse local ant fauna ever recorded. – In: VEERESH, G. K., MALLIK, B. & VIRAKTAMATH, C. A. (eds.): *Social insects and the environment*. Proc. 11th Int. Congr. IUSSI, New Delhi: 217-218.
- VERHAAGH, M. (1994): *Pachycondyla luteola* (Hymenoptera, Formicidae), an inhabitant of Cecropia trees in Peru. – *Andrias*, **13**: 215-224.
- VERHAAGH, M., GARCIA, M.V.B., MARTIUS, C. (im Druck): Ant fauna in central Amazonian polyculture systems and forests – systematic composition, number, and biomass. – In: *Proceedings of the German- Brazilian Workshop, Hamburg 2000*.
- VIEIRA, R. S. & HÖFER, H. (1994): Prey spectrum of two army ant species in Central Amazonia, with special attention on their effect on spider populations. – *Andrias*, **13** (1994): 189-198.
- VIEIRA, R. S. & HÖFER, H. (1998): Efeito do forrageamento de *Eciton burchelli* (Hymenoptera, Formicidae) sobre a araneofauna de liteira em uma floresta tropical de terra firme na Amazônia Central. – *Acta Amazonica*, **28** (3): 345-351.
- VOIGT, F. A., BURKHARDT, J. F., VERHAAGH, M. & BÖHNING-GAESE, K. (im Druck): Secondary seed dispersal by ants in Madagascar and South Africa. – *Ecotropica*.
- WEBER, N.A. (1972): Gardening ants. The Attines. – 146 pp.; Philadelphia (American Philosophical Society).
- WHEELER, W. M. (1904): A crustacean-eating ant (*Leptogenys elongata* BUCKLEY). – *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, **6** (6): 251-259.
- WHEELER, W. M. (1936): Ecological relations of ponerine and other ants to termites. – *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.*, **71**: 159-243.
- WILLIAMS, E. C. (1941): An ecological study of the floor fauna of the Panama rain forest. – *Bull. Chicago Acad. Sci.*, **6** (4): 63-124.
- WILSON, E. O. (1992): Social Insects as dominant organisms. – In: BILLEN, J. (Ed.): *Biology and Evolution of Social Insects*: 1-7; Leuven (Leuven University Press).
- WOOD, T. G. & SANDS, W. A. (1978): The role of termites in ecosystems. – In: BRIAN, M.V. (Ed.): *Production ecology of ants and termites*, International Biological Programme 13: 245-292; Cambridge (Cambridge University Press).
- YAMASHITA, T. & TAKEDA, H. (1998): Decomposition and nutrient dynamics of leaf litter in litter bags of two mesh sizes set in two dipterocarp forest sites in peninsular Malaysia. – *Pedobiologia*, **42**: 11-21.
- YOSHIMURA, T. (1995): Contribution of the Protozoan fauna to nutritional physiology of the lower termite *Coptotermes formosanus* SHIRAKI (Isoptera: Rhinotermitidae). – *Wood Research*, **82**: 68-129.
- ZICSI, A. & CSUZDI, C. (1997): Über weitere Riesenregenwürmer aus Ekuador. *Regenwürmer aus Südamerika*. 29. – *Ber. Nat.-med. Verein Innsbruck*, **84**: 81-103.
- ZIMMERMAN, P. R., GREENBERG, J. P., WANDIGA, S. O., & CRUTZEN, P. (1982): Termites: A potentially large source of atmospheric methane, carbon dioxide and molecular hydrogen. – *Science*, **218**: 563-565.