

WALDAMEISEN

Daniel Cherix, Anne Freitag, Arnaud Maeder
und Christian Bernasconi



Die Waldameisen umfassen in der Schweiz aktuell 6 Arten. Sie alle spielen in den Ökosystemen der Wälder eine wichtige Rolle. Durch ihre räuberische Lebensweise dämmen Waldameisen die ungehemmte Ausbreitung von schädlichen Insekten ein, sie unterstützen die Verbreitung von Pflanzensamen, durchlüften die Böden unserer Wälder und sind am Kohlenstoff-Kreislauf beteiligt. Ihre Anwesenheit gilt als Hinweis auf die Stabilität von Waldökosystemen. Doch obwohl Waldameisen geschützt sind, ist ihr Überleben – und zwar hauptsächlich im Schweizer Mittelland – aus zahlreichen Gründen gefährdet. Bereits figurieren gewisse Arten auf den «Roten Listen der gefährdeten Arten». Der vorliegende Artikel befasst sich mit der Biologie dieser hoch sozialen Tiere und ihrer faszinierenden Lebensweise in einem von Weibchen dominierten Insektenstaat. Er beleuchtet die Bedeutung der Waldameisen im ökologischen Gefüge und macht damit deutlich, weshalb es dringend ihres Schutzes bedarf.



Waldameisen-Arbeiterin (Foto: C. Bernasconi)

Einleitung

Seit der frühen Antike haben Ameisen die Menschen fasziniert. Ihre soziale Organisation und ihre eindruckliche Biomasse in fast allen terrestrischen Ökosystemen haben den Menschen veranlasst, den Ameisen Weisheit und Intelligenz zuzuschreiben. Doch sollte man besser von kollektiver Intelligenz sprechen und die Weisheit aussen vor lassen. Die Sozietät von Ameisen ist ein Matriarchat, das auf dem Prinzip der Arbeitsteilung beruht: Während gewisse Individuen sich einzig und allein der Fortpflanzung widmen, kümmern sich andere um die Aufzucht der Jungen, indem sie deren Versorgung und Schutz sicherstellen. Damit eine solche Gesellschaft aber jederzeit optimal funktioniert, ist es unerlässlich, dass eine hochdifferenzierte Kommunikation zur Verfügung steht. Bei den Ameisen ist dies mit Hilfe von sogenannten Pheromonen erfolgreich verwirklicht: Der Einsatz dieser Botenstoffe, die von jedem Mitglied der Gemeinschaft ausgesendet und wahrgenommen werden, erlaubt fein abgestimmte Aktionen, da die Pheromone so vielfältige Verhaltensweisen wie Alarm oder Nahrungssuche auslösen.

Bis heute wurden insgesamt 12'457 Ameisenarten beschrieben (Stand 02.12.2008, www.antbase.org), wovon weniger als 10 Arten die Gruppe der Waldameisen bilden, die uns hier etwas detaillierter interessieren werden. Charakteristisch für Waldameisen sind ihre kuppelförmigen, mehr oder weniger stark erhobenen Nester, die aus Koniferennadeln erbaut sind – Waldameisen sind vornehmlich an den Wald gebunden. Diese recht besondere Beziehung ist es übrigens, die seit über 150 Jahren Gegenstand zahlreicher Untersuchungen ist und die es letztlich auch ermöglicht hat, diese Artengruppe unter Schutz zu stellen, in vielen europäischen Ländern genauso wie in der Schweiz.



Wahre Kunstwerke und für alle Waldameisen typisch: die kuppelförmigen Ameisenhaufen. Dabei dehnt sich ein solches Nest bis tief ins Erdreich aus. Hier, in den unterirdischen Stollen, liegen die Brutkammern, und hierhin ziehen sich die Ameisen auch im Winter zurück (Foto: C. Bernasconi).

Systematik

Ameisen zählen zu den staatenbildenden Insekten. Zugehörig zur Ordnung der Hautflügler (Hymenoptera) stellen sie innerhalb der Unterordnung der Taillenwespen (Apocrita) und Teilordnung der Stechimmen (Aculeata) eine eigene Familie (Formicidae). Diese Familie ist in der Schweiz aktuell mit 142 beschriebenen Arten vertreten, verteilt auf 4 Unterfamilien, wobei die Arten aus der Unterfamilie Formicinae als die am höchsten evoluierten Ameisen gelten. Charakteristisch für diese Unterfamilie ist, dass ihre Nymphen in der Regel in einen Kokon eingeschlossen sind. Bei den Erwachsenen ist der Stachel reduziert oder gar fehlend, und das Gift wird auf Distanz ausgeschleudert. In eben dieser Unterfamilie der Formicinae findet man auch die Gattung *Formica*, welche die Waldameisen miteinschliesst. Deren Vertreter zeichnen sich durch eine mittlere Körpergrösse aus (3 bis 9 mm für die Arbeiterinnen), ernähren sich hauptsächlich von Insekten und vom Honigtau der Blattläuse und nutzen ein permanentes Wegnetz. Werden sie gestört, setzen sie den Geruch von Ameisensäure frei.

Die Gattung *Formica* gliedert sich in folgende 4 Untergattungen: *Raptiformica*, *Coptoformica*, *Serviformica* und *Formica* im eigentlichen Sinn.

■ *Raptiformica* lässt sich von den drei anderen Untergattungen leicht durch die Einbuchtung auf dem vorderen Rand der Stirnplatte unterscheiden. Die Arbeiterinnen sind zweifarbig, mit einem rot-orangen Kopf und Brustteil und einem braun-schwarzen Hinterleib. Sie messen zwischen 4 und 9 mm und ähneln stark den Waldameisen, doch sind sie im Allgemeinen rötter gefärbt (blutrot). In der Schweiz existiert nur eine einzige Art, *Formica (Raptiformica) sanguinea*, eine fakultativ sklavenhaltende Art. Um an potentielle Sklaven heranzukommen, überfallen die Arbeiterinnen die Ameisenhaufen der Untergattung *Serviformica* und rauben deren Kokons. Einige davon werden verzehrt, andere werden aufgezogen und dereinst als Sklaven dienen. Die Gründung einer Ameisensozietät erfolgt durch zweitweiligen sozialen Parasitismus (siehe Seite 11 ff).

■ *Coptoformica* erkennt man an der Einbuchtung am hinteren Kopfrand. Die Arbeiterinnen (4 bis 7 mm lang) sind zweifarbig, wobei Kopf und Brustteil braun-orange gefärbt sind mit einem schwarzen Flecken auf dem Rücken. Der Hinterleib ist braun-schwarz. Die Ameisenhaufen in Kuppelform sind aus kleinen Stückchen getrockneten Pflanzenmaterials konstruiert, manchmal auch aus Koniferennadeln. Normalerweise liegen sie in offenen Lebensräumen. Von den 5 in der Schweiz erfassten Arten scheint eine, *Formica (Coptoformica) forsslundi*, inzwischen verschwunden zu sein. Auch hier wird die Sozietät durch zeitweiligen sozialen Parasitismus gegründet, zumindest bei den grossen Arten.

■ *Serviformica* weist keinerlei Einbuchtungen auf, weder auf der Stirnplatte noch auf dem Kopf. Die im Schnitt kleinen Arbeiterinnen (3 bis 5 mm) haben oft eine dunkle Färbung, ihr Beine sind manchmal rot oder etwas heller. Die Mehrzahl der Arten errichtet ihre Nester im Boden, bisweilen unter einem Stein.



10 Arten sind in der Schweiz beschrieben. Häufig dienen diese Ameisen als Sklaven der drei anderen Untergattungen, namentlich bei der Gründung einer neuen Ameisengesellschaft.

■ *Formica* im eigentlichen Sinn unterscheidet sich von den anderen Untergattungen durch das Fehlen einer Einbuchtung auf Stirnplatte und Hinterteil des Kopfes, durch die gegen das Ende zunehmend breiter werdenden Antennenglieder und durch die beiden letzten Glieder der Taster an den Mundwerkzeugen, die jeweils kürzer als das zweite Glied sind. Die Arbeiterinnen werden 4 bis 9 mm gross, bei einer bisweilen recht ausgeprägten Vielgestaltigkeit (Polymorphismus). Sie sind zweifarbig im Bereich des Kopfes und des Brustteiles, wobei letzterer von einem manchmal gut sichtbaren schwarzen Flecken geschmückt wird. Der Hinterleib ist dunkelbraun. Erbaut sind ihre Nester aus Koniferennadeln oder anderem trockenem Pflanzenmaterial. Diese Untergattung umfasst 8 Arten (siehe Kasten Seite 5), von denen 6 Arten die Gruppe der Waldameisen bilden (*Formica rufa*-Gruppe). Nestgründungen beruhen ebenfalls auf zeitweiligem sozialen Parasitismus.

Verbreitung

Waldameisen sind in ganz Europa präsent, wobei die Verbreitung je nach Art variiert. Das gilt auch für die Schweiz. Einzig der Kanton Graubünden beherbergt alle Arten der Waldameisen.

Formica rufa und *F. polyctena* bevölkern bei uns das Flachland und steigen nur selten auf über 800 m ü.M. *Formica pratensis* ist, wie der lateinische Name nahelegt, eine Art der Wiesen und Weiden. Aus Gründen des fortschreitenden Verschwindens von günstigen natürlichen Lebensräumen besiedelt sie oft grasbewachsene Böschungen entlang von Strassen. Die Art ist eher in tieferen Lagen anzutreffen, kann aber in gut exponierten Regionen auch oberhalb von 1'000 m ü.M. vorkommen. Sie scheint in ganz Europa weitverbreitet zu sein.

Formica lugubris zeigt eine boreal-alpine Verbreitung, d.h. sie kommt im Norden Europas sowie in den Alpen vor. Obwohl *F. lugubris* und *F. paralugubris* in ihrer Lebensweise sehr ähnlich sind, weisen sie hinsichtlich ihrer Verbreitung einige Unterschiede auf. So scheint *F. paralugubris* vor allem in den Alpen recht weit verbreitet zu sein und etwas weniger häufig im restlichen Europa, doch könnte dies auch mit dem Fehlen von detaillierten Beobachtungen dieser erst kürzlich beschriebenen Art zusammenhängen. In der Schweiz sind beide Arten oberhalb von 1'000 m ü.M. sehr verbreitet.

Formica aquilonia ist eine Gebirgsart, die vor allem in Skandinavien, in der Grande-Bretagne sowie im östlichen Alpenraum vorkommt. Bedeutende Populationen sind auch aus Tschechien bekannt. In der Schweiz kennt man sie zur Zeit nur aus dem Kanton Graubünden und ganz besonders aus dem Engadin.



■ Gruppe der Waldameisen*

Formica rufa Linnaeus, 1758: Grosse Rote Waldameise oder Rote Waldameise

Formica polyctena Förster, 1850: Kleine Waldameise

Formica pratensis Retzius, 1783: Wiesenameise

Formica lugubris Zetterstedt, 1840: Starkbeborstete Gebirgswaldameise

Formica paralugubris Seifert, 1996: – (kein deutscher Name)

Formica aquilonia Yarrow, 1955: Schwachbeborstete Gebirgswaldameise

■ Andere Arten der Untergattung *Formica* im eigentlichen Sinn

Formica truncorum Fabricius, 1804: Strunkameise (in der Schweiz recht selten)

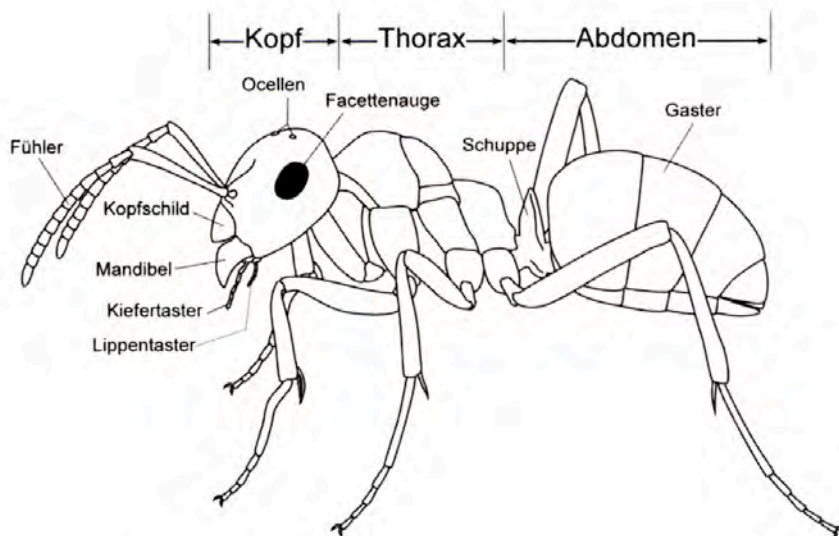
Formica uralensis Ruzsky, 1895: – (in der Schweiz vermutlich verschwunden)

* Eine neue Waldameisen-Art wurde kürzlich im Schweizerischen Nationalpark entdeckt. Sie ist bisher noch nicht wissenschaftlich benannt.

Morphologie und Anatomie

Wie alle Insekten haben auch Waldameisen einen dreiteiligen Körperbau: Kopf – Brustteil (Thorax) – Hinterleib (Abdomen). Der Kopf trägt ein Paar abgewinkelte und sehr bewegliche Antennen (Fühler), die der Sitz des Geruchs- und Tastsinns sind. Die Mundwerkzeuge lassen sich in mehrere Typen deutlicher Anhänge unterteilen, wovon die wichtigsten die Mandibeln (= Oberkiefer) sind. Mit ihnen greifen und zerkleinern Ameisen Nahrung, verteidigen sich oder lagern auch Objekte um. Waldameisen besitzen zwei grosse Komplexaugen (Facetenaugen) und drei kleine einfache Punktaugen (Ocellen), die sich am Scheitel des Kopfes befinden. Der Sehsinn der Ameisen ist zweifelsohne recht rudimentär und ziemlich unscharf, jedoch exzellent in der Wahrnehmung von Bewegungen. Der Brustteil trägt die sechs gegliederten Laufbeine und bei den sich fortpflanzenden Individuen zudem die beiden Flügelpaare, die beim weiblichen Geschlecht aber nicht dauerhaft sind. Im Unterschied zu anderen Ameisenarten, tragen Waldameisen am Endpunkt des Hinterleibs keinen Stachel und können folglich nicht stechen. Sie verteidigen sich aber dennoch sehr wirksam, indem sie ihren Gegnern oder ihrer Beute – über eine Distanz von mehreren zehn Zentimetern! – Ameisengift entgegenschleudern.

Zahlreiche Drüsen, die an verschiedenen Körperpartien liegen, spielen über die Absonderung von Duftstoffen (Pheromonen) eine entscheidende Rolle bei der Kommunikation der Ameisen. Diese flüchtigen chemischen Substanzen, oft von komplexer Zusammensetzung, werden von den Ameisen freigesetzt und lösen, wenn sie von Individuen derselben Art wahrgenommen werden, physio-



Morphologie einer Ameisen-Arbeiterin (Zeichnung: A. Freitag).

logische oder verhaltensbezogene Reaktionen aus. Unter anderen findet man ein Alarm-Pheromon, welches Ameisen im Falle einer Gefahr alarmiert und herbeilockt, ein Sexual-Pheromon, welches für die Annäherung der Geschlechter verantwortlich ist oder auch ein Pheromon für die Markierung des Wegnetzes. Die im Hinterleib befindliche Giftdrüse produziert und enthält Ameisensäure, in einer Konzentration von mehr als 50 %!

Kasten und Arbeitsteilung

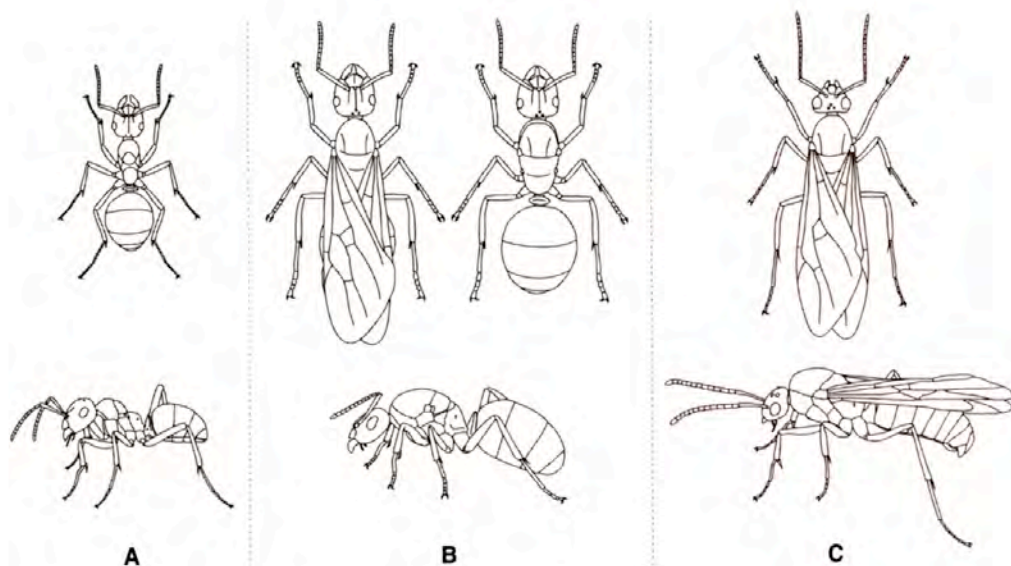
Einer der spannendsten Aspekte der Ameisen ist ihr Sozialleben, das sich unter anderem in der Existenz von zwei Kasten ausdrückt: die Kaste der Arbeiterinnen und die Kaste der reproduzierenden Individuen (Geschlechtstiere). Die Arbeiterinnen, die rund 99 % einer Ameisengesellschaft ausmachen, sind von ihrem Geschlecht her ebenfalls Weibchen, in der Regel aber steril. Sie sind niemals geflügelt und besitzen aufgrund der fehlenden Flugmuskulatur einen vergleichsweise kleinen Brustteil. Ihre Aufgaben sind mannigfaltig: Sie nehmen zwar nicht an der Fortpflanzung teil, aber sie pflegen und füttern die Brut (Eier, Larven und Nymphen), sie bauen, reparieren und reinigen den Ameisenhaufen, stellen die Verteidigung der Gemeinschaft sicher und sammeln Nahrung. Dabei betreiben die Arbeiterinnen Arbeitsteilung. Abhängig vom Alter wechseln sie schrittweise von einem Aufgabenbereich zum anderen, ausgehend vom «Innendienst» (= alle Aktivitäten innerhalb des Nestes) zum «Aussendienst» (= alle Aktivitäten ausserhalb des Nestes). Die Geschlechtstiere nehmen an keiner einzigen dieser Aufgaben teil, sie besitzen jedoch funktionelle Geschlechtsorgane und investieren alles in die Fortpflanzung. Sowohl die Männchen als

auch die Weibchen sind geflügelt und mit 9 bis 15 mm auch grösser als die Arbeiterinnen. Ihr Thorax ist wegen der Flugmuskulatur besonders voluminös. Die Weibchen verlieren nach der Begattung ihre Flügel.



Entwicklung

Die Entwicklung der Ameisen gehört zum holometabolen Typ, d.h. Ameisen durchlaufen dabei eine vollständige Umwandlung (Metamorphose) ihrer Gestalt. Die Königin legt ovale, weiss durchscheinende und ungefähr 1 Millimeter lange Eier, die von den Arbeiterinnen übernommen werden. Nach einer Embryonalentwicklung von einigen Tagen entschlüpfen den Eiern kleinste, beinlose und blinde Larven. Diese werden von den Arbeiterinnen gefüttert und wachsen über mehrere, jeweils durch Häutungen unterbrochene Larvenstadien heran. Am Ende ihrer Larvenentwicklung webt die Larve einen Kokon aus Seide. In diesem vollzieht sie die weitere Metamorphose, zunächst das Nymphenstadium und schliesslich das Adultstadium durchlaufend. Dieses letzte Stadium markiert das Ende des Wachstums des Individuums, welches sich von nun an nicht mehr häutet und folglich auch nicht mehr wächst. Die Dauer der vollständigen Entwicklung, von der Eiablage bis zum Schlüpfen des erwachsenen Tieres, ist sehr variabel und weitgehend von der Temperatur abhängig. Im Waadtländer Jura zum Beispiel dauert der gesamte Prozess ungefähr 45 Tage für die Arbei-



A: Arbeiterin. Merkmale: zweifarbig, keine Flügel, Thorax schmal. **B: Weibchen** mit Flügeln und flügellose Königin. Merkmale: zweifarbig, Thorax voluminös, Kopf gut entwickelt, Hinterleib kugelförmig und glänzend. **C: Männchen.** Merkmale: schwarz, Beine hell, stets mit Flügeln, Thorax voluminös, Kopf reduziert mit grossen Augen, Hinterleib langgezogen und am Ende mit gelb-orangen Begattungsorganen versehen, die im erregten Zustand des Männchen gut sichtbar sind (Zeichnung: A. Freitag).

terinnen und ungefähr 55 Tage für die geschlechtlich ausdifferenzierten Tiere. Je nach dem, ob ein von der Königin gelegtes Ei befruchtet wurde oder nicht, wird sich die Larve zu einem weiblichen Individuum (aus einem befruchteten Ei hervorgegangen) oder zu einem Männchen (aus einem nicht befruchteten Ei) entwickeln. Die biologischen Prozesse hingegen, die bestimmen, ob sich ein weiblicher Embryo zu einer Arbeiterin oder zu einer zukünftigen Königin entwickelt, sind komplexer. Bei den Waldameisen sind jeweils alle fortpflanzungsfähigen Tiere aus Eiern hervorgegangen, die als «Eier des Winters» bezeichnet werden, tatsächlich aber im Frühjahr gelegt wurden. Diese Eier sind grösser und reicher an Reservestoffen als die im Sommer gelegten Eier, aus denen Arbeiterinnen hervorgehen. Doch genetisch unterscheidet sich ein Arbeiterinnen-Ei von einem Ei einer zukünftigen Königin durch nichts. Die aus Wintereiern entstandenen Larven werden von einer beachtlichen Anzahl Arbeiterinnen-Ammen betreut und erhalten eine besonders reichhaltige Nahrung aus deren Lippendrüsen. Es ist die Qualität dieser Nahrung, welche letztlich die Entwicklung zu Individuen der sexuellen Kaste bestimmen wird. Später in der Saison legt die Königin dann sogenannte «Eier des Sommers», die sich alle zu Arbeiterinnen entwickeln werden.

Der Ameisenhaufen

Waldameisen unterscheiden sich von anderen Ameisenarten durch die kuppelförmig konstruierten Ameisenhaufen aus trockenem Pflanzenmaterial. Diese Ameisenhaufen spielen eine doppelte Rolle: Einerseits schützen sie die Ameisen vor der Strenge des Klimas und, in einer gewissen Masse, auch vor Räubern. Andererseits bieten sie bezüglich Temperatur und Feuchtigkeit kontrollierte Bedingungen, welche die Entwicklung der Brut begünstigen. Die Form und die Grösse der Nester sind abhängig von der Art, vor allem aber vom Klima, von der Bodenbeschaffenheit und den verfügbaren Baumaterialien. Alle Waldameisen nutzen Material pflanzlicher Herkunft, hauptsächlich Koniferennadeln (Fichte, Weisstanne, Föhre, Lärche) und Reisig, manchmal auch Stroh von Gräsern (vor allem *F. pratensis*), Knospenhüllen von Buchenlaub, Schotter oder Harzkügelchen. Die Oberflächenschicht der Kuppel wird hauptsächlich aus Koniferennadeln erstellt, welche die Dichtheit und die thermische Isolierung des Nestes gewährleisten. Wenn der Boden tief ist, wie oft im Flachland, sind die Nester oft nur wenig erhöht (30 bis 100 cm) und erstrecken sich über zahlreiche unterirdische Stollen. Auf weniger tiefem Boden ist der Haufen in der Regel erhöht (80 bis mehr als 150 cm) und bisweilen von einer Torfkrone umringt, die von der langsamen Zersetzung des Baumaterials herrührt (nur in kühlen und kalten Lebensräumen).

Während der Jahreszeit, in der Ameisen aktiv sind, vermögen sie im Innern des Haufens eine relativ konstante Temperatur zwischen 25° und 30°C aufrechtzuerhalten. Die Wärme im Nest rührt teils von der Sonne her, welche den dunkelfarbigem und normalerweise nach Osten oder Süden gerichteten Haufen aufheizt. Doch sie hängt ebenfalls zu einem grossen Teil von der stoffwech-

selbedingten Wärmeproduktion ab. Denn die Verdauung des äusserst zuckerreichen Honigtaus von Blattläusen durch die Arbeiterinnen im Ameisenhaufen ist ein Vorgang, welcher Wärme freisetzt.

Ausserhalb des Ameisenhaufens bewegen sich Waldameisen auf einem beständigen Wegnetz, sei es zu ihren Jagdgründen, zu Bäumen, die Blattlauskolonien beherbergen, oder zu anderen Ameisenhaufen. Diese Wege, die auf der Bodenoberfläche manchmal sehr gut sichtbar sind, sind mehrere Zentimeter breit und werden Jahr für Jahr wieder benutzt.

Nahrung und Ernährung

Waldameisen haben zwei Hauptnahrungsquellen: Honigtau von Blattläusen und tierische Beute. Die erwachsenen Ameisen, sowohl Arbeiterinnen wie auch reproduzierende Individuen, ernähren sich hauptsächlich von Kohlenhydraten, während Proteine vor allem für die Ernährung der Larven und der Königinnen bestimmt sind.

Die Kohlenhydrate stammen im wesentlichen vom Honigtau der Blattläuse. Diese Ressource ist der unverdaute Rest von Pflanzensäften, welche die Blattläuse konsumieren, und der über deren After ausgeschieden wird. Die Ameisen sammeln diesen Honigtau tropfenweise, verschlingen ihn und horten ihn in ihrem Kropf (oder «sozialen Magen»). Es ist eine enge und von gegenseitigem Nutzen geprägte Beziehung, welche die Ameisen und die Blattläuse verbindet (= Symbiose). Die Ameisen brauchen den Honigtau als Nahrung, während die Blattläuse von der Anwesenheit der Ameisen profitieren, weil diese sie vor Räubern und Parasiten schützen. Gemäss Experimenten, die im waadtländischen Jura durchgeführt wurden, vertilgt ein durchschnittlicher Ameisenhaufen der Art *F. paralugubris* tagtäglich 120 bis 170 g Honigtau, was in einer Aktivitätssaison ungefähr zwanzig Kilogramm ausmacht. Ameisen sammeln auf diese Weise grosse Mengen Honigtau der Blattläuse (bis zum eigenen Körpergewicht im Verlauf eines Sammellaufes), welchen sie dann für die anderen Individuen der Gemeinschaft (Larven, Arbeiterinnen, Männchen, Königinnen) als Nahrung liefern, indem sie ihn wieder hervorwürgen. Dieser Austausch von Nahrung unter Individuen, auch Trophallaxis genannt, ist ein äusserst wichtiger Faktor des sozialen Lebens. Weil die Ameisen Arbeitsteilung praktizieren, gibt es zahlreiche Arbeiterinnen, welche das Innere des Ameisenhaufens während Monaten oder im Falle der Königinnen sogar während Jahren nie verlassen. Diese Individuen erhalten die nötige Nahrung von den für das Ernten des Honigtaus zuständigen Arbeiterinnen, welche auf Verlangen angesammelten Honigtau aus ihrem Kropf hervorwürgen.

Nebst Honigtau von Blattläusen konsumieren die Ameisen auch grosse Mengen an Beutetieren, die ihnen die nötigen Proteine für das Wachstum der Larven und, im Falle der Königinnen, für die Produktion von Eiern liefern. Diese Beute besteht im wesentlichen aus Insekten und anderen Wirbellosen. Die genaue



Nahrungszusammensetzung variiert von einer Region zur anderen, abhängig jeweils von der Verfügbarkeit der Beutetiere. Ameisen scheinen ziemlich opportunistisch zu sein und sammeln alles, was ihnen in ihrem Jagdgebiet gerade begegnet. Im Waadtländer Jura besteht die Beute beispielsweise – in Prozent der Anzahl Individuen – aus 30 % Blattläusen, 15 % Dipteren (Zweiflügler), etwas weniger als 10 % Hymenopteren (diverse parasitische Wespen, andere Ameisenarten und einige Blattwespen) und schliesslich noch etwa 8 % Hemipteren (Zikaden und Wanzen). Hinzu kommen noch Vertreter der Coleopteren (Käfer), Lepidopteren (Schmetterlinge, v.a. Raupen), Myriapoden (Tausendfüsser), Arachniden (Spinnen), Psocopteren (Staubläuse) und Mollusken (Weichtiere). Die erwähnte Studie aus dem Waadtländer Jura hat gezeigt, dass die Waldameisen auch einen hohen Anteil an Blattläusen verzehren. Letztere werden jeweils gleichzeitig während des Sammelns von Honigtau aus den Blattlauskolonien entnommen. Offensichtlich wird eine Blattlaus, die sich von der Kolonie absetzt (z.B. wenn die Kolonie zu dicht bevölkert ist), von den Ameisen als Beute wahrgenommen.

Waldameisen sammeln auch regelmässig Samen. Manche davon werden als Baumaterial für das Nest verwendet, andere hingegen sind eindeutig zum Verzehr bestimmt. Dabei handelt es sich um Samen besonderer Pflanzenarten, deren Verbreitung durch die Ameisen sichergestellt wird. Diese Samen besitzen ein sogenanntes Elaiosom, ein fleischiges, fettreiches Anhängsel, das von den Ameisen gerne gefressen wird. Danach werfen die Ameisen den vom Elaiosom befreiten Samen wieder zum Ameisenhaufen hinaus. Die so «verstümmelten» Samen behalten ihre Keimfähigkeit, und gewisse Arten (wie Veilchen) keimen sogar besser, nachdem das Elaiosom entfernt worden ist.



Eine Ameise «melkt» eine Blattlaus, um den von ihr ausgeschiedenen zuckerhaltigen Honigtau – die wichtigste Kohlenhydratquelle von Ameisen – zu gewinnen. Dabei kann sie die Blattläuse mit regelmässigem Fühlerschlagen dazu anregen, vermehrt Honigtau auszuscheiden (Foto: F. Böhringer).



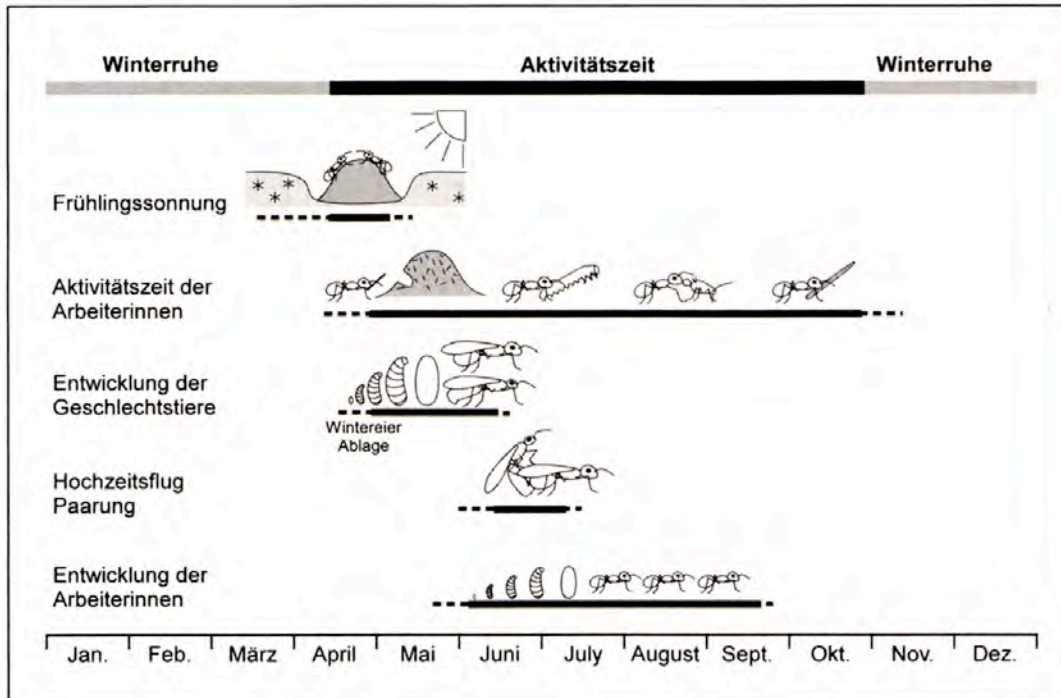
Arbeiterinnen von *F. lugubris* sind gerade dabei, einen Regenwurm zu erbeuten. Mehrere Arbeiterinnen schliessen sich zusammen, wenn es darum geht, eine Beute ins Nest zu tragen, die für eine einzelne Ameise zu schwer wäre (Foto: C. Bernasconi).



Sozialstrukturen und Fortpflanzungsstrategien

Waldameisen kennen mehrere Sozialstrukturen, die jeweils mit unterschiedlichen Fortpflanzungsstrategien einhergehen. Die einfachste Struktur ist die einer «monodomen» und «monogynen» Gesellschaft, d.h. die Kolonie besteht aus einem einzigen Ameisenhaufen, der eine einzige Königin beherbergt. Diese Ameisenhögel sind normalerweise nicht an andere Nester angebunden. Bei der komplexesten Form, der «polydomen» und «polygynen» Kolonie, bestehen zahlreiche, untereinander vernetzte Ameisenhaufen, wovon jeder einzelne von vielen eierlegenden Königinnen «bewohnt» wird. Die Ameisenhaufen sind von variabler Grösse und über permanente, auf dem Boden gut sichtbare Wegstrecken miteinander verbunden.

Die klassische Reproduktionsstrategie ist die des «Hochzeitsfluges». Zu Beginn des Sommers fliegen die geschlechtlichen Männchen und Weibchen zu Hunderten zu Paarungsplätzen (Wiesenbereiche am Rande von Wäldern). Dabei ziehen die geschlechtlichen Weibchen die Männchen über ein Sexualpheromon an. Die Paarung dauert im Schnitt eine Minute; danach stirbt das Männchen oft an Erschöpfung. Nachdem das junge Weibchen die Flügel abgestreift hat, versucht es, in einen Ameisenhaufen der Untergattung *Serviformica* einzudringen, um dort den Platz der ansässigen Königin zu übernehmen. Sie kann diese entweder töten oder von einem bereits verwaisten Ameisenhaufen profitieren. Die fremden Arbeiterinnen, auf diese Weise ihrer eigenen Königin beraubt, akzeptieren die Ersatzkönigin und kümmern sich fortan um die Eier der Schmarotzerin als ob



Jahreszyklus der Waldameisen. Die dargestellten Phasen repräsentieren einen durchschnittlichen Zyklus, beobachtet bei einer Superkolonie von *Formica paralugubris* auf ca. 1'000 m Höhe im Waadtländer Jura. Im Flachland liegt der Beginn der Aktivität etwas früher in der Saison (Zeichnung: A. Freitag).

sie der eigenen Art angehören würden. In Abwesenheit der *Serviformica*-Königin kommen auch keine neuen *Serviformica*-Arbeiterinnen hinzu, und mit der Zeit wird sich der Ameisenhaufen ausschliesslich aus Arbeiterinnen der *Formica*-Art zusammensetzen. Diese Art der Gründung wird als «temporärer Sozialparasitismus» bezeichnet und ist eine Strategie, die normalerweise bei Kolonien des monodomen und monogynen Typus zu finden ist.

Bei den polygynen Sozietäten paaren sich im gleichen Ameisenhaufen geborene geschlechtliche Weibchen und Männchen jeweils vor Ort, ohne einen Hochzeitsflug zu vollziehen. Diese zahlreichen lokalen Paarungen führen zu einer sehr wichtigen Vermehrung eierlegender Königinnen im Herzen desselben Ameisenhaufens. Und dies wiederum kann zur Gründung eines zweiten Ameisenhaufens in der Nähe des Mutternestes durch die Arbeiterinnen führen, in den sie dann Königinnen transportieren. Da die Beziehung zwischen dem Mutter- und dem Tochternest beibehalten wird, besteht die Kolonie fortan nicht nur aus einem einzigen, sondern aus zwei Ameisenhaufen. Dieser als «Ansetzen» bezeichnete Prozess kann sich mehrere Male wiederholen und so auf Kolonien mit mehreren zehn, ja sogar Hunderten von Hügeln hinauslaufen, von denen jeder Hunderte von Königinnen beherbergt. Eine Kolonie vom polygynen und polydomen Typ stellt im Grunde eine Strategie lokaler Reproduktion ohne Ausbreitung dar.

Die Waldameisen im Oekosystem Wald

Wegen ihrer enormen Menge spielen Waldameisen eine grosse Rolle in den Wäldern, die sie bewohnen. Die Dichte von Ameisenhaufen ist sehr variabel, mit weniger als einem Nest auf 100 Hektaren in den ameisen-ärmsten Wäldern (vor allem im Flachland) bis zu mehr als 20 Ameisenhaufen pro Hektar bei den Kolonien von *F. paralugubris* (Jura und Alpen). Jedes Nest kann dabei 50'000 bis 250'000 Arbeiterinnen umfassen, wobei die Populationsgrösse je nach Art, Nestgrösse und Alter der Ameisengesellschaft variiert. In den am dichtesten besiedelten Gebieten entspricht dies also ungefähr 2'000 Waldameisen pro Quadratmeter!

Waldameisen sind sehr wichtige Räuber von Insekten und anderen Wirbellosen. Gemäss Beobachtungen im Waadtländer Jura sammeln die Arbeiterinnen eines mittelgrossen Ameisenhaufens während einer Aktivitätssaison rund 400'000 Beutetiere. In Gewicht ausgedrückt, entspricht dies ungefähr 1.2 kg Wirbellosen. Waldameisen sind reichlich opportunistisch und erbeuten bevorzugt die am häufigsten vorkommenden Arten. Angesichts der wimmelnden Ausbreitung von schädlichen Insekten (z.B. Schmetterlings- oder Hymenopteren-Raupen) können sie folglich dazu beitragen, die Populationen dieser Insekten einzudämmen. Waldameisen beteiligen sich auch an der Ausbreitung von Pflanzenarten. Das Halten von Blattläusen zur Gewinnung von Honigtau und der damit einhergehende beträchtliche Entzug von Pflanzensäften scheinen für das Wachstum der Bäume keine negative Auswirkung zu haben. Ein Vergleich von Rottannen, die von den Waldameisen zur Gewinnung von Honigtau der Blattläuse ausgebeutet wurden, mit nicht «bewirtschafteten» Rottannen konnte jedenfalls keinen deutlichen Unterschied bezüglich des Wachstums erbringen.

Die Waldameisen stellen in der Nähe des Ameisenhügels auch ein wichtiges Durchmischen von Pflanzenmaterial und Erdboden sicher. Um ihre Nester zu bauen und zu unterhalten, transportieren die Arbeiterinnen Zehntausende von Tannennadeln und Reisig. In dicht besiedelten Gebieten des Waadtländer Juras sind dies mehrere zehn Kilogramm an pflanzlichem Material, die jedes Jahr auf einer einzigen Hektare umgeschichtet werden.

Aber auch die Ameisenhaufen selbst sind ein bedeutendes Element im Oekosystem Wald. Sie beherbergen eine ureigene Fauna, darunter zahlreiche «myrmekophile» Arten, d.h. Arten die an das Vorkommen von Ameisen gebunden sind. Manche Arten profitieren einfach vom Schutz, wie etwa die Larven gewisser Käferarten (z.B. Rosenkäfer, Ameisen-Sackkäfer), die Regenwürmer oder gewisse Springschwänze. Andere wiederum sind echte Gäste der Ameisen, wie manche Kurzflügler aus der Familie der Käfer oder auch die Asseln. Dabei begünstigen die Temperaturbedingungen und die Anwesenheit einer Ameisengesellschaft das Überleben dieser von den Ameisen abhängigen Arten, ohne dass diese selbst die Sozietät beeinträchtigen. Ebenso entwickelt sich in den Ameisenhaufen eine ganz spezifische Mikrofauna und Mikroflora.





Männchen (links) und junge Königin (rechts) der Art *F. aquilonia* bei der Paarung. Bei den Waldameisen vollzieht sich diese auf dem Boden – Waldameisen sind zu schwer, um sich in der Luft zu paaren (Foto: C. Bernasconi).

In ihrer Eigenschaft als ein Glied im Oekosystem Wald dienen die Waldameisen nicht zuletzt auch als Nahrung insektenfressender Vögel, allen voran den Spechten. Letztere sind oft verantwortlich für das im Herbst praktizierte Öffnen von Nestern, um sich an älteren Arbeiterinnen zu laben, die in den oberen Schichten des Ameisenhaufens überwintern. Und schliesslich sind Waldameisen durch ihre enge Bindung an ein ganz spezifisches Habitat auch gute Indikatoren von Wäldern. Sie benötigen für den Bau ihrer Ameisenhaufen relativ offene Bereiche, aber auch bewaldete und an Beutetieren reiche Zonen. Unter diesen Bedingungen und vorausgesetzt, dass die Umweltverhältnisse stabil sind, können Ameisenhügel über Jahrzehnte fortbestehen. Ihrer Empfindlichkeit Rechnung tragend, kann ein Monitoring dieser Ameisenarten also wichtige Hinweise in Bezug auf den Stabilitätszustand von Wäldern liefern, in denen sie selber leben.

Gefährdung der Waldameisen und Schutzmassnahmen

Seit 1966 schützt das Bundesgesetz über den Natur- und Heimatschutz (NHG) alle Arten der Waldameisen in der Schweiz. Dies impliziert, dass diese Insekten nicht ohne offizielle Genehmigung gesammelt werden können und Ameisenhügel nicht zerstört werden dürfen. Dieser Beschluss zu ihrem Schutz beruhte seinerzeit auf der Absicht, die Waldameisen als Hilfe der Förster im Kampf gegen Schadinsekten zu benutzen.



Der Schutz der Waldameisen ist nach wie vor aktuell, denn zahlreiche Bedrohungen gefährden auch heute noch deren Populationen. Die Waldameisen figurieren auf der «Roten Liste der gefährdeten Tierarten» der Weltnaturschutzunion IUCN («International Union for Conservation of Nature and Natural Resources»), und drei Arten (*F. rufa*, *F. polyctena*, *F. pratensis*) stehen auf der «Roten Liste der gefährdeten Tierarten» der Schweiz.

Im Flachland scheinen die Waldameisen unter der Zerstückelung der Wälder und der Intensivierung waldbaulicher Massnahmen gelitten zu haben. Die Dichte an Ameisenhaufen ist oft sehr gering, und jedes Nest von *F. rufa* oder *F. polyctena*, das verschwindet, mindert die Chancen darauf, dass sich diese Arten lokal werden halten können. *F. pratensis*, die sich als Folge des Verschwindens natürlicher und günstiger Habitate grossenteils in die Abhängigkeit von Strassenböschungen begeben hat, erleidet erhebliche Schäden durch das häufige Mähen zwecks Instandhaltung. Die Ameisensozietäten behaupten sich nur schwer, ohne dass ihnen eine weitere Entwicklung gelingt, oder sie verschwinden lautlos nach und nach.

In den Bergregionen ist die Situation weniger alarmierend, doch die ohne Umsicht ausgeführten waldbaulichen Arbeiten, die zunehmende Walderschliessung, die Verbreiterung oder das Zubetonieren von Wegen führen gleichermassen zu einer lokalen Verarmung an Ameisenhaufen.

Mehrere Massnahmen sind geeignet, um die Entwicklung von Ameisengesellschaften oder die Errichtung neuer Ameisenhaufen zu begünstigen. Zuerst ist es aber nötig, die bestehenden Nester zu schützen, indem man ihre Zerstörung sowie eine allzu grosse Störung ihrer Umgebung verhindert. Beim Holzschlag müssen Bäume in unmittelbarer Nähe von Ameisenhaufen möglichst verschont werden. In Baumbeständen, die am verdichten sind, kann ein Auslichten des Bestandes für die Waldameisen förderlich sein, weil dies den Einfall des Sonnenlichtes durch das Kronendach begünstigt. Auch die Waldränder müssen so abwechslungsreich wie möglich erhalten werden, mit einem intakten Waldmantel, der den Ameisen Nahrungsressourcen bietet.

Ameisenhaufen, welche in geplanten Erschliessungszonen liegen, können umgesiedelt werden, doch ist der Erfolg nie garantiert. Von daher sollte dieses Unterfangen jenen Situationen vorbehalten bleiben, in denen es keine anderen Möglichkeiten gibt. Das Verlegen von Drahtzäunen um und über die Ameisenhaufen als Schutz vor Beschädigung ist nicht empfehlenswert. Werden diese Strukturen nämlich nicht regelmässig instand gehalten, können sie sich mehr als Nachteil, denn als Vorteil erweisen.



Hinweis auf weiterführende Literatur

- AGOSTI, D. & CHERIX, D. (1994): Liste rouge des fourmis menacées de Suisse. In: Duelli P., Listes rouges des espèces animales menacées de Suisse, pp. 45–47. OFEFP, Berne
- BUSCHINGER, A. (1985): Staatenbildung der Insekten. In: Erträge der Forschung, Bd. 223, 211 S. Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt
- CHERIX, D., DEVENOGES, A., FREITAG, A., BERNASCONI, C. & MAEDER, A. (2007): Premier recensement des fourmis des bois (groupe *Formica rufa*) au Parc National Suisse. Nationalpark-Forschung in der Schweiz, 94, 69–79
- CHERIX, D., FREITAG, A. & MAEDER, A. (2006): Les fourmis des bois du Parc jurassien vaudois. Parc jurassien vaudois et Musée cantonal de Zoologie, St-George, Lausanne
- CHERIX, D., FREITAG, A., MAEDER, A. & BERNASCONI, C. (2008): La fourmière des fourmis des bois. Bulletin de la Murithienne, 125, 73–87
- FREITAG, A. (2008): Les fourmis des bois (Hymenoptera, Formicidae) sont-elles en régression en Suisse? Le point sur nos connaissances et réflexions pour des études futures. Entomo Helvetica, 1, 33–41
- FREITAG, A., DISCHINGER, C. & CHERIX, D. (2008): *Formica pratensis* (Hyménoptères: Formicidae) dans le canton de Vaud. État des peuplements et importance des talus de routes comme milieu de substitution. Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles, 91, 47–68
- GÖSSWALD, K. (1989): Die Waldameise. Band 1: Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten. Aula-Verlag, Wiesbaden
- GÖSSWALD, K. (1990): Die Waldameise. Band 2: Die Waldameise im Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. AULA-Verlag, Wiesbaden
- NEUMEYER, R. & SEIFERT, B. (2005): Kommentierte Liste der frei lebenden Ameisen (Hymenoptera: Formicidae) in der Schweiz. Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft, 78, 1–17
- SEIFERT, B. (1996): *Formica paralugubris* nov. spec. – a sympatric sibling species of *Formica lugubris* from the western Alps (Insecta: Hymenoptera: Formicoidea: Formicidae). Reichenbachia, 31, 193–201
- SEIFERT, B. (2007): Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. Lutra – Verlags- und Vertriebsgesellschaft, Görlitz

Links

www.antbase.org
<http://www.myrmecos.net/ants.html>
<http://www.myrmecologicalnews.org/cms/>

Zu den Autoren: ■ **Daniel Cherix** ist Professor an der Universität Lausanne (Abteilung für Oekologie und Evolution) und Konservator am Kantonalen Museum für Zoologie. Seit mehr als 30 Jahren widmet er seine Forschung den Ameisen, insbesondere den Waldameisen. ■ **Anne Freitag** ist Konservatorin am Kantonalen Museum für Zoologie in Lausanne. Sie ist verantwortlich für die entomologische Sammlung und arbeitet über die Verbreitung und den Schutz der Waldameisen der Schweiz. ■ **Arnaud Maeder** ist Direktor des Naturhistorischen Museums und des Zoos von La Chaux-de-Fonds. Seine Dissertation hatte die Waldameisen im «Parc jurassien vaudois» und im Schweizerischen Nationalpark zum Thema. Einen Teil seiner Aktivität widmet er noch heute den Waldameisen. ■ **Christian Bernasconi** hat im Frühjahr 2009 seine Dissertation über die Systematik der Waldameisen abgeschlossen. Seine Untersuchungen unter der Leitung von Daniel Cherix (Universität und Kantonales Museum für Zoologie, Lausanne) und Prof. Pekka Pamilo (Universität Oulu, Finnland) ermöglichten die Entdeckung einer neuen Waldameisenart in den Schweizer Alpen.

Copyright Juni 2009 (2/2009) by Wildtier Schweiz

Impressum:

Herausgeber: Wildtier Schweiz, Strickhofstrasse 39, CH-8057 Zürich, Tel. 044/635 61 31, Fax 044/635 68 19
Redaktion und Gestaltung: Barbara Falk Administration: Beatrice Luginbühl wild@wild.uzh.ch www.wild.uzh.ch
Jahresabonnement: Sfr. 58.– (Ausland: Euro 45.–) Kündigungen: jeweils nur auf Ende eines Kalenderjahres
Erscheint: viermal jährlich Druck: Studentendruckerei Uni Zürich, Winterthurerstr. 190, CH-8057 Zürich