

Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfynwald, Kt. VS) : III. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Ameisen (Hymenoptera, Formicidae)

Autor(en): **Grossrieder, Manfred / Zettel, Jürg**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft =
Bulletin de la Société Entomologique Suisse = Journal of the
Swiss Entomological Society**

Band (Jahr): **72 (1999)**

Heft 1-2

PDF erstellt am: **26.07.2022**

Persistenter Link: <http://doi.org/10.5169/seals-402749>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfynwald, Kt. VS).

III. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Ameisen (Hymenoptera, Formicidae)

MANFRED GROSSRIEDER & JÜRG ZETTEL

Zoologisches Institut der Universität Bern, Baltzerstr. 3, CH-3012 Bern

Abstract

Succession and zonation in the flood plain area Rottensand (Pfynwald VS; Switzerland): III. Colonization of a flooded area by ants. – In the Rottensand (Pfynwald / VS) a severe inundation of dry steppe habitats by the river Rhone in autumn 1993 caused the formation of differently influenced steppe types and initial succession stages bare of vegetation. In the frame of a long-term research project the ant communities of the different zonation types were investigated. In focus was their ability to recolonize the area of pure gravel and sand. To record the ant species, tuna and honey baits were deposited along two transects leading through all zonation types. A total of 24 species could be recorded. *Formica selysi* was the dominating one in all habitats, followed by *Plagiolepis vindobonensis*, *Tetramorium caespitum* and *Solenopsis fugax*. The whole gravel plain was already colonized by *F. selysi*, but only a very few nests of *T. caespitum* and *S. fugax* could be found in this hostile habitat. *Camponotus vagus* was the only species colonizing exclusively the gravel plain. Ant density and diversity increased from the centre of the gravel plain towards the less influenced zonation types.

Keywords: Hymenoptera, Formicidae, flood plain, succession, zonation, recolonization

EINLEITUNG

Aufgrund des hohen Wissensstandes über die Habitatansprüche der meisten Arten eignen sich Ameisen hervorragend zur ökologischen Bewertung von Lebensräumen (SEIFERT, 1996) und zur Untersuchung der Besiedlungsdynamik im Verlaufe von Sukzessionen (AMBACH, 1994). Sie haben eine grosse bodenbiologische Bedeutung wegen der grossen Leistungen bezüglich Umlagerung, Durchmischung und Durchlüftung des Bodens. Die punktuelle Anreicherung von Nährstoffen in Ameisennestern liefert auf mineralischen Pionierböden Voraussetzungen für die Ansiedlung der ersten höheren Pflanzen (SEIFERT, 1996). Sie treten als Erstzersetzer von Holz auf und sind wichtige Verbreiter von zahlreichen Pflanzensamen. In vielen Ökosystemen gehören sie zu den wichtigsten Räubern und regulieren Populationen anderer Insekten.

Die vorliegende Arbeit stellt Teil eines grösseren und langfristigen Projektes über die Wiederbesiedlung der im Herbst 1993 durch ein Katastrophenhochwasser der Rhone veränderten Steppen bzw. neu geschaffenen Rohbodenflächen durch Insekten dar. Es wurde die Frage untersucht, welche der in den angrenzenden Wald- und Steppenflächen vorhandenen Ameisenarten die noch weitgehend vegetationsfreien Pionierflächen besiedeln können. Bisher wurden Grabwespen (vgl. ZEHNDER & ZETTEL, 1999), Wildbienen (vgl. LOEFFEL *et al.*, 1999) und Heuschrecken (vgl. MÜLLER & ZETTEL, 1999) untersucht.

MATERIAL UND METHODEN

Die Untersuchungen wurden von Juni bis Oktober 1996 durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet im Pfynwald ist in ZEHNDER & ZETTEL (1999) ausführlich beschrieben. Bei der Auswahl der Untersuchungsflächen wurden verschiedene im Rotensand vorkommende Zonationstypen berücksichtigt, wobei der Schwerpunkt auf der Rohbodenfläche und den angrenzenden Bereichen lag. Hauptbestandteil der Untersuchung bildeten zwei Transekte (T_1 : 330 m; T_2 : 250 m), welche rechtwinklig zueinander von der Schotterfläche in die benachbarten Wald- und Steppengebiete führten.

Folgende Zonationstypen wurden durch die Transekte abgedeckt (Details siehe ZEHNDER & ZETTEL, 1999); STm und STmm sind in der vorliegenden Arbeit nicht aufgetrennt, werden aber wegen der Vergleichbarkeit trotzdem entsprechend bezeichnet:

FÖ	Föhrenwald
STm	unbeeinflusste, alte Steppe; vorhandene Moosschicht zu > 50 % dünner als 5 mm
STmm	unbeeinflusste, alte Steppe; vorhandene Moosschicht zu > 50 % dicker als 5 mm
STs	Steppe mit Hochwassereinfluss; Moos mindestens partiell weggerissen, Sandaufschüttung auf 20–60 % der Fläche
SCH	von Schotter dominierte Aufschüttung, Rohboden

Entlang der Transekte wurden in Abständen von 5 m an total 118 Stellen Köder ausgelegt. In einem ersten Durchgang wurde ein 1:1 Honig-Wasser-Gemisch in Reagenzgläser (40 x 8 mm Ø) abgefüllt, mit durchtränkter Watte abgedeckt und ebenso eingegraben. Im zeitlichen Abstand von mindestens einer Woche wurden an den gleichen Stellen Thunfischköder ausgelegt (ca. 25 g Thun auf 12 x 12 cm grossen Papierstücken). Die Köder wurden dreimal täglich auf fouragierende Ameisen hin kontrolliert. Am Köder anwesende Individuen wurden mit einem Exhaustor gefangen, nach Möglichkeit direkt bestimmt und bei Unsicherheit in 70 % Aethanol zur späteren Bestimmung unter dem Binokular aufbewahrt.

Um den Einfluss des Köderabstands auf die Effizienz der Erfassungsmethode zu testen, wurden zehn Teilstrecken (je 15 m) des Thunfisch-Transekts mit Köderabständen von 1 m bearbeitet. Entlang von 2 Teilstrecken wurden beidseits 1 m breite Streifen detailliert abgesucht, um Angaben über die tatsächlich vorhandene Anzahl Nester zu erhalten. Am 30. August und am 19. September wurden Thunfischköder auch nachts ausgebracht und kontrolliert.

Für eine möglichst vollständige Artenerfassung wurden zusätzlich fünf direkt an die Schotterfläche (SCH) angrenzende Flächen einbezogen, davon lagen 4 im Wald (FÖ) und eine in der vom Hochwasser beeinflussten Steppe (STs). Sie wurden nach geeigneten Nistmöglichkeiten (unter Steinen, Totholz etc.) und auf Ameisen am Boden und in der Vegetation abgesucht. Auch hier wurden Thunfischköder ausgelegt und während der folgenden drei Stunden kontrolliert.

Nester wurden durch das Verfolgen der Nahrung abtransportierenden Ameisen erfasst. Für die Charakterisierung der Nestanlagen wurden folgende Nestparameter auf einer Umgebungsfläche von 1 x 1 m verwendet (Deckungsschätzungen erfolgten nach folgender Skala: 0 = 0%; 1 = 1–5%; 2 = 5–25%; 3 = 25–50%; 4 = 50–75%; 5 = 75–100%):

- zurückgelegte Distanz Nest – Köder
- Distanzen zum nächsten Nest der eigenen und einer anderen Art
- Distanz zur nächsten Vegetationsstruktur, welche höher als 1 m ist
- Oberflächenanteile von Humus, Kies, Geröll und Blöcken (Einteilung in Texturklassen nach SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL, 1989)

- Deckung durch Nadel- und andere Streu
- Anzahl Pflanzenarten und ihre Deckung
- Deckung von Moos
- Beschattung der Nestumgebung

Als Bestimmungsliteratur dienten SEIFERT (1996) und KUTTER (1977, 1978). Die Nomenklatur richtet sich nach SEIFERT (1996). Die gesammelten Tiere wurden bei Unsicherheiten im Musée de Zoologie in Lausanne anhand der Vergleichssammlung KUTTER überprüft und sind im Zoologischen Institut der Universität Bern deponiert. Bestimmungsschwierigkeiten traten bei *Myrmica cf. hellenica* auf, welche möglicherweise mit *M. specioides* oder *M. rugulosa* verwechselt wurde. In der Sammlung in Lausanne existieren dazu keine Vergleichsexemplare, da *M. hellenica* als Art von KUTTER (1977) nicht erwähnt ist.

RESULTATE

Ködertest (für Details siehe GROSSRIEDER, 1998)

Die meisten Arten reagierten besser auf den Thunfisch, *F. rufibarbis*, *L. flavus* und *C. vagus* wurden ausschliesslich an diesem Köder gefunden. Als einzige Art bevorzugte *P. vindobonensis* den Honigköder.

Die somit als effizienter eingestufte Methode mit Thunfisch wurde weiter ausgetestet. Durch eine Verkürzung der Köderabstände konnten jedoch weder mehr Nester noch mehr Arten erfasst werden. Durch das gezielte Absuchen wurden im Vergleich zur Ködermethode signifikant mehr Arten und Nester gefunden ($p < 0.05$, Wilcoxon-Test); die zusätzlichen Nestfunde beschränkten sich auf die kleinen Arten *T. caespitum* und *P. vindobonensis*. Im Strukturtyp SCH konnten auch durch intensives Absuchen keine weiteren Nester gefunden werden.

Bei Nachtbeobachtungen in der Steppe (STs, STm/mm) und auf der Schotterfläche SCH wurden jeweils weniger Arten erfasst als tagsüber ($p < 0.05$, Wilcoxon-Test). Bei nächtlichen Temperaturen um 11 °C waren weniger Individuen aktiv als am Tag. Lagen die Köder genügend nahe am Nest, so kam es bei *F. selysi* und *M. cf. hellenica* trotzdem zur Rekrutierung von Arbeiterinnen. Im Steppentyp STm/mm waren nachts weniger *F. selysi*, dafür auffällig viele *M. cf. hellenica* an den Ködern, und *C. ligniperda* konnte hier nur nachts erfasst werden.

Artenliste für den Rottensand

Im Verlaufe der Untersuchungen wurden insgesamt 24 Arten nachgewiesen (Tab. 1). Vertreten waren die Unterfamilien Myrmicinae (11 Arten), Dolichoderinae (1 Art) und Formicinae (12 Arten). Die meisten der gefundenen Arten sind in der ganzen Schweiz verbreitet, mit Ausnahme von *M. specioides*, *M. hellenica* (seltene Arten), *L. myops* und *F. selysi* (in der Schweiz mit südlicher Verbreitung).

F. selysi war in allen Strukturtypen vorherrschend (Abb.1). Sie baute im Untersuchungsgebiet meist einfache Erdnester oder Nester unter Steinen. Jedes dritte Nest war unter einem Pflanzenhorst lokalisiert, welcher dem Bau im oft lockeren Substrat zusätzlich Stabilität verlieh. Ein Nest unter einem umgestürzten Telefonleitungsmasten wies auch Gänge ins Holz auf.

T. caespitum, *S. fugax* und *P. vindobonensis* waren die nächsthäufigen Arten und wurden ebenfalls in allen Strukturtypen erfasst, jedoch fehlten die letzteren zwei in Dammnähe. *T. caespitum* hatte sich neben wenigen anderen Arten schon bis gegen das Zentrum der Fläche SCH hin angesiedelt.

Tab. 1. Im Rottensand nachgewiesene Ameisenarten. T = am Kördertransekt erfasst; Strukturtypen: SCH = Schotterfläche, offener Rohboden; STs = vom Hochwasser beeinflusste, sandreiche Steppe; STm/mm = moosreiche Steppe ohne Hochwassereinfluss; FÖ = Föhrenwald ohne Hochwassereinfluss. Ökologie (Öko; nach RAQUÉ, 1989 und SEIFERT, 1996): e = euryök, m = mesophil, P = Pionierart, t = thermophil, xt = xerothermophil, - = keine Angaben. RL = Gefährdungskategorie in der Roten Liste für die Schweiz, nach AGOSTI & CHERIX (1994): (2 = stark gefährdet, 3 = gefährdet, 4 = durch Seltenheit potentiell gefährdet)

Art	T	SCH	STs	STm/mm	FÖ	Öko	RL
Myrmicinae							
<i>Manica rubida</i> (LATREILLE, 1802)	-	-	-	-	x	-	
<i>Myrmica cf rugulosa</i> NYLANDER, 1846	x	-	x	x	-	t	
<i>Myrmica cf hellenica</i> FOREL, 1913	-	-	x	x	x	t	2
<i>Myrmica cf speciooides</i> BONDROIT, 1918	x	-	x	x	x	sehr t	3
<i>Myrmica rubra</i> LINNAEUS, 1758	-	x	-	-	x	m	
<i>Aphaenogaster subterranea</i> (LATREILLE, 1798)	-	-	-	-	x	t	3
<i>Solenopsis fugax</i> (LATREILLE, 1798)	x	x	x	x	x	sehr t	
<i>Leptothorax gredleri</i> MAYR, 1855	-	-	-	-	x	-	
<i>Leptothorax unifasciatus</i> (LATREILLE, 1798)	-	-	-	-	x	xt	
<i>Leptothorax parvulus</i> (SCHENCK, 1852)	-	-	-	-	x	t	3
<i>Tetramorium caespitum</i> (LINNAEUS, 1758)	x	x	x	x	x	-	
Dolichoderinae							
<i>Tapinoma erraticum</i> (LATREILLE, 1798)	-	x	x	-	-	xt	
Formicinae							
<i>Plagiolepis vindobonensis</i> LOMNICKI, 1925	x	x	x	x	x	xt	4
<i>Camponotus ligniperda</i> (LATREILLE, 1802)	x	-	-	x	x	t	
<i>Camponotus vagus</i> (SCOPOLI, 1763)	-	x	-	-	-	xt	3
<i>Lasius alienus</i> (FÖRSTER, 1850)	-	-	-	-	x	xt	
<i>Lasius niger</i> (LINNAEUS, 1758)	-	-	-	x	-	e	
<i>Lasius flavus</i> (FABRICIUS, 1781)	x	-	-	-	x	e	
<i>Lasius myops</i> FOREL, 1894	-	-	x	-	-	xt	
<i>Lasius mixtus</i> (NYLANDER, 1846)	-	-	x	-	-	m	
<i>Lasius fuliginosus</i> (LATREILLE, 1798)	-	-	-	-	x	-	
<i>Formica (Serviformica) fusca</i> LINNAEUS, 1758	-	-	-	-	x	e	
<i>Formica (S.) rufibarbis</i> FABRICIUS, 1793	x	-	x	x	-	t	
<i>Formica (S.) selysi</i> BONDROIT, 1918	x	x	x	x	x	t, P	

M. rubida, *L. gredleri* und *L. parvulus* konnten räumlich isoliert im Föhrenwald in Dammnähe nachgewiesen werden. Es ist anzunehmen, dass einzelne Kolonien dieser Arten das Hochwasser an dieser Stelle überlebt haben. Auch *F. selysi* überlebte in während längerer Zeit überschwemmten Böden: Kurz nach der Trockenlegung waren die ersten Individuen damit beschäftigt, ihre Nester wieder instand zu stellen.

C. vagus wurde als einzige Art ausschliesslich im Strukturtyp SCH gefunden. Für den Nestbau (kombinierte Holz-Boden-Nester) wurde Schwemmmholz benutzt, welches sich am Rand der Fläche befand.

Auf den beiden Transekten konnten insgesamt 10 Arten erfasst werden, von 8 wurden auch Nester gefunden. Total wurden 150 Nester erfasst und charakterisiert. Neben den in Abb. 1 erwähnten Arten wurden an Transekt 1 einzelne Arbeiterinnen von *L. parvulus* (auf FÖ), an Transekt 2 Vertreter von *C. vagus* (auf SCH) festgestellt. Auf der Fläche SCH nahm die Dichte der Nester gegen die Mitte hin ab; ihr Zentrum war, abgesehen von einzelnen Ausnahmen (4 Nester *T. caespitum*; 1 Nest *S. fugax*), nur von *F. selysi* besiedelt. Tendenziell nahm die Artenzahl von der Rohbodenfläche gegen die vom Hochwasser wenig oder nicht beeinflussten Flä-

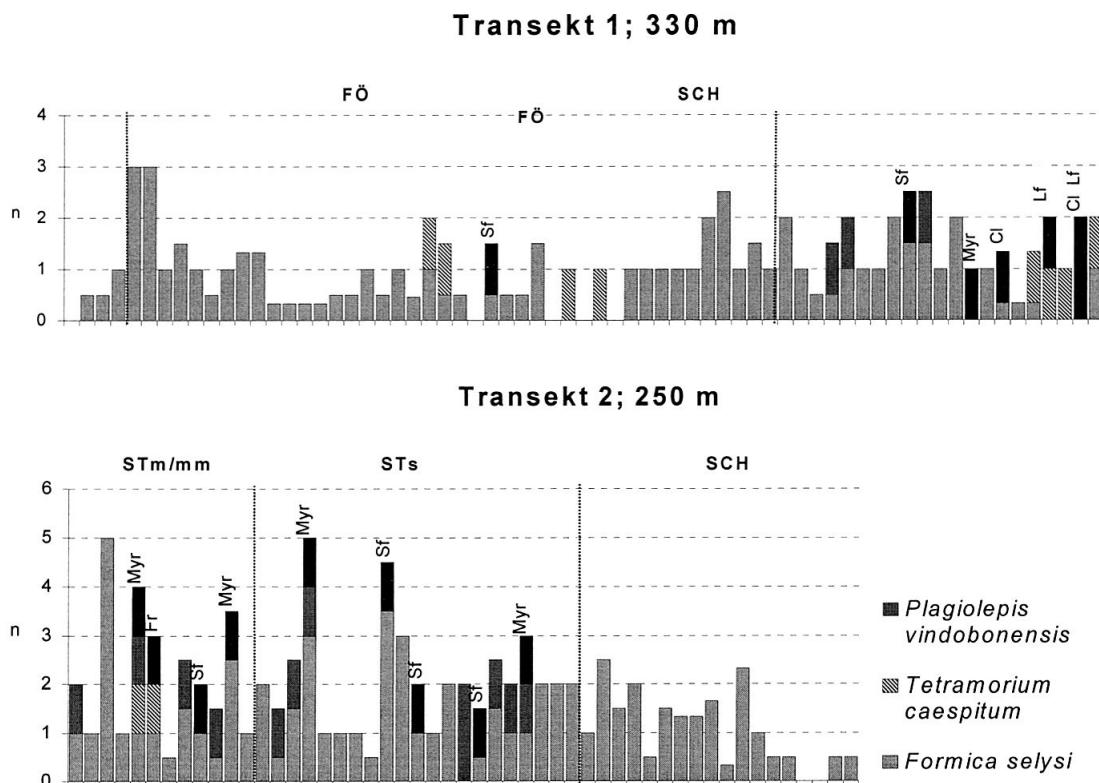


Abb. 1. Nestfunde auf den Transekten, jeweils aufsummiert pro 5 m (= Köderabstand). Wenn Arbeiterinnen eines Nests an mehreren Käldern erschienen, so ergaben sich entsprechende Bruchteile. FÖ = Föhrenwald, SCH = Schotterfläche, Rohboden, STs = sandreiche Steppe mit Hochwassereinfluss, STm/mm = Steppe ohne Hochwassereinfluss. Fr = *Formica rufibarbis*, Sf = *Solenopsis fugax*, Cl = *Camponotus ligniperda*, Lf = *Lasius flavus*, Myr = *Myrmica* sp.

chen hin zu, auch die Nesterdichte wurde grösser. Die Zahl der erfassten Arten war auf der Schotterfläche 10 mal kleiner als in der unbeeinflussten Steppe (SCH: 0,01 Arten / m Transektstrecke; STm/mm: 0,1 Arten/m), die Werte für die beeinflusste Steppe und den Wald lagen dazwischen (STs: 0,04 Arten/m; FÖ: 0,05). In der unbeeinflussten Steppe STm/mm wurden auf den genau abgesuchten 20 m² 15 Nester gezählt. Auf je 10 m² konnten in der beeinflussten Steppe STs 16 und auf der offenen Schotterfläche SCH überhaupt keine Nester gefunden werden.

In Waldnähe waren die *F. selysi*-Nester jeweils sehr nahe beieinander, wobei nicht immer entschieden werden konnte, ob es sich um getrennte Kolonien oder um Zweignester derselben Kolonie handelte.

Beschreibung der Nester

In der Auswertung wurden Nester von *F. selysi* (n = 121), *P. vindobonensis* (n = 10) und *T. caespitum* (n = 9) verglichen. Die Daten zu *F. selysi* wurden getrennt nach Zonationstyp weiter verarbeitet (56 Nester in SCH, 27 in STs, 19 in STm/mm, 19 in FÖ; Tab. 2). Nestparameter, welche sich zwischen verschiedenen Arten signifikant unterschieden, sind in Tab. 3 zusammengefasst.

Die Nester von *F. selysi* zeichneten sich gegenüber den anderen Arten durch einen hohen Anteil an Rohboden und wenig Streu, kleine Distanzen zu benachbarten, arteigenen Nestern und weitere Distanzen zu Käldern oder höheren Vegetationsstrukturen aus.

Tab. 2. Nestdaten, aufgetrennt nach Zonationstypen. SCH = Schotterfläche, offener Rohboden; STs = vom Hochwasser beeinflusste, sandreiche Steppe; STm/mm = moosreiche Steppe ohne Hochwassereinfluss; FÖ = Föhrenwald ohne Hochwassereinfluss.

Zonationstyp	SCH	STs	STm/mm	FÖ
Transektsstrecke (m)	295	105	60	125
Anzahl Arten	3	4	6	6
Anzahl Nester / m Transekt	0.21	0.42	0.45	0.26
Nester <i>F. selysi</i> / m Transekt	0.19	0.30	0.28	0.16
Mittlere Distanz (m) zum Köder, <i>F. selysi</i>	4.29	3.17	2.82	3.91
Max. Distanz (m) zum Köder, <i>F. selysi</i>	10.80	7.80	7.10	9.00
Max. Distanz (m) zum Köder, <i>T. caespitum</i>	0.50	-	0	0.40

Mehr als die Hälfte der Kolonien waren unter Steinen zu finden, etwa 30 % bei Pflanzenhorsten. Bei 52 von 121 Nestern war die Pflanzendeckung unter 1 %, bei 14 Nester war die Umgebung vegetationsfrei. 32 Nester wurden in schattenfreiem Gelände gefunden (21 % der Nester von *F. selysi*, 30 % derjenigen von *P. vindobonensis*, 22 % derjenigen von *T. caespitum*). Nur 10 % der *F. selysi*-Nester lagen ganz im Schatten; bei *P. vindobonensis* betrug dieser Anteil 40 %, bei *T. caespitum* 56 %.

T. caespitum und *F. selysi* waren am weitesten von der nächsten hohen Vegetationsstruktur entfernt angesiedelt (33 %, bzw. 16 % weiter als 5 m). Bezeichnend für *Tetramorium* waren grosse Distanzen zu einem arteigenen Nest. *Plagiolepis vindobonensis* baute ihre Nester in der Nähe anderer Arten meist nach demselben Muster: Eine der Brutkammern, mit einer grösseren Anzahl von Arbeiterinnen, war am Rand eines Steines, direkt unter der Moosschicht angelegt.

Die semiquantitative, auf Zonationstypen bezogene Auswertung ergab für *F. selysi* auf der Fläche SCH signifikant weitere Wege zu den Ködern ($p < 0.05$; t-Test). Die Entfernung zum Nachbarnest der eignen Art war in STs mit 185 cm signifikant kleiner als in den übrigen Zonationstypen, wo die Mittelwerte zwischen 271 cm (FÖ) und 575 cm (SCH) lagen. Die Distanzen zum nächsten Nest einer anderen Art waren auf SCH signifikant grösser als in allen anderen Typen (bedingt durch die

Tab. 3. Nestparameter (1 m^2 Nestumgebung) für die häufigen Arten. Die angegebenen Zahlen sind Mittelwerte aus den nach der auf S. 154 angegebenen Skala geschätzten Werte. Fette Buchstaben auf einer Zeile geben signifikante Unterschiede an (Mann-Whitney U-Test, $p < 0.05$). Fs = *Formica selysi*, Tet = *Tetramorium caespitum*, Pl = *Plagiolepis vindobonensis*.

	Fs	Tet	Pl	
Distanz Nest – Köder (cm)	375	a	22	b
Distanz zum nächsten Nest der eigenen Art (cm)	306	a	900	c
Anzahl Pflanzenarten	2.9	b	1.7	a
Humusanteil der Oberfläche	1.0	a	2.3	ab
Deckung durch Nadelstreu	0.6	a	2.1	b
Deckung durch andere Streu	0.6	a	0.6	a
Deckung Moos	1.1	b	0.8	b
			2.4	a

Seltenheit der anderen Arten auf der Schotterfläche), im Wald signifikant grösser als in STs und STm/mm ($p < 0.01$, bedingt durch die grösseren Abundanzen der anderen Arten).

Konkurrenz, Interaktionen am Köder

Am Rand der Schotterfläche, wo die Dichte der *F. selysi*-Nester höher war, kam es an den Ködern regelmässig zu heftigen Auseinandersetzungen zwischen den Angehörigen verschiedener Kolonien. Dabei wurden die Gegner an den Extremitäten gepackt und dadurch immobilisiert. Weil es dazu jeweils durchschnittlich 4–5 Angreifer benötigte, musste eine Kolonie zahlenmässig sehr überlegen sein, um alle anwesenden Gegner zu immobilisieren. Eine derartige Überlegenheit war aber normalerweise auch in Nestnähe nicht vorhanden, so dass jeweils auch die schwächer vertretene Kolonie ihren Teil der Nahrung abtransportieren konnte. Nach der Ausbeutung der Köder wurden oft auch die bis dahin festgehaltenen Gegner ins eigene Nest abtransportiert. Innerhalb der interspezifischen Dominanzhierarchie belegte *F. selysi* einen hohen Rang: Einmal besetzte Köder wurden zum Teil sehr heftig gegen neu ankommende Vertreter sowohl der eigenen als auch anderer Arten verteidigt. In Ausnahmefällen konnten *C. ligniperda*, *F. rufibarbis*, *M. cf. hellenica* und *S. fugax* einen schon besetzten Köder gegen neu ankommende *F. selysi* erfolgreich verteidigen. Sehr kleine Arten, insbesondere *P. vindobonensis*, wurden offensichtlich nicht als direkte Konkurrenten erkannt und konnten unbemerkt einen Teil der Nahrung abtransportieren.

DISKUSSION

Methode

Der durchgeföhrte Methodentest zeigte, dass im Transektstreifen bei einem Köderabstand von 5 m die vorhandenen Arten recht gut erfasst wurden, aber für quantitative Angaben über kleinere Arten ein arbeitsaufwendiges, gezieltes Absuchen und Umgraben des Bodens notwendig ist.

Nur *Plagiolepis vindobonensis* reagierte auf das Honig-Wasser-Gemisch besser als auf Thunfisch und war die einzige Art, bei welcher es dabei auch zur Rekrutierung von Arbeiterinnen kam. Sie wird von SEIFERT (1996) als stark nektarivor und trophobiotisch beschrieben. Sehr gut auf Köder reagierten langbeinige, agile Arten mit grösserem Fouragierradius (im Rottensand sind dies *F. selysi* und *F. rufibarbis*). Es ist anzunehmen, dass alle Nester erfasst wurden, deren Territorien den Transekt berührten. Die Untersuchungen von SAMSON *et al.* (1997) zeigen, dass mit Barberfallen ein ganz anderes Artenspektrum erfasst wird als durch Handfang. Bei der verwendeten Ködermethode werden ähnlich wie mit Barberfallen nur die auf der Bodenoberfläche fouragierenden Individuen erfasst. Es ist daher anzunehmen, dass z.B. arboricole Arten untervertreten sind.

Vergleich der Zönosen der Zonationstypen

Grundsätzlich bieten Habitate in weiter fortgeschrittenen Sukzessionsstadien bessere Besiedlungsbedingungen für Ameisen, weil dort in der Regel bessere Nistmöglichkeiten und grössere Futterressourcen vorhanden sind (PETAL, 1994). Einen Trend zur Zunahme der Dichte und Diversität mit fortschreitender Sukzession beschreiben auch BOOMSMA & VAN LOON (1982) sowie GALLÉ (1991). Eine Feld-

studie, welche vor der Überschwemmung im obersten Teil des Rottensandes durchgeführt wurde, ergab in einem Transekt vom Rhoneufer über Steppen zu älteren Föhrenbeständen eine Zunahme der Artenzahl bei gleichzeitiger Abnahme der Individuenzahl (Erfassung von Arbeiterinnen mit Barberfallen; UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL, 1993). Unsere Daten zeigen auf dem Niveau der Nester ebenfalls einen sukzessionsabhängigen Gradienten (Tab. 2), jedoch nehmen sowohl Artenzahl als auch Dichte von der Schotterfläche (SCH) über die durch das Hochwasser beeinflusste Steppe (STs) zur unbeeinflussten Steppe (STM/mm) und zum Wald (FÖ) hin zu. Der eher niedrige Wert für den Wald kann auch auf die angewandte Methode zurückgeführt werden, welche in diesem dreidimensional strukturierten Habitat nicht alle Ameisen erfassen kann. Die Zahl der insgesamt pro Strukturtyp erfassten Arten liefert wohl ein besseres Bild der effektiven Diversität: 7 Arten auf SCH, 10 auf STM/mm, 11 auf STs und 17 in FÖ.

Für die Besiedlungsdichte in den Strukturtypen liefern die neben den Transekten genau abgesuchten Flächen die besten Daten, obwohl diese subjektiv innerhalb der heterogenen Strukturtypen ausgewählt wurden. Wegen der im Verhältnis zur Siedlungsdichte geringen Grösse der Testfläche konnten auf der Schotterfläche SCH überhaupt keine Nester gefunden werden.

Abb. 1 kann entnommen werden, dass das Zentrum von SCH spärlicher besiedelt war als die Randbereiche. In ungünstigen Habitaten wie der Schotterfläche kann es an geeigneteren Stellen zur Aggregation von Kolonien kommen, was nach GALLÉ (1980) schliesslich zu einer uniformen Verteilung führen sollte. Auf der Schotterfläche gehörten 90 % der gefundenen Nester zu *F. selysi*, welche aus dem Alpenraum als wichtige thermophile Pionierart, insbesondere in sandig-steinigen Flussauen bekannt ist (KUTTER, 1977; SEIFERT, 1996). In anderen Arbeiten werden verschiedene Erstbesiedler mit ähnlichen Siedlungsdichten erwähnt, z.B. *L. niger* in frühen Stadien einer Sanddünenukzession in Holland (BOOMSMA & VAN LOON, 1982) oder *L. alienus* auf den Pionierflächen einer künstlich induzierten Sukzession auf sandigem Grasland in Ungarn (GALLÉ *et al.* 1994).

Von den durch das Hochwasser verursachten Habitatveränderungen können viele der momentan vorhandenen Arten profitieren. Alle erfassten Ameisen sind Bewohner von warmen, offenen Habitaten. Vor allem für *F. selysi* entstanden mit der Reduktion der Vegetation grossflächig ideale Bedingungen. Ihre Nahrung wird zur Zeit genauer untersucht, trophobiotische Beziehungen zu Blattläusen auf *Populus nigra* und verschiedenen Kräutern sind sicher von grosser Bedeutung. Auch die Vertreter der Gattung *Myrmica* dürften von den Veränderungen profitieren, denn *M. specioides* und *M. hellenica* werden von SEIFERT (1996) als thermophile Bewohner von offenen Habitaten beschrieben, welche auch Rohboden schätzen.

C. vagus lebt nach SEIFERT (1996) auf sehr xerothermen Lichtungen in Gehölzbeständen, in Mitteleuropa bevorzugt in sandigen Föhrenwäldern. Die beiden Nestfunde in Totholz am Rande der Schotterfläche bestätigen diese Habitatansprüche auch für den Rottensand.

Wie *F. selysi* waren *P. vindobonensis*, *T. caespitum* und *S. fugax* in allen Strukturtypen angesiedelt. Diese kleinen Arten mit eher oberflächennahen Nestern dürfen das Hochwasser wohl nicht an Ort überlebt haben und sind vermutlich aus den angrenzenden Steppen- oder Waldgebieten eingewandert.

Auf der Schotterfläche befanden sich die meisten ihrer Nester am südlichen Rand gegen die Steppe hin. Im Zentrum von SCH waren *S. fugax* und *P. vindobonensis* jeweils in unmittelbarer Nähe von *F. selysi*-Nestern zu finden. Für den Klep-

tobionten *S. fugax* wäre ein Überleben in tieferen Nestern grösserer Arten wie z.B. *F. selysi* denkbar. Inwieweit auch *Plagiolepis* bei Überschwemmungen von der Gegenwart anderer Arten profitieren könnte ist unklar. Für diese sich in grossem Masse nektarivor und trophobiotisch ernährende Art kommt erschwerend hinzu, dass das Nahrungsangebot auf der Schotterfläche noch sehr begrenzt ist.

Für *T. caespitum* ist das Potential als Wiederbesiedler aufgrund ihrer Xero-thermophilie und ihrer Vorliebe für vegetationsarme Standorte gross (z.B. BRIAN *et al.*, 1976); im Zentrum der Schotterfläche wurden mehrere Nester gefunden. Nach DETHIER & CHERIX (1982) ist sie zwar keine eigentliche Pionierart, zeigt aber nach KUTTER (1977) eine grosse Anpassungsfähigkeit. Die Art ist stark granivor und unterhält trophobiotische Beziehungen zu Wurzelläusen. Es ist daher erstaunlich, dass sie sich auf der Rohbodenfläche weit weg von blühenden Pflanzen, zum Teil an der Basis kleinster Pflanzenhorste (z.B. *Rumex scutatus*), ansiedeln konnte. Solche Pflanzen wurden von uns allerdings nicht auf Wurzelläuse abgesucht.

Von mehreren Arten konnten nur (noch nicht angesiedelte) Geschlechtstiere erfasst werden, auch von *L. alienus*. Diese Art wird in mehreren Arbeiten als Erstbesiedlerin von wärmsten und trockensten Stellen beschrieben (z.B. GALLÉ, 1972a, 1972b) und ihre Königinnen wählen nach BRIAN *et al.* (1966) für die Koloniegründung dieselben Habitate aus wie die mehrfach gefundene *T. caespitum*.

Konkurrenz, Interaktionen

Zur Konkurrenzsituation in frühen Sukzessionsstadien sind in der Literatur unterschiedliche Angaben zu finden. GALLÉ (1991) hat in solchen Habitaten wegen den niedrigen Abundanzen kaum Interferenzen zwischen Kolonien beobachtet. Im Rottensand war die Besiedlungsdichte nur im zentralen Bereich der Schotterfläche klein. Trotzdem kann daraus nicht auf eine geringe Konkurrenz geschlossen werden, weil hier die Fouragierflächen der Kolonien signifikant grösser sind als in der Steppe (I. KELLER, pers. Mitt.). Aufgrund ihrer grossen Abundanz hatte *F. selysi* sicher in allen Flächen einen Einfluss auf die Artzusammensetzung oder die Habitatnutzung durch andere Arten. Durch einen «priority effect», wie er z.B. für *Myrmica* beschrieben wurde (VEPSÄLÄINEN & PISARSKI, 1982), könnte sie dafür verantwortlich sein, dass sich *F. fusca* und *L. alienus* noch nicht im Gebiet ansiedeln konnten.

Trotz ihrer zahlenmässigen Dominanz konnte sich *F. selysi* am Köder nicht immer durchsetzen. Die beiden grossen Arten *F. rufibarbis* und *C. ligniperda* waren ihr überlegen. *S. fugax* war trotz ihrer geringen Grösse konkurrenzstark, dank einem sehr wirksamen Giftstachel und einer hochgradig abschreckenden Repellentsubstanz (SEIFERT, 1996).

Andere Arten schienen Kontakten mit der aggressiven *F. selysi* auszuweichen: Bezeichnend für *M. cf. hellenica* und *T. caespitum* war, dass sie den Köder jeweils von unten her angingen. *Tetramorium* transportierte die Nahrung unauffällig ab, meist in Spalten der Moosoberfläche, in der Streu, in der Vegetation oder in überdeckten Galerien, welche wenn nötig neu erstellt wurden. Die Nachtbeobachtungen zeigten, dass einige Arten der Konkurrenz auch zeitlich auswichen: *M. cf. hellenica* besetzte nachts den grössten Teil der Köder und *C. ligniperda* suchte die Köder nur nachts auf. Dass schwächere Arten auf weniger günstige Tageszeiten ausweichen und bei tieferen Temperaturen fouragieren, stellten auch SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN (1989) fest.

Beschreibung der Nester

Die Aufnahme und Auswertung verschiedener Nestparameter sollten klären, bezüglich welcher Faktoren sich die Nester verschiedener Arten unterscheiden und welche damit Informationen über die Ansprüche der Art an den Neststandort liefern. Die Parameter zur Habitatstruktur, insbesondere die Zusammensetzung der Bodenoberfläche, zeigten aber kaum Unterschiede. Eine Trennung erfolgte aufgrund von Parametern, welche sich durch die Artengesellschaft ergaben (Annäherungswerte für Dichte, Diversität: Distanz zum nächsten Nest der eigenen oder einer anderen Art) oder die Mobilität einer Art charakterisierten (zurückzulegende Distanzen zu Nahrungsquellen: Blattläuse an höheren Vegetationsstrukturen bzw. zum Köder). Eine Korrespondenzanalyse (für Details siehe GROSSRIEDER, 1998) bestätigte dies unter Berücksichtigung des ganzen multivariaten Datensatzes: Die ersten beiden Hauptkomponenten, welche 78 % der Gesamtvariabilität ausmachten, korrelierten stark mit den oben erwähnten Parametern.

Im Vergleich zum hohen Anteil an unbeschatteter Fläche wurden verhältnismässig wenige unbeschattete *F. selysi*-Nester erfasst. Bei den herrschenden klimatischen Bedingungen im Rottensand kann sich eine Beschattung der Nestanlage als Vorteil erweisen: Wegen der hohen Temperaturen der Bodenoberfläche konnte die Fouragiertätigkeit bei einigen Kolonien am Nachmittag erst wieder aufgenommen werden, wenn die Nestausgänge im Schatten lagen. Es ist anzunehmen, dass Nester nicht aus thermoregulatorischen Gründen unter Steinen gebaut wurden, sondern um den Bauten im oft sehr lockeren Substrat Stabilität zu verleihen. Aus demselben Grund war wohl ein grosser Teil der Nester unter Pflanzenhorsten zu finden.

Die sehr wärmeliebende *P. vindobonensis* konnte durch die Anlage ihrer Nester an thermisch begünstigten Stellen die auftreffende Sonnenenergie optimal ausnutzen (am Rand von Steinen, direkt unter der Moosenschicht; ein hoher Moosanteil in der Nestumgebung ergibt sich aus dieser charakteristischen Bauweise). Die Untersuchungen von GALLÉ (1972b) zeigen, dass auch eine geringe Bodenfeuchtigkeit für die Art von grosser Bedeutung ist.

T. caespitum wurde, wie oben erwähnt, auch als Pionier auf dem Rohboden erfasst. Eine hohe Pflanzendeckung und grosse Streuanteile in der Nestumgebung weisen dagegen eher auf geschlossene Habitate und damit auf die Euryökie der Art hin.

Tendenzen zur Verteilung von Dichte und Diversität, welche in Abb. 1 sichtbar sind, konnten durch die detaillierte Auswertung der Nestdaten von *F. selysi* bestätigt werden. Weitere Wege zu Nestern anderer Arten auf SCH können als kleinere Diversität und kürzere Distanzen zu Nestern der gleichen Art in STs als grössere Dichte interpretiert werden. Aus den signifikant längeren Strecken zwischen Nest und Köder auf SCH kann auf grössere Fouragierareale auf der Schotterfläche geschlossen werden, was sich mit den neuesten Angaben deckt (I. KELLER, pers. Mitt.).

Im Vergleich zu anderen Insektenarten des Rottensandes können Ameisen eine Überschwemmung leichter an Ort überleben. Weil das Wasser von oben in den Boden eindringt, können Luftblasen in den Nestkammern eingeschlossen werden und den Völkern ein Überleben in der Bodentiefe ermöglichen. Dank ihrer Grabfähigkeit und sozialen Lebensweise sind sie in der Lage, auch stark verschüttete Nester wieder zu eröffnen. An mehreren Stellen auf der Schotterfläche (bei vollständig umstrukturierter Oberfläche) und im Wald konnten wir nach dem Abklingen des Hochwassers Ameisen beim Wiederherstellen der Nestausgänge beobachten. Diese Überlebensmöglichkeit macht sie zu bedeutenden bodenbiologischen Faktoren in der Dynamik von alpinen Flussauen.

ZUSAMMENFASSUNG

Durch ein Katastrophenhochwasser der Rhone kam es 1993 in den von Föhrenwald durchsetzten Trockensteppen des Rottensandes (VS) zu massiven Umgestaltungen. Neben unterschiedlich stark beeinflussten Steppentypen entstand eine vegetationsfreie Schotterfläche. Deren Wiederbesiedlung durch Ameisen und die Ameisengesellschaften in den verschiedenen Zonationstypen bildeten den Schwerpunkt dieser Arbeit. Zur Erfassung des Artpektrums dienten Thunfisch- und Honigköder entlang zweier Transekte, welche durch die verschiedenen Zonationstypen führten. Insgesamt wurden 24 Arten erfasst. *Formica selysi* war im ganzen Gebiet vorherrschend und in allen Zonationstypen vertreten. Auf der Schotterfläche wurden Nester von *F. selysi*, vereinzelt auch von *Tetramorium caespitum* und *Solenopsis fugax* gefunden. Neben diesen drei häufigsten Arten erreichte auch *Plagiolepis vindobonensis* im Gebiet hohe Dichten. *Camponotus vagus* war als einzige Art ausschliesslich auf der neuen Rohbodenfläche angesiedelt. Vom Zentrum der Schotterfläche zu den angrenzenden Gebieten nahmen Ameisendichte und -diversität zu. Die Nester verschiedener Arten unterschieden sich kaum aufgrund der aufgenommenen Parameter zur Habitatstruktur, liessen sich aber durch Parameter trennen, welche sich durch die Artengesellschaft ergaben oder die Mobilität der jeweiligen Art charakterisierten.

DANK

Wir danken D. CHÉRIX (Musée de Zoologie, Lausanne), der uns fachlich unterstützte und den Zugang zur Vergleichssammlung ermöglichte, der Familie BIERI, welche durch ihre Gastfreundschaft die Feldsaison im Rottensand ermöglichte, sowie dem Kanton Wallis, welcher einen Beitrag an unsere Feldspesen gewährte. Für die Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Kommentare danken wir G. ZEHN- DER, K. LOEFFEL und P. MÜLLER.

LITERATUR

- AGOSTI, D. & CHÉRIX, D. 1994. Liste rouge des fourmis de la Suisse. In: DELLA SANTA E., *Guide pour l'identification des principales espèces de fourmis de Suisse. Misc. Faun. Helv. 3*: pp 117–118. CSCF, Neuchâtel.
- AMBACH, J. 1994. Die Ameisenfauna der „Pleschinger Sandgrube“ bei Linz. *Naturk. Jb. Stadt Linz*, 37–39: 259–269.
- BOOMSMA, J.J. & VAN LOON, A.J. 1982. Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys. *J. Anim. Ecol.* 51: 957–974.
- BRIAN, M.V., HIBBLE, J. & KELLY, A.F. 1966. The dispersion of ant species in a southern English heath. *J. Anim. Ecol.* 35: 281–290.
- BRIAN, M.V., MOUNTFORD, M.D., ABBOTT, A. & VINCENT, S. 1976. The changes in ant species distribution during ten years post-fire regeneration of a heath. *J. Anim. Ecol.* 45: 115–133.
- DETHIER, M. & CHERIX, D. 1982. Note sur les Formicidae du Parc national suisse. *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 55: 125–138.
- GALLÉ, L. 1972a. Formicidae populations of the ecosystems in the environs of Tiszafüred. *Tiscia (Szeged)* 7: 59–68.
- GALLÉ, L. 1972b. Study of ant-populations in various grassland ecosystems. *Acta biol. (Szeged)* 18: 159–164.
- GALLÉ, L. 1980. Niche analysis and competitive strategy of grassland ants (Preliminary communication). *Acta biol. (Szeged)* 26: 181–182.
- GALLÉ, L. 1991. Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecol.* 14: 31–37.
- GALLÉ, L., KOVAS, E. & HEVER, A. 1994. Pattern transformation of ant colonies in a successional sandy grassland. *Memorabilia Zool.* 48: 81–90.
- GROSSRIEDER, M. 1998. *Sukzession und Zonation im Rottensand (VS. Untersuchungen an Ameisengesellschaften unter spezieller Berücksichtigung der dominanten Art Formica selysi (Hymenoptera: Formicidae))*. Diplomarbeit Zool. Inst. Univ. Bern.
- KUTTER, H. 1977. *Hymenoptera, Formicidae*. Insecta Helvetica 6. Schweiz. Ent. Ges. Zürich.
- KUTTER, H. 1978. *Hymenoptera, Formicidae*. Insecta Helvetica 6a. Schweiz. Ent. Ges. Zürich.
- LOEFFEL, K., STREICH, S., WESTRICH, P. & ZETTEL, J. 1999. Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfynwald, Kt. VS). II. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Wildbienen (Hymenoptera, Apidae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 72: 139–151.
- MÜLLER, P. & ZETTEL, J. 1999. Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfynwald, Kt. VS). IV. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Heuschrecken (Saltatoria). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 72: 165–174.

- PETAL, J. 1994. Reaction of ant communities to degradation of forest habitats in the Karkonosze Mountains. *Memorabilia Zool.* 48: 171–179.
- RAQUÉ, K.-F. 1989. *Faunistik und Ökologie der Ameisenarten Baden-Württembergs. Ein Beitrag zum Artenschutzprogramm und zur Erstellung einer vorläufigen Roten Liste.* Dissertation, Universität Heidelberg.
- SAMSON, D.A., RICKARD, E.A. & GONZALES, P.C. 1997. Ant diversity and abundance along an elevational gradient in the Philippines. *Biotropica* 29: 349–363.
- SAVOLAINEN, R. & VEPSÄLÄINEN, K. 1989. Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos* 56: 3–16.
- SCHEFFER, F. & SCHACHTSCHABEL, P. 1989. *Lehrbuch der Bodenkunde.* 2. Aufl. Enke, Stuttgart.
- SEIFERT, B. 1996. *Ameisen beobachten, bestimmen.* Naturbuchverlag, Augsburg.
- UNIVERSITÉ DE NEUCHATEL. 1993. *Finges '93. Stage intégré d'écologie et de systématique.* Kursbericht.
- VEPSÄLÄINEN, K. & PISARSKI, B. 1982. Assembly of island ant communities. *Ann. zool. Fenn.* 19: 327–335.
- ZEHNDER, G. & ZETTEL, J. 1999. Auensukzession und Zonation im Rottensand (Pfynwald, Kt. VS). I. Wiederbesiedlung einer Überschwemmungsfläche durch Grabwespen (Hymenoptera, Sphecidae). *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 72: 123–137.

(erhalten am 26. März 1999; angemommen am 12. April 1999)