

Vielfalt und Verbreitung der Waldameisen in Graubünden (Hymenoptera, Formicidae, *Formica rufa*-Gruppe): erste Ergebnisse

von Anne Freitag¹, Monica Kaiser-Benz², Christian Bernasconi¹, Daniel Cherix³, Christoph Düggelein⁴, Anita Risch⁴, Beat Wermelinger⁴

Adressen:

¹ Musée de zoologie
Pl. de la Riponne 6
CH-1005 Lausanne
anne.freitag@vd.ch
christian.bernasconi@pronatura.ch

² Monica Kaiser-Benz
Büro Oeconformica
CH-7430 Thusis
mkbenz28@bluewin.ch

³ Université de Lausanne
Département d'écologie
et d'évolution
CH-1015 Lausanne
daniel.cherix@unil.ch

⁴ Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL)
CH-8903 Birmensdorf
christoph.dueggelin@wsl.ch
anita.risch@wsl.ch
beat.wermelinger@wsl.ch

Zusammenfassung

Um die Vielfalt und Verbreitung der Waldameisen in Graubünden zu erfassen, wurde im Jahre 2002 in Zusammenarbeit mit dem lokalen Forstdienst eine breite Bestandesaufnahme durchgeführt. Es wurden 546 Proben gesammelt und bestimmt; ausserdem wurden 176 Proben des Schweizerischen Landesforstinventars (LFI4) sowie 555 Beobachtungen weiterer Studien im Kanton erfasst. Es wurden alle sechs in der Schweiz vorkommenden Waldameisenarten gefunden: *Formica rufa*, *F. polycтена*, *F. pratensis*, *F. lugubris*, *F. paralugubris* und *F. aquilonia*. Eine siebte Art, *F. lugubris-A2*, welche im Jahre 2008 im Schweizerischen Nationalpark (SNP) entdeckt wurde, ist noch nicht offiziell beschrieben. *F. rufa* und *F. polycтена*, welche in tieferen und mittleren Höhenlagen vorkommen, machen 6,7% resp. 3,5% aller Funde aus. In der montanen Stufe dominiert *F. lugubris* mit 35,4%, gefolgt von *F. paralugubris* mit 26,7% und *F. aquilonia* mit 22,4%. Das Vorkommen von *F. aquilonia* ist auf das Engadin und auf die Val Müstair beschränkt. Die neue Art *F. lugubris-A2* mit

3,8% der Funde ist bis heute nur aus der Val Mingèr (SNP) bekannt. *F. pratensis* ist mit 1,5% die seltenste Art, da sie vorwiegend offene Lebensräume besiedelt, welche kaum erfasst wurden. Dank all dieser Funde, welche den ganzen Kanton inklusive den Schweizerischen Nationalpark abdecken, können wir die ersten detaillierten Verbreitungskarten der Waldameisen Graubündens präsentieren.

Schlagnworte: Hymenoptera, Formicidae, *Formica rufa*-Gruppe, Waldameisen, Inventare, Verbreitungskarten, Graubünden, Schweiz

Summary

In order to map the diversity and distribution of wood ants in Grisons, an extensive inventory was taken in 2002 in collaboration with local forestry services. 546 samples were collected and analyzed. Moreover, 176 samples from the Swiss National Forest Inventory and 555 observations from other studies made in the Canton were added. All of the six species of red wood ants existing in Switzerland

were found: *Formica rufa*, *F. polyctena*, *F. pratensis*, *F. lugubris*, *F. paralugubris*, *F. aquilonia*. A seventh species, *F. lugubris-A2*, which was first found in the Swiss National Park (SNP) in 2008, has not yet been described officially. *F. rufa* and *F. polyctena*, which are living in the lower and middle range of high altitudes, make up 6,7% and 3,5% respectively of all findings. At the montane level, the *F. lugubris* are dominant, accounting for 35,4%, followed by *F. paralugubris* accounting for 26,7% and *F. aquilonia* accounting for 22,4%. The existence of *F. aquilonia* is limited to the Engadine and Val Müstair. The new species *F. lugubris-A2*, making up 3,8% of all findings, has only been found in Val Mingèr (SNP) so far. Accounting for 1,5%, *F. pratensis* is the rarest species which may, however, to some extent be explained by the fact that this species lives mainly in open spaces which were not as intensively covered by the inventory as the wood area. All these findings, which cover the entire Canton including the SNP, allow us to present the first detailed distribution maps of the wood ant in Grisons.

Keywords: Hymenoptera, Formicidae, *Formica rufa*-Group, wood ants, inventories, distribution maps, Grisons, Switzerland.

1. Einleitung

Die Waldameisen gehören zu den ersten Insekten, welche in der Schweiz gesetzlich geschützt wurden (Bundesgesetz über den Natur- und Heimatschutz 1966). Sie gelten als Flaggschiff-Arten für das Ökosystem Wald, in welchem sie eine bedeutende Rolle spielen (GÖSSWALD 1990), worüber zahlreiche wissenschaftliche Arbeiten publiziert wurden (z.B. COTTI 1963, COTTI 1996). Dennoch sind die Kenntnisse über ihre Verbreitung und ihre Häufigkeit in der Schweiz lückenhaft. Die einzigen publizierten Verbreitungskarten von Waldameisen in der Schweiz datieren aus dem Jahr 1961 (KUTTER 1961), aber die beschränkte Anzahl der inventarisierten Gebiete gibt nur einen groben Eindruck ihrer Verbreitung. Obwohl die Waldameisen seit mehr als 50 Jahren geschützt sind, bleiben sie gefährdet (KUTTER 1963, CHERIX 1981). Diese Situation ist unbefriedigend, und es braucht neue Projekte zu ihrer Verbreitung, um die Kenntnisse über diese Arten zu vervollständigen und zu aktualisieren. In diesem Zusammenhang ist die Inventarisierung, welche durch Monica Kaiser-Benz in Graubünden durchgeführt wurde, zu sehen. Graubünden ist als grösster Kanton der

Schweiz (7105 km²) ein interessantes Gebiet für die Untersuchung der Waldameisen. Mit einer Wald- und Gebüschwaldfläche von 30% (209800 ha), wovon 87% durch Nadelbäume dominiert sind (ABEGG et al. 2014) und einer Höhenlage zwischen 279 und 4049 m ü.M. bietet sich eine für Waldameisen günstige Vielfalt an ökologischen und klimatologischen Voraussetzungen. Graubünden ist der einzige Kanton, in welchem alle Waldameisenarten der Schweiz vorkommen (KUTTER 1961, BERNASCONI 2013) und stellt deshalb ein besonders geeignetes Gebiet für eine Inventarisierung in grösserem Ausmass dar.

Die Inventarisierung, welche im Jahr 2002 in Zusammenarbeit mit dem Amt für Wald und Naturgefahren Graubünden durchgeführt wurde, hatte verschiedene Ziele: a) Aktuelle und detaillierte Verbreitungskarten der Waldameisen, um die Situation der einzelnen Arten darzustellen, b) Beschreibung der Umweltbedingungen, welche die Verteilung der Arten beeinflussen, c) Grundlage für weitere Studien der Populationen, d) Sensibilisierung der Förster für den Schutz der Waldameisen.

Im Folgenden stellen wir Verbreitungskarten der einzelnen Waldameisenarten und eine vorläufige Analyse ihrer Verbreitung im Kanton Graubünden vor.

2. Material und Methode

2.1 Untersuchte Arten

Systematik

Bei der Gruppe der Waldameisen werden sechs Arten unterschieden (GOROPASHNAYA et al. 2004): *Formica rufa* LINNAEUS 1758, *Formica polyctena* FÖRSTER 1850, *Formica pratensis* RETZIUS 1783, *Formica lugubris* ZETTERSTEDT 1840, *Formica paralugubris* SEIFERT 1996 und *Formica aquilonia* YARROW 1955. Eine weitere Art wurde 2008 durch Christian Bernasconi in der Val Mingèr im Schweizerischen Nationalpark entdeckt (CHERIX et al. 2009, BERNASCONI et al. 2011). Sie weist die morphologischen Merkmale von *Formica lugubris* auf, unterscheidet sich aber von dieser durch ihre Genetik (BERNASCONI et al. 2011), ihr Verhalten (FLEURY et al. 2010) sowie die Zusammensetzung der Sexualpheromone (BERNASCONI 2009). Diese Art ist morphologisch noch nicht beschrieben und wird vorläufig als *F. lugubris-A2* bezeichnet (in einigen Arbeiten als «*Formica belvetica*»).

Verbreitung und Lebensraum

Formica rufa kommt in allen biogeografischen Regionen der Schweiz vor (KUTTER 1961). *Formica*

polyctena ist etwas weniger weit verbreitet: In der Schweiz fehlt sie auf der Alpensüdflanke (KUTTER 1961, GIACALONE FORINI, ROSSI-PEDRUZZI 2015). Diese beiden Arten findet man vor allem auf der kollinen und montanen Stufe in Laub-, Nadel- und Mischwäldern. *Formica pratensis* ist mehr oder weniger in der ganzen Schweiz verbreitet, mehrheitlich unter 750 m ü.M. (KUTTER 1965). Es handelt sich um eine xerotherme Art, welche offene Flächen wie bebuschte Trockenrasen und warme Wiesenhänge in der Nähe von Gehölzen besiedelt (SEIFERT 2007). Die Verbreitung von *F. lugubris* resp. *F. paralugubris* ist nur unvollständig bekannt. Es gibt wenige Daten, bei welchen die Arten korrekt bestimmt wurden, da *F. paralugubris* erst kürzlich beschrieben worden ist (SEIFERT 1996) und bis dahin mit *F. lugubris* als eine Art betrachtet wurde. Diese beiden Arten kommen in allen biogeografischen Regionen der Schweiz vor (InfoFauna – SZKF/CSCF, WSL-LFI4 unpubl.). Sie werden insbesondere in Misch- und Nadelwäldern der montanen und subalpinen Stufe beobachtet, in den Alpen bis 2300 bis 2400 m ü.M. (SEIFERT 2007). *Formica aquilonia*

ist in der Schweiz nur aus Graubünden bekannt und hier vor allem aus dem Engadin (KUTTER 1961). Die Verbreitung von *F. lugubris-A2* beschränkt sich zurzeit auf die Val Mingèr im Schweizerischen Nationalpark.

Sozialstruktur

Waldameisen bauen charakteristische, kuppelförmige Nesthaufen von unterschiedlicher Höhe (Abb. 1), welche aus pflanzlichen Materialien wie Koniferennadeln, kleinen Ästchen und trockenen Gräsern (CHERIX et al. 2008) bestehen. Die verschiedenen Arten haben unterschiedliche Sozialstrukturen, welche ihre Verbreitung und ökologischen Präferenzen beeinflussen (SEIFERT 2007). *F. rufa* ist in der Regel monogyn (eine Königin pro Nest) und monodom (nur ein Nesthaufen), kann aber sowohl polygyn (mehrere Königinnen pro Nest) wie auch polydom (Kolonie mit mehreren Nesthaufen, welche durch Strassen verbunden sind) sein. *Formica polyctena* ist fast ausschliesslich polygyn und bildet polydome Kolonien, manchmal von grossem Ausmass. *Formica pratensis* ist meistens monogyn und monodom,



Abb. 1: A: *Formica polyctena*, Sils im Domleschg. B: *Formica aquilonia*, Val Vau. C: *Formica paralugubris*, Gegend God dal Fuorn, SNP. D: *Formica lugubris*, Il Fuorn, SNP (Foto A und B: Monica Kaiser-Benz, Foto C: Christian Bernasconi, Foto D: Anne Freitag).

manchmal schwach polygyn. Die Sozialstruktur von *F. lugubris* variiert von monogyn-monodom bis stark polygyn-polydom. Die nahe verwandten Arten *F. paralogubris* und *F. aquilonia* sind stark polygyn und polydom.

2.2 Untersuchungsmaterial

Das Sammeln der Proben wurde durch Monica Kaiser-Benz in Zusammenarbeit mit dem Amt für Wald und Naturgefahren Graubünden organisiert. Die Revierförster des Kantons Graubünden wurden gebeten, während ihrer beruflichen Tätigkeit Arbeiterinnen der Waldameisen auf den Nesthaufen zu sammeln. Dadurch wurden also vor allem Habitate im Wald erfasst. Von jedem Nest wurden 10 bis 20 Arbeiterinnen gesammelt und für die spätere Bestimmung der Art in 70%igem Alkohol aufbewahrt. Ebenfalls von jedem Nest wurden die Koordinaten festgehalten. Weitere Daten des Umfeldes wie der Waldtyp, Standort des Nestes am Waldrand oder im Waldesinneren, Exposition des Standortes wurden für einen Teil der Nesthaufen im Feld festgehalten, konnten aber wegen der fehlenden Homogenität der Protokolle für die Analyse nicht verwendet werden.

Ausserdem wurden weitere Funde aus anderen Quellen berücksichtigt, um Gebiete, welche von den Bündner Förstern wenig beprobt waren, abzudecken (Tab. 1). Einige Daten stammen aus dem vierten Landesforstinventar (LFI4) und wurden ab 2009 durch die Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL) erhoben

(www.lfi.ch). Weitere Daten stammen aus Untersuchungen an Waldameisen im Schweizerischen Nationalpark von 1998 bis 2015 (DEVENOGES 1999, BORGES 2001, BERNASCONI 2009, CAPPELLI 2015) und aus Beobachtungen von weiteren Myrmekologen.

2.3 Bestimmung

Die Bestimmung des Materials, welches die Revierförster gesammelt haben und jenes, welches aus dem LFI4 stammt, erfolgte in zwei Schritten: 1) morphologische Bestimmung nach SEIFERT (2007), 2) genetische Analyse der mitochondrialen DNA (Gen COI), um die Zwillingarten *Formica lugubris* und *F. paralogubris* nach der Methode von BERNASCONI (2010) zu unterscheiden. Diese Methode konnte bei den Proben der Bündner Revierförster, des LFI4 und jenen von Christian Bernasconi und Seraina Cappelli angewendet werden. Ein Teil der Analysen ergab kein Resultat – vermutlich wegen der zu grossen Degradation der DNA (Material der Förster GR: 117 von 518 Proben oder 23%; Material LFI4 8 von 184 Proben, 4%). Die Proben, bei welchen die genetische Analyse kein Ergebnis ergab, wurden in dieser Arbeit nicht berücksichtigt. Die restlichen Proben der Zwillingarten *F. lugubris/paralogubris* wurden lediglich nach morphologischen Kriterien bestimmt. Die Proben der Bündner Förster stammen aus dem Jahr 2002 und wurden in 70%igem Alkohol aufbewahrt, während die Proben des LFI in 95%igem Alkohol aufbewahrt wurden, um eine genetische Analyse zu erleichtern.

Tab. 1: Herkunft der 1277 Daten von Waldameisen, welche für die Verbreitungsanalyse der einzelnen Arten in Graubünden benutzt wurden. MZL: Musée cantonal de zoologie Lausanne.

Herkunft der Daten	Anzahl Beobachtungen	Jahr	Aufbewahrungsort der Proben
Revierförster GR	546	2002	Sammlung MZL
WSL, LFI4	176	2009–2014	Sammlung MZL
Christian Bernasconi	162	2005–2007	Sammlung MZL
Monica Kaiser-Benz	33	1983–2012	Privatsammlung
Anne Freitag	6	2009–2011	Sammlung MZL
Angélique Devenoges	253	1998	Sammlung MZL
Ana Borges	51	2001	Sammlung MZL
Seraina Cappelli	24	2015	Sammlung MZL
Anya Rossi-Pedruzzi	8	2012	Privatsammlung und Museo cantonale di storia naturale, Lugano
Isabella Forini Giacalone	2	2014	Privatsammlung
SZKF/CSCF. BeobachterInnen: Martina Funk, Ramon Iten, Rainer Neumeyer	16	1993–2015	

2.4 Räumliche Analyse

Für die Analyse der Ameisennester mit genauen Koordinatenangaben wurden mehrere geografische Variablen mit Hilfe eines Geografischen Informationssystems (GIS) abgeleitet. Höhe, Hangneigung und Exposition wurden aus dem Digitalen Höhenmodell DHM25 berechnet. Die Hangneigung und die Exposition sind Mittelwerte auf einer Fläche von 25 x 25 m und entsprechen deshalb nicht zwingend der genauen Lage des Nesthaufens, sondern beschreiben deren nähere Umgebung. Der Lebensraumtyp, in welchem sich Nesthaufen fanden, wurde aus der Lage der Primärflächen des digitalen Landschaftsmodells der Schweiz Vector25 ermittelt. Von 28 durch den Vector25 beschriebenen Lebensraumtypen wurden deren zehn in drei Gruppen zusammengefasst: Wald, Gebüsch und übriges Gebiet. Die klimatischen Verhältnisse der Neststandorte wurden indirekt durch die Variable ddeg300 ermittelt, welche die Summe der jährlichen Tagesgrade (TG = [T_m - T₃₀₀]; T_m: mittlere tägliche Temperatur, T₃₀₀: Schwellenwert 3°C) darstellt. Diese Variable hat sich in früheren Studien (PERSICO 2004, ROSSI-PEDRUZZI 2008) für die Beschreibung des potenziellen Lebensraumes von Waldameisen als signifikant erwiesen.

3. Resultate

3.1 Untersuchte Arten

Es wurden insgesamt 1277 Funde von Waldameisen zusammengetragen (Tab. 2). Die Arten der höheren Lagen, *F. lugubris*, *F. paralogubris*, *F. aquilonia* und *F. lugubris-A2*, überwiegen mit insgesamt 88% der Proben deutlich. Die Arten der tieferen und mittleren Lagen, *F. rufa* und *F. polyctena*, sind lediglich mit 10% und *Formica pratensis* mit nur 2% vertreten. *Formica pratensis*, welche vorwiegend in offenen Habitaten vorkommt und deshalb in den besuchten Waldarealen kaum festgestellt wurde, wurde nicht in die Analyse miteinbezogen, um kein falsches Bild ihrer Verbreitung zu geben.

Tab. 2: Anzahl Beobachtungen der einzelnen Waldameisenarten in Graubünden, * in dieser Arbeit sehr schwach vertretene und wenig gesammelte Art, da sie offene Lebensräume bevorzugt.

Arten	Anzahl Proben	%
<i>F. rufa</i>	85	6,7
<i>F. polyctena</i>	45	3,5
<i>F. pratensis*</i>	19*	1,5*
<i>F. lugubris</i>	452	35,4
<i>F. paralogubris</i>	341	26,7
<i>F. lugubris-A2</i>	49	3,8
<i>F. aquilonia</i>	286	22,4

3.2 Allgemeine Verbreitung und Lebensraum

Die Waldameisen sind im ganzen Kanton Graubünden verbreitet (Abb. 2), von 340 m ü. M. bis auf eine Höhe von 2300 m ü. M., was der Waldgrenze der klimatisch begünstigten Regionen entspricht. *Formica rufa* und *F. polyctena* sind hauptsächlich im Talboden zu finden (Abb. 3 A und B). Von *F. polyctena* wurden keine Proben in der biogeografischen Zone der Alpensüdflanke gefunden. *Formica paralogubris* (Abb. 3 D) ist über den ganzen Kanton verbreitet, während von *F. lugubris* auf der Alpensüdflanke lediglich zwei Nesthaufen festgestellt wurden (Abb. 3 C). *F. aquilonia* zeigt eine klare östliche Verbreitung im Engadin und in der Val Müstair (Abb. 3 E). Die neu beschriebene Art *F. lugubris-A2* ist bis heute nur aus einem einzigen Tal im Nationalpark bekannt (Abb. 3 F).

Die Neststandorte in Abhängigkeit der Bodenbedeckung nach dem digitalen Landschaftsmodell der Schweiz sind in Abb. 4 dargestellt. Die grosse Mehrheit der Nester von *F. rufa* und *F. polyctena* befindet sich im Wald, der kleinere Teil in anderen Lebensräumen (vor allem «Übriges Gebiet» gemäss Vector25). *Formica polyctena* scheint leicht häufiger in Waldgebieten vorzukommen als *F. rufa*, der Unterschied ist aber nicht signifikant (Chi²: p = 0.31). Bei den Gebirgsarten ist *F. aquilonia* nach Vector25 am häufigsten im Wald zu finden, *F. lugubris* am seltensten.

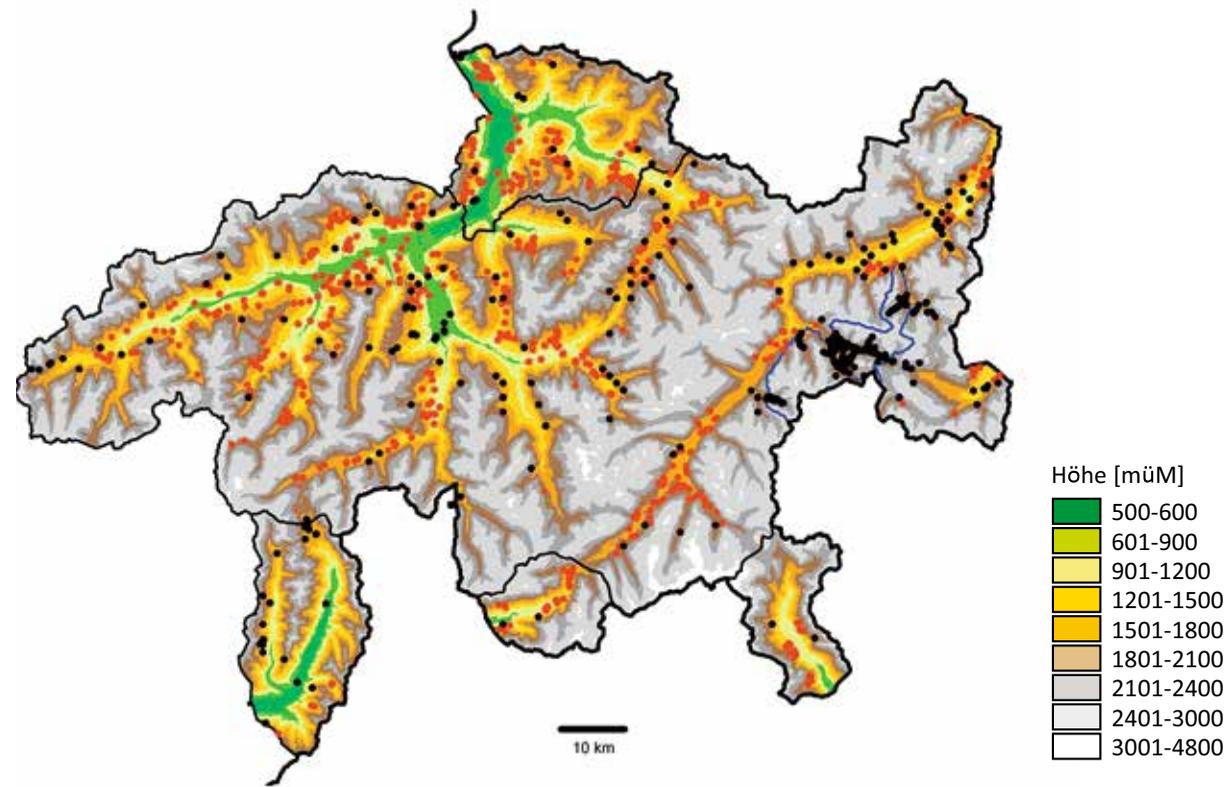


Abb. 2: Verteilung der Funde von Waldameisen in Graubünden (N=1277) in Abhängigkeit von der Höhenlage (m ü. M.).
 • Funde der Förster • andere Funde. Blaue Linie: Schweizerischer Nationalpark, ohne Macunseen. Schwarze Linie: Grenzen der biogeografischen Regionen (im Norden: Alpennordflanke; im Zentrum: Östliche Zentralalpen; im Süden: Alpensüdflanke) (GONSETH et al. 2001).

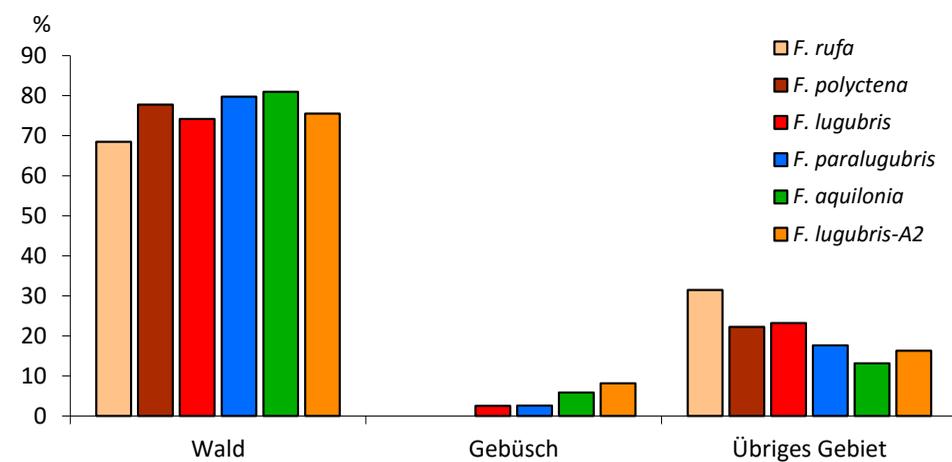


Abb. 4: Verteilung der Standorte der Nesthaufen der einzelnen Arten nach Vector25. Anzahl Beobachtungen: *F. rufa*: N=73, *F. polyctena*: N=35, *F. lugubris*: N=411, *F. paralugubris*: N=315, *F. aquilonia*: N=273, *F. lugubris-A2*: N=49.

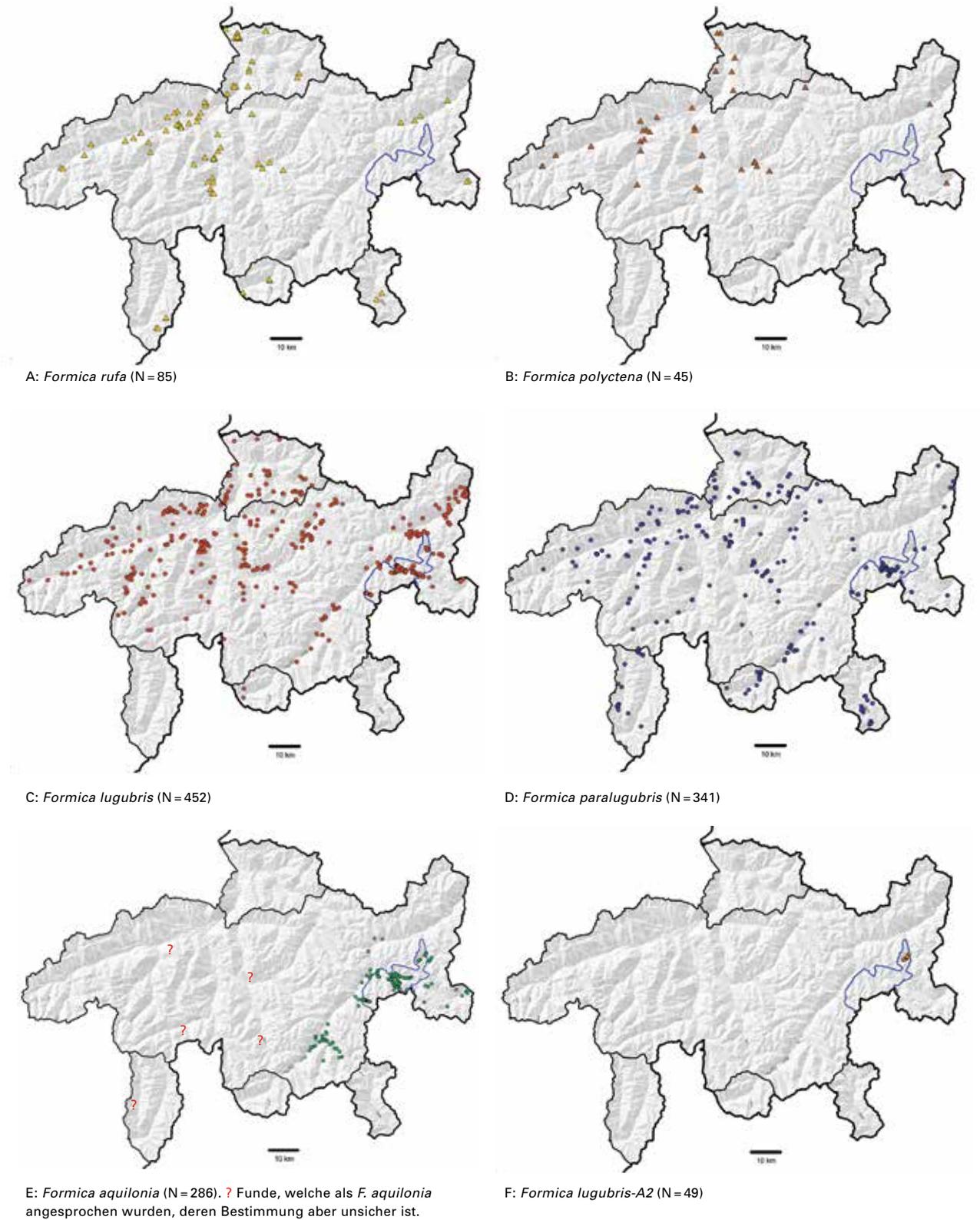


Abb. 3: Verbreitungskarten der verschiedenen Arten der Waldameisen in Graubünden. Blaue Linie: Schweizerischer Nationalpark ohne Macunseen. Schwarze Linien: Grenzen der biogeografischen Regionen (GONSETH et al. 2001).

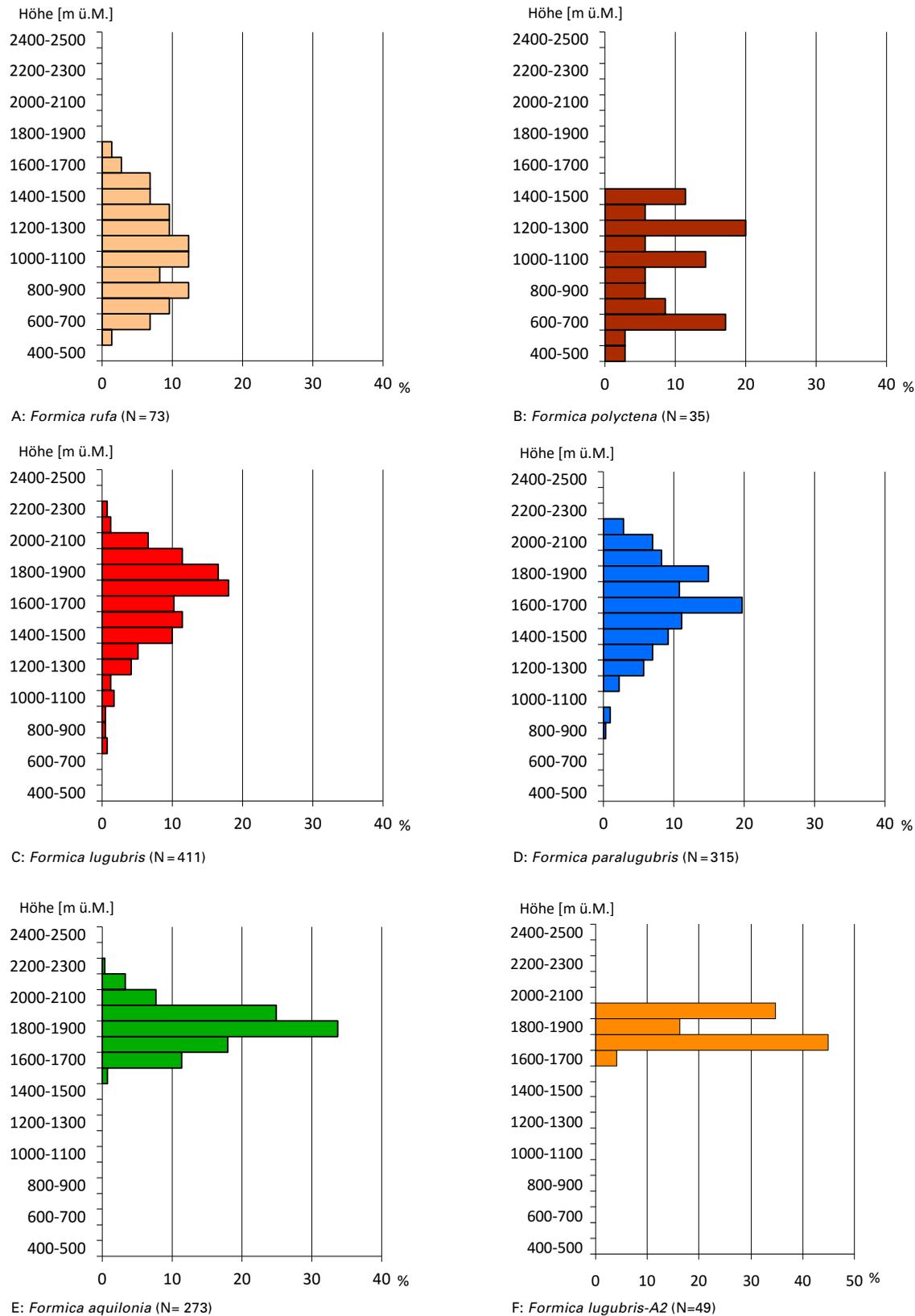


Abb. 5: Höhenverbreitung der verschiedenen Waldameisenarten in Graubünden in Prozent der registrierten Nesthaufen. N: Anzahl Beobachtungen.

3.3 Geografische und klimatische Parameter

Höhe

Die Verteilung der verschiedenen Arten der Waldameisen variiert mit der Höhe (Abb. 5). *Formica rufa* und *F. polyctena* finden sich auf geringer bis mittlerer Höhe (Abb. 5 A und B). Drei Viertel der Nester von *F. rufa* liegen zwischen 700 und 1400 m ü.M. und ebenfalls drei Viertel der Nester von *F. polyctena* zwischen 600 und 1300 m ü.M. *Formica lugubris* und *F. paralugubris* zeigen eine einander ähnliche Verbreitung (Abb. 5 C und D); drei Viertel der Nester liegen zwischen 1400 und 2000 m ü.M. Die Nester von *F. aquilonia* sind in ihrer Höhenverbreitung begrenzter; drei Viertel ihrer Nester liegen zwischen 1700 und 2000 m ü.M. und es gab keine Funde unter 1500 m ü.M. (Abb. 5 E). Da *F. lugubris-A2* lediglich von einem Standort bekannt ist, liegt ihre Höhenverbreitung lediglich zwischen 1680 und 1965 m ü.M. (Abb. 5 F).

Neigung und Exposition

Mehr als 85% der Ameisenhaufen finden sich an Standorten mit einer Neigung von unter 30° und lediglich ein einziges Nest wurde an einem Hang mit einer Neigung von über 50° beobachtet. Es lassen sich nur geringe Unterschiede zwischen den Arten feststellen (Abb. 6). In tieferen und mittleren Höhenlagen ist *F. polyctena* etwas häufiger als *F. rufa* an Hängen mit geringer Neigung und fehlt gänzlich an Hängen mit einer Neigung von mehr als 30°; der Unterschied ist aber nicht signifikant (Chi²: p = 0,326). Ein signifikanter Unterschied konnte hingegen zwischen *F. lugubris*, *F. paralugubris* und *F. aquilonia* festgestellt werden (Chi²: p = 0,0054): *Formica aquilonia* besiedelt etwas häufiger Hänge mit geringerem Gefälle als *F. lugubris* und *F. paralugubris*; letztere Art ist an Hängen mit dem stärksten Gefälle zu finden. Die Nester von *F. lugubris-A2* liegen an Standorten mit einer schwachen Neigung; diese Präferenz ist dadurch bedingt, dass diese Art nur an wenigen Standorten in einem einzigen Tal gefunden wurde, wo das Gefälle gering ist (Talboden der Val Mingèr).

Die Exposition der Standorte der Nesthaufen variiert je nach Art (Abb. 7). *Formica polyctena* scheint Orte mit einer Exposition nach Südost und Nordwest zu bevorzugen, aber die Zahl der Beobachtungen ist gering, und diese Tendenz unterscheidet sich nicht signifikant von einer von der Exposition unabhängigen Verteilung (Chi²: p=0,1261). Die Verteilung der Gebirgsarten *F. lugubris*, *F. paralugubris* und *F. aquilonia* ist nicht von der Exposition des Standortes abhängig (Abb. 7 B und C). Im Vergleich zu

F. paralugubris liegen die Nester von *F. lugubris* eher an Standorten mit einer Exposition von Ost bis Südwest, aber dieser Unterschied zwischen den Arten ist nicht signifikant (Chi²: p=0,0714). Die Exposition der Standorte von *F. lugubris-A2* – mehr als die Hälfte der Nester sind gegen Osten orientiert – ist weitgehend abhängig von der Orientierung des Tales, wo diese Art vorkommt.

Temperatursummen

Formica rufa und *F. polyctena* findet man an den wärmsten Standorten (Abb. 8). Von den montanen und subalpinen Arten sind *F. aquilonia* und *F. lugubris-A2* an den kühlest Standorten; *F. lugubris* und *F. paralugubris* zeigen eine sehr ähnliche Verteilung.

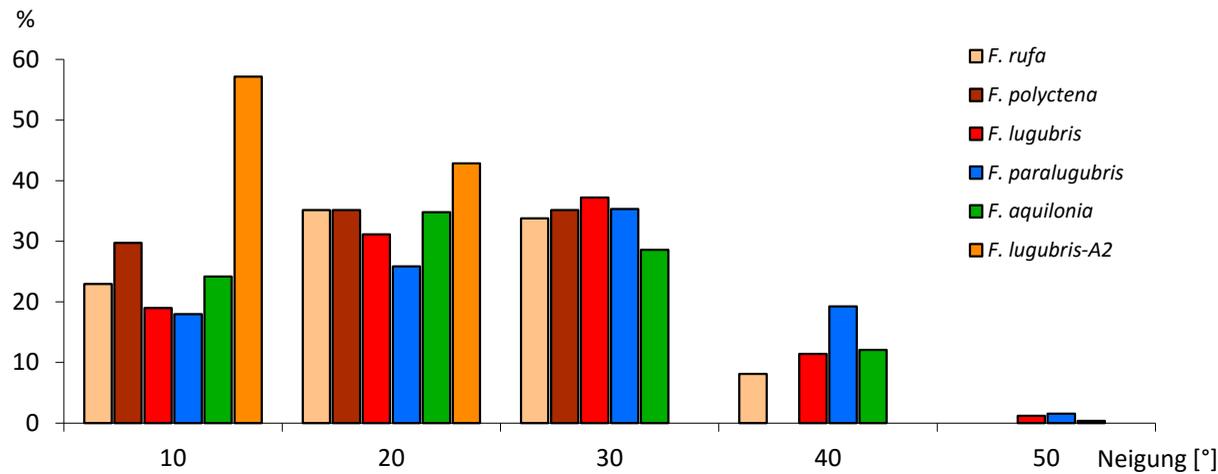
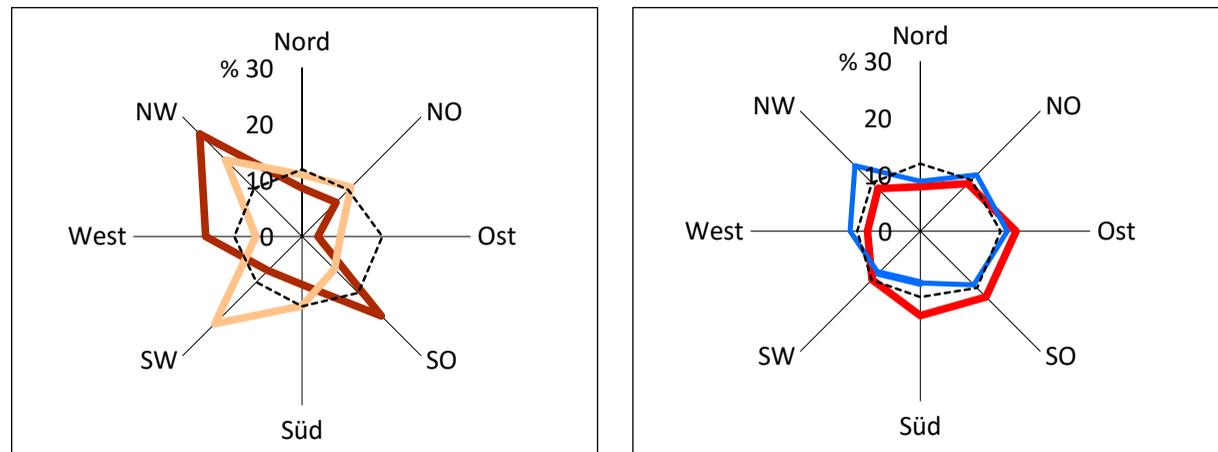
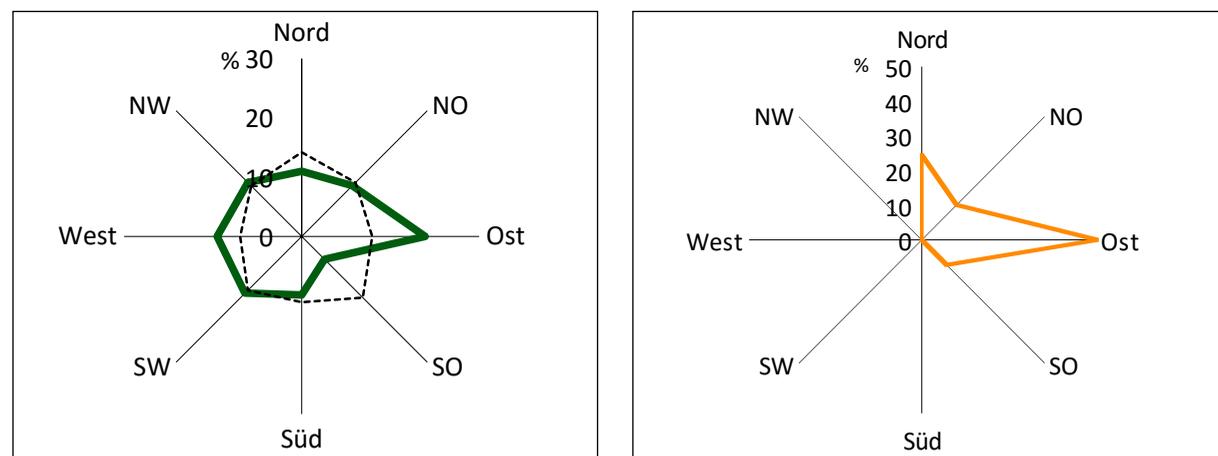


Abb. 6: Verteilung der Nesthaufen in Abhängigkeit der Hangneigung (mittlere Neigung auf einer Fläche von 25 x 25 m). Anzahl Beobachtungen: *F. rufa*: N=73, *F. polyctena*: N=35, *F. lugubris*: N=411, *F. paralugubris*: N=315, *F. aquilonia*: N=273, *F. lugubris-A2*: N=49.



A: *Formica rufa* (ocker, N=73), *Formica polyctena* (braun, N=35)

B: *Formica lugubris* (rot, N=411), *Formica paralugubris* (blau, N=315)



C: *Formica aquilonia* (N=273)

D: *Formica lugubris-A2* (N=49)

Abb. 7: Exposition der Neststandorte (Mittelwert über eine Fläche von 25 x 25 m) der einzelnen Arten. Punktierte Linie: Häufigkeit der Exposition im Verbreitungsgebiet der verschiedenen Arten. A: Graubünden <1800 m ü. M., B: Graubünden 700 bis 2300 m ü. M., C: Engadin 1500 bis 2300 m ü. M.

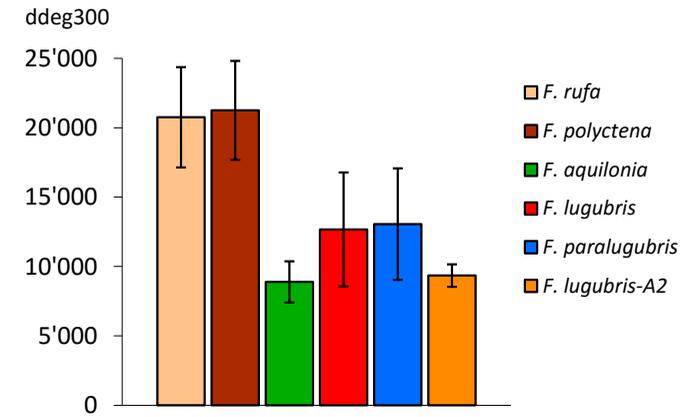


Abb. 8: Mittelwert (± Standardabweichung) der Temperatursummen der Neststandorte der einzelnen Arten. Anzahl Beobachtungen: *F. rufa*: N=73, *F. polyctena*: N=35, *F. lugubris*: N=411, *F. paralugubris*: N=315, *F. aquilonia*: N=273, *F. lugubris-A2*: N=49.

4. Diskussion

Verbreitungskarten der Arten sind von höchster Bedeutung in der Ökologie und für den Naturschutz. Sie dienen als Referenz und ermöglichen eine Vorstellung des potenziellen Verbreitungsgebietes von Arten. Die kartografische Arbeit des Schweizer Zentrums für die Kartografie der Fauna in Neuchâtel (InfoFauna – SZKF/CSCF) zielt in diese Richtung, ist aber abhängig von den zur Verfügung gestellten Daten. Während einige Gruppen von Wirbellosen in der Schweiz gut erforscht und bekannt sind und dadurch genaue und aktuelle Verbreitungskarten möglich sind (jederzeit einsehbar auf dem Kartenserver von InfoFauna: <http://lepus.unine/carto>), sind die Ameisen in der Schweiz noch wenig dokumentiert. Zwischen 1913 und 1986 führte Heinrich Kutter sehr wichtige Untersuchungen der Schweizer Ameisenfauna durch, welche im Buch «Hymenoptera: Formicidae der Schweiz» zusammengefasst wurden (KUTTER 1977). In neuerer Zeit wurde eine Artenliste der Ameisenarten der Schweiz von NEUMEYER, SEIFERT (2005) und NEUMEYER (2008) erstellt und ergänzt. Neben diesen systematischen Daten sind in der Schweiz keine Verbreitungskarten der verschiedenen Ameisenarten verfügbar. Lediglich die Waldameisen wurden bisher in grösserem Umfang aufgenommen. Kutter organisierte 1960 eine Kampagne zur Inventarisierung der Waldameisen in der Schweiz und publizierte die ersten Verbreitungskarten (KUTTER 1961). Diese Karten sind inzwischen über 50 Jahre alt und geben keine Informationen zu

F. paralugubris, welche erst 1996 beschrieben wurde und bis dahin mit *F. lugubris* eine Art bildete. Einige Jahre nach Kutters Publikation von 1961 lancierte der WWF in Zusammenarbeit mit den Förstern eine grössere Kampagne zur Aufnahme der Waldameisen (CHERIX 1977). Es wurden mehr als 2600 Ameisenhaufen registriert (KISSLING 1985), aber *F. paralugubris* bildete zu dieser Zeit immer noch mit *F. lugubris* eine Art, weshalb die Interpretation der Daten für diese beiden Arten noch nicht möglich war. Ausserdem sind in diesem Inventar, welches auf freiwilliger Basis erstellt wurde, die Arten der tiefer gelegenen und flachen Gebiete überrepräsentiert und es beschreibt die tatsächliche Verbreitung der Arten in der Schweiz nur ungenügend.

Das durch die Förster im Jahre 2002 im Kanton Graubünden realisierte Inventar ist deshalb bemerkenswert. Ergänzt durch Daten aus anderen Quellen ermöglicht es die Erstellung genauer und aktualisierter Verbreitungskarten der Waldameisen in Graubünden. Es können nun auch erstmals Verbreitungskarten von *F. lugubris* und *F. paralugubris* in Graubünden publiziert werden.

Die in dieser Arbeit vorgestellten Waldameisenarten sind global verbreitet und ihr Vorkommen in Graubünden war schon seit längerer Zeit bekannt (KUTTER 1975, KUTTER 1980, DETHIER, CHERIX 1982, DEVENOGES 1999, BORGES 2001, CHERIX et al. 2007, GLASER et al. 2012). Die Daten zu ihrer geografischen Verbreitung und die sie beeinflussenden Faktoren waren sehr unvollständig und konnten dank der hier analysierten 1277 Beobachtungen präzisiert werden.

F. rufa – Rote Waldameise

Formica rufa ist mehr oder weniger in ganz Graubünden verbreitet. Dennoch scheint sie im Oberengadin, in einigen höher gelegenen Talschaften (Rheinwald, Davos) sowie im Nationalpark, wo sie auch bei früheren Aufnahmen nicht beobachtet wurde, zu fehlen (KUTTER 1975, DEVENOGES 1999), mit grosser Wahrscheinlichkeit eine Folge der Höhenlage und des eher rauen und kalten Klimas. Ihr geringes Vorkommen auf der klimatisch günstigen Alpensüdseite in den Nachbartälern des Tessins mit einem milderem Klima ist eher auf eine beschränkte Sammeltätigkeit zurückzuführen, da die Art im Tessin durchaus gut vertreten ist (InfoFauna – SZKF/CSCF). Sie ist allgemein verbreitet im angrenzenden Italien (PAVAN et al. 1971), in Österreich in Vorarlberg (GLASER 2005) und in Tirol (GLASER 2008) sowie in Liechtenstein (GLASER 2009).

Ungefähr zwei Drittel der Nesthaufen von *F. rufa* finden sich gemäss den Daten für die Bodenbedeckung nach Vector25 im Waldareal, bei *F. ployctena* sind dies mehr als drei Viertel. Dieser kleine Unterschied könnte mit der Tendenz von *F. rufa* erklärt werden, leicht sonnigere Standorte zu wählen als *F. ployctena*. *Formica rufa* besiedelt öfter Waldränder als *F. ployctena* (KUTTER 1965, SEIFERT 2007, ROSSI-PEDRUZZI 2008). Dieser ökologische Unterschied könnte in der unterschiedlichen sozialen Struktur der beiden Arten begründet sein. Die in der Regel monogyne *F. rufa* gründet neue Nester durch temporären Sozialparasitismus bei Arten der Gattung *Formica*, der Untergattung *Serviformica* (GÖSSWALD 1952, KUTTER 1969) und diese Wirtsameisen sind an Waldrändern häufiger als im Waldesinneren.

Die Höhenverbreitung von *F. rufa* ist von 580 bis 1800 m ü.M. ziemlich breit und liegt etwas höher als jene von *F. ployctena*. Für die Schweiz erwähnt KUTTER (1965) die Art bis 1500 m ü.M., wobei 75% der Nester unter 750 m ü.M. liegen. In Graubünden liegen lediglich 3% des Kantonsgebietes unter 750 m ü.M., was die Verbreitung in tieferen Lagen limitiert.

F. rufa ist ungefähr doppelt so häufig wie *F. ployctena*, welche dieselbe Höhenverbreitung aufweist. Diese Dominanz von *F. rufa* gegenüber *F. ployctena* kann überall in der Schweiz festgestellt werden (KISSLING 1985, ROSSI-PEDRUZZI 2008, FREITAG, CHERIX 2009).

Formica polyctena – Kleine Waldameise

Diese Waldameisenart ist mit Ausnahme von *F. pratensis*, deren Beprobung in Graubünden sehr lückenhaft ist, am seltensten. Wie bereits KUTTER (1961) erwähnt hat, fehlt sie auf der Alpensüdflanke und wurde auch im Tessin nie beobachtet (GIACALONE FORINI, ROSSI-PEDRUZZI 2015).

Aus der Umgebung von Graubünden erwähnt sie KUTTER (1961) nur von den angrenzenden Kantonen St.Gallen und Glarus. Sie ist wenig häufig in Italien, wo sie auf einige Regionen in den nordöstlichen Alpen beschränkt ist (PAVAN et al. 1971). Zudem ist sie in Liechtenstein nachgewiesen (GLASER 2009) sowie in Österreich in Vorarlberg (GLASER 2005) und in Tirol (GLASER 2008).

Nach der Bodenbedeckung gemäss Vector25 findet sich die Mehrheit der Nesthaufen im Wald. *Formica polyctena* besiedelt häufiger Standorte im Waldesinneren als *F. rufa* (KUTTER 1965, SEIFERT 2007, ROSSI-PEDRUZZI 2008). Dank ihrer polygynen-polydomen Sozialstruktur ist *F. polyctena* in der Lage, sich auch an weniger wärmebegünstigten Standorten anzusiedeln.

Mehr als die Hälfte der aufgenommenen Nester von *Formica polyctena* befinden sich auf über 1000 m ü. M., während sie KUTTER (1965) und KISSLING (1985) mehrheitlich unter 1000 m ü.M. beobachtet haben. Dieser Unterschied erklärt sich teilweise durch die höhere mittlere Höhenlage in Graubünden, wo weniger als 5% des Gebietes unter 1000 m ü.M. liegen.

Formica lugubris – Stark beborstete

Gebirgsameise

Formica paralugubris – (kein deutscher Name)

Wegen ihrer grossen systematischen und ökologischen Ähnlichkeit werden diese beiden Arten gemeinsam präsentiert. Ein Drittel aller erfassten Nester der Waldameisen gehört der Art *F. lugubris* an, ein Viertel der Art *F. paralugubris*. Diese beiden Arten dominieren somit in Graubünden deutlich. Ausser in den tiefer gelegenen Tälern, wo sich *F. rufa* und *F. polyctena* befinden, kommen sie überall vor. Die Verbreitung von *F. lugubris* und *F. paralugubris* in Graubünden und den angrenzenden Regionen war bis heute wenig bekannt. Abb. 3 C und D sind deshalb die ersten publizierten Verbreitungskarten für *F. lugubris* und *F. paralugubris* in Graubünden. In den angrenzenden Regionen kommen sie im Tessin vor (GIACALONE FORINI, ROSSI-PEDRUZZI 2015), in den Alpen Norditaliens (BERNASCONI 2006), in Liechtenstein (GLASER 2009) und in Österreich in Tirol (GLASER 2008). Ihre Verbreitung in den an Graubünden angrenzenden Kantonen St.Gallen, Glarus und Uri ist kaum bekannt, da die Mehrheit der Daten aus der Zeit vor der Beschreibung von *F. paralugubris* stammen. Eine grössere Häufigkeit von *F. lugubris* im Vergleich zu *F. paralugubris* wurde auch im Kanton Waadt festgestellt (FREITAG, CHERIX 2009) und ebenfalls gesamtschweizerisch gemäss Daten, die im LFI4 gesammelt wurden (WSL unpubl.).

Die sehr nahe verwandten Arten *F. lugubris* und *F. paralugubris* unterscheiden sich nur wenig in der Wahl des Neststandortes: Am häufigsten wurden sie zwischen 1400 und 2000 m ü.M. beobachtet, aber es wurden auch Nester bis zur Waldgrenze und manchmal leicht darüber gefunden. Im Vergleich dazu wurden sie in Liechtenstein (GLASER 2009) und im Kanton Waadt (FREITAG, CHERIX 2009) nur bis 1800 m ü.M. beobachtet. Dieser Unterschied lässt sich mit den klimatisch günstigen Verhältnissen in gewissen Regionen Graubündens erklären. Dies ist der Fall in den östlichen Gebieten Graubündens, wo die Hälfte der über 2000 m ü.M. gelegenen Nesthaufen dieser Arten beobachtet wurde. Eine weitere ökologische Ähnlichkeit zwischen *F. lugubris* und *F. paralugubris* zeigt sich darin, dass beide Arten Standorte mit einer schwachen bis mittleren Neigung <30° bevorzugen und dass ihre Standortwahl nur wenig durch die Exposition beeinflusst wird. Die leichte Tendenz von *F. lugubris*, etwas weniger exponierte Standorte zu besiedeln als *F. paralugubris*, resultiert aus einem kleinen ökologischen Unterschied der beiden Arten. *F. lugubris* findet sich nach dem Vector25 für die Bodenbedeckung tendenziell etwas seltener im Wald als *F. paralugubris* (CHERIX et al. 2007) und besiedelt öfter Waldränder (PERSICO 2004). *Formica lugubris* scheint etwas wärmebedürftiger zu sein als ihre Zwillingart.

Formica aquilonia – Schwach beborstete Waldameise

Diese montane Art kommt nur in den östlichen Alpen bis 9° E vor (SEIFERT 2007); in der Schweiz ist sie nur aus dem Engadin bekannt (KUTTER 1965). Alle Nesthaufen wurden im Engadin und in der Val Müstair gefunden, mit Ausnahme von fünf Nestern, welche über den Kanton verstreut sind. Diese fünf Funde, verteilt auf fünf verschiedene Täler, müssen mit Vorsicht betrachtet werden, da es sich um Fehlbestimmungen handeln könnte. *Formica aquilonia* und *F. paralugubris* sind sehr nah verwandte Arten und morphologisch nicht immer leicht zu unterscheiden (SEIFERT 2007), und sie lassen sich auch genetisch nicht mit der Methode von BERNASCONI (2010) unterscheiden. Ausserdem können sie untereinander hybridisieren (BERNASCONI et al. 2011). Untypische Exemplare können dadurch schwierig zu identifizieren sein, was bei mindestens drei der fünf erwähnten Proben mit einer unterschiedlichen Behaarung der Fall war. Eine Besiedlung von Zentral- und West-Graubünden ist nicht auszuschliessen, aber die Bergkette im Nordwesten des Engadins bildet eine Barriere, die für Waldinsekten mit einer beschränk-

ten Verbreitungskapazität schwer zu überwinden ist. Das Vorkommen von *F. aquilonia* in der Schweiz ausserhalb des östlichen Graubündens bleibt also weiterhin ungewiss. In den angrenzenden Ländern kommt sie in den italienischen Alpen im Norden von Trentino-Südtirol (PAVAN et al. 1971) und in Österreich vor (GLASER 2008), nicht aber in Liechtenstein (GLASER 2009).

Im Engadin und in der Val Müstair ist die Art mit mehr als 40% der Vorkommen die häufigste Waldameise. Im Schweizerischen Nationalpark repräsentiert sie nach einer Aufnahme von 1998 (CHERIX et al. 2007) mehr als 50% der Nesthaufen. KUTTER (1961) beschreibt ebenfalls ihre Dominanz im Engadin, besonders in Lärchen- und Arvenbeständen. Diese ausgesprochen polygyne und polydome Art kann in den von ihr besiedelten Lebensräumen sehr hohe Nestdichten erreichen (SEIFERT 2007).

Im Vergleich zu *F. lugubris* und *F. paralugubris* ist die Höhenverbreitung von *F. aquilonia* enger, und sie besiedelt vor allem die subalpine Stufe. Auch KUTTER (1965) erwähnt sie zwischen 1500 und 2000 m ü.M. Ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber rauem Klima manifestiert sich im Vergleich zu den anderen Arten auch im geringsten Mittelwert der Temperatursumme (ddeg300) in ihrem Gebiet. Sie besiedelt Hänge mit einer leicht geringeren Neigung als *F. lugubris* und *F. paralugubris* und zeigt keine besondere Präferenz für eine Exposition. Bezüglich der Bodenbedeckung ist sie mit 80% der Funde im Wald eine ausgesprochene Waldart, was auch die Beobachtungen von CHERIX et al. (2007) im Schweizerischen Nationalpark bestätigen, nach welchen ebenfalls 80% der Nester im Wald zu finden waren.

Formica lugubris-A2

Die Daten dieser neuen Art, welche bisher nur aus dem Nationalpark bekannt ist, sind noch lückenhaft und weitere Untersuchungen sind erwünscht. Ihre Höhenverbreitung von 1680 bis 1965 m ü.M. entspricht der Val Mingèr, welche sich von 1660 bis 2050 m ü.M. erstreckt (maximale Höhe des von C. Bernasconi beprobten Gebietes). Die Orientierung und die Neigung der Neststandorte sind ebenfalls stark durch die Geografie und Topografie des Tales bestimmt, und deshalb ist es schwierig, Schlüsse zu den ökologischen Präferenzen dieser Art zu ziehen.

Ausblick

Das Zusammenführen von mehr als 1200 georeferenzierten und bis zur Art bestimmten Proben von Waldameisen ermöglichte die Publikation detaillierter Verbreitungskarten dieser Arten für Graubünden. Dies sind sehr wichtige Hilfsmittel für die Kenntnis der schweizerischen Fauna in allen Bereichen der Forschung, der Dokumentation der Fauna und der Öffentlichkeitsarbeit. Nebst den aktuellen Verbreitungskarten ermöglichen die Daten eine Feinanalyse der ökologischen Bedürfnisse der einzelnen Arten. Sie bilden auch einen Referenzpunkt für weitere Beobachtungen der Populationen, z. B. im Rahmen der Strategie Biodiversität Schweiz des Bundes (GRAF, KLAUS 2012), welche bald umgesetzt werden soll. Solche Aufnahmen von Ameisen in grösserem Massstab sind immer noch selten und die Arbeit in Graubünden ist ein Beispiel, das Schule machen sollte.

5. Dank

Wir danken aufrichtig allen Personen und Institutionen, welche zum Entstehen dieser Arbeit beigetragen haben. Die Aufnahmen der Waldameisen Graubündens wurde finanziert durch das Amt für Natur und Umwelt Graubünden, Abteilung Natur und Landschaft, damaliger Leiter Georg Ragaz. Das Amt für Wald und Naturgefahren Graubünden (damaliger Leiter Andrea Florin) hat das Projekt durch die freiwillige Mitarbeit von 62 lokalen Förstern wesentlich unterstützt. Ein Dank gebührt auch den LFI-Teams für die detaillierten Datenaufnahmen der Ameisenhaufen. Der Schweizerische Nationalpark hat das Sammeln von Waldameisen für Forschungsprojekte von Christian Bernasconi, Angélique Devenoges, Ana Borges und Seraina Cappelli bewilligt. Das Bestimmen der Ameisen wurde durch das Centre suisse de cartographie de la faune in Neuchâtel, das Musée cantonal de zoologie in Lausanne in Zusammenarbeit mit der Universität Lausanne (Département d'écologie et d'évolution) und einem Beitrag der Stiftung de Giacomi finanziert. Mehrere Personen haben uns ihre Beobachtungsdaten von Waldameisen in Graubünden zur Verfügung gestellt: Isabella Forini Giacalone, Martina Funk, Ramon Iten, Rainer Neumeyer und Anya Rossi-Pedruzzi. Schliesslich wurde ein Teil der Daten aus dem GIS durch Christophe Randin (Musée et jardins botaniques cantonaux, Lausanne) herausgefiltert.

6. Literatur

- ABEGG, M., BRÄNDLI, U.-B., CIOLDI, F., HEROLD-BONARDI, A., KELLER, M., MEILE, R., RÖSLER, E., SPEICH, S., TRAUB, B., VIDONDO, B., 2014. Viertes Schweizerisches Landesforstinventar – Ergebnistabellen und Karten im Internet zum LFI 2009–2013 (LFI4b). (Online-Publikation vom 06.11.2004), Download unter <http://www.lfi.ch/resultate>. Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf.
- BERNASCONI, C., 2009. Integrative taxonomy of the *Formica rufa* group (Hymenoptera: Formicidae). Thèse de doctorat, Université de Lausanne, Faculté de Biologie et Médecine, Département Ecologie et Evolution, Lausanne.
- BERNASCONI, C., CHERIX, D., MAEDER, A., FREITAG, A., 2013. Fourmis des bois. Hôtes emblématiques du PNS in: Haller, H., Eisenhut, A., Haller, R., (Eds). Atlas du Parc national suisse. Les 100 premières années. Editions Haupt, Berne, 114–115.
- BERNASCONI, C., CHERIX, D., SEIFERT, B., PAMILO, P., 2011. Molecular taxonomy of the *Formica rufa* group (red wood ants) (Hymenoptera: Formicidae): a new cryptic species in the Swiss Alps? Myrmecological News 14, 37–47.
- BERNASCONI, C., MAEDER, A., FREITAG, A., CHERIX, D., 2006. *Formica paralugubris* (Hymenoptera: Formicidae) in the Italian Alps from new data and old data revisited. Myrmecologische Nachrichten 8, 251–256.
- BERNASCONI, C., PAMILO, P., CHERIX, D., 2010. Molecular markers allow sibling species identification in red wood ants (*Formica rufa* group). Systematic Entomology 35, 243–249.
- BORGES, A.I., 2001. Sampling along the trails to model the distribution of wood ants in the Swiss National-Park? Diplôme postgrade, University of Lausanne, Institut d'Ecologie, Lausanne.
- CAPPELLI, S., 2015. Tree choice of red wood ants. A study about tree use of red wood ants in the Swiss National Park. Master thesis, ETHZ, Zürich.
- CHERIX, D., 1977. Les fourmis des bois et leur protection. WWF Suisse, Centre Suisse Education-Environnement, Zurich, Zofingue.
- CHERIX, D., 1981. Le formiche del gruppo *Formica rufa* in Svizzera. Rapporto sulle conoscenze acquisite e sui dati recenti. Collana Verde 59, 45–49.
- CHERIX, D., BERNASCONI, C., PAMILO, P., FREITAG, A., 2009. Protected areas: reservoir of cryptic biodiversity. 4th Symposium of the Hohe Tauern National Park for Research in Protected Areas, Castle of Kaprun, Hohe Tauern National Park.
- 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., BERNASCONI, C., 2008. La fourmilière des fourmis des bois. Bulletin de la Murithienne 125 (2007), 73–87.
- COTTI, G., 1963. Bibliografia ragionata 1930–1961 del gruppo *Formica rufa*. Collona Verde, Roma. 8, 1–413.
- COTTI, G., 1996. A bibliography of the *Formica rufa* group (Hymenoptera, Formicidae). Insect Social Life 1, 133–136.
- DETHIER, M., CHERIX, D., 1982. Note sur les Formicidae du Parc National Suisse. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft 55, 125–138.
- DEVENOGES, A., 1999. Applications à l'aide d'un système d'information géographique, SIG. Distribution des fourmis des bois (groupe *rufa*) au Parc National suisse, PNS. Diplôme, Université de Neuchâtel, Institut de Zoologie, Laboratoire d'Ecologie animale et d'Entomologie, Musée de zoologie, Lausanne.
- FLEURY, M., BERNASCONI, C., FREITAG, A., PAMILO, P., CHERIX, D., 2010. Behavioural species discrimination in red wood ants (*Formica rufa* group). eco. mont 2, 13–20.
- 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., CHERIX, D., 2009. Distribution des fourmis des bois et espèces apparentées (Hymenoptera, Formicidae, genre *Formica*) dans le canton de Vaud. Entomo Helvetica 2, 83–95.
- GIACALONE FORINI, I., ROSSI-PEDRUZZI, A., 2015. Méthodes d'échantillonnage espèces de fourmis rares au Sud des Alpes Suisses.
- GLASER, F., 2005. Rote Liste gefährdeter Ameisen Vorarlbergs. Rote Liste 3. Vorarlberger Naturschau, Dornbirn.
- GLASER, F., 2008. Verbreitung, Nestdichten und Ökologie hügelbauender Waldameisen der Gattung *Formica* im Tiroler Wald. Mitteilung der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie 16, 143–147.
- GLASER, F., 2009. Die Ameisen des Fürstentums Liechtenstein (Hymenoptera, Formicidae). Bericht Botanisch-Zoologische Gesellschaft Liechtenstein-Sargans-Werdenberg 34, 5–72.
- GLASER, F., FREITAG, A., MARTZ, H., 2012. Ants (Hymenoptera: Formicidae) in the Münstertal (Val Müstair) – a hot spot of regional species richness between Italy and Switzerland. Gredleriana 12, 273–284.
- GONSETH, Y., WOHLGEMUTH, T., SANSONNENS, B., BUTTLER, A., 2001. Les régions biogéographiques de la Suisse – Explications et division standard. OFEFP, Berne.
- GOROPASHNAYA, A.V., FEDOROV, V.B., PAMILO, P., 2004. Recent speciation in the *Formica rufa* group ants (Hymenoptera, Formicidae): inference from mitochondrial DNA phylogeny. Molecular Phylogenetics and Evolution 32, 198–206.
- GÖSSWALD, K., 1952. Über Versuche zur Verwendung von Hilfsameisen zwecks Vermehrung der nützlichen kleinen Roten Waldameise. Zeitschrift angew. Entomologie 34, 1–44.
- GÖSSWALD, K., 1990. Die Waldameise. Band 2: Die Waldameise im Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. AULA-Verlag, Wiesbaden.
- GRAF, O., KLAUS, G. 2012. Kurzporträt Strategie Biodiversität Schweiz. Bundesamt für Umwelt (BAFU).
- KISSLING, E., 1985. Untersuchungen über die Biotopansprüche und einen allfälligen Rückgang von Roten Waldameisen aus der *Formica rufa*-Gruppe in der Schweiz. Dissertation, ETH, Zürich.
- KUTTER, H., 1961. Bericht über die Sammelaktion schweizersicher Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe 1960/61. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 12, 788–797.
- KUTTER, H., 1963. Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis unserer Waldameisenfauna. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 11, 646–653.
- KUTTER, H., 1965. Über die Verbreitung der Waldameisen in der Schweiz. Colona Verde 16, 231–235.
- KUTTER, H., 1969. Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. Neujahrsblatt. Naturforschende Gesellschaft in Zürich 171, 5–62.
- KUTTER, H., 1975. Die Ameisen (Hymenoptera: Formicidae) des Schweizerischen Nationalparkes und seiner Umgebung. Résultats des recherches scientifiques au Parc National Suisse 14, 398–414.
- KUTTER, H., 1977. Formicidae-Hymenoptera. Insecta Helvetica, SEG, Zürich.
- KUTTER, H., 1980. Ökologische Untersuchungen im Unterengadin D3: Ameisen (Hymenoptera, Formicidae). Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark. 8. Lieferung, D34–46.
- NEUMEYER, R., 2008. Ergänzungen zur Artenliste der frei lebenden Ameisen (Hymenoptera: Formicidae) in der Schweiz. Entomo Helvetica 1, 43–48.

- NEUMEYER, R., SEIFERT, B., 2005. Kommentierte Liste der frei lebenden Ameisen (Hymenoptera: Formicidae) in der Schweiz. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 78, 1–17.
- PAVAN, M., RONCHETTI, G., VENDEGNA, V., 1971. Corologia del gruppo *Formica rufa* in Italia (Hymenoptera: Formicidae). Collona Verde 30, 1–93.
- PERSICO, P., 2004. Habitat modelling of two sympatric sibling wood ant species in the Swiss Jura. Diploma Thesis, Université de Lausanne, Lausanne.
- ROSSI-PEDRUZZI, A., 2008. Ecological requirements and niche comparison of two endangered sibling species of red wood ants. Master of Sciences, Université de Lausanne, Ecole de Biologie, Lausanne.
- 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.