

ETH

Eidgenössische Technische Hochschule Zürich
Swiss Federal Institute of Technology Zurich



UNESCO BIOSPHÄRE
ENTLEBUCH
LUZERN SCHWEIZ

Beurteilung der Neststandorte der Roten Waldameisen anhand von Vegetationsaufnahmen in der UNESCO Biosphäre Entlebuch

Manja Künzli

Bachelorarbeit an der Professur für Ökosystemmanagement
Departement Umweltsystemwissenschaften ETH Zürich
März 2015

Betreuung durch Florian Knaus



Abstract

Die Roten Waldameisen sind von wesentlicher Bedeutung für das Ökosystem Wald. Sie dienen unter anderem der Vernichtung von schädlichen Insekten, der Bodenverbesserung und der Förderung von Pflanzen- und Tierarten. Jedoch stellt man vielerorts in der Schweiz fest, dass der Bestand der Ameisenvölker rückläufig ist. Seit 1994 befinden sich darum einige Arten der Waldameisen auf der Roten Liste. Alle Roten Waldameisen der Gattung *Formica* sind gemäss Natur- und Heimatschutzverordnung des Bundes (NHV) geschützt.

Diese Arbeit befasst sich mit dem optimalen Standort der Ameisenarten *Formica rufa* LINNÉ und *F. polyctena* FÖRSTER und den daraus abzuleitenden Schutzmassnahmen. Der charakteristische Lebensraum der Ameisen wurde anhand von Vegetationsaufnahmen mit einem Radius von zehn Metern um den Ameisenhügel bestimmt. Aus diesen Daten wurden mit Hilfe des Programmes Vegedaz die durchschnittlichen ökologischen Zeigerwerte nach Landolt und die mittlere Diversität der Pflanzen eines Ameisennestes anhand des Shannon Indexes ermittelt. Auch die Dichte des Bodenbewuchses rund zwei Meter um den Ameisenhügel wurde geschätzt und analysiert. Schliesslich wurden diese Daten im Hinblick auf die Vitalität der Ameisenvölker und bezüglich der beiden Ameisenarten durch univariate Varianzanalysen und lineare Regressionsanalysen ausgewertet. Die Vitalität der Ameisennester wird durch die Volksstärke beschrieben, welche wiederum durch das Hügelvolumen bestimmt wird.

Dabei stellte sich heraus, dass das Hügelvolumen, sprich die Vitalität des Ameisenvolkes, positiv durch einen geringen Lichteinfall und einer geringen Bodenbedeckung beeinflusst wird. Der optimale Lebensraum für die Roten Waldameisen wäre ein Standort auf montaner Stufe mit mittlerer Temperatur, aber einer Beleuchtungsstärke von unter zehn Prozent. Der Boden sollte relativ sandig sein mit einer geringen Bodenbedeckung. Die beiden Ameisenarten unterscheiden sich jedoch signifikant in der Standortwahl. Dabei bevorzugt *F. rufa* einen stärkeren Lichteinfall, eine tiefere Temperatur, eine geringere Bodenfeuchtigkeit, einen tieferen Nährstoffgehalt, eine geringere Bodenteilchengrösse, einen höheren Humusgehalt, eine geringere Diversität der Pflanzen und eine grössere Bodenbedeckung im Vergleich zu *F. polyctena*. Die Vitalität von *F. polyctena* wird insbesondere durch eine hohe Dispersitätszahl beeinflusst. Die Vitalität der Art *F. rufa* hingegen wird positiv durch eine erhöhte Temperatur beeinflusst. Diese Artunterschiede müssen bei der Ansetzung von Massnahmen berücksichtigt werden.

Grundsätzlich gilt im heutigen Ameisenschutz, dass man die Natur walten lassen soll. Es wird vor allem mit der Sensibilisierung der Bevölkerung, im speziellen von Förstern und Landwirten, gearbeitet. Wenn die Ameisennester nicht mutwillig zerstört werden und bei der Bewirtschaftung des Waldes oder Landes Rücksicht genommen wird, können viele Schäden verhindert werden. Eine hilfreiche Massnahme wäre auch die Durchführung einer möglichst umfassenden Bestandesaufnahme mit korrekter Artbestimmung über einen längeren Zeitraum. So könnten positive oder negative Veränderungen und deren Ursache leichter festgestellt werden. Da die Waldameisen einen geringen Lichteinfall und eine geringe Bodenbedeckung bevorzugen, sollten die Bäume direkt bei den Nestern nicht gefällt und die Bodenbedeckung gering gehalten werden.

Inhaltsverzeichnis

Abstract	1
1. Einleitung.....	3
1.1. Grundlagen zu den Waldameisen	4
1.2. Ziel der Arbeit und Fragestellungen	5
2. Methodik	6
3. Resultate.....	11
3.1. Einfluss der Faktoren auf die Vitalität von <i>F. polyctena</i>	14
3.2. Einfluss der Faktoren auf die Vitalität von <i>F. rufa</i>	15
4. Diskussion.....	17
4.1. Einfluss der Zeigerwerte auf die Vitalität	17
4.2. Einfluss der Pflanzendiversität auf die Vitalität.....	19
4.3. Einfluss der Bodenbedeckung auf die Vitalität	19
4.4. Diskussion der Vorgehensweise	19
5. Schlussfolgerung.....	21
6. Danksagung	23
7. Literaturverzeichnis.....	24
8. Abbildungsverzeichnis.....	26
9. Anhang.....	27

1. Einleitung

Die UNESCO Biosphäre im Entlebuch (UBE) gilt seit 2001 als das erste Biosphärenreservat weltweit, welches aus einer lokalen Volksabstimmung hervorgegangen ist (SRF, 2013). Die einzigartige Landschaft zeichnet sich durch Flach- und Hochmoore, Karstgebiete und tiefe Schluchten aus. Diese unterschiedlichen Landschaftsaspekte tragen zu einer grossen Biodiversität bei, welche weiterhin geschützt und gefördert werden muss. Denn die Vielfalt an Pflanzen- und Tierarten hat nicht nur einen hohen ästhetischen Wert, sondern ist auch von grosser Bedeutung für die Stabilität der Umwelt.

Die Biodiversität sinkt jedoch stetig. Bereits 36% aller untersuchten Tier-, Pflanzen- und Pilzarten der Schweiz sind bedroht (Bundesamt für Umwelt, 2014). Darunter befinden sich neun Waldameisen der Untergattung *Formica sp.*, welche ihre Nester aus Pflanzenmaterial bauen (Agosti, 1994). Vielerorts in der Schweiz ist ein stetiger Rückgang der Roten Waldameisen festzustellen (Bildungszentrum Wald, 2014). Die Hauptursache für den Rückgang sind die Aktivitäten des Menschen. Früher wurden Ameisenpuppen entwendet, Ameisenextrakt gewonnen oder auch Neststreu und Harz gesammelt (Gösswald, 1990). All diese Punkte spielen heute keine Rolle mehr, trotzdem sind die Ameisen weiterhin gefährdet. Schwerwiegende und immer noch anhaltende Veränderungen und Zerstörungen ihrer Lebensräume geschehen durch die Intensivierung der Landwirtschaft, durch den Strassenbau oder durch die wachsende Siedlungsplanung (Agosti, 1994). Auch die Unachtsamkeit bei Forstarbeiten kann die Ameisenhögel zerstören (Kaiser-Benz, 2000). Stark frequentierte Ausflugsgebiete, Abfall sowie mutwillige Störungen machen den Waldameisen zu schaffen (Otto, 2005). Früher aber auch heute existieren viele natürliche Feinde wie Räuber, Parasiten und Schmarotzer. Darunter zählen verschiedene Vogelarten (vor allem Spechte), Wildschweine, Rot- oder Damwild, Spinnen, Fadenwürmer als Innenparasiten oder ektoparasitische Milben (Otto, 2005).

Die Waldameisen bringen einen grossen Nutzen mit sich und steuern einen bedeutenden Teil zur Erhaltung des Waldes bei. Durch verschiedene Nutzeffekte sind sie von wesentlicher Bedeutung für die Regeneration des Waldes (Gösswald, 1990). Im Zentrum steht die Vernichtung von schädlichen Insekten. Im 19. Jahrhundert und zu Beginn des 20. Jahrhunderts wurden oft grosse Stellen in kahl gefressenen Flächen durch Insekten entdeckt, sogenannte „grüne Inseln“, welche infolge der Tätigkeit der Ameisen verschont geblieben sind (Otto, 2005). Eidmann (1927) bezeichnet die Waldameisen gar als die wichtigsten Raubinsekten unserer Wälder. Ihr Schutz sollte deshalb im Interesse der Gesunderhaltung der Wälder ein grosses Anliegen sein. Vor allem *F. polyctena* gilt wegen ihres Individuenreichtums, der Ausbildung grosser Kolonieverbände und des stark entwickelten Jagdverhaltens als die nützlichste Ameise für die Waldhygiene (Gösswald, Kneitz, Schirmer, 1965). Es ist jedoch zu erwähnen, dass die Jagdtätigkeit der Waldameisen nicht auf alle Insekten einen gleich starken Einfluss hat. Zudem haben die Waldameisen einen wichtigen Nutzeffekt für den Menschen, indem sie die Blattläuse, welche Honigtau ausscheiden, pflegen und dadurch die Produktion von Waldhonig erhöhen. Die Waldhonigernte in einem Ameisengebiet kann 1.4 bis 3 Mal höher ausfallen als eine normale Ernte (Otto, 2005). Des Weiteren führt die Bautätigkeit der Waldameisen zu einer Bodenverbesserung. Oft befindet sich in der Nähe des Ameisennestes ein höherer Anteil an Feinerde und ein wesentlich höherer Humusgehalt (Otto, 2005). Möglicherweise haben sie auch einen signifikanten Einfluss auf biogeochemische Nährstoffzyklen, die Menge an Nährstoffen im Boden und die Bindung von Kohlenstoff unter der Erde (Wardle et al., 2011). Durch das Verschleppen von Pflanzensamen tragen die Ameisen auch aktiv zur Verbreitung einer Vielzahl

von Pflanzen bei. Einige Pflanzen besitzen ein nährstoffreiches Anhängsel, das sogenannte Elaiosom, welches von den Ameisen verzehrt wird. Dabei wird der Samen liegen oder auf dem Weg zum Nest fallen gelassen. Mehr als 150 krautige Pflanzen wie zum Beispiel Salomonsiegel, Wachtelweizen, Taubnessel und Waldanemone werden so verbreitet (Kaiser-Benz, 2000). Ein grosser Pflanzenreichtum bedeutet ein vielfältiges Nahrungsangebot für die Tierwelt. Die grössere Artenvielfalt führt somit zu einer erhöhten Komplexität und Stabilität des Ökosystems, das gegen eine Massenvermehrung einer Art besser geschützt ist (Otto, 2005).

Aus dem Vorhergehenden kann der hohe Stellenwert der Waldameisen zur Erhaltung der Gesundheit des Waldes geschlossen werden. Der Schutz der Ameisen ist eine wichtige Aufgabe im Rahmen der forstlichen Hege. Um den Schutz zu optimieren, müssen jedoch mehr Details zur Lebensweise und zum Lebensraum der Waldameisen bekannt sein. Dieses Grundwissen soll durch die vorliegende Arbeit für die UBE erarbeitet werden.

1.1. Grundlagen zu den Waldameisen

Die Familie der Ameisen (*Formicidae*) gehört zu der Insektenordnung der Hautflügler (*Hymenoptera*). In der Schweiz existieren 133 Ameisenarten, welche durch ihr Staatenleben gekennzeichnet sind. Sechs davon werden als hügelbauende Waldameisen zusammengefasst. Jedoch kommen in der Schweiz nur in Graubünden alle sechs Arten vor (Kaiser-Benz, 2000). In den ausgewählten Gebieten der UBE wurden lediglich die Arten *Formica rufa* LINNÉ und *F. polyctena* FÖRSTER untersucht, welche in der deutschen Sprache als die Roten Waldameisen zusammengefasst werden (Otto, 2005). Die folgenden Informationen werden sich also nur auf diese beiden Arten beziehen.

Diese zwei waldbewohnenden Arten treten in drei sozialen Kasten auf. Dabei bilden die Arbeiterinnen die Mehrheit des Ameisenstaates, die Männchen kommen ausschliesslich im Frühjahr und Frühsommer vor, und die Königin bildet den Mittelpunkt. Die Völker der Roten Waldameisen können eine einzelne (monogyn) oder mehrere Königinnen (polygyn) aufweisen, wobei *F. polyctena* meist in der polygynen Form vorliegt und damit trotz verminderter Fruchtbarkeit der einzelnen Königinnen eine grosse Volksstärke besitzt (Kaiser-Benz, 2000). Wegen der grossen Volksstärke tendiert *F. polyctena* zu einem hohen und weit ausholendem Oberbau des Nestes (Gösswald, 1990). Bei *F. rufa* hingegen sind meist nur eine oder wenige Königinnen im Nest (Kaiser-Benz, 2000).

Die Nester der Waldameisen weisen einen beträchtlichen Nahrungsverbrauch auf (Gösswald, 1989). Die Waldameisen nutzen verschiedene Ressourcen wie zum Beispiel Honigtau, Kleintiere oder Pflanzenstoffe zur Nahrungsbeschaffung (Otto, 2005). Die Grundlage der Ernährung der Waldameisen bildet jedoch der Honigtau mit circa 80% der gesamten trockenen Nahrung (Domisch et al., 2009). Den Honigtau erhalten sie von den Blattläusen als Gegenleistung dafür, dass sie jene vor Feinden schützen (Otto, 2005). Nebenbei erbeuten die Waldameisen auch verschiedene Insekten, Spinnen und Würmer. Daher gelten sie als besonders wirksame Schädlingsbekämpfer und werden auch als die „Polizei des Waldes“ bezeichnet. Die Waldameisen dezimieren verschiedene frei in der Vegetation lebende Schädlinge, welche flugunfähig und weichhäutig sind, darunter die Larven von Kiefernspinner, Kieferspanner, Nonne, Forleule oder Fichtenblattwespe (Kirchner, 2001). Verschiedene Waldameisen, wie auch *F. polyctena*, treten gelegentlich als Räuber von Borkenkäfern auf (Nierhaus-Wunderwald, 1996). Auch verschiedene Pflanzenstoffe, darunter Baumsäfte, Nektar, Pollen und Elaiosomen von Samen, spielen eine wichtige Rolle für die Ernährung.

Beide Roten Waldameisenarten bewohnen hauptsächlich Nadel- und Mischwälder (Kaiser-Benz, 2000). Dabei werden lichte, feuchtwarme Waldtäler an südlich orientierten Waldrändern bevorzugt (Wellenstein, 1929). Volksstarke Nester von *F. polyctena* kommen auch im Innern von Waldbeständen vor (Kaiser Benz, 2000). Der Nadelmischwald bietet den Roten Waldameisen optimale Existenzbedingungen, da sie darin günstiges Nestmaterial und ausreichend Nahrung vorfinden (Eichhorn, 1964).

Die grössten Nester der Waldameisen können sich bis zu zwei Meter hoch auftürmen und zusätzlich ebenso tief in den Boden hineinreichen (Kirchner, 2001). Die Kuppel besteht aus Tannnadeln, Holz- und Aststückchen, Knospen und Harzklümpchen. Im Zentrum des Nestes befindet sich meist ein Baumstrunk (Kaiser-Benz, 2000). Die Ameisenhügel sind dynamische Gebilde, welche sich in einem steten Umbau befinden. So kann die Verrottung des Baumaterials sowie die Temperatur, Luftfeuchte und Luftqualität durch die Ameisen beeinflusst und reguliert werden (Kirchner, 2001). Die Luftfeuchtigkeit beträgt im Durchschnitt 85%, in einigen Zentren auch über 90% oder gar nahe 100% (Horstmann, 1990). Auch die Temperatur variiert in den einzelnen Nestbereichen zwischen 20° und 30°C, auch bei kühleren Witterungsperioden (Kirchner, 2001). Die Grösse und Form der Kuppel hängt von der Art und den mikroklimatischen Faktoren des Standortes, wie Temperatur, Sonneneinstrahlungs- und Beschattungsgrad, Luft- und Bodenfeuchtigkeit sowie der Bodenbeschaffenheit ab (Otto, 2005).

Für die Wahl des Neststandortes spielen viele verschiedene Faktoren wie Vegetation, Nahrung, Feinde und klimatische Bedingungen eine Rolle. Wichtig für den Hügelbau durch die Waldameisen ist zum Beispiel die Feuchtigkeit des Bodens und des Unterholzes, die Bodenstruktur (Lorber, 1982), die Beschattung sowie die Orientierung der Hangneigung zur Sonne (Geiger, 1961, zitiert in Gösswald, 1982). Auch das Vorkommen von Nadelbäumen (Lorber, 1982), sowie die Dichte und Höhe der Bodenvegetation bestimmt die Verbreitung von Waldameisen. Die Arten der Waldameisen unterscheiden sich dabei relativ stark in den Ansprüchen an diese ökologischen Faktoren (Gösswald, 1982).

1.2. Ziel der Arbeit und Fragestellungen

Zum Thema Waldameisen wurde bereits sehr viel Grundlagenforschung betrieben, und es bestehen nur noch wenige Wissenslücken. Die Verhinderung des weiteren Populationsrückgangs stellt jedoch zunehmend eine grosse Herausforderung dar. Der Ameisenstaat ist ein komplexes Gebilde, das sich von Art zu Art bezüglich Lebensweise und Standortwahl unterscheidet. Zudem interagieren Ameisenstaat und Ökosystem in Abhängigkeit von Ort und Zeit. Diese Faktoren erschweren die Entwicklung von generellen Schutzmassnahmen. Die Regionen und eigentlich jedes einzelne Nest müssen separat betrachtet und jeweils spezifische Massnahmen abgeleitet werden.

Auch die UBE stellte sich die Frage, wie es um die Roten Waldameisen in ihrer Region steht und was zu deren Schutz getan werden kann. Diese Fragen werden in drei parallelen Bachelorarbeiten angegangen: Simon Gross (2014) befasst sich mit der allgemeinen Lage (Höhe, Neigung, Ausrichtung), dem Bodenverdichtungsrisiko, sowie den Daten zum Wald (Hauptgesellschaft, Mischungsgrad, Entwicklungsstufe, Schlussgrad). David Müller (2014) spezialisiert sich auf den Lichteinfall und dessen Auswirkungen auf die Waldameisen. Mein Teil besteht darin, den bevorzugten Lebensraum der Waldameisen anhand von Vegetationsaufnahmen zu bestimmen. Diese Vorgehensweise wurde

bisher noch nie zur Analyse von Standorten der Ameisennester herangezogen und erlaubt eine neue Einsicht in dieses Forschungsgebiet.

Der Einfluss des Lebensraums der Waldameisen auf ihre Vitalität wirft eine Reihe von Fragen auf. Die Behandlung sämtlicher Fragestellungen würde den Rahmen dieser Arbeit sprengen, weshalb sie auf die folgenden drei Themengebiete beschränkt worden ist:

1. Welchen Einfluss haben Klimafaktoren (Licht und Temperatur) sowie verschiedene Bodenfaktoren (Bodenfeuchte, Bodensäure, Stickstoffgehalt, Nährstoffgehalt, Dispersität und Humusgehalt) auf die Vitalität der Ameisen?
2. Welchen Einfluss hat die Pflanzendiversität der verschiedenen Standorte auf die Vitalität der Ameisenkolonien?
3. Wie wird die Ameisenvitalität durch die Bodenbedeckung um den Ameisenhügel beeinflusst?

Bei allen drei Fragestellungen werden jeweils die beiden Ameisenarten *F. rufa* und *F. polyctena* getrennt untersucht.

2. Methodik

Um die oben genannten Fragen zu beantworten, sind in der UBE sieben Gebiete ausgewählt worden, welche zur Bearbeitung jeweils ein bis zwei Tage in Anspruch genommen haben. Die Auswahl der Gebiete wurde so vorgenommen, dass die Flächen eine möglichst hohe Dichte an Ameisenhügeln aufweisen und gleichmässig über das gesamte Gebiet der UBE verteilt sind. Zudem sollten sich die Gebiete bezüglich der gewünschten Zielvariablen, wie zum Beispiel Höhe, Temperatur, Feuchtigkeit oder Vegetation unterscheiden.

Die ausgewählten Gebiete (siehe Abb. 1) befinden sich in der Nähe von Escholzmatt (1A und 1B), Flühli (2A, 2B und 2C), Hengst (3B) und Rengg (4A). Diese Gebiete sind über das ganze Entlebuch verteilt und weisen verschiedenste ökologische Formen auf, die von Flach- und Hochmooren bis zu Karstlandschaften reichen. Zudem besitzen sie unterschiedliche Hangausrichtungen und Höhenlagen zwischen 900 bis 1'700 Meter über Meer. Mit Hilfe der zur Verfügung gestellten Karte für Natur- und Kulturobjekte im Wald vom Geoportal Kanton Luzern (2014), konnten verschiedene Punktobjekte wie zum Beispiel Ameisennester sichtbar gemacht werden. Die hellgrünen Dreiecke stellen die verschiedenen Ameisenhügel dar und die roten Punkte symbolisieren Einzelbäume oder Baumgruppen (siehe Abb.1). Diese Punktobjekte wurden zuletzt am ersten Januar 2002 nachgeführt (Geoportal Kanton Luzern, 2014). Obwohl die Daten bereits 12 Jahre alt waren, konnten sie für das Forschungsprojekt gut verwendet werden. Denn die Ameisenköniginnen, welche 15 bis 20 Jahre alt werden, können sich dauernd ablösen, was die Kontinuität der Hügel langfristig sichert (Otto, 2005). Auch wenn einige Ameisenhügel eingegangen oder neu entstanden sind, können mit der Karte Gebiete mit einer hohen Ameisendichte gut hervorgehoben werden. Dank dieser Vorgehensweise konnten viel Sucharbeit und Zeit eingespart werden.

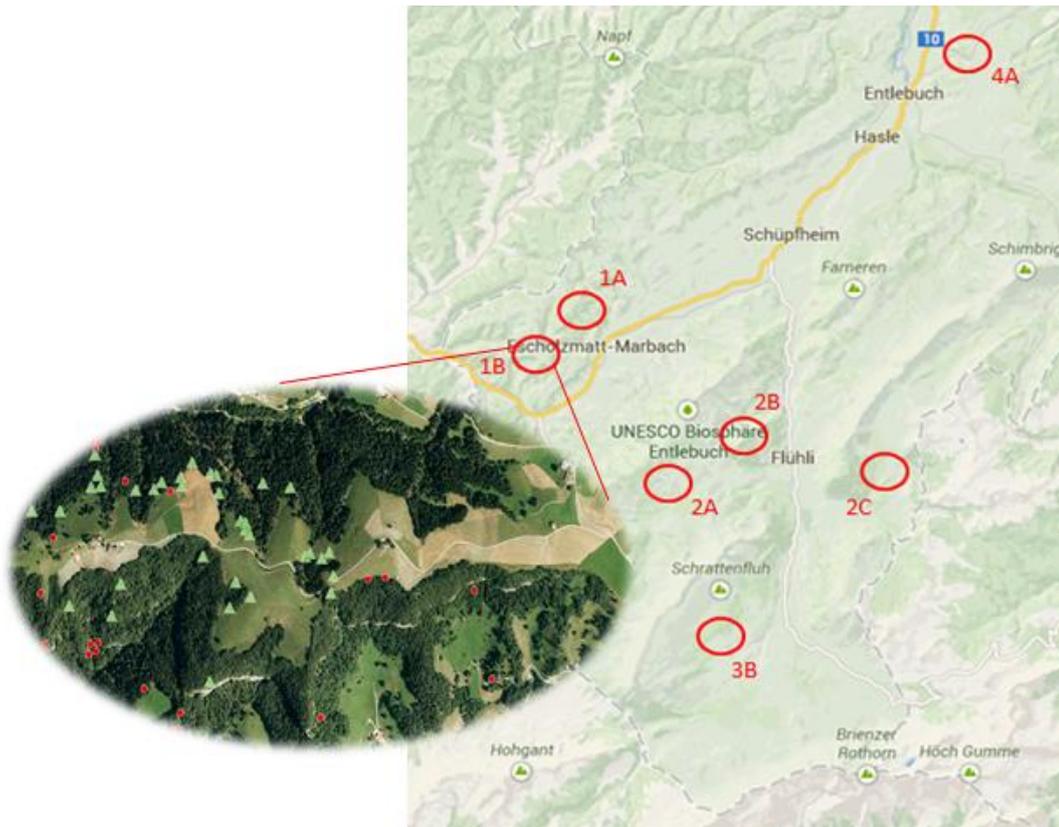


Abb. 1: Übersicht der sieben Erhebungsorte (rote Kreise) in der UBE. Mit Hilfe von detaillierten Kartenausschnitten, wie bei Gebiet 1B in der Nähe von Escholzmatt, wurde nach den Ameisenhügeln gesucht. Die Hügel sind dabei durch die hellgrünen Dreiecke symbolisiert.

Die Gebiete wurden zu dritt systematisch in Transekten abgelaufen. Falls ein Waldstück nur erschwert begehbar war, wurde es mit einem Feldstecher abgesucht. Jeder gesichtete Hügel wurde dokumentiert und die folgenden Faktoren aufgenommen: Zeitpunkt der Aufnahme, GPS-Koordinaten, Exposition, Hangneigung, Standort (Wald, Waldrand, Wegrand oder Wiese), Ameisenart, Hügelform, Hügeldurchmesser, Hügelhöhe, Hügelzustand, Bodenbedeckung und Vegetation im Umkreis von zehn Metern. Dazu wurden Fotoaufnahmen mit Hilfe einer Fischaugenkamera zur Bestimmung des Lichteinfalls gemacht. Als Beispiel befinden sich die detaillierten Aufnahmen für das Gebiet 1B im Anhang 1. Für diese Arbeit wurden nicht alle aufgenommenen Daten verwendet. Die für diese Arbeit relevanten Faktoren werden im folgenden Abschnitt genauer erläutert.

Wie aus verschiedenen Forschungsarbeiten hervorgeht, sind die Arten bezüglich ihrer Lebensweise und Lebensräume sehr unterschiedlich. Daher wurde bei jedem Ameisennest die Art bestimmt, damit die Daten bei der Auswertung separat analysiert werden konnten. Um die Arten zu bestimmen wurden mehrere Arbeiterameisen direkt vom Nest genommen und mit einer Lupe (zehnfache Vergrößerung) untersucht. Die Unterscheidung der Arten wurde nach Otto (2005) vorgenommen. Um die beiden Arten zu differenzieren, müssen die Waldameisen im Seitenprofil betrachtet und die Behaarung der Kopfunterseite sowie die Beborstung des ersten Segments des Thorax (Pronotum) untersucht werden, wie auf Abbildung 2 ersichtlich. *F. polyctena* besitzt im Vergleich zu *F. rufa* wenig bis keine Haare. Daher trägt sie auch den deutschen Namen Kahlrückige Waldameise. Sie hat höchstens sieben kurze Haare auf der Kopfunterseite und höchstens fünfzehn Borsten auf dem

Pronotum. Die Kopfunterseite von *F. rufa* weist mindestens zehn lange Haare auf, das Pronotum mindestens dreissig Borsten. Aufgrund dieser minimalen Unterschiede sind die Arten sehr schwierig zu identifizieren. Zudem existieren in manchen Regionen Hybriden zwischen *F. rufa* und *F. polyctena*, was die Differenzierung zusätzlich erschwert (Otto, 2005).

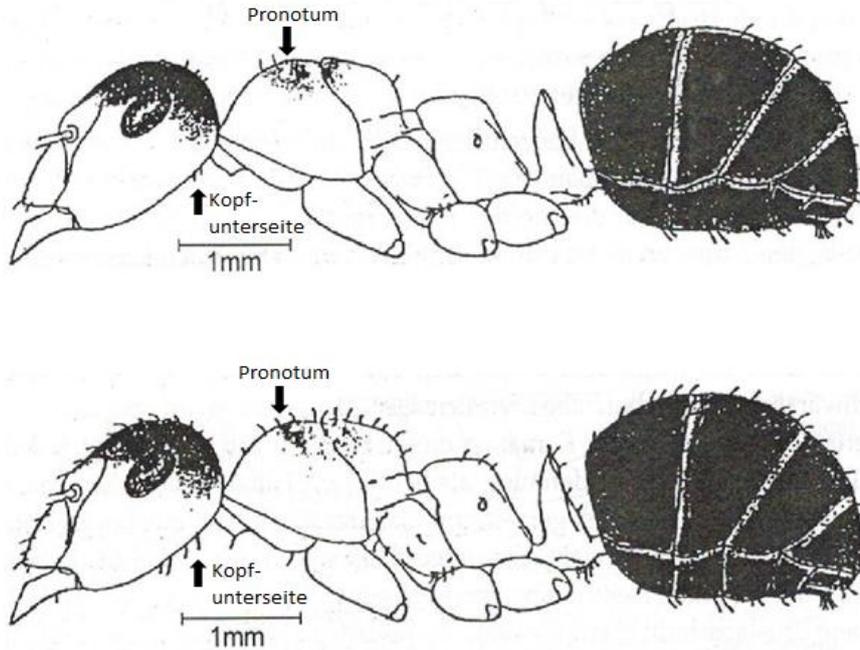


Abb. 2: Unterschiedliche Behaarung der Kopfunterseite und des Pronotums bei *F. polyctena* (oben) und *F. rufa* (unten) (Otto, 2005).

Um zu untersuchen, wie die Vitalität der Ameisen durch die verschiedenen ökologischen Faktoren beeinflusst wird, muss zuerst der Begriff Vitalität genau definiert werden. Dieser beschreibt, wie fit oder aktiv die Bewohner des Ameisennestes sind und wie hoch ihre Überlebenschance ist. Das wird mit der Stärke des Volkes ausgedrückt, welche auf unterschiedliche Weise gemessen werden kann, zum Beispiel als Erdauswurf, Belaufsdichte oder Hügelvolumen (Gösswald, 1990). Letzteres wurde für das Vorgehen in dieser Arbeit ausgewählt. Das Hügelvolumen ist relativ schnell und einfach bestimmbar. Dazu wurde jeweils die Höhe des Hügels (h) senkrecht zum Boden, der längste Durchmesser der Grundfläche (d_1) und der Durchmesser rechtwinklig dazu (d_2) gemessen. Nach dem Betrachten des Hügels wurde er in eine der drei Formen rund, spitz oder flach eingeteilt. Runde Nestbauten wurden mit der Volumenformel für Halbkugeln berechnet, spitze Hügel wurden einem Kreiskegel angenähert und flache Nester wurden als kreisförmige Platten betrachtet. Mit diesen Informationen und den unten beschriebenen Formeln für die Hügelformen konnte schliesslich das Hügelvolumen berechnet werden.

Rund:
$$V = \frac{2}{3} \pi * \frac{d_1}{2} * \frac{d_2}{2} * h$$

Spitz:
$$V = 0.8 * \frac{2}{3} \pi * \frac{d_1}{2} * \frac{d_2}{2} * h$$

Flach:
$$V = \pi * \frac{d_1}{2} * \frac{d_2}{2} * h$$

In einem Umkreis von zehn Metern um den Ameisenhügel, was einer Kreisfläche von rund 630m² entspricht, wurde die Vegetation mit Hilfe des Buches Flora Helvetica (Lauber et al., 2012) möglichst vollständig aufgenommen. Die Aufnahmefläche sollte repräsentativ und vergleichbar sein. Als Richtwert für Wälder beträgt das Minimumareal einer Vegetationsaufnahme für den Unterwuchs einschliesslich der Baumschicht 200m² bis 500m² (Ellenberg, 1956). Jedoch kann sich das Jagdgebiet der Waldameisen bis zu 50m vom Nest erstrecken, was einer Fläche von circa 15'700m² entspricht (Kaiser-Benz, 2000). Die Vitalität der Waldameisen ist also von einer grossen Fläche abhängig. Daher wurde auch die Untersuchungsfläche mit zehn Meter Radius genügend gross ausgewählt. In der Abbildung 3 ist ein Teil einer solchen Untersuchungsfläche mit dem Ameisennest und seiner umgebenden Vegetation dargestellt.



Abb. 3: Beispiel einer Untersuchungsfläche mit Waldameisennest, das von einer Heidelbeer-Vegetation umgeben ist.

Für die Abgrenzung der Aufnahmefläche wurde diese mit einem Messband jeweils vom Zentrum des Ameisenhaufens eingemessen. Die Pflanzen der Boden-, Kraut-, Strauch und Baumschicht wurden notiert und ihr Deckungsgrad abgeschätzt. Abgesehen von den Moosen, welche ziemlich anspruchsvoll und aufwändig zu bestimmen sind, wurden alle Pflanzen möglichst vollständig aufgenommen. Die Artmächtigkeitskala wurde nach Braun-Blanquet (1964) gewählt, welche die Abundanz und die Dominanz der Arten kombiniert. Dabei wird die Pflanzendichte in sieben Kategorien (r, +, 1, 2, 3, 4, 5) eingeteilt, welche von deutlich unter ein Prozent bis zur vollkommenen 100 prozentigen Abdeckung der Fläche reichen. Die genaue Artmächtigkeit-Skala ist im Folgenden aufgelistet (Braun-Blanquet, 1964):

- r = sehr selten
- + = spärlich (<1%)
- 1 = zahlreich (<5%)
- 2 = 5-25%
- 3 = 25-50%
- 4 = 50-75%
- 5 = 75-100%

Im Anhang 2 sind alle aufgenommenen Pflanzenarten und ihre jeweilige Abundanz bei den Ameisenhaufen im Gebiet 1B als Beispiel dargestellt.

Um die Bodenbedeckung zu bestimmen, wurde visuell die Dichte der Vegetation in einem Umkreis von 2m um den Mittelpunkt des Ameisenhaufens in Prozent geschätzt.

Die Daten zur Abundanz der verschiedenen Pflanzenarten bei den Ameisenhügeln konnte mit Hilfe des Programmes Vegedaz (Version März 2014) ausgewertet werden (WSL, 2014). Für jeden Standort konnten die gewichteten Mittelwerte der Zeigerwerte nach Landolt (1977) sowie der Shannon Index berechnet werden. Als Beispiel befinden sich die Resultate des Gebietes 1B im Anhang 3. Abgesehen von der Kontinentalität, welche in diesem kleinen Untersuchungsgebiet nicht variiert, wurden alle Zeigerwerte nach Landolt (1977) untersucht. Die ökologischen Zeigerwerte weisen eine fünfzählige Skala auf und bezeichnen die Bedingungen, unter denen die Pflanzenart im Feld meist anzutreffen ist. Kleine Werte stehen dabei für ein geringes, hohe Werte für ein grosses Vorkommen bezüglich des betreffenden Faktors. Die nach Vorkommen gewichteten Zeigerwerte aller Arten, die in einer Pflanzengemeinschaft vorkommen, informieren gut über die vorliegenden Standortbedingungen. Der Vorteil dieser Methode ist, dass die Zeigerwerte einfach, schnell und kostengünstig ermittelt werden können. Die numerischen Werte erlauben zudem Verrechnungen und Vergleiche. Jedoch wird dadurch eine Genauigkeit vorgetäuscht, welche nicht immer gegeben ist: Hinter Mittelwerten zu den einzelnen Standorten verbergen sich oft weite Amplituden. Bei der Interpretation der Daten ist zu berücksichtigen, dass bereits Zahlen wie 2.5 oder 3.5 für relativ extreme Umweltfaktoren sprechen (Landolt, 1977).

Der Shannon Index wird als Beschreibung der Diversität eingesetzt. Dabei wird die Artenzahl, aber auch die Abundanz der Arten berücksichtigt. In den meisten ökologischen Studien liegen die Werte zwischen 1.5 und 3.5. Je grösser der Pflanzenreichtum und je gleichmässiger die Arten in der Pflanzengesellschaft verteilt sind, desto grösser ist auch der Shannon Index. Der Vorteil dieser Methode ist, dass beide Aspekte der Biodiversität (Artenzahl und Abundanz) miteinbezogen werden und so eine gute Zusammenfassung bilden. Jedoch wird dadurch der Vergleich von zwei Pflanzengemeinschaften, welche in ihrem Pflanzenreichtum enorm variieren, erschwert (Kerkhoff, 2010).

Die Datenanalyse zum Einfluss der verschiedenen Faktoren auf die Ameisenvitalität wurde mit dem Programm R (Version 2.15.3) durchgeführt. Dazu wurden nur jene Ameisenhügel berücksichtigt, welche nicht verlassen waren. Mit der univariaten Varianzanalyse wurde festgestellt, welche Umweltfaktoren (Zeigerwerte, Shannon Index, Bodenbedeckung) das Hügelvolumen signifikant beeinflussen. Ein Wert von 0.05 oder tiefer spricht dabei für eine signifikante Korrelation. Zur Feststellung des Zusammenhanges zwischen dem Hügelvolumen und des beeinflussenden Faktors wurde die lineare Regression angewandt.

Bei der Feldarbeit ist aufgefallen, dass die beiden Ameisenarten unterschiedliche Hügelvolumen aufweisen.

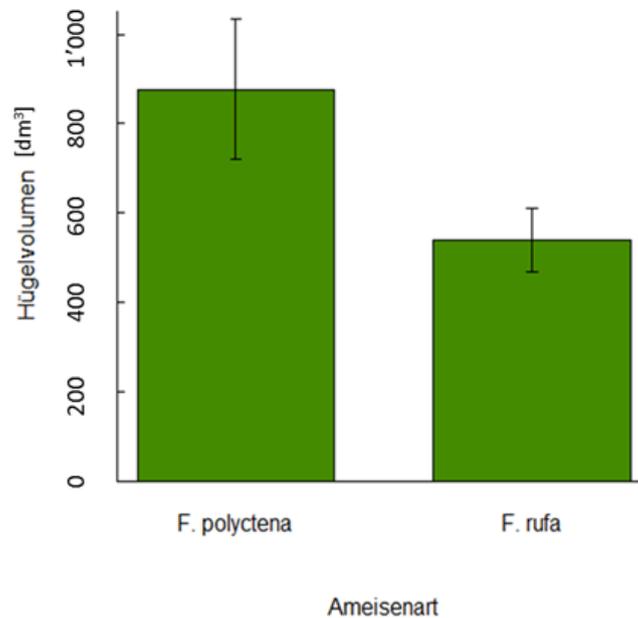


Abb. 4: Darstellung der Mittelwerte der Hügelvolumen (± 1 SE) bei den verschiedenen Arten.

Der darauffolgende ungepaarte t-Test hat ergeben, dass sich die Arten bezüglich des Hügelvolumens unterschieden ($df=70.1$, p -Wert=0.05). *F. polyctena* weist ein durchschnittliches Hügelvolumen von $876.5 \text{ dm}^3 \pm 156.6 \text{ dm}^3$ (Mittelwert \pm Standardabweichung) und *F. rufa* ein Volumen von $540.2 \text{ dm}^3 \pm 71.1 \text{ dm}^3$ auf (siehe Abb. 4). Aus diesem Grund werden die beiden Ameisenarten bei der Datenanalyse unabhängig voneinander betrachtet.

3. Resultate

Insgesamt wurden 172 Ameisenhügel aufgenommen, wovon sechs verlassen waren. Pro Gebiet wurden durchschnittlich 25 Ameisenhügel untersucht. Von den 166 bewohnten Hügeln, welche zur Auswertung benutzt wurden, entsprachen 50 Ameisenstaaten der Art *F. polyctena* und 116 der Art *F. rufa*. Die Hügelvolumen variieren zwischen 2 dm^3 und $6'590 \text{ dm}^3$. Pro Ameisenhügel wurden zwischen 4 und 28 Pflanzenarten aufgenommen. Im Schnitt wurden pro Hügel 11 Pflanzenarten erfasst. Die Bodenbedeckung variiert zwischen 5 und 100 Prozent. Im Durchschnitt wurde eine Bodenbedeckung von 70.4% angetroffen.

Um die Komplexität der sich gegenseitig beeinflussenden Standortfaktoren übersichtlich darzustellen, wurde ein Ökogramm verwendet. Dabei werden üblicherweise die beiden wichtigsten Faktoren Wasser (als Feuchtezahl) und Boden-pH-Wert (als Reaktionszahl) auf einer fünfwertigen Skala einander gegenübergestellt (Baltisberger, 2009). Das Ökogramm zu den untersuchten Gebieten in der UBE ist in der Abbildung 5 dargestellt.

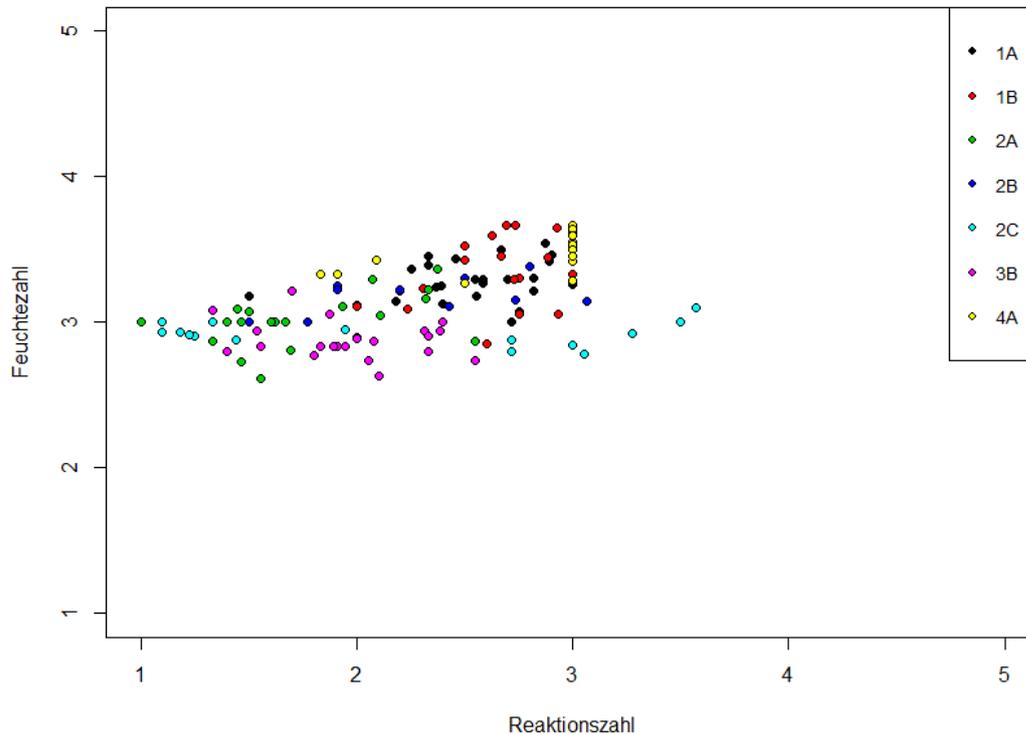


Abb. 5: Darstellung des Ökogramms zur Übersicht der untersuchten Ameisennester pro Gebiet in der UBE. Die Feuchtezahl steht für die mittlere Feuchtigkeit und die Reaktionszahl für den Säuregehalt des Bodens.

Im Ökogramm (Abb. 5) ist zu erkennen, dass sich die Gebiete in den Feuchte- und Reaktionszahlen stark voneinander unterscheiden. Die untersuchten Ameisenhögel im Entlebuch besitzen eine Feuchtezahl zwischen 2 und 4. Die Bodenfeuchte variiert also je nach Gebiet von trocken bis feucht. Die Reaktionszahl weist mit Werten zwischen 1 und 4 eine noch grössere Spannweite auf. Die Böden können sehr sauer (pH 3-4.5) bis basenreich (pH 5.5-8) sein (Landolt, 1977). Mit Hilfe des Ökogramms kann man auch feststellen, dass alle Gebiete im waldfähigen Bereich liegen. Auf montaner Ebene trifft man vor allem Buchen-Mischwälder an und auf subalpiner Ebene Fichtenwälder mit Zwergsträuchern (Baltisberger, 2009). Diese Waldzusammensetzung traf man auch bei der Vegetationsaufnahme an. Insgesamt wurden 127 verschiedene Pflanzenarten aufgenommen, welche im Anhang 2 aufgelistet sind. Am häufigsten wurden Fichten (*Picea abies*) angetroffen. Aber auch verschiedene Sträucher wie Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*), Brombeere (*Rubus caesius*) oder Besenheide (*Calluna vulgaris*) traten in hohen Dichten bei den untersuchten Gebieten rund um die Ameisenhaufen auf. Oft war ein grosser Teil der Ameisenhögel mit dem Wald-Ziest (*Stachys sylvatica*) zugewachsen. Zudem wurden Pflanzen wie zum Beispiel der Wiesenwachtelweizen (*Melampyrum pratense*) vorgefunden, welche gerne durch Ameisen verbreitet werden.

Die beiden Ameisenarten unterscheiden sich nicht nur signifikant in der Högelgrösse sondern auch in allen anderen untersuchten Faktoren (siehe Tabelle 1). Dies zeigt ein ungepaarter t-Test der verschiedenen Faktoren zwischen den beiden Arten. Mit einer durchschnittlichen Lichtzahl um 2 bevorzugen beide Waldameisenarten eher schattige Lagen mit einer Beleuchtungsstärke von unter zehn Prozent (Landolt, 1977). Die Waldameisenhögel sind bei mittleren Temperaturen hauptsächlich in der montanen Stufe verbreitet. Sandige Böden mit hoher Dispersitätszahl von 4 werden von den

3. Resultate

Roten Waldameisen gegenüber Schluff oder Stein bevorzugt. In der UBE werden die Waldameisen oft auf relativ feuchten und auf schwach sauren bis sauren Böden angetroffen. Die Böden, auf denen die Waldameisen leben, sind nährstoffarm bis mässig nährstoffarm und oft ziemlich humusreich.

Grundsätzlich befinden sich die Hügel von *F. polyctena* an schattigeren aber wärmeren und somit tiefer gelegenen Standorten als *F. rufa*. Der Boden bei den Hügeln von *F. polyctena* ist signifikant feuchter, feinsandiger und weist mehr Nährstoffe auf, als bei den Hügeln von *F. rufa*. Wie in der Tabelle 1 ersichtlich, besitzt *F. rufa* hingegen eine höhere Pflanzendiversität und eine grössere Bodenbedeckung. Der Boden bei Hügeln von *F. rufa* ist zudem saurer und besitzt einen höheren Humusgehalt.

Tabelle 1: Ausprägungen der verschiedenen Faktoren zwischen den Arten

Faktor	<i>F. polyctena</i> (Mittelwert ± Standardabweichung)	<i>F. rufa</i> (Mittelwert ± Standardabweichung)	Df	P-Wert
Lichtzahl	2±0.04	2.2±0.05	157.9	0.0006639
Temperaturzahl	3.1±0.02	2.8±0.03	158.3	<2.2*10 ⁻¹⁶
Feuchtezahl	3.3±0.03	3.1±0.03	125.6	4.454*10 ⁻⁸
Reaktionszahl	2.6±0.04	2.2±0.06	163.8	7.34*10 ⁻⁵
Nährstoffzahl	3.1±0.04	2.6±0.05	159.1	1.16*10 ⁻¹¹
Humuszahl	3.7±0.03	4±0.04	149.9	2.498*10 ⁻⁶
Dispersitätszahl	4.2±0.02	4±0.03	162.1	2.684*10 ⁻¹¹
Diversität	2.3±0.05	2.1±0.04	109.5	0.0001702
Bodenbedeckung	52.7±4.42	78±1.61	62.4	1.176*10 ⁻⁶

Um die drei in Kapitel 1.2. erwähnten Fragestellungen zu beantworten, wird im Folgenden mit einer univariaten Varianzanalyse veranschaulicht, ob die verschiedenen Zeigerwerte (Lichtzahl, Temperaturzahl, Feuchtezahl, Reaktionszahl, Stickstoffzahl, Nährstoffzahl, Dispersitätszahl und Humuszahl), die Diversität und die Bodenbedeckung einen signifikanten Einfluss auf das Volumen der Ameisenhügel haben. Um den Zusammenhang zwischen den signifikanten Faktoren und dem Hügelvolumen festzustellen, wird eine lineare Regression angewandt. Dabei wird die Analyse in die beiden Ameisenarten aufgeteilt.

3.1. Einfluss der Faktoren auf die Vitalität von *F. polyctena*

Um herauszufinden welche Faktoren einen Einfluss auf das Hügelvolumen von *F. polyctena* haben, wird eine univariate Varianzanalyse verwendet. Tabelle 2 stellt die Resultate der Varianzanalyse aller Faktoren dar. Das Bestimmtheitsmass R^2 beträgt 0.41. Die Residuen ($df=40$) besitzen eine Quadratsumme von $3.56 \cdot 10^{13}$ und eine mittlere Quadratsumme von $8.91 \cdot 10^{11}$.

Tabelle 2: Univariate Varianzanalyse der Daten von *F. polyctena* aller untersuchten Faktoren

Faktor	Df	F-Wert	P-Wert
Lichtzahl	1	5.43	0.025
Feuchtezahl	1	0.50	0.482
Temperaturzahl	1	4.02	0.052
Reaktionszahl	1	1.82	0.185
Nährstoffzahl	1	0.98	0.328
Humuszahl	1	3.49	0.069
Dispersitätszahl	1	3.41	0.072
Diversität	1	3.24	0.079
Bodenbedeckung	1	4.51	0.040

Um einen besseren Überblick zu erhalten wurden die nicht signifikanten Faktoren aus dem Modell Schritt für Schritt entfernt. Das reduzierte Modell (siehe Tabelle 3) besitzt ein geringeres Bestimmtheitsmass ($R^2=0.3289$), da bei weniger Faktoren ein geringerer Anteil der Variation im Hügelvolumen durch das Modell erklärt werden kann. Auch die Residuen werden grösser ($df=46$, Quadratsumme= $4.031 \cdot 10^{13}$, mittlere Quadratsumme= $8.764 \cdot 10^{11}$). Das Modell wird also durch die Gesamtheit der Faktoren besser beschrieben. Durch das reduzierte Modell können aber diejenigen erklärenden Variablen ausgeschlossen werden, die nicht statistisch mit der erklärenden Variablen zusammenhängen.

Tabelle 3: Univariate Varianzanalyse der Daten von *F. polyctena* der signifikanten Faktoren

Faktor	Df	F-Wert	P-Wert
Lichtzahl	1	5.52	0.023
Dispersitätszahl	1	4.53	0.039
Bodenbedeckung	1	12.49	0.001

Die Lichtzahl, die Dispersitätszahl und die Bodenbedeckung haben einen signifikanten Einfluss auf das Hügelvolumen von *F. polyctena*.

Durch die lineare Regression kann der Einfluss der signifikanten Faktoren auf das Hügelvolumen bestimmt werden (siehe Tabelle 4). Die Werte der anderen nicht signifikanten Faktoren befinden sich im Anhang 4. Eine positive Steigung stellt eine positive und eine negative Steigung somit eine negative Korrelation zwischen Faktor und Hügelvolumen dar.

Tabelle 4: Lineare Regression der signifikanten Faktoren von *F. polyctena*

Faktor	P-Wert	Steigung	R ²
Lichtzahl	0.046	-6.73*10 ⁻⁸	0.08
Dispersitätszahl	0.1	2.36 ⁻⁸	0.06
Bodenbedeckung	0.002	-1.2*10 ⁻⁵	0.18

Die Lichtzahl steht für die mittlere Beleuchtungsstärke, bei der die Pflanze während ihrer Vegetationszeit optimal gedeiht. Sie hat einen negativen Einfluss auf das Hügelvolumen. Sprich je mehr Licht vorhanden ist, desto kleiner werden die Ameisenhögel von *F. polyctena* gebaut.

Die Dispersitätszahl hingegen hat einen positiven Einfluss. Sie kennzeichnet die Teilchengröße und die Durchlüftung des Bodens mit Sauerstoff am Standort der Pflanze. Je feiner die Bodenpartikel und je schlechter die Sauerstoffversorgung, desto grösser sind die Ameisenhögel.

Die Bodenbedeckung gibt an, wie viel Prozent der Fläche rund zwei Meter um den Ameisenhaufen durch Pflanzen bedeckt ist. Anhand der Steigung ist zu erkennen, dass bei dichter Bodenbedeckung das Hügelvolumen geringer ist. Der Faktor Bodenbedeckung erklärt, mit der grössten Steigung und dem grössten Bestimmtheitsmass, die Varianz des Hügelvolumens am besten.

Die Steigung ist jedoch bei allen Faktoren relativ gering. Die Zusammenhänge sind zwar signifikant, aber so tief, dass die einzelnen Faktoren die Hügelvolumen nur sehr schwach beeinflussen. Auch das Bestimmtheitsmass R² ist sehr gering. Somit lässt sich auch die Gesamtheit der Faktoren nicht sehr gut durch das vorliegende Modell erklären. Es existieren also weitere Faktoren, welche das Hügelvolumen stärker beeinflussen und somit besser erklären.

3.2. Einfluss der Faktoren auf die Vitalität von *F. rufa*

Dasselbe Vorgehen wird nun auf die Daten von *F. rufa* angewandt. Wieder wird die univariate Varianzanalyse benötigt, um festzustellen welche Faktoren einen Einfluss auf das Hügelvolumen von *F. rufa* haben. Die Tabelle 5 stellt die Resultate der Varianzanalyse aller Faktoren dar. Das Bestimmtheitsmass R² beträgt 0.298. Die Residuen (df=106) besitzen eine Quadratsumme von 4.73*10¹³ und eine mittlere Quadratsumme von 4.46*10¹¹.

Tabelle 5: Univariate Varianzanalyse der Daten von *F. rufa* aller untersuchten Faktoren

Faktor	Df	F-Wert	P-Wert
Lichtzahl	1	9.71	0.002
Feuchtezahl	1	2.38	0.126
Temperaturzahl	1	3.43	0.067
Reaktionszahl	1	0.53	0.469
Nährstoffzahl	1	0.50	0.482
Humuszahl	1	0.01	0.908
Dispersitätszahl	1	1.22	0.271
Diversität	1	0.32	0.576
Bodenbedeckung	1	26.89	1*10 ⁻⁶

3. Resultate

Das auf die signifikanten Faktoren reduzierte Modell (siehe Tabelle 6) besitzt ein geringeres Bestimmtheitsmass ($R^2=0.2741$) als das Gesamtmodell. Auch die Residuen ($df=112$, $Quadratsumme=4.893 \cdot 10^{13}$, $Mittlere\ Quadratsumme=4.369 \cdot 10^{11}$) haben etwas zugenommen.

Tabelle 6: Univariate Varianzanalyse der Daten von *F. rufa* der signifikanten Faktoren

Faktor	Df	F-Wert	P-Wert
Lichtzahl	1	9.92	0.002
Temperaturzahl	1	5.94	0.016
Bodenbedeckung	1	26.44	$1.17 \cdot 10^{-6}$

Das Hügelvolumen von *F. rufa* wird durch die Lichtzahl, die Temperaturzahl und die Bodenbedeckung bestimmt.

Zur Bestimmung der Korrelation zwischen den signifikanten Faktoren und dem Hügelvolumen wurde eine lineare Regression (siehe Tabelle 7) angewandt. Die Werte der nicht signifikanten Faktoren befinden sich im Anhang 5.

Tabelle 7: Lineare Regression der signifikanten Faktoren von *F. rufa*

Faktor	P-Wert	Steigung	R^2
Lichtzahl	0.006	$-1.66 \cdot 10^{-7}$	0.06
Temperaturzahl	0.0006	$1.12 \cdot 10^{-7}$	0.1
Bodenbedeckung	$5 \cdot 10^{-6}$	$-9.28 \cdot 10^{-6}$	0.17

Wie bereits bei *F. polyclena* besteht bei *F. rufa* ein negativer Zusammenhang zwischen der Lichtzahl und dem Hügelvolumen. Je höher die mittlere Beleuchtungsstärke, desto kleiner das Hügelvolumen.

Die Temperaturzahl charakterisiert die mittlere Temperatur, bei der die jeweilige Pflanzenart gut gedeiht, und spiegelt daher weitgehend die Höhenverbreitung der Pflanzen wieder. Sie hat einen positiven Einfluss auf die Hügелgröße. Somit werden die Hügел von *F. rufa* in tieferen Lagen bei etwas höheren Temperaturen grösser gebaut.

Zwischen dem Hügелvolumen von *F. rufa* und der Bodenbedeckung besteht wie bei *F. polyclena* ein negativer Zusammenhang. Je dichter die Bodenbedeckung ist, desto geringer ist auch das Hügелvolumen. Der Faktor Bodenbedeckung erklärt, mit der grössten Steigung und dem grössten Bestimmtheitsmass, die Varianz des Hügелvolumens am besten.

Auch bei *F. rufa* sind die Steigung und das Bestimmtheitsmass R^2 bei allen Faktoren relativ gering. Die Faktoren lassen sich also nicht gut durch das Modell erklären und der vorliegende Zusammenhang ist schwach.

4. Diskussion

Im Folgenden werden die Resultate zu den drei Fragestellungen zusammengefasst und mit der bestehenden Literatur verglichen.

4.1. Einfluss der Zeigerwerte auf die Vitalität

Die erste Fragestellung befasst sich mit dem Einfluss der Zeigerwerte auf die Vitalität der Waldameisen. Dazu wurden signifikante Einflüsse auf das Hügelvolumen der Arten *F. polyctena* und *F. rufa* gefunden.

Lichtzahl: Grundsätzlich bevorzugen Waldameisen eher schattige Lagen mit einer Beleuchtungsstärke von unter zehn Prozent. Die beiden untersuchten Arten unterscheiden sich signifikant in Bezug auf den Lichteinfall. *F. rufa* bevorzugt sonnigere Standorte als *F. polyctena*. Dem stimmt auch die Literatur zu. Die volksstarke Art *F. polyctena* kommt im Gegensatz zu *F. rufa* öfter im schattigeren Innern eines Waldbestandes vor, da sie das Nest mit der erhöhten Stoffwechselwärme aufheizen kann (Otto, 2005). Beide Arten, sowie *F. polyctena* als auch *F. rufa*, bauen bei einem tiefen Lichteinfall einen grossen Oberbau der Ameisenhügel, was für eine erhöhte Vitalität spricht. Auch nach Otto (2005) existieren an schattigen Stellen auf feuchtem Boden meist grosse und steile Hügel. An den trockensten, besonnten Standorten treten eher flache Nester mit einem grossen unterirdischen Teil auf, da eine grosse Kuppel leicht zur Überhitzung führt (Otto, 2005).

Dispersitätszahl: Nach Lorber (1982) werden von den Waldameisen sandige Böden mit hoher Dispersitätszahl gegenüber Schluff oder Stein bevorzugt. Eine mögliche Erklärung dazu wäre, dass die Ameisen kleine und leichte Bodenpartikel einfacher transportieren können. So fällt auch der Bau der unterirdischen Kuppel leichter. *F. rufa* kann im Gegensatz zur *F. polyctena* auf Böden mit einem höheren Schluff- oder Steinanteil vorkommen (Lorber, 1982). Dies konnte auch in dieser Arbeit nachgewiesen werden. *F. polyctena* bevorzugt höhere Dispersitätszahlen und somit einen feinsandigeren Untergrund und eine etwas schlechtere Durchlüftung. Die Dispersitätszahl hat jedoch nur auf das Hügelvolumen der Art *F. polyctena* einen Einfluss. Je höher die Dispersitätszahl, also je feiner die Bodenpartikel und je schlechter die Sauerstoffversorgung, desto grösser sind die Ameisenhügel von *F. polyctena*. Möglicherweise werden die Bodenpartikel durch die erhöhte Bautätigkeit bei den grösseren Nestern verkleinert. Denn laut Otto (2005) befindet sich in der Nähe des Ameisennestes oft ein höherer Anteil an Feinerde. Die Dispersität beeinflusst also nicht die Hügelgrösse, sondern die Bodenpartikelgrösse wird durch die Ameisenaktivität unterschiedlich stark beeinflusst. Dies könnte erklären warum nur bei *F. polyctena* ein Zusammenhang zwischen der Dispersitätszahl und der Hügelgrösse gefunden wurde. Denn *F. polyctena* weist eine grössere Volksstärke auf als *F. rufa* (Kaiser-Benz, 2000) und besitzt somit eine stärkere Bautätigkeit.

Temperaturzahl: Im Schnitt bevorzugen die Waldameisen mittlere Temperaturen und eine Hauptverbreitung in der montanen Stufe, so wie es in der UBE gegeben ist. Bei den beiden Arten wurden weiterhin grundlegende Unterschiede in den Zeigerwerten gefunden. *F. polyctena* bevorzugt höhere Temperaturen und somit tiefere Lagen als *F. rufa*. In der Literatur wird zwar beschrieben, dass die beiden Arten eine ähnliche Höhenverbreitung besitzen und vor allem im Flachland, im Mittelgebirge und in unteren Teilen der Hochgebirge vorkommen. Jedoch besitzt *F. rufa* ein ausgedehnteres Verbreitungsareal und kann höhere Lagen als *F. polyctena* besiedeln (Kaiser-Benz,

2000). Die Temperaturzahl hat einen signifikanten Einfluss auf das Hügelvolumen von *F. rufa*. Je höher die Temperatur und je tiefer die Lage, desto grösser werden die Hügel von *F. rufa* gebaut.

Feuchtezahl: Die Roten Waldameisen in der UBE favorisieren relativ feuchte Böden. Im Gegensatz dazu werden gemäss der Literatur von den Ameisen eher trockene Gebiete bevorzugt. Jedoch gelten *F. rufa* und *F. polyctena* als diejenigen Ameisenarten, welche die Feuchtigkeit am besten ertragen (Lorber, 1982). Dadurch konnten sie sich auch gut an die feuchten Bedingungen im Entlebuch anpassen. Aus den Resultaten geht hervor, dass *F. polyctena* ihre Hügel auf feuchteren Böden als *F. rufa* baut. Dies steht im Gegensatz zu dem bisherigen Wissen. Denn *F. rufa* gilt tendenziell als die Art, welche Feuchtigkeit bevorzugt. Jedoch besitzt *F. polyctena* die Fähigkeit extreme ökologische Grenzgebiete zu bewohnen. Dadurch trifft man diese Art oft auch in Hochmooren des Flachlandes und Vorgebirges sowie auf trockenem Dünensand mit spärlichem Kiefernbewuchs an (Gösswald, 1982). Da die untersuchten Gebiete in der Region Entlebuch relativ feucht sind, ist es durchaus möglich, dass *F. polyctena* mit dieser Situation besser umgehen kann und solche Standorte besiedelt. Die Bodenfeuchte hat jedoch keinen signifikanten Einfluss auf das Hügelvolumen von *F. polyctena* oder *F. rufa*.

Reaktionszahl: Durch die Zeigerwertanalyse wurde ersichtlich, dass am ehesten schwach saure bis saure Böden von den Waldameisen bevorzugt werden. Bei der Anwesenheit von Waldameisen wird jedoch meist eine Verschiebung des pH-Wertes um ein bis zwei Einheiten zum Alkalischen hin festgestellt. Dies wirkt der Versauerung des Bodens und dem Schwund der Regenwürmer entgegen (Gösswald, 1990). Vor allem die Art *F. polyctena* kommt auf Böden mit einem relativ hohen pH-Wert vor. Dies könnte wiederum durch die erhöhte Volksstärke und der somit grösseren Aktivität der Art erklärt werden. Der pH-Wert des Bodens hat aber keinen signifikanten Einfluss auf das Hügelvolumen der beiden Arten.

Humuszahl: Die Böden, auf denen die Waldameisen leben, sind oft ziemlich humusreich. Auch in der Literatur wird beschrieben, dass in der Nähe von Ameisennestern ein wesentlich höherer Humusgehalt vorherrscht (Otto, 2005). Es bleibt jedoch fraglich, ob die Ameisen tatsächlich humusreiche Böden favorisieren oder ob erst die erhöhte Ameisenaktivität zu einem humusreichen Boden führt. Die Böden bei der volksstarken Ameisenart *F. polyctena* weisen jedoch einen geringeren Humusgehalt auf als die Böden bei *F. rufa*, obwohl man von der volksstarken Art *F. polyctena* erwarten würde, dass sie den Humusgehalt steigert. Das Hügelvolumen der Roten Waldameisen wird nicht signifikant durch die Humuszahl beeinflusst.

Nährstoffzahl: Die Nester der Roten Waldameisen befinden sich auf nährstoffarmen bis mässig nährstoffarmen Böden. Wiederum stellt sich die Frage, ob dieser Nährstoffgehalt von den Ameisen bevorzugt wird, oder ob er erst durch sie geschaffen wird. Der Boden bei *F. polyctena* Nestern weist im Gegensatz zu *F. rufa* Nestern einen höheren Nährstoffgehalt auf. Der Nährstoffgehalt im Boden hat jedoch keinen signifikanten Einfluss auf das Hügelvolumen der beiden Ameisenarten.

Grundsätzlich ist zu beachten, dass all diese Faktoren nicht unabhängig voneinander existieren können. Die Zeigerwerte korrelieren auf viele verschiedene Weisen miteinander, wie zum Beispiel der Einfluss des Lichteinfalls auf die Temperatur. Daher ist es schwierig die erhaltenen Resultate mit einem einzigen Zeigerwert zu begründen.

4.2. Einfluss der Pflanzendiversität auf die Vitalität

Die zweite Fragestellung befasst sich mit dem Einfluss der Pflanzendiversität auf das Hügelvolumen. Die beiden untersuchten Arten unterschieden sich in Bezug auf die Diversität. *F. polyctena* weist einen signifikant höheren Shannon Index auf als *F. rufa*. Die Umgebung der Ameisenart *F. polyctena* besitzt somit eine höhere Artenzahl und eine grössere Abundanz. Die Diversität hat aber keinen signifikanten Einfluss auf das Hügelvolumen der Roten Waldameisen.

4.3. Einfluss der Bodenbedeckung auf die Vitalität

Mit der dritten Fragestellung wurde der Einfluss der Bodenbedeckung auf die Ameisenvitalität getestet. Die Bodenbedeckung hat einen hoch signifikanten Einfluss auf das Hügelvolumen der beiden Ameisenarten. Je geringer die Bodenbedeckung, desto grösser das Hügelvolumen, sprich die Vitalität der Ameisen. Eine spärliche Bodenbedeckung wird somit von den Ameisen favorisiert, da ein dichter und hoher Bodenbewuchs zu hinderlich und zu schattig für die Waldameisen ist. Möglicherweise bauen die Ameisen auch aufgrund der Belichtung aus der starken Bodenvegetation heraus (Gösswald, 1990). Bezüglich der untersuchten Arten wurde beobachtet, dass die Umgebung der *F. rufa* Nester eine deutlich höhere Bodenbedeckung aufweist als die von *F. polyctena*. Dieser Zusammenhang ist auch in der Literatur ersichtlich. Nach Gösswald (1982) weist die Umgebung der *F. rufa* Nester eine meist reiche Bodenbedeckung auf. Bei *F. polyctena* trifft man eher eine geringe Bodenvegetation an.

4.4. Diskussion der Vorgehensweise

Im Folgenden werden Unsicherheiten und mögliche Fehler in der Datenaufnahme, -aufbereitung und -auswertung genauer betrachtet und diskutiert.

Eine mögliche Fehlerquelle stellt beispielsweise die Aufnahme der Pflanzen dar, da die **Datenaufnahme der Vegetation** unvollständig und nicht systematisch erfolgte. Die Moose wurden gar nicht und weitere Pflanzen lediglich nach bestehenden Artenkenntnissen und mit Hilfe des Buches Flora Helvetica (Lauber et al., 2012) aufgenommen. Dies kann zu Verzerrungen der Ergebnisse führen.

Auch die **Variabilität der Pflanzen und deren Zeigerwerte** können die Ergebnisse verzerren. Die Pflanzenarten verhalten sich in Bezug auf ihren Zeigerwert an verschiedenen Orten ihres Verbreitungsgebietes nicht immer ähnlich. Denn das Verhalten der Pflanzen gegenüber den einzelnen ökologischen Zeigerfaktoren ist von physiologischen, klimatischen, edaphischen und biologischen Faktoren sowie von der Konkurrenz abhängig (Landolt, 1977).

Auch die **Abschätzung der Abundanz** der Pflanzen sowie die **Abschätzung der Bodenbedeckung** weisen Unsicherheiten auf. Vor allem der Unterschied in der Bodenbedeckung der beiden Arten erscheint auffällig gross. Dies liegt vermutlich an der ungünstigen Wahl der Messvariante der Bodenbedeckung. Denn die Hügel von *F. polyctena* sind aufgrund ihrer erhöhten Volksstärke im Durchschnitt oft grösser als die von *F. rufa* (Kaiser-Benz, 2000). Grundsätzlich besitzen die Nester selbst

einen geringeren Pflanzenbewuchs als ihre Umgebung. Wenn nun also die Bodenbedeckung vom Mittelpunkt der Nester aus abgeschätzt wird, weisen grosse Hügel eine geringere Bedeckung auf als die kleinen. Bei einer weiteren Datenaufnahme sollte deshalb eine andere Messmethode gewählt werden. Zum Beispiel könnte abgeschätzt werden, wie viel Prozent des Hügels mit Pflanzen bedeckt sind, oder man betrachtet die Bodenbedeckung relativ zur Hügelgrösse.

Eine weitere Problematik der Datenaufnahme stellt die **Unterscheidung der Ameisenarten** dar. Einerseits ist es schwierig, die beiden Arten zu unterscheiden. Ausserdem existieren Hybride, was die Differenzierung erschwert. Die Unterscheidung der Arten wurde bestmöglich durchgeführt, trotzdem ergeben sich Unsicherheiten bezüglich der korrekten Einteilung der Ameisenarten.

Auch die **Variabilität in der Verhaltensform** der Ameisen ist nicht zu vernachlässigen. Zum einen reagiert jeder Organismus anders auf Umwelteinflüsse, und eine allgemeingültige Regel zu Vorlieben ist schwierig zu formulieren. Zum anderen tritt im Untersuchungsgebiet ein Mosaik aus vielen kleinklimatischen Gegebenheiten auf. Dadurch wird das Verbreitungsbild durcheinander gewürfelt und die Arten können auch an untypischen Orten auftreten (Gösswald, 1982). Es stellt sich grundsätzlich die Frage, ob die Waldameisen die Standorte aufgrund der untersuchten Faktoren (Zeigerwerte, Diversität, Bodenbedeckung) aufsuchen, oder ob diese Faktoren erst durch ihre Anwesenheit verändert werden. Vielleicht spielen die untersuchten Faktoren für die Standortwahl der Ameisen auch nur eine untergeordnete Rolle, und weitere Umweltfaktoren müssen untersucht werden. Zum Beispiel könnte das Alter der Hügel oder eine bestimmte Pflanzenart einen grossen Einfluss auf die Standortwahl der Waldameisen haben. Oft wird der Standort auch aufgrund des Vorkommens und der Dichte von Nadelbäumen ausgesucht, was in dieser Arbeit nicht im Detail untersucht wurde (Lorber, 1982).

Auch bei der **Messung der Hügelparameter** können Ungenauigkeiten aufgetaucht sein. Meist war die Ausweitung der Hügel schwierig zu eruieren. Oft waren die Hügel auch mit Pflanzen überwachsen, was den Messvorgang erschwerte. Zudem sind die Volumenberechnungen der verschiedenen Hügelformen nur Annäherungen.

Die grösste Problematik liegt jedoch in der **Definition der Vitalität**. Die Volksstärke ist zwar eine gute Beschreibung, allerdings ist dieser Parameter sehr schwierig bis fast unmöglich zu erfassen. In dieser Arbeit wurde die Vitalität, sprich die Anzahl an Waldameisen eines Nestes, durch das Hügelvolumen ausgedrückt. Das Hügelvolumen wird zusätzlich von vielen verschiedenen Faktoren beeinflusst, was die Aussagekraft über die Vitalität verringert. Zum Beispiel sinkt das Reisig des Nestes über die Jahre zusammen. Dadurch nimmt das Volumen der Nestkuppel ab, obwohl kein Bevölkerungsrückgang stattfindet. Hinzu kommt, dass sich der meist grössere Teil des Nestes im für uns nicht ersichtlichen Boden befindet (Gösswald, 1990). Wie bereits erwähnt, beeinflusst auch der Standort, namentlich Feuchte, Lichteinfall und Vegetation die Grösse der Nestkuppel. Es ist unklar, ob bei bevorzugten Umweltfaktoren grössere Hügel gebaut werden und zudem eine grössere Anzahl Ameisen vorhanden ist oder ob die Anzahl Ameisen gleich bleibt. Vielleicht haben sich die Ameisen beim Bau des Nestes nur am Standort orientiert ohne Auswirkungen auf die Vitalität der Ameisen. Aus diesen Gründen ist die Grösse der Nestkuppel ein ungewisses Mass für die Volksstärke und damit für die Vitalität. Gösswald (1990) schlägt als zusätzliches Merkmal für die Volksstärke den Erdauswurf vor. Doch auch von dessen Ausmass kann nicht direkt auf die Bevölkerungszahl geschlossen werden, da auch die Bodenverhältnisse sowie die Bodenvegetation eine Rolle spielen. Zudem ist diese Grösse anspruchsvoll zu messen. Eine weitere Messgrösse für die Vitalität wäre die Überlebensrate der

Nester. Diese gibt Auskunft darüber, ob sich die Nester vergrößert oder verkleinert haben oder ob sie gleich geblieben sind (Gösswald, 1990). Eine Beobachtung der Ameisennester über eine längere Zeit könnte zu aufschlussreichen Resultaten führen. Unter anderem könnte ein allfälliger Fort- oder Rückschritt der Ameisenvölker nachgewiesen werden. Dadurch könnte man nicht nur einen Einblick in die momentane Vitalität, sondern auch eine Übersicht über langfristige Veränderungen erhalten. Aus Zeitgründen war die Anwendung dieser Methode in diesem konkreten Fall nicht möglich.

Auch bei den **Modellannahmen** des t-Tests bei den Ausprägungen der verschiedenen Faktoren zwischen den Arten existieren kleine Ungenauigkeiten, weil von der Voraussetzung der gleichen Varianz leicht abgewichen wird. Dies ist der Fall, da doppelt so viele *F. rufa* wie *F. polyctena* Nester gefunden und aufgenommen wurden. Idealerweise sollten gleich viele Hügel jeder Art verglichen werden. Grundsätzlich wäre eine grössere Stichprobe von Vorteil gewesen.

5. Schlussfolgerung

Im Folgenden wird diskutiert, welche Schlussfolgerungen aus dieser Arbeit für die UBE gezogen werden können. Dies geschieht vor allem im Hinblick auf mögliche Massnahmen für den Ameisenschutz.

Im Bereich des Ameisenschutzes existieren bereits viele verschiedene Ansätze. Grundsätzlich ist es von grosser Bedeutung, dass der Natur- und Artenschutz durchgesetzt wird und auf die entsprechende Gesetzgebung Einfluss genommen wird (Otto, 2005). Denn um die Waldameisen zu erhalten müssen nicht nur seltene Biotoptypen geschützt werden, sondern auch breite Angebote an extensiv genutzten Flächen vorhanden sein (Agosti, 1994). Dies wäre in der UBE gegeben.

Früher wurden die Roten Waldameisen oft künstlich vermehrt und neu angesiedelt. Diese Ablegerbildung bewährte sich jedoch nicht, da 50-80% der Ableger eingingen. Bei den übrigen Ansiedlungsstellen nahm die Volksstärke sogar eher ab als zu (Otto, 2005). Daher werden heute nur noch Not- oder Rettungsumsiedlungen durch Fachpersonen oder durch ausgebildete Förster und nur mit amtlicher Bewilligung durchgeführt (Kaiser-Benz, 2000). Auch die von Gösswald (1990) vorgeschlagenen Netzhauben (siehe Abb. 6) zum Schutz der Ameisen vor Tieren und Menschen werden heute nur noch in Ausnahmefällen angebracht, da sie den Waldameisen eher schaden als nützen (Otto, 2005). Grundsätzlich gilt im heutigen Ameisenschutz, dass man die Natur walten lassen soll (Schnider, 2014). Am wichtigsten ist, dass die Bevölkerung aufgeklärt wird, damit die Störung durch den Mensch minimiert werden kann. Darunter fallen nicht nur gelegentliche Fussgänger, sondern auch Berufsgattungen wie Förster und Landwirte. Denn nicht nur bei der Wald-, sondern auch bei der Landbewirtschaftung in Waldrandnähe ist Rücksichtnahme geboten. Bereits durch einfache Massnahmen wie das Umleiten eines Spazier- oder Wanderweges, die Rücksichtnahme beim Bau von Spielplätzen sowie Feuerstellen oder die Markierung des Ameisennestes im Winter durch einen gefärbten Ast können die Waldameisen vor dem Menschen geschützt werden (Schnider, 2014). Hilfreich für den Ameisenschutz ist auch eine möglichst umfassende Bestandesaufnahme mit korrekter Artbestimmung und Fortführung der Bestandskartei. Damit könnte eine positive oder negative Veränderung und deren Ursache leicht festgestellt werden (Otto, 2005).



Abb. 6: Netzhaube zum Schutz der Waldameisen vor Mensch und Tier (Main-Netz, 2014).

Aus dieser Arbeit ist hervorgegangen, dass die Roten Waldameisen einen geringen Lichteinfall und eine geringe Bodenbedeckung bevorzugen. Die Art *F. polyctena* ist im Vergleich zu *F. rufa* ausgeprägter in Bezug dieser beiden Faktoren. Der geringe Lichteinfall kommt unter anderem durch die grossen Bäume oder Sträucher zustande, welche als Schutz vor Niederschlag und anderen Tieren dienen. Diese Pflanzen sollten also aufrechterhalten werden. Besonders die Bäume direkt bei den Nestern, die sogenannten Mutterbäume, dürfen nicht gefällt werden (Schnider, 2014). Die Bodenbedeckung sollte jedoch gering gehalten werden, da sie die Ameisen in ihren Wegen behindert. Dichte Pflanzenbestände sollten also von Zeit zu Zeit ausgelichtet werden, um den Deckungsgrad zu verringern. Eine allzu frühe und zu starke Auslichtung des jungen Baumbestandes mit der Folge dichter und hoher Bodenvegetation sollte jedoch vermieden werden (Gösswald, 1990).

Wie aus den Resultaten hervorgegangen ist, existieren zwischen den Ameisenarten deutliche Unterschiede. Die Art *F. rufa* besitzt eine tiefere Umgebungstemperatur, eine geringere Bodenfeuchte, einen tieferen Nährstoffgehalt, eine geringere Dispersität, einen höheren Humusgehalt, eine kleinere Pflanzendiversität und eine grössere Bodenbedeckung im Vergleich zur Art *F. polyctena*. Diese Artunterschiede müssen berücksichtigt werden, um differenzierte Massnahmen ansetzen zu können. Für den Bau ihres Nestes favorisieren die Waldameisen grundsätzlich einen feinsandigen Untergrund. Insbesondere die Art *F. polyctena* wird positiv durch eine hohe Dispersitätszahl beeinflusst. An Orten mit solchen Bodeneigenschaften sollte daher keine Bodenverdichtung durch schwere Landwirtschaftsmaschinen erfolgen. Die Art *F. rufa* wird positiv durch eine erhöhte Temperatur beeinflusst und bevorzugt somit tiefere Lagen. Daher ist es von grosser Bedeutung, dass wir Menschen die Ameisen nicht stören und so in höhere Lagen verdrängen.

Der optimale Lebensraum für die Roten Waldameisen wäre also ein Standort auf montaner Stufe mit mittlerer Temperatur, aber einer Beleuchtungsstärke von unter zehn Prozent. Der Boden sollte relativ sandig sein mit einer geringen Bodenbedeckung. Die Art *F. polyctena* bevorzugt im Gegensatz zu *F. rufa* speziell feinsandigere Böden und *F. rufa* höhere Temperaturen als *F. polyctena*.

6. Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei all denjenigen bedanken, welche mich während des Verfassens dieser Bachelorarbeit unterstützt und motiviert haben.

Mein spezieller Dank geht an meinen Betreuer Herr Florian Knaus, welcher mich ausgiebig unterstützt hat und immer offen für Fragen war. Ein grosser Dank geht an den Verein „Freunde der Biosphäre Entlebuch“, der unsere Feldkosten übernommen hat. Des Weiteren danke ich Frau Sandra Steffen-Odermatt, der Projektmanagerin des Biosphärenzentrums in Schüpfheim, sowie dem Waldameisenspezialisten Herr Andreas Schnider für den gemeinsamen lehrreichen Ausflug. Auch meinen Mitstudenten David Müller und Simon Gross möchte ich für die angenehme Zusammenarbeit und die Unterstützung danken. Daneben gilt mein Dank Rebekka Wittwer, Nathalie Herzog, Yvonne Künzli und Thomas Rutishauser, welche mir bei der Überarbeitung dieser Arbeit geholfen haben.

7. Literaturverzeichnis

- Agosti, D. (1994). Rote Listen der gefährdeten Tierarten der Schweiz. P. Duelli (Ed.). BUWAL, Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft.
- Baltisberger, M. (2009). Systematische Botanik: Einheimische Farn- und Samenpflanzen, vdf Hochschulverlag AG an der ETH Zürich, 3. Auflage.
- Bildungszentrum Wald, Lyss: Waldameisen: geliebt, geschützt, zerstört, vergiftet, gefördert, umgesiedelt und gezüchtet. URL: http://www.foersterschule.ch/asp/main.asp?l=d&m=bildung&s=bildungweiterbildung&c=bildungweiterbildung_ameisen_home (Zugriff: 02.08.2014).
- Biosphäre Entlebuch. URL: <http://www.biosphaere.ch/de/> (Zugriff: 02.08.2014).
- Braun-Blanquet, J. (1964). Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde. Springer Verlag, Wien.
- Bundesamt für Umwelt, BAFU (2014). Biodiversität in der Schweiz. Kurzfassung des 5. Nationalberichts zuhanden der Biodiversitätskonvention, Bundesamt für Umwelt, Bern.
- Domisch, T., Finer, L., Neuvonen, S., Niemelä, P., Risch, A. C., Kilpeläinen, J., Ohashi, M., Jurgensen, M. F. (2009). Foraging activity and dietary spectrum of wood ants (*Formica rufa* group) and their role in nutrient fluxes in boreal forests. *Ecological Entomology*, 34(3), 369-377.
- Eichhorn, O. (1964). Zur Verbreitung und Ökologie der hügelbauenden Waldameisen in den Ostalpen. *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 54(1-4), 253-289.
- Eidmann, H. (1927). Weitere Beobachtungen über den Nutzen der roten Waldameise. *Anzeiger für Schädlingskunde*, 3(5), 49-51.
- Ellenberg, H. (1956). Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. In: Walter, H. Einführung in die Phytologie. Bd. IV/1. Stuttgart, Ulmer. 146 S.
- Geoportal Kanton Luzern: Natur und Kulturobjekte im Wald. URL: <http://www.geo.lu.ch/map/waldobjekte/> (Zugriff: 15.06.2014).
- Gösswald, K. (1982). Ökologie und geographische Verbreitung der Waldameisen-Arten (Hym., Formicidae). *Zeitschrift für Angewandte Zoologie*.
- Gösswald, K. (1982). Ökologie und geographische Verbreitung der Waldameisen-Arten (Hym., Formicidae). *Zeitschrift für Angewandte Zoologie*.
- Zitierend: Geiger, R. (1961). Das Klima der bodennahen Luftschicht. Verlag Friedrich Vieweg u. Sohn. Braunschweig.
- Gösswald, K. (1989). Die Waldameise Band 1: Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten. AULA-Verlag GmbH, Wiesbaden, Verlag für Wissenschaft und Forschung.
- Gösswald, K. (1990). Die Waldameise Band 2: Die Waldameise im Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. AULA-Verlag GmbH, Wiesbaden, Verlag für Wissenschaft und Forschung.

- Gösswald, K., Kneitz, G., Schirmer, G. (1965). Die geographische Verbreitung der hügelbauenden Formica Arten (Hym., Formicidae) in Europa. Zool. Jb. Syst., 92, S. 369-404.
- Gross, S. (2014). Auswirkungen der Umgebung auf die Vitalität der Waldameisen in der UNESCO Biosphäre Entlebuch.
- Horstmann, K. (1990). Zur Entstehung des Wärmezentrums in Waldameisen-Nestern (*Formica polyctena* FÖRST.; Hymenoptera: Formicidae). Zoologische Beiträge N.F. 33(1): 105-124.
- Kaiser-Benz, M. (2000). Millionenvolk im Wald: Biologie und Bedeutung der Roten Waldameisen. Sulser Chur.
- Kerkhoff (2010). URL: <http://biology.kenyon.edu/courses/biol229/diversity.pdf> (Zugriff: 23.09.2014).
- Kirchner, W. (2001). Die Ameisen: Biologie und Verhalten, Originalausgabe, Verlag C. H. Beck oHG, München 2001.
- Landolt, E. (1977). Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich. Band: 64.
- Lauber, K., Wagner, G., Gygax, A. (2012). Flora Helvetica. 5. Aufl. Bern 2012. S.1656.
- Lorber, B. E. (1982). Exemple de l'importance de l'humidité, la nature du sol et la végétation dans la distribution des fourmis du groupe *Formica rufa* (Hym. Formicidae). *Insectes Sociaux*, 29(2), 195-208.
- Müller, D. (2014). Untersuchung zu den Lichtverhältnissen und Hügelvolumen von Ameisenhöhlen der Arten *Formica rufa* L. und *Formica polyctena* F. in der UNESCO Biosphäre Entlebuch.
- Nierhaus-Wunderwald, D. (1996). *Die natürlichen Gegenspieler der Borkenkäfer*. PBMD der WSL, Sonderdruck Wald und Holz 74,1:8-14, 2. Auflage.
- Otto, D. (2005). Die Roten Waldameisen: Die Baumeister der grossen Hügelbauten im Walde (*Formica rufa* L. und *Formica polyctena* FÖRST.), 3., überarbeitete und erweiterte Auflage, Westarp Wissenschaften – Verlagsgesellschaft mbH, Hohenwarsleben.
- Schnider, A. (2014). Interview geführt von David Müller, Simon Gross und Manja Künzli: Rengg, 3. Juli 2014.
- SRF: Keine neuen Statuten für die Biosphäre im Entlebuch (2013). URL: <http://www.srf.ch/news/schweiz/abstimmungen/abstimmungen/abstimmungen-entlebuch/keine-neuen-statuten-fuer-die-biosphaere-im-entlebuch> (Zugriff: 08.11.2014).
- Wardle, D. A., Hyodo, F., Bardgett, R. D., Yeates, G. W., & Nilsson, M. C. (2011). Long-term aboveground and belowground consequences of red wood ant exclusion in boreal forest. *Ecology*, 92(3), 645-656.
- Wellenstein, G. (1929). Beiträge zur Biologie der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) mit besonderer Berücksichtigung klimatischer und forstlicher Verhältnisse. *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 14(1), 1-68.
- WSL: Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft. Vegedaz. URL: http://www.wsl.ch/dienstleistungen/produkte/software/vegedaz/index_DE (Zugriff: 10.05.2014).

8. Abbildungsverzeichnis

- Titelbild: URL: http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Formica_rufa_a1.jpg (Zugriff: 05.10.2014).
- Abbildung 1: Google Maps und Geoportal Kanton Luzern
- Abbildung 2: Otto, 2005
- Abbildung 3: Eigene Fotoaufnahme vom 26.06.2014
- Abbildungen 4-5: Selbst erstellte Grafik mit dem Programm R
- Abbildung 6: Main-Netz. URL: <http://www.main-netz.de/nachrichten/region/obernburg/obernburg/art4001,1355457> (Zugriff: 10.12.2014).

9. Anhang

Anhang 1: Datenaufnahme der Ameisenhügel im Gebiet 1B

ID	Gebiet	Datum		Zeit		Koordinaten		Ameisen-Exposition		Neigung [°]	Standort	Bodenbedeckung		Hügeldurchmesser		Hügelhöhe [cm]	Hügelform	Hügelvolumen [cm ³]	Abrutschung	Bemerkungen
				Nord	Ost	art		[%]	1 [cm]			2 [cm]								
1	1B	30.06.2014	09:35	46°54.905	007°53.105	polycytena	0	30	waldrand seite	75	110	100	45	rund	1036200	0	im Schatten unter Fichtenästen			
2	1B	30.06.2014	10:07	46°54.924	007°53.089	polycytena	0	35	waldrand seite	50	200	150	70	rund	4396000	0	ziemlich überwachsen			
3	1B	30.06.2014	10:30	46°54.948	007°53.153	polycytena	340	30	wiese, gebüsch	85	50	45	20	rund	94200	0	in den letzten Jahren geholt			
4	1B	30.06.2014	10:45	46°54.949	007°53.154	polycytena	340	30	wiese, gebüsch	95	45	35	10	flach	49455	0	abgeplattet			
5	1B	30.06.2014	11:05	46°54.960	007°53.163	polycytena	0	28	waldrand oben	10	210	160	75	rund	5275200	0	Kolonieverbund			
6	1B	30.06.2014	11:05	46°54.960	007°53.163	polycytena	0	28	waldrand oben	10	210	160	75	rund	5275200	0	Kolonieverbund			
7	1B	30.06.2014	11:15	46°54.959	007°53.168	polycytena	0	28	waldrand oben	5	110	100	35	flach	1208900	0				
8	1B	30.06.2014	12:20	46°54.971	007°53.151	polycytena	0	30	wald	5	500	350	90	spitz	26376000	0				
9	1B	30.06.2014	12:25	46°54.959	007°53.142	polycytena	340	31	waldrand oben	5	75	75	50	rund	588750	0				
10	1B	30.06.2014	11:40	46°54.961	007°53.178	polycytena	350	28	waldrand oben	85	150	140	95	spitz	3340960	0	komplett mit Waldziest überwachsen			
11	1B	30.06.2014	12:07	46°54.962	007°53.187	polycytena	0	29	waldrand oben	95	170	150	70	spitz	2989280	0	komplett mit Waldziest überwachsen			
12	1B	30.06.2014	12:12	46°54.962	007°53.192	polycytena	0	29	waldrand oben	75	130	120	60	rund	1959360	0				
13	1B	30.06.2014	12:29	46°54.963	007°53.196	polycytena	0	29	waldrand oben	85	100	50	45	rund	471000	0				
14	1B	30.06.2014	12:33	46°54.959	007°53.199	polycytena	0	29	waldrand oben	95	120	110	60	rund	1657920	0	komplett mit Waldziest überwachsen			
15	1B	30.06.2014	12:35	46°54.952	007°53.187	polycytena	0	29	waldrand oben	85	120	90	20	flach	678240	0				
16	1B	30.06.2014	12:38	46°54.952	007°53.192	polycytena	0	29	waldrand oben	90	140	110	50	rund	1611867	1				
17	1B	30.06.2014	13:40	46°54.891	007°53.484	polycytena	200	22	waldrand oben	15	140	110	25	flach	1208900	0	ganztags schattig			
18	1B	30.06.2014	14:10	46°54.909	007°53.532	polycytena	340	25	waldrand seite	20	180	140	40	rund	2110080	0	nähe Bach			
19	1B	30.06.2014	14:35	46°54.921	007°53.533	polycytena	340	25	waldrand seite	5	270	230	70	rund	9099720	0	nähe Bach			
20	1B	30.06.2014	14:50	46°54.926	007°53.543	polycytena	340	25	waldrand oben	80	150	100	65	spitz	1632800	0				
21	1B	30.06.2014	15:00	46°54.932	007°53.553	polycytena	340	25	waldrand oben	10	240	220	50	flach	8289600	1				
22	1B	30.06.2014	15:40	46°54.909	007°53.575	polycytena	340	25	waldrand seite	70	350	190	50	rund	6960333	0				
23	1B	30.06.2014	15:45	46°54.900	007°53.573	polycytena	340	25	wald	70	160	140	70	rund	3282347	0				
24	1B	30.06.2014	15:50	46°54.898	007°53.585	polycytena	10	30	waldrand oben	30	220	100	50	rund	2302667	0				
25	1B	30.06.2014	15:55	46°54.897	007°53.581	polycytena	30	30	waldrand oben	50	170	120	50	rund	2135200	0				
26	1B	30.06.2014	16:00	46°54.893	007°53.581	polycytena	30	30	waldrand oben	60	140	120	30	rund	1055040	0				
27	1B	30.06.2014	16:05	46°54.893	007°53.589	polycytena	30	30	waldrand oben	20	240	160	60	rund	4823040	1				
28	1B	30.06.2014	16:13	46°54.886	007°53.599	polycytena	30	32	waldrand oben	30	240	230	60	rund	6933120	0				

Anhang 2: Vegetationsaufnahme bei den Ameisenhügeln im Gebiet 1B

ID	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Gebiet	1B																											
Abies alba					+	+	+	1	r	r	+	+	+	+	+	+			r	r	+	+	+		r	r	r	
Acer pseudoplatanus	r	+	+	+	+	+	+	+		r									r		+	1		r	r	r	r	+
Achillea millefolium aggr.																												
Ajuga reptans																						+						
Alchemilla conjuncta aggr.	+																					+						
Alnus glutinosa		r	1	1	r	r	r																					r
Alopecurus pratensis																												
Anemone narcissiflora																												
Anthoxanthum odoratum																				+								
Anthriscus nitida																					r							
Anthriscus silvestris																												
Anthyllis vulneraria subsp. alpestris																												
Bellis perennis aggr.																												
Blechnum spicant																								+		+	+	+
Briza media																												
Calluna vulgaris			r	r																				+		1	1	1
Campanula latifolia																												
Carduus defloratus s.l.																												
Carex echinata																												
Carex sylvatica																												
Centaurea montana																					r							
Chaerophyllum villarsii																												
Cirsium palustre																						+	r					
Corylus avellana					r	r	r																					
Crepis aurea																												
Crepis biennis																												
Dactylis glomerata																												
Dactylorhiza maculata											r	r	r	r	r	r	r			r								
Dryopteris dilatata																												
Dryopteris filix-mas	1	+	1	1	+	+	+	1	+	r	+	+	+	+	+	+				+	+	1	+	+	1	1	1	1
Epilobium collinum																					+	+						
Epilobium montanum																												
Equisetum arvense																												
Equisetum fluviatile																												
Equisetum hyemale																												
Equisetum palustre																												
Equisetum sylvaticum																			r	2	2							
Erinus alpinus																												
Eriophorum angustifolium aggr.																												
Fagus sylvatica	+	r						+	r		r	r	r	r	r	r	r	2	r	+	1		+	+	+	+	+	+
Fragaria vesca																												
Fraxinus excelsior																												
Galium rotundifolium																												
Galium sylvaticum aggr.	r		1	1																								
Galium uliginosum																							+					
Geranium robertianum s.str.	1																			+	+	1	+					+
Geranium sylvaticum																												
Geum urbanum																					r	1						
Globularia cordifolia aggr.																												
Gymnocarpium dryopteris																												
Hieracium murorum																												
Hieracium pilosella aggr.																												
Hippocrepis comosa																												
Homogyne alpina																												
Hypericum maculatum subsp. maculatum																				r	+							
Juncus effusus	r	r	r	r																r	r	1	+		+	r	r	r
Juniperus communis subsp. alpina																												
Lamium maculatum																												
Lamium maculatum																												
Lathyrus pratensis																												
Leucanthemum vulgare aggr.																												

9. Anhang

ID	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28				
Gebiet	1B																															
Lolium perenne																																
Lonicera nigra																																
Lonicera xylosteum																																
Lotus alpinus																																
Lotus corniculatus s.l.																																
Lysimachia nemorum	+	+	+	+								+	+	+	+	+	+					r	+	+	+	r				+		
Maianthemum bifolium									+																		1	1	1			
Melampyrum pratense																																
Myosotis arvensis																																
Myosotis scorpioides																																
Oxalis acetosella	2											+	+	+	+	+	+															
Pedicularis sylvatica																																
Phragmites australis																																
Phyteuma orbiculare aggr.																																
Phyteuma spicatum																																
Picea abies	+	+	+	+	1	1	1	1	1	2	+	1	1	1	1	1	1	+	1	+	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	1	
Pinus silvestris																																
Plantago lanceolata																																
Poa bulbosa aggr.																																
Poa pratensis																																
Polygala chamaebuxus																																
Polygala vulgaris subsp. vulgaris																																
Polygonum bistorta																																
Polystichum lonchitis																																
Populus tremula																																
Potentilla erecta																																
Prunella vulgaris																																
Pteridium aquilinum																																
Ranunculus aconitifolius																																
Rhinanthus alectorolophus																																
Rhododendron ferrugineum aggr.																																
Rubus caesius	+	1	3	3	1	1	1	1	r	+	2	+	+	+	+	+	+	+	r		+		r	1		2	1	1	1			
Rubus idaeus																																
Rumex acetosa																																
Salix caprea													r	r	r	r	r	r														
Sambucus nigra	r	r																														
Sambucus racemosa																																
Sanguisorba minor aggr.																																
Silene dioica																																
Silene flos-cuculi																																
Silene vulgaris subsp. vulgaris																																
Sorbus aria																																
Sorbus aucuparia	r	r	+	+						+	r	r	r	r	r	r	r	r	+	r	+											
Sorbus chamaemespilus																																
Stachys alpina																																
Stachys sylvatica		2	1	1	1	1	1				+	3	3	3	3	3	3	3	+			+	+	+								
Stellaria graminea		r	r	r																												
Thalictrum aquilegifolium																																
Thymus alpestris																																
Thymus polytrichus																																
Thymus pulegioides s.str.																																
Trifolium pratense subsp. pratense	+	+	+	+																												
Trifolium repens s.l.	+	+	+	+																												
Trollius europaeus																																
Urtica dioeca aggr.	r	+	+	+																												
Vaccinium myrtillus																																
Vaccinium vitis-idaea																																
Valeriana dioeca																																
Valeriana montana aggr.																																
Valeriana officinalis																																
Valeriana tripteris																																
Veronica beccabunga																																
Veronica chamaedrys aggr.																																
Veronica officinalis	1		+	+																												
Veronica urticifolia																																
Vicia cracca subsp. cracca																																
Vicia sepium aggr.																																

Anhang 3: Zeigerwerte und Shannon Index der Ameisenhügel im Gebiet 1B

ID Gebiet	Shannon Index	Feuchtezahl	Lichtzahl	Temperaturzahl	Reaktionszahl	Nährstoffzahl	Humuszahl	Dispersitätszahl
1 1B	2.7	3.1	2.1	2.9	2.9	2.9	3.6	3.9
2 1B	2.6	3.6	2.1	3.4	2.9	3.5	3.5	4.3
3 1B	2.7	3.7	2.2	3.4	2.7	3.3	3.7	4.3
4 1B	2.7	3.7	2.2	3.4	2.7	3.3	3.7	4.3
5 1B	2.1	3.5	1.8	3.2	2.5	3.2	3.9	4.1
6 1B	2.1	3.5	1.8	3.2	2.5	3.2	3.9	4.1
7 1B	2.1	3.5	1.8	3.2	2.5	3.2	3.9	4.1
8 1B	2.0	3.3	1.5	2.8	2.8	2.9	3.6	4.3
9 1B	1.7	3.5	1.5	3.0	3.0	3.4	3.7	4.2
10 1B	1.9	3.7	1.8	3.5	2.7	3.5	3.8	4.1
11 1B	2.5	3.5	1.8	3.2	2.7	3.2	3.9	4.3
12 1B	2.5	3.5	1.8	3.2	2.7	3.2	3.9	4.3
13 1B	2.5	3.5	1.8	3.2	2.7	3.2	3.9	4.3
14 1B	2.5	3.5	1.8	3.2	2.7	3.2	3.9	4.3
15 1B	2.5	3.5	1.8	3.2	2.7	3.2	3.9	4.3
16 1B	2.5	3.5	1.8	3.2	2.7	3.2	3.9	4.3
17 1B	2.2	3.3	1.8	3.1	3.0	3.3	3.4	4.0
18 1B	2.7	2.9	2.1	2.9	2.6	3.0	3.5	4.2
19 1B	2.7	3.6	2.3	3.1	2.6	3.1	3.4	4.1
20 1B	3.0	3.3	2.6	3.0	2.7	2.9	3.4	4.2
21 1B	2.7	3.4	2.3	3.2	2.9	3.2	3.6	4.5
22 1B	2.1	3.4	1.8	3.1	2.5	3.0	3.8	4.3
23 1B	2.4	3.1	2.0	2.8	2.0	2.4	4.1	4.4
24 1B	2.5	3.2	2.1	3.2	2.3	3.1	3.6	4.2
25 1B	2.6	3.1	2.2	3.0	2.2	2.6	3.8	4.2
26 1B	2.6	3.1	2.2	3.0	2.2	2.6	3.8	4.2
27 1B	2.6	3.1	2.2	3.0	2.2	2.6	3.8	4.2
28 1B	2.6	3.1	2.4	3.1	2.8	3.1	3.5	4.3

Anhang 4: Lineare Regression der Hugelvolumen von *F. polyctena*

Faktor	P-Wert	Steigung	R²
Lichtzahl	0.046	-6.73*10 ⁻⁸	0.08
Feuchtezahl	0.930	2.32*10 ⁻⁹	0.01
Temperaturzahl	0.061	-3.45*10 ⁻⁸	0.07
Reaktionszahl	0.094	-6.7*10 ⁻⁸	0.06
Nahrstoffzahl	0.068	-6.18*10 ⁻⁸	0.07
Humuszahl	0.220	3.56*10 ⁻⁸	0.03
Dispersitatzahl	0.100	2.36 ⁻⁸	0.06
Diversitat	0.025	-9.91*10 ⁻⁸	0.10
Bodenbedeckung	0.002	-1.2*10 ⁻⁵	0.18

Anhang 5: Lineare Regression der Hugelvolumen von *F. rufa*

Faktor	P-Wert	Steigung	R²
Lichtzahl	0.006	-1.66*10 ⁻⁷	0.06
Feuchtezahl	0.005	9.27*10 ⁻⁸	0.07
Temperaturzahl	0.001	1.12*10 ⁻⁷	0.10
Reaktionszahl	0.830	1.81*10 ⁻⁸	0.01
Nahrstoffzahl	0.013	1.55*10 ⁻⁷	0.05
Humuszahl	0.620	-2.34*10 ⁻⁸	0.01
Dispersitatzahl	0.031	7.69*10 ⁻⁸	0.04
Diversitat	0.120	-7.71*10 ⁻⁸	0.02
Bodenbedeckung	5*10 ⁻⁶	-9.28*10 ⁻⁶	0.17