

Die Roten Waldameisen – Biologie und Verbreitung in der Schweiz

Beat Wermelinger, Christoph Düggin, Anne Freitag, Benjamin Fitzpatrick, Anita C. Risch

Rote Waldameisen spielen eine wichtige Rolle in unseren Wäldern. Sie wurden deshalb in der Schweiz bereits 1966 – als erste Insektengruppe – unter Schutz gestellt. Da ihr Bestand rückläufig zu sein scheint, ist es wichtig, nicht nur ihre Leistungen für den Wald, sondern auch ihre Ansprüche an ihren Lebensraum

besser zu kennen. Im Rahmen der vierten Erhebung 2009–2017 des Schweizerischen Landesforstinventars (LFI4) wurde deshalb erstmals die gesamtschweizerische Verbreitung der Waldameisenarten und ihre Abhängigkeit von den Waldstrukturen systematisch untersucht.



Abb. 1. Die Nester der staatenbildenden Roten Waldameisen bestehen aus einem unterirdischen Erdnest und der auffälligen, zuweilen riesigen Nestkuppel.

Die Roten Waldameisen leben alle als Staatengemeinschaften in Nestern (Ameisenhaufen; Abb. 1). Sie umfassen in der Schweiz sechs verschiedene Arten, wovon fünf echte Waldbewohner sind. Letztere umfassen die Grosse Rote Waldameise (*Formica rufa*), die Kahlrückige oder Kleine Rote Waldameise (*F. polyctena*) und die drei Gebirgswaldameisen *F. lugubris*, *F. paralugubris* und *F. aquilonia*. Die ebenfalls zur Waldameisengruppe zählende Rotbraune Wiesenameise (*F. pratensis*) besiedelt vorwiegend offene Habitate ausserhalb des Waldes. Trotz ihrer grundsätzlich ähnlichen Biologie unterscheiden sich die verschiedenen Arten zum Teil beträchtlich in Volksgrösse, Königinnenzahl oder der Zusammensetzung ihrer Nahrung.

Biologie

Die sehr ähnliche Biologie der verschiedenen Waldameisenarten wurde vor allem für die Grosse Rote Waldameise und die Kahlrückige Waldameise umfassend untersucht (GÖSSWALD 2012): Aus den von der Königin im Nest abgelegten Eiern schlüpfen nach zwei Wochen die Larven (Abb. 2). Diese entwickeln sich über vier Larvenstadien während rund zwei Wochen im Nestinnern und verpuppen sich anschliessend (Abb. 3). Nach weiteren zwei Wochen schlüpfen die adulten Ameisen (BRETZ 1999).

Abb. 2. Eine Arbeiterin (*Formica* sp.) versucht, die freigelegten Larven in Sicherheit zu bringen.



Abb. 3. Die Kokons mit den darin befindlichen Ameisenpuppen werden im Volksmund fälschlicherweise oft als «Ameiseneier» bezeichnet.



Die **Grosse Rote Waldameise** (*F. rufa* L.) hat abstehende Haare auf dem Rücken, nicht aber am Kopfhinterende. Sie bevorzugt Randstrukturen in Laub- und Nadelwäldern eher tieferer Lagen. Die meisten ihrer Nester sind sogenannten monogyn, sie haben somit nur eine Königin. Es gibt aber auch polygyne Völker mit mehreren Königinnen. Monogyne *F. rufa*-Völker umfassen einige 100 000 Individuen, polygyne Völker sind grösser.

Die **Kahlrückige Waldameise** oder Kleine Rote Waldameise (*F. polyctena* Förster) kommt wie die Grosse Rote Waldameise ebenfalls in Laub- und Nadelwäldern vor. Ihr Rücken ist im Gegensatz zu den anderen Roten Waldameisen kaum behaart. Diese Art bildet die grössten Völker aller Waldameisen und ihre Nester sind fast immer polygyn. Ein grosses Nest kann bis zwei Meter hoch werden und über eine Million Arbeiterinnen sowie einige Tausend Königinnen enthalten. Es werden oft viele Zweignester gebildet, sodass zusammenhängende Kolonien desselben Volkes entstehen.

Die beiden **Gebirgswaldameisen** (*F. lugubris* Zetterstedt und *F. paralugubris* Seifert) können nur genetisch sicher voneinander unterschieden werden. Die Völker beider Arten umfassen bis Hunderttausend Arbeiterinnen und weisen meist mehrere bis viele Königinnen auf. Die Koloniegründung erfolgt meist durch Tochternestbildung. Bei *F. paralugubris* können riesige Superkolonien mit über Tausend Nestern entstehen (CHERIX und BOURNE 1980).

Die **Schwachbeborstete Gebirgswaldameise** (*F. aquilonia* Yarrow) kommt in der Schweiz ausschliesslich in den Nadelwäldern des Engadins vor (KUTTER 1965, FREITAG *et al.* 2016), wo sie die häufigste Art ist. Sie hat – wie der Name sagt – kürzere Haare auf dem Rücken als die beiden anderen Gebirgswaldameisen. Diese polygyne Art bildet ebenfalls Kolonien mit mehreren Nestern.

Die **Rotbraune Wiesenameise** (*F. pratensis* Retzius) baut ihre Nester vor allem in Wiesen und an Wald-, Weg- und Strassenrändern (KUTTER 1965, FREITAG und CHERIX 2009). Ihre Völker können mono- oder polygyn sein.



Abb. 4. Eine geflügelte Königin (*Formica* sp.) vor dem Verlassen des Nests zum Hochzeitsflug. Von einem ebenfalls geflügelten Männchen unterscheidet sie sich durch rote Körperpartien, einen grösseren Kopf und den runden, glänzenden Hinterleib.



Abb. 5. Arbeiterin einer Roten Waldameise (*Formica* sp.).



Abb. 6. Männchen der Waldameisen (hier die Gebirgswaldameise *Formica lugubris*) haben im Gegensatz zu den Königinnen einen schwarzen Körper, einen kleineren Kopf und einen länglichen Hinterleib.

Ähnlich wie die Honigbienen leben die Waldameisen als straff organisierte Staatengemeinschaften mit verschiedenen Kasten, die klar definierte Aufgaben besitzen. Im Zentrum jedes Volkes stehen je nach Ameisenart eine bis über Tausende von Königinnen (Abb. 4). Während ihrer Larvenentwicklung wird die Königin von den Arbeiterinnen mit «Ameisenmilch» gefüttert, einem sehr nahrhaften Sekret, das die Arbeiterinnen in Drüsen produzieren. Nach dem Schlüpfen wird die Königin noch im Nest oder auf dem Hochzeitsflug begattet, wirft ihre Flügel ab und verbleibt danach zeitlebens im Nest. Sie wird von den Arbeiterinnen mit proteinhaltiger Nahrung gefüttert und gepflegt. Die Hauptaufgabe der Königin ist die Produktion von Eiern – rund 30 Stück pro Tag, bei monogynen Völkern bis 300 (GÖSSWALD 2012). Aus den befruchteten Eiern entstehen weibliche, aus den unbefruchteten männliche Tiere. Nach der Begattung lagert die Königin Sperma in einem speziellen Organ ein, sodass dies für ihr ganzes Leben reicht. Königinnen können bis über 20 Jahre alt werden und während dieser Zeit – je nach Art – bis zu einer Million Eier produzieren (GÖSSWALD 2012).

Die zweite weibliche Kaste bilden die Arbeiterinnen (Abb. 5). Sie besitzen die gleiche genetische Ausstattung wie die Königin, sind aber kleiner, immer ungeflügelt und haben meist verkümmerte Geschlechtsorgane. Arbeiterinnen übernehmen während ihres höchstens fünf Jahre dauernden Lebens Aufgaben im Innen- und Aussendienst. Die jungen Arbeiterinnen sind zuerst im Innendienst tätig. Ihre Hauptaufgabe besteht darin, sich um die Brut zu kümmern. Sie überziehen die Eier mit Speichel, um sie feucht zu halten, Pilzbefall zu verhindern und die zusammenklumpenden Eier besser transportieren zu können. Sie bereiten auch die eingetragene Beute auf, füttern damit die Larven und lagern diese zusammen mit den Puppen je nach Entwicklungsstand um. Auch die Königinnen, die ja das Nest nicht mehr verlassen, werden von den jungen Arbeiterinnen gefüttert. Die Innendienst-Arbeiterinnen kümmern sich auch um Unterhalt und Reparatur des Nests, regulieren dessen Temperatur, entsorgen leere Puppenhüllen und verteidigen das Nest gegen Angreifer.

Ältere Arbeiterinnen wechseln in den Aussendienst, wo sie in erster Linie für die Nahrungsbeschaffung verantwortlich sind. Sie jagen Insekten, melken den Honigtau – die zuckerhaltige Ausscheidung von Blattläusen – und transportieren die Nahrung zum Nest. Ausserdem besorgen sie Materialien für den Nestbau und verrichten den Tragedienst der Nestbewohner, wenn ein Teil des Volkes in ein anderes Nest umzieht. Die Zuteilung zu Innen- und Aussendienst ist jedoch flexibel.

Die dritte Kaste im Waldameisenstaat sind die Männchen (Abb. 6). Sie sind ähnlich gross wie die Königinnen und erhalten während ihrer Larvenentwicklung ebenfalls Ameisenmilch, ohne die sie sterben würden. Während ihres kurzen Lebens als adulte Tiere sind sie immer geflügelt. Männchen haben lediglich die Aufgabe, die jungen Königinnen zu begatten; kurz danach sterben sie.

Ernährung

Die Nahrung der Waldameisen besteht zu etwa einem Drittel aus Insekten und zu etwa zwei Dritteln aus Honigtau, dazu kommt noch etwas pflanzliche Nahrung (GÖSSWALD 2012). Dieses Verhältnis schwankt je nach Beuteangebot stark. Die Insektenbeute – vor allem Raupen, Fliegen und Pflanzensauger – dient als Proteinquelle für die Aufzucht der Nachkommen und für die Königinnen zur Eiproduktion. Daneben wird auch grösseres Aas verwertet. Der Honigtau liefert die Hauptenergiequelle für die Arbeiterinnen. Insbesondere die Rindenläuse (Lachnidae) werden dabei regelrecht gemolken: Durch Betrillern mit den Fühlern regen die Waldameisen die Blattläuse zum Ausscheiden von mehr Honigtau an (Abb. 7). Im Gegenzug reinigen die Waldameisen die Blattläuse von verklebendem Honigtau und wehren Feinde der Läuse ab (sogenannte Hege; siehe unten). Diese wechselseitige Beziehung zwischen Blattläusen und Ameisen stellt eine Symbiose dar.

Der Jahresbedarf eines grossen Nests mit einer Million Waldameisen liegt bei rund 30 kg Insekten (das sind gegen 10 Millionen Beutetiere) sowie etwa 500 kg Honigtau (HORSTMANN 1974; GÖSSWALD 2012). Für ein *F. paralugubris*-Nest im Schweizer Jura wurde der jährliche Beuteeintrag auf 400 000 Insekten geschätzt (CHERIX *et al.* 2012). Waldameisen sind

keine spezialisierten Jäger, sondern Opportunisten. Sie holen sich diejenige Proteinquelle, die am ergiebigsten und einfachsten auszubeuten ist. Meist sind dies nicht-gehegte Blattläuse, Zweiflügler und Schmetterlings- und Blattwespenraupen (Abb. 8). WELLENSTEIN (1954a) führte umfangreiche Zählungen der eingetragenen Insekten durch und kam für mittelgrosse Ameisenhaufen auf eine durchschnittliche Zahl von 3,2 Millionen Beutetieren pro Jahr.

Etwa die Hälfte der Nahrung wird von den Arbeiterinnen in flüssiger oder weicher Form im Kropf zum Nest transportiert (HORSTMANN 1974). Der Kropf wird auch sozialer Magen genannt, da dessen Inhalt im Nest hervorgewürgt und an die Innendienst-Arbeiterinnen übergeben wird. Beim Nahrungsaustausch werden auch chemische Kommunikationsstoffe mit Informationen zur Ernährungs- und Bedrohungslage und zum Zustand des Ameisenvolkes übergeben.



Abb. 7. Waldameisen hegen Blattläuse und betrillern sie mit ihren Fühlern, um sie zu höherer Honigtauproduktion anzuregen. Dieser zuckerhaltige Saft ist die Hauptenergiequelle der Arbeiterinnen.



Abb. 8. Eine Gruppe von Waldameisen trägt eine erbeutete Blattwespenraupe ins Nest.

Feinde und Nutzniesser

Trotz Ameisensäure als Waffe haben Waldameisen zahlreiche Feinde. Die wichtigsten sind – mindestens unter den Arthropoden – die Ameisen selber. Völker verschiedener Arten der Roten Waldameisen oder sogar derselben Art haben fast identische Ansprüche. Das heisst, sie besetzen die gleiche ökologische Nische, und es herrscht deshalb ein erbitterter Konkurrenzkampf um das Territorium oder ergiebige Blattlauskolonien.

Viele Milben, Spinnen, Schwebfliegen, Kurzflügler- und andere Käfer gehören zu den natürlichen Feinden von Waldameisen (GÖSSWALD 2012). Die meisten dieser Räuber erbeuten einzelne Ameisen und gefährden ein Volk als Ganzes nicht. Eine überaus raffinierte Strategie haben zum Beispiel die Sackkäfer (*Clytra* spp.) entwickelt (Abb. 9). Die Weibchen lassen ein mit Sekretschüppchen getarntes Ei auf einen Ameisenhaufen fallen, wo es von den Ameisen als Bau-

material betrachtet und ins Nest gebracht wird. Die geschlüpfte Larve ernährt sich von Ameiseneiern und -larven. Augenfällig sind auch die Fangtrichter der als Ameisenlöwen bekannten Larven der Ameisenjungfern (Myrmeleontidae). Diesem Räuber fallen allerdings vorwiegend kleinere Ameisenarten zum Opfer.

Wichtige Räuber von Waldameisen gibt es auch bei den Wirbeltieren. Vor allem die sogenannten Erdspechte (Grau- und Grünspecht), der Schwarzspecht und Rauhfusshühner verzehren vornehmlich Ameisen und können die Ameisennester schädigen (Abb. 10). Die schwärmenden geflügelten Ameisen sind eine beliebte Beute verschiedenster anderer Vogelarten. Auch Wildschweine und Dachse können eine Bedrohung für ein Volk sein, wenn sie die Nesthaufen nach darin lebenden Käferlarven durchwühlen. Eine beschädigte Neststruktur lässt Regen ins Nest eindringen, was das Ameisenvolk empfindlich schwächen kann.

Es gibt auch wirbellose Tiere, die zwar in Ameisennestern leben, diese aber nicht direkt schädigen (Symphilie). Der Übergang von Ameisenfeinden zu Symphilien ist fließend. Zu diesen Nutzniessern gehören verschiedene Käfer, Springschwänze, Silberfischchen, Spinnen und Milben (GÖSSWALD 2012). Sie alle profitieren von den stabilen klimatischen Bedingungen des Ameisennests und geniessen den Schutz dieser Umgebung. Ein bekanntes Beispiel solcher Untermieter sind die Larven von Rosenkäfern (Engerlinge). Sie entwickeln sich während rund drei Jahren von den Ameisen unbeachtet in den Nesthaufen und ernähren sich von Wurzeln und anderen pflanzlichen Stoffen im Nest. Erst die erwachsenen Käfer verlassen das Ameisennest.

Staatenbildung und Kolonien

Für eine begattete Jungkönigin eines polygynen Volkes ist die Chance für ein erfolgreiches Etablieren als Königin in einem neuen Nest sehr gering. Die besten Chancen haben Jungköniginnen, die im oder auf dem Nest begattet werden und dieses gar nicht verlassen. Für ausserhalb des Nests begattete Jungköniginnen ist es viel schwieriger, von einem bestehenden Nest als weitere Königin aufgenommen zu werden; sie



Abb. 9. Ameisen-Sackkäfer (hier *Clytra laeviuscula*) lassen ihre Eier auf Ameisennester fallen. Die geschlüpften Larven ernähren sich von der Ameisenbrut.



Abb. 10. Auf der Suche nach nahrhafter Ameisenbrut haben Spechte dieses Ameisennest stark in Mitleidenschaft gezogen.

werden häufig getötet. Die überlebenden Jungköniginnen sorgen aber für eine ständige Verjüngung der Kaste der Königinnen. Daher ist die Lebensdauer polygynen Kolonien im Prinzip unbeschränkt.

Bei polygynen Völkern entstehen neue Nester vor allem durch die Bildung von Zweig- oder Tochternestern. Dabei errichten die Aussendienst-Arbeiterinnen an einem geeigneten nahegelegenen Ort ein neues Nest und tragen Zehntausende von Artgenossen aller Entwicklungsstadien dorthin, inklusive noch unerfahrener Innendienst-Arbeiterinnen und Königinnen. Bleiben die neuen Nester mit den alten verbunden, spricht man von einer polydomen Kolonie, bei sehr grossen Verbunden von einer Superkolonie. Eine Superkolonie der Gebirgsameise *F. paralogubris* im Schweizer Jura bestand aus 1200 Nestern, verteilt auf 70 Hektaren (CHÉRIX und BOURNE 1980). Als Verbindungswege zwischen den Nestern dienen «Ameisenstrassen», auf denen Nahrung, Brut und Adulttiere hin und her transportiert werden. Zweignester können auch nur saisonal als Sommerester benutzt werden.

Bei monogynen Völkern ist die Nestgründung komplizierter und noch gefährlicher. Ein monogynes Volk ist stark auf ihre einzige Königin fixiert und duldet keine weiteren begatteten Königinnen im Nest. Sogar Abkömmlinge aus dem eigenen Nest werden getötet. Begattete Jungköniginnen betreiben deshalb einen sogenannten temporären Sozialparasitismus: Die Jungkönigin versucht, in ein Nest von Hilfsameisen einer anderen Art (z. B. *Formica fusca*) einzudringen, deren Königin zu töten und dort als neue Königin akzeptiert zu werden. Meistens gelingt diese Übernahme nicht und die Jungkönigin wird selber getötet. Hat sie jedoch Erfolg, beginnt sie als neue Nestkönigin Eier zu legen. Die sich daraus entwickelnden Larven werden von den Arbeiterinnen der Hilfsameisen gepflegt und gefüttert, wie wenn es ihre eigenen Schwestern wären. Die neu entstehenden Arbeiterinnen beteiligen sich an allen Innen- und Aussendienstarbeiten und langsam sterben die Hilfsameisen aus. Ein monogynes Nest besteht nur, solange seine Königin lebt (bis maximal etwa 25 Jahre), danach geht es ein.

Das Ameisennest

Für das Errichten eines Ameisennests werden gut besonnte Plätze an Waldrändern, Wegen und Lichtungen in Nadel-, Laub- oder Mischwäldern bevorzugt. Das Nest wird häufig über einem alten Baumstrunk errichtet und besteht aus der oberirdischen Nestkuppel (auch Haufen oder Hügel genannt) und dem unterirdischen Erdnest. Letzteres kann bis zwei Meter tief und ebenso breit werden. Im Innern des Erdnests befinden sich die Kammern und Gänge, in denen die Brut gelagert und transportiert wird. Als Baustoffe für die Nestkuppel dienen verschiedenste Materialien wie Konifernnadeln, Knospenschuppen, Zweigteilchen (Abb. 11), aber auch lokal vorhandenes Fremdmaterial wie zum Beispiel Steinchen. Wo vorhanden, werden Harzteile eingearbeitet, die für bessere Neststabilität sorgen und zugleich eine gewisse antibakterielle Wirkung haben (CHAPUISAT *et al.* 2007). Die Nestkuppel wird manchmal von einem Ring von Erdauswurf umgeben, unter dem sich der äusserste Teil des Erdnests befindet.

In einem funktionierenden Ameisennest wird eine aktive **Temperaturregulation** betrieben. Von etwa März bis Oktober halten die Ameisen die Temperatur in einem relativ engen Bereich von 25 bis 30 °C konstant (RISCH *et al.* 2016). Eine wichtige Wärmequelle ist die Sonneneinstrahlung. Je grösser die Kuppel,

desto mehr Strahlungsenergie kann sie aufnehmen und desto schneller erwärmt sie sich. Im Frühling erfolgt zudem ein aktiver Wärmetransport: Bei den ersten Sonnenstrahlen lassen sich die Ameisen auf der Kuppeloberfläche aufwärmen (Abb. 12). Anschliessend ziehen sie sich in das noch kalte Innere des Nests zurück und geben ihre Wärme an die Umgebung ab. Zusätzlich erhöht auch die Stoffwechselwärme der Tiere selber und möglicherweise diejenige von Mikroorganismen die Nesttemperatur. Gegen eine Überhitzung des Nests im Sommer werden Ventilationsschächte von der Nestkuppel bis ins Innere des Nests errichtet, die je nach Bedarf geöffnet oder geschlossen werden.

Das Ameisenvolk im Jahreszyklus

Etwa ab März erscheinen die Arbeiterinnen und kurz darauf auch die Königinnen an der Nestoberfläche, um sich zu sonnen und Wärme zu tanken. Die Königinnen beginnen mit der Ablage der sogenannten Winterer, aus denen Geschlechtstiere, also Jungköniginnen und Männchen, entstehen. Die heranwachsende Brut wird von den jüngsten Arbeiterinnen gepflegt und mit den körpereigenen Winterreserven gefüttert. Zudem erhalten diese Larven Ameisenmilch, ohne die aus den weiblichen Larven Arbeiterinnen statt Königinnen entstehen würden. Nach der etwa



Abb. 11. Als Baumaterial für das Nest dienen vor allem Nadeln, Zweigstücklein, Knospenschuppen und Harzklümpchen. Die Nestkuppel wird ständig umgeschichtet.

sechswöchigen Entwicklung schlüpfen die geflügelten Geschlechtstiere – Königinnen und Männchen. Diese schwärmen je nach Höhenlage zwischen April und Juli an warmen oder schwülen Tagen zu Tausenden aus den Mutternestern aus. Sie treffen sich oft an erhöhten Geländepunkten oder auf offenen Wiesen und paaren sich (Abb. 13). Nach dem Hochzeitsflug sterben die Männchen, und die Königinnen werfen ihre Flügel ab.

Die Altköniginnen verziehen sich nach der Ablage der Wintererier ins Innere des Nests, um dort fortan Sommereier zu produzieren. Auch diese Larven werden von den Arbeiterinnen gepflegt und gefüttert, allerdings ohne Ameisenmilch. Während ihrer Entwicklung werden die Larven immer weiter nach oben getragen, die Puppen werden schliesslich zum Ausreifen ins warme und trockene Wärmesentrum der Nestkuppel gebracht. Ohne die Ameisenmilch und unter dem Einfluss der Pheromone der sich in der Nähe befindenden Königinnen entstehen aus dieser Brut immer Arbeiterinnen.

Mit dem Einsetzen kühlerer Temperaturen und der Verknappung des Futters beginnt das Volk, sich auf den Winter vorzubereiten, indem die Ameisen Körpervorräte für den Winter anlegen. Ab Oktober beginnt die Einwinterung des Nests und die Nestdecke wird mit feinen Partikeln abgedichtet. Den Winter verbringt das Waldameisenvolk als adulte Arbeiterinnen und Königinnen in Kältestarre in unterirdischen Nestkammern, wo die Tiere gegen Frost geschützt sind.

Ökologische Bedeutung von Waldameisen

Die unterirdische Nestbautätigkeit der Waldameisen führt zu einer physikalischen, chemischen und biologischen Verbesserung des Bodens (JURGENSEN *et al.* 2008; FINÉR *et al.* 2013). Die Erde wird gelockert, mit organischer Substanz durchmischt und mit Nährstoffen angereichert. Der pH-Wert des Bodens steigt um ein bis zwei Einheiten an und seine Krümelstruktur verbessert sich. Es gelangt mehr Sauerstoff in den Boden und die Infiltration des Regenwassers wird erleichtert. Dies verbessert das Klima für mineralisierende Pilze und Bakterien. Die erhöhte Verfügbarkeit von



Abb. 12. Im Frühjahr begeben sich die Waldameisen zum Sonnen auf die Nestoberfläche. Die aufgenommene Wärme geben sie im Nestinnern wieder ab und heizen so das Nest auf eine konstante Temperatur von 25–30 °C auf.



Abb. 13. Paarung von Gebirgswaldameisen (*Formica lugubris*): links das Männchen, rechts das Weibchen.

Nährstoffen und die verbesserte Bodenstruktur führen dazu, dass die umliegenden Bäume ihre Feinwurzeln bevorzugt in die Ameisennester wachsen lassen (OHASHI *et al.* 2007). Die Aktivitäten der Waldameisen fördern auch die Produktion von Früchten und Samen und deren erfolgreiche Keimung. So ist die Verjüngung von Bäumen in der näheren Umgebung von Ameisenhaufen oft besonders erfolgreich.

Waldameisen helfen auch beim Verbreiten der Samen von zahlreichen europäischen Kraut- und Holzpflanzen (NIERHAUS-WUNDERWALD 1995). Diese Art der Samenverbreitung wird Myrmekochorie genannt. Die Samen spezialisierter Pflanzen wie Taubnessel, Schneeglöckchen, Lerchensporn oder Veilchen besitzen sogenannte Elaiosomen – nährhafte und für die Ameisen sehr schmackhafte Samenanhängsel. Die Ameisen schlepen

pen die Samen zum Nest und beißen unterwegs oder im Nest den für sie wertlosen Samen ab, um nur das nahrhafte Elaiosom zu verwerten (Abb. 14). Die Samen bleiben dabei liegen oder werden auf Abfallplätzen der Ameisen deponiert. So gelangen sie an neue Orte und können dort keimen.

Wie bereits erwähnt dienen die Waldameisen als Nahrung für andere Insekten, Vögel und andere Wirbeltiere. Zudem nutzen Spechte oder Eichelhäher Ameisenhaufen, um sich mit Ameisensäure besprühen zu lassen oder um sich mit einer Ameise das Gefieder gegen Parasiten einzureiben. Da Waldameisen Blattlauskolonien durch Betrillern mit den Fühlern zu stärkerer Honigtauproduktion anregen, können Honigbienen mehr Honigtau eintragen und zu Honig verarbeiten, wovon auch wir Menschen profitieren.

Regulation von Schadinsekten

Die grösste Bedeutung haben Waldameisen als Jäger anderer Insekten wie Fliegen und Schmetterlingsraupen. Dadurch spielen sie eine bedeutende Rolle bei der Regulation von potenziellen Schädlingen. Millionen von Beutetieren werden jährlich an die Brut und die Königinnen verfüttert. Bei der Regulation von potenziellen Baumschädlingen spielen vor allem *F. polyctena*, in höheren Lagen *F. lugubris* und *F. paralugubris*, eine wichtige Rolle, da ihre Völker grosse Kolonien mit hoher Nestdichte bilden können. Sind Insekten, speziell Schmetterlings- und Blattwespenraupen, im Aktivitätsradius eines Ameisenests von rund 100 Metern in hoher Menge verfügbar, werden sie ausgiebig genutzt (Abb. 15). So kann der Insektenanteil an der Nahrung von Waldameisen bis weit über 90 Prozent betragen (GÖSSWALD 2012). Grosse *F. rufa*-Völker können in solchen Fällen täglich bis zu 100 000 Schmetterlingsraupen eintragen (GÖSSWALD 1951). In einem Eichenwald wurde während einer Massenvermehrung des Eichenwicklers (*Tortrix viridana*) geschätzt, dass ein mittelstarkes *F. polyctena*-Volk mit einer halben bis einer Million Individuen während der Raupenentwicklungszeit ein bis zwei Millionen Raupen eintrug, was zu einer deutlichen Reduktion der Frassschäden in der Nestumgebung führte (HORSTMANN 1976/77).

Abb. 14. Eine Arbeiterin (*Formica polyctena*) mit dem schwarzen Samen und seinem weissen Anhängsel (Elaiosom) eines Lerchensporns (*Corydalis cava*).



Abb. 15. Bei einem hohen Angebot einer einzelnen Beutearart tragen die Waldameisen diese in grossen Mengen ins Nest. Trotz Fluchtversuch durch Abseilen wird hier die Raupe eines Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana*) während einer Massenvermehrung dieses Kleinschmetterlings von einer Ameise erbeutet.



Abb. 16. Blattläuse werden nicht nur als Honigtaulieferanten benutzt, sondern dienen auch als Beute, wenn sie zu wenig oder keinen Honigtau produzieren.



Die Bedeutung von Waldameisen bei der Regulation von Schadinsekten wurde schon im 19. Jahrhundert erkannt. Speziell in Föhrenkulturen sind zahlreiche Beispiele belegt, bei denen um Ameisenhaufen herum grüne Oasen in den sonst von Schmetterlings- und Blattwespenraupen kahlgefressenen Wäldern verblieben. Die Grösse dieser grünen Inseln und somit die Wirkung eines Ameisenhaufens wird auf maximal eine Hektare geschätzt (WELLENSTEIN 1954b). In Schadengebieten wurden auch schon aktiv und erfolgreich Ameisenvölker zur Bekämpfung von Schadinsekten angesiedelt. Da Waldameisen wärme- und sonnenbedürftig sind, war dies vor allem in lichten Föhrenkulturen erfolgreich.

Ähnliche Beispiele erfolgreicher Regulation durch Waldameisen gibt es auch in Laubwäldern, so zum Beispiel bei Raupen des Herbstspanners (*Epirrita autumnata*) an Birken (LAINE und NIEMELÄ 1980) oder bei den mit Brennhaaren ausgestatteten Raupen des Eichenprozessionsspinners (*Thaumetopoea processionea*). In Finnland wurden Untersuchungen durchgeführt, bei denen Leimringe an Baumstämmen angebracht wurden, um den Waldameisen (*F. aquilonia*) den Zugang zu ihren Nahrungsbäumen zu verwehren (KARHU 1998): Auf Bäumen mit Ameisenbesuch war die Herbstspanner-Population nur halb so gross wie auf Bäumen ohne Ameisen. Ebenso sank die Population der Blattlaus *Euceraphis punctipennis* – einer Blattlausart, die von den Ameisen nicht gehegt, sondern gefressen wird – um drei Viertel (Abb. 16). Praktisch identische Resultate lieferte eine Untersuchung in einem Mischwald in England mit *F. rufa* als Räuber des Kleinen Frostspanners (*Operophtera brumata*) und der Ahornlaus *Drepanosiphum platanoide*s (SKINNER und WHITTAKER 1981).

Trotz all dieser Beispiele von markanten Effekten auf Schadorganismen sind Waldameisen keine Garantie gegen Massenvermehrungen von pflanzenfressenden Insekten. Ihre Wirkung bei einer Massenvermehrung von blatt- oder naddelfressenden Raupen ist dann gross, wenn sich die Raupenart im Frühjahr entwickelt, wenn der Nahrungsbedarf der Ameisen am grössten ist.

Verbreitung in der Schweiz

Bis vor Kurzem gab es lediglich eine umfangreiche Untersuchung in den Jahren 1960/61, die sich mit der schweizweiten Verbreitung der Roten Waldameisen beschäftigte (KUTTER 1961, 1965). Daneben gibt es noch eine unvollständige nationale Erhebung sowie einige lokale oder regionale Angaben zum Vorkommen von Ameisenhaufen (z. B. CHERIX *et al.* 2012; FREITAG und CHERIX 2009; KAISER-BENZ 2018; KISSLING und BENZ 1985; GLANZMANN *et al.* 2019). Um die aktuelle Verbreitung und Häufigkeit dieser wichtigen Insekten in der ganzen Schweiz besser abschätzen zu können, wurden im Rahmen des vierten Landesforstinventars (LFI4, 2009–2017) auf 6357 in einem systematischen Raster über die ganze Schweiz angeordneten Stichprobeflächen die Waldameisenhaufen erhoben und vermessen. Von jedem gefundenen Nesthaufen wurden Proben von Waldameisen genommen und die Tiere auf Artebene bestimmt. Diese Daten geben erstmals einen systematischen Überblick über das Vorkommen der Roten Waldameisen in der Schweiz und sind zugleich eine Referenz für spätere Erhebungen. Damit wird es mittelfristig möglich sein, die Veränderungen von Häufigkeit und Verbreitung dieser geschützten Arten abzuschätzen. Es muss betont werden, dass diese Erhebungen auf jeweils 500 m² grossen

Stichprobenflächen, angelegt in einem systematischen Raster von 1,4 x 1,4 km, keine vollständige Inventarisierung darstellen.

Die ersten Resultate dieser LFI4-Erhebung beruhen auf Analysen von VANDEGEUCHTE *et al.* (2017) und weiteren, noch unpublizierten Auswertungen. Nur auf 4,6 Prozent der Stichprobeflächen wurden Waldameisenhaufen gefunden, insgesamt waren es 371 Haufen (Abb. 18a). Dies ergibt eine durchschnittliche Häufigkeit von 1,25 Haufen pro Hektare Wald. Oberhalb von 900 m ü. M. betrug die Nesthaufendichte 2,2 Haufen pro Hektare, in tieferen Lagen waren es nur 0,12 Haufen pro Hektare Wald. Hier wurden nur 4 Prozent aller erhobenen Waldameisenhaufen gefunden.

Die im Rahmen des LFI4 weitaus am häufigsten gefundenen Arten waren die beiden Gebirgswaldameisen *F. lugubris* und *F. paralugubris*. Die Fundorte dieser beiden Waldameisen beschränkten sich fast ausschliesslich auf Probeflächen im westlichen Jura und in den Alpen (Abb. 18c). *Formica aquilonia* war klar auf das Engadin beschränkt. Die Verbreitung der zwei Arten *F. rufa* und *F. polyctena* kann aufgrund der LFI4-Daten für die Schweiz nicht aussagekräftig belegt werden, da nur wenige Nester dieser beiden Arten gefunden wurden (vgl. *F. polyctena* in Abb. 18e).

Eine andere Quelle von Waldameisendaten ist die Datenbank des Schweizer



Abb. 17: Bevorzugte Standorte von Waldameisenhaufen sind sonnige Stellen in Wäldern mit hohem Nadelholzanteil und dichter Bodenvegetation.

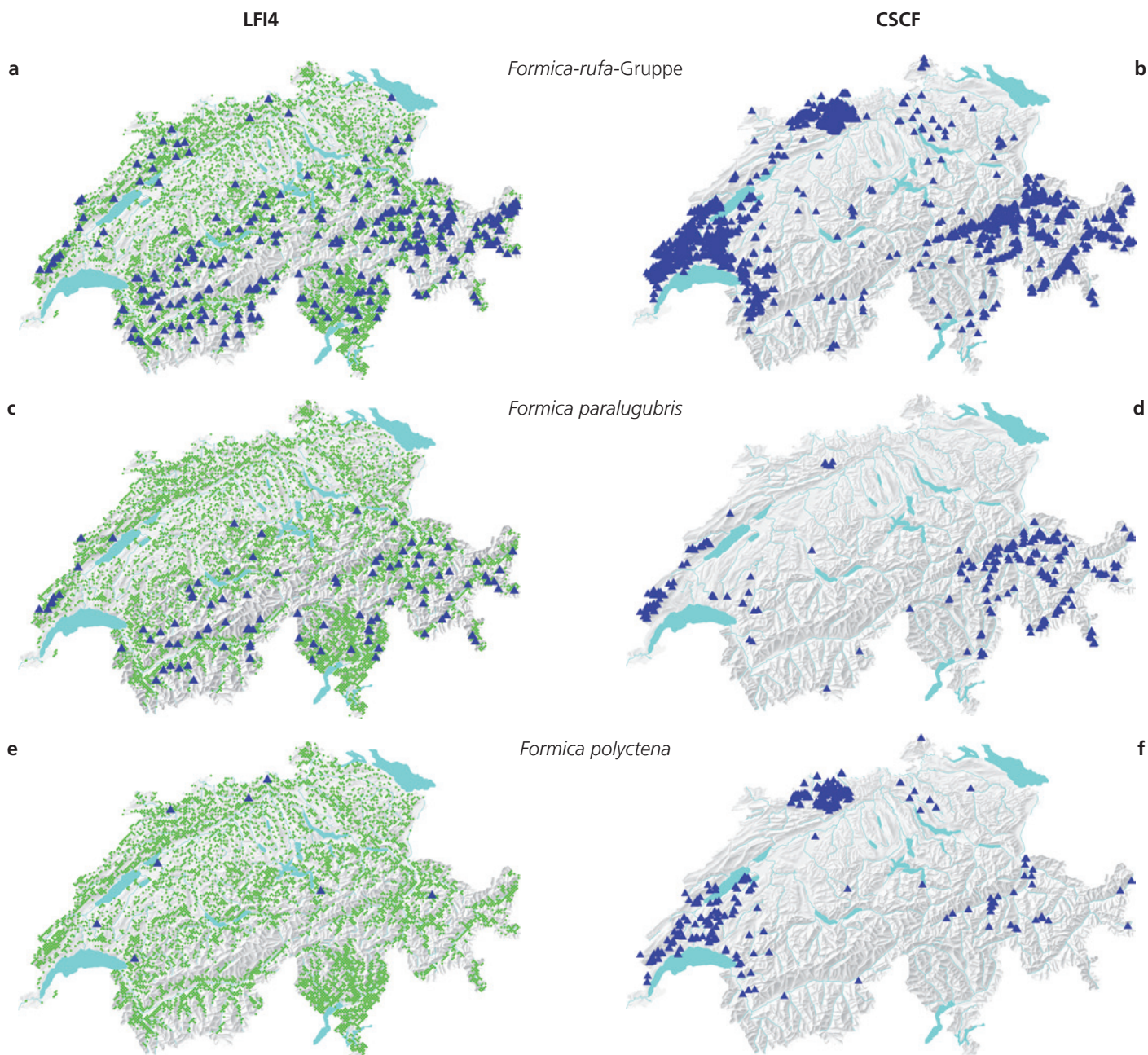


Abb. 18. Funddaten von Waldameisen in der Schweiz für die ganze Gruppe der Roten Waldameisen (*Formica-rufa*-Gruppe; a und b) und beispielhaft für die Gebirgswaldameise (*F. paralugubris*; c und d) und die Kleine Rote Waldameise (*F. polyctena*; e und f). Die Abbildungen der linken Spalte zeigen die im regelmässigen Stichprobenraster des vierten Landesforstinventars (LFI4, 2009–2017) erfassten Ameisenhaufen (grüne Punkte = Stichproben ohne Ameisenhaufen, blaue Dreiecke = Stichproben mit Ameisenhaufen). Die rechte Spalte zeigt die im Schweizer Fauna-Datenzentrum CSCF registrierten, unsystematisch erfassten Beobachtungen (blaue Dreiecke) ab dem Jahr 2000 (Daten mit freundlicher Genehmigung des CSCF).

Fauna-Datenzentrums CSCF (Centre Suisse de Cartographie de la Faune). Im Gegensatz zu den systematischen Daten des LFI4 (Präsenz/Absenz) enthält diese Datenbank Einträge von zufälligen Beobachtungen und lokalen Inventuren. Diese Daten zeigen, dass zum Beispiel *F. polyctena* häufiger auftritt als die LFI4-Daten vermuten liessen (Abb. 18f). Andererseits offenbaren sie auch eine Häufung der Waldameisenfunde in den intensiv untersuchten Gebieten um

Lausanne, Basel und in Graubünden (Abb. 18b, d). In anderen Gebieten wie dem Wallis, den nördlichen Voralpen und dem Tessin hingegen sind die CSCF-Funde im Vergleich zu den LFI4-Daten (Abb. 18a, b) unterrepräsentiert.

Gesicherte Angaben zur zeitlichen Entwicklung der Ameisenbestände in der Schweiz können mit den im Moment vorhandenen Daten noch nicht gemacht werden.

Habitatansprüche

Durch die Erhebung der Waldameisenhaufen auf den LFI4-Stichprobenflächen können diese Vorkommen mit den zahlreichen, ebenfalls erhobenen Bestandesparametern verknüpft und damit die ökologischen Ansprüche der Arten analysiert und modelliert werden (VANDEGEHUCHTE *et al.* 2017). Die meisten Haufen von Waldameisen finden sich an ostexponierten Hängen mit hoher Sommer-

Sonneneinstrahlung. An diesen Lagen wärmen sich die Nester in den frühen Morgenstunden schnell auf und eine zu hohe Hitzeentwicklung am Mittag oder Nachmittag wird vermieden. Die Haufen sind bei höherem Walddeckungsgrad im Allgemeinen grösser. Speziell die beiden Gebirgswaldameisen bevorzugen Wälder mit dichter Bodenvegetation, da sie an solchen Standorten möglicherweise besser gegen Feinde geschützt sind, oder weil die Vegetation zusätzliche Nahrung in Form von Insekten oder Samen bietet (Abb. 17). Ein häufigeres Vorkommen von Ameisenhaufen hängt auch klar mit einem erhöhten Nadelholzanteil (speziell Fichte bei *F. lugubris*) zusammen. Dies erstaunt nicht, da Nadelbäume einerseits wichtige Baumaterialien wie Nadeln und Harz liefern und andererseits die für die Ernährung der Ameisen wichtigen Blattläuse in grosser Zahl beherbergen. Dieser positive Einfluss von Nadelbäumen wurde für *F. polyctena* auch in einer Untersuchung im Baselbieter Jura festgestellt (KERN und ZINGG 2017).

Die Analysen zeigen weiter, dass die Ameisennester eher in einzelnen lichten Baumgruppen vorkommen als unter einer geschlossenen Kronendecke. Interessant ist, dass zwischen dem Vorkommen von Ameisenhaufen und der Baumartenvielfalt, der Fläche eines Waldbestandes, dem Abstand zum nächsten Waldrand oder zu Infrastrukturen wie Strassen oder Feuerstellen kein Zusammenhang festzustellen ist.

Schutz und Förderung

Schon seit längerer Zeit wird Besorgnis über einen Rückgang der Roten Waldameisen geäussert, quantitative Daten sind jedoch kaum vorhanden (KUTTER 1961, CHERIX *et al.* 2012). Dass die Roten Waldameisen 1966 unter Schutz gestellt wurden, zeigt aber, dass der Nutzen von Waldameisen schon damals anerkannt und ihre Bestandesdichte als kritisch betrachtet wurde. Bedroht sind Ameisenbestände durch direkte Zerstörung von Nesthaufen, durch Veränderungen des Nahrungsangebots (z. B. Honigtau) oder des Klimas und infolge Habitatverlust (SORVARI 2016). Schutzmassnahmen beschränken sich meist auf den Schutz einzelner Nesthaufen. Solche Massnahmen reichen vom einfachen Markieren

eines Nests bis zum Umsiedeln und Vermehren ganzer Ameisenvölker und sind schon verschiedentlich beschrieben worden (BRETZ 1999, GÖSSWALD 2012, SORVARI 2016). Da unsachgemässe Hege eher Schaden als Nutzen bringt und eine Umsiedlung von Ameisenhaufen heikel ist und nur mit Bewilligung von ausgebildeten Personen ausgeführt werden darf, wird hier auf eine detaillierte Massnahmenliste verzichtet. Ein sehr einfaches und wirkungsvolles Mittel ist jedoch das Markieren eines Nests mit einem daneben eingeschlagenen Pflock – oder auf steinigem Boden mit einem Dreibein –, damit das Nest bei der Waldpflege (Maschinen, Rücken von Holz) oder der Bewirtschaftung von waldangrenzendem Kulturland nicht unbeabsichtigt beschädigt wird. Werden Ameisenhaufen häufig durch Schwarzwild gestört, kann ein Nest auch eingezäunt werden. Die Nester sollten oben jedoch stets frei bleiben und genügend Sonneneinstrahlung erhalten. Im Allgemeinen gilt, dass solche Einzäunungen oft schlechter sind als gar keine Massnahmen und laufend überprüft werden müssen.

Waldameisen können am ehesten gefördert werden, indem bei allen menschlichen Aktivitäten (Freizeit, Wald- und Landwirtschaft) Rücksicht auf die bestehenden Ameisenhaufen genommen wird und diese sowie die unmittelbare Umgebung nicht gestört werden. Nicht allzu dichte Wälder mit kleinen Öffnungen im Kronendach, ein minimaler Nadelholzanteil und gute Bodenvegetation sind zudem für das Fortbestehen oder eine Neuansiedlung von Ameisenkolonien vorteilhaft.

Literatur

- BRETZ, D., 1999: Waldameisen – Bedrohte Helfer im Wald. Oppenau, Deutsche Ameisenschutzwerke e.V. 25 S.
- CHAPUISAT, M.; OPLIGER, A.; MAGLIANO, P.; CHRISTE, P., 2007: Wood ants use resin to protect themselves against pathogens. *Proc. R. Soc. B* 274: 2013–2017.
- CHERIX, D.; BOURNE, J.D., 1980: A field study on a super-colony of the red wood ant *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory arthropodes (spiders, harvestmen and ants). *Rev. Suisse Zool.* 87: 955–973.
- CHERIX, D.; BERNASCONI, C.; MAEDER, A.; FREITAG, A., 2012: Fourmis des bois en Suisse: état de la situation et perspectives de monitoring. *Schweiz. Z. Forstwes.* 163: 232–239.
- FINÉR, L.; JURGENSEN, M.F.; DOMISCH, T.; KILPELÄINEN, J.; NEUVONEN, S.; PUNTTILA, P.; RISCH, A.C.; OHASHI, M.; NIEMELÄ, P., 2013: The role of wood ants (*Formica rufa* group) in carbon and nutrient dynamics of a boreal Norway spruce forest ecosystem. *Ecosystems* 16: 196–208.
- FREITAG, A.; CHERIX, D., 2009: Distribution des fourmis des bois et espèces apparentées (Hymenoptera, Formicidae, genre *Formica*) dans le canton de Vaud. *Entomol. Helvetica* 2: 83–95.
- FREITAG, A.; KAISER-BENZ, M.; BERNASCONI, C.; CHERIX, D.; DÜGGELIN, C.; RISCH, A.; WERMELINGER, B., 2016: Vielfalt und Verbreitung der Waldameisen in Graubünden (Hymenoptera, Formicidae: *Formica rufa*-Gruppe): erste Ergebnisse. *J.ber. Nat.forsch. Ges. Graubünden* 119.
- GLANZMANN, I.; KLAIBER, A.; PERRON, M.; FREITAG, A., 2019: Die Verbreitung der Waldameisen in den Kantonen Basel-Landschaft und Basel-Stadt. *Schweiz. Z. Forstwes.* 170: 24–31.
- GÖSSWALD, K., 1951: Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene – Forstwissenschaftliche Bedeutung, Nutzung, Lebensweise, Zucht, Vermehrung und Schutz. Lüneburg, Wolf und Täufer. 160 S.
- GÖSSWALD, K., 2012: Die Waldameise – Biologie, Ökologie und forstliche Nutzung. Wiebelsheim, AULA-Verlag. 630 S.
- HORSTMANN, K., 1974: Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen (*Formica polyctena* Foerster) im Eichwald III. Jahresbilanz. *Oecologia* 15: 187–204.
- HORSTMANN, K., 1976/77: Waldameisen (*Formica polyctena* Foerster) als Abundanzfaktoren für den Massenwechsel des Eichenwicklers *Tortrix viridana* L. *Z. Ang. Entomol.* 82: 421–435.
- JURGENSEN, M.F.; FINÉR, L.; DOMISCH, T.; KILPELÄINEN, J.; PUNTTILA, P.; OHASHI, M.; NIEMELÄ, P.; SUNDSTRÖM, L.; NEUVONEN, S.; RISCH, A.C., 2008: Organic mound-building ants: their impact on soil properties in temperate and boreal forests. *J. Appl. Entomol.* 132: 266–275.
- KAISER-BENZ, M., 2018: Millionenvolk im Wald – Zur Biologie und Bedeutung der Roten Waldameisen. Amt für Wald und Naturgefahren, Faktenblatt 4 (vierte Auflage) 20 S.
- KARHU, K.J., 1998: Effects of ant exclusion during outbreaks of a defoliator and a sap-sucker on birch. *Ecol. Entomol.* 23: 185–194.
- KERN, M.; ZINGG, S., 2017: Lebensraumansprüche der Waldameisen in der Schweiz. Habitatanalyse für *Formica polyctena*. Berner Fachhochschule Zollikofen. 22 S.

KISSLING, E.; BENZ, G., 1985: Untersuchungen über die Waldameisen im Kanton Zürich. Schweiz. Z. Forstwes. 136: 557–569.

KUTTER, H., 1961: Bericht über die Sammelaktion schweizerischer Waldameisen der *Formica-rufa*-Gruppe 1960/61. Schweiz. Z. Forstwes. 112: 788–797.

KUTTER, H., 1965: Über die Verbreitung der Waldameisen in der Schweiz. Ministero Agric. For., Roma; Collana Verde 16: 231–235.

LAINE, K.J.; NIEMELÄ, P., 1980: The influence of ants on the survival of mountain birches during an *Oporinia autumnata* (Lep., Geometridae) outbreak. Oecologia 47: 39–42.

NIERHAUS-WUNDERWALD, D., 1995: Die Bedeutung der Waldameisen für die Verbreitung von Samen und Früchten im Wald. Schweiz. Z. Forstwes. 146: 449–456.

OHASHI, M.; KILPELÄINEN, J.; FINÉR, L.; RISCH, A.C.; DOMISCH, T.; NEUVONEN, S.; NIEMELÄ, P., 2007: The effect of red wood ant (*Formica rufa* group) mounds on root biomass, density, and nutrient concentrations in boreal managed forests. J. For. Res. 12: 113–119.

RISCH, A.C.; ELLIS, S.; WISWELL, H., 2016: Where and why? Red wood ant population ecology. In: STOCKAN, J.A.; ROBINSON, E.J.H. (Eds), Wood ant ecology and conservation. Cambridge, Cambridge University Press. 82–105.

SKINNER, G.J.; WHITTAKER, J.B., 1981: An experimental investigation of inter-relationships between the wood-ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores. J. Anim. Ecol. 50: 313–326.

SORVARI, J., 2016: Threats, conservation and management. In: STOCKAN, J.A.; ROBINSON, E.J.H. (Eds), Wood ant ecology and conservation. Cambridge, Cambridge University Press. 264–286.

VANDEGEHUCHTE, M.L.; WERMELINGER, B.; FRAEFEL, M.; BALTENSWEILER, A.; DÜGGELIN, C.; BRÄNDLI, U.B.; FREITAG, A.; BERNASCONI, C.; CHERIX, D.; RISCH, A.C., 2017: Distribution and habitat requirements of red wood ants in Switzerland: Implications for conservation. Biol. Conserv. 212: 366–375.

WELLENSTEIN, G., 1954a: Die Insektenjagd der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.). Z. Ang. Entomol. 36: 185–217.

WELLENSTEIN, G., 1954b: Die grosse Borkenkäferkalamität in Südwestdeutschland 1944–1951. Forstschutzstelle Südwest, Ringingen. 496 S.

Weiterführende Informationen

www.waldameisen.ch
www.ameisenschutzwarde.de

Fotos

Arnaud Maeder (Abb. 2, 3), Anne Freitag (Abb. 10), Beat Wermelinger (alle anderen)

Kontakt

Beat Wermelinger
Eidg. Forschungsanstalt WSL
Zürcherstrasse 111
CH-8903 Birmensdorf
beat.wermelinger@wsl.ch

Zitierung

WERMELINGER, B.; DÜGGELIN, C.; FREITAG, A.; FITZPATRICK, B.; RISCH, A.C., 2018: Die Roten Waldameisen – Biologie und Verbreitung in der Schweiz. Merkbl. Prax. 63. 12 S.

Merkblatt für die Praxis ISSN 1422-2876

Konzept

Im **Merkblatt für die Praxis** werden Forschungsergebnisse zu Wissenskonzentrationen und Handlungsanleitungen für Praktikerinnen und Praktiker aufbereitet. Die Reihe richtet sich an Forst- und Naturschutzkreise, Behörden, Schulen und interessierte Laien.

Französische Ausgaben erscheinen in der Schriftenreihe **Notice pour le praticien** (ISSN 1012-6554). Italienische Ausgaben erscheinen in loser Folge in der Schriftenreihe **Notizie per la pratica** (ISSN 1422-2914).

Die neuesten Ausgaben (siehe www.wsl.ch/merkblatt)

- Nr. 62: Verbissprozent – eine Kontrollgrösse im Wildmanagement. O. Odermatt. 2018. 62: 8 S.
- Nr. 61: Zyklen und Bedeutung des Lärchenwicklers. B. Wermelinger *et al.* 2018. 12 S.
- Nr. 60: Der Waldboden lebt – Vielfalt und Funktion der Bodenlebewesen. M. Walser *et al.* 2018. 12 S.
- Nr. 59: Der Schweizer Wald im Klimawandel: Welche Entwicklungen kommen auf uns zu? B. Allgaier Leuch *et al.* 2017. 12 S.
- Nr. 58: Kupferstecher und Furchenflügeliger Fichtenborkenkäfer. B. Forster 2017. 8 S.
- Nr. 57: Das Eschentriebsterben. Biologie, Krankheitssymptome und Handlungsempfehlungen. D. Rigling *et al.* 2016. 8 S.
- Nr. 56: Siedlungs- und Landschaftsentwicklung in agglomerationsnahen Räumen. Raumansprüche von Mensch und Natur. S. Tobias *et al.* 2016. 16 S.

Managing Editor

Martin Moritz
Eidg. Forschungsanstalt WSL
Zürcherstrasse 111
CH-8903 Birmensdorf
martin.moritz@wsl.ch
www.wsl.ch/merkblatt

Die WSL ist ein Forschungsinstitut des ETH-Bereichs.

Layout: Jacqueline Annen, WSL

Druck: Rüegg Media AG

