

Entomologica Austriaca	18	125-140	Linz, 18.3.2011
------------------------	----	---------	-----------------

**Das Insekt des Jahres 2011:  
Die Große Kerbameise *Formica exsecta* NYLANDER 1846  
(Hymenoptera: Formicidae)**

H.C. WAGNER, F. GLASER, B.C. SCHLICK-STEINER & F.M. STEINER

**Abstract:** **Insect of the year 2011: The ant *Formica exsecta* NYLANDER 1846 (Hymenoptera: Formicidae).** Aspects of systematic position, morphology, distribution, nest architecture, thermoregulation, guests and enemies, nutrition, biting force, fighting behaviour, colony structure, intraspecific aggression, phenology and nuptial-flight behaviour, male dimorphism, social biology, and temporary social parasitism are presented.

**Key words:** *Coptoformica*, *Formica exsecta*, Formicidae, insect of the year 2011.

### Einleitung

"Nun ist der Beweis erbracht: Die Ameise ist das edelste, mutigste und wohlthätigste, aber auch das uneigennützigste Wesen, das unsere Erde trägt..."

(HILLER 1958: 2)

... Hiller's "Beweis" über eine Insektengruppe, aus welcher Parasitismus, Kannibalismus, Brudermord und Enthauptung dokumentiert wurden, lässt zwar noch auf sich warten, doch wissen wir heute:

"Ameisen bilden ohne Zweifel den Höhepunkt der Evolution sozialer Insekten."

(SEIFERT 2007: 13)

Mit der Großen Kerbameise *Formica exsecta* wurde erstmals eine Ameise zum Insekt des Jahres gewählt!

Von den 133 in Österreich nachgewiesenen Ameisenarten (SEIFERT 2007, FELLNER et al. 2009) unterscheiden viele nur die "Roten", die "Schwarzen" und die "Waldameisen". *Formica exsecta* dürfte trotz ihrer faszinierenden Biologie selbst einigen Zoologen nicht bekannt sein. Ein Faszinosum für den Naturinteressierten stellt *F. exsecta* in der Tat dar: Sie nutzt ihre Nesthügel zur Wärmespeicherung, beherbergt in ihren Nestern eine Vielzahl anderer Tierarten, und erlaubt es, spannende Hypothesen der Biomechanik und der Sozialbiologie zu testen. Sie prägt je nach ökologischen Bedingungen zwei verschiedene Männchenmorphen aus und sie gehört zu den etwa 30 % der heimischen Ameisen, die sozialparasitisch leben und ohne andere Ameisenarten keine Kolonie gründen können (KUTTER 1968, BUSCHINGER 2009).



**Abb. 1:** Arbeiterin von *Formica exsecta*. Foto: G. Kunz; Tamischbachturm, NP Gesäuse, Steiermark, 26. Juli 2008.

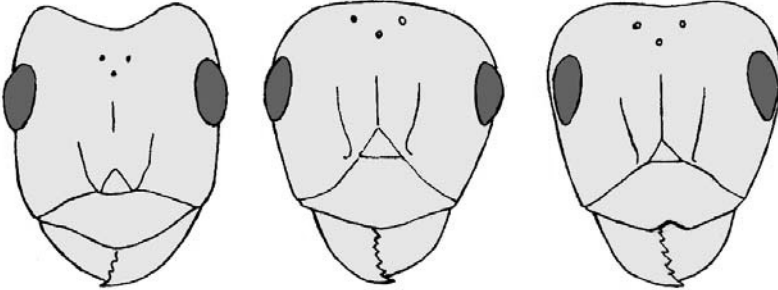
### **Systematische Stellung von *Formica exsecta***

Die Familie Ameisen (Formicidae) wird gemeinsam mit Faltenwespen (Vespidae), Bienen (Apidae), Grabwespen (Sphecidae), Ameisenwespen (Mutillidae) und anderen zur Ordnung Hautflügler (Hymenoptera) zusammengefasst. Es werden in Mitteleuropa vier Ameisen-Unterfamilien unterschieden: Urameisen (Ponerinae), Knotenameisen (Myrmicinae), Drüsenameisen (Dolichoderinae) und Schuppenameisen (Formicinae). Letzterer gehören Gattungen wie beispielsweise Wegameisen (*Lasius*), Rossameisen (*Camponotus*) oder Waldameisen (*Formica*) an. Die Gattung *Formica* gliedert sich in vier Untergattungen auf: *Serviformica* (Sklavenameisen), *Formica* sensu stricto (Waldameisen im engeren Sinne), *Raptiformica* (Raubameisen) und *Coptoformica* (Kerbameisen). Dem Subgenus *Coptoformica* gehören fünf in Österreich vertretene Arten an: *Formica exsecta* (alle Bundesländer außer Wien), *F. foreli* (Tirol), *F. bruni* (Niederösterreich), *F. suecica* (Tirol) und *F. pressilabris* (Vorarlberg) (GLASER 1999, 2005, GLASER & MÜLLER 2003, GLASER & SEIFERT 1999, GLASER et al. 2011).

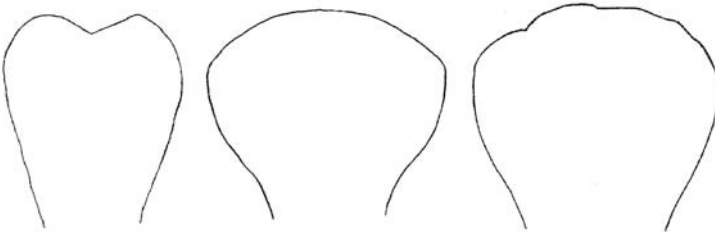
### **Morphologische Merkmale von *Coptoformica* (Kerbameisen)**

Die Untergattung *Coptoformica* umfasst ausschließlich paläarktische Arten (DLUSSKY 1967, SEIFERT 2000). Der Kopfhinterrand ist deutlich konkav, er wird als "gekerbt" bezeichnet (GÖSSWALD 1989). Bei *Formica* s. str. und *Serviformica* ist er konvex. *Raptiformica* hat Ansätze einer Einbuchtung am Kopfhinterrand, ist aber aufgrund der Clypeuseinbuchtung nicht mit *Coptoformica* zu verwechseln (Abb. 2). Der Petiolus von *Coptoformica* weist eine dorsale Einbuchtung auf (Abb. 3). Am Hinterrand der Mandi-

beln nahe beim Kaurand finden sich ein bis drei zusätzliche, "präbasale" Zähne. Es gab viele taxonomische Unklarheiten in dieser Untergattung (FOREL 1874, KUTTER 1957). *Formica exsecta* ging unter acht verschiedenen Namen in die Literatur ein (SEIFERT 2000). Heute werden die *Coptoformica*-Arten anhand von Beborstungsunterschieden und Proportionen von Kopflänge und -breite gegeneinander abgegrenzt. Die aktuell gültige Taxonomie richtet sich nach SEIFERT (2000). Das Aufsammeln von Belegmaterial und die Arbeit an einem leistungsfähigen Mikroskop ist für die Determination auf Artniveau unabdingbar (BLISS & KATZERKE 2007b). Als Standardbestimmungswerks für Mitteleuropa dient SEIFERT (2007).



**Abb. 2:** Frontalansicht des Kopfes von *Coptoformica* (links), *Formica* s. str./ *Serviformica* (Mitte) und *Raptiformica* (rechts). Grafik aus SEIFERT (2007), verändert.



**Abb. 3:** Hinteransicht der Schuppe (dorsal erhöhter Petiolus der Formicinae, Verbindungstielchenglied von Mittelleib und Hinterleib) von *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* (links), *F.* (*Serviformica*) *lemanii* (mitte) und *F.* (*Raptiformica*) *sanguinea* (rechts). Grafik: H. C. Wagner.

### Gesamtverbreitung von Westeuropa bis Ostsibirien

Die paläarktische Art *Formica exsecta* wurde von Europa, über Anatolien, den Kaukasus, Kirgistan, Kasachstan, Zentralrussland, Tibet und China bis nach Kamtschatka nachgewiesen, in Westeuropa von Iberien und Großbritannien, Fennoskandien, über das gesamte Mittel- und Osteuropa, im Süden bis Mittelitalien, Bosnien und Herzegowina, Serbien und Bulgarien (SCHULTZ & SEIFERT 2007). Auch in der Checkliste der Ameisen Mazedoniens scheint *F. exsecta* auf (KARAMAN 2009). In Russland ist die nördliche Verbreitung durch die  $-8\text{ }^{\circ}\text{C}$ -Winterisotherme in ein Meter Bodentiefe begrenzt (bis  $71^{\circ}\text{N}$ ) (SEIFERT 2000), die Südgrenze bildet die Waldsteppe ( $40^{\circ}\text{N}$ ) (DLUSKY 1967).

In Österreich wurde *F. exsecta* aus allen österreichischen Bundesländern außer Wien nachgewiesen (GLASER 1999, GLASER & MÜLLER 2003, GLASER et al. 2010). Aus allen

deutschen Bundesländern außer Sachsen liegen Nachweise vor (SEIFERT 2007), aus Mitteleuropa allerdings nur historische (BLISS & KATZERKE 2007a). In den Südalpen steigt sie bis auf 2400 m Seehöhe auf (SEIFERT 2007), in Kirgistan auf 2700 m (SCHULTZ & SEIFERT 2007). GOROPASHNAYA et al. (2007) unterscheiden drei genetische Linien, die auf postglaziale Wiederbesiedelung zurückzuführen sind: Eine findet sich in Kasachstan und Kirgistan, die zweite in Zentral- und Nordasien vom Uralgebirge über Sibirien bis Kamtschatka, die dritte in Europa. Die europäische Linie stammt wahrscheinlich von Vorfahren verschiedener Eiszeitrefugien ab (GOROPASHNAYA et al. 2007).

### **Nestarchitektur – Ameisenhügel aus abgeebenen Grashalmen**

Material und Form des Nestes von *Formica exsecta* sind von Sonneneinstrahlung, Grundwasserstand, Bodentyp und Vegetation im Umfeld abhängig. Am Nesthügel befindet sich oberflächlich eine oft verfestigte und manchmal als ganzes abhebbare Deckschicht (SEIFERT 2007), meistens überwiegend aus fein zurecht gebissenen Gräsern verschiedener Arten bestehend (BLISS et al. 2005). Bei Fehlen von Gräsern in der Umgebung werden auch Koniferennadeln (*Picea* oder *Pinus*), Zapfenschuppen, kleine Blätter, Moos- und Kräuterteile, Dung, Steinchen oder Erde verwendet (HILZENSAUER 1980, KUTTER 1968, SEIFERT 2007). Der obere Hügelkern besteht aus lockeren Pflanzenteilen, er fehlt gewöhnlich in kleinen Nestern. Der untere Hügelkern setzt sich aus humifiziertem Pflanzenmaterial und tonigen Bodenpartikeln zusammen (ECKSTEIN 1937, KRAUSSE 1915, REISER 2010, SEIFERT 2000, 2007, STEINER 1929). Zwischen Deckschicht und Hügelkern befinden sich die oberen Brutkammern (SEIFERT 2000, 2007). Ältere Hügel können von Pflanzen überwachsen sein (REISER 2010). Unter der Bodenoberfläche bis in 80 cm Tiefe befinden sich in polygynen (mehrere Königinnen enthaltenden) Nestern im Sommer 2 cm große, deutlich separierte Kammern mit je einer Königin, Eiern, kleinen Larven und Arbeiterinnen (SEIFERT 2000, 2007). Nester können auf Erdhügeln vom Europäischen Maulwurf (*Talpa europaea*) errichtet werden (BLISS et al. 2003), in einem Gebiet im Müritz-Nationalpark ist das ausschließlich der Fall (KATZERKE et al. 2010). Die Nesthügel sind in der Regel kleiner als jene von *Formica* s. str. (GÖSSWALD et al. 1965). Die größten Nestkuppeln sind 50 cm hoch und haben einen Durchmesser von 3 m, in Lappland wurden 1,5 m hohe Hügel mit einem Durchmesser von 1,8 m gefunden (SEIFERT 2007).

### **Thermoregulation – Wärme wird im Hügel gespeichert**

Der Hügel dient weniger als Behausung, sondern ist eher als Sonnenkollektor zu verstehen (STEINER 1929, DIETRICH & STEINER 2009). *Formica exsecta* bewohnt stark besonnte (STEINER 1929), waldoffene Saumbiotope (PUNTILLA 1996, SEIFERT 2000). Der Hügel ist tagsüber deutlich wärmer als die umgebende Erdoberfläche (STEINER 1929). Wenn durch Verwaldung das Nest zunehmend beschattet ist, wird der Hügel erhöht, um weiterhin die nötigen Wärmesummen durch Sonneneinstrahlung zu erhalten (KUTTER 1968). STEINER (1929) berichtete über seine Hügeloberflächenmessungen von 75°C und "*daß das Anfasen der Thermometer Schmerzempfindungen hervorrief*" (Steiner 1929: 31). Bei überoptimalen Temperaturen ziehen sich die Ameisen bis 20 cm tief ins Hügelinnere zurück. Die Einstrahlungsintensität ist die Folge von Steilheit und Höhe des Hügel. Abends ist eine Wärmenachwirkung vorhanden, die Temperaturerhöhung für den optimalen Stoff-

wechsel der Brut hält aber nicht bis zum Morgen an. Nachts sollten Strahlung, Leitung und Verdunstungsabkühlung eine schnellere Auskühlung als im Boden bewirken. Aufgrund des geringeren Wassergehalts besitzt der Hügel eine geringere Wärmekapazität und neigt generell zum schnelleren Erwärmen und Abkühlen als der Boden. Morgens ist die Hügeloberfläche kühler, das Innere jedoch aufgrund der Isolierung wärmer als der Boden. Die aus sehr feinem Material aufgebaute äußere Schicht ist jedoch im Gegensatz zu Nestern von *F. rufa* (Untergattung *Formica* s. str.) nicht verkrustet, sondern locker und isoliert daher weniger gut. Im Nestinneren finden sich viele kleine Hohlräume als Wärmespeicher, die allerdings kleiner sind als jene von *F. rufa*. Von diesen aus führen Gänge nicht durch die Kuppel, sondern am Nestrand ins Freie. Im Gegensatz zu *F. rufa* werden diese Ausgänge nicht bei Bedarf verschlossen, weshalb die Möglichkeit zum vollständigen Nestabschluss fehlt. Die Fähigkeit zur Wärmespeicherung ist geringer als bei *Formica* s. str., bei welcher die Temperatur während der Nacht durchgehend im Optimalbereich bleibt (STEINER 1929). Arten von *Formica* s. str. können durch die Produktion von Stoffwechselwärme die Temperatur im Hügel aufrecht erhalten (GJELSVIK 2010, ROSENGREN et al. 1987), dies wurde für *F. exsecta* nicht nachgewiesen (SEIFERT 2007, STEINER 1929). Die Arbeiterinnen von *F. exsecta* sind durchschnittlich kleiner als jene von *Formica* s. str., was eine Wärmeproduktion wegen des im Vergleich zu größeren Arbeiterinnen ungünstigeren Oberflächen-Volums-Verhältnisses erschweren könnte. STEINER (1929) zieht aus seinen Beobachtungen den Schluss, dass in Bezug auf thermische Fähigkeiten *F. exsecta* zwischen den Erdhügel bauenden *Lasius*- und *Serviformica*-Arten und den (über die Sommermonate) homoiothermen *Formica* s. str.-Arten steht.



**Abb. 4:** Nesthügel von *Formica exsecta* [Foto: G. Kunz; Hochzinödl, NP Gesäuse, Steiermark, 25. Juli 2009].

### Gäste und Feinde im Nest von *Formica exsecta*

*Formica exsecta*-Nester werden von der Gastameise *Formicoxenus nitidulus* NYLANDER 1846 als Wirtsnester genutzt (FRANCOEUR et al. 1985, BOER et al. 1995), jedoch weniger häufig als Nester von *Formica* s. str. (SEIFERT 2007). Ansonsten bewohnen snyöke und symphile Käfer (Coleoptera) sowie Milben (Acari) die Nesthügel (HILZENS AUER 1980). Über myrmekophile Milben bei *F. exsecta* ist nichts bekannt (E. Ebermann & G. Krisper, schriftl. Mitt.). Was Coleopteren betrifft, so nennt HORION (1967) die Kurzflügelkäfer (Staphilinidae, Aleocharinae) *Thiasophila canaliculata*, *Oxpoda pratensiscola*, *O. rugicollis*, *O. haemorrhoea* und *Dinarda dentata hagensi* als Myrmekophile von *F. exsecta*, WASMANN (1908) *D. maerkelii*. Im Inneren bewohnter und verlassener *Formica exsecta*-Hügel wurden Blindschleichen (*Anguis fragilis*) gefunden (BLISS et al. 2000). Das Nests substrat wird vom Grünen Heupferd (*Tettigonia viridissima*) zur Eiablage genutzt (BLISS et al. 2002). Von Braunbären (*Ursus arctos*) (ATANASSOV 1983, ELGMORK & KAASA 1992, SWENSON et al. 1999) und Spechten wird *F. exsecta* weniger als Arten von *Formica* s. str. als Nahrung genutzt, ebenso werden Hügel von Wildschweinen (*Sus scrofa*) weniger oft zerstört als jene von *F. rufa* und *F. polyctena* (BLISS et al. 2001).

### Ernährung – Trophobie und Karnivorie

*Formica exsecta* betreut ober- und unterirdisch lebende Trophobionten, hauptsächlich Blattläuse (Aphidina) wie zum Beispiel die Gattungen *Symydobius* und *Monaphis* (ERÖS et al. 2010). Aber auch Zikaden (Cicadina) und Schildläuse (Coccina) werden genutzt. Baumläuse (Lachnidae) sind Haupttrophobionten in Nadel- und Laubwäldern (SEIFERT 2000). Die Ausscheidungsprodukte der Blattläuse liefern Kohlehydrate und stellen eine hochqualitative und stabile Nahrungsquelle dar (ERÖS et al. 2010, STYRSKY & EUBANKS 2007), ein Großteil des Energiebedarfs wird dadurch gedeckt (WERNER et al. 1979, PISARSKI 1982d). Im Zuge dieser mutualistischen Interaktion erhalten Trophobionten von den Ameisen Schutz vor Feinden und Konkurrenten (ERÖS et al. 2010) sowie vor Verpilzung (WAY 1963), die trophobiotische Aktivität erhöht sowohl die Populationsgröße der Ameisen als auch jene der Blattläuse (GROVER et al. 2008).

Viele Arten von toten und lebenden Gliederfüßern (Arthropoda) werden genutzt, vielfach auch Regenwürmer (Lumbricidae), die vor dem Eintransport zerstückelt werden (HILZENS AUER 1980, PISARSKI 1982a, SEIFERT 2007). Es wurde das Eintragen von Spinnen (z. B. Gnaphosidae, Clubionidae, Thomisidae), Weberknechten (Phalangiidae s.l.), Saftkuglern (Glomeridae), Feldheuschrecken (Acrididae), Zikaden (Cicadina), Käfern (z. B. Buprestidae, Curculionidae, Carabidae, Staphilinidae, Byrrhidae) und Zweiflüglern (z. B. Sciaridae, Tipulidae, Dolichopodidae, Rhagionidae), sowie anderen Ameisen wie *Lasius*, *Myrmica* und Geschlechtstieren von *Formica* dokumentiert (HILZENS AUER 1980, PISARSKI 1982b). Volkreiche Kolonien reduzieren die Dichten anderer Ameisenarten und räuberischer Arthropoden signifikant, der prädatorische Wirkungsgrad von *F. exsecta* ist mit jenem von *F. polyctena* (Untergattung *Formica* s. str.) vergleichbar, doch sind die eingetragenen Tiere durchschnittlich kleiner (SEIFERT 2007). Die Proteinnahrung dient vorwiegend als Futter für Brut und Königinnen (OTTO 2005).

### Beißkraft

Die Fähigkeit von *Formica exsecta*, Pflanzenteile zu zerschneiden, beruht auf ihrem

festen Biss (COLLINGWOOD 1979). Dass die Art weniger als *Formica* s. str. vom Braunbären (*Ursus arctos*) als Nahrung genutzt wird, mag neben der geringeren Ausbeute in Folge geringerer Volks- und Körpergrößen auch mit der besonderen Beißkraft der Kerbameisen zusammenhängen (SEIFERT 2007). Einen Zusammenhang zwischen der Beißkraft und den auffälligen Hinterhauptsecken zu suchen, ist naheliegend (z.B. FOREL 1921-23, DLUSSKY 1964). DIETRICH (1998) formulierte eine konkrete Hypothese aus, der zu Folge die Hinterhauptsecken, die spezifische Lage des Ansatzpunkts der Mandibularmuskulatur an den Mandibeln und das Vorhandensein präbasaler Mandibelzähne nach dem Hebelgesetz zu einer erhöhten Beißkraft führen sollten. Ein empirisches Testen dieser Hypothese ist noch ausständig; vergleichende Untersuchungen an verschiedenen *Formica* Untergattungen wären ein lohnendes Betätigungsfeld für Biomechaniker.

### **Kampfverhalten – Waldameisen werden enthauptet, Sklavenameisen geduldet**

Arbeiterinnen von *Formica exsecta* sind sehr aggressiv, besonders im Frühling (KATZERKE et al. 2006). Wie allen Schuppenameisen (Formicinae) fehlt ihnen der Stachel, und sie produzieren Ameisensäure in ihrer Giftdrüse, die in der Giftblase gespeichert und bei Bedarf über den Acidoporus (die von einem Borstenkranz umgebene Austrittsöffnung für Ameisensäure bei den Formicinae) abgespritzt werden kann (OTTO 2005). Sowohl mono- als auch polygyne Kolonien sind territorial und verteidigen ihren Gebietsanspruch gegen andere territoriale Ameisen (*Camponotus*, *Formica*, *Lasius*) heftig (CZECHOWSKI 1990, FOREL 1921-1923, PISARSKI 1982d). Die Beine und Fühler größerer Ameisen werden im Kampf von mehreren *Formica exsecta*-Arbeiterinnen gestreckt. Eine Arbeiterin steigt dann auf den Rücken der größeren Ameise und beißt dem Gegner den Kopf ab (KUTTER 1968); ähnlich wird auch der Nesteindringling *Dinarda maerkelii* (Staphilinidae) enthauptet (WASMANN 1908). Ameisen der Untergattung *Serviformica* begegnet *Formica exsecta* auffallend friedlicher als *Formica* s. str. (KUTTER 1968, PISARSKI 1982b, SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN 1988). Die Aufnahme von *Serviformica*-Arbeiterinnen in *Coptoformica*-Nester – ohne Verteidigung gegen die anfangs aggressiven *Serviformica* – wurde dokumentiert (KUTTER 1956, 1957). DIETRICH (1998) berichtete allerdings von Bissverletzungen bei und Köpfungen von *Formica* (*Serviformica*) *lemanii*-Arbeiterinnen sowie dem Eintrag der Köpfe ins *F. exsecta*-Nest. Er schlägt vor, dass *F. (Serviformica) lemani* im Territorium von *F. exsecta* als lebender Nahrungsspeicher dient. Die Beobachtung wurde im Mai gemacht (DIETRICH 1998) und im Frühling sollte der Nahrungsbedarf für *F. exsecta* tatsächlich besonders hoch sein (HILZENSAUER 1980).

### **Koloniestruktur – von monogynen Völkern bis zu Superkolonien**

Je nach Region bildet *F. exsecta* vorwiegend monogyn-monodome Kolonien (solche mit einer Königin und einem Nest) oder polygyn-polydome Kolonien (mehrere Königinnen, mehrere Nester) (PAMILO & ROSENGREN 1984, ROSENGREN et al. 1993, SEIFERT 2000, WERNER et al. 1979). In polygynen Nestern können mehrere hunderttausend Arbeiterinnen und mehrere Dutzend Königinnen leben (PISARSKI 1982a, SORVARI 2009). Kolonien können sich durch Zweignestbildung vergrößern (BLISS et al. 2003, CHUDZICKA 1982) und so zu sogenannten Superkolonien werden (KATZERKE et al. 2006, PAMILO & ROSENGREN 1984). Superkolonien sind ausgedehnte Nestverbände ohne Aggression

zwischen Angehörigen verschiedener Nester, was Individuen auch ermöglicht, sich innerhalb der Superkolonie frei von Nest zu Nest zu bewegen (STEINER et al. 2009). Solche Superkolonien können hunderte Nester zählen (BLISS et al. 2000, 2001, BUSCHINGER & JOCHUM 1999, CHERIX 1994) und Jahrzehnte überdauern (CHERIX 1994). Die größte bekannte Superkolonie umfasst über 1000 Nester und erstreckt sich über eine Fläche von über 17 Hektar (ERŐS et al. 2010). Nach WERNER et al. (1979) wird die Entstehung polydomer Kolonien und größerer Nester in der Nähe von Bäumen nicht nur durch klimatische Verhältnisse, sondern durch das Vorhandensein von Blattläusen (Aphidae) begünstigt. In England und Südfinnland dominieren monodome Populationen. Polygyn-polydome Kolonien sind aus den Alpen sowie Mittel- und Osteuropa bekannt (SEIFERT 2000, CZECHOWSKI et al. 2002, PISARSKI 1982a). Arbeiterinnen aus monogynen Nestern sind größer als jene aus polygynen (SEIFERT 2007), möglicherweise weil das hochwertige Drüsensekret der Arbeiterinnen in polygynen Völkern für die größere Zahl der bevorzugt behandelten Königinnen verbraucht wird, sodass die Arbeiterinnenlarven weniger davon erhalten und kleiner werden (OTTO 2005).

### **Innerartliche Aggression**

Zwischen monogynen Nestern ist die intraspezifische Aggressivität sehr hoch (CZECHOWSKI 1990, PISARSKI 1982c), zwischen polygyn-monodomen bereits geringer und zwischen polygyn-polydomen Kolonien schwach (MARTIN et al. 2009, SKIBIŃSKA 1982, WERNER et al. 1979). Zwischen letzteren fehlt Aggression oft sogar völlig (BOURKE & FRANKS 1995, CHUDZICKA 1982, HÖLLDOBLER & WILSON 1977, KATZERKE et al. 2006, KÜMMERLI & KELLER 2007, MARTIN et al. 2009, PISARSKI 1982a, c) – es ist eine Superkolonie entstanden. KATZERKE et al. (2006) konnten feststellen, dass die Erkennung von Angehörigen anderer Nester derselben Superkolonie jahreszeitlich variiert: Das Ausmaß der Aggression korrelierte im Frühling positiv mit der Distanz zwischen den Nestern, im Sommer und Herbst blieb Aggression aus. Als wahrscheinliche Ursache für den Verlust von Aggression nach dem Frühling wird olfaktorische Homogenisierung durch freien Arbeiterinnenwechsel zwischen den Nestern der Superkolonie genannt.

### **Phänologie und Schwarmverhalten**

Im mitteleuropäischen Tiefland beginnt die Eiablage Ende März, mit zunehmender Seehöhe und weiter im Norden deutlich später. Aus Frühlingseiern monogynen Kolonien entstehen hauptsächlich Geschlechtstiere, nur zu 5 % Arbeiterinnen, bei polygynen Kolonien kann der Arbeiterinnenanteil der Frühlingseier bis zu 50 % betragen. Die Hauptquelle für die Arbeiterinnenproduktion sind jedoch Eier aus dem Spätfrühling und Sommer (SEIFERT 2007).

*Formica exsecta* schwärmt durchschnittlich am 28. Juli (+/- 18 Tage, n = 44), die früheste Geschlechtstierbeobachtung (innerhalb von Nestern) stammt vom 10. Juni, die späteste vom 4. September (SEIFERT 2007), wobei HILZENSAUER (1980) noch am 15. und 17. September Schwarmflüge beobachten konnte. Der Schwarmflug findet zwischen 05.30 und 12.20 Uhr statt, die ersten Alaten (geflügelten Geschlechtstiere) fliegen los, sobald Sonnenlicht den Hügel trifft (SEIFERT 2007). Bei einer Beobachtung im Müritz-Nationalpark betrug die Lufttemperatur 15 °C (BLISS & KATZERKE 2008). Vollständige Bewölkung oder Wind verhindern das Schwärmen. Nur etwa 30 % der Königinnen



polydome Kolonien fliegen zu den Paarungsplätzen, die anderen werden im Nest begattet. Als Massenpaarungsplätze dienen Hügelkuppen. Dort versammeln sich auch die Männchen. Die Begattung erfolgt am Boden. Weibchen versuchen die Männchen abzuschütteln und wegzubeißen, was als Fitnesstest für die potenziellen Kopulationspartner interpretiert wird (SEIFERT 2007). Aus der negativen Korrelation zwischen genetischer Verwandtschaft von monogynen Königinnen und ihrer Nestdistanz ist zu schließen, dass Königinnen wenig zur Fernausbreitung neigen. Bei Männchen tritt die Korrelation nicht auf (SUNDSTRÖM et al. 2003), sie verbreiten sich teilweise weiter (FORTELIUS et al. 1987).

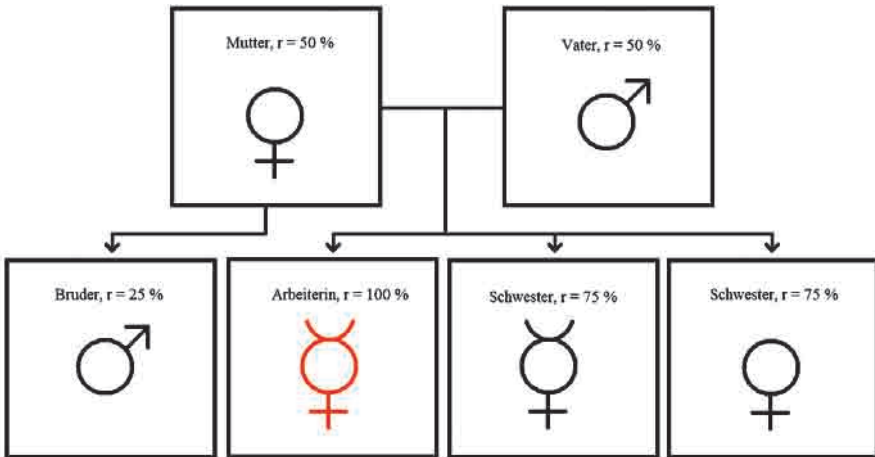
### **Alternative Paarungsstrategien: Männchen-Größendimorphismus**

Bei Männchen von *Formica exsecta* liegt ein Größendimorphismus vor (FORTELIUS et al. 1987, SEIFERT 2007). Es werden Mikraner (kleine Männchen) von Makranern (große Männchen) unterschieden. Mikraner erscheinen später im Jahr, haben eine kürzere Aktivitätsphase und breiten sich weiter aus. Sie treten häufiger in polydomen Kolonien auf und sind zahlreicher als die Weibchen. Makraner treten häufiger in monodomen Populationen auf, das Geschlechterverhältnis ist dabei etwa 1:1. Folgendes ökologisch-evolutive Erklärungsmodell zum adaptiven Wert der beiden Morphen wurde diskutiert (FORTELIUS et al. 1987): Makraner verbreiten sich weniger weit und paaren sich mit verwandten Weibchen. Sie könnten mehr Sperma produzieren und größeren Paarungserfolg haben. Sie könnten die bewährte Morphe in der Anfangszeit einer Kolonie darstellen, bevor Polygynie besteht. Mikraner könnten in Fällen örtlicher Ressourcenknappheit die adaptive Morphe darstellen – sie breiten sich weiter aus, verpaaren sich mit nicht verwandten Weibchen und verbreiten so die Gene in größerem Radius, wenn die Superkolonie überbevölkert ist. Im Zyklus von monogyn-monodomen über polygyn-monodomen bis zu polygyn-polydomen Kolonie sollten somit anfangs hauptsächlich Makraner, später hauptsächlich Mikraner produziert werden.

### **Sozialbiologie – Arbeiterinnen verfüttern männliche Larven an ihre Schwestern**

Hymenopteren haben ein haplodiploides Geschlechtsbestimmungssystem: Weibchen sind diploid, Männchen aber sind haploid, entstehen aus unbefruchteten Eiern und geben ihr gesamtes Genom an ihre Töchter weiter (Söhne haben sie naturgemäß keine). Außerdem sind Ameisen eusozial – die immer weiblichen Arbeiterinnen pflanzen sich in der Regel nicht fort (und können höchstens unbefruchtete Eier legen, die sich zu Männchen entwickeln), sondern unterstützen die Fortpflanzung der Königin(nen). Die Haplodiploidie führt zu komplexen Verwandtschaftsverhältnissen und in Zusammenhang mit der Eusozialität zu Konflikten im sozialen Gefüge (z. B. CROZIER & PAMILO 1996, HAMILTON 1964, WILSON 1975, STEINER et al. 2009). Die einfachste Situation stellt ein monogyn-monandrisches Volk dar, also ein Volk mit einer einzigen Königin, die sich mit nur einem Männchen gepaart hat. Hier sollte der Verwandtschaftsgrad zwischen Arbeiterinnen sowie zwischen Arbeiterinnen und ihren Schwestern, die sich zu Königinnen entwickeln, durchschnittlich 75 % betragen, weil eben jedes Weibchen vom Vater das gesamte Genom vererbt bekommt. Die Verwandtschaft einer Arbeiterin zu einem Bruder sollte aber nur 25 % betragen (Abb. 5). Falls die Arbeiterinnen die Geschlechterverteilung bei Nachkommen kontrollieren, sollte daher 75 % der Energie zur Nachkommensaufzucht in

die Produktion von Weibchen fließen, 25 % in die der Männchen. Nach Interesse der Königin hingegen sollte der Aufwand für die Produktion weiblicher und männlicher Geschlechtstiere gleich groß sein (TRIVERS & HARE 1976). Daraus ergibt sich ein offensichtliches Konfliktpotenzial zwischen Arbeiterinnen und Königin. Die Befunde von *Formica exsecta* von SUNDSTRÖM et al. (1996) können in diesem Sinne interpretiert werden: Arbeiterinnen monogyn-monandrischer Völker töten männliche Larven, um das Verhältnis der Geschlechtstiere auf bis zu 69:31 zu Gunsten der Schwestern zu verschieben, was die Gesamtfitness der Arbeiterinnen erhöht. Die männlichen Larven werden erst kurz vor der Verpuppung getötet und sehr wahrscheinlich an jetzt exponenziell wachsende Königinnen-Larven verfüttert. Nur bei übermäßig hohem Nahrungsangebot können Männchen auch in höherer Zahl in monogyn-monandrischen Völkern überleben (CHAPUISAT et al. 1997). Bei Kolonien mit einer polyandrischen Königin kommt das Töten männlicher Larven nicht vor, mutmaßlich weil die Differenz des Verwandtschaftsgrades zwischen männlichen und weiblichen Geschwistern durchschnittlich zu gering ist (SUNDSTRÖM et al. 1996).



**Abb. 5:** Vererbungsprinzip Haplo-Diploidie: Dargestellt ist der Verwandtschaftsgrad ( $r$ ) zu den Eltern (50 %) und den Geschwistern (25 bzw. 75 %) aus der Sicht einer *Formica exsecta*-Arbeiterin (rotes ♀-Symbol) einer monogyn-monandrischen Kolonie. Männchen sind haploid und entstehen aus unbefruchteten Eiern. ♀: Arbeiterin, ♀: Königin, ♂: Männchen. Grafik: H. C. Wagner.

### Sozialparasitische Koloniegründung mittels Sklavenameisen

Alle Arten der Untergattung *Coptoformica* (ebenso *Formica* s. str. und *Raptiformica*) gründen ihre Nester als temporäre Sozialparasiten (BUSCHINGER 2009, SEIFERT 2007), d.h. eine Jungkönigin benötigt die Arbeiterinnen einer anderen Ameisenart, um eine eigene Kolonie aufzubauen. Als Wirte fungieren Hilfsameisen der Untergattung *Serviformica*. Die Fähigkeit zur unabhängigen Koloniegründung ging bei *Coptoformica* verloren (KUTTER 1968). Es gibt mehrere Nachweise für temporären Sozialparasitismus bei *F. lemani* und *F. fusca* (FOREL 1874, COLLINGWOOD 1979, KUTTER 1968, PISARSKI 1982b). Bei Mischnestfunden des Erst- und Zweitautors in Österreich handelte es sich

um die Wirtsart *F. lemani* ( $n = 3$ ). Als weiteren Wirt vermutet SEIFERT (2007) *F. cunicularia*. Die Sklaven helfen der fremden Königin beim Heranziehen ihrer Brut, und die *Serviformica*-Arbeiterinnen sterben im Laufe der folgenden Jahre. Die Arbeiterinnen von *F. exsecta* haben die Tätigkeiten im Staat dann völlig übernommen. Nach PISARSKI (1982a) sind die Königinnen nur bei der Übernahme von weiselosen *Serviformica*-Kolonien (Kolonien, die die eigene Königin verloren haben) erfolgreich, was zur Beobachtung von WASMANN (1908) passt. KUTTER (1968) vermutet hingegen die Möglichkeit einer Eliminierung der Wirtskönigin, was durch die Beobachtungen von Dekapitierung (DIETRICH 1998) möglicherweise unterstützt wird. Monogyne Kolonien akzeptieren in Folge der hohen Aggression der Arbeiterinnen keine fremden Königinnen. Angeblich müssen monogyne Kolonien weiselos werden, um die Einwanderung mehrerer fremder Königinnen und somit Polygynie der Kolonie zu ermöglichen (SEIFERT 2007).



**Abb. 6:** Arbeiterin von *Formica lemani* mit Larve. Als häufigste Ameise der montanen und subalpinen Stufe der Ostalpen (DIETRICH 2001, EICHHORN 1971, FRANZ 1943, KOFLER 1978, WAGNER 2010) ist sie in Österreich wohl der Hauptwirt (vgl. GLASER et al. 2010) der temporär sozialparasitischen *F. exsecta*. Foto: G. Kunz; Hochzinödl, NP Gesäuse, Steiermark, 25. Juli 2009.

### Danksagung

Wir bedanken uns bei Dr. Peter Bliss (Halle), Prof. Dr. Anton Stabentheiner (Graz), Prof. Liselotte Sundström (Helsinki) und bei Mag. Franziska Anderle (Wien) für Hilfe bei der Literaturbeschaffung, bei Dr. Irene Schatz (Innsbruck) für Informationen über myrmekophile Staphiliniden bei *F. exsecta*, bei Mag. Gernot Kunz (Graz) für die Erlaubnis zur Veröffentlichung von Fotos, für das Kopieren und Übersenden von Literaturkopien, und bei Dr. Christian Komposch (Graz) für wertvolle Tipps bei der Verfassung des Manuskripts und der Bearbeitung von Abb. 2 und 3.

## Zusammenfassung

Das Insekt des Jahres 2011, die Große Korbameise *Formica exsecta* NYLANDER, 1846, wird vorgestellt. Wir geben dabei Streiflichter zu folgenden Aspekten: Systematische Stellung, Morphologie der Untergattung *Coptoformica*, paläarktische Gesamtverbreitung, Nestarchitektur, Thermoregulation, Ameisengäste und Feinde, Ernährung, Beißkraft, Kampfverhalten, Koloniestruktur, intraspezifische Aggression, Phänologie und Schwarmverhalten, Männchen-Dimorphismus, Sozialbiologie und temporärer Sozialparasitismus.

Details zur Verbreitung in Österreich, zur Ökologie und zur Gefährdung finden sich in GLASER et al. (2010).

## Literatur

- ATANASSOV N. (1983): Der Einfluß von Braunbären auf (*Ursus arctos* L.) auf die Nester von Waldameisen der Gattung *Formica* in Bulgarien. — *Waldhygiene* **15**: 7-14.
- BLISS P. & A. KATZERKE (2007): Fehlt *Formica exsecta* in Mitteldeutschland? (Hymenoptera: Formicidae). — *Ameisenschutz aktuell* **21** (2): 102-104.
- BLISS P. & A. KATZERKE (2007): Weitere Daten zur erloschenen *Formica exsecta*-Kolonie am Specker-Horst-Weg (Müritz-Nationalpark). — *Ameisenschutz aktuell* **22** (3): 90.
- BLISS P., KATZERKE A., MERKEL K. & M. WALLASCHEK (2002): Ameisenhügel als Eiablageorte von Heuschrecken (Saltatoria). — *Ameisenschutz aktuell* **16** (4): 99-105.
- BLISS P., KATZERKE A. & R.F.A. MORITZ (2000): *Formica exsecta* NYLANDER, 1846 (Hym., Formicidae) im Müritz-Nationalpark. — *Entomologische Nachrichten und Berichte* **44** (4): 283-284.
- BLISS P., KATZERKE A., MORITZ R.F.A. & P. NEUMANN (2003): Ecosystem engineering by moles (*Talpa europaea*) facilitates nest founding by mound-building ants (*Formica exsecta*). — In: STÄDLER J., HENSEN I., KLOTZ S. & H. FELDMANN (eds.), *Biodiversity – from patterns to processes*. — Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie **33**: 522.
- BLISS P., KATZERKE A. & P. NEUMANN (2005): Nest founding in the wood ant *Formica exsecta*: the role of grasses in initial mound construction. — In: FROUZ J. (ed.): *Abstracts Central European Workshop in Myrmecology, České Budějovice, 24-25th April 2005*, Academy of Sciences of the Czech Republic, Institute of Soil Biology, p. 22, ISBN 86525-06-06.
- BLISS P., KATZERKE A. & A. RESETARITZ (2000): Blindschleichen (*Anguis f. fragilis*) in Nestern der Korbameise *Formica (Coptoformica) exsecta*. — *Zeitschrift für Feldherpetologie* **7**: 230-233.
- BLISS P., SCHRÖDER H., KATZERKE A. & R.F.A. MORITZ (2001): Standort und Struktur eines Kolonieverbandes der Großen Korbameise (*Formica exsecta*) im Müritz-Nationalpark (Hymenoptera, Formicidae). — *Archiv der Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg XL*: 5-23.
- BOER P., BOTTING P., DIJKSTRA P. & H. VALLENDUUK (1995): *Formicoxenus nitidulus* in Nederland als Gast in *Formica*-nesten (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae). — *Entomologische Berichten* **55**: 1-3.
- BOURKE A.F.G. & N.R. FRANKS (1995): *Social evolution in ants*. — Princeton University Press, Princeton.
- BUSCHINGER A. (2009): Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). — *Myrmecological News* **12**: 219-235.
- BUSCHINGER A. & C. JOCHUM (1999): Natur aus zweiter Hand: Ameisen im UNESCO-Welterbe Grube Messel bei Darmstadt. — *Ameisenschutz aktuell* **13** (4): 81-90.
- CHAPUISAT M., SUNDSTRÖM L. & L. KELLER (1997): Sex-ratio regulation: the economics of fratricide in ants. — *Proceedings of the Royal Society B* **264**: 1255-1260.

- CHERIX D. (1994): Etudes à long terme au PNS: L'exemple des fourmis. — *Cratschla* **2**: 39-44.
- CHUDZICKA E. (1982): Développement de colonies de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. In: PISARSKI B. (ed.), Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce *Formica (Coptoformica) exsecta* NYL. (Hymenoptera, Formicidae). — *Memorabilia Zoologica* **38**: 205-237.
- COLLINGWOOD C.A. (1979): The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. — *Fauna Entomologica Scandinavica* **8**: 1-174.
- CROZIER R.H. & P. PAMILO (1996): Evolution of social insect colonies, sex allocation and kinselection. — Oxford University Press, Oxford.
- CZECHOWSKI W. (1990): Intraspecific conflict in *Formica exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). — *Memorabilia Zoologica* **44**: 71-81.
- CZECHOWSKI W., RADCHENKO A. & W. CZECHOWSKA (2002): The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Poland. — Warszawa, 200 pp.
- DIETRICH C.O. (1998): Plünderung eines *Formica lemani*-Volkes durch *Formica exsecta* (Hymenoptera: Formicidae) am Göller (Österreich: Niederösterreich) mit einer funktionellen Deutung des Beißverhaltens der *Formica exsecta*-Gruppe. — *Myrmecologische Nachrichten* **2**: 19-34.
- DIETRICH C.O. (2001): Erfassung der Ameisen (Hymenoptera: Formicidae) im Rahmen des LIFE-Projektes Wildnisgebiet Dürrenstein. — In: LIFE-Projekt Wildnisgebiet Dürrenstein, Forschungsbericht. Amt der NÖ Landesregierung, Abteilung Naturschutz, St. Pölten: 231-258.
- DIETRICH C. & E. STEINER (2009): Das Leben unserer Ameisen – ein Überblick. — *Denisia* **25**: 7-36.
- DLUSSKY G.M. (1964): Murav'i podroda *Coptoformica* roda *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) SSSR. — *Zoologicheskii Zhurnal* **43**: 1026-1040.
- DLUSSKY G.M. (1967): Muravi roda *Formica*. Izdatel'stvo "Nauka". — Moskow, 237 pp.
- ECKSTEIN K. (1937): Die Nester der Waldameisen *Formica rufa* L., *Formica truncicola* NYL. und *Formica exsecta* (NYL.). — *For. Mitteilungen aus Forstwirtschaft und Forstwissenschaft* **8**: 635-685.
- EICHHORN O. (1971): Zur Verbreitung und Ökologie von *Formica fusca* L. und *F. lemani* BONDROIT in den Hauptwaldtypen der mitteleuropäischen Gebirgswälder (zugleich ein Beitrag zum "Weißtannenproblem" im Thüringer Wald). — *Zeitschrift für angewandte Entomologie* **68**: 337-344.
- ELGMORK K. & J. KAASA (1998): Food habits and foraging of the brown bear *Ursus arctos* in central south Norway. — *Ecography* **15**: 101-110.
- ERŐS K., MARKÓ B., GÁL C., CZEKES Z. & C. ENIKŐ (2010, "2009"): Sharing versus monopolizing: distribution of aphid sources among nests within a *Formica exsecta* Nylander (Hymenoptera: formicidae) supercolony. — *Israel Journal of Entomology* **39**: 105-127.
- FELLNER T., BOROVSKY V. & K. FIEDLER (2009): First records of the dacetine ant species *Pyramica argiola* (EMERY, 1869) (Hymenoptera: Formicidae) from Austria. — *Myrmecological News* **12**: 167-169.
- FOREL A. (1874): Les fourmis de la Suisse. — *Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die Gesamten Naturwissenschaften* **26**: 1-447.
- FOREL A. (1921-23): Die Welt der Ameisen. — Zürich, 275 pp.
- FORTELIUS W., PAMILO P., ROSENGREN R. & L. SUNDSTRÖM (1987): Male size dimorphism and alternative reproductive tactics in *Formica exsecta* ants (Hymenoptera, Formicidae). — *Annales Zoologici Fennici* **24**: 45-54.
- FRANCOEUR A., LOISELLE R. & A. BUSCHINGER (1985): Biosystematique de la tribu Leptothoracini: 1. Le genre *Formicoxenus* dans la region holarctique. — *Le Naturaliste Canadien* **112**: 343-403.

- FRANZ H. (1943): Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern. Beitrag zur tiergeographischen und -soziologischen Erforschung der Alpen. — Denkschriften der Akademie der Wissenschaften in Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse **107**: 1-552.
- GJELSVIK N. (2010): Temperaturen i maurtuer. Spiller klimaet noen rolle for tuetemperaturene? — Insekt Nytt **35** (3): 5-13.
- GLASER F. (1999): Verbreitung, Habitatbindung und Gefährdung der Untergattung *Coptoformica* (Hymenoptera: Formicidae) in Österreich. — Myrmecologische Nachrichten **3**: 55-62.
- GLASER F. (2005): Rote Liste gefährdeter Ameisen Vorarlbergs. Vorarlberger Naturschau — Rote Listen **3**, 128 pp.
- GLASER F. & H. MÜLLER (2003): Wiederfund von *Formica (Coptoformica) foreli* BONDROIT, 1918 und erster sicherer Nachweis von *Formica (C.) pressilabris* NYLANDER, 1846 in Österreich (Hymenoptera, Formicidae). — Myrmecologische Nachrichten **5**: 1-5.
- GLASER F., AMBACH H., MÜLLER H., SCHLICK-STEINER B.C., STEINER F.M. & H.C. WAGNER (2010): Die Große Kerbameise *Formica exsecta* NYLANDER, 1846 (Hymenoptera, Formicidae). Verbreitung, ökologische Aspekte und Gefährdung des Insekts des Jahres 2011 in Österreich. — Beiträge zur Entomofaunistik **11**: 107-119.
- GLASER F. & B. SEIFERT (1999): Erstfund von *Formica suecica* ADLERZ, 1902 in Mitteleuropa. — Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft **72**: 83-88.
- GOROPASHNAYA A.V., FEDOROV V.B., SEIFERT B. & P. PAMILO (2007): Phylogeography and population structure in the ant *Formica exsecta* (Hymenoptera, Formicidae) across Eurasia as reflected by mitochondrial DNA variation and microsatellites. — Annales Zoologici Fennici **44**: 462-474.
- GÖSSWALD K. (1989): Die Waldameise. Biologie, Ökologie und forstliche Nutzung. Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten. Bd. I. — Wiesbaden, 660 pp.
- GÖSSWALD K., KNEITZ G. & G. SCHIRMER (1965): Die geographische Verbreitung der hügelbauenden *Formica*-Arten. — Zoologisches Jahrbuch der allgemeinen Zoologie **92**: 369-404.
- GROVER C.D., DAYTON K.C., MENKE S.B. & D.A. HOLWAY (2008): Effects of aphids on foliar foraging by Argentine ants and the resulting effects on other arthropods. — Ecological Entomology **33**: 101-106.
- HAMILTON W.D. (1964): The genetical evolution of social behaviour, I, II. — Journal of Theoretical Biology **7** (1): 1-52.
- HILLER M. (1958): Die Ameise. — Entomologisches Nachrichtenblatt **5** (3): 2-3.
- HILZENSAUER H.G. (1980): Zur Biologie und Ökologie von *Coptoformica exsecta* (NYLANDER, 1846) in der subalpinen Stufe des Patscherkofels (Tirol, Österreich) (Insecta: Hymenoptera, Formicidae). — Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck **67**: 173-184.
- HÖLLDOBLER B. & E.O. WILSON (1977): The number of queens: an important trait in ant evolution. — Naturwissenschaften **64**: 8-15.
- HORION A. (1967): Faunistik der Mitteleuropäischen Käfer, Bd. XI. Staphylinidae, 3. Teil Habrocerinae bis Aleocharinae (ohne Subtribus Athetae). — Überlingen/Bodensee, 419 pp.
- KARAMAN M.G. (2009): An introduction to the ant fauna of Macedonia (Balkan Peninsula), a check list (Hymenoptera, Formicidae). — Natura Montenegro **8** (3): 151-162.
- KATZERKE A., BLISS P. & R.F.A. MORITZ (2010): Size matters: mole (*Talpa europaea*) ill's and nest-site selection of the ant *Formica exsecta*. — Population Ecology **52**: 271-277.
- KATZERKE A., NEUMANN P., PIRK C.W.W., BLISS P. & R.F.A. MORITZ (2006): Seasonal nestmate recognition in the ant *Formica exsecta*. — Behavioral Ecology and Sociobiology **61**: 143-150.
- KOFLER A. (1978): Faunistik der Ameisen (Insecta: Hymenoptera: Formicoidea) Osttirols (Tirol, Österreich). — Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck **65**: 117-128.

- KRAUSSE A. (1915): Über *Formica rufa*, *exsecta* und *fusca* (Nestmaterial und Stielchenschuppe). Archiv für Naturgeschichte **A 81**: 153-157.
- KÜMMERLI R. & L. KELLER (2007): Contrasting population genetic structure for workers and queens in the putatively unicolonial ant *Formica exsecta*. — Molecular Ecology **16**: 4493-4503.
- KUTTER H. (1956): Beiträge zur Biologie palaearktischer *Coptoformica* (Hym. Form.). — Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft **29**: 1-18.
- KUTTER H. (1957): Zur Kenntnis schweizerischer *Coptoformica*-Arten. — Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft **30**: 1-24.
- KUTTER H. (1968, "1969"): Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. — Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich **113** (5): 1-62.
- MARTIN S.J., HELANTERÄ H., KISS K., LEE Y.R. & F.P. DRIFFHOUT (2009): Polygyny reduces rather than increases nestmate discrimination cue diversity in *Formica exsecta* ants. — Insectes Sociaux **56** (4): 375-383.
- OTTO D. (2005): Die Roten Waldameisen. *Formica rufa* L. und *Formica polyctena* FÖRST. — Hohenwarsleben, 192 pp.
- PAMILO P. & R. ROSENGREN (1984): Evolution of nesting strategies of ants: genetic evidence from different population types of *Formica* ants. — Biological Journal of the Linnean Society **21**: 331-348.
- PISARSKI B. (1982a): Bionomie de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. — Memorabilia Zoologica **38**: 31-51.
- PISARSKI B. (1982b): Fondation et développement des nouvelles sociétés de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. — Memorabilia Zoologica **38**: 53-65.
- PISARSKI B. (1982c): Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). — Memorabilia Zoologica **38**: 1-281.
- PISARSKI B. (1982d): Territoires et territorialisme de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. — Memorabilia Zoologica **38**: 163-203.
- PUNTILLA P. (1996): Succession, forest fragmentation, and the distribution of wood ants. — Oikos **75**: 291-298.
- REISER R. (2010): Kerbameise (*Coptoformica exsecta*) auf der Priesbergalm im Nationalpark Berchtesgaden. — Ameisenschutz aktuell **2**: 37-39.
- ROSENGREN R., FORTELIUS W., LINDSTRÖM K. & A. LUTHER (1987): Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. — Annales Zoologici Fennici **24**: 147-155.
- ROSENGREN R., SUNDSTRÖM L. & W. FORTELIUS (1993): Monogyny and polygyny in *Formica* ants: the result of alternative dispersal tactics. — In: KELLER L. (ed.), Queen number and sociality in insects. Oxford University Press, Oxford, U.K., 308-333.
- SAVOLAINEN R. & K. VEPSÄLÄINEN (1988): A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. — Oikos **51**: 135-155.
- SCHULTZ R. & B. SEIFERT (2007): The distribution of the subgenus *Coptoformica* MÜLLER, 1923 (Hymenoptera: Formicidae) in the Palaearctic Region. — Myrmecological News **10**: 11-18.
- SEIFERT B. (2000): A taxonomic revision of the ant subgenus *Coptoformica* MUELLER, 1923 (Hymenoptera: Formicidae). — Zoosystema **22** (3): 517-568.
- SEIFERT B. (2007): Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. — Görlitz, 368 pp.
- SKIBIŃSKA E. (1982): L'étude du phénomène de la monogynie et de la polygynie chez *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. — In: PISARSKI B. (ed.), Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). — Memorabilia Zoologica **38**: 67-111.
- SORVARI J. (2009): Foraging distances and potentiality in forest pest insect control: an example with two candidate ants. — Myrmecological News **12**: 211-215.

- STEINER A. (1929): Temperaturuntersuchungen in Ameisennestern mit Erdkuppeln, im Nest von *Formica exsecta* NYL. und in Nestern unter Steinen. — Zeitschrift für vergleichende Physiologie **9**: 1-66.
- STEINER F.M., CROZIER R.H. & B.C. SCHLICK-STEINER (2009): Colony structure. — In: LACH L., PARR C.L. & K.L. ABBOTT (Hrsg.), Ant ecology. Oxford University Press, Oxford, pp. 177-193.
- STYRSKY J.D. & M.D. EUBANKS (2007): Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. — Proceedings of the Royal Society **B 274**: 151-164.
- SUNDSTRÖM L., CHAPUISAT M. & L. KELLER (1996): Conditional manipulation of sex ratios by ant workers, a test of kin selection theory. — Science **274**: 993-995.
- SUNDSTRÖM L., KELLER L. & M. CHAPUISAT (2003): Inbreeding and sex-biased gene flow in the ant *Formica exsecta*. — Evolution **57** (7): 1552-1561.
- SWENSON J.E., JANSSON A., RIGG R. & F. SANDEGREN (1999): Bears and ants: myrmecophagy by brown bears in central Scandinavia. — Canadian Journal of Zoology **77**: 551-561.
- TRIVERS R.L. & H. HARE (1975): Haplodiploidy and the evolution of the social insects. — Science **191**: 250-263.
- WAGNER H.C. (2010): Ein Beitrag zu den Ameisen (Formicidae) in höheren Lagen des Nationalparks Gesäuse. — Schriften des Nationalparks Gesäuse **5**: 116-127.
- WASMANN E. (1908): Eine natürliche Adoptionskolonie *exsecta-fusca* und Versuche mit derselben. — Biologisches Centralblatt **28**: 298-306.
- WAY M.J. (1963): Mutualism between ants and honeydew-producing homoptera. — Annual Review of Entomology **8**: 307-344.
- WERNER P., CATZEFLIS F. & D. CHERIX (1979): A propos du polycalisme chez *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. — In: CHERIX D. (ed.). Ecologie des Insectes Sociaux. Lausanne: 115-126.
- WILSON E.O. (1975): Sociobiology. The new synthesis. — Cambridge, Massachusetts and London, 697 pp.

Anschriften der Verfasser: Bakk. Herbert Christian WAGNER  
c/o ÖKOTEAM – Institut für Tierökologie und Naturraumplanung  
Bergmannsgasse 22, 8010 Graz  
Institut für Zoologie  
Karl-Franzens-Universität Graz  
Universitätsplatz 2, 8010 Graz, Österreich  
E-Mail: heriwagner@yahoo.de

Mag. Florian GLASER  
Technisches Büro für Biologie  
Walderstr. 32, 6067 Absam, Österreich  
E-Mail: florian.glaser@aon.at

Univ.-Prof. Dr. Birgit C. SCHLICK-STEINER  
Dr. Florian M. STEINER  
Molekulare Ökologie  
Institut für Ökologie  
Universität Innsbruck  
Technikerstr. 25, 6020 Innsbruck, Österreich  
E-Mail: birgit.schlick-steiner@uibk.ac.at;  
florian.m.steiner@uibk.ac.at