

Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Bern

Band: - (1924)

Artikel: Die Bedeutung der Ameise in der Pflanzengeographie

Autor: Stäger, R.

DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-319317>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 28.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Rob. Stäger.

Die Bedeutung der Ameise in der Pflanzengeographie.

Die Pflanzengeographie oder Geobotanik, die, je länger je mehr neben den Einflüssen des Klimas und des Bodens auf die Vegetation auch die Beziehungen der Pflanzen unter sich, zum Menschen und zum Tiere in den Bereich ihrer Betrachtungen zieht, hat bisher der Tätigkeit der Ameise innerhalb ihres Gebietes nicht sonderlich grosse Beachtung geschenkt, obwohl sie in verschiedener Hinsicht eine bedeutende Rolle spielt. Einzig Rutger Sernander erkannte ihren Wert für die Verbreitung vieler Pflanzensamen. Im Jahre 1906 erschien seine Arbeit «Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren», in der er einerseits die Anpassung einer grossen Anzahl von Pflanzen an die Verbreitung durch Ameisen andererseits die tatsächliche Wirksamkeit dieser Verbreitungsweise nachwies.

Alle Myrmekochoren sind Wald- oder Ruderalpflanzen. Ihre Hauptverbreitungszentren liegen in der mitteleuropäischen Laubwald- und in der Mittelmeerregion (Sernander). Wir werden später sehen, dass Samenverbreitung durch Ameisen auch über der Waldgrenze vorkommt.

Franz v. Buchenau¹⁾ beschrieb 1876 die Flora der Maulwurfs- und Ameisenhaufen um Bremen und bemerkte ihre von der Umgebung abweichende Zusammensetzung, ohne deren tiefen Grund zu erkennen. Eine ähnliche Publikation erschien 1911 von Edward Lubicz Niegabitowski.²⁾ In Ostgalizien findet man nach diesem Autor sehr bedeutende Flächen von Wiesen- und Weideland, die mit kleinen kuppelartigen Erdnestern von *Lasius flavus* bedeckt

¹⁾ Die Flora der Maulwurfshaufen. In «Die landwirtsch. Versuchs-Stationen». Bd. XIX. Berlin 1876. Verl. von Wiegandt, Hempel & Parey.

²⁾ Erdhügelbildung durch Ameisen auf Weiden in Ostgalizien. In Odbitka z czasopisma Polskiego Towarzystwa Przyrodników im. Kopernika Kosmos XXXV. Lwów, 1911.

sind und die diesen Gegenden ein sehr eigenartiges und charakteristisches Gepräge verleihen. Ueberzogen sind diese kleinen Hügel mit einer mehr oder weniger xerophytischen Flora. Einige Jahre früher hatte Nils Holmgren¹⁾ in den Sümpfen Lapplands die Oberbauten von *Formica exsecta* beobachtet. Sie scheinen dort eine häufige Erscheinung zu sein und wenn auch nicht durch ihre Grösse, so doch durch ihre Häufigkeit aufzufallen. Diese Ameisenhaufen werden stetig durch die Invasion von *Polytrichum strictum* bedroht, indem der Moosteppich, von der Basis her aufsteigend, allmählich das ganze Nest überzieht und infolge der zunehmenden Feuchtigkeit die Bewohner Schritt für Schritt daraus vertreibt. Die Kolonie wird dadurch immer kleiner und nur noch im obersten Teil des bewachsenen Haufens befindet sich schliesslich ein kleiner Ameisenrest, bis auch er zur Auswanderung gezwungen wird. Schliesslich wird dann der ganze einstige Ameisenhaufen von dem *Polytrichum*-rasen in Besitz genommen. Doch nicht allzulange soll sich das *Polytrichum* seines Sieges freuen; denn bald wird es seinerseits von einem anderen Eindringling, dem *Sphagnum*, verdrängt. So geht endlich aus dem ehemaligen Ameisenhaufen ein Torfmooshügel hervor, auf dem im Lauf der Zeiten noch eine ganze Reihe anderer niederer Pflanzen sich ansiedeln.

Ich selbst habe 1919 in meinem populär gehaltenen Schriftchen «Erlebnisse mit Insekten»²⁾ Sukzessionen auf Ameisenhügeln voralpiner Magermatten beschrieben, die in entgegengesetzter Richtung sich vollziehen und mit Waldanflug endigen. Wir werden später noch mehr hierüber hören.

Nicht unerwähnt lasse ich Max Oettlis «Beiträge zur Ökologie der Felsflora»,³⁾ worin er den Ameisen bei der Füllung von Felsspalten mit Humus infolge ihres Nestbaus einen gewissen Wert zuschreibt. Der Detritus aus einer schmalen, von Ameisen bewohnten Spalte betrug ca. 26% Humus.

Dies ist so ziemlich alles, was ich in der mir zugänglichen pflanzengeographischen Literatur über die Tätigkeit der Ameise vorfand. Ich möchte nun hier über meine eigenen Ameisenbeobachtungen, insofern sie sich auf Geobotanik beziehen, berichten, die ich seit mehreren Jahren, besonders in den Alpen gemacht habe.

¹⁾ Ameisen als Hügelbildner in Sümpfen. Im Zoolog. Jahrb. 20. 1904.

²⁾ Bei Rascher & Cie., Zürich, 1919.

³⁾ Untersuchungen aus dem Kurfürsten- und Säntisgebiet. Jahrb. d. St. Galler Nat. Ges., 1903.

Wir werden daraus ersehen, dass der Einfluss der Ameise auf die Pflanzenwelt ein recht erheblicher und weit umfangreicher und manigfaltigerer ist, als man bisher annehmen zu dürfen glaubte.

I.

Die Bedeutung der Ameise als Verbreiterin von *Thesium alpinum* in der alpinen Stufe.

Nach Sernander haben die Myrmekochoren ihren Standort in Mitteleuropa im Laubwald.

Thesium alpinum ist zweifelsohne eine echte Myrmekochore. Es ist tachyspor und sein Blütenstiel unter dem unsterändigen Fruchtknoten hat sich zum Elaiosom, jenem fett- oder ölhaltigen Körper ausgebildet, der von den Ameisen so sehr begehrt ist. *Thesium alpinum* zählt zwar nicht zu den eigentlichen Alpenpflanzen im engern Sinn. Es gehört offenbar der Waldregion an; aber es steigt weit über die Waldgrenze hinaus und gesellt sich den echten hochalpinen Arten bei. Brockmann¹⁾ stellte die Pflanze im Puschlav noch bei 2520 m fest. Ich selbst sah sie häufig im Gebiet der Belalp und im Val d'Anniviers bis über 2400 m. Als grünbelaubte Schmarotzerin auf Graswurzeln erscheint sie zwar sporadisch, ist aber in der Zergstrauchheide und der alpinen Trockenwiese doch regelmässig zu finden. Paul Vogler²⁾ stellt *Thesium alpinum* in die Rubrik «Ohne Verbreitungsmittel». Seine Aussäug resp. Verfrachtung ist demnach eine mehr zufällige.

Tatsächlich ist aber die Verbreitung der *Thesium*-früchte auch auf der Hochalp nicht dem Zufall anheimgegeben, sondern eine gesetzmässige, die durch Ameisen und zwar *Formica pratensis* und *F. fusca* besorgt wird. Das Verbreitungsmittel der *Thesium*-früchte ist eben jener schon erwähnte Blütenstiel, der sich zum Elaiosom umgewandelt hat, und dieses Oelkörpers wegen holen die Ameisen oft weit von ihren Nestern entfernt, die frühzeitig abgefallenen Früchtchen ab, transportieren sie mit vieler Mühe durch das Kleingebüsche der Zergstrauchheide auf ihre glattgescheuerten Strassen und schliesslich, wenn es überhaupt so weit kommt, in's Innere des Nestes, wo sie die Elaiosome benagen, um später bei Gelegenheit einer «Hausreinigung» die nicht angegriffenen eigentlichen Samen

¹⁾ Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzengesellschaften. Leipzig, 1907.

²⁾ Ueber die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. Inaug.-Diss. München 1901.

wieder hinauszuwerfen. Darum sieht man oft in der näheren Umgebung der Ameisennester Pflänzchen des Bergflachs. Aber auch den Strassen entlang fehlen sie selten. Das kommt daher, weil die Elaiosome mancher Thesiumfrüchtchen von den Transporteuren schon unterwegs verzehrt werden. Dann bleibt der Same dort liegen und keimt, wenn er eine Graswurzel trifft. Denn es hat für die Ameisen keinen Wert, den elaiosomlosen Samen weiter ins Nest zu schleppen. Manche Thesiumfrüchtchen mögen ihren Liebhabern auch weiter draussen im Gefilde, abseits der Strassen, verloren gehen und geeignete Orte zur Entwicklung finden.

Wenn eine Pflanze auf der Hochalp an die Verbreitung durch Ameisen angepasst ist, dann ist es sicher der Bergflachs. Dem aufmerksamen und geduldigen Beobachter wird die Verfrachtung seiner Früchtchen über der Waldgrenze kaum entgehen, insofern er sich eine Zeitlang an Ameisenstrassen hinsetzt und die Verbreitungseinheiten des Thesiums kennt. Sie bestehen aus dem Fruchtknoten, dem oben das verwelkte und geschlossene Perigon und unten das gelbgefärbte Elaiosom anhaftet.

Meine erste direkte Beobachtung¹⁾ ihrer Verfrachtung machte ich 1918 auf der Belalp im Wallis bei ca. 2200 m oder ca. 300 m über der dortigen Waldgrenze. Als ich über dem Lügenseelein mitten in einer Magermatte einen flachen Stein abhob, um nach einem Nest der *Formica fusca* zu sehen, bemerkte ich in einer der Nestkammern im Gewimmel der schwarzen Insassen zwei gelbliche Körperchen vegetabilischen Ursprungs, die ich als Früchtchen des Bergflachs erkannte. In der Umgebung des Nestes fand sich auch die Pflanze zerstreut da und dort. Es war kein Zweifel: die Ameisen hatten die Früchtchen heimgeschleppt. Im gleichen Jahr (im August) beobachtete ich beim Sennendörfchen Bel (ca. 2050 m ü. M.) in der dortigen Zergstrauchheide (*Calluna vulgaris*) eine Waldameise (*Formica rufa*, var. *pratensis*), die zwischen ihren Kiefern ein Thesiumsfrüchtchen trug. Dadurch aufmerksam geworden, konnte ich in der nächsten halben Stunde noch weitere acht Waldameisen feststellen, von denen jede die gleiche Beute zwischen den Mandibeln hielt und in der Richtung ihres Nestes davoneilte, das bei 25 Meter entfernt am Rande eines steil abfallenden Rundhöckers lag. Ringsum gab es viele Exemplare von Thesium.

¹⁾ Stäger, Rob., Die Natur als Säemann. In «Natur und Technik». Jahrg. I, Heft 3, Zürich, 1919 und «Auf Geheimpfaden Floras». Rascher & Cie. Zürich, 1923.

Konnte man bisher vielleicht immer noch einwerfen, es handle sich bei meiner Feststellung um eine zufällige Erscheinung und hätte jener Einwurf früher noch den Schein der Berechtigung gehabt, so darf er heute als gänzlich unhaltbar bezeichnet werden, da es mir seither noch mehrmals gelang, die nämliche Beobachtung zu machen und sie auch durch den Versuch zu bestätigen.¹⁾

Am 24. Juli 1923 deckte ich am sog. Aletschbord (Belalp) bei ca. 2100 m ein Nest der *Formica fusca* ab. Das erste, was mir auffiel, war ein Arbeiter, der ein Früchtchen von *Thesium alpinum* zwischen den Kiefern trug und damit rasch in die Tiefe des Nestes verschwand. In der Nähe der Kolonie standen überall zerstreut die Pflanzen des Bergflachses.

Am 26. Juli gleichen Jahres machte ich von Belalp aus eine Exkursion nach der am oberen Aletschgletscher gelegenen Triestalp. Es nistet dort zahlreich unter den Steinen *Formica fusca*. In einem ihrer Nester traf ich wiederum auf *Thesiumfrüchtchen*.

Zwei Tage darauf (28. Juli) sass ich an einer Strasse der *Formica pratensis* auf Belalp, um Zählungen von ins Nest getragener tierischer Beute vorzunehmen. Bei dieser Gelegenheit sah ich mehrmals Arbeiter mit den leicht kenntlichen *Thesiumfrüchtchen* auf der Ameisenstrasse dem Nest zustreben.

Am 29. Juli machte ich ein kleines Experiment, indem ich auf einer *pratensis*-Strasse ein Depôt von *Thesiumfrüchtchen* anlegte. Die Strasse war recht belebt. Die einen Arbeiter kamen vom Nest und zogen mit leerem Kiefer vorüber, um draussen auf ihren Jagdgründen zu pirschen, die andern kamen von draussen her und strebten dem Nest zu, um ihre Beute dort abzulegen. Weitaus die meisten der Heimkehrenden gingen leer. Manche trugen einen Kameraden auf dem Marsche oder schleppten Bauholz zur Vergrösserung ihres Haufens. Wie nun solche, die leer gingen, in die Nähe meines Samendepots kamen, befühlten sie eingehend mit ihren Antennen die gelben *Thesiumfrüchtchen* und nahmen sie dann ohne langes «Besinnen» zwischen ihre Kieferzangen, um sie nach dem Nesthaufen zu befördern. In der Zeit von 7 Minuten waren alle Früchtchen auf der Strasse verschwunden und heimtransportiert worden. — Macht man den Kontrollversuch und legt andere Samen ohne Elaiosome auf die Strassen, so lassen sie die Ameisen ruhig liegen,

¹⁾ Vergl. Stäger, Rob. Die Aussaat des Bergflachses (*Thesium alpinum*) durch Ameisen. In Mittelschule, Beilage zur «Schweizer-Schule». 10. Jahrg., No. 3, April 1924, Luzern.

auch wenn sie sozusagen darüber stolpern. Diese Tatsachen beweisen, dass die beiden von mir auf der Hochalp beobachteten Ameisenarten (*Formica pratensis* und *fusca*) an die Früchtchen des Bergflachses angepasst sind. Und diese Anpassung macht sich auf dem Weg des leckern Elaiosoms. Auch diesen Sommer 1924 konnte ich der Thesium-Verfrachtung wieder mehrmals beiwohnen, so z. B. an den Tétafayaz ob Vissoie im Val d'Anniviers bei ca. 2400 m ü. M. oder ungefähr 300 m über der dortigen Waldgrenze.

Behufs genauer Kontrollierung zu andern Zwecken hatte ich am 2. August 1924 mehrere *pratensis*-Arbeiter mit weisser Farbe markiert. Einer dieser Arbeiter schlepppte ein Thesiumfrüchtchen aus der weitern Umgebung des Nestes einher. Die Pflanze kommt dort hoch über der Waldgrenze überall zerstreut vor. Eine andere Ameise beobachtete ich am 4. August, ebenfalls mit einem Thesiumfrüchtchen zwischen den Mandibeln.

In der Nähe eines *pratensis*-Haufens ebendaselbst, der, nebenbei erwähnt, die Gastameise (*Formicoxenus nitidulus*) in grosser Anzahl beherbergte, fielen mir mehrmals Arbeiter auf, die aus grösserer Entfernung her die Früchtchen des Bergflachses mit sich schleppten.

Dass Thesium überhaupt von der Waldameise verbreitet wird, hat schon Sernander erkannt, aber ich habe ihre Aussäugung durch Ameisen zum erstenmal für die alpine Stufe nachgewiesen und als verbreitendes Agens neben *Formica rufo-pratensis* auf *Formica fusca* festgestellt.

Es ist sehr wohl denkbar, dass Thesium alpinum noch weit höher steigt, da *Formica fusca* nach H. Kutter¹⁾ bei Zermatt bis 3000 m Höhe vorkommt.

Die Frage, ob über der Waldgrenze noch andere Pflanzen myrmekochore Verbreitung aufweisen, kann heute noch nicht sicher beantwortet werden. Einige Male traf ich im Gebiet der Belalp in Ameisennestern vereinzelte Pflanzensamen an, die mir zu bestimmen nicht möglich war. Nie aber sah ich bei meinem öftern und stundenlangen Verweilen an Ameisenstrassen, dass ausser Thesiumfrüchtchen andere Verbreitungseinheiten geschleppt worden wären. Trotzdem möchte ich die Frage nicht glattweg verneinen. In Betracht käme vor allem *Moehringia ciliata*, deren Samen mit einer wohlentwickelten Nabelschwiele (Elaiosom) versehen ist und der nach Kerner²⁾ von Ameisen verfrachtet werden soll.

¹⁾ Kutter, Heinrich, «Beiträge zur Ameisenfauna der Schweiz». Mitteil. d. Schweiz. entom. Ges., Bd. XIII, Heft 1.

²⁾ Pflanzenleben, pag. 620. 2. Aufl.

II.

**Die Bedeutung der Ameise (*Formica pratensis* und *exsecta*)
für die Erhaltung von Wald- bzw. Baumzeugen.**

Es klingt vielleicht anfänglich etwas paradox, dass Ameisen, die alles zernagen, als Konservatoren auftreten sollen. Und doch wird sich dies bei näherem Zusehen bestätigen. Ich habe diese Erfahrung wiederum im Gebiet der Belalp gemacht. Der geschlossene Wald findet dort bei 1900 m seine obere Grenze. Oberhalb derselben beginnt gleich der beweidete Alpboden. Einzelne Lärchen als Vorposten sind auf demselben nicht zu erblicken. Höchstens klammern sich einige Krüppelbäume viel weiter oben bei 2500 m an geschützte Felsscharten des Sparrhorns. Aber, wie gesagt, die Zwischenzone zwischen der eigentlichen Waldgrenze und jenen höchststehenden Krüppelbäumen ist baumfrei. Das soll nach der Aussage der dortigen Alpbevölkerung durchaus nicht immer der Fall gewesen sein. Der Wald soll früher höher hinauf gegangen sein, wird behauptet, was angesichts eines so stark beweideten Alpgebietes wohl denkbar ist. Doch spähen wir vergebens nach offen daliegenden Strünken oder andern Waldzeugen; es wäre denn, dass wir die stellenweise weit über den heutigen Wald hinauf reichenden Alpenrosen-, Vaccinien-, Arctostaphylos- und Calluna-Bestände dafür ansprechen wollten. Und doch sind Relikte ehemaliger Bäume, vor allem Lärchen, vorhanden, wenn auch etwas versteckt. Wir haben sie im Innern vieler der zahlreich über der heutigen Waldgrenze vorkommenden Nesthaufen der Waldameise und ihren Varietäten, bes. *F. pratensis* und *exsecta* zu suchen. Ich war immer höchst überrascht, bei meinen Ausgrabungen plötzlich inmitten der Kuppen auf Strünke zu stossen, die von der Aussenwelt völlig abgeschlossen waren. Und gerade diese Abgeschlossenheit sichert ihnen nach meiner Ansicht ihre lange Erhaltung. Der Einwirkung der Atmosphärilien preisgegeben, müssten diese Strünke doch schon lange zu Mulm zerfallen sein. Man muss aber wissen, dass es im Innern eines Nesthaufens sehr trocken ist und dass trotz anhaltenden Regens kaum die äusserste Decke (ich möchte sie mit einem Strohdach vergleichen) sich benetzt, so dass kein Tropfen Wasser weiter eindringen kann. Auch bei Regen wird Staub aus dem Haufen aufwirbeln, wenn wir ihn aufmachen. Trotzdem ist durch die lockere Bauart des Nestes für genügende Durchlüftung gesorgt. So kann auch das Holz des eingebauten Strunks nicht «ersticken» und zeigt nach langer Zeit, wenn ringsum schon

alle andern Bäume verschwunden sind, die Existenz einer ehemaligen höheren Wald- oder wenigstens Baumgrenze an. Die eingeschlossenen Strünke selbst sind fast immer skulpturiert, d. h. von den Ameisenkiefern labyrinthartig zernagt, und diese Hohlräume stehen mit den andern Stollen und Gängen des Haufens in Verbindung. Sehr oft dienen die Holzkammern zu Bruträumen. Einmal fand ich die konzentrisch nach den Jahrringen angelegten vertikalen Hohlräume, die durch horizontale Böden in Etagen abgeteilt waren, mit Tausenden von Ameiseneiern und Larven aller Altersstadien belegt. Entweder nagt die Waldameise das Holz (wenn es weich ist) selbst aus oder dann wurden die Strünke zuerst von der Rossameise (*Camponotus spec.*) auf diese Art hergerichtet und die Waldameisen nahmen erst später von der verlassenen Wohnung Besitz und überdachten sie mit ihrem Spreuhaufen. Jedenfalls sind sie als die wahren Konservatoren und «Heimatschützler» zu betrachten und es wäre interessant, sie in dieser Eigenschaft auch anderswo über der Waldgrenze kennen zu lernen.

III.

Die Bedeutung der Ameise (*Formica rufa* und ihre Formen) für das Aufsteigen von Pflanzen der Ebene in die alpine Stufe.

Es will mir scheinen, dass manche Pflanze der Ebene oder des Waldgürtels nur deshalb vor dem Betreten der Hochalp Halt macht, weil hier tiefgründige Humusansammlungen im allgemeinen fehlen. Die Organisation der betreffenden Pflanze selbst würde an sich die übrigen physikalischen Verhältnisse dieser Höhenstufe, wie die Kürze der Vegetationszeit, die starke Insolation, die Vertrocknungsgefahr, die Kälte usw. vielleicht mehr oder weniger gut ertragen. Die Waldameise erzeugt nun aber auch in der alpinen Stufe reichlich Humus an der Peripherie ihrer Nesthaufen. Durch das beständige Zutragen organischer Stoffe werden die Kuppen immer grösser und höher. Das verbrauchte Material und der feinere Detritus sammelt sich am Fuss der Bauten zu kleinen «Schutthalde» an und nun ist es so weit, dass auf diesem Kompost Pflanzen Fuss fassen können, denen man in diesen Höhen sonst zu begegnen nicht gewohnt ist.

Wenn man von Vissoie im Val d'Anniviers zu dem auf der östlichen Berglehne bei 2345 m hoch gelegenen Hotel «Weisshorn»

hinaufsteigt, das seine Fundamente in die alten Moränen der Têteafayaz (Schafsköpfe) senkt, so verlässt man bei ca. 2190 m den prachtvollen Lärchen- und Arvenwald, der uns während der dreistündigen Wanderung begleitet hat und betritt die aussichtsreiche Hochalp, die nur an ihrem untern Saum noch ein paar einzeln stehende Arven aufweist. Ja weiter oben gegen das Hotel und darüber hinaus, an



Abb. 1. Têteafayaz (Val d'Anniviers) Baumgrenze (Arven und Lärchen) bei ca. 2200 m.
Ein Reinbestand von *Epilobium augustifolium* auf dem Nesthaufen von
Formica pratensis. Phot. v. Ad. Stäger.

den Lehnern der Rochers de Nava, an denen sich der Höhenweg nach Zinal entlang zieht, geht der Alpboden in den ruhenden Schutt der alten Moränen über, die von einer ziemlich offenen Vegetation in Besitz genommen sind, in der neben *Calluna vulgaris* der Zwergwachholder eine Rolle spielt. Um so mehr sind wir überrascht, in dieser typischen hochalpinen Umgebung da und dort, wie Oasen in der Wüste, hochaufgeschossene Reinbestände von *Epilobium augustifolium* zu erblicken, die in ihrer roten Blütenpracht neben den niedrigen Bewohnern dieser Stätte, wie *Silene rupestris*, *Semper-vivum*-Arten, *Veronica saxatilis*, *Juncus trifidus*, *Senecio incanus*,

Cetraria islandica und *Cladonia rangiferina* etc. wie Fremdlinge sich ausnehmen. Diese Weidenröschenbestände erreichen manchmal einen Durchmesser von über 2 Meter. Meistens sind sie kranzförmig; man kann aber auch völlig geschlossene Reinbestände von über 1 m Höhe beobachten, denen etwa eine *Festuca gigantea*, eine *Valeriana tripteris* oder eine *Companula Scheuchzeri* beigezählt ist.



Abb. 2. Tētafayaz (Val d'Anniviers, Wallis). Reinbestand von *Epilobium angustifolium* auf einem grossen Nesthaufen von *Formica rufa* var. *pratensis* an der Baumgrenze bei ca. 2200 m. Phot. v. Ad. Stäger.

Treten wir nun näher, so sehen wir, dass die Pflanzen an der Peripherie der Nesthaufen der Waldameise Fuss gefasst haben und da überaus üppig wuchern und fast fingerdicke Stengel erzeugen. Nicht selten suchen die Epilobien den ganzen Haufen zu erobern, indem sie immer weiter vom Rande gegen den belebten Nestpol vorrücken. So entstehen dann jene, wenigstens an ihrer Oberfläche scheinbar geschlossenen Bestände. Aber in Wirklichkeit lassen ihre Wurzeln und Stengel die zentrale Nestkuppe frei.

Bei genauerer Inaugenscheinnahme entdecken wir noch etwas;

nämlich da oder dort am Rande des Nestes inmitten des Epilobium-bestandes grüne oder dürre Wachholderzweige.

Formica rufa und *pratensis* nistet hier oben fast ausschliesslich in das niederliegende Gewirr der *Juniperus nana*-Gebüsche hinein. Der Haufe wird immer grösser, das Zentrum des Busches stirbt unter seiner Einwirkung ab und grünt nur noch spärlich am Rande.



Abb. 3. Têteafayaz (Val d'Anniviers). Nesthaufen von *Formica pratensis* bei ca. 2380 m mit einem Kranz von *Epilobium augustifolium*.

Phot. von Dr. Rob. Stäger.

Hat sich dann vermöge der Auswitterung aus dem Nestmaterial genug Humus gebildet, so keimen die vom Wind hergetragenen Samen, und die Epilobium-Besiedelung hat begonnen. Ueberall, wo wir an die schon von weitem sichtbaren und helleuchtenden Weidenröschen-Oasen herantreten, haben wir auch Ameisenhaufen zu erwarten, ob sie dann noch belebt oder ausgestorben sind. Meistens traf ich sie sogar stark bevölkert an. Einzelne Stücke von Epilobium wurzeln nicht selten im Humus, der sich inmitten der *Juniperus*-Büsche ohne das Zutun von Ameisen, durch Blattfall etc. durch die

Jahre gebildet hat. Aber sie erreichen nie die grosse Ueppigkeit der auf den Ameisenhaufen wuchernden Pflanzen. Es ist ohne weiteres klar, dass der Humus der Ameisennester, in die Tausende von Insektenleichen den ganzen Sommer über eingetragen werden, ungleich reicher an Stickstoff sein muss.

Ich möchte hier noch der Frage Raum lassen, ob nicht auch die höhere Temperatur des Ameisenhaufens die kraftvolle Existenz des Epilobiums in diesen ungewohnten Höhen bis zu 2400 m ermöglichen hilft? Ich mass doch häufig Temperaturen im Innern von Ameisenhaufen bis zu 25° C und darüber bei Bodentemperaturen von 10° C und Lufttemperaturen von 8—9° C. Ich kann einen solchen Ameisenhaufen nur mit einem warmen Mistbeet vergleichen. Die Pflanzen darauf werden förmlich «getrieben». Der Blütenreichtum hat nicht im mindesten gelitten und von Nanismus ist keine Spur vorhanden, eben weil die tierische Bodenheizung durch die Ameisen die wuchshemmenden Einflüsse der kalten Nächte parallelisiert. Was der Physiologe durch seine vergleichenden Experimente in der Ebene und in der alpinen Stufe zu klären versucht: die Beziehungen der Pflanzen zu Klima und Standort, hier in diesen Epilobium-Beständen auf den Ameisenhaufen der Hochalp ist ihm ein Schlüssel zum tiefen Verständnis der betreffenden Verhältnisse von der Natur selbst in die Hand gegeben.

IV.

Die Bedeutung der Ameise für die Morphologie bzw. Umgestaltung des Erdbodens und die damit einhergehende Veränderung der Vegetation (Sukzessionen).

Noch grösser und allgemeiner als der bisher betrachtete Einfluss der Ameise ist ihre Bedeutung für die Bodenumwälzung und die daraus hervorgehende oder besser mit ihr einhergehende Veränderung der Vegetation (Sukzession). Wir haben im Vorangegangenen fast ausschliesslich nur von der Waldameise gesprochen und da könnte man mit Recht einwenden, dass dieser Hautflügler denn doch nur ziemlich sporadisch vorkomme. Selbst im «unberührten» Alpenwald stehen ihre Nester zerstreut. Am oberen Waldrand werden sie zwar entschieden etwas häufiger, wahrscheinlich, weil ihren Insassen die Strauchformation des Wachholders, der Alpenrose, der Heidelbeere, der Bärentraube, des Heideröschens und anderer Zwergsträucher mehr Jagdbeute als der an Unterholz arme Hochwald bietet. Aber zu einer

eigentlichen Massenansammlung der Haufen kommt es auch da nicht, weil jede Kolonie einen gewissen Jagdbezirk für sich beansprucht, der von der Nachbar-Kolonie einen ordentlichen Abstand haben muss.

Aber es gibt eine Anzahl anderer Ameisenarten, von denen wir noch nichts mitgeteilt haben und die in ihrer Kleinheit, aber sozusagen Allgegenwart für die allgemeine Bodenveränderung und nachfolgende Pflanzenbesiedelung von einschneidenderer Bedeutung sind. Es fallen für unsere Gegenden, zumal die Alpen (und Mitteleuropa überhaupt) besonders die folgenden Arten in Betracht: *Formica fusca* und ihre Formen, *Tetramorium caespitum* (die Rasenameise), *Myrmica rubra* und ihre Formen, *Myrmica rubida* (die gefürchtetste unserer Ameisen), *Lasius flavus* und *Lasius niger* (die Gartenameise).

Betrachten wir nun zuerst ihre Bedeutung für die Morphologie bzw. Umgestaltung des Erdbodens und nachher die Veränderung, die die Vegetation erleidet.

A) Die Bedeutung der Ameise für die Morphologie des Erdbodens.

Man weiss, dass die Summierung kleiner Reize grosse Wirkungen auslösen kann. Winzige Bakterien bringen Felsen zum Fall; durch die Arbeit unsichtbarer Madreporen steigen Inseln aus der Tiefe des Weltmeeres empor. — Die erdumwälzende Tätigkeit der Regenwürmer ist seit Darwin allgemein anerkannt. — Die Ameisen in ihrer ungeheuren Menge bringen durch ihre verborgene Kleinarbeit nicht weniger grosse Wirkungen hervor als die Regenwürmer, aber ihre Arbeitsgebiete sind getrennt und wo die einen sich betätigen, da suchen wir umsonst nach den Spuren der andern. Der Regenwurm liebt den frischen, die Ameise den trockenen, durchsonnten Boden.¹⁾ Wurm und Ameise ergänzen sich in der Bodenbearbeitung in zweckmäßigster Weise. Im jungfräulichen Boden der Sandanschwemmungen unserer Flüsse, wo die Regenwürmer noch keine Pflanzenabfälle verarbeiten, haust schon unsere grösste Knotenameise, deren Stich gefürchtet ist, *Myrmica rubida*. Im Rhonesand bei Brig und vielen andern Orten macht sie sich leicht durch ihre trichterförmigen Aufschüttungen bemerkbar. Das Eintragen von Jagdbeute,

¹⁾ Stäger, Rob., «Einige Sumbricidenfunde mit besonderer Berücksichtigung ihres Standortes». Revue Suisse de Zoologie. Vol. 20, No. 3, Mai 1912.

—, Beitrag zur «Höckerlandschaft» in den Alpen. Mitt. d. Naturf. Ges. Bern, 1913.

das Auswerfen leerer Kokonhüllen und die Kadaver verendeter Nestinsassen, ermöglichen angewehrten Keimen, sich weiterzuentwickeln. So stützt sich der Pflanzenpionier auf die Vorarbeit der Ameise. Auch im Gebirge legt *Myrmica rubida* ihre Nester gern im Sand oder lehmhaltigem Grund an. Im Moränenschutt des Obern Aletschgletschers nistet sehr häufig *Formica fusca*. Wiederholt traf ich ihre frischen Koloniegründungen in allen Stadien der Entwicklung im vegetationslosen Grus und unter den Steinen.

Mit Ausnahme der Waldameise und ihren Abarten haben wir über der Waldgrenze überhaupt fast alle Ameisen unter Steinen zu suchen, höchstens dass *Formica fusca* ihre Nester auch noch unter verrottete Kuhfladen, alte Konservenbüchsen, herumliegende Holzplanken und die abgestorbenen und gebleichten, am Boden kriechenden Stämmchen des Zwergwachholders anlegt. Aber im allgemeinen ist auf der Hochalp der Stein das Dach verborgenen Ameisenlebens. Wo wir einen Stein abheben — und Steine gibt es da genug — da wimmelt es von brutflüchtenden Arbeitern, und vielleicht haben wir auch das Glück, eine oder mehrere der stattlichen Königinnen bei dieser Tätigkeit zu sehen. Im Nu ist die ganze grosse Schar vor unsren Augen in der Tiefe der Erde verschwunden. Um so besser gewahren wir jetzt die vielfach gewundenen und verschlungenen Nestkammern und Gänge, die unter dem Stein in den Boden geegraben sind. Man kann in Wahrheit sagen: Der Stein ist unterminiert, unterhöhlt. Da und dort, besonders am Rande haben die Mineure (besonders *Formica fusca* und *Tetramorium caespitum*) mit allerlei Detritus unerwünschte Lücken ausgefüllt. Aber diese Scheidewände sind von zartem, lockeren Gefüge und vermögen kaum das langsame aber stetige Tiefersinken des Decksteins zu verhindern. Das sog. Einwachsen der Steine geht auf der Hochalp meistens auf diese Art unter Mithilfe der Ameisen vor sich und der bekannte Ameisenforscher E. Wasemann gibt mir vollständig Recht, wenn er in einem an mich gerichteten Brief vom 23. Nov. 1908 schreibt: «Unter den Steinen werden Sie vielfach Ameisennester finden und durch Herausragen der Erde unter dem Stein wird letzterer auch allmählich tiefer einsinken. Ich halte die Tätigkeit der Ameisen hierbei nach meinen Beobachtungen für bedeutender, als jene der Regenwürmer.»

Man muss nicht glauben, der Stein falle auf's Mal ruckweise tiefer. Die Natur arbeitet langsam, aber sicher. Erbettet sich in einem längern Zeitraum vielleicht nur um den Abstand eines Millimeters tiefer in die Erde ein und in demselben Mass werden von

den Ameisen auch die Nestkammern tiefer verlegt worden sein. So ist das Nochtiefersinken des Steins gewährleistet und nach langer Zeit hat er sich so vollkommen vergraben, dass längst keine Ameisen mehr sich unter ihm befinden und die Grasnarbe über ihn hinwegwächst. Direkt verfolgen lassen sich diese Vorgänge kaum; wir erschliessen ihre Tatsächlichkeit aus dem Nebeneinander der Erscheinungen, gerade so wie die Geobotanik das zeitliche Nacheinander der Sukzessionsvorgänge aus dem räumlichen Nebeneinander der Phänomene aufbaut. Hingegen könnten wir wohl den Zeitraum messen, innerhalb welchem ein Stein von bestimmter Grösse im Boden verschwindet.

Im Jahre 1920 wurde auf der Belalp ein Haus gebaut. Zur Erstellung der Mauern sprengte man mehrere in der Nähe befindliche grosse Steinblöcke. Unbenützte Splitter und Brocken von Ziegel- und Backsteingrösse liegen seither noch ganz weiss und frisch im Gras umher. Ich nahm mir 1923 die Mühe, sie auf ihre Unterlage zu prüfen und da ergab sich folgende Feststellung: Unter den leichteren Stücken war der Rasen noch vorhanden, aber teils vergilbt, teils braungefärbt wie halbverfaultes Stroh. Keine tierischen Bewohner. Unter etwas schwereren Steinen war der Rasen verschwunden und die Erde lag bloss. Es fanden sich in solchen Fällen öfters ganz kleine Kolonien von *Formica fusca* als erste Besiedler vor. Ferner konstatierte ich zahlreiche Nester von *Anechura bipunctata*, dem Alpenzängler, der die Steine auch ausgiebig zu unterhöhlen versteht. Wenn man bedenkt, dass selbst nach 3 Jahren unter vielen Steinen der Rasen, wenn auch vergilbt, noch vorhanden war und in anderen Fällen erst kleine Gründungs-Kolonien von Ameisen einen winzigen Raum unter ihrer Bedachung einnahmen, so kann man ahnen, welche Zeiträume es braucht, bis ein Stein von Backsteingrösse von der Oberfläche verschwunden ist. Zur genauen Eruierung der Zeitdauer müssten die genannten Steine auf Belalp periodisch nachgesehen werden.

Es sei auch nicht behauptet, dass über der Baumgrenze etwa nur die Ameisen das Versenken von Steinen besorgen würden. An gewissen Stellen sind wieder andere Faktoren in diesem Sinne tätig. Am Fuss des kleinen Furkahorns z. B. dehnen sich grosse Flächen, die von *Polytrichum*-Moosen fast lückenlos überzogen sind. Der Untergrund ist ein feuchter, sandig-kiesiger Grus, in dem weder Regenwürmer noch Ameisen nachweisbar sind und doch verschwinden nach und nach, ganz allmählich kleine und grosse Steinplatten in der

Umarmung dieses grünen Moosteppichs, der sie in seine schwelenden Abgründe aufnimmt (Abb. 4).

Wieder an andern Orten hat sicher auch der Regenwurm bei der Blocküberrasung sein Verdienst. Polsterpflanzen und besonders Spaliersträucher (*Loiseleuria*, *Dryas*, *Salix*-Arten) sagen ihm besonders zu,¹⁾ weil ihm ihre fallenden Blätter reichliche Nahrung gewähren, die er seinerseits in Humus umsetzt.



Abb. 4. Kleines Furkahorn. Steine werden vom *Polytrichum*-Rasen eingebettet. Der dunkle Wulst um den grossen Stein besteht aus *Polytrichum*. Phot. v. A. Stäger.

Eine noch weit grössere Bodenbewegung als über der Waldgrenze veranlassen die Ameisen vielerorts in der subalpinen Stufe, insbesonders auf trockenen Weiden und Magermatten zwischen 1000 und 1500 m. Hier handelt es sich nicht so fast um das Einwachsen kleinerer Steine, die längst beseitigt sind, als vielmehr um das Ueberführen grösserer Blöcke mit Erde und deren Überrasung. Sehen wir ganz ab von allfällig für die Kultur nutzbringenden oder schädlichen Einflüssen, die dadurch ausgeübt werden und behalten wir bloss den für die Bodengestaltung und Geobotanik wichtigen Endeffekt im Auge, so gehören auch jene von den Ameisen rein aus Erde aufgeschütteten Hügel hieher, die keinen Steinkern einschliessen und oft zu Hunderten unsere Jura-

weiden und Alpmatten bedecken und ihnen ein charakteristisches wellenförmiges Aussehen verleihen. An ihrem Aufbau betätigt sich fast ausschliesslich *Lasius flavus*, jene blinde Schuppenameise, die Wurzelläuse züchtet und ausser in der Schwärzzeit ihre Wohnung nie verlässt; während bei der Eindeckung von Steinblöcken ausser ihr noch andere Arten wie *Lasius niger*, *Tetramorium caespitum*, *Myrmica rubra* und *rubida*, *Formica rufibarbis* und andere sich beteiligen.

¹⁾ Stäger, Rob., Einige Lumbricidenfunde etc. loc. cit.

Verfolgen wir zunächst den Prozess der Eindeckung von Blöcken. Ich habe ihn ausser an verschiedenen andern Orten hauptsächlich auf dem Zwirgi ob Meiringen bei ca. 1050 m über Meer eingehender studiert. Dort zählte ich in einer 47 Aren grossen Magermatte 70 grössere Ameisenhaufen, ausserdem zahllose kleinere Kolonien, die ich hier ausser Acht lasse. Es entfällt also auf 67 m² Land ein grosser Haufen von ca. 1/2 m Höhe und bis 1 m Breite. Zwanzig dieser Haufen habe ich genauer gemessen und ihren Kubikinhalt berechnet, wobei sich für eine einzige Erdaufführung ein durchschnittlicher Wert von 0,1 m³ ergab. Für 70 Haufen macht das 7 m³ Erde. Das ist eine Riesenarbeit für diese kleinen Tiere und für ein Stück Land von nicht grösserer Ausdehnung. In Wirklichkeit dürfte aber die Erdbewegung weit erheblicher sein, da ich die vielen kleinen Nester nicht in Rechnung zog. Auch die alten, bereits verlassenen Haufen wurden nicht mitberücksichtigt. Es ist auch gar nicht zu unterschätzen, was diese Hautflügler damit in bezug auf die Lockerung und Durchlüftung des Bodens leisten und das an Orten, wo die Regenwürmer infolge Trockenheit des Terrains entschieden zurücktreten. Reine Erdnester ohne Steinkern sind auf dem Zwirgi selten. Auch die 20 von mir untersuchten Haufen wölbten sich alle über Steine im Innern. Sticht man den Bergstock am Nestpol ein, so klirrt seine Eisenspitze regelmässig in der Tiefe, indem sie auf einen Widerstand — dem Steinkern, aufstösst. Dasselbe begegnet uns beim Sondieren alter, längst verlassener Hügel, die die Grasnarbe der Umgebung schon gänzlich in ihren Bereich gezogen hat. Wenn man in Voralpengegenden oder auch auf höhern Juraweiden (z. B. Spitzberg b. Orvin) nach der Heuernte manche Hänge aufmerksam betrachtet, so sieht man Welle an Welle, Hügelchen an Hügelchen und alle diese Unebenheiten sanft ausgeglichen und verhüllt mit dem grünen Plüschteppich des soeben gemähten Rasens. Könnten wir auf's Mal diesen Teppich abheben, läge eine Steinwüste vor uns. Millionen von kleinen Hymenopteren haben im Lauf der Zeit die Blösse der Erde im Verein mit der ihre Wälle Schritt für Schritt erobernden Pflanzenwelt zugedeckt. In der subalpinen Stufe hausen die Ameisen nicht lediglich wie über der Waldgrenze nur unter dem Stein, nein, sie heben vielfach die Erde unter dem Stein weg und legen sie um seine Flanken herum, bis der Wall sich über dem Block schliesst.

Die Art und Weise dieses Vorgehens macht sich nach meinen vielen Beobachtungen folgendermassen: In einem ersten Stadium

lehnt eine Ameisenkolonie ihr Erdnest nur einseitig irgendwo an den von ihr gewählten Steinblock an, indem sie häufig die Anwesenheit xerophiler Moose am Stein zur Koloniegründung benutzt. Durch das beständige Aufhäufen von Baumaterial zwischen den Moosüberzug hinein wächst das Nest lappenförmig gegen die Steinoberfläche

und trägt infolge zunehmender Humusansammlung schon verschiedene trockenheitsliebende höhere Gewächse.

In einem zweiten Stadium hat sich das Nest auch lateral erweitert und umfasst den Stein von den Seiten. Bei diesem Prozess sind nicht selten ganz verschiedene Ameisenarten tätig, indem jede für sich, von der andern nur durch eine dünne Erdwand getrennt, ihr Nest neben der Anfangs-Kolonie an den Block hinaufbaut. Dadurch entsteht ein richtiger Wall (Circumvallatio) um den Stein herum, so dass dann



Abb. 5. Zwirgi ob Meiringen. Inselförmige Anlage eines Ameisen-Nestes auf einem Steinblock.
Phot. von Dr. Rob. Stäger.

nur noch wie eine Glatze sein oberster Pol frei bleibt.

In einem dritten Stadium endlich, wird auch noch dieser letzte sichtbare Rest des Steins zugedeckt, so dass von jetzt an nur noch die Sonde oder das Aufgraben des Hügels uns von seiner Anwesenheit Kunde bringt.

Seltener ist noch jene andere Besitznahme des Steins, wobei die Ameisen ihr Nest in Form einer Insel ohne Verbindung mit dem

Erboden mitten auf der Steinoberfläche anlegen (Abb. 5). Durch stetes Vergrössern kann es endlich den Erdboden sekundär erreichen, wodurch der Endeffekt derselbe ist, wie bei den andern Arten der Okkupation. So treffen wir denn Steine, die erst kürzlich von den Ameisen in Angriff genommen wurden und noch fast nackt aus dem Boden herausschauen; Steine, die rings umwallt sind; Steine, die nur noch an ihrem freien Pol als solche kenntlich sind und Steine, die unter der Tätigkeit der kleinen Erdarbeiter ganz den Blicken entschwunden sind.

Der anfänglich xerophilen Flora folgt dann mit immer zunehmender Humusbildung bald eine mehr frischen Boden bevorzugende Pflanzengesellschaft, und zum Schluss verdrängt die gewöhnliche Grasnarbe der Umgebung sowohl die bisherigen floristischen als faunistischen Besiedler. — Diese Vorgänge erklären uns die schlüssliche Ueberrasung ganzer Schuttgehänge durch die Mitwirkung der Ameisen und da, wo jetzt fette Mähwiesen den Stolz des Bauers bilden, herrschte einmal ein vieltausendfältiges Kleinleben, das, gewiss noch von andern Faktoren unterstützt, die staunenerregende Arbeit zustande brachte.

Warum überhaupt die Ameisen so gern einen Stein in den Bereich ihrer Nester ziehen, dürfte nicht schwer zu beantworten sein. Die Tiere wählen ihn im Hinblick auf seine wärmespendende Kraft. Wärme ist für ihre Brut notwendig. Der Stein erhitzt sich an den Strahlen der Sonne und speichert die einmal aufgenommene Energie auf. Wärmemessungen an oder unter Steinen, die mit Ameisennestern in Beziehung standen, habe ich auf voralpinen Matten keine gemacht; aber Messungen, die ich in diesem Sinne über der Baumgrenze auf der Belalp ausführte, lassen wohl Schlüsse für tiefere Regionen zu. Steine erwärmen sich bei der starken Insolation auf der Hochalp sehr stark im Vergleich zur Umgebung, d. h. zur Luft- und Bodentemperatur.

1. Messung am 29. Juli 1923 um $11\frac{1}{2}$ Uhr vormittags bei hellem sonnigem Wetter. Stein flach, 6 cm dick. Darunter eine Kolonie von *Tetramorium caespitum*. Temperatur unmittelbar unter dem Stein 25° C.

2. Messung am 31. Juli 1923, $11\frac{1}{2}$ Uhr vormittags bei kaltem Wind und hellem Sonnenschein. Stein 10 cm dick. Darunter ein *Anechura*-Nest. Temperatur unter dem Stein, der durch und durch erwärmt ist, $26,5^{\circ}$ C.

3. Messung am 1. August 1923, 3 Uhr nachmittags. In der vorangegangenen Nacht und am Vormittag des 1. August hatte es geregnet und gestürmt. Stein über einem Nest von *Formica fusca*, flach, einige Zentimeter dick. Temperatur unter dem Stein trotzdem 24—25° C. Der Stein selbst ist ganz durchwärmst.

4. Messung am 4. August 1923, 12 Uhr mittags bei heißer Sonne. Steinplatte von 10 cm Dicke. Die Temperatur auf der Oberfläche der Platte ist im Schatten meines Körpers gemessen 36° C., die Unterseite 33° C. Im *fusca*-Nest, das darunter liegt, herrscht eine Temperatur von 27° C.

5. Messung am 8. August 1923, 12 $\frac{1}{2}$ Uhr nachmittags, auf der Moräne des Unterbächgletschers (Belalp) bei ca. 2800 m, bei prachtvollem Wetter, wolkenlosem Himmel und warmem Sonnenschein. Lufttemperatur im Schatten meines Körpers 15° C., Temperatur auf Steinen der Moräne 30° C., in voller Sonne $\frac{1}{4}$ Stunde lang gemessen; Temperatur an der Unterseite von einigen cm dicken Steinen 21° C.

Die Bodentemperatur auf der Alp selbst bei 2100 m, in 20 cm Tiefe gemessen, betrug zur Zeit meiner Messungen im Mittel 16—17° C.

Steine, die selbst an bewölkten regnerischen Tagen auch nur selten einmal für einige Minuten von rasch vorübergehenden Sonnenblicken getroffen werden, erwärmen sich um mehrere Grade höher als Steine, die ganz im Schatten sind.

Ist auch auf der Voralp bei 1000 und 1500 m die Insolation nicht mehr so stark wie über der Baumgrenze, so erhitzt doch auch dort die Sonne die Steine genügend, besonders in Anbetracht der milden Nächte, die daselbst im Vergleich zur Hochalp herrschen. Jedenfalls wird hier wie dort der Stein als Wärmevermittler und zum Schutz von den Ameisen erkoren und nur, wo er überhaupt in der Landschaft fehlt, entschliessen sich die in Frage kommenden Ameisenarten in ihrer erstaunlichen Anpassungsfähigkeit und Plastizität sozusagen aus freien Stücken nach anderen Plänen zu bauen. Ofters treffen wir die beiden Typen der Ameisennester mit Stein und ohne Stein an derselben Oertlichkeit nebeneinander.

Unterziehen wir denn auch jene aus Ameisenbauten hervorgegangenen Erdhügel, die in ihrem Innern keinen Steinkern aufweisen und oft in grosser Anzahl auf Voralpen auftreten und die Physiognomie der Landschaft bestimmen, der Betrachtung. Ich wüsste zu deren Studium keine geeignetere Lokalität als die 1400 m hoch gelegene Alp Lüsib ob Wallenstadt anzugeben. Es ist dies der Haupt-

sache nach eine ziemlich ebene Magermatte vom Typus der Borstgraswiese. Die meisten der bis 1 m hohen Höckerbildungen sitzen dem flachen Erdboden unvermittelt auf und verwandeln die ehemals ganz flache Wiese in ein hügeliges Gelände (Abb. 6).

Die Bergbauern gehen den ihren unliebsamen Gebilden mit Feuer und Schwert zu Leibe und rasieren sie fleissig weg, aber sie



Abb. 6. Vor alp Lüs is ob Wallenstadt (ca. 1400 m). Hügelbildung ohne Steinkern
Waldanflug auf den alten Nesthaufen von *Lasius flavus*.

Phot. von Dr. Rob. Stäger.

enstehen immer wieder von neuem. Gerade diese allerjüngsten Nestanfänge geben uns einen guten Einblick in ihre Genese. Ueberdies sind alle Uebergänge vertreten, vom kleinsten Häuflein bis zur wahren Erdburg.

Da, wo ein Hügel abgetragen wurde, bedeckt bald als erster Pflanzenüberzug *Polytrichum* die Erdnarbe. *Polytrichum* nebst winzigen Pflänzchen von *Vaccinium myrtillus* und *uliginosum* sowie *Nardus stricta* ist überall auf der Matte vorhanden. Auch die Heidelbeeren und das Borstgras stellen sich bald auf der entblößten Stelle ein. Und nun werfen die Ameisen zwischen diesem jungen

Pflanzenanflug kleine erste Hügelchen auf, indem sie die Erde Korn um Korn um die Stengelchen und Sprosse von Vaccinium und Polytrichum, sowie um und in die Horste von Nardus anhäufen. Um dem Ersticken zu entgehen, strecken sich nun die jungen bedrohten Pflanzen und verlängern beständig ihre Sprosse. Aber auch die Ameisen ihrerseits ruhen nicht, sondern häufen immer mehr Erde an und so entstehen schliesslich gewaltige Haufen bis zu 1 m Höhe, die von einem mächtigen Stengel- und Wurzelwerk durchzogen sind. Aber nicht alle Pflanzen halten dabei gleichen Schritt. Während Polytrichum und Vaccinium dem Haufen treu bleiben, verlässt ihn Nardus schon in einem frühen Stadium der Entwicklung, da er vielleicht kaum 30 cm. hoch ist. Das Borstgras scheint die Tiefgründigkeit und vielleicht auch erhöhte Feuchtigkeit grösserer Haufen nicht zu ertragen, ebenso, wie sich auch Campanula barbata und Arnica montana, die auf der Matte so häufig sind, auf den Hügeln niemals einfinden.

Das in den Nestern so reich entwickelte Stengel- und Wurzelwerk ersetzt den Ameisen bis zu einem gewissen Grade den wärme spendenden Stein, der hier fehlt. Vermöge des Maschenwerks wird das Innere des Haufens locker gehalten und gekammert; die Luft kann zirkulieren und die Sonne kann das Ganze besser durchwärmen. Uebrigens bewohnen die Insassen grösserer Haufen dieselben meistens nur noch am Pol und in den äussern Rinden- oder Mantelpartien.

Ausser den genannten Pflanzen, die sich von Anfang an auf den Ameisenhügeln breit machen, kommen im Lauf der Entwicklung nun noch andere hinzu, aber im Ganzen gestaltet sich die Besiedelung auf dem Lüs in anderer Weise, als auf dem Zwirgi, und wir müssen nun noch an beiden Orten hierauf zu sprechen kommen.

B. Die Bedeutung der Ameise für die Veränderung der Vegetation (Sukzessionen).

Nach der Kenntnisnahme der Bedeutung der Ameisen für die Morphologie des Bodens, haben wir nun noch ihren mehr indirekten Einfluss ins Auge zu fassen, den sie auf die Vegetation ausüben.

Es ist zum voraus klar, dass eine so intensive Umkehrung und allseitige Bearbeitung des Erdreichs wie sie die Ameisen durchführen, für die pflanzliche Besiedelung einer Gegend nicht ohne Folgen sein kann. Die Auflockerung des Bodens, die chemische Veränderung des Bodens durch das Sättigen desselben mit Stickstoff infolge Eintragens toter Organismen in den Nestbau und endlich die Durch-

wärmung des Bodens infolge der Konstruktion der Nester und der Eigenwärme der Nestinsassen sind Faktoren, die einer gewissen Auswahl unter den Pflanzen Vorschub leisten. Und indem der Nesthaufen als Substrat der Pflanzen fortschreitend sich selbst wieder in seiner Zusammensetzung ändert (da er erst in gewissen Partien und endlich ganz humifiziert), wird er auch zeitlich ein geändertes Antlitz seiner pflanzlichen Bewachsung zur Schau tragen, mit andern Worten Sukzessionen hervorrufen.

Wie schon bei der Betrachtung der Blocküberrasung auf dem Zwirgi hervorgehoben, macht sich anfänglich oder da, wo von den Ameisen auch an ältern Nestern noch weiter gebaut wird, auf dem Haufen eine xerophile Flora geltend, die dann später von Pflanzen abgelöst wird, die etwas frischern Boden verlangen. Schliesslich werden auch diese noch verdrängt, indem die gewöhnliche Grasnarbe der umgebenden Wiese sich hinüberlegt. Diesen Vorgang habe ich ausser auf dem Zwirgi auch in Guttannen, Pöschenried bei Lenk, auf der Grimmialp, bei Realp, bei Faido, und bei Marécottes im Unterwallis beobachtet. Während an allen diesen Oertlichkeiten das Schlussglied die gewöhnliche Wiese ist, stellt es auf dem Lüsise Waldanflug dar.

Wie hier überhaupt schon die allererste pflanzliche Besiedelung auf den Haufen eine andere war, haben wir bereits gesehen. Die Heidelbeere stellte sich ja schon von Anfang an dominierend ein. Aber auch auf dem Lüsise vegetiert auf den jungen Haufen neben den genannten eine Anzahl trockenheitliebender Gewächse, die wir fast überall auf allen Ameisennestern vorübergehend antreffen und die folgenden Arten angehören:

a) Moose¹⁾; *Thuidium abietinum* Br., *Hedwigia albicans* Web., *Hypnum cupressiforme* L. var. *tectorum* Schpr., *Tortula ruralis* L., *Racomitrium canescens* Bd., *Racomitrium canescens* Bd. var. *ericoides* Web., *Racomitrium lanuginosum* Bd., *Hylocomium squarrosum* Br. En., *Polytrichum juniperinum* W.'lld., *Polytrichum piliferum* Schreb., *P. formosum* Hg. Alle diese Moose sind nach Meylan kalkfliehend und die meisten stark xerophil.

b) Phanerogamen: *Thymus serpyllum*, *Helianthemum chamaecistus*, *Hieracium pilosella*, *Euphrasia spec.*, *Sedum album*, *Sedum*

¹⁾ Nach der verdankenswerten Bestimmung von Herrn Ch. Meylan in Chaux bei Ste-Croix.

mite, *Sedum reflexum*, *Sedum acre*, *Dianthus vaginatus*, *Dianthus inodorus* (letztere 4 Pflanzen bei Marécottes).

Wo die Nethaufen schon mehr Humus angesammelt haben und diese Partien feuchter geworden sind, folgt überall, auch auf dem Lüs, eine Anzahl Uebergangspflanzen, von denen ich die folgenden anfühe: *Potentilla sylvestris*, *Veronica chamaedrys*, *Veronica fruticans*, *Viola tricolor*, *Silene nutans*, *Silene vulgaris*, *Campanula Scheucherii*, *Galium mollugo*, *Fragaria vesca*, *Lotus corniculatus*, *Linum catharticum*, *Anthoxanthum odoratum*, *Cynosurus cristatus*, *Agrostis* sp. usw. Während nun aber auf dem Zwirgi und anderwärts, wie wiederholt betont, dieser Flora die gewöhnliche der umgebenden Wiese mit ihren Kleearten, Alchimillen, Löwenzahn und dem ganzen Heer der Gräser folgt, beginnt sich auf dem Lüs auf fortgeschritteneren Haufen der Wald festzusetzen, indem die genannten Uebergangspflanzen rasch verschwinden oder nur noch da und dort am Fuss der Haufen ein bescheidenes Dasein fristen (Abb. 6).

Die Heidelbeere hat offenbar schon von Anfang an das Schlussglied (Wald) vorbereitet. Bäume und Sträucher finden hier günstige Bedingungen und beginnen allüberall aufzuschiessen. Farnkräuter (*Aspidium filix Mas*) bilden ganze Kränze um und auf den Hügeln und da und dort brechen Rottännchen aus den Tumuli hervor. Ich mass eines, das schon über 60 cm hoch war. Den Gipfel eines Haufens beschattet ein ansehnliches Vogelbeerbaumchen (*Sorbus aucuparia*), das mit seinen scharlachroten Beerendolden weithin leuchtet. Auch die Heidelbeeren sind jetzt so erstarkt und hoch geworden, dass sie blühen und fruchten wie drüben im eigentlichen geschlossenen Wald.

So haben diese Ameisenhügel auf dem Lüs schon sehr bald ein fremdartiges Gepräge erhalten. Anfangs noch mit den Elementen bewachsen, die auf der Borstgraswiese selbst vorkommen: *Polytrichum*, *Vaccinium* und *Nardus*, ferner geschmückt mit den eigentlichen trockenheitsliebenden Pflanzen, die auf fast allen Ameisennestern zu treffen sind, verliert sich bald ein Bestandteil nach dem andern. Zuerst verschwindet *Nardus* vollständig; dann gesellen sich zu den noch verbleibenden Erstlingskolonisten, also zu *Vaccinium* und *Polytrichum* die mehr den feuchten Grund liebenden Potentillen, Ehrenpreise, Veilchen, Silenen usw. und schliesslich treten auch diese vor der Besitznahme der Hügel durch die Waldpflanzen zurück. Es ist eigentümlich, wie wenige Bestandteile der Borstgraswiese selbst sich an der Eroberung dieses durch die Ameisen geschaffenen Neu-

landes beteiligen. Ihr ureigenster Vertreter, das Borstgras selbst, zieht sich schon sehr früh zurück. *Antennaria*, *Arnica* und *Campanula barbata* habe ich auf den Hügeln nie gesehen, obwohl diese Pflanzen, vorab *Arnica*, einen stark humushaltigen Boden zu lieben scheinen. Als eigentliche Fremdkörper erscheinen die jetzt mit Vertretern des Waldes gekrönten Ameisenbauten mitten in der Magermatte des Lüsits und wenn der Mensch nicht störend dazwischentritt, wird die Zeit kommen, wo einmal mächtig schattende Baumkronen über feuchte Gründe sich ausbreiten. Dann wird auch die letzte Spur des Nardetums verschwunden sein. Ameisenhaufen geben, zumal am Gebirge, sicher häufig den Anlass zur Waldbildung und begünstigen das Aufschiessen von Bäumen. Es bedarf nur der allseitigen Beobachtung; dann wird man diese Erscheinung auch an manch anderen Orten nachweisen können. Denn alte Ameisenhaufen werden immer einmal von den Insassen verlassen und dann bilden sie entweder für die Ueberrasung oder für die Bestockung mit Bäumen ein vorzügliches Substrat, wie ich gezeigt habe.

Alles in allem dürfte aus der vorliegenden Arbeit hervorgegangen sein, dass die Ameise in der Geobotanik tatsächlich eine ganz bedeutende Rolle spielt, die bisher unterschätzt wurde, und die weiter zu verfolgen unsere Aufgabe sein wird.

Bern, im Oktober 1924.
