

Plünderung eines *Formica lemani*-Volkes durch *Formica exsecta*  
(Hymenoptera: Formicidae) am Göller (Österreich: Niederösterreich)  
mit einer funktionellen Deutung des Beißverhaltens der *Formica exsecta*-Gruppe

Christian O. Dietrich

**Abstract**

This is the first observation that a member of the *Formica exsecta*-group (= subgenus *Coptoformica*) has carried out a raid against a potential host species. Workers of *Formica exsecta* invaded a nest of *Formica lemani* (Mount Göller, Lower Austria), cut off the heads of their opponents and carried the *Formica lemani*-bodies back to their nest. The decapitated *Formica lemani*-bodies show characteristic injuries which make it possible to reconstruct the subterranean encounter.

The *Formica exsecta*-group is distinctive by a deep concave occipital margin and prebasal denticles on the mandibel. Furthermore they have a strong biting force which can be seen in the crunched plant material used for nest building and in decapitation of their enemies. The strong biting force, the occipital margin and the prebasal denticles are probably the result of a change in the length of the mandibular lever arms.

*Formica exsecta* is a strictly territorial species and displaces other little predators and territorial ants. On the contrary, it is astonishing peacefully against its hostspecies *Formica fusca* and *Formica lemani*. These common attributes of *Formica exsecta* are contradictory to the observation from Mt. Göller. The host species are not serious contenders for food but they could be used by *Formica exsecta* by facultative social parasitism or simply as source of food. In the latter case it is possible to store energy for times of lack in food resources.

**Einleitung**

*Formica exsecta* ist die häufigste Vertreterin der Untergattung *Coptoformica*. Diese Gruppe ist einerseits durch ihren stark eingebuchteten Hinterkopf und andererseits durch ihre Streukuppelnester aus feinem, zerbissenem Pflanzenmaterial deutlich von den übrigen Waldameisen zu trennen. Während früher auch die nearktische *Formica exsectoides*-Gruppe diesem Subgenus zugeteilt wurde, umfaßt *Coptoformica* heute nur Formen der gemäßigten Paläarktis (DLUSSKY 1967). Synonym zu *Coptoformica* wird auch von der *Formica exsecta*-Gruppe gesprochen (z. B. AGOSTI 1989).

*Formica exsecta* ist eine ausgesprochen territoriale Ameisenart. Sie verdrängt in ihren Territorien kleine Predatoren (PISARSKI 1982d) und verteidigt ihr Gebiet gegen andere territoriale Ameisen (PISARSKI 1982c, CZECHOWSKI 1976, 1990). Die Koloniegründung von *Formica exsecta* erfolgt temporär sozialparasitisch bei *Formica (Serviformica) fusca* oder deren Schwesterart *Formica (Serviformica) lemani*, sowie durch Zweigkoloniegründung (KUTTER 1969, COLLINGWOOD 1979, PISARSKI 1982a, AGOSTI 1989).

In sozialparasitischer Hinsicht (WASMANN 1908c, KUTTER 1956, 1957) und in der Nutzung des Territoriums (PISARSKI 1982, 1982c, SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN 1988) verhält sich *Formica exsecta* auffallend friedfertig gegenüber ihren Wirtsarten. Umso bemerkenswerter ist daher die erstmalige Beobachtung der Plünderung eines Nestes von *Formica (Serviformica) lemani* durch *Formica (Coptoformica) exsecta*, bei der die überfallenen *Formica lemani* ♀♀ geköpft wurden. Es handelt sich hierbei um die erstmalige Beobachtung einer predatorischen Interaktion zwischen *Coptoformica* und *Serviformica* und ist somit ein bemerkenswerter Beitrag zur Synökologie dieser Arten.

Die Fähigkeit von *Coptoformica*, ihre Gegner (Angreifer, Beute, Konkurrent) zu enthaupten, wurde vielfach beobachtet (FOREL 1874, KUTIER 1956, 1957, 1964, CZECHOWSKI 1976, HILZENSAUER 1980, PISARSKI 1982b), geht aber kaum in neuere zusammenfassende Publikationen über Ameisen ein, sodaß diese für den Erfolg von *Coptoformica* maßgebliche Spezialisierung auch nicht diskutiert wird.

Bisherige Enthauptungsbeobachtungen waren epigäisch. Am Göller hingegen erfolgte der Vorgang hypogäisch und entzog sich daher der direkten Beobachtung. Die eingetragenen *Formica lemani* weisen allerdings stereotype Bißverletzungen auf, sodaß der Hergang bis zu einem gewissen Grad rekonstruierbar ist. Die bemerkenswerten Bißleistungen von *Coptoformica* werden im Rahmen ihrer Autapomorphien untersucht. Besonders der Zusammenhang zwischen der Bißkraft und den verlängerten Hinterhauptsecken liegt nahe.

Danken möchte ich Herrn Silvester Ölzant (Pfaffenschlag/NÖ) und der Abteilung für Ultrastruktur des zoologischen Institutes der Universität Wien für die Anfertigung der REM-Aufnahmen sowie Dr. Johanna Ortel (Wien) für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

## Material und Methoden

Auf der ca. 1440 m hoch gelegenen Göllerwiese (15° 30,8' E / 47° 47,8' N, Bezirk Lilienfeld, Niederösterreich) konnte am 17.5.1997 durch Zufall die Plünderung eines Nestes von *Formica lemani* BONDROIT, 1917 durch *Formica exsecta* NYLANDER, 1846 beobachtet werden. Der Vorgang wurde protokolliert und die eingetragene Beute zur weiteren Untersuchung sichergestellt.

Als statistische Prüfverfahren zur Analyse der Bißverletzungen an *Formica lemani* wurden der Binomialtest und der Fisher-Yates-Test angewandt. Die Berechnungen erfolgten nach BORTZ et al. (1990) und wurden mit Visual Basic für Microsoft Excel 5.0 programmiert (siehe Anhang).

Es ist anzunehmen, daß die Verlängerung des Mandibularmuskels (Adduktor) eine Verlängerung des Hebels „Drehachse der Mandibelgelenkshöcker - Adduktoransatz an der Mandibel“ und somit eine Erhöhung der relativen Bißkraft ermöglicht. Dieses Hebelsystem wurde vergleichend bei *Formica (Coptoformica) exsecta* und *Formica (Formica) pratensis* untersucht. *Formica pratensis* wurde aufgrund der nahen Verwandtschaft und der ähnlichen Biologie (streuhegelbauend, territorial) zum Vergleich herangezogen. Die *Formica exsecta*-Proben stammen von der Taleralm / NÖ (n = 6) und der Göllerwiese / NÖ (n = 6), die *Formica pratensis*-Proben vom Eichkogel / NÖ (n = 12). Gemessen wurde mittels Strichplatte im Stereomikroskop. Um das Hebelsystem mit der Größe der Tiere relativieren zu können, wurde als Maß für die Körpergröße die mediane Kopflänge (M) verwendet (Abb. 1a). Das setzt voraus, daß die Hinterhauptsecken nicht durch Einbuchtung des Scheitels, sondern durch Auswachsen derselben entstanden sind. Die Länge des Adduktors soll durch die laterale Kopflänge (L) repräsentiert werden (Abb. 1a). Bei *Formica pratensis* sind die Maße M und L gleich (ML). Um die Länge des Hebelarmes (H) zwischen der Drehachse der Mandibelgelenkshöcker und der Ansatzstelle des Adduktors zu messen (Abb. 1b), muß die Mandibel von der Kopfkapsel herausgelöst werden. Da die Ansatzstelle unter diesen Umständen kaum zu eruieren ist, wurde stattdessen die Querschnittslänge des Mandibelansatzes gemessen. Die so ermittelte Hebellänge ist daher etwas größer als die tatsächliche.

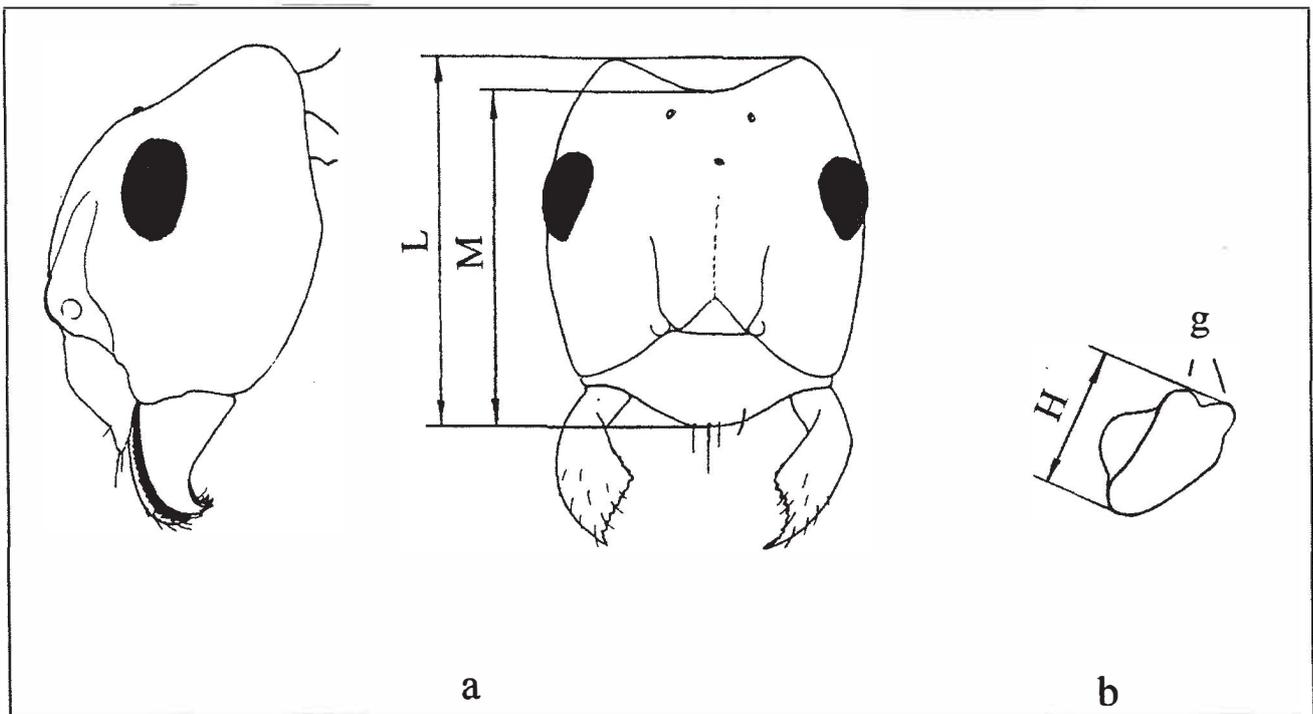


Abb. 1: a) Kopfform von *Formica exsecta*, mit medianer (M) und lateraler Kopflänge (L).  
 b) Basaler Teil der freipräparierten Mandibel (im Einlenkungsbereich der Kopfkapsel). H repräsentiert die gemessene Hebellänge zwischen der Drehachse der Gelenkshöcker (g) und der Adduktoransatzstelle. H ist etwas größer als die tatsächlich wirksame Hebellänge.

## Ergebnisse

### Plünderungsvorgang

Am 17. Mai 1997 wurden um 11<sup>30</sup> (mitteleurop. Sommerzeit) vereinzelte *Formica exsecta* ♀♀ an ihrem Nest mit kopflosen *Formica lemani*-Körpern beobachtet, die sich zum Teil noch leicht bewegten. Ein Rückverfolgen der mit je einer, zumeist enthaupteten *Formica lemani* ♀ beladenen *Formica exsecta*, ergab einen Abstand zwischen den Nestern von nur 2,5 m. An der Nestoberfläche konnten keine Kampfhandlungen beobachtet werden, *Formica lemani* zeigten ein ähnliches Fluchtverhalten, wie es von *Serviformica* bei einem Überfall von *Polyergus rufescens* bekannt ist. Um 12<sup>10</sup> änderte sich das Bild der eingetragenen Körperteile. Kopflose Ameisen wurden nicht mehr transportiert, stattdessen konnten zwei *Formica exsecta* ♀♀ mit je einem *Formica lemani*-Kopf, eine weitere mit einem Bein tragend beobachtet werden. Dieses Eintragen von Resten wurde zuvor nicht beobachtet und markiert das Ende des Überfalls. Es wurden auch tote *Formica exsecta*-♀♀ eingetragen, deren Tod allerdings mit hoher Wahrscheinlichkeit als Beobachtungsartefakte (unabsichtlich zertreten) zu interpretieren sind. Insgesamt betrug die Dauer des beobachteten Raubzuges etwa eine  $\frac{3}{4}$  Stunde. Zur weiteren Untersuchung konnten 24 *Formica lemani*-Körper sichergestellt werden. Ein Kontrollgang im September 1997 ergab, daß das *Formica lemani*-Nest verschwunden war.

## Bißverletzungen

Das Abbeißen des Kopfes erfolgte unterirdisch im Nest von *Formica lemani* und war somit einer direkten Beobachtung nicht zugänglich. Der Vorgang konnte daher nur durch die Analyse der Bißverletzungen rekonstruiert werden.

Grundsätzlich weisen die *Formica lemani*-Überreste massive Zerstörungen ihrer Kutikula auf (Abb. 2-5). Die Analyse der Bißverletzungen (Tab.1) zeigt, daß *Formica exsecta* versucht den anterioren Körperteil (z. B.: Abb. 2; Tab. 1: „Abtrennung des Kopfes“) oder den posterioren Körperteil (z. B.: Abb. 3; Tab.1: „Abtrennung (Versuch) des Gasters“) abzubeißen. Offensichtliche Fehlbisse an Pronotum, Propodeum (Abb. 4) usw. lassen erkennen, ob anteriorer oder posteriorer Körperteil Ziel des Bisses waren.

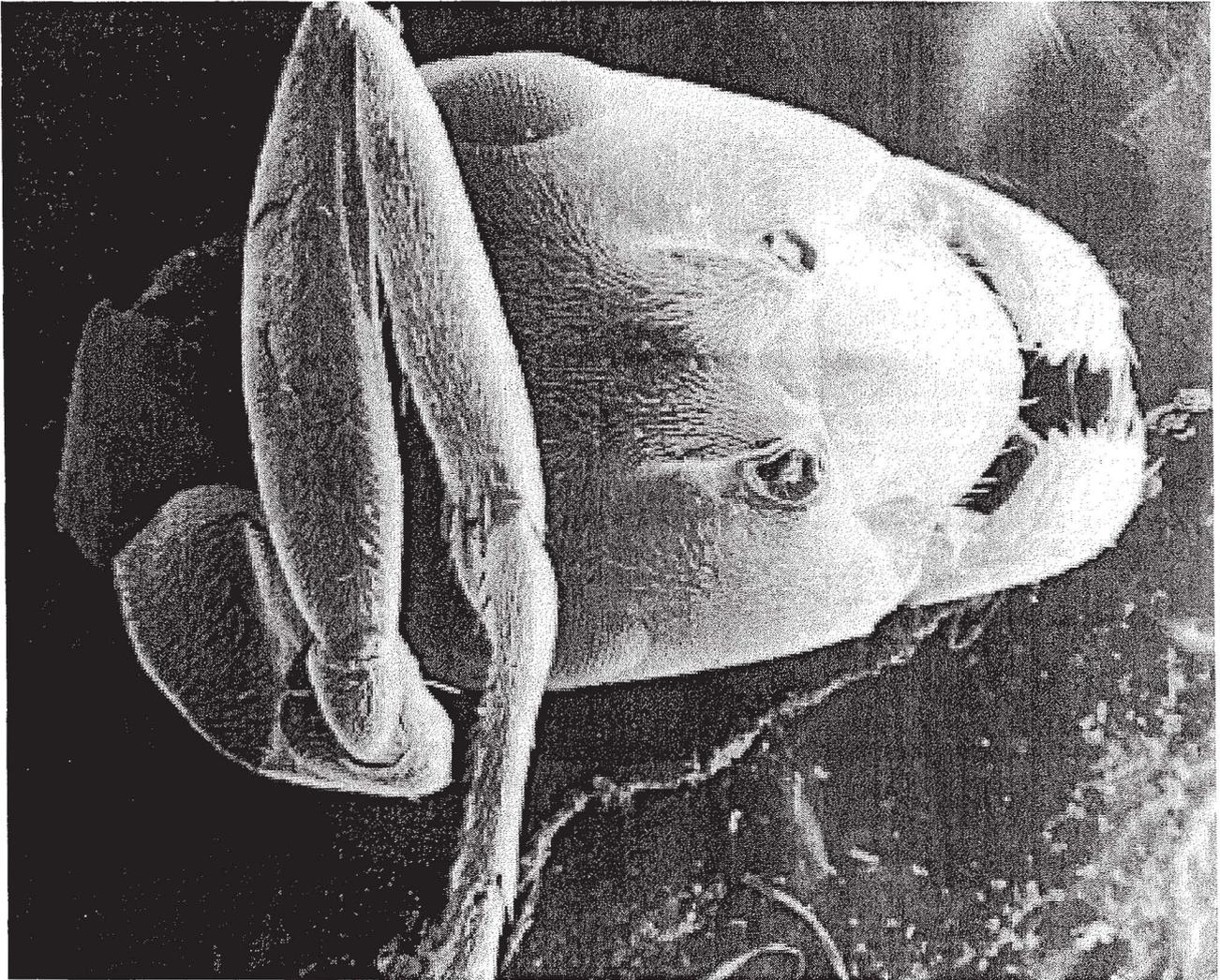


Abb. 2: Abgeissener Kopf von *Formica lemani* mit Vorderbein und verbindendem Sternitstück (anteriore Bißverletzung).



Abb. 3: Bißverletzung am Petiolus von *Formica lemani* (posteriore Bißverletzung). Dorsale Ansicht, links Propodeum, rechts Gaster.

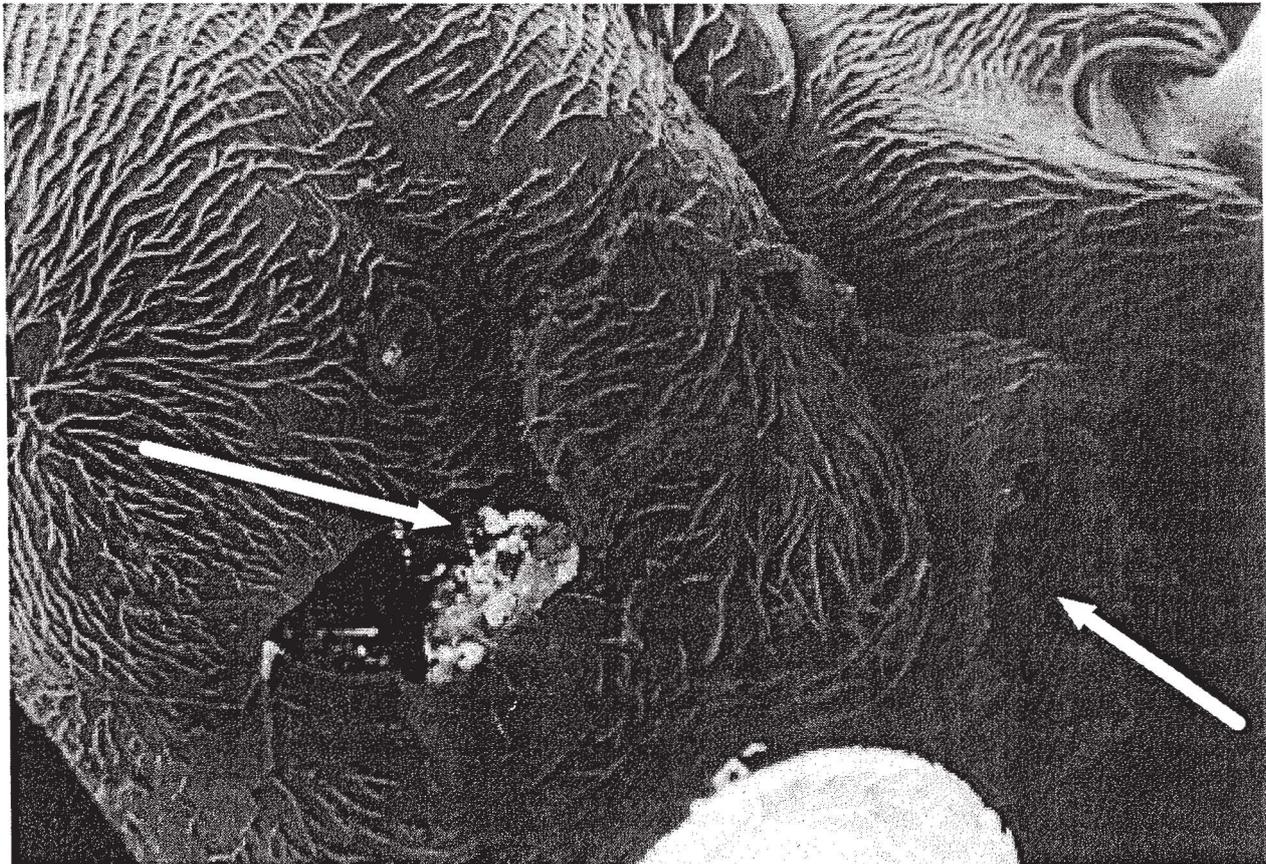


Abb. 4: Bißverletzung am Propodeum, sowie an der Coxa abgebissenes rechtes Hinterbein von *Formica lemani* (posteriore Bißverletzung). Caudodorsale Ansicht, der helle Bereich ist der Petiolus.

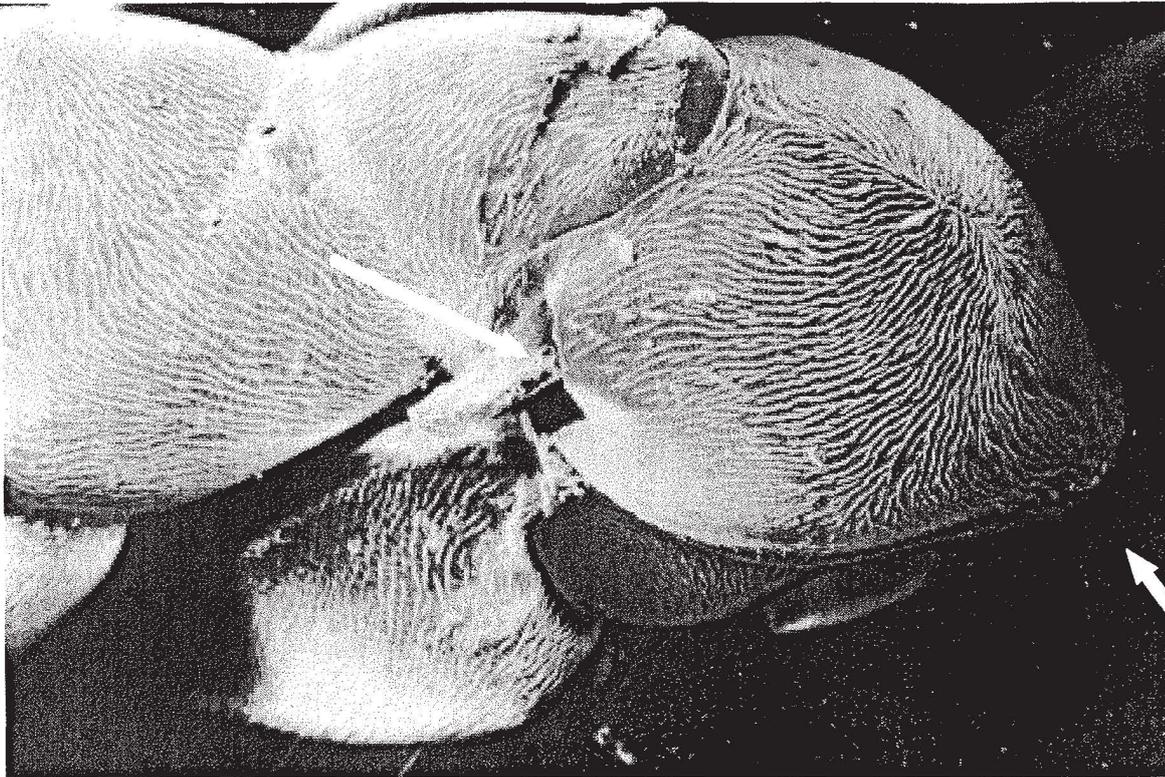


Abb. 5: Enthauptete *Formica lemani* in dorsolateraler Ansicht mit prothorakaler Verletzung hinter dem Vorderbeinansatz (anteriore Bißverletzung).

Aufgrund der Häufigkeiten bestimmter Bißverletzungen lassen sich Hypothesen (Tab.1 unten) aufstellen, mit deren Hilfe der Bißvorgang rekonstruiert werden kann:

Ein Biß in die Gaster ist zu weit vom Petiolus entfernt, um ohne weiteres als Abtrennungsversuch der Gaster interpretiert werden zu können. Es stellt sich daher die Frage, ob „Biß in die Gaster“ als eigene Gruppe zu betrachten ist. Tatsächlich erfolgt der Biß in die Gaster bei den eingetragenen Tieren höchst signifikant selten ( $p < < 0,001$ ; Tab.1, Hypothese 1). Mechanische Verletzungen an der Gaster führen erfahrungsgemäß nicht unmittelbar zur Ausschaltung des Gegners und sind wohl aufgrund der Größe der Gaster schwer durchzuführen. Daher ist dieser Verletzungstyp als Fehlbiß zu werten und wird im folgendem nicht mehr berücksichtigt.

Als nächstes stellt sich die Frage, ob das Enthaupten die primäre Tötungstaktik darstellt, oder ob daneben auch das Abbeißen der Gaster von Bedeutung ist. Zur Klärung dieser Fragen wurden die Hypothesen 2-4 (Tab. 1) getestet. Von 24 eingetragenen *Formica lemani*-♀♀ waren 22 enthauptet, das ist höchstsignifikant häufig ( $p < < 0,001$ ; Hypothese 2), wogegen die Versuche die Gaster abzubeißen signifikant selten sind ( $p < 0,05$ ; Hypothese 3). Während die Versuche die Gaster abzubeißen gleich oft gelungen wie mißlungen sind (Hypothese 4), endeten alle Versuche den Kopf abzubeißen erfolgreich.

Auffällig stereotyp sind die einseitigen Bißverletzungen am lateralen Prothorax. Es handelt sich dabei um Verletzungen im Bereich des caudalen, linken oder rechten Vorderbeinansatzes (Abb. 5). Pronotum und/oder Sternit samt Bein werden mehr oder weniger vom Thorax getrennt. Im Extremfall sind Vorderbein, Sternitstück und Kopf vom verbleibenden Rumpf abgetrennt (Abb. 2). Daher ist zu hinterfragen, ob die Bißverletzungen am Prothorax als Fehlbißse zu betrachten sind, oder ob hier eine Regelmäßigkeit zugrunde liegt. Zur Klärung dieser Fragen wurden die Hypothesen 5 und 6 (Tab. 1) getestet. Bei Versuchen den Kopf abzubeißen, findet man in der Hälfte der Fälle auch Verletzungen am Prothorax (Hypothese 5). Verletzungen am Prothorax können demnach bei dieser isolierten Betrachtung weder als Fehlbißse noch als Regelmäßigkeit eingestuft werden. Betrachtet man nur jene Gruppe, bei der Abtrennungsversuche anterior erfolgten, so beträgt die empirische Wahrscheinlichkeit, daß dabei der Prothorax verletzt wurde  $13/17 = 76\%$ . Umgekehrt liegt diese Wahrscheinlichkeit in der Gruppe, bei der neben der Enthauptung auch Verletzungen posterior vorhanden sind, nur  $1/5 = 20\%$ . Dieser Unterschied hinsichtlich der Wahrscheinlichkeit, daß der Prothorax verletzt wird, ist signifikant ( $p < 0,05$ ; Hypothese 6).

Tab. 1: Analyse der Bißverletzungen der von *Formica exsecta* eingetragenen *Formica lemani*-Individuen. Die obere Hälfte der Tabelle beschreibt die Häufigkeiten der Verletzungsmuster. Die untere Tabelle korrespondiert mit der oberen Tabelle und zeigt die Parameter und Signifikanzen der zur Rekonstruktion des Bißherganges aufgestellten Hypothesen.

**B i ß v e r l e t z u n g e n**

B i ß k o m b i n a t i o n	Biß in die Gaster		X				X								
			anterior				anterior + posterior				posterior				
	Abtrennung des Kopfes	Kopf abgebissen	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
		Biß in den lateralen Prothorax *		X	X		X	X					X		
		Biß in die Vordercoxa **				X	X								
		Biß in das Pronotum					X								
	Abtrennung (Versuch) der Gaster	Gaster + Petiolus abgebissen ***							X	X			X		
		Gaster abgebissen ***								X					
		Biß in die Hintercoxa(en) **							X			X		X	
		Biß in das Propodeum												X	
	Biß in den Petiolus													X	
Σ <i>F. lemani</i> - Individuen entsprechend den Bißkombinationen		4	1	8	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
		17						5					2		Σ
														24	
														24	

\* Bißverletzungen im Bereich des caudalen, linken oder rechten Vorderbeinansatzes. Pronotum und/oder Sternit samt Bein +/- vom Thorax getrennt. Im Extremfall sind das Vorderbein, Sternitstück und Kopf abgetrennt.

\*\* Bein an der Coxa abgebissen, eingerissen oder eingedrückt.

\*\*\* Zwischen Petiolus und Mesosoma bzw. Petiolus und Gaster durchtrennt.

Bin. Binomialtest  
F-Y Fischer-Yates-Test

Hypothese	x (Bin.) bzw. a,b,c,d (F-Y) im Anhang	n	Signifikanz
1 (Bin.) Biß in die Gaster	1 + 1	24	Total
2 (Bin.) Kopf abgebissen	22	24	Total
3 (Bin.) Versuch Gaster abzubeißen	7	24	Total
4 (Bin.) Gaster ab mißlungen	1 + 2	7	Versuch Gaster abzubeißen
5 (Bin.) Verletzungen am Prothorax	13 + 1	22	Kopf ab
6 (F-Y) Kopf ab / Kopf ab +Prothoraxbiß	4 13 4 1	22	Kopf ab

## Mandibulare Mechanik

Die Mandibel transformiert durch ihre Hebelarme ( $H_M$ ,  $H_B$ ) die Muskelkraft ( $F_M$ ) in die Beißkraft ( $F_B$ ) (Abb. 6). Es gilt das Hebelgesetz  $F_M \cdot H_M = F_B \cdot H_B$ . In Tab. 2 wird der Hebelarm ( $H_M$ ) relativ zur jeweiligen Kopflänge dargestellt. Im folgenden wird die Hebelgeometrie von *Formica pratensis* als „normal“ betrachtet. Demnach beträgt  $H_M$  22,2 % der Kopflänge ( $ML_p$ ) (Tab. 2). *Formica exsecta* weist einen deutlich größeren Hebelarm ( $H_M$ ) nämlich 24,5 % der Kopflänge ( $M_e$ ) auf und kann dadurch, bezogen auf ihre Körpergröße, ein höheres Drehmoment ( $F_M \cdot H_M$ ) und somit eine höhere Beißkraft erreichen. Die Skizze (Abb. 6) zeigt, daß bei einer Drehung der Mandibel um ihre Achse der Adduktor unterschiedliche Längen erreichen muß. Durch die Verlängerung der Hebellänge ( $H_M$ ) muß auch die Länge des Adduktors zunehmen. Wenn die physiologischen Gegebenheiten aber nur eine bestimmte Längenschwankung erlauben, muß der Adduktor verlängert werden. Tatsächlich kommt die Hebellänge bezogen auf die Adduktorlänge ( $L_e$ ) mit 22,8 % dem „Normalen“ ( $ML_p$ ) mit 22,2 % sehr nahe (Tab. 2).

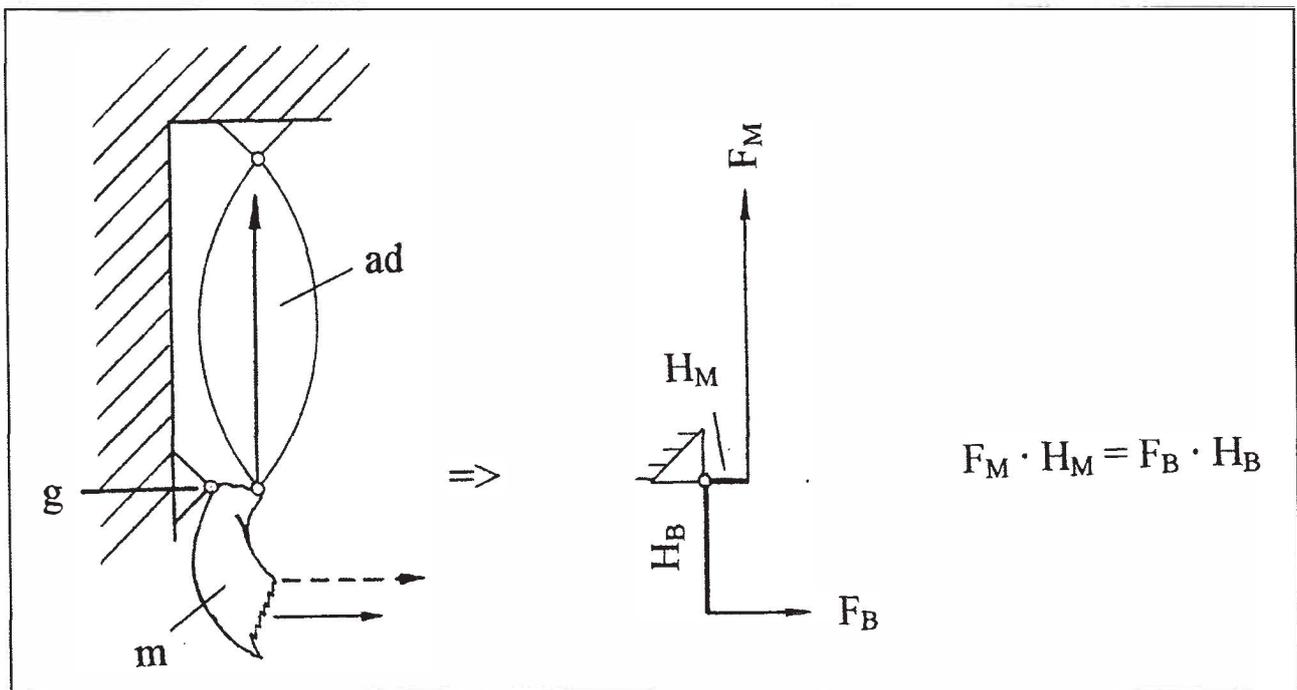


Abb. 6: Schematische Darstellung der mandibularen Mechanik: Der Adduktormuskel (ad) bewirkt durch Kontraktion die Muskelkraft ( $F_M$ ) und infolgedessen über das Hebelsystem ( $H_M$ ,  $H_B$ ) die Beißkraft ( $F_B$ ). Die Drehung der Mandibel (m) erfolgt über die Drehachse der Mandibelgelenkshöcker (g). Es gilt das Hebelgesetz  $F_M \cdot H_M = F_B \cdot H_B$ . Die Verkürzung von  $H_B$  bewirkt eine Erhöhung der Beißkraft (strichlierter Kraftvektor).

Tab. 2: Mediane ( $M_e$ ) und laterale ( $L_e$ ) Kopflänge von *Formica exsecta* ( $n_e = 12$ ) und Kopflänge ( $ML_p$ ) von *Formica pratensis* ( $n_p = 12$ ), sowie die Hebelarmlänge ( $H_M$ ) zwischen der Drehachse der Mandibelgelenkshöcker und des Adduktoransatzes bezogen auf die jeweilige Kopflänge.

$n_e = 12$ $n_p = 12$	$M_e$ [ $\mu\text{m}$ ]	$L_e$ [ $\mu\text{m}$ ]	$ML_p$ [ $\mu\text{m}$ ]	$H_{M_e} / M_e$ [%]	$H_{M_e} / L_e$ [%]	$H_{M_p} / ML_p$ [%]
Mittelwert	1473	1585	1714	24,5	22,8	22,2
Standardabweichung	64	74	267	0,4	0,4	0,7

## Diskussion

Die Fähigkeit von Vertretern aus der Verwandtschaft von *Formica exsecta*, gegnerischen Ameisen den Kopf abzubeißen, wurde bereits von FOREL (1874, 1921-23), KUTTER (1956, 1964) und PISARSKI (1982b) beschrieben. Dabei wurde diese Kampftechnik wirkungsvoll zur Verteidigung gegenüber größerer *Formica*-Arten eingesetzt. Dabei halten mehrere *Coptoformica* den Gegner fest, eine klettert auf den Rücken des Opfers und beißt den Kopf ab. Derartige Enthauptungen erfolgen auch innerhalb von *Coptoformica* (CZECHOWSKI 1976). HILZENS AUER (1980) berichtet von dieser Technik beim Beuteerwerb und WASMANN (1908a) beim Abwehren des Nesteindringlings *Dinarda maerkeli* (Staphylinidae). Enthauptung ist also eine vielseitig angewandte Kampftechnik von *Coptoformica*. Ein geordneter Raubzug von *Coptoformica* gegen *Serviformica* wurde allerdings zuvor noch nicht beobachtet.

### Rekonstruktion des Beißvorganges

Die Analyse der Bißverletzungen bestätigt eindeutig (Hypothese 2, Tab. 1), daß Enthaupten des Gegners eine wirkungsvolle Kampftechnik von *Formica exsecta* darstellt. PISARSKI (1982) beschreibt neben dem Enthaupten auch das Gasterabbeißen. Ob es leichter ist, den Kopf oder die Gaster abzubeißen, sei dahingestellt. Unter dem Gesichtspunkt des Beuteerwerbes erscheint es aber ökonomischer, nur den Kopf der Beute zu verlieren, als diese zu zerteilen. Im vorliegenden Fall waren die Versuche von *Formica exsecta* eine Gaster von *Formica lemani* abzubeißen (7 von 24) zwar signifikant selten (Hypothese 3), trotzdem aber häufig genug (30 %), um eine Erklärung für dieses Verhalten zu suchen: Da die Kämpfe unterirdisch im *Formica lemani*-Nest erfolgten, ist eine räumlich beengte Situation zu erwarten. Bißverletzungen im posterioren Bereich scheinen daher im vorliegenden Fall keine eigentliche Tötungstaktik darzustellen. Bei einigen *Formica lemani*-Individuen bekamen angreifende *Formica exsecta* ♀♀ offenbar nur den posterioren Bereich des Tieres zu fassen.

Die Verletzungen am Prothorax etlicher *Formica lemani*-♀♀ sind aus zwei Gründen bemerkenswert: 1.) die Verletzungen sind auffallend stereotyp, einseitig hinter der Ansatzstelle eines Vorderbeines und 2.) gehen immer mit dem Verlust des Kopfes einher. In keinem einzigen Fall findet man nur prothorakale Verletzungen. Das Zustandekommen der charakteristischen Verletzungen am Prothorax läßt sich wie folgt beschreiben: *Formica exsecta* greift mit einer Mandibel hinter einer Vordercoxa ein, die hier als Antagonist für die andere Mandibel guten Halt findet. Letztere Mandibel durchtrennt die Kehle. Die Kehle bietet dabei immer noch soviel Widerstand, daß die antagonistische Mandibel Verletzungen im lateralen, prothorakalen Bereich verursacht. Das kann soweit gehen, daß neben dem Kopf auch das Vorderbein und das verbindende Sternitstück mit abgetrennt werden (Abb. 2).

Enthauptungen mit oder ohne prothorakale Verletzungen erfolgten etwa gleich häufig (Hypothese 5), stellen also scheinbar gleichwertige Möglichkeiten des Kopfabbeißen dar. Berücksichtigt man aber gleichzeitig die posterioren Bißverletzungen, so ergibt sich folgendes Bild (Hypothese 6): Enthauptungen ohne prothorakale Verletzungen sind signifikant häufiger an *Formica lemani*-Leichen mit posterioren Verletzungen festzustellen. Umgekehrt sind Enthauptungen mit prothorakalen Verletzungen signifikant häufiger, wenn gleichzeitig keine posterioren Verletzungen vorhanden sind. Möglicherweise wendet *Formica exsecta* zwei unterschiedliche Enthauptungstechniken abhängig von der Agilität ihres Gegners an. „Lebhafte“ Gegner lassen sich offenbar nicht so leicht an der Kehle packen. Bei „weniger lebhaften“ Gegnern, sei es, weil sie von anderen festgehalten werden, oder weil sie durch Verletzungen im Bereich zwischen Mesosoma und Gaster bereits beeinträchtigt sind, können dann problemlos beide Mandibeln an der Kehle zupacken. Es läßt sich allerdings nicht beurteilen, ob die antagonistische Mandibel einfach nur einen besseren Halt findet, oder ob *Formica exsecta* dadurch ein „Stillhalten“ erreicht, oder einfach nur ein Vorderbein dem beidseitigen Kehlbiß im Wege steht.

Die von FOREL (1874), KUTTER (1956, 1964) und PISARSKI (1982b) epigäisch beobachtete Kampftechnik, wonach mehrere *Coptoformica* den Gegner festhalten bis ein Tier die Enthauptung durchführt, erscheint im vorliegenden, hypogäischen Fall unwahrscheinlich: 1.) das Festhalten einer *Formica lemani* durch mehrere *Formica exsecta* ist im beengten, unterirdischen Gangsystem sicher schwierig, 2.) die prothorakalen Verletzungen an *Formica lemani*-Leichen deuten auf Schwierigkeiten hin, die bei der Überwältigung durch mehrere *Formica exsecta* nicht auftreten sollten, 3.) die in der genannten Literatur beschriebenen Kämpfe beziehen sich in erster Linie auf größere *Formica*-Arten, bei denen eine Überwältigung durch mehrere, relativ kleine *Coptoformica* nötig wird. Die hier untersuchten *Formica lemani*-♀♀ sind aber wesentlich kleinere Gegner.

#### Die wichtigsten Autapomorphien von *Coptoformica* und ihre funktionelle Deutung

Die Fähigkeit, gleich große oder sogar größere Gegner zu enthaupten, ist für Ameisen nicht selbstverständlich und bedarf besonderer Anpassungen. Vier auffällige Autapomorphien zeichnen das monophyletische Taxon *Coptoformica* aus (AGOSTI 1989): 1.) Hinterhaupt in allen Kasten eingebuchtet (Abb. 1a), 2.) Petiolus in allen Kasten eingebuchtet, 3.) Mandibeln der weiblichen Kasten mit 1-3 präbasalen Dentikel (Abb. 7) und 4.) Zerbeißen des Nestmaterials (nachgewiesen für *Formica exsecta*, *Formica pressilabris*, *Formica suecica*, *Formica bruni* und *Formica forsslundi* (AGOSTI 1989)). Die Merkmale Hinterhauptseinbuchtung, präbasale Dentikel und Zerbeißen des Nestmaterials scheinen in einem funktionellen Zusammenhang untereinander und mit der Fähigkeit zur Enthauptung zu stehen.

Im Gegensatz dazu weist die früher zu *Coptoformica* gestellte nearktische *Formica exsectoides*-Gruppe diese Merkmale nicht oder weniger deutlich auf. In der *Formica exsectoides*-Gruppe ist die Hinterhauptseinbuchtung nicht im selben Maß wie bei *Coptoformica* ausgebildet, die präbasalen Dentikel sind, wenn überhaupt, variabel ausgebildet, und das Nestmaterial wird wie bei den übrigen Waldameisen nicht zerbissen (AGOSTI 1989).

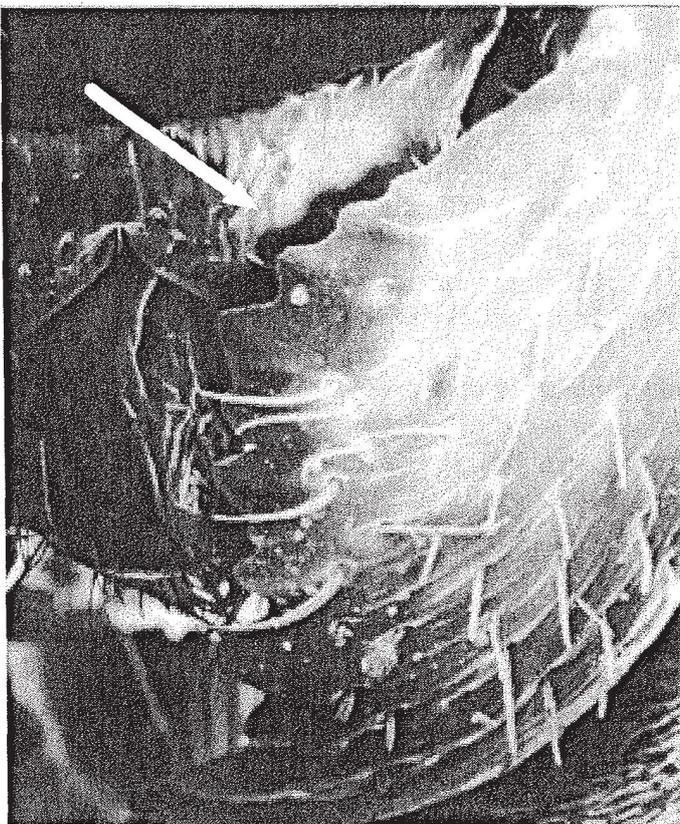


Abb. 7: Linke Mandibel von *Formica exsecta*. Die präbasalen Dentikel sind deutlich zu erkennen.

Die Fähigkeit, Pflanzenteile zu zerkleinern spiegelt sich im, oft betonten, kräftigen Biß wider (z. B. COLLINGWOOD 1979). AGOSTI (1989) betrachtet den scharfen Biß von *Coptoformica*, der sich durch feine Verletzungen an der menschlichen Haut beim Sammeln dieser Arten bemerkbar macht, als weiteres Indiz für deren Eigenständigkeit. Zweifellos ist das Zerbeißen von Pflanzenmaterial und das Erzeugen feiner Verletzungen beim Sammeln für so kleine Ameisen keine Selbstverständlichkeit. Die Fähigkeit zur Enthauptung anderer Ameisen fügt sich einwandfrei in dieses Bild.

Bereits FOREL (1921-23) vermutet, daß die Kampftechnik von *Formica exsecta* und *Formica pressilabris* „in gewisser Beziehung“ zu dem tief ausgeschnittenen Kopf steht. „...DLUSSKY (1964) interpretiert die Hinterhauptsecken nicht als eine mediane Vertiefung, sondern als eine Verlängerung der Hinterhauptsecken, die im Zusammenhang mit der aktiven Zerkleinerung des Nestmaterials gesehen werden muss. Das würde bedeuten, dass die Kopfseiten verlängert sind und damit die Kaumuskeln im Kopfinneren mehr Platz gewonnen haben...“ (Zitat aus AGOSTI (1989)). Daß die Bißleistungen von *Coptoformica* in Zusammenhang mit der Ausbildung der Hinterhauptsecken stehen, erscheint plausibel. Allerdings ist die Erklärung, daß dadurch mehr Platz für mehr Mandibularmuskulatur zur Verfügung steht, zu ungenau. Die Kraft eines Muskels hängt von dessen Querschnittsfläche ab, nicht, wie im vorliegenden Fall, von dessen Länge. Ein längerer Muskel kann aber im Vergleich zu einem kürzeren, gleich dicken Muskel mehr Arbeit leisten (Arbeit = Kraft x Weg). Die durch die Verlängerung des Mandibularmuskels (Adduktor) ermöglichte Mehrarbeit könnte über eine entsprechende Verlängerung des Hebelarmes in ein größeres Drehmoment um die Drehachse der Mandibelgelenkhöcker und somit in eine höhere Beißkraft umgewandelt werden (Drehmoment =  $F_M \cdot H_M = F_B \cdot H_B$ , Abb. 6). Tatsächlich zeigen die morphometrischen Ergebnisse, daß bei *Coptoformica* eine Verlängerung des Abstandes ( $H_M$ ) zwischen der Achse der mandibularen Gelenkhöcker und des Ansatzes des Adduktors (Abb. 1b, 6) relativ zur Körpergröße erfolgte (Tab. 2). Dadurch ist ein höheres Drehmoment und folglich eine höhere Beißkraft, möglich. Ein folglich längerer Hebelarm ( $H_M$ ) bedeutet aber, daß sich der Adduktor über eine längere Strecke kontrahieren und daher länger sein muß. Es wird also durch verlängerte Hinterhauptsecken Platz für einen längeren Adduktor geschaffen. Die Hebellänge ( $H_M$ ), bezogen auf die laterale Kopflänge, kommt daher mit 22,8 % dem „Normalen“ (*Formica pratensis*) von 22,2 % sehr nahe. Zusammenfassend läßt sich sagen, bezogen auf die Körpergröße ( $M_e$ ) liegt die Hebellänge bei *Formica exsecta* über dem „Normalen“ und erreicht dadurch eine höhere Beißkraft. Bezogen auf die Adduktorlänge ( $L_e$ ) entspricht die Hebellänge den physiologischen Notwendigkeiten. Erreicht wird das durch eine Verlängerung der Hinterhauptsecken.

Diese morphometrischen Ergebnisse bestätigen, daß die Ausbildung von Hinterhauptsecken eine Erhöhung der Beißkraft relativ zur Körperlänge ermöglichen. Allerdings erklärt das die eindrucksvollen Bißleistungen von *Coptoformica* nicht vollständig, denn die größeren *Formica*-Arten (z. B. *Formica pratensis*) müßten demnach, absolut betrachtet, eine vergleichbare Beißkraft aufweisen. Tatsächlich zeigen die größeren *Formica*-Arten kaum ein derartiges Bißverhalten. Aus Abb. 6 wird ersichtlich, daß eine Erhöhung der Beißkraft  $F_B$  nicht nur durch eine Verlängerung des Hebelarmes  $H_M$ , sondern auch durch eine Verkürzung des Hebelarmes  $H_B$  erreicht wird. *Formica exsecta* könnte also den Hebel  $H_B$  verkürzen und somit die Beißkraft erhöhen, indem sie den Biß mit dem hintersten Bereich der Schneidkante durchführt. Dadurch wurde die Entwicklung präbasaler Dentikel notwendig.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß *Formica exsecta* ihre hohe Beißkraft durch Änderung ihres mandibularen Hebelsystems erreichen dürfte. Einerseits erfolgt eine Verlängerung des Hebels zwischen Adduktor und Mandibeldrehachse, wodurch sich die Hinterhauptsecken erklären, andererseits erfolgt eine Verkürzung des Hebels zwischen Mandibeldrehachse und Bißstelle an der Mandibelschneidkante, wodurch sich die präbasalen Dentikeln erklären lassen.

Schließlich sei auf ein Phänomen hingewiesen, daß allerdings ohne genauere funktionsmorphologische Studien Spekulation bleibt: Die von *Formica exsecta* zerbissenen Gegenstände (Zellulose, Integument von Mensch und Insekt) können nicht einfach zwischen den Mandibeln zermahlen werden, sondern müssen durchgeschnitten werden. Offenbar ist bei Ameisen die Ausbildung von Hinterhauptsecken und schneidende Tätigkeit der Mandibel korreliert, wie z. B.

*Atta* (Blattschneiderameisen), *Messor arenarius* (Wüstenameisen die Chaenopodiaceen-Blüten abschneiden (DIETRICH unveröffentlicht)), *Rossomyrmex* (Sklavenräuber, die die lebenden „Korke“ in den Eingangsöffnungen des überfallenen Wirtsvolkes enthaupten (MARIKOVSKY 1974) bzw. „an ihren Beinen haftende Wirte mit ihren starken Mandibeln zugrunderichten“ (ARNOLDI 1932)). Eine besonders eindrucksvolle Konvergenz zur paläarktischen Untergattung *Coptoformica* (Formicinae) ergibt sich durch die neotropische Gattung *Azteca* (Dolichoderinae). *Azteca*-Arten, die ebenfalls Hinterhauptsecken und präbasale Dentikel besitzen, befreien ihre *Cecropia*-Wirtsbäume von Epiphyten, indem sie durch entsprechend gesetzte Bisse diese zum Absterben bringen (BARNWELL 1967, JANZEN 1969).

Zur Vollständigkeit muß noch kurz auf mögliche andere Funktionskreise der Hinterhauptsecken eingegangen werden. Die prominenten Hinterhauptsausbuchtungen einiger Dacetoniini-Arten sind im Zusammenhang mit ihren enormen Mandibelspreizweiten (bis zu 180° (BROWN & WILSON 1959)) zu verstehen. Auch die mögliche Funktion eines Enthauptungsschutzes sollte erwähnt werden. Dramatische Kämpfe innerhalb von *Coptoformica* sind nachgewiesen (CZECHOWSKI 1976, 1990). Die Hinterhauptsecken verhindern nicht, enthauptet zu werden (CZECHOWSKI 1976), erschweren es aber möglicherweise. Immerhin berichtet KUTTER (1957) von Feindseligkeiten zwischen *Formica* (*C.*) *naefi*, *Formica* (*C.*) *pressilabris* und *Formica* (*C.*) *exsecta*, die sich gegenseitig zu enthaupten trachteten, aber offenbar ohne Erfolg.

#### Synökologische Beziehungen zwischen *Coptoformica* und *Serviformica*

Die synökologischen Beziehungen zwischen *Coptoformica* und *Serviformica* zeichnen sich durch eine erstaunliche Friedfertigkeit aus, vor allem in Anbetracht des sonst sehr aggressiven Verhaltens von *Coptoformica* gegenüber anderen Arthropoden.

*Formica exsecta* ist fakultativ temporär sozialparasitisch bei *Formica fusca* (KUTTER 1969, PISARSKI 1982a). In höheren Lagen wird *Formica fusca* durch *Formica lemani* ersetzt und das dürfte durch Beobachtungen gemischter *Formica exsecta* / *Formica lemani*-Kolonien (AGOSTI 1989) auch in myrmecobiotischer Hinsicht gelten. COLLINGWOOD (1979) erwähnt ebenfalls Koloniegründungen einzelner *Formica exsecta*-♀♀ bei *Formica lemani* und *Formica fusca*. Obwohl es schon lange mehrere Beobachtungen gemischter *Formica exsecta* / *Formica fusca*-Kolonien gab, war nicht klar, wie diese entstehen (KUTTER 1956). PISARSKI (1982a) beschreibt das Eindringen von *Formica exsecta*-♀♀ in königinnenlose, kleine *Formica fusca*-Nester. Das deckt sich auch mit Beobachtungen von WASMANN (1908a). Dagegen spricht KUTTER (1969) von Elimination der Wirtskönigin, bezieht sich dabei aber offenbar auf Vermutungen. Die Fähigkeit von *Coptoformica*, ihren Gegnern die Köpfe abzubeißen, unterstützt Kutters Hypothese.

Gemischte *Coptoformica* / *Serviformica*-Kolonien können möglicherweise aber auch anders entstehen. KUTTER (1956, 1957) konnte - unter künstlichen Bedingungen - zeigen, daß zumindest *Formica* (*Coptoformica*) *naefi* auf merkwürdige und unerwartete Weise *Serviformica*-Völker für sich gewinnen kann und verwendete dafür den Begriff Eudulosis (KUTTER 1956). Dabei dringen einzelne *Coptoformica*-♀♀ in das *Serviformica*-Nest ein, verhalten sich aber völlig passiv. Angriffen seitens *Serviformica* setzten sie sich nicht zur Wehr und bezahlen das auch vielfach mit ihrem Leben. Da aber immer wieder neue *Coptoformica* nachkommen, gewöhnt sich *Serviformica* offenbar an deren Anwesenheit. Die aggressive Haltung seitens *Serviformica* nimmt ab, die Zahl der eindringenden *Coptoformica* zu. Schließlich kommt ein Umzug in Gang, bei dem die *Serviformica*-Brut und ♀♀ ins *Coptoformica*-Nest getragen werden. Lediglich die *Serviformica*-Königin wird getötet. KUTTER (1956, 1957) konnte dieses Verhalten mehrmals beobachten. In keinem einzigen Fall bemerkte Kutter einen Enthauptungsversuch an *Serviformica*, konnte aber das hohe Aggressionspotential seitens *Coptoformica* durch Kontrollversuche zeigen. Dabei wurde eine *Lasius rabaudi*-Kolonie völlig ausgerottet, etliche *Formica rufa* enthauptet und der Angriff einer volkreichen *Formica truncorum*-Kolonie durch die an Körpergröße kleineren *Coptoformica* abgewehrt: „Überall konnten grausame Enthauptungen beobachtet werden“ (KUTTER 1956). Auch zeigte sich (KUTTER 1957), daß es bei der Mischung der *Coptoformica*-Kolonien zwischen *Formica naefi*, *Formica pressilabris* und *Formica exsecta* Enthauptungsversuche gab. KUTTER (1964)

bemerkt in einem kurzen Satz, daß *Formica exsecta* bei der „Unterjochung“ von *Serviformica*-Kolonien nicht die Enthauptungstaktik anwendet. Es ist aber nicht klar, ob er hier die Ergebnisse seiner oben geschilderten Studien an *Formica naefi* bzw. *Formica pressilabris* auf *Formica exsecta* übertragen hat.

Die Versuche von WASMANN (1908c) zeigen ebenfalls eine besondere Behandlung von *Formica fusca* durch *Formica exsecta*. *Formica fusca*-Puppen wurden von *Formica exsecta* anstandslos aufgenommen und die geschlüpften ♀♀ in die Gemeinschaft integriert. Im Parallelversuch mit Puppen von *Formica rufa*, *Formica rufibarbis* und *Formica pratensis* wurden diese entweder gar nicht abgeholt, die Puppen herausgezogen und gefressen, oder die geschlüpften Ameisen getötet. Ähnlich gelagerte Versuche (WASMANN 1908b) bei *Formica rufa* und *Formica pratensis*, die ebenfalls temporäre Sozialparasiten bei *Formica fusca* sind, zeigten, daß bei diesen Arten keine Neigung zur Aufzucht von Arbeiterpuppen ihrer ehemaligen Hilfsameisenart vorhanden ist.

PISARSKI (1982) weist ausdrücklich auf den „wilden Charakter“ von *Formica exsecta*-♀♀ hin, durch den sie selbst um vieles größere Tiere wie Regenwürmer, Weichkäfer oder Wolfspinnen überwältigen können. Kleine Predatoren verdrängt *Formica exsecta* aus ihrem Territorium (PISARSKI 1982d). Eine submissive (SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN 1988) bzw. nicht territoriale (PISARSKI 1982c) Art wie *Formica fusca* kann im Gebiet einer territorialen Art wie *Formica exsecta* fouragieren, Nester bauen, ja sogar gemeinsame Nahrungsquellen nutzen ohne angegriffen zu werden. Die Beuteanalyse von PISARSKI (1982) zeigt, daß *Formica fusca* im Territorium von *Formica exsecta* vorkommt, aber im Gegensatz zu *Myrmica* und *Lasius* nicht erbeutet wird. Allerdings korreliert die Dichte der submissiven Art negativ mit der Dichte der territorialen Art (PISARSKI 1982c, SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN 1988). Bemerkenswert ist, daß nach den Beobachtungen von PISARSKI (1982c) *Formica fusca* offenbar nicht durch aggressives Verhalten verdrängt wird. Andere territoriale Völker der eigenen oder einer fremden Art werden im eigenen Gebiet hingegen massiv bekämpft (PISARSKI 1982c, SAVOLAINEN & VEPSÄLÄINEN 1988, CZECHOWSKI 1990). FOREL (1921-23) berichtet von regelrechten Kriegszügen gegen *Lasius*, *Formica* und selbst *Camponotus*, um ihnen ihre Sträucher mit den Blattlauszuchten streitig zu machen. Schließlich berichtet ADLERZ (1902), daß er Kolonien von *Formica (Coptoformica) suecica*, *Formica (Serviformica) fusca* und *Camponotus herculeanus* bisweilen in den selben Baumstrünken nistend vorfand, er aber nur tote ♀♀ von *Camponotus* in den Kammern von *Formica suecica* antraf.

Die bisher beobachtete Friedfertigkeit von *Coptoformica* gegenüber *Serviformica* steht in krassem Gegensatz zur gegenständlichen Beobachtung am Gölle. Das *Formica lemani*-Volk wurde eindeutig als Nahrungsquelle ausgebeutet. Bemerkenswert ist die kurze Distanz vom *Formica lemani*-Nest zum *Formica exsecta*-Nest mit nur ca. 2,5 m. Das bestätigt, daß die submissive *Formica lemani* prinzipiell mit *Formica exsecta* koexistieren kann. Der Überfall erfolgte im Frühjahr, zu einer Zeit, in der das Nahrungsangebot noch spärlich ist. Auch der Umstand, daß *Formica exsecta*-♀♀ ihre toten Nestgenossen eintrugen, deutet auf eine angespannte Nahrungssituation hin, da sie das unter besseren Bedingungen nicht tun (CZECHOWSKI 1990). Die Untersuchungen von HILZENS AUER (1980) deuten auf einen vermehrten Proteinbedarf zu Beginn der Saison hin, der in der Folge abnimmt.

Insgesamt betrachtet scheint die prinzipielle Friedfertigkeit von *Coptoformica* gegenüber *Serviformica* dadurch begründet zu sein, daß einerseits die kleinen *Serviformica*-Kolonien keine ernsthaften Nahrungskonkurrenten darstellen, andererseits durch temporären Sozialparasitismus oder einfach als Nahrungsquelle genutzt werden können. Es erscheint durchaus sinnvoll für eine territoriale Art wie *Formica exsecta* die Nahrungsressourcen mit der submissiven *Formica lemani* zu teilen, solange das Angebot nicht selbst ausgeschöpft werden kann. Dadurch wird Energie in Form benachbarter submissiver Arten gespeichert, die in Notzeiten problemlos genutzt werden kann.

## Literatur

- ADLERZ, G. 1902: *Formica suecica* n. sp., Eine neue schwedische Ameise. - Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar (Stockholm) 59:263-265
- AGOSTI, D. 1989: Versuch einer phylogenetischen Wertung der Merkmale der Formicini (Hymenoptera, Formicidae), Revision der *Formica exsecta*-Gruppe und Liste der Formicidae Europas. - unpubl. Diss. No.8774 ETH Zürich, 278 S.
- ARNOLDI, K.V. 1932: Biologische Beobachtungen an der neuen paläarktischen Sklavenhalterameise *Rossomyrmex proformicarium* K. Arn., nebst einigen Bemerkungen über die Beförderungsweise der Ameisen. - Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere 24:319-326
- BARNWELL, F. H. 1967: Daily patterns in the activity of the arboreal ant, *Azteca alfari*. - Ecology 48:991-993
- BORTZ, J., LIENERT, G.A., BOEHNKE, K. 1990: Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. - Springer-Verlag: Berlin Heidelberg, 939 S.
- BROWN, W.L., WILSON, E.O. 1959: The evolution of the dacetine ants. - Quarterly Review of Biology 34:278-294
- COLLINGWOOD, C.A. 1979: The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. - Fauna Entomologica Scandinavica 8:1-174. Scandinavian Science Press LTD: Klampenborg.
- CZECHOWSKI, W. 1976: Competition between *Formica exsecta* Nyl. and *Formica pressilabris* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). - Annales Zoologici (Warszawa) 33:273-285
- CZECHOWSKI, W. 1990: Intraspecific conflict in *Formica exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). - Memorabilia Zoologica 44:71-81
- DLUSSKY, G.M. 1964: Murav'i podroda *Coptoformica* roda *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) SSSR. - Zoologicheskii Zhurnal: 43:1026-1040
- DLUSSKY, G.M. 1967: Murav'i roda *Formica*. - Izdat. Nauka: Moskva, 236 S.
- FOREL, A. 1874: Les fourmis de la Suisse. - Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften (Zürich) 26:1-452
- FOREL, A. 1921-23: Die Welt der Ameisen. - Rotapfel Verlag: Zürich. 275 S.
- HILZENSAUER, H.G. 1980: Zur Biologie und Ökologie von *Coptoformica exsecta* (Nylander, 1846) in der subalpinen Stufe des Patscherkofels (Tirol, Österreich). - Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck 67:173-184
- JANZEN, D.H. 1969: Allelopathy by myrmecophytes: the ant *Azteca* as an allelopathic agent of *Cecropia*. - Ecology 50:147-153
- 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 (Hym. Form.). - Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft 30:1-24
- KUTTER, H. 1964: Miscellanea myrmecologica II. - Mitteilungen der schweizerischen entomologischen Gesellschaft 36:321-329
- KUTTER, H. 1969: Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. - Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Zürich 171:1-62
- MARIKOVSKY, P.I. 1974: The biology of the ant *Rossomyrmex proformicarium* K. W. Arnoldi (1928). - Insectes Sociaux 21:301-308
- PISARSKI, B. 1982: Bionomie de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. - Memorabilia Zoologica 38:31-51
- PISARSKI, B. 1982a: Fondation et développement des nouvelles sociétés de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. - Memorabilia Zoologica 38:53-65
- PISARSKI, B. 1982b: Influence de la structure sociale sur le comportement agressif des ouvrières de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. - Memorabilia Zoologica 38:113-136
- PISARSKI, B. 1982c: Territoires et territorialisme de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. - Memorabilia Zoologica 38:163-203

- PISARSKI, B. 1982d: La pression des populations de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. sur le milieu. - *Memorabilia Zoologica* 38:261-271
- SAVOLAINEN, R., VEPSÄLÄINEN, K. 1988: A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. - *Oikos (Copenhagen)* 51:135-155
- WASMANN, E. 1908a: Eine natürliche Adoptionskolonie *exsecta-fusca* und Versuche mit derselben. - *Biologisches Centralblatt* 28:298-306
- WASMANN, E. 1908b: Versuche über die Aufzucht fremder Arbeiterpuppen durch *Formica truncicola*. - *Biologisches Centralblatt* 28:322-331
- WASMANN, E. 1908c: Aufzucht von *fusca*-Arbeiterinnen durch *exsecta* einer alten Kolonie. - *Biologisches Centralblatt* 28:726-728

Anschrift des Verfassers:

Christian O. Dietrich, Stattersdorfer Hauptstr. 39, A - 3100 St. Pölten

## Anhang

### Binomialtest

Der Binomialtest berechnet die Wahrscheinlichkeit, daß in einer alternativ (z. B. Kopf abgebissen / Kopf nicht abgebissen) verteilten Grundgesamtheit (z. B. die während des Überfalls insgesamt eingetragenen *Formica lemni*)  $x$  Individuen aus einer Stichprobe  $n$  (die vom Beobachter eingesammelten *Formica lemni*) mit einem Anteil von  $\pi$  vorkommen. Als Nullhypothese wird angenommen, daß die Alternativen zufällig verteilt sind, d. h., daß ihr Anteil  $\pi$  jeweils 50 % beträgt. Abweichungen von dieser 50 %-Gleichverteilung können zufällig sein (Nullhypothese gilt) oder die Gleichverteilungshypothese muß verworfen werden, d. h. eine der Alternativen kommt überdurchschnittlich oft bzw. selten vor.

```
Funktion bin50test(x; n)
  Wenn x > n / 2 Dann x = n - x
  bin50test = Anwendung.Binomvert(x; n; 0,5; Wahr)
Ende Funktion
```

### Fisher - Yates - Test

Der Fisher-Yates-Test wird bei kleinen Stichprobenumfängen anstelle des Vierfelder- $\chi^2$ -Test verwendet. Er berechnet die einseitige ( $s=1$ ) oder zweiseitige ( $s=2$ ) Irrtumswahrscheinlichkeit (fytest) des Unterschiedes bzw. Zusammenhangs zweier 2-fach gestufter Merkmale. Die Vierfeldertafel wird in Form einer zweidimensionalen Häufigkeitsmatrix ( $x$ ) dargestellt.

```
Funktion fytest(x; s)
  Wenn s <> 1 Und s <> 2 Dann
    fytest = "Fehler": Verlasse Funktion
  Ende Wenn

  'Bestimmung der notwendigen Variablen
  a = x(1; 1): b = x(1; 2): c = x(2; 1): d = x(2; 2)
  k = Anwendung.Min(x)
  Für i = 1 Bis 2
    Wenn x(i; 1) = k Oder x(i; 2) = k Dann
      Wenn x(i; 1) = k Dann j = x(i; 2) Sonst j = x(i; 1)
    Ende Wenn
  Nächste i
  Wenn b = k Oder c = k Dann h = 1 Sonst h = -1
  v = Abs(a / (a + b) - c / (c + d))
  a = a + k * h: d = d + k * h: b = b - k * h: c = c - k * h

  'Berechnung der Irrtumswahrscheinlichkeit
  Für i = 0 Bis k + j
    Wenn Abs(a / (a + b) - c / (c + d)) >= v Dann fytest = fytest + _
      Anwendung.HypgeomVert(a; a + b; a + c; a + b + c + d)
    Wenn s = 1 Und i = k Dann Verlasse Funktion
    a = a - 1 * h: d = d - 1 * h: b = b + 1 * h: c = c + 1 * h
  Nächste i

Ende Funktion
```