

# Inhaltsverzeichnis

Vorwort . . . . .	1
<b>A Allgemeine Biologie und Ökologie der Waldameisen</b>	
<b>1. Aussehen, Bau und Lebensweise . . . . .</b>	<b>7</b>
1.1 Stellung der Waldameisen im Reich der Insekten . . . . .	7
1.2 Äußerer und innerer Bau der Waldameisen . . . . .	10
1.3 Beschreibung der Waldameisen und nahestehender Arten . . . . .	14
1.4 Bestimmung von Waldameisen und ähnlichen Arten . . . . .	25
1.4.1 Die Gestalt der Waldameise . . . . .	25
1.4.2 Die Unterfamilien der Waldameisen . . . . .	26
1.4.3 Bestimmungsschlüssel der Gattung, Untergattungen und Arten von <i>Formica</i> . . . . .	28
1.4.4 Chromosomengattituren in der <i>Formica</i> -Gruppe . . . . .	35
1.5 Das Ganzheitsbild der Waldameisen-Arten . . . . .	36
1.5.1 Allgemeine Charakteristik der Waldameise . . . . .	37
1.5.2 Übersicht über das Ganzheitsbild der einzelnen Arten . . . . .	39
1.6 Zur Taxonomie der <i>Formica</i> -Gruppe . . . . .	47
1.6.1 Anfangssituation . . . . .	47
1.6.2 System der <i>Formica rufa</i> -Gruppe . . . . .	49
1.6.3 Zusätzliche Differenzierungsmöglichkeiten . . . . .	52
1.6.4 Beschreibung der genetisch konservativen Männchen . . . . .	53
1.6.5 Der männliche Kopulationsapparat und die Paarungsbereitschaft im Lichte der Artbildung . . . . .	56
1.6.6 Allometrisches Wachstum in der Gattung <i>Formica</i> und <i>Coptoformica</i> . . . . .	60
1.6.7 Beispiele taxonomischen Schrifttums . . . . .	62
1.7 Pseudogynen . . . . .	64
1.8 Abnorme, zum Teil pathologische Formveränderungen . . . . .	69
1.8.1 Teratologische Mißbildungen . . . . .	69
1.8.2 Tumoren und Verletzungen . . . . .	72
1.9 Polymorphismus . . . . .	73
<b>2. Fortpflanzung und Entwicklung . . . . .</b>	<b>75</b>
2.1 Besonderheiten bei der Entwicklung staatenbildender Insekten . . . . .	75
2.2 Die Überwinterung . . . . .	77
2.3 Erwachen aus der Winterruhe und Sonnung . . . . .	80
2.4 Schwarmverhalten und Begattung bei verschiedenen <i>Formica</i> -Arten . . . . .	81
2.5 Die postimaginale Reifung der kurzlebigen <i>Formica</i> -Männchen im Vergleich zu den langlebigen <i>Camponotus</i> -Männchen . . . . .	88
2.6 Zur Frage getrenntgeschlechtlicher Entwicklung in Waldameisen- nestern . . . . .	91

2.6.1	Schwarmgewohnheiten	91
2.6.2	Königinnen ohne lebende männliche Keimzellen in der Samentasche	92
2.6.3	Die Nachkommenschaft von Königinnen mit beinträchtigtem Sperma	93
2.7	Eiablage und Entwicklung der Brut	96
2.7.1	Die Eier	96
2.7.2	Die Larven	100
2.7.3	Die Puppen	104
2.8	Die Entwicklung der Kasten	108
2.8.1	Hinweise auf Kastendifferenzierung bei verschiedenen Sozialen Insekten	108
2.8.2	Genetische Bestimmung des Geschlechtes bei Waldameisen	109
2.8.3	Die blastogene Kastendetermination	110
2.8.4	Die trophogene Kastendetermination	112
2.8.5	Unterschiede in der Saisonabhängigkeit der trophischen Potenz	113
2.8.6	Zusätzliche äußere Einflüsse auf die trophische Potenz	115
2.8.7	Zur Frage der Einwirkung von Pheromonen	117
2.8.8	Die physiologische und biochemische Struktur der als Ammen tätigen Jungarbeiterinnen	118
2.8.9	Einfluß von Drüsensekreten auf die Bildung der Kasten	120
2.8.10	Überlegungen zur Evolution trophogener, blastogener und genetischer Faktoren im Zusammenhang mit der Kastendetermination	124
2.8.11	Ökologisch beeinflusste Kastendetermination	125
2.8.12	Zusammenwirken der die Kastendetermination bei <i>Formica polyctena</i> bestimmenden Faktoren	128
2.9	Funktion der Kasten	129
2.10	Jahreszyklus im Leben der Waldameisen	131
2.10.1	Im Nestbereich	131
2.10.2	Im Außendienst	136
2.11	Entwicklung, Höhepunkt und Altern von Waldameisenstaaten	140
2.11.1	Temporärer Sozialparasitismus bei der Koloniegründung der Großen Roten Waldameise	140
2.11.2	Tochternestbildung und Fortbestand des Staates bei der Kleinen Waldameise	143
2.11.3	Gründung und Entwicklung der Kolonien weiterer <i>Formica</i> -Arten	145
2.11.4	Zur Polygynie und Polykalie	146
2.11.5	Zum Alter von Ameisen und ihren Staaten	146
<b>3.</b>	<b>Gesellschaftsleben</b>	<b>148</b>
3.1	Der „Überorganismus“ Ameisenstaat	148
3.2	Die Organisation des Ameisenstaates	149
3.3	Die soziale Struktur	151
3.4	Die Rolle der Männchen im sozialen Gefüge des Ameisenstaates	152
3.4.1	Das sexuelle Appetenzverhalten	152
3.4.2	Phototaxis und Kontaktbestreben	153

3.4.3 Soziale Verhaltensweisen . . . . .	153
3.4.4 Einfluß der sozialen Bindung von Ameisenmännchen auf die Organisation des Ameisenstaates . . . . .	155
3.5 Beziehungen der Waldameisen untereinander und zu anderen Arten . . . . .	156
3.5.1 Beziehungen von <i>Formica</i> -Arten zueinander . . . . .	156
3.5.2 Staatenbünde – Superkolonien . . . . .	159
3.5.3 Nestlagendichte und Volkszahl . . . . .	161
3.5.4 Saisonabhängige Bevölkerungsbewegungen . . . . .	163
3.5.5 Beziehungen zu Ameisen anderer Gattungen . . . . .	165
3.5.6 Beziehungen der Waldameisen zu anderen Tieren . . . . .	170
3.6 Gäste und Parasiten der Waldameisen . . . . .	173
3.6.1 Beziehungen zu fremden Mitbewohnern . . . . .	173
3.6.2 Parasiten . . . . .	187
3.7 Vergleich des Gesellschaftslebens von Ameisen und Menschen . . . . .	194
<b>4. Das Nest . . . . .</b>	<b>196</b>
4.1 Bedeutung . . . . .	196
4.2 Nestbau . . . . .	196
4.3 Saisonabhängige bauliche Änderungen am Nest . . . . .	201
4.4 Das Nest als ökologisches System . . . . .	202
4.5 Aufbau und Erhaltung des Wärmehaushaltes . . . . .	209
4.5.1 Historischer Überblick über die Erkenntnisse . . . . .	209
4.5.2 Ergebnisse der neueren Zeit . . . . .	210
4.6 Art- und herkunftsverschiedene Faktoren . . . . .	218
4.7 Nestformen der <i>Formica</i> -Arten . . . . .	219
4.8 Besondere Nesttypen bei Herkünften der Kleinen Waldameise <i>Formica polyctena</i> . . . . .	227
4.9 Laboratoriumsversuche zum Nestbau . . . . .	238
4.10 Wärmedynamik und Energiebilanz . . . . .	240
<b>5. Das Straßensystem . . . . .</b>	<b>244</b>
5.1 Funktion der Ameisenstraßen . . . . .	244
5.2 Art- und herkunftsspezifische Besonderheiten . . . . .	245
5.3 Ortstreue und Verlagerungen . . . . .	254
<b>6. Nahrung und Ernährung . . . . .</b>	<b>256</b>
6.1 Nahrungsquellen der Ameisen . . . . .	256
6.2 Allgemeines zur Nahrungsbeschaffung . . . . .	259
6.3 Nahrungserwerb und Nahrungsverbrauch der Waldameisen . . . . .	259
6.4 Ernährung aus dem Volk und im Volk . . . . .	261
6.5 Ernährung aus der Umwelt . . . . .	264
6.5.1 Beutetiere als Proteinahrung . . . . .	264
6.5.2 Honigtauhonig als Kohlenhydratnahrung . . . . .	265
6.5.3 Vergleich der Bedeutung von Proteinen und Kohlenhydraten . . . . .	265
6.6 Erbeutungsvorgänge . . . . .	266
6.6.1 Endogene Faktoren . . . . .	266
6.6.2 Beutebezogene und abiotische Faktoren . . . . .	269
6.6.3 Erbeutungsverlauf . . . . .	281

## VIII

6.7	Trophobie	286
6.7.1	Das Wesen der Trophobie	286
6.7.2	Zusammensetzung von Siebröhrensaft und Honigtau	287
6.7.3	Vorgänge bei der Trophobie	290
6.7.4	Repräsentieren des Honigtautropfens	293
6.7.5	Vorteile für die Pflanzenläuse vom Ameisenbesuch	294
6.7.6	Abwehrmöglichkeiten der Pflanzenläuse gegen Feinde	295
6.7.7	Trophobie-Parasiten	295
6.7.8	Zum Lachnidenbesuch der Ameisen	296
6.7.9	Was geschieht mit eingetragenen Lachniden?	299
6.7.10	Bedeutung der Trophobie für die Waldameise und für die Waldhygiene	299
6.8	Nahrungsverteilung im Waldameisenvolk	300
6.8.1	Einblicke in die Futterverteilung zwischen Arbeiterinnen mittels Radio-Isotopen	301
6.8.2	Nahrungsweitergabe zwischen Arbeiterinnen und Geschlechtstieren	302
6.8.3	Futterverteilung zwischen Geschlechtstieren	304
6.8.4	Futterverteilung zwischen Arbeiterinnen und Brut	304
6.8.5	Futterverteilung und Adoptionsverhalten	304
6.9	Jahres- und Energiebilanz	305
6.9.1	Zur Energiebilanz von Siebröhrensaftsaugern	305
6.9.2	Jahresbilanz	306
6.9.3	Energiebilanz	307
6.10	Beispiele der Effektivität der Beutetätigkeit	308
6.11	Verschmähte und schwierig faßbare Tiere	313
<b>7.</b>	<b>Ökologie und geographische Verbreitung</b>	<b>317</b>
7.1	Zur Ökologie der Waldameisen	317
7.1.1	Allgemeines	317
7.1.2	Standortbevorzugung	320
7.2	Geographische und ökologische Übersicht der <i>Formica rufa</i> -Gruppe	321
7.2.1	Kurze ökologische Charakteristik der Waldameisen	321
7.2.2	Geographisch-ökologisches Ganzheitsbild der Waldameisen	324
7.3	Geographische Verbreitung der einzelnen Arten	324
7.4	Beispiele von Verbreitungsarealen	341
7.4.1	Vorkommen von Arten der <i>Formica rufa</i> -Gruppe	341
7.4.2	Ameisen der <i>Formica rufa</i> -Gruppe in Beziehung zu anderen Arten des gleichen Lebensraumes	357
7.5	Fauna	359
7.5.1	Literatur für eine Faunenübersicht	359
7.5.2	Literatur zur <i>Formica</i> -Systematik	362
7.6	Höhengliederung von Verbreitungsarealen	363
7.7	Auswirkung verschiedener historischer Faktoren auf die heutige Verbreitung der <i>Formica</i> -Arten	370

<b>8. Ökophysiologie</b> . . . . .	373
8.1 Einfluß von Temperatur und Feuchtigkeit . . . . .	373
8.1.1 Verhaltensweisen im Nest, auf dem Nest und vor dem Nest . . . . .	373
8.1.2 Verhalten während der Sonnungsphase . . . . .	379
8.1.3 Auf Verbreitung im geographischen Großraum bezogene ökophysiologische Eigenschaften von <i>Formica</i> -Arten . . . . .	381
8.1.4 Art spezifische Reaktion auf Tageslicht . . . . .	389
8.1.5 Art- und herkunftsbezogene Reaktionen unter verschiedenen Strahlenquellen . . . . .	390
8.2 Ökophysiologische Abgrenzung der Waldameisen gegenüber anderen Arten . . . . .	395
8.3 Überblick über die Verbreitung der <i>Formica rufa</i> -Gruppe . . . . .	401

## **B Physiologie und Verhalten**

<b>9. Die Sinnesphysiologie</b> . . . . .	403
9.1 Die Sinnesorgane und ihre Leistungen . . . . .	403
9.1.1 Sinnesorgane an den Fühlern . . . . .	404
9.1.2 Schweressinnesorgane . . . . .	406
9.1.3 Vibrations- und Gehörsinnesorgane . . . . .	407
9.1.4 Lichtsinnesorgane . . . . .	408
<b>10. Verhaltensphysiologie</b> . . . . .	413
10.1 Verständigung zwischen Artgenossen . . . . .	413
10.1.1 Viele Möglichkeiten zur Verständigung . . . . .	413
10.1.2 Fühlersprache . . . . .	415
10.1.3 Erkennen von Nestgefährtinnen . . . . .	416
10.2 Verständigung zwischen Ameisen und ihren Gästen . . . . .	417
10.3 Ortstreue, Nestwechsel und Trageverhalten . . . . .	418
10.3.1 Ortstreue zum Nest . . . . .	418
10.3.2 Ortstreue auf Straßen . . . . .	419
10.3.3 Trageverhalten . . . . .	420
10.4 Verhalten anhand von optischen Reizen . . . . .	423
10.5 Reaktionen auf akustische Signale . . . . .	424
10.6 Durch chemische Signale gesteuerte Verhaltensweisen . . . . .	425
10.6.1 Allgemeines . . . . .	425
10.6.2 Regulation der Sexualität und Brutaufzucht . . . . .	426
10.6.3 Trophallaxis zur Regulation und Organisation des Staates . . . . .	427
10.6.4 Der Volksduft und seine Auswirkungen . . . . .	428
10.6.5 Gefahrenalarm . . . . .	433
10.7 Angriffsverhalten . . . . .	437
10.7.1 Artunterschiede . . . . .	438
10.7.2 Kampfähnliche Verhaltensweisen . . . . .	440
10.7.3 Erörterungen zum Kampfverhalten . . . . .	442
10.7.4 Artgleiche aggressive Beziehungen bei <i>Formica polyctena</i> . . . . .	442
10.7.5 Artgleiche aggressive Beziehungen bei der monogynen <i>Formica rufa</i> . . . . .	444

10.7.6	Aggressive Beziehungen zwischen verschiedenen Arten . . . . .	446
10.7.7	Aggressive Verhaltensweisen bei Artgemeinschaften und Sozial- parasitismus . . . . .	447
10.7.8	Territoriale Zwiste . . . . .	449
10.8	Verhaltensweisen bei der Trophobie . . . . .	452
10.9	Orientierung . . . . .	453
10.9.1	Allgemeines . . . . .	453
10.9.2	Optische Orientierung . . . . .	454
10.9.3	Topographische Orientierung durch Menotaxis . . . . .	457
10.9.4	Orientierung nach Duftstoffen . . . . .	458
10.9.5	Aufsuchen von Futterquellen . . . . .	460
10.10	Arbeitsteilung . . . . .	462
10.10.1	Bedeutung der Arbeitsteilung . . . . .	462
10.10.2	Vorgang der Arbeitsteilung und bedingende Faktoren . . . . .	465
10.10.3	Größenunterschiede und Polymorphismus . . . . .	468
10.10.4	Arbeitsteilung bei der Lachnidenpflege . . . . .	472
10.10.5	Arbeitsteilung beim Transportverhalten . . . . .	473
10.11	Rekrutierung zum Nahrungserwerb . . . . .	476
10.12	Nekrophorie, Abfallbeseitigung und Hygiene . . . . .	480
10.13	Verhaltensmerkmale im Adoptionsversuch als Hilfsmittel zum besseren Verständnis der Artunterschiede . . . . .	483
10.13.1	Vorüberlegungen . . . . .	483
10.13.2	Adoption von Königinnen und der Königinnduft . . . . .	485
10.13.3	Wechselseitiges Verhalten von Arbeiterinnen . . . . .	488
10.13.4	Beziehungen zu eigenen und fremden Gästen . . . . .	489
10.13.5	Verhalten gegen eigene und fremde Brut . . . . .	489
10.14	Die „psychischen“ Fähigkeiten . . . . .	493
<b>11.</b>	<b>Stoffwechselphysiologie . . . . .</b>	<b>495</b>
11.1	Ektodermale Drüsenorgane . . . . .	495
11.1.1	Drüsenorgane im Kopf und Thorax . . . . .	495
11.1.2	Drüsen im Hinterleib . . . . .	511
11.1.3	Von Drüsen produzierte chemische Verbindungen, die als Pheromone wirken . . . . .	513
11.1.4	Praktische Anwendungsmöglichkeiten von Pheromonen . . . . .	516
11.2	Innersekretorische Drüsen . . . . .	518
11.2.1	Die Drüsen und ihre Funktion . . . . .	518
11.2.2	Aktivitätsphasen von Hormondrüsen während der Metamorphose . . . . .	520
11.3	Verdauungsphysiologie . . . . .	521
11.3.1	Organe des Verdauungssystems . . . . .	521
11.3.2	Verdauungsenzyme . . . . .	524
11.3.3	Altersabhängige Veränderungen des Mitteldarmes . . . . .	526
11.3.4	Verdauungsenzyme und Lebensweise . . . . .	528
11.4	Reservestoffspeicherung und Jahreszyklus . . . . .	528
11.5	Atmungsstoffwechsel . . . . .	535
11.5.1	Atmungsorgane und Kreislauf des Sauerstoffs . . . . .	535
11.5.2	Sauerstoffverbrauch . . . . .	536

11.6 Stoffwechsel und Energiebilanz . . . . .	541
11.6.1 Energiebilanz eines Waldameisenvolkes . . . . .	541
11.6.2 Nahrungsverbrauch – Ökologische Energie . . . . .	542
11.6.3 Vorgänge während der Metamorphose . . . . .	543
11.6.4 Morphologische und histologische Untersuchungen während der Metamorphose zur Kastendetermination . . . . .	545
11.7 Artsspezifische Unterschiede im Stoffwechsel . . . . .	551
11.7.1 Wasserdampfabgabe und Überlebensfähigkeit . . . . .	551
11.7.2 Die physikalisch-chemische Struktur . . . . .	553
11.7.3 Das Fluoreszenzmuster . . . . .	554
11.8 Zum Biochemismus des Stoffwechsels . . . . .	558
11.8.1 Freie Aminosäuren und andere chemische „Bausteine“ bei Weibchen und Arbeiterinnen von Waldameisen und ihre Veränderungen während der Metamorphose . . . . .	558
11.8.2 Hinweise auf weitere im biochemischen Stoffwechsel fest- gestellte Substanzen . . . . .	564
11.8.3 Bestimmung von Hämolymphe-Proteinen und Artdifferenzierung . . . . .	565
11.8.4 Enzym-Gene in der <i>Formica</i> -Gruppe . . . . .	566
11.9 Biochemismus bei Entwicklung und Aufbau der Kutikula . . . . .	566
Literaturverzeichnis . . . . .	572
Sachregister . . . . .	623
Namenregister . . . . .	650