

Habitatselektion von zwei Waldameisenarten (*Formica rufa* und *F. polyctena*)

Muriel Perron
Isabelle Glanzmann
Anne Freitag

nateco AG (CH)*
nateco AG (CH)
Musée de Zoologie de Lausanne (CH)

Habitatselektion von zwei Waldameisenarten (*Formica rufa* und *F. polyctena*)

Dass die Waldameisen eine wichtige Rolle im Waldökosystem einnehmen, ist gut bekannt. Jedoch ist das Wissen über die räumliche Verteilung der einzelnen Arten in der Schweiz oft lückenhaft oder nicht mehr auf dem aktuellsten Stand. Zudem sind die artspezifischen Lebensraumsprüche noch nicht restlos geklärt, insbesondere für die sympatrisch vorkommenden Arten *Formica rufa* (Rote Waldameise) und *Formica polyctena* (Kahlrückige Waldameise). Dadurch fehlen wichtige Grundlagen, um die Waldameisen wirkungsvoll zu schützen. Mithilfe der Daten des Waldameiseninventars der Kantone Basel-Landschaft und Basel-Stadt, das in den Jahren 2015/2016 durchgeführt worden ist, haben wir ein statistisches Habitatmodell entwickelt, um die Zusammenhänge zwischen Habitatfaktoren (Geländeneigung, Deckungsgrad der Bäume, Höhe der Kronenschicht, Stufigkeit, Distanz zum Waldrand, Distanz zu Wegen, Nadelholzanteil und Waldanteil in der Umgebung) und der Nestdichte von *F. rufa* und *F. polyctena* zu untersuchen. Dabei haben wir die Wahrscheinlichkeit, ein Ameisennest mithilfe der verwendeten Kartierungsmethode zu entdecken, mitmodelliert. Die meisten Habitatfaktoren wurden aus hochaufgelösten Fernerkundungsdaten (LiDAR, Falschfarben-Orthofotos) abgeleitet. Es stellte sich heraus, dass sich die beiden Arten in ihrer kleinräumigen Habitatwahl voneinander unterscheiden, insbesondere bezüglich Deckungsgrad, Hangneigung und Distanz zum Waldrand. *F. rufa* hat generell weniger ausgeprägte Habitatpräferenzen als *F. polyctena*. Sie hat keine besonderen Ansprüche in Bezug auf Kronenhöhe, Waldanteil und Distanz zum Waldrand. Die in der Literatur oft erwähnte grössere Verbundenheit von *F. rufa* mit dem Waldrand konnten wir für das Untersuchungsgebiet nicht bestätigen. Die Studie hat zudem gezeigt, wie wichtig die Berücksichtigung der Entdeckungswahrscheinlichkeit bei einer grossflächigen Inventarisierung von Waldameisennestern ist.

Keywords: red wood ant, habitat, predictive model, hierarchical model, potential distribution map
doi: 10.3188/szf.2019.0032

* Sissacherstrasse 20, CH-4460 Gelterkinden, E-Mail muriel.perron@gmail.com

Die Waldameisen spielen im Waldökosystem in vielerlei Hinsicht eine wichtige Rolle (Gösswald 1990), und sie gelten als Schirmart (Dekoninck et al 2010). In der Schweiz wurden die Waldameisen 1966 gesetzlich unter Schutz gestellt. Drei Arten sind auf der Roten Liste aufgeführt (Agosti & Cherix 1994): die Rote Waldameise *Formica rufa* Linnaeus, 1761 (potenziell gefährdet), die Kahlrückige Waldameise *F. polyctena* Förster, 1850 (potenziell gefährdet) und die Grosse Wiesenameise *F. pratensis* Retzius, 1783 (gefährdet). Bereits vor 40 Jahren wurde in der Schweiz und hier vor allem im Mittelland ein allgemeiner Rückgang der Waldameisen beobachtet (Cherix et al 2012). Die Fragmentierung der Wälder wird als mögliche Ursache für rückläufige Waldameisenpopulationen genannt (Gyllenstrand & Seppä 2003, Mäki-Petäys et al 2005). Als Habi-

tatspezialisten reagieren Waldameisen generell empfindlich auf die Veränderung ihres Lebensraums (Sorvari 2016).

Häufig ist Artenschutz am wirkungsvollsten, wenn die Lebensräume der betroffenen Arten sowohl in ihrer Quantität als auch in ihrer Qualität erhalten und gefördert werden. Voraussetzung dafür ist, dass die Lebensraumsprüche der zu schützenden Art im Wesentlichen bekannt sind. Habitatmodelle sind eine weitverbreitete Methode in der Ökologie, um die räumliche Verteilung von Lebewesen zu untersuchen. Im Fall der Waldameisen wurden Habitatmodelle von Freitag et al (2016a) als vielversprechendes Hilfsmittel identifiziert, um den Ameisenschutz in der Praxis zu unterstützen. Für die Waldameisen sind bereits einige solche Habitatmodelle berechnet worden, zum Beispiel im Waadtland (Rossi-Pedruzzi 2008) oder in



Abb 1 Ein solch grosses Nest direkt am Wegrand wie im linken Bild wird unmöglich übersehen. Dagegen wird das kleine, durch Vegetation überdeckte Nest im rechten Bild nur bei genauem Hinschauen entdeckt (das Nest befindet sich beim roten Markierungspfahl).

Grossbritannien (Procter et al 2015). Eine schweizweite Habitatstudie der Waldameisen wurde ausserdem von Vandegehuchte et al (2017) durchgeführt.

Anlässlich des Waldameiseninventars der Kantone Basel-Landschaft und Basel-Stadt der Jahre 2015/2016 (s. auch Glanzmann 2019, dieses Heft) wurde für die zwei häufigsten Arten, *F. rufa* und *F. polyctena*, ein Habitatmodell entwickelt. Damit sollen die Zusammenhänge zwischen Habitat und Nestdichte verdeutlicht und quantifiziert sowie das Lebensraumpotenzial der beiden Arten räumlich explizit vorhergesagt werden.

Material und Methode

Datengrundlagen

Im Rahmen des Ameiseninventars beider Basel wurde in den Jahren 2015/2016 eine Nestkartierung aller hügelbauenden Waldameisenarten durchgeführt (Glanzmann et al 2019, dieses Heft). Dabei wurde auf Basis von spezifischen Kartierungsrichtlinien die gesamte Waldfläche nach Ameisennestern abgesucht. Grundlage für die Kartierungsrichtlinien bildeten das Erschliessungsnetz des Waldes, die Bestandskarte sowie die Annahme, dass die Ameisen bei bestimmten Wetterbedingungen um das Nest herum aktiv sind. Es wurden alle Waldstrassen und -wege abgelaufen. Dabei wurden der Boden sowie die Umgebung nach Waldameisen gescannt. Wurde eine Waldameise gesichtet, wurde das Waldstück im Umkreis von 50 m nach Nestern abgesucht. Betrug die Distanz zwischen zwei Strassen oder Wegen mehr als 100 m, mussten die Kartierer die dazwischenliegende Waldfläche im Zickzack ablaufen. Bestimmte Waldbestände wurden von der Kartierungsfläche ausgeschlossen, da sie für Waldameisen grundsätzlich ungeeignet sind (z.B. Nordhänge ohne Nadelholz-Reinbestände). Die Neststandorte wurden mit GPS-Geräten genau erfasst (+/-1 bis 4 m), und die

Art wurde bestimmt. Die Kartierungsrichtlinien sind in Glanzmann et al (2019, dieses Heft) im Detail beschrieben. Als Resultat dieser Kartierung liegt eine artspezifische, punktgenaue Verteilung der Nester vor. Insgesamt wurden 651 Nester von *F. polyctena* und 622 Nester von *F. rufa* nachgewiesen.

Habitatmodell

Ein erhebliches Problem bei der Analyse der Verteilung von Lebewesen liegt darin, dass ein Teil der Individuen übersehen werden kann, ausgenommen die Kartierung wird sehr kleinflächig und mit grossem Aufwand durchgeführt. Bei grossflächigen Kartierungen ist eine vollständige Erfassung der Nester aus praktischen Gründen meistens nicht erreichbar, womit die tatsächliche Anzahl Nester unterschätzt wird. Dazu kommt, dass die Entdeckungswahrscheinlichkeit selten konstant ist, sondern zeitlich (z.B. je nach Witterungsbedingungen während der Kartierung) und räumlich (z.B. je nach Vegetationsdichte) variiert. Wenn solche Daten ohne jegliche Korrektur in einem Habitatmodell ausgewertet werden, kann das zu Scheinkorrelationen mit oder zum Maskieren von wichtigen Habitatfaktoren führen (Royle & Dorazio 2006, Chen et al 2013, Kellner & Swihart 2014). Abbildung 1 illustriert die unterschiedlichen Entdeckungswahrscheinlichkeiten.

Sogenannte hierarchische statistische Modelle ermöglichen es, die Entdeckungswahrscheinlichkeit zu schätzen und das Habitatmodell entsprechend zu korrigieren (Royle & Dorazio 2008, Kéry 2010, Kéry & Royle 2015). Dabei werden die tatsächliche Abundanz und die Zählung (d.h. die fehlerbehaftete Messung der Abundanz) als zwei unterschiedliche, aber verbundene Komponenten im Modell beschrieben:

- Die Zählung wird interpretiert als das Resultat eines Beobachtungsprozesses: Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein vorhandenes Nest an diesem Standort gefunden wird (angesichts dessen, dass der Standort tatsächlich besiedelt ist)?

Kategorie	Variablenname	Beschrieb des Habitatfaktors	Geodaten
Topografie	Einstrahlung	Potenzielle Sonneneinstrahlung (kWh/m ²)	Swisstopo DTM
Topografie	Neigung	Lokale Hangneigung (°)	Swisstopo DTM
Waldstrukturparameter	Deckungsgrad	Relativer Anteil der LiDAR-Vegetationspunkte >5 m über der Bodenoberfläche an sämtlichen ersten Echos (%). Mass für den Deckungsgrad	LiDAR-Rohdaten 2012
Waldstrukturparameter	Kronenhöhe	Höchster LiDAR-Vegetationspunkt (m). Mass für die maximale Höhe der Kronenschicht	LiDAR-Rohdaten 2012
Waldstrukturparameter	Stufigkeit	Standardabweichung der LiDAR-Vegetationspunkte, gemittelt in einem Umkreis von 25 m. Mass für die Streuung des vertikalen Waldprofils, grobe Aussage zur Stufigkeit	LiDAR-Rohdaten 2012
Randlagen	Dist_Waldrand	Kürzeste euklidische Distanz zum Waldrand (m)	Kantonale Bestandeskarte als Wald-Layer
Randlagen	Dist_Erschl	Kürzeste euklidische Distanz zur nächsten Strasse bzw. zum nächsten Weg (m)	Erschliessungskarte des Amts für Wald, SwissTLM
Ressourcen	NDVI	Normalisierter differenzierter Vegetationsindex, gemittelt in einem Umkreis von 50 m. Mass für den Nadelholzanteil im Jagdradius	Swisstopo Falschfarbeninfrarot-Orthofotomosaik (2015)
Fragmentierung	Anteil_Wald	Waldanteil in einem Umkreis von 500 m (%)	Kantonale Bestandeskarte als Wald-Layer

Tab 1 Liste der erklärenden Variablen für das Habitatmodell.

- Die Abundanz wird interpretiert als das Resultat eines ökologischen Prozesses: Was ist die erwartete Anzahl Nester in Abhängigkeit des Habitats (unabhängig davon, ob das Nest gefunden wird oder nicht)?

In der Ökologie werden in der Regel «distance sampling»- oder «double observer»-Methoden verwendet, um die Entdeckungswahrscheinlichkeit zu schätzen. Im Ameiseninventar beider Basel wurde die Entdeckungswahrscheinlichkeit mithilfe von wiederholten Kartierungen durch zwei unterschiedliche und unabhängig arbeitende Kartierer ermittelt. Die wiederholten Kartierungen wurden in einer räumlichen Stichprobe der gesamten Kartierungsfläche durchgeführt. Insgesamt wurden 20 Quadrate von je 500 × 500 m nach einem stratifizierten Zufallsdesign ausgeschieden. Jedes dieser 20 Quadrate wurde zweimal kartiert, in der Regel mit einem Zeitabstand von einer Woche zwischen den Begehungen. Beide Kartierer suchten nach Waldameisennestern nach denselben Richtlinien wie im übrigen Kartierungsperimeter. Dank der sehr genauen GPS-Lokalisierung konnten die einzelnen Nester in fast allen Fällen individuell erkannt werden. Ähnlich wie bei einer Fang-Wiederfang-Studie wurde eine sogenannte individuelle Entdeckungsgeschichte pro Nest erzeugt (kodiert als 10 = nur vom 1. Kartierer gefunden, 01 = nur vom 2. Kartierer gefunden, 11 = von beiden Kartierern gefunden). Dank der Zusatzinformation der wiederholten Kartierung kann die Wahrscheinlichkeit modelliert und geschätzt werden, mit welcher ein einzelnes Nest gefunden wird.

Habitatfaktoren

Basierend auf der Ökologie der Waldameisen wurde eine Liste von potenziellen erklärenden Variablen erarbeitet (Tabelle 1).

- Topografie:** Waldameisen sind auf eine ausreichende Besonnung des Nests angewiesen. Die topografische Lage eines Standorts ist ein massgebender Faktor für die potenzielle Sonneneinstrahlung. Dabei spielen neben dem Relief die lokale Exposition und die Hangneigung eine wichtige Rolle. Zudem ist die lokale Hangneigung für die Stabilität des Nestes wichtig. Sie beträgt selten mehr als 30° (Freitag & Cherix 2009, Freitag et al 2016b).

- Waldstrukturparameter:** Das Lichtangebot am Waldboden hängt nicht nur von der Topografie ab, sondern auch von der Waldstruktur. Faktoren wie Deckungsgrad, Kronenhöhe und Stufigkeit beeinflussen die Lichtverhältnisse am Boden.

- Randlage:** In Bezug auf die Lichtverhältnisse spielt auch die Lage relativ zu den umliegenden Bäumen eine Rolle: Randlagen (Wegrand, Waldrand) erhalten wohl mehr Sonnenlicht. *F. rufa* ist gemäss Literatur häufiger an Randlagen zu finden als *F. polyctena* (Kutter 1961, Wellenstein 1967, Klimetzek 1973, Seifert 2007).

- Verfügbarkeit von Ressourcen:** Nadelbäume sind für Waldameisen eine wichtige Ressource. Nadeln werden als bevorzugtes Baumaterial für den Ameisenhügel gebraucht (Gösswald 1989). Die Zusammensetzung der Baumarten spielt zudem eine Rolle in Bezug auf das Vorkommen von Blattläusen, von denen die Waldameisen stark abhängig sind (Gösswald 1989). Generell soll die Präferenz von *F. polyctena* für Standorte mit hohem Nadelholzanteil grösser sein als die von *F. rufa* (Rossi-Pedruzzi 2008).

- Habitatfragmentierung:** Bei Waldameisen wird die Fragmentierung als einer der Hauptgründe für die rückläufigen Bestände vermutet (Cherix et al 2012). Insbesondere *F. polyctena* soll isolierte Kleingehölze meiden (Seifert 2007).

Danach wurde ein Waldraster mit einer Auflösung von 10 × 10 m auf der Basis der kantonalen Bestandeskarte berechnet. Für jede Waldrasterzelle wurden dann die Variablen gemäss Tabelle 1 in der gleichen räumlichen Auflösung in ArcGIS 10. 3 berechnet. Die Berechnung der potenziellen Sonneneinstrahlung wurde mit SAGA GIS 3.0 (Werkzeug «Potential incoming solar radiation») für den 1. Juni durchgeführt. Die Standardeinstellungen wurden übernommen.

Für die Berechnung der Waldstrukturvariablen wurden LiDAR-Rohdaten verwendet. Die LiDAR-Daten waren vom 12. bis zum 16.3.2012 (laublose Periode) mit einer Punktdichte um die zwölf Punkte pro Quadratmeter erhoben worden. Die Daten waren vorklassifiziert in «Bodenpunkte» und in nicht näher spezifizierten «Nichtbodenpunkten». Von den Nichtbodenpunkten haben wir zuerst die Höhe berechnet, anschliessend haben wir sie mit der LAsTools Software (Isenburg 2016) als Gebäude- oder als Vegetationspunkt innerhalb der Waldfläche klassifiziert.

Als Indikator für den Nadelholzanteil wurde der normalisierte differenzierte Vegetationsindex (NDVI) berechnet. Dieser Index misst die relative Biomasse aus einem multispektralen Bild dank der Tatsache, dass Chlorophyllpigmente der Vegetation im nahen Infrarotbereich reflektieren. Vor dem Blattaustrieb (laublose Periode) reflektieren die Laubbäume praktisch nicht, die Nadelbäume aber schon. Höhere NDVI-Werte weisen somit auf ein erhöhtes Vorkommen von Nadelbäumen hin. Die NDVI-Werte wurden mittels einer Nachbarschaftsanalyse in einem Umkreis von 50 m gemittelt. Dieser Umkreis entspricht ungefähr dem Jagdradius von Waldameisen.

Statistisches Modell für die Nestdichte

Der Untersuchungsraum wurde in Rasterzellen eingeteilt. Die Anzahl Nester pro Rasterzelle g (d.h. die Nestdichte) wurde als Poisson-Zufallsvariable mit Intensität λ_g in Abhängigkeit der Habitatfaktoren $x_1(g), \dots, x_n(g)$ modelliert:

$$\lambda_g = \lambda_0 \exp(\beta_1 x_1(g) + \dots + \beta_n x_n(g)) \quad (1)$$

Variablenname	Beschrieb des Faktors	Angenommener Einfluss auf die Entdeckungswahrscheinlichkeit
Obs_ID	Identität des Kartierers. Kategorische Variable mit zwei möglichen Werten	Unterschiedliche Sucheﬃzienz
Dist_Erschl	Mittelwert der kürzesten euklidischen Distanz zur nächsten Strasse bzw. zum nächsten Weg im Quadrat (m)	Die Kartierungsrichtlinien geben vor, dass alle Strassen und Wege abgelaufen werden müssen. Wir gehen deshalb davon aus, dass bei einer dicht erschlossenen Waldfläche die Entdeckungswahrscheinlichkeit höher ist.
Datum	Datum der Kartierung als Tag des Jahres (Ganzzahl zwischen 1 und 365)	Die zunehmende Erfahrung des Kartierers erhöht die Entdeckungswahrscheinlichkeit im Laufe der Zeit.

Tab 2 Liste der erklärenden Variablen für die Schätzung der Entdeckungswahrscheinlichkeit.

Die Koeffizienten des Modells β_1, \dots, β_n werden durch Simulation (Markov-Chain-Monte-Carlo-Algorithmus) mit einem bayesianischen Ansatz geschätzt (R 3.3.2 und JAGS 4.2.0). Es wurde sichergestellt, dass die Markov-Ketten Konvergenz erreichten.

Als Ergebnis liefert die Simulation eine Posterior-Wahrscheinlichkeitsverteilung für jeden Koeffizienten β_1, \dots, β_n im Modell. Anhand dieser Verteilung kann beurteilt werden, ob ein Habitatfaktor einen Einfluss auf die Nestdichte der Waldameisen hat und wenn ja wie stark dieser Einfluss ist. Alle Habitatfaktoren wurden im Voraus standardisiert.

F. rufa und *F. polyctena* wurden in einem gemeinsamen Modell modelliert, wobei die Koeffizienten artspezifisch geschätzt wurden. Unterschiede zwischen den Arten lassen sich daran erkennen, dass es keine Überlappung der Posterior-Wahrscheinlichkeitsverteilungen eines Parameters gibt.

Statistisches Modell für die Entdeckungswahrscheinlichkeit

Die Anzahl beobachteter Nester C wird als eine binomiale Zufallsvariable mit Entdeckungswahrscheinlichkeit p modelliert, wobei N die tatsächliche (unbekannte) Anzahl Nester ist:

$$C \sim \text{Binomial}(N, p) \quad (2)$$

Die Entdeckungswahrscheinlichkeit p drückt aus, welcher Anteil der Nester im Durchschnitt gefunden wird, sodass (bei grossem N) $p = C/N$.

Wir nehmen an, dass die Entdeckungswahrscheinlichkeit p nicht konstant über alle Nester ist, sondern dass sie je nach Rasterzelle g und Kartierung i variiert. Die binomiale Zufallsvariable C kann auch als die Summe von N Bernoulli-Zufallsvariablen y_k mit Wahrscheinlichkeit p_k ausgedrückt werden, wobei Letztere von den Parametern $w_1(g, i), \dots, w_n(g, i)$ abhängt:

$$C = \sum_{k=1}^N Y_k \quad (3)$$

$$y_k \sim \text{Bernoulli}(p_k) \quad (4)$$

$$\text{logit}(p_k) = \text{logit}(p(g, i)) \sim \beta_0 + \beta_1 w_1(g, i) + \dots + \beta_n w_n(g, i) \quad (5)$$

Im Habitatmodell haben wir die Entdeckungswahrscheinlichkeit in Abhängigkeit des Kartierers, der Dichte des Erschliessungsnetzes und des Datums der Kartierung modelliert (Tabelle 2).

Ergebnisse

Entdeckungswahrscheinlichkeit

In den 20 Quadraten mit wiederholten Kartierungen wurden 207 einzelne Nester gefunden (kumuliert über alle Quadrate und Erhebungen). Davon

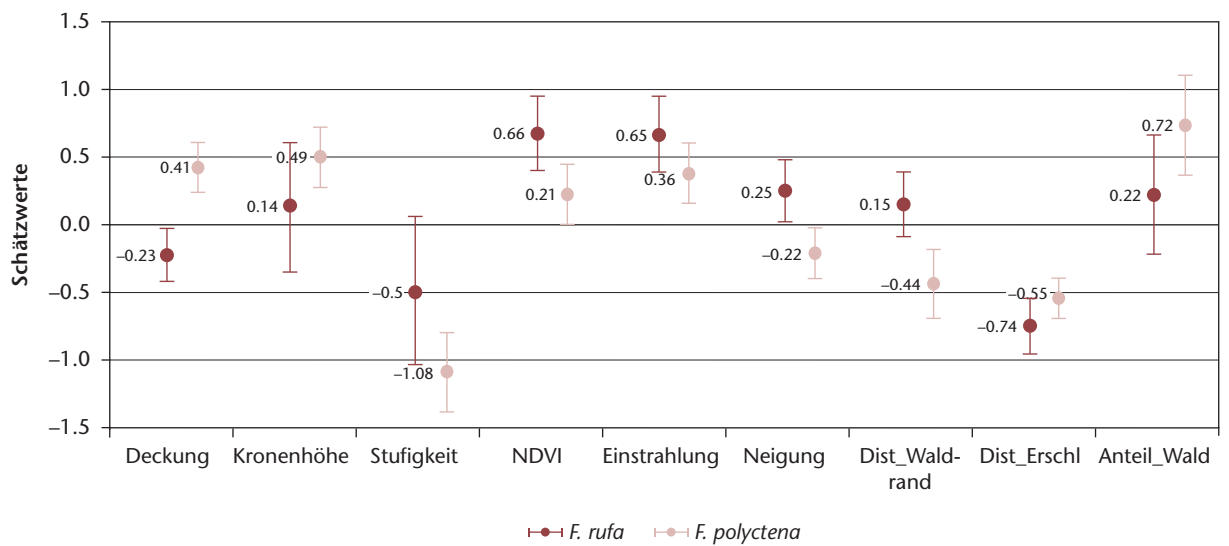


Abb 2 Schätzwerte der Modellkoeffizienten für *F. rufa* und *F. polycтена* mit dem Mittelwert und dem 95%-Vertrauensbereich (2.5. und 97.5. Perzentil der Posterior-Verteilung). Der Einfluss eines Modellkoeffizienten (Habitatfaktors) ist dann eindeutig, wenn der Vertrauensbereich den Nullwert nicht einschliesst. Für Abkürzungen siehe Tabelle 1.

wurden nur 71 von beiden Kartierern entdeckt. Gemäss unserem Modell beträgt die Entdeckungswahrscheinlichkeit im Durchschnitt 65%, womit in den 20 Quadraten insgesamt 318 Nester zu erwarten sind. Im Durchschnitt werden somit nur zwei Drittel aller Nester entdeckt, und ein Drittel aller Nester bleibt unentdeckt.

Durch die Modellierung des Beobachtungsprozesses hat sich ergeben, dass die Erschliessungsdichte die Entdeckungswahrscheinlichkeit am stärksten beeinflusst: Je dichter das Weg- und Strassennetz in der Umgebung eines Nests ist, desto wahrscheinlicher war es, dass das Nest gefunden worden ist. Auch die Kartierer selbst hatten einen signifikanten Einfluss auf den Kartierungserfolg: Der eine Kartierer konnte im Durchschnitt 10% mehr Nester finden als der andere. Zudem war der Einfluss des Datums als erklärende Variable positiv, aber nicht eindeutig.

Habitatfaktoren

Für jeden Habitatfaktor wurden die Posterior-Wahrscheinlichkeitsverteilung des entsprechenden Koeffizienten und dessen Vertrauensbereich (2.5. und 97.5. Perzentil) berechnet (Abbildung 2). Ein positiver Koeffizient drückt aus, dass die Nestdichte bei zunehmendem Wert des jeweiligen Habitatfaktors zunimmt. Ein negativer Koeffizient bedeutet hingegen, dass die Nestdichte bei zunehmendem Wert des Habitatfaktors abnimmt.

Bei *F. rufa* haben fünf von neun Faktoren einen eindeutigen Einfluss auf die Nestdichte: der Deckungsgrad, der NDVI, die Einstrahlung, die Hangneigung sowie die Distanz zur nächsten Strasse bzw. zum nächsten Weg (Abbildung 2). Die Vertrauensbereiche dieser Faktoren schliessen den Nullwert nicht ein. Am wichtigsten ist die Distanz zur nächsten Strasse (Dist_Erschl = -0.74). Dieser Faktor be-

einflusst auch die Entdeckungswahrscheinlichkeit stark, weshalb seine Effektgrösse dank dem hierarchischen Modell herunterkorrigiert wurde. *F. rufa* neigt dazu, ihr Nest dort zu bauen, wo es in einem Umkreis von 100 m viel Nadelholz hat (NDVI = 0.66) und die potenzielle Sonneneinstrahlung hoch ist (Einstrahlung = 0.65), insbesondere in steilem Gelände (Neigung = 0.25). Sie bevorzugt einen niedrigen Deckungsgrad (Deckung = -0.23). *F. rufa* zeigt hingegen keine eindeutige Präferenz bezüglich der Habitatfaktoren Höhe der Kronenschicht (Kronenhöhe = 0.14), Distanz zum Waldrand (Dist_Waldrand = 0.15), Waldanteil in einem Umkreis von 500 m (Anteil_Wald = 0.22), und Vertikalstruktur des Waldbestands (Stufigkeit = -0.5).

Bei *F. polycтена* haben acht von neun Habitatfaktoren einen eindeutigen Einfluss auf die Nestdichte. Die Vertrauensbereiche sind allgemein weniger breit als bei *F. rufa*, was bedeutet, dass bei *F. polycтена* die Habitatpräferenzen klarer ausgeprägt sind. Als wichtigster Faktor wurde bei *F. polycтена* die vertikale Bestandesstruktur identifiziert: Je stufiger die Bestände sind, desto geringer ist die Nestdichte (Stufigkeit = -1.08). Die Art richtet ihre Nester zudem bevorzugt an Orten mit hohem Waldanteil in der Umgebung ein (Anteil_Wald = 0.72). Sie wählt eher Standorte unter hohen Bäumen (Kronenhöhe = 0.49) mit geschlossenem Kronendach (Deckung = 0.41). Nester liegen zudem eher in Randlagen (Dist_Waldrand = -0.44, Dist_Erschl = -0.55), auf Standorten mit hoher Sonneneinstrahlung (Einstrahlung = 0.36) und in flachem bis schwach geneigtem Gelände (Neigung = -0.22). Der Nadelholzanteil in einem Umkreis von 50 m ist der einzige Faktor, dessen Einfluss nicht ganz eindeutig ist (NDVI = 0.21).

Bei folgenden Parametern unterscheiden sich die Habitatpräferenzen von *F. rufa* und *F. polycтена*

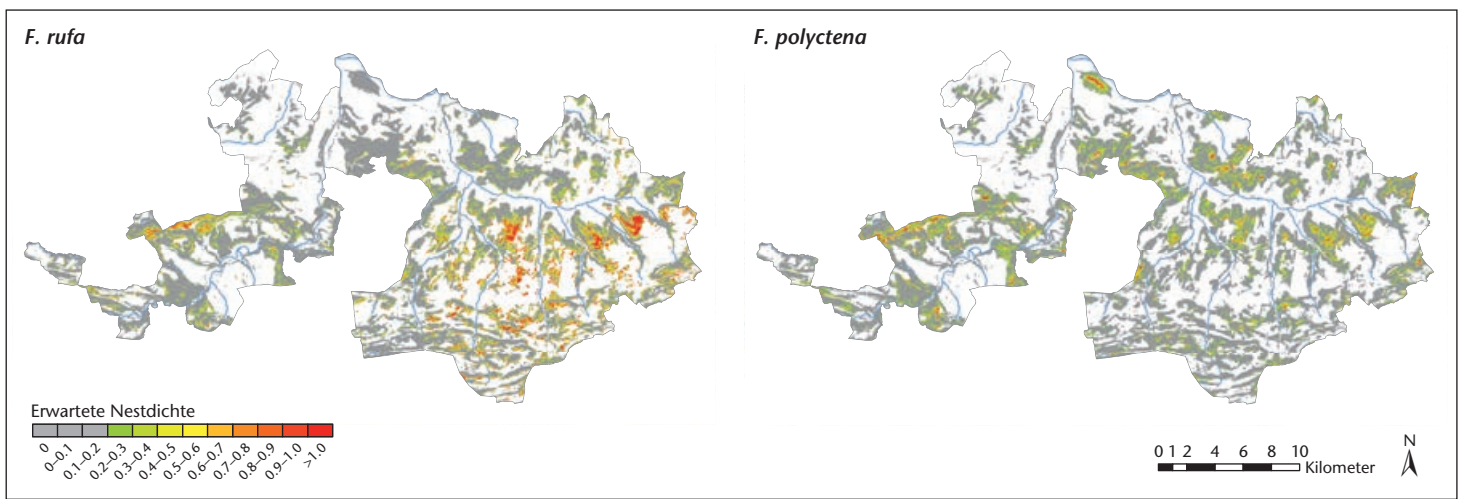


Abb 3 Lebensraumpotenzial für *F. rufa* (links) und *F. polyctena* (rechts) im Kanton Basel-Landschaft. Um die Karten zu generieren, wurden die Schätzwerte derjenigen Koeffizienten, deren Vertrauensbereich den Null-Wert nicht einschliesst, in Gleichung 1 eingesetzt. Die Karten beschränken sich auf den Kanton Basel-Landschaft, da im stark besiedelten Kanton Basel-Stadt das Lebensraumpotenzial klein ist und auch nur wenige Ameisennester angetroffen wurden (s. Glanzmann et al 2019, dieses Heft).

deutlich, da sich ihre Vertrauensbereiche nicht überlappen: Deckungsgrad (Deckung: -0.23 bzw. 0.41), Hangneigung (Neigung: 0.25 bzw. -0.22) und Distanz zum Waldrand (Dist_Waldrand: 0.15 bzw. -0.44). Ein Unterschied, wenn auch kein signifikanter, besteht zudem beim Nadelholzanteil im Umkreis von 50 m (NDVI: 0.66 bzw. 0.21). Ausser beim NDVI, dessen Koeffizient für beide Arten positiv ist, haben diese Habitatfaktoren eine gegenteilige Wirkung auf die Nestdichte der beiden Arten.

Mithilfe der Schätzwerte lässt sich darstellen, wo das Lebensraumpotenzial für die beiden Arten im Untersuchungsgebiet hoch ist (Abbildung 3): Für *F. rufa* ist es hoch im Oberbaselbiet, insbesondere im Bezirk Sissach auf den bewaldeten Kuppen zwischen den südlichen Seitentälern der Ergolz. Ein weiterer Schwerpunkt liegt im Blauengebiet im Bezirk Laufen. Der Blauen ist auch für *F. polyctena* ein Gebiet mit hohem Lebensraumpotenzial. Grundsätzlich ist aufgrund der ausgeprägteren Habitatpräferenzen von *F. polyctena* weniger Fläche als geeignet markiert.

Diskussion

Gemäss unserem Habitatmodell unterscheiden sich *F. rufa* und *F. polyctena* in ihrer kleinräumigen Standortwahl. Aufgrund ihrer weniger ausgeprägten Habitatpräferenzen kann *F. rufa* Wälder von unterschiedlicher Grösse und Struktur besiedeln. Sie stellt insbesondere keine speziellen Ansprüche hinsichtlich Kronenhöhe, Waldanteil und Distanz zum Waldrand. Sie bevorzugt aber Standorte im geeigneten Gelände mit hoher Sonneneinstrahlung, viel Nadelholz in der Umgebung und einem relativ lückigen Kronendach. In Bezug auf diese vier Präferenzen unterschied sich *F. rufa* in unserer Untersuchung auch von *F. polyctena*, die flachere Standorte mit

geringerer Sonneneinstrahlung und höherem Deckungsgrad vorzieht und auch mit weniger Nadelholz auskommt.

Im Vergleich der beiden Arten gilt *F. rufa* generell als diejenige Art, die weniger häufig im Waldesinneren zu finden ist (Seifert 2007). In unserem Untersuchungsgebiet spielte jedoch die Distanz zum Waldrand für *F. rufa* keine eindeutige Rolle. Dieser Befund stimmt mit den Beobachtungen von Kutter (1961) überein, der im Zürcher Oberland eine fast ausgeglichene Anzahl Nester von *F. rufa* in Waldrandnähe und im Waldesinneren gefunden hat. Auch Vandegehuchte et al (2017) konnten bei den auf den Probeflächen des vierten Landesforstinventars erfassten Nestern bei *F. rufa* keinen Einfluss der Distanz zum Waldrand nachweisen. Laut Risch et al 2006 sind es vorwiegend neu etablierte Kolonien und Einzelnester, die bei *F. rufa* häufiger am Waldrand liegen. In unserem Untersuchungsgebiet zeigt dafür *F. polyctena* eine ausgeprägte Präferenz für Neststandorte in Waldrandnähe. Sowohl Kutter (1961) im Zürcher Oberland als auch Eichhorn (1964) in den Ostalpen machten gegenläufige Beobachtungen mit jeweils fast zwei Dritteln der Nester von *F. polyctena* im Waldesinneren. Die je nach Studie unterschiedlichen Resultate weisen darauf hin, dass möglicherweise komplexe Zusammenhänge zwischen mehreren Faktoren im Spiel sind, die genauer untersucht werden sollten.

Unser Modell deutet darauf hin, dass *F. polyctena* in Bezug auf die Habitatfragmentierung weniger tolerant sein könnte als *F. rufa*. Dies könnte auf die unterschiedlichen Ausbreitungsstrategien der beiden Arten zurückgeführt werden: *F. rufa* kann isolierte Waldstücke leichter neu besiedeln, weil sie weitere Hochzeitsflüge macht und weniger als *F. polyctena* zur Koloniebildung tendiert (Seifert 2007). Bei Vandegehuchte et al (2017) war die Grösse des Wald-

stückes nicht relevant, um das Nestvorkommen der Artengruppe der Roten Waldameisen zu erklären. In die Analyse sind allerdings fast keine Nester von *F. polyctena* eingeflossen.

Unser Modell zeigt, dass die Walderschliessung sowohl die Entdeckungswahrscheinlichkeit als auch die räumliche Verteilung der Nester von beiden Arten beeinflusst. So wurden in Wäldern mit dichtem Strassen- und Wegenetz mehr Nester entdeckt als in solchen mit weniger dichtem, die Nester liegen aber unabhängig davon häufiger in der Nähe von Strassen und Wegen als im Waldesinneren. In unserer Studie konnten wir den Einfluss der Nestgrösse auf die Entdeckungswahrscheinlichkeit nicht modellieren, da dieser Parameter im Rahmen des Waldameiseninventars nicht systematisch erfasst worden war. Es ist jedoch naheliegend, dass dieser Faktor eine wichtige Rolle spielt, und das gerade in Kombination mit der Entfernung zur nächsten Strasse oder zum nächsten Weg. Am Wegrand haben vermutlich auch kleine Nester eine hohe Wahrscheinlichkeit, entdeckt zu werden. Mit zunehmender Distanz dürfte die Entdeckungswahrscheinlichkeit der kleinen Nester aber viel schneller sinken als diejenige der grossen Nester. Ein Interaktionseffekt zwischen diesen Faktoren sollte idealerweise bei der künftigen Modellierung der Entdeckungswahrscheinlichkeit getestet werden.

Schlussfolgerungen

Die dem Ameiseninventar der Jahre 2015/2016 der Kantone Basel-Landschaft und Basel-Stadt zugrunde gelegte Kartierungsmethode hat es ermöglicht, sehr viele Nester zu finden. Davon hat unsere Studie stark profitiert, weil sie sich im Vergleich zu anderen Untersuchungen auf einen sehr grossen Datensatz stützen konnte. Die geschätzte Entdeckungswahrscheinlichkeit zeigt allerdings, dass trotz aufwendiger Suche durch gut trainierte Kartierer ein nicht unerheblicher Anteil der Nester übersehen wird. Dem muss bei der Auswertung Rechnung getragen werden.

Nach bestem Wissen ist es die erste Studie, die Fernerkundungsdaten als Grundlage für die Habitatmodellierung bei Waldameisen verwendet. Dank diesen Daten konnte ein hochaufgelöstes, flächendeckendes Modell entwickelt werden. Da Fernerkundungsdaten in den meisten Kantonen verfügbar sind, wäre es möglich, die Modellergebnisse auf andere Kantone in der gleichen biogeografischen Region zu übertragen und so das dortige Lebensraumpotenzial für *F. rufa* und *F. polyctena* abzuschätzen. Zudem werden Fernerkundungsdaten regelmässig neu erfasst, womit sich die Lebensraumpotenzialkarten ohne grossen Aufwand aktualisieren lassen. Um die Dynamik der Waldameisenbestände unter-

suchen zu können, sollte das Inventar in ein paar Jahren mit der gleichen Kartierungsmethode wiederholt werden. Das in dieser Studie angewendete Modell lässt sich so weiterentwickeln, dass aus mehreren Jahren stammende Inventare berücksichtigt werden können. Eine solche Weiterentwicklung würde es erlauben, die Ursachen allfälliger Veränderungen zu identifizieren.

Abgesehen davon stellen die nun vorliegenden Lebensraumpotenzialkarten eine wichtige Grundlage zur Ausscheidung von Prioritätsgebieten für die Ameisenförderung in den Kantonen Basel-Stadt und Basel-Landschaft dar. Sie können zudem als Grundlage für Nachkartierungen dienen, um noch mehr Nester ausfindig zu machen. ■

Eingereicht: 15. März 2018, akzeptiert (mit Review): 17. November 2018

Dank

Wir bedanken uns herzlich bei Christian Bernasconi für die wertvolle fachliche Diskussion zu den Parametern, bei Oliver Gardi für die kompetente und schnelle Bearbeitung der LiDAR-Daten und bei Marc Kéry für seine Unterstützung bei der Abfassung des Manuskripts. Dem Amt für Wald beider Basel danken wir dafür, dass es die Studie in Auftrag gegeben und finanziert hat.

Literatur

- AGOSTI D, CHERIX D (1994) Liste rouge des fourmis menacées de Suisse. In: OFEFP. Listes rouges des espèces animales menacées de Suisse. Berne: Office fédéral de l'environnement forêt paysage. pp. 45–47.
- CHEN G, KERY M, PLATTNER M, MA K, GARDNER B (2013) Imperfect detection is the rule rather than the exception in plant distribution studies. *J Ecol* 101: 183–191.
- CHERIX D, BERNASCONI C, MAEDER A, FREITAG A (2012) Fourmis de bois en Suisse: état de la situation et perspectives de monitoring. *Schweiz Z Forstwes* 163: 232–239. doi: 10.3188/szf.2012.0232
- DEKONINCK W, HENDRICK XF, GROOTAERT P, MAELFAIT FP (2010) Present conservation status of red woodants in northwestern Belgium: worse than previously, but not a lost cause. *Eur J Entomol* 107: 209–218.
- EICHHORN O (1964) Zur Verbreitung und Ökologie der hügelbauenden Waldameisen in den Ostalpen 1. *Z Angew Entomol* 54: 253–289.
- FREITAG A, STOCKAN J, BERNASCONI C, MAEDER A, CHERIX D (2016A) Sampling and monitoring wood ants. In: Stockan J, Robinson EJH, editors. *Wood ant ecology and conservation*. Cambridge: Cambridge Univ Press. pp. 238–263.
- FREITAG A, KAISER-BENZ M, BERNASCONI C, CHERIX D, DÜGGELIN C ET AL (2016B) Vielfalt und Verbreitung der Waldameisen in Graubünden (*Hymenoptera, Formicidae, Formica rufa*-Gruppe): erste Ergebnisse. *Jahresber Nat.forsch Ges Graubünden* 119: 161–176.
- FREITAG A, CHERIX D (2009) Distribution des fourmis des bois et espèces apparentées (*Hymenoptera, Formicidae, genre Formica*) dans le canton de Vaud. *Entomol Helv* 2: 83–95.

- GLANZMANN I, KLAIBER A, PERRON M, FREITAG A (2019) Die Verbreitung der Waldameisen in den Kantonen Basel-Landschaft und Basel-Stadt. *Schweiz Z Forstwes* 170: 24–31. doi: 10.3188/szf.2019.0024
- GÖSSWALD K (1989) Die Waldameise. Band 1: Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten. Wiesbaden: Aula. 660 p.
- GÖSSWALD K (1990) Die Waldameise. Band 2: Die Waldameise im Ökosystem Wald, ihr Nutzen und ihre Hege. Wiesbaden: Aula. 510 p.
- GYLLENSTRAND N, SEPPÄ P (2003) Conservation genetics of the wood ant, *Formica lugubris*, in a fragmented landscape. *Mol Ecol* 12: 2931–2340.
- ISENBURG M (2016) LAStools – efficient tools for LiDAR processing. <http://www.cs.unc.edu/~isenburg/lastools>. (19.11.2018)
- KELLNER KF, SWIHART RK (2014) Accounting for imperfect detection in ecology: a quantitative review. *PLoS One* 9: e111436.
- KERY M (2010) Introduction to WinBUGS for ecologists: Bayesian approach to regression, ANOVA, mixed models and related analyses. Burlington: Academic Press. 302 p.
- KERY M, ROYLE JA (2015) Applied hierarchical modeling in ecology: Analysis of distribution, abundance and species richness in R and BUGS: Volume 1: Prelude and Static Models. Burlington: Academic Press. 808 p.
- KLIMETZEK D (1973) Die Variabilität der Standortansprüche hügelbauender Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe (*Hymenoptera: Formicidae*). *Mitt Bad Landesver Nat.kd Nat.schutz* 11: 9–25.
- KUTTER H (1961) Bericht über die Sammelaktion schweizerischer Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe 1960/61. *Schweiz Z Forstwes* 112: 788–797. doi: 10.5169/seals-767524
- MÄKI-PETÄYS H, ZAKHAROV A, VIJAKAINEN L, CORANDER J, PAMILO P (2005) Genetic changes associated to declining populations of *Formica* ants in fragmented forest landscape. *Mol Ecol* 14: 733–742.
- PROCTER DS, COTTRELL J, WATTS K, ROBINSON EJ (2015) Do non-native conifer plantations provide benefits for a native forest specialist, the wood ant *Formica lugubris*? *For Ecol Manage* 357: 22–32.
- RISCH AC, ELLIS S, WISWELL H (2016) Where and why? Wood ant population ecology. In: Stockan J, Robinson EJH, editors. *Wood ant ecology and conservation*. Cambridge: Cambridge Univ Press. pp. 81–105.
- ROSSI-PEDRUZZI A (2008) Ecological requirements and niche comparison of two endangered sibling species of red wood ants. Lausanne: Univ Lausanne. Master-Thesis, unveröff. 44 p.
- ROYLE JA, DORAZIO RM (2006) Hierarchical models of animal abundance and occurrence. *J Agric Biol Environ Stat* 11: 249–263.
- SEIFERT B (2007) Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. Görlitz/Tauer: Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft: 368 p.
- SORVARI J (2016) Threats, conservation and management. In: Stockan J, Robinson EJH, editors. *Wood ant ecology and conservation*. Cambridge: Cambridge Univ Press. pp. 254–286.
- VANDEGEHUCHTE ML, WERMELINGER B, FRAEFEL M, BALTENSWEILER A, DÜGGELIN C ET AL (2017) Distribution and habitat requirements of red wood ants in Switzerland: Implications for conservation. *Biol Conserv* 212: 366–375.
- WELLENSTEIN G (1967) Zur Frage der Standortansprüche hügelbauender Waldameisen (*F. rufa*-Gruppe). *Z angew Zool* 58: 139–166.

Sélection d’habitat par deux espèces de fourmis des bois (*Formica rufa* et *F. polyctena*)

Le rôle important des fourmis des bois dans l’écosystème forestier est bien connu. Concernant la distribution de certaines espèces en Suisse, les connaissances sont par contre souvent lacunaires ou ne sont plus à jour. Les exigences en matière d’habitat doivent être approfondies, notamment pour les espèces sympatriques *Formica rufa* et *F. polyctena*, sans quoi il est impossible de concevoir des mesures de protection efficaces. A l’occasion du nouveau relevé de nids fourmis des bois des cantons de Bâle-Campagne et Bâle-Ville dans les années 2015/2016, nous avons développé un modèle hiérarchique de l’habitat afin d’étudier les liens entre des facteurs de l’habitat (pente, taux de couvert, hauteur de la canopée, structure verticale, distance aux lisières, distance aux routes forestières, proportion de conifères et proportion de surface forestière) et la densité de nids de *F. rufa* et *F. polyctena*. Ce faisant, nous avons modélisé le taux de détection de notre méthode de recensement. La plupart des facteurs de l’habitat ont été dérivés à partir de données de télédétection en haute résolution (LiDAR, orthophotos de type fausses images). Notre modèle montre que les deux espèces divergent significativement dans le choix de l’habitat à petite échelle, particulièrement concernant le taux de couvert, la pente et la distance aux lisières. En comparaison avec *F. polyctena*, *F. rufa* a des préférences en matière d’habitat moins marquées. Elle n’a pas d’exigence particulière en ce qui concerne la hauteur de la canopée, la proportion de forêt ou la distance aux lisières. Nos résultats contredisent l’assertion selon laquelle les nids de *F. rufa* se trouvent plus fréquemment en lisière de forêt que ceux de *F. polyctena*. En outre, notre étude souligne également l’importance de tenir compte de la probabilité de détection lors d’inventaires de nids de fourmis des bois à grande échelle.

Habitat selection of two wood ant species (*Formica rufa* and *F. polyctena*)

Wood ants play an important role in the forest ecosystem, but knowledge about their spatial distribution is often outdated or scarce in Switzerland. Species-specific habitat requirements remain poorly understood, especially for the two sympatric species *Formica rufa* and *F. polyctena*, preventing the development of efficient conservation measures. Following the survey of wood ant mounds in the cantons of Basel-Landschaft and Basel-Stadt of 2015/2016, we developed a predictive hierarchical habitat model to investigate the relationships between habitat characteristics (slope, canopy cover, canopy height, vertical structure, distance to forest edge, distance to forest roads, proportion of conifers, and proportion of forest area) and the nest density of *F. rufa* and *F. polyctena*. By doing so, we adjusted for imperfect detectability of our census method. Most of the habitat factors have been derived from remote-sensing data (LiDAR, false-color images). We found that the two species differ in their small-scale habitat preferences, especially regarding canopy cover, slope and distance to forest edge. Compared to *F. polyctena*, *F. rufa* has less marked habitat preferences and is relatively indifferent to canopy height, proportion of forest area and distance to forest edge. Our results are inconsistent with the claim from other studies that *F. rufa* occurs more frequently at forest edges than *F. polyctena*. Furthermore, our study emphasizes the need to take into account the detection probability for a large-scale survey of wood ant mounds.