

- MENSCHING, H. (1961): Die Rias der galicisch-asturischen Küste Spaniens. Beobachtungen und Bemerkungen zu ihrer Entstehung. *Erdkunde* XV, S. 210—224.
- NONN, H. (1966): Les régions côtières de la Galice (Espagne), étude géomorphologique. Thèse, 591 S., Paris.
- PANNEKOEK, A. J. (1966): The ria problem. *Tijdschrift Koninklijk Nederlandsch Aardrijkskundig Genootschap* 83, S. 289—297.
- PANZER, W. (1951): Küstenform und Klima. *Deutscher Geographentag Frankfurt* 28, S. 205—217.
- PENCK, A. (1894): *Morphologie der Erdoberfläche*. Bd. II. 696 S., Stuttgart.
- PHILIPPSON, A. (1931): *Grundzüge der allgemeinen Geographie*. Bd. II, 2. Halbbd. 2. Aufl. 551 S., Leipzig.
- RATZEL, F. (1899): La Corse. *Etude anthropogéographique*. *Ann. de Géogr.* VIII, S. 304—329.
- RICHTHOFEN, F. v. (1901): *Führer für Forschungsreisende*. Neudruck d. Aufl. von 1886, 734 S., Hannover.
- SCHEU, E. (1913): Die Rias von Galicien, ihr Werden und Vergehen. *Zeitschr. d. Ges. f. Erdk. zu Berlin*, S. 84—114 und 193—210.
- (1923): Heutige und tertiäre Riasküsten auf der tyrrhenischen Landmasse von Sardinien und Korsika. *Zeitschr. d. Ges. f. Erdk. zu Berlin*, S. 174—179.
- SCHLÜTER, O. (1924): Ein Beitrag zur Klassifikation der Küstentypen. *Zeitschr. d. Ges. f. Erdk. zu Berlin*, S. 288—317.
- SCHÜLKE, H. (1967): Organische Strandwälle und Nehrungen in korsischen Rias (Beschreibung und Deutungsvorschlag). *Erdkunde* XXI, S. 1—11.
- (1968 a): Über das Verhalten korsischer Schwemmlattbänke im Winter. *Zeitschr. f. Geomorphologie N.F.* 12, S. 77—97.
- (1968 b): Quelques types de dépressions fermées littorales et supralittorales liées à l'action destructive de la mer (Bretagne, Corse, Asturies). *Norois* 57, S. 23—42.
- (1968 c): Morphologische Untersuchungen an bretonischen, vergleichsweise auch an korsischen Meeresbuchten. Ein Beitrag zum Riaproblem. *Arb. a. d. Geogr. Inst. d. Univ. d. Saarlandes* XI, Dissertation, 192 S.
- SHEPARD, F. P. (1937): Revised classification of marine shorelines. *Journal Geol.* 45, S. 602—624.

BEOBACHTUNGEN ÜBER DIE ENTSTEHUNG VON „BUCKELWEIDEN“ AUF DEN HOCHFLÄCHEN DES SCHWEIZER JURA

Mit 1 Abbildung, 9 Bildern und 2 Tabellen

KARL-FRIEDRICH SCHREIBER

Summary: Observations on the formation of 'hummocked fields' on the upper areas of the Swiss Jura.

On some high pastures of the Swiss Jura, areas with a more or less dense cover of earth hummocks can be observed, whose appearance is reminiscent of the variously-described 'Thufur' fields of Iceland and similar forms, caused by frost-heaving. In reality, however, these earth hummocks are built by the yellow field ant *Lasius flavus* F. Indeed, the formation of these earthen domes, found only in relatively fresh grass depressions, is linked to an extensive pasture use and is especially favoured by a fertilising practice, the so-called 'Gfählen', which was formerly widely practised in the Swiss Jura. Young queen ants, after the wedding flight in high summer, like to embed themselves in the ground underneath cow-dung cakes either naturally deposited or brought into the field in the 'Gfählen'. In the following spring the first eggs are laid. The worker ants, when hatched, industriously begin to build an earth hill on one side of the gradually decaying cow-cake. This rather 'powerful' area, despite its relatively luxuriant vegetation cover, is not eaten by animals and also not trod upon! The earth hill is built ever higher in constant competition with the grasses which threaten to cast it into shadow. In the following years, on the grounds of climatic favour and warmth, the battle area is shifted ever more to the south east side of the construction as, in the high pasture, this is evidently the only place where the preconditions for breeding and rearing are satisfied. At the same time, a eutrophic situation develops from the very active life in this zone which permits strong growth of particular early dominant grass types, especially, for example, *Agrostis*

tenuis. As far as one can see, a growth stimulating process is also caused by the saliva of the root lice which are used by the ants for the symbiotic derivation of honeydew. In any case, the field ants are forced to counter the overshadowing effect of the rapidly growing blades of grass by continually heaping earth on them. In this way, the ants nest gradually takes on a south-easterly orientation, typical of all the older hummocks on the high pastures. Given extensive pasture use and little outside intervention, such a 'hummocked field' can develop its main characteristics in a period of 10 to 15 years.

Bei Streifzügen durch die vielfach parkähnliche Landschaft der Hochweiden und Weidewälder des Schweizer Jura wird der Blick gelegentlich durch das kleinbuckelige Relief mancher Weiden gefesselt, die mit zahlreichen, bewachsenen Erdhügeln dicht besetzt sind (Bild 1). Wir wollen solche Flächen in Anlehnung an die aus Island, Skandinavien oder dem Alpenraum beschriebenen „Buckelwiesen“, allerdings ihrer spezifischen Nutzung wegen und landwirtschaftlich richtiger, als „Buckelweiden“ bezeichnen. Weniger mag freilich dem Wanderer die meist längliche, von NW nach SE streichende Form dieser bis zu 30—40 cm hohen Erdbuckel auffallen, die man, wie sich später herausstellen wird, als ein Charakteristikum unserer „Buckelweiden“ ansehen muß. In dem westschweizerischen Jura sind diese Erdbuckel als „teumons“ bekannt.

Ich stieß erstmals 1963 auf das Problem der Buckel-

weiden bei der Auskartierung der Intensivierungswürdigkeit von Hochweideflächen im Chasserongebiet im Rahmen einer Wald-Weide-Ausscheidung (SCHREIBER 1968 a). Da zahlreiche Erdhügel mit Ameisen bewohnt waren, lag es nahe, anzunehmen, es handele sich generell um Bauten, die diese Insekten errichteten. Jedoch wurde ich verschiedentlich darauf aufmerksam gemacht, daß Frostbodenerscheinungen oder andere Phänomene mitwirken oder gar primär an der Entstehung eines solchen Hügels beteiligt sein können. DORE (1940) weist in einer Arbeit über „pasture hummocks“ in Kanada auf die Vielfalt organogener und mechanischer Prozesse hin, die zu äußerlich sehr ähnlichen Erdbukkeln auf Weideflächen führen (vgl. TROLL 1947), ohne vorerst jedoch den Bildungsmechanismus genauer umreißen zu können.

Deshalb wurde im Chasserongebiet die Bildung solcher Buckelweiden, die nur bis in Höhenlagen um etwa 1400 m ü. NN zu beobachten sind — also noch unterhalb der Baumgrenze in diesem Raume liegen —, etwas genauer studiert. Als Baumeister der zahlreichen, nur auf Weiden vorkommenden Erdhügel stellte sich die Gelbe Wiesenameise *Lasius flavus*¹⁾ heraus, deren Verwandte aus der gleichen Unterfamilie der Formicinen, *Formica exsectoides*, in Nordamerika Hügel bis zu 1,5 m Höhe und 4 m Durchmesser aufwerfen kann (B. u. E. B. KLOTS, 1959).

1. Lebensgewohnheiten der Gelben Wiesenameise (*Lasius flavus* F.)

Die Gelbe Wiesenameise oder auch Bernsteinigelbe Ameise ist seit langem durch ihre den Maulwurfhügeln ähnlichen Erdnester als lästiger Schädling auf Weiden bekannt (vgl. u. a. GÖSSWALD 1953, 1955). Im folgenden sollen allerdings nur die Lebensgewohnheiten geschildert werden, die für das Verständnis der Entstehung und Weiterentwicklung ihrer Erdbauten notwendig sind:

Bei entsprechenden Voraussetzungen, wie z. B. hoher Fruchtbarkeit der Königin und günstigen klimatischen Bedingungen, die eine gute Ernährung und rasche Entwicklung der zahlreich abgelegten Eier gestatten, schwärmen im Hochsommer (vgl. FOREL 1920) geflügelte Weibchen und Männchen in großer Menge aus; die alte Königin verbleibt im ursprünglichen Nest und kann dort noch viele Jahre Eier produzieren, sofern nicht vorher irgendein Unfall, eine Krankheit durch parasitäre Pilze, Milbenbefall oder die Mermithiden-(Fadenwürmer-)seuche dem Leben der Königin oder der ganzen Kolonie ein Ende setzt (GOETSCH 1940; GÖSSWALD 1953, 1955). Die Arbeiterinnen haben eine Lebenserwartung bis zu 10 Jahren, die Königin kann

noch älter werden. KUTTER (1969) berichtet von einer über 28 Jahre alten *Lasius niger*-Königin!

Nach den Beobachtungen von GOETSCH wurden in Breslau erst im August Geschlechtstiere ausgebildet. Nach dem Hochzeitsflug kammert sich die junge Königin der von GÖSSWALD (1955) als *hygrophil*²⁾ bezeichneten Wiesenameisen im Boden ein. Vielfach sucht sie sich dazu Plätze unter Steinen aus, die sowohl feucht als auch relativ warm sind. Da die Eientwicklung im Eierstock wie auch außerhalb sehr temperaturabhängig ist, findet die Eiablage in der Regel erst im kommenden Frühjahr statt. Außer einer Wasseraufnahme bleibt die Königin also lange Zeit ohne Nahrung (GOETSCH). KUTTER (1969) bezeichnet die Zeit vom Verlassen des Heimatnestes bis zur erfolgreichen Koloniegründung für das bislang wohlbehütete Sozialwesen als eine entbehrensreiche Periode erhöhter Gefahr durch Einflüsse verschiedener Art.

Die Entwicklung der Eier bis zur fertigen Ameise dauerte in einem Kunstnest je nach den Temperaturbedingungen 45—85 Tage (GOETSCH). Obliegt der Königin zunächst ausschließlich die Fütterung und Pflege der abgelegten Eier, so erhält sie unmittelbar nach dem Schlüpfen der ersten Arbeiterinnen Entlastung und kann sich nun ganz ihrer eigentlichen Aufgabe, der Eierproduktion, widmen. Neben der Brutpflege beginnen die Arbeiterinnen nun mit dem Bau des Nestes. Unter möglichst vorteilhafter Ausnutzung der gegebenen Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse, also in Anpassung an die jeweiligen Standortsbedingungen, bauen sie entweder auf warmen, vegetationsarmen Sandböden in das Erdreich, oder errichten auf feuchteren Standorten mit reicherer Vegetation Erdkuppeln, die, über das Gras hinauswachsend, die Sonnenstrahlen auffangen (GÖSSWALD 1954).

Sie ernähren sich wohl zum großen Teil von den Sekreten verschiedener Blatt- und Wurzelläuse (Gattungen *Forda*, *Paracletus* und *Stomaphis*; FOREL 1920; GÖSSWALD 1953; B. u. E. B. KLOTS 1959), die an Pflanzenwurzeln saugen und den Ameisen den Honigtau liefern. Im Herbst tragen die Ameisen die Eier der Läuse in das Innere ihres Baues, um sie vor der Winterkälte zu schützen. Sobald sich im folgenden Frühjahr der Boden genügend erwärmt und das Pflanzenwachstum begonnen hat, werden die jungen, inzwischen aus den Eiern geschlüpften Pflanzenläuse aus ihrem Winterquartier geholt und an die Wurzeln früh sprießender Grasarten gesetzt. Der Reiz des ständigen „Melkens“ durch die Ameisen veranlaßt die Läuse zu einer erhöhten Nahrungsaufnahme (mit der eine vermehrte Fruchtbarkeit verbunden ist). Das muß keineswegs immer eine Schwächung aller durch die Läuse „ange-

¹⁾ Die Bestimmung dieser Art wurde dankenswerterweise vom Zoologischen Institut der Universität Hohenheim übernommen.

²⁾ *Lasius flavus* scheint jedoch eine etwas breitere ökologische Amplitude in ihrer Verbreitung zu besitzen als die nahe Verwandte *Lasius niger*, die als Leitform für feuchte, vegetationsreiche Gebiete gilt (GÖSSWALD 1955).



1



4



2



5



3



6

Bild 1: In den breiten Mulden des Schweizer Jura findet man häufig „Buckelweiden“, die mit zahlreichen Erdhügeln besetzt sind; diese weisen eine südöstliche Streichrichtung auf (zum linken, hinteren Bildrand), mit der sie zugleich meist etwas an Höhe gewinnen.

Bild 2: Unter und neben den Resten eines Kuhfladens haben die aus den ersten abgelegten Eiern geschlüpften Arbeiterinnen der Gelben Wiesenameise *Lasius flavus* nach der Nestgründung im Vorjahr schon bis zum Juli des folgenden Jahres einen mehr als 10 cm hohen Erdhügel zwischen den Grashalmen der „Geilstelle“ aufgebaut.

Bild 3: In stetem Kampf um gute Besonnung versuchen die Wiesenameisen den jungen, noch \pm halbkugeligen Bau durch dauernde Erdaufschüttung von der beschattenden Wirkung des üppig wachsenden Roten Straußgrases freizuhalten, was ihnen jedoch nie vollständig gelingt.

Bild 4: Das „Gfählen“ war noch vor wenigen Jahrzehnten eine im Schweizer Jura verbreitete Art der Weidedüngung, heute nur noch von wenigen Betrieben gepflegt. Die im Stall gesammelten Exkremente werden mit der Schaufel systematisch in einem Abstand von etwa 80 x 80 cm auf einem Teil der Weide ausgebracht. Nach dem Hochzeitsflug finden die Jungköniginnen der Gelben Wiesenameise günstige Einkammerungsbedingungen unter diesen künstlichen Kuhfladen.

Bild 5: Da der nach der Abdüngung entstehende üppige Pflanzenwuchs vom Vieh nicht gefressen wird — es meidet „Geilstellen“ aus arteigenen Exkrementen und weidet nur den dazwischen liegenden ungedüngten Rasen ab —, kann sich dort im folgenden Jahr die Ameisenkolonie weitgehend ungestört durch Mensch und Tier entwickeln.

Bild 6: Im Frühjahr bildet sich an der SE-Seite eines noch

zapften“ Pflanzen zur Folge haben. Denn wie KLOFT (1951) mit Hilfe des Kressetestes festgestellt hat, kann der Speichel bestimmter Läusearten das Pflanzenwachstum sogar fördern. Allerdings gehört nur die oben genannte Gattung *Stomaphis* zu der gleichen Familie der Lachniden, von denen die durch KLOFT untersuchten Arten durch ihren Speichel eine stimulierende Wirkung auf das Wachstum von Kressewurzeln ausübten.

Neben einigen anderen Honigtau spendenden Arten werden auch Bläulings-Raupen (z. B. *Lycaena argus*, nach GÖSSWALD 1953; vgl. B. u. E. B. KLOTS) wegen eines süßen Sekretes, das sie absondern, von der Gelben Wiesenameise in das Nest geschleppt. Dort entwickeln sich die Raupen allerdings zu großen Räubern, da sie ganz beträchtliche Mengen an Ameisenbrut vertilgen, ohne daß ihnen Einhalt geboten werden kann.

Die Wiesenameise nimmt aber durch Benagen feiner Wurzeln etc. auch andere Nahrung als nur Honigtau zu sich, worauf GOETSCH besonders hinweist (1940).

2. Entstehung von Ameisenhöfen auf den Hochweiden des Schweizer Jura

Ganz offensichtlich scheint die Königin der Gelben Wiesenameise für ihre Einkammerung nach dem Hochzeitsflug und die Neugründung einer Kolonie auf den Hochweiden des Jura Plätze neben oder unter Kuhfladen zu bevorzugen. Denn die meisten frisch errichteten Erdkuppeln des folgenden Jahres findet man in deren unmittelbarer Nachbarschaft (Bild 2); ja, sie sind sogar mit in den Bau einbezogen, denn in den zahlreichen, von Fliegenmaden ausgefressenen Gängen innerhalb der Kuhfladen sowie auf der darunter liegenden Erdoberfläche werden die Ameiseneier zum „Ausbrüten“ gelagert, da sich dort bei Sonneneinstrahlung rasch ein feucht-warmes, treibhausähnliches Mikroklima bildet. Nur höchst selten findet man einen „Neubau“ unabhängig davon auf den freien, niedrigen Borstgrasrasen (Nardeten), die die Hochweiden beherrschen³⁾. Darüber hinaus ist es auffallend, daß sowohl junge wie ältere Ameisenhaufen fast ausschließlich nur auf relativ frische Muldenlagen mit zur Wechselfeuchtigkeit neigenden Böden beschränkt sind, während ± rasch austrocknende, vor allem sonenseitig geneigte, vielfach auch flachgründige Lagen offenbar gemieden werden.

Ob es sich hier um eine echte Standortwahl handelt oder ob nicht doch manche junge Königin auch solche Lagen zur Koloniegründung aufsucht und dort aus

³⁾ Schon FOREL (1893) berichtet davon, daß u. a. auch *Lasius flavus* morsches Holz in seinen Erdbau einbezieht.

sehr aktiven Ameisenhaufens infolge einer allgemeinen Eutrophierung dieser Region und vielleicht auch einer Wachstumsstimulierung durch symbiontisch gehaltene Wurzelläuse ein kräftiger, bürtigenartiger Grasschopf des frühaustreibenden Roten Straußgrases (Aufnahme Anfang Juni).

Mangel an Feuchtigkeit zugrunde geht, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden, aber wohl vermuten. Mit Sicherheit werden jedoch auf den Jurahochweiden nur oberflächlich in Erscheinung tretende Bauten aufgehäuft, da für Anlagen unter der Erde allein schon die Wärmebedingungen, wie wir später sehen werden, keinesfalls ausreichen.

Hingegen gibt es eine Reihe von Gründen, die gerade die Standortverhältnisse in, unter und um einen Kuhfladen in den frischen bis wechselfeuchten Mulden der Hochweiden als noch günstigen Biotop für die Gründung eines Staates der Gelben Wiesenameise erscheinen lassen.

Zu diesen Gründen zählt wohl sicher ein ausgeglichener Wasserhaushalt des mit dem Exkrement bedeckten Bodens, der nicht mehr in dem Maße den Schwankungen der Feuchtigkeitsverhältnisse durch Verdunstung und Transpiration der Pflanzen ausgesetzt ist wie der bewachsene Boden. Ferner dürfte der oben bereits erwähnte günstigere Wärmehaushalt eine Rolle spielen. Nicht zuletzt jedoch hat die von dem Kuhfladen ausgehende Eutrophierung seiner Umgebung einen Einfluß, der sich u. a. in einem verstärkten Wachstum vor allem der früh austreibenden Gräser bemerkbar macht, deren Wurzeln, wie wir sahen, von den „Haustieren“ der Ameisen, den Läusen, als Nahrungsquelle bevorzugt werden. Im einzelnen soll auf dieses Phänomen und weitere, davon abhängige Konsequenzen im folgenden Abschnitt hingewiesen werden.

Als „noch günstig“ sind im übrigen die Bedingungen dieses Biotops deshalb zu bezeichnen, weil sich die Wiesenameise in den Höhenlagen bis ca. 1400 m über NN auf den Weiden des Jura an der Grenze ihrer Verbreitung befindet. In größeren Höhen, so z. B. um den Chasseron (1500—1600 m) wurde sie nämlich nicht mehr beobachtet, auch wenn mancher u. U. aus einer Geilstelle hervorgegangene Grashorst in entsprechender Lage zunächst ihre Anwesenheit anzuzeigen schien. Vielleicht ist *Lasius flavus*, im Gegensatz zu *L. niger*, überhaupt nur wegen des Vermögens, lange Zeit ohne Nahrung auszukommen (GOETSCH), in der Lage, bis in diese Höhen mit der doch immerhin recht kurzen Vegetationsperiode vorzudringen.

Wenn, je nach den Witterungsbedingungen, Mitte bis Ende Mai die Schneedecke in den Mulden verschwunden ist, vielleicht sogar schon früher (?), beginnt die Ameisenkönigin mit der Eiablage. Dank des bereits recht hohen Sonnenstandes und der intensiven Strahlung in dieser Höhenlage ist die tägliche Erwärmung von Boden und Atmosphäre recht beträchtlich (MAURER 1916; SCHROETER 1926) und hat auch ein entsprechend rasches Pflanzenwachstum zur Folge (SCHREIBER 1968 b). Die ersten Arbeiterinnen müssen schon Ende Juni/Anfang Juli geschlüpft sein, denn es wurden gegen Ende des Monats Juli bereits bis zu 10 cm hohe und noch breitere Erdhaufen gefunden, in denen ein reges Leben herrschte (Bild 2). Es besteht kein Zweifel

darüber, daß diese krümelig-lockeren, von zahlreichen Gräsern durchwachsenen, fast halbkugeligen Nester in dem betreffenden Jahr entstanden sind; vielfach waren noch die Ränder der aus dem Vorjahr stammenden Reste eines Kuhfladens, die sich keine zwei Jahre unzerstört erhalten, von dem lockeren Erdhügel überbaut.

Noch 1—2 Jahre lang bauen die Ameisen ihre bis dahin auf ± 20 cm Höhe angewachsenen Erdbauten annähernd kuppelförmig aus. Offenbar reicht ihre Arbeitskraft noch aus, um auf der ganzen Linie den Kampf um eine ausreichende Besonnung des Nestes gegen die beschattende Pflanzendecke — vor allem durch Gräser, unter ihnen dominierend *Agrostis tenuis* (Rotes Straußgras) — zu gewinnen, deren assimilierende Organe immer wieder mit frisch heraufgebrachtem Erdmaterial wenigstens teilweise zugedeckt werden (Bild 3). Später verschiebt sich jedoch mit dem Größerwerden des Erdhügels zusehends die Kampfzone aus verschiedenen Gründen immer mehr auf die besonnte Seite des Haufens, so daß die Wiesenameise gezwungen ist, ihre Nestbauweise diesen Bedingungen anzupassen (vgl. Abschnitt 4, Abb. 1).

3. Einfluß der Bewirtschaftung auf die Bildung von Ameisenhaufen

Eine gute Pflege und intensive Bewirtschaftung der Jurahochweiden und Wiesen würden in der Regel meist schon die Bildung, auf jeden Fall aber die Weiterentwicklung der Ameisenhügel verhindern. Diese werden u. a. durch hohe Bestoßdichte und das Abschleppen der Weideflächen immer wieder zerstört. Dafür gibt es zahlreiche Beispiele.

Hingegen bietet eine extensive Weideführung im Rahmen der oben genannten Grenzen der Lebensmöglichkeiten geradezu ideale Vorbedingungen für den mehr oder minder ungestörten Aufbau eines Staates der Gelben Wiesenameise. Dies trifft vor allem dort zu, wo noch bis heute das sog. „Gfählen“ geübt wird (Bild 4 u. 5). Darunter versteht man das systematische Ausbringen von in den Ställen gesammelten reinen Kuhexkrementen mit der Schaufel in einem schachbrettartigen Muster von etwa 80 x 80 cm. Diese Art der Abdüngung — meist nur in Streifen durchgeführt, denn für die Behandlung einer ganzen Standweide reicht die anfallende Düngermenge nicht aus — hat nun zur Folge, daß rund um den künstlichen Fladen eine „Geilstelle“ entsteht; d. h., bestimmte Gräser, wie z. B. das Rote Straußgras (*Agrostis tenuis*), der Rotschwengel (*Festuca rubra*), und einige Kräuter, die sich die zugeführten Nährstoffe, vor allem den Stickstoff, rasch aneignen können, zeigen sehr bald ein besseres Wachstum als die nicht abgedüngte Grasnarbe (vgl. Tab. 1). Bekanntlich werden die von arteigenen Exkrementen geschaffenen Geilstellen von dem Vieh gemieden. Auch im darauffolgenden Jahr überweiden die Tiere bestenfalls die dazwischen befindlichen, nicht gedüngten Flä-

chen (Bild 5), ohne dabei jedoch im allgemeinen die Geilstellen zu be- oder zertreten.

Treffen nun die unter günstigen Voraussetzungen im Hochsommer in großer Zahl ausschärmenden Jungköniginnen auf eine derart abgedüngte Fläche, so finden sie geeignete Brutplätze in Hülle und Fülle. Sie können im folgenden Jahr, weder durch Mensch noch Tier merklich behindert, ihre Eier ablegen und die geschlüpften Arbeiterinnen in dem Geäst abgestorbener und frischer Grashalme die Erdkuppeln errichten. Auch die früh austreibenden Gräser, wie *Agrostis tenuis* und *Festuca rubra*, an deren Wurzeln die von den Ameisen symbiontisch gehaltenen Läuse bevorzugt saugen, sind durch die Düngewirkung besonders reichlich vorhanden (Tab. 1).

Das erklärt den dichten, in den Abmessungen und dem Verteilungsmuster den Geilstellen einer gfählten Fläche fast entsprechenden Besatz mancher Weiden mit Ameisenhaufen (vgl. Bild 1 mit Bild 4 und 5). Manche Kolonien dürften durch Krankheiten und Schädlinge (siehe Abschnitt 1) vorzeitig ausfallen, andere Geilstellen nicht beflogen werden, so daß auch die Lücken in dem Verteilungsmuster verständlich werden.

Schließlich spricht auch noch eine andere Beobachtung dafür: Auf verschiedenen Weiden war eine ziemlich geradlinige Begrenzung in der Dichtigkeit der Ameisenhügel festzustellen. Jenseits dieser Linie gab es entweder wesentlich weniger oder auch keine Erdhaufen mehr, obgleich die Standortbedingungen nicht entsprechend wechselten. Es liegt auf der Hand, anzunehmen, daß entweder nur bis dorthin der gfählte Streifen gereicht hat und weitere Ameisenstaaten darüber hinaus nur an natürlich abgedüngten Stellen entstanden; oder es waren in den folgenden bzw. auch vorhergehenden Jahren so ungünstige Vermehrungsbedingungen für die Wiesenameise, daß ein Hochzeitsflug nicht oder nur sehr beschränkt hat stattfinden können (vgl. dazu GOETSCH).

4. Weiterentwicklung der Ameisenhügel

Mit zunehmendem Umfang der Erdhaufen, die von den Wiesenameisen im Laufe der Zeit aufgeworfen werden, beginnen sich immer größere mikroklimatische Unterschiede in den einzelnen Bereichen eines solchen Hügel einzustellen.

Das betrifft vor allen Dingen die Temperaturverhältnisse. Schon vor längerer Zeit sind umfangreiche Beobachtungen über den Temperaturverlauf in Ameisennestern sowie den sozialen Wärmehaushalt der Formiciden gemacht worden (u. a. STEINER 1929, 1930). Von WELLENSTEIN (1928) liegen einige Messungen in einem großen Nest der roten Waldameise vor, das sich an einem steilen Hang in einem jungen Fichtenbestand befand. Im September beobachtete er an der Schattseite des Baues etwa 25 cm unter der Oberfläche um 3–4° C höhere Temperaturen als in der umgebenden Luft; auf

Tab. 1: Einfluß einer Stallmistdüngung in Form des „Gfählens“ auf die Artenzusammensetzung der Jurahochweiden (Nach SCHREIBER 1968 a)

- a) Borstgrasrasen (Bild 4), frisch mit einer systematisch verteilten Kuhfladenmischung abgedüngt. (bei Mauborget, ca. 1200 m ü. NN; Grünmassenanteile in % geschätzt)
- b) Vor etwa 2 Jahren gfähler Pflanzenbestand, ca. 60 m von Aufn. a entfernt (entspricht im Habitus Bild 5). Bei der Abschätzung der Grünmassenanteile der einzelnen Arten wurde der gesamte Bestand berücksichtigt, also sowohl die Geilstellen als auch die dazwischen liegenden ungedüngten Flächen. Dadurch erscheint die Förderung bestimmter Arten geringer, als sie sich in unmittelbarer Nähe der Kuhfladen ausgewirkt hat.

	a	b		a	b
<i>Nardus stricta</i>	40	5			
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	2	2			
<i>Potentilla erecta</i>	2	1			
<i>Rhinanthus minor</i>	2	+			
<i>Hieracium pilosella</i>	1	1			
<i>Campanula rotundifolia</i>	1	+			
<i>Alchemilla hybrida</i>	1	2			
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	+	3			
<i>Hypericum maculatum</i>	1	+			
<i>Cirsium acaule</i>	+	1			
<i>Stellaria graminea</i>	+	1			
<i>Euphorbia verrucosa</i>	+	+			
<i>Luzula multiflora</i>	+	+			
<i>Gentiana kochiana</i>	+	+			
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	+	+			
<i>Briza media</i>	+	+			
<i>Pimpinella saxifraga</i>	+	+			
<i>Gentiana lutea</i>		+			
<i>Genista tinctoria</i>	1				
<i>Polygala vulgaris</i>	+				
<i>Thymus pulegioides</i>	+				
<i>Sanguisorba minor</i>	+				
<i>Viola canina</i>	+				
<i>Sieglingia decumbens</i>	+				
<i>Carex pallescens</i>	+				
<i>Carlina acaulis</i>	+				
<i>Gnaphalium silvestris</i>	+				
<i>Veronica officinalis</i>	+				
			besonders geförderte früh austreibende Gräser:		
			<i>Festuca rubra</i>	17	35
			<i>Agrostis tenuis</i>	25	25
			<i>Cynosurus cristatus</i>		8
			<i>Trifolium pratense</i>	3	3
			<i>Trifolium repens</i>	1	1
			<i>Poa pratensis</i>	1	+
			<i>Crepis mollis</i>	+	+
			<i>Lotus corniculatus</i>	+	+
			<i>Ranunculus acer</i>	+	1
			<i>Plantago media</i>	+	2
			<i>Prunella vulgaris</i>	+	1
			<i>Cerastium caespitosum</i>	+	1
			<i>Rumex acetosa</i>	+	1
			<i>Leontodon hispidus</i>		2
			<i>Leontodon autumnalis</i>		1
			<i>Achillea millefolium</i>		1
			<i>Arrhenatherum elatius</i>		+
			<i>Vicia cracca</i>		+
			<i>Galium pumilum</i>		+
			<i>Trollius europaeus</i>		+
			<i>Plantago lanceolata</i>		+
			<i>Taraxacum officinale</i>		+

der Sonnseite waren die entsprechenden Temperaturen aber nochmals um 5–9° C wärmer. Den relativ stärksten Wirkungsgrad in der Ausnutzung der eingestrahelten Wärme erreicht der Kuppelbau eines Ameisennestes bei niederen Sonnenständen. Eine halbkugelförmige Kuppel erhält an den Tag-Nacht-Gleichen nach den Berechnungen von STEINER (1929) für die geographische Breite von Bern (47°) etwa 1¼ mal mehr Sonnenstrahlen als ihre Horizontalfläche. Zwar ist die im Laufe eines Tages an der Südseite eines Hanges eingestrahelte Wärmemenge an wolkenlosen Tagen nach GEIGER (1961) deutlich höher als an seiner Ostseite (Angaben für SE, SW und W fehlen), aber die Erwärmung erfolgt hier um etwa 1–2 Stunden früher am Tage. Das bedeutet sowohl für die Vegetation wie für die Ameise in der SE-Exposition vor allem im Frühjahr eine mikroklimatisch bedingte, mögliche Verlängerung aller von einer bestimmten Temperaturschwelle abhängigen Aufbauprozesse gegenüber den anderen Expositionen.

Da die Entwicklung der Ameisenbrut in starkem

Maße von den Temperaturverhältnissen abhängt, finden entsprechend ihrem Wechsel unermüdete Brutverschiebungen statt (STEINER 1929, 1930). Emsig sind die Arbeiterinnen bemüht, Eier und Puppen immer an die Stellen optimaler Wärmebedingungen zu transportieren. Nachts werden diese bei dem ziemlich extremen täglichen Temperaturverlauf in den Hochtälern des Jura (vgl. u. a. SCHREIBER 1968 a, b) in das Innere des Baues geschleppt (nach STEINER [1929] bis zu ca. 30 cm Tiefe), da die Wärmespeicherung der Erdkuppeln von *Lasius flavus* nur relativ kurzfristig ist und die nächtliche Abkühlung nicht zu überdauern vermag; eine aktive Regelung des Wärmehaushaltes wie bei *Formica rufa* findet praktisch nicht statt (STEINER 1930). Am folgenden Morgen bringt man die Brut jedoch wieder dicht unter die Erdoberfläche der SE-Seite des Baues, sobald der Boden nach einer nächtlichen Abkühlung der bodennahen Luftschicht, die selbst im Sommer oft genug den Gefrierpunkt unterschreiten kann, von den ersten Sonnenstrahlen getroffen und durchwärmt wird.

Hier, an der Südostseite des Hügels, setzt jedoch im

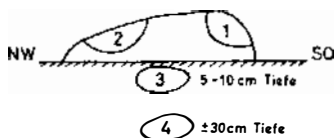
Frühjahr nach der Schneeschmelze auch am zeitigsten das Wachstum früh austreibender Gräser ein (Bild 6), an deren Wurzeln die Ameisen nach der Winterruhe ihre inzwischen geschlüpften, als „Haustiere“ gehaltenen und wenig beweglichen Läuse ansetzen (B. u. E. B. KLOTS), die sich also ebenfalls hier konzentrieren. Und hier ist es schließlich auch, wo in enger Wechselbeziehung die Ameisen immer neues Erdmaterial zur Unterdrückung des kräftig wachsenden und daher bald beschattenden Grases aufhäufen müssen (Bild 7), dem sie andererseits infolge ihrer Aktivität in diesem Bereich durch Exkremate, tote Tier- und Pflanzenreste etc. in erhöhtem Maße Nährstoffe zur Verfügung stellen, die wiederum ein verstärktes Wachstum zur Folge haben.

Tatsächlich zeigte die Untersuchung von Bodenproben⁴⁾ aus verschiedenen Bereichen eines alten, noch belebten Ameisenbaues auf einer leicht pseudovergleyten kolluvialen Braunerde relativ hohe Kaliummengen und eine deutliche Erhöhung des pH-Wertes auf der Südostseite (Tab. 2). Überraschend war auch die für einen mehr oder weniger ungedüngten Boden relativ hohe Nachlieferung (vgl. Fußnote Tab. 2) von NO_3 in einem Zeitraum von 6 Wochen, die sich nur an der SE-Stirn des Ameisenhügels einstellte, während bei allen übrigen Proben keine NO_3 -Akkumulation nachzuweisen war. Zwar ist bei der Interpretation dieses

Tab. 2: Nährstoffgehalte und pH-Werte verschiedener Bereiche eines Ameisenhaufens

Proben	pH (KCl)	K	P	NO_3 ¹⁾ mg/100 g Boden	NH_4 -N ¹⁾ (Farbtest)	N total %
1	5,4	31	1,5	7,3 (23 % H_2O) ²⁾	mittel - schwach	0,35
2	4,8	28	1	- (18 % H_2O)	mittel - schwach	0,35
3	4,0	10	1,5	- (32 % H_2O)	nicht bestimmt	0,43
4	4,1	6	1	- (18 % H_2O)		0,16

Orte der Probenahme:



1) Bei diesen Werten handelt es sich nicht um den momentanen Gehalt an NO_3 bzw. NH_4 , sondern um die innerhalb einer Bebrütungszeit von 6 Wochen bei $\pm 20^\circ \text{C}$ erfolgte Stickstoffnachlieferung (vgl. dazu ELLENBERG 1964; WELLER 1968).

2) Wassergehalte der Proben nach der Bebrütung zum Zeitpunkt der NO_3 -Bestimmung.

4) Die Bodenproben wurden freundlicherweise von der Landesanstalt für landw. Chemie, Bodenabteilung, in Hohenheim untersucht, die Feststellung der N-Akkumulation durch ein Entgegenkommen meines Kollegen Dr. F. WELLER, Bavendorf, ermöglicht, wofür an dieser Stelle herzlich gedankt sei.

Ergebnisses infolge der verschiedenen pH-Werte, leichter Unterschiede im Wassergehalt der einzelnen Proben (zwischen Probe 1 und 2 50%) und fehlender Wiederholungen wohl Vorsicht geboten (vgl. u. a. WELLER 1968), aber allein die Tendenz ist bereits ein wertvoller Hinweis.

Nicht auszuschließen ist auch eine stimulierende Wirkung des Läusespeichels auf das Wachstum gewisser Grasarten (vgl. Abschnitt 1). Zumindest erfolgt aber durch diese besonderen Lebensbedingungen eine Selektion bestimmter Pflanzen. Denn es ist auffällig, daß der im Frühjahr an der SE-Stirn sehr aktiver Ameisenkolonien üppig wachsende büstenartige Grasschopf (Bild 6) nahezu ausschließlich von einer Grasart, nämlich *Agrostis tenuis*, gebildet wird. Erst in der Randzone gesellt sich *Festuca rubra* hinzu, während sich auf dem übrigen Teil des Erdhügels allmählich eine dem Borstgrasrasen sehr ähnliche Pflanzengemeinschaft von deutlich geringerer Wuchskraft anzusiedeln beginnt.

Durch den sich alljährlich wiederholenden Zyklus — zuerst üppiges Wachstum des früh austreibenden Grases an der sich am frühesten — aber nicht am stärksten — erwärmenden SE-Seite des Ameisenhügels, darauf folgend das meist nur unvollständig gelingende Zudecken dieses Grasschopfes mit Erdmaterial durch die inzwischen auch zur Tätigkeit erwachten Ameisen — beginnt die zunächst \pm runde Erdkuppel sich immer mehr nach Südosten zu erstrecken (Abb. 1). STEINER (1929) weist in seiner Arbeit über die Temperaturverhältnisse in Ameisennestern ausdrücklich darauf hin, daß die bevorzugte Exposition der Bauten die Südost- und Südrichtung ist. Der eigentliche Ausbau erfolgt im wesentlichen im oberen Bereich der SE-Seite (Abb. 1, Bild 10), während der Hügel am Grunde, also dort, wo er dem Boden aufliegt, durch heruntergefallene oder abgeschwemmte Bodenkrümel aufgefüllt wird und dadurch mit relativ steiler Front mitwächst. Bei vermutlich recht günstigen Feuchtigkeitsbedingungen entwickelt sich hier am Fuße der Erdkuppel auch eine relativ üppige, kräuterreiche Fazies (vor allem *Thymus* des *Nardetums*). Oft zeigt sich gerade hier am Grunde eine deutliche Einschnürung des Erdhügels.

Wenn nun im Laufe der Jahre die Zahl der Arbeiterinnen einer Kolonie durch mangelnden Nachwuchs und Überalterung immer kleiner, ihre Arbeitsleistung und Konkurrenzkraft den Pflanzen gegenüber immer geringer wird, dann beginnen sich neben *Agrostis tenuis* und *Festuca rubra* auch andere Arten, so z. B. *Thymus pulegioides*, in der ebenfalls reduzierten Zone des weiteren Ausbaues zu halten. Denn gleichzeitig geht damit eine Verringerung der Eutrophierung einher, was sich in einer deutlich sichtbaren Verminderung der vorher auffälligen Massenwüchsigkeit des Pflanzenbestandes an der SE-Stirn widerspiegelt.

Schließlich bleibt nach dem Aussterben des Volkes — nach etwa 10—15 Jahren — ein häufig doppelt so langer wie breiter Erdwall übrig, dessen Höhe und

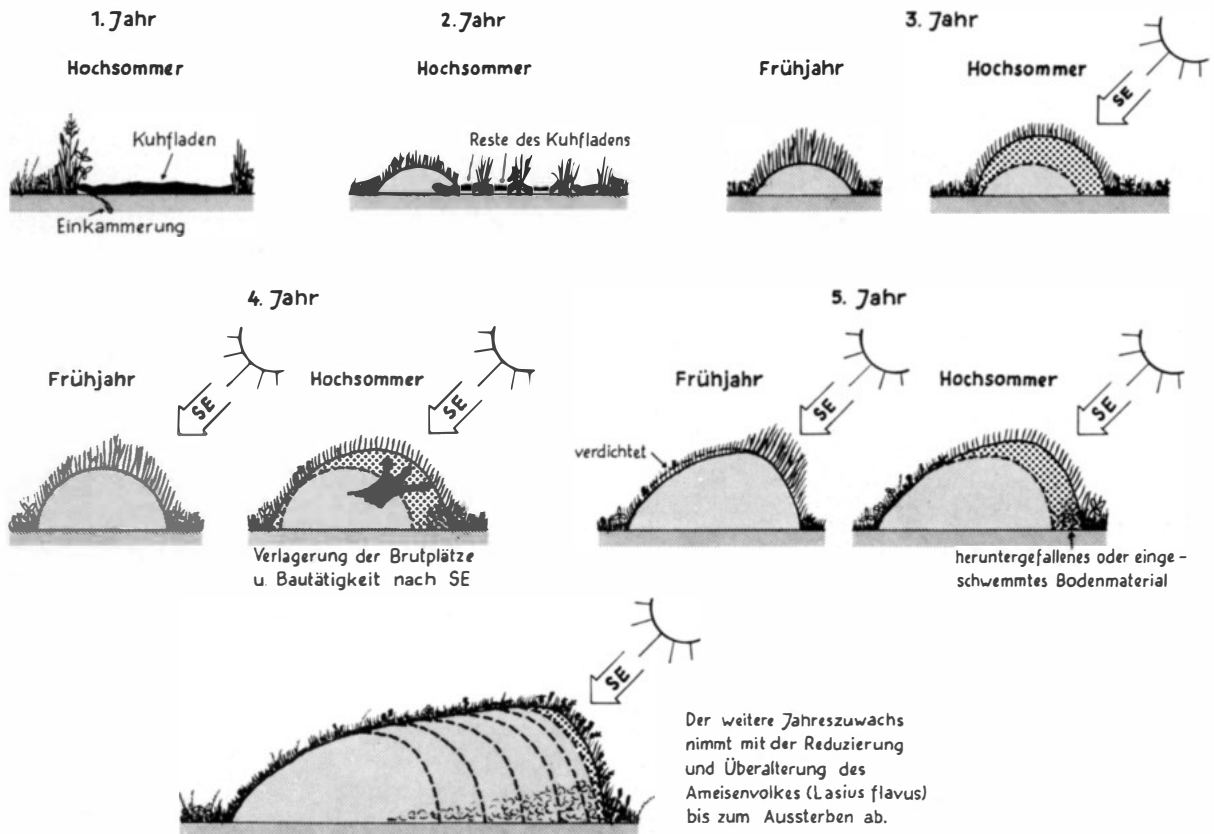


Abb. 1: Schema der Bildung von Ameisen-Erdhügeln durch *Lasius flavus* auf den Hochweiden des Schweizer Jura

vielfach auch seine Breite nach Südosten allmählich zunehmen und der dort am steilsten abfällt (ungefähre Maße eines normal gealterten Baues: L 60 x B 40 x H 30 cm). Man kann jedoch auf einer mit Ameisenhaufen besetzten Hochweide alle Stadien der Entwicklung nebeneinander beobachten, da verschiedene Ursachen zur vorzeitigen Ausrottung eines Staates führen können. Ein verlassener Ameisenhügel ist häufig von einer Pflanzendecke überzogen, die, durch Flechten und Moose verstärkt, eine noch ärmere Fazies bildet als die ungedüngten Weideflächen (Bild 8).

Ähnliche Beobachtungen über ebenfalls in südöstlicher Richtung streichende Ameisenhaufen auf Extensiv-Weiden konnte ich dank eines Hinweises von S. MÜLLER auf der „Beurener Heide“, einer Schafweide der östlichen Schwäbischen Alb bei Elchingen, machen. Auch hier ist *Lasius flavus* der Baumeister. Jedoch sind die Ameisenvölker infolge der wesentlich günstigeren Lebensbedingungen (ca. 580 m ü. NN), insbesondere besserer klimatischer Voraussetzungen (vgl. die Wärme-gliederungen von ELLENBERG 1956 und SCHREIBER 1968 b) weitaus leistungsfähiger (Bild 9). Hier bleiben die Erdbauten bei starkem jährlichem Wachstum in die Höhe noch längere Zeit mehr oder weniger halbkugelig; später werden sie bei allmählicher SE-Er-

streckung oft mehr als 70 cm aufgetürmt, wie es die Artgenossen auf den Hochweiden des Jura nie zu schaffen vermögen (vgl. Bild 8 und 9).

Auch auf den extensiv genutzten Standweiden der um 800–900 m ü. NN liegenden Hochfläche des nordungarischen Bükk-Gebirges waren Geilstellen vielfach der Ausgangspunkt für die Gründung von Ameisenkolonien — vermutlich durch *Lasius niger* —; deren Erdhügel wiesen jedoch keinen deutlichen SE-Ausbau mehr auf, wahrscheinlich dank noch günstigerer wärme-klimatischer Bedingungen (ca. 8° C Jahres-durchschnitt) als auf der „Beurener Heide“ (ca. 7° C).

Jedenfalls scheinen alle diesbezüglichen Beobachtungen für die Regel zu sprechen, daß mit zunehmender Ungunst des Wärmeklimas die primär ± halbkugelförmigen Erdnester bei weiterem Wachstum eine immer stärker ausgeprägte SE-Erstreckung annehmen, verständlicherweise verbunden mit einer Reduzierung der Vitalität der Ameisen und der endgültigen Größe ihrer Bauten.

5. Diskussion über die mögliche Beteiligung weiterer Phänomene an der Entstehung der „Buckelweiden“

Werden die Erdhaufen im Zuge einer „Weidemelioration“ mit der Schaufel eingeebnet, was bei sehr



7



8



9

Bild 7: Diesen üppigen Grasschopf versuchen die Ameisen nach Beendigung ihrer Winterruhe in dauerndem Wettkampf mit dem wachsenden Gras mit Erdmaterial zu überdecken; denn hier finden sie schon frühzeitig dicht unter der Erdoberfläche die optimale Temperatur zum Ausbrüten ihrer Eier und Puppen, da die ersten Sonnenstrahlen den Boden rasch erwärmen (Aufnahme Ende Juli).

Bild 8: Nach dem Aussterben des Ameisenvolkes bildet sich auf dem verbleibenden Erdhügel bald eine an Flechten und Moosen reiche, aber sonst meist verarmte Fazies des auf den Hochweiden verbreiteten Nardusrasens (*Nardetum*).

Bild 9: Unter günstigeren klimatischen Bedingungen kann die Gelbe Wiesennameise ungleich größere Erdhügel aufbauen, als sie es auf den Hochweiden des Jura vermag (vgl. Bild 7, 8). Über 70 cm hoher, leicht nach SE strei-

verwüsteten Standweiden in langjährigem Turnus immer wieder hat durchgeführt werden müssen, so bilden sich bei entsprechender Weideführung schon nach kurzer Zeit neue Ameisenhügel. Die Entstehung einer „Buckelweide“ im Schweizer Jura ist also ein Prozeß, der im wesentlichen nach 10 bis 15 Jahren seinen Abschluß findet. Er hat nichts gemeinsam mit der Entstehung und den weitaus großflächigeren Geländeformen der Buckelwiesen in den nördlichen Kalkalpen und den Julischen Alpen, ob man diese nun als späteiszeitliche Phänomene (TROLL 1944; SCHÖNHALS 1957 u. a.) oder als rezente Verkarstungserscheinungen (PENCK 1940/41; EBERS 1957; MÜLLER 1959, 1962) deutet. Ähnliche Geländeformen, die allerdings eindeutig durch Verkarstungen entstanden sind, können auf den Jurahochweiden aber auch beobachtet werden; — so sind vor allem in unmittelbarer Nachbarschaft von Vernässungen und Hochmoorbildungen auf bloßgelegten Argovienmergeln und Glazialtonen im Chasserongebiet vielfach ganze Dolinenfelder entstanden (SCHREIBER 1968 a).

Hingegen zeigen sich recht beträchtliche Parallelen zu den ökologischen Voraussetzungen, unter denen die isländischen Thufur⁵⁾-Weiden entstehen. Ihr Bildungsmechanismus durch Frosthebung des Bodens bei einem unterschiedlichen Kleinrelief, verbunden mit einer seitlichen Pressung durch den Viehtritt, wurde ausführlich von MÜLLER (1962) beschrieben. Nach seinen Beobachtungen überziehen die Thufur besonders die feuchten Senken ungepflügter Weiden im Küstengebiet. Auch auf frischem, bewachsenem Grabenaushub entwickeln sie sich üppig. Auf regelmäßig gedüngten und gemähten Wiesen sowie auf oberflächlich nassen Stellen kommen sie jedoch nicht vor. Auch der für die Bildung der Thufur maßgebliche, sich in Tagesrhythmen vollziehende Frostwechsel spielt in den Hochlagen des Jura eine gewisse Rolle. Allerdings ist die Zahl der Tage mit Frostwechselwetter, die MÜLLER (1962) für die isländische Küstenniederung mit 100—120 Tagen angibt, im Jura weitaus geringer. Sie beträgt für die Chasseron-Station⁶⁾ (1601 m ü. NN) rund 85 Tage (SCHÜEPP 1968). In unserem Raume ist das Frostwechselklima erst oberhalb der Baumgrenze besonders ausgeprägt.

Ein entscheidender Unterschied liegt jedoch in der Dauer und Mächtigkeit der Schneebedeckung. Während sich in den hauptsächlichen Thufurgebieten Islands der Schnee nur wenige Tage bis Wochen vorwiegend als Schneematsch halten kann (MÜLLER 1962), kleidet er

⁵⁾ Thufur (isländisch) sind kleine Erdhügel von 30—50 cm Höhe.

⁶⁾ Nach einer freundlichen Mitteilung von Dr. B. PRIMAUULT, Schweiz. Meteorol. Zentralanstalt.

chender Bau eines großen *Lasius-flavus*-Volkes auf der „Beurener Heide“, einer Schafweide der östlichen Schwäbischen Alb bei Elchingen.

die Hochtäler des Jura über Winter viele Dezimeter mächtig aus. Er bleibt gelegentlich sogar bis Ende Mai dort liegen und behindert so gerade während der Hauptzeit des Frostwechselwetters im Frühjahr ein tägliches Auftauen und Wiedergefrieren des Bodens. Ähnliches gilt für den Spätherbst.

Nach dem Abschmelzen der Schneedecke im späten Frühjahr wurden auf den mit Ameisenhaufen besetzten Hochweiden kaum an Frostaufbrüche oder -hebungen erinnernde, deutlich sichtbare Bodenaufwölbungen beobachtet, die schließlich durch Fortwirkung des Frosthebungsmechanismus zu thufurähnlichen Gebilden hätten führen können. Alle kleinen Erdaufwürfe stammten entweder von Maulwürfen (selten!) oder waren mit einer Ameisenkolonie besetzt. Abgesehen davon wurden solche Erdbuckel, wie bereits in Abschnitt 2 erwähnt, in den höchsten Lagen des Chasserongebietes in vergleichbarer Muldensituation nicht beobachtet, obgleich hier die Vorbedingungen sicher weitaus günstiger wären.

Zwar sind thufurähnliche Bildungen, meist als „battes gazonnées“ bezeichnet, von REMPP u. ROTHÉ (1934) und CARBIENER (1964, 1966) für die Hochlagen der Vogesen (über 1270 m) und von ROMANOVSKY (1943) aus dem Massif Central in Lagen über 1000 m beschrieben worden (vgl. auch TROLL 1948). Jedoch sind diese Erdhügel unter wesentlich anderen klimatischen Bedingungen zu finden als die Ameisenhaufen (CARBIENER): Auf \pm ebenen, aber schneefreien, windexponierten Gipfeln und Kämmen über der Baumgrenze, wo sich der Frostwechsel im Boden häufig vollziehen kann!

Es kommt hinzu, daß die Böden der Hochweidemulden des Jura keineswegs zu den besonders frostempfindlichen gehören (vgl. TROLL 1944; MÜLLER 1962). Aber selbst wenn hier Initialstadien der Frosthebung des Bodens übersehen worden wären, ist es schließlich aufgrund der in Abschnitt 1 geschilderten Umweltansprüche und Voraussetzungen für die Staatengründung der Gelben Wiesenameise kaum anzunehmen, daß sich die junge Königin einen solchen gelockerten und leicht austrocknenden Nistplatz auswählt. Wäre das Aufsuchen feuchterer, sich erst später unter der Wechselfroststeinwirkung aufwölbender Stellen durchaus verständlich, so erscheint es jedoch reichlich unwahrscheinlich, daß das weidende Rind jeweils zufällig am gleichen Orte auch noch seinen Dung fallen läßt.

Es ist allerdings nicht ausgeschlossen, daß sich nach der Entstehung eines Ameisenbaues gelegentlich in ihm Frostbodenerscheinungen abspielen, schon infolge der unterschiedlichen Struktur und Wasserkapazität gegenüber dem natürlich gelagerten Boden. Minustemperaturen auch während der Vegetationsperiode sind nicht selten. Ob es jedoch während des meist erst im Laufe der späteren Nacht bei Aufklärung \pm kurzfristig einwirkenden Frostes neben einer Reifbildung zum Ge-

frieren im Bodeninnern kommt, ist nicht untersucht worden. MÜLLER (1962) stellte während verschiedener Frostwechselperioden (Januar bis März 1960, also vor Beginn der Vegetationsperiode) auf der bereits erwähnten „Beurener Heide“ — östliche Schwäbische Alb — fest, daß der Bodenfrost in die lockeren Ameisenhügel tiefer eindrang und länger andauerte als in dem dichteren Boden der dazwischenliegenden Flächen.

Es wurden auf den Jurahochweiden hin und wieder Risse auf dem Rücken oder an den Seiten von Ameisenhaufen beobachtet; diese sind während des Ruhestadiums des Ameisenvolkes entstanden oder befanden sich in einer Region, die von den Ameisen nicht mehr bewohnt wurde. Hier könnte man zunächst an Frostaufbrüche denken, wie sie MÜLLER (1962) in den Thufur Islands nahe der Vegetationsgrenze beobachtete. Aber abgesehen davon, daß in den Hochtälern des Jura nicht die gleichen Klimabedingungen herrschen wie an der Vegetationsgrenze Islands, ließen sich diese Risse anhand von Schmierspuren mühelos als Narbenverletzungen durch das Weidevieh erklären. Stärkere Regenfälle können ebenfalls an der vegetationsfreien Sonnenseite der Ameisenhügel Erosionsrinnen ausspülen, die erst nach der Winterruhe von den Ameisen wieder verbaut werden. Echte Frostaufbrüche sind zwar nicht auszuschließen, jedoch bisher nicht nachweislich beobachtet worden.

Der Wechselfrost und damit zusammenhängende Hebungen durch Kammeis, Frostaufbrüche etc. (vgl. u. a. TROLL 1944, 1947) werden aber auf den Jurahochweiden kaum einen einschneidenden Einfluß auf die Form und Streichrichtung der Ameisenhaufen ausüben können, da die um die wärmenden Sonnenstrahlen mit den Pflanzen wetteifernden Insekten solche Einwirkungen durch ihre große Arbeitsleistung im wahrsten Sinne des Wortes einfach überdecken.

Die Grenze zwischen einer rein zoogenen Entstehungsweise der Erdbuckel und deren Bildung durch das Zusammenspiel organogener und — u. U. dominierender — kryoturbater Erscheinungen ist sicher erst bei extremeren lokalklimatischen Bedingungen zu suchen, als sie auf den Hochweiden des Jura herrschen.

Literatur

- CARBIENER, R. (1964): Étude de la genèse des „réseaux de buttes gazonnées“ ou „thufur“, une forme de sol cryoturbé, dans les Hautes Vosges. C. R. Acad. Sci. 238, Paris, 5503—5505.
- (1966): Relations entre cryoturbation, solifluxion et groupements végétaux dans les Hautes-Vosges (France). Oeco. Planta. Gauthier-Villars, 1, 335—367.
- DORE, W. G. (1940): Pasture hummocks. Scient. Agricult. 21, 63—69.
- EBERS, E. (1957): Das Problem der Buckelwiesen. Natur u. Volk 87, 113—120.
- ELLENBERG, H. (1956): Wuchsklimakarte von Südwest-Deutschland 1:200 000, nördl. und südl. Teil. Reise- und Verkehrsverlag, Stuttgart.

- (1964): Stickstoff als Standortsfaktor. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 77, 82—92.
- FOREL, A. (1893): Die Nester der Ameisen. Veröff. Naturforsch. Ges. Zürich, Neujahrsblatt, 37 S.
- (1920): Les Fourmis de la Suisse. 2. Aufl., La Chaux-de-Fonds, 333 S.
- GEIGER, R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. 4. Aufl., Braunschweig, 646 S.
- GOETSCH, W. (1940): Vergleichende Biologie der Insektenstaaten. Probleme der Biologie, Bd. 4, Leipzig, 440 S.
- GÖSSWALD, K. (1953): Aculeata. Formicidae, Ameisen. Handb. Pflanzenkrankheiten V, 1, 5. Aufl., Berlin, 237—283.
- (1954): Unsere Ameisen. 1. Tl., Stuttgart, 88 S.
- (1955): Unsere Ameisen. 2. Tl., Stuttgart, 80 S.
- KLOFT, W. (1951): Über die Einwirkungen einiger bienenwirtschaftlich wichtiger Rindenläuse auf das Pflanzenwachstum. Z. Bienenforschung 1, Nürnberg, 56—62
- KLOTS, B. u. E. B. KLOTS (1959): Insekten. Knaurs Tierreich in Farben, Bd. 4, 350 S.
- KUTTER, H. (1969): Die sozialparasitischen Ameisen der Schweiz. Veröffentl. Naturforsch. Ges. Zürich, Neujahrsblatt, 62 S.
- MAURER, J. (1916): Bodentemperatur und Sonnenstrahlung in den Schweizer Alpen. Meteorol. Z. 33, 193—199
- MÜLLER, S. (1959): Buckelwiesen. Kosmos 55, Stuttgart, 40—44
- (1962): Isländische Thufur- und alpine Buckelwiesen — ein genetischer Vergleich. Natur u. Museum 92, Frankfurt a. M., 267—274, 299—304
- PENCK, A. (1940/41): Die Buckelwiesen von Mittenwald am Karwendel. Mitt. geograph. Ges. München 33, 3—8
- REMPP, G., et I.-P. ROTHÉ (1934): Sur les phénomènes actuels de nivation et d'accumulation neigeuse dans les Hautes Vosges. C. R. Acad. Sci. 199, Paris, 682—684
- ROMANOVSKY, V. (1943): Observations sur les buttes gazonnées d'Auvergne. C. R. Acad. Sci. 225, Paris, 67—69
- SCHÖNHALS, E. (1957): Späteiszeitliche Wind-Ablagerungen in den Nördlichen Kalkalpen und die Entstehung der Buckelwiesen. Natur u. Volk 87, 317—328
- SCHREIBER, K.-F. (1968a): Écologie appliquée à l'agriculture dans le nord vaudois. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 50, 151 S.
- (1968b): Les conditions thermiques du canton de Vaud. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz 49, 31 S.
- SCHROETER, C. (1926): Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung der Hochgebirgsflora. 2. Aufl., Zürich, 1288 S.
- SCHÜEPP, M. (1968): Klimatologie der Schweiz. C, Lufttemperatur. Beiheft Ann. Schweiz. Meteorol. Zentralanst. 1967.
- STEINER, A. (1929): Temperaturuntersuchungen in Ameisenestern mit Erdkuppeln, im Nest von *Formica exécta* Nyl. und in Nestern unter Steinen. Z. vergleich. Physiol. 9, 1—66
- (1930): Neuere Ergebnisse über den sozialen Wärmehaushalt der einheimischen Hautflügler. Naturwiss. 18, 595—600
- TROLL, C. (1944): Strukturböden, Solifluktion und Frostklimatologie der Erde. Geol. Rundsch. 34, 545—694
- (1947): Die Formen der Solifluktion und die periglaziale Bodenabtragung. Erdkunde 1, 162—175
- (1948): Der subnivale oder periglaziale Zyklus der Denudation. Erdkunde 2, 1—21
- WELLENSTEIN, G. (1928): Beiträge zur Biologie der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) mit besonderer Berücksichtigung klimatischer und forstlicher Verhältnisse. Z. angew. Entomol. 14, 1—68
- WELLER, F. (1968): Zur Abhängigkeit des Stickstoffangebotes im Boden von Witterung und Bodenpflege. 3. Int. Arbeitstagung physiol. Probleme im Obstbau, Dresden 1967. — Deutsch. Akad. Landw. Wiss. Berlin, Tagungsber. im Druck.

CITYKERN UND CITY

Mit 10 Abbildungen (Beilagen VII, VIII u. IX)

GEORG NIEMEIER

Summary: City-core and City

Various terms, such as urban core, old town, central area etc., are first of all defined. Then the City is investigated in terms of combinations of characteristics, above all in terms of socio-economic functions and their spatial arrangement with a division into city-core and city-periphery. Possibilities of delimitation areal calculation are also investigated with examples from West Germany and abroad. Various methods of defining the City which can be used in combination are discussed (calculations from statistical enumeration districts, mapping of building functions, employment centres and workplaces etc.) and partially demonstrated by examples for which investigations and cartographic work in Braunschweig form the basis. There is no generally-applicable catalogue of facilities found exclusively in the City, not even of strongly City-tied specialist shops, because the type and number of these in western

industrial society are dependent on the population of a town and its surrounding area and on the needs of its inhabitants, i. e. on the economic and social structure of the town and its surrounding area. One does, however, find a massing of facilities, of private and public service enterprises, which find their optimal location in a City. The precondition for development of a City is, however, not necessarily an important central place function; a City can also be generated by the internal requirements of a town (e. g. Gelsenkirchen, a mining and heavy-industrial town). Because of the inhomogeneity of building uses and functions and because of the often gradual transition of the City into an urban core area without pronounced City functions, clear boundaries for a City can only be fixed by the use of conventions (such as landvalue boundary or through indices in the sense of the north American Central Business District [CBD]). The urban core of smaller towns,