

Voedsel zoeken op de Zweedse bosbodem door kale bosmieren (*Formica polyctena*)

Bosmieren kunnen enorme hoeveelheden arthropoden en andere kleine dieren als prooi naar hun nest brengen. Hoewel bosmieren vooral in bomen naar prooien zoeken wordt een deel ervan op de bosbodem buitgemaakt. Uit veldonderzoek in naaldbossen in Uppsala, Zweden, is gebleken dat bosmieren in hun hele territorium op de bosbodem foerageren en ook dat ze onderscheid kunnen maken tussen rijke en armere voedselplekken. Toch bleek het in deze studie niet mogelijk om aan te tonen dat bosmieren een effect hebben op de populatiegrootte en soortsaamenstelling van bodemdieren. In de discussie worden hiervoor verscheidene redenen aangevoerd en worden enkele suggesties gedaan voor toekomstig onderzoek.

Entomologische Berichten 64(3): 82-86

Trefwoorden: foerageergedrag, kwaliteit van voedselplekken, leefgemeenschap, bodemdieren

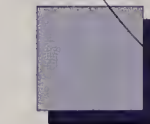
Inleiding

Rode bosmieren komen veelvuldig voor in de bossen in Zweden. De nesten, die soms meer dan anderhalve meter hoog en drie meter diep kunnen zijn, vormen een prima aanpassing aan de harde klimatologische omstandigheden in dit land. De nesten zijn gebouwd van organisch materiaal zoals hars, naalden en takjes van dennen en sparren en van anorganisch materiaal zoals zand en kleine steentjes (figuur 1). De enorme hoeveelheid nestmateriaal geeft een goede isolatie tegen de winterse kou en bovendien loopt regenwater langs de kanten af zodat het niet erg nat wordt in het nest. Meestal liggen de nesten op een open plaats in het bos of langs een weg, zodat de zon ze al vroeg in de lente kan opwarmen en de mieren in actie kunnen komen.

De bosmieren verkrijgen koolhydraten door bladluizen, die een suikerrijke substantie kunnen afscheiden, te melken. Om aan de eiwitbehoefte te voldoen foerageren mieren op alle mogelijke grote en kleine dieren op de bosbodem en in de kroon van bomen (Mabelis 1979). Uit onderzoek is gebleken dat een kolonie van *Formica polyctena* (Förster) (kale bosmier) met een territorium van 0,27 hectare per seizoen 6,1 miljoen dieren buitmaakt (Petal 1978). Bijvoorbeeld rupsen (Lepidoptera) en larven van zaagwespen (Symphyta)

Lisette Lenoir

SLU - Ekologi & Miljövård
Box 7072
S-750 07 Uppsala
Zweden
Lisette.lenoir@eom.slu.se



behoren tot de prooidieren van bosmieren, maar ook predatoren zoals spinnen en sommige soorten kevers die een bedreiging vormen voor de bladluizen. Mieren hebben daardoor effect op de aantallen en de soortsaamenstelling van geleedpotigen in de boomkroon (Skinner 1980, Warrington



Figuur 1. Mierennest met een mierenpad. Foto: Janne Bengtsson
Ant nest with ant trail.

& Whittaker 1985, Halaj *et al.* 1997, Karhu & Neuvonen 1998) en kunnen zelfs het gedrag van insectenetende vogels beïnvloeden (Haemig 1994).

Bosmieren foerageren niet alleen in de bomen. Biologen die hebben onderzocht welke prooidieren door foeragerende mieren naar de nesten worden gebracht hebben gezien dat ook typische bodemdieren zoals bijvoorbeeld aardwormen (*Oligochaeta*) tot de prooidieren behoren (Brüning 1991). Werksters van kale bosmieren kunnen een groot deel van de foerageertijd op de bosbodem doorbrengen (Sudd & Lodhi 1981). Hier worden zowel springstaarten (*Collembola*) als grotere bodemdieren buitgemaakt (Sörensen & Schmidt 1987). Daarom leek het ons interessant om te onderzoeken of bosmieren een effect hebben op de leefgemeenschap van bodemdieren.

Foerageergedrag op de bosbodem

In het kader van mijn promotieonderzoek heb ik gewerkt aan het foerageergedrag van rode bosmieren en aan het effect van de bosmieren op het boscysteem. Het grootste deel van het onderzoek vond plaats in een sparrenbos (*Picea abies*) in Uppsala (59°45' N, 17°45' O), Zweden. De eerste stap van het onderzoek bestond uit een serie experimenten waaruit we meer over het zoekgedrag van bosmieren op de bosbodem wilden leren.

Om te onderzoeken of bosmieren inderdaad regelmatig in hun hele foerageergebied op de bosbodem foerageren heb ik in een foerageergebied (0,5 hectare) van de kale bosmier gedurende de periode 7 mei - 3 september 1998 eens in de veertien dagen lokaas uitgezet. In dit foerageergebied bevonden zich vijf mierennesten die gezamenlijk een 'superkolonie' vormden. Dit betekent dat de werksters van deze nesten in hetzelfde gebied foerageren en dat er mierenpaden tussen de nesten zijn (figuur 1). Er lopen voortdurend werksters tussen de nesten heen en weer en poppen, voedsel en nestmateriaal worden tussen de nesten uitgewisseld. Als substituut voor eiwitrijke prooien werd lokaas gebruikt bestaande uit gemalen tonijn. Het lokaas werd geplaatst op 1, 3 en 5 meter van beide zijden van de drie belangrijkste mierenpaden en op 10, 20, 30, 40 en 50 meter van de nesten (figuur 2). Vier stuks konden niet geplaatst worden omdat een sloot het foerageergebied doorkruist. Daarmee kwam het totale aantal lokaasplaatsen op 86. Het aantal werksters op het lokaas werd na 30 minuten geteld.

De mieren bleken op de bosbodem gedurende de hele zomer in het hele territorium te foerageren. Van de 86 plaatsen met lokaas werd er slechts een nooit gevonden. Dit lokaas lag op een plek met hoog gras, de enige plek in het foerageergebied waar de bosbodem begroeid was. De mieren waren het talrijkst in juni, daarna nam de activiteit bij het lokaas geleidelijk af (figuur 3). Het aantal mieren op 10 en 20 meter van de nesten verschilde niet significant van elkaar, maar op 30, 40 en 50 meter afstand werden minder mieren dan op 20 meter afstand van de nesten gevonden (Lenoir 2002). Deze eerste serie experimenten toonde aan dat de bosmieren uitstekend in staat zijn om eiwitrijk voedsel over de gehele bosbodem binnen hun territorium te lokaliseren.

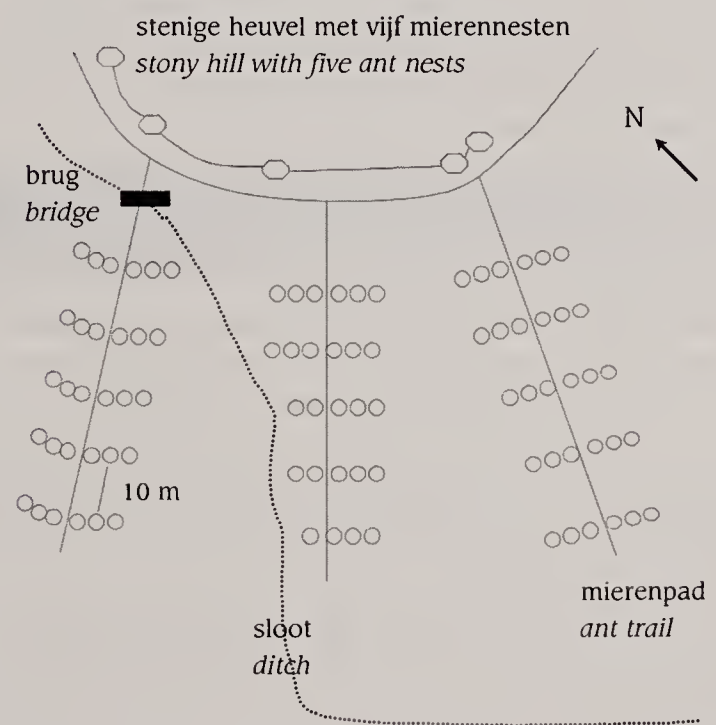
Een volgende stap in het onderzoek was de bestudering van het daadwerkelijke foerageergedrag van de mieren. Hier toe werden in een tweede serie experimenten levende prooien (*Calliphora vomitoria* L. (blauwe vleesvlieg), laatste

larvale stadium, 1,5 cm groot) in het territorium uitgezet: op achttien plekken werd een petrischaaltje met zes levende maden en een met twee maden op 10 cm van een mierenpad geplaatst. Het aantal maden per voedselplek werd gevarieerd om na te gaan of de prooidichtheid een effect had op de onderzochte gedragskenmerken. Het aantal maden werd gedurende de experimentele tijd van vijftien minuten constant gehouden. Er zijn verschillende gedragskenmerken gemeten, waaronder:

- hoe lang duurt het voordat de maden (vanaf nu: prooi) worden gevonden?
- hoe lang duurt het voordat de eerste mier die een prooi heeft gevonden er een tweede mier bijhaalt?
- hoeveel werksters zijn er in vijftien minuten op de prooi aanwezig geweest en hoeveel maden werden er weggeslept?

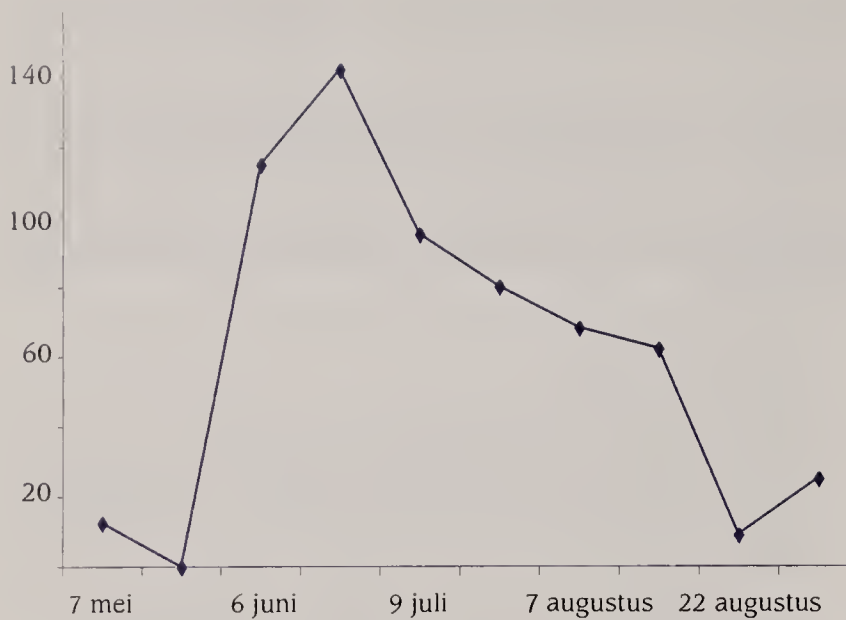
Het tijdsverloop tussen het uitzetten van de prooien en de komst van de eerste mier bij de prooien varieerde van een seconde tot vijf minuten en was onafhankelijk van het aantal maden. Wanneer er echter zes maden op een schaalje lagen werd er gemiddeld binnen 74 seconden een tweede mier bijgehaald, terwijl dat gemiddeld 129 seconden duurde indien er maar twee maden als lokaas aanwezig waren. In vijftien minuten werden er vier maal zoveel maden weggeslept wanneer er zes maden aanwezig waren dan wanneer er slechts twee maden lagen, en er waren ook vier maal zoveel werksters bij betrokken.

Deze tweede serie experimenten laat zien dat mieren onderscheid kunnen maken tussen 'rijke' en 'arme' voedselplekken (Lenoir 2002). Bodemdieren vormen een eiwitrijke



Figuur 2. Schematische weergave van de plaatsing van lokaas in het territorium van een superkolonie van de kale bosmier (*Formica polyctena*), bestaande uit vijf bosmiernesten in een sparrenbos in Zweden. Sommige mierenpaden tussen de nesten zijn in de figuur aangegeven. Cirkels geven de positie van het lokaas aan: op 1, 3 en 5 meter verwijderd van beide zijden van de drie belangrijkste mierenpaden en op 10, 20, 30, 40 en 50 meter afstand van de nesten. Schematic map of the territory of *Formica polyctena* with five ant-hills and some ant trails, in a Swedish spruce forest. The tuna fish baits were placed on both sides of the three main trails at 1, 3 and 5 m from these trails and at 10, 20, 30, 40 and 50 m from the anthills.

n mieren



Figuur 3. Gemiddeld aantal foeragerende kale bosmieren (*Formica polyctena*) op 86 plaatsen met lokaas verdeeld over het hele territorium van 7 mei tot en met 3 september (1997-2000).

Mean number of ants (Formica polyctena) foraging on 86 tuna fish baits spread over the entire territory between 7 May - 3 September (1997-2000).

voedselbron, maar de verspreiding is onregelmatig en moeilijk voorspelbaar. Sudd & Lodhi (1981) veronderstelden dat bosmieren vooral foerageren op die soorten bodemdieren die in hoge aantallen aanwezig zijn. Uit onderzoek van De Bruyn & Mabelis (1972) is ook gebleken dat prooidieren die plaatselijk in grote dichtheid voorkomen (bijvoorbeeld in clusters) een grotere kans hebben door mieren aangevallen te worden dan prooidieren die alleen voorkomen. De eiwitbehoefte en het foerageergedrag van mieren zijn echter van vele factoren afhankelijk en kunnen per kolonie of nest verschillen (Mabelis 1979a).

Effecten van bosmieren op de leefgemeenschap van bodemdieren

Uit de eerste twee series experimenten hebben we geleerd dat bosmieren eiwitrijke prooien snel over de gehele bosbodem binnen hun foerageergebied kunnen lokaliseren.

Tabel 1. Cumulatief aantal bomen met mieren op de stam gedurende de observatieperiode (inclusief de met lijm behandelde bomen) en de grootte en de maximale afstand tussen de territoriumgrens en het nest in augustus. C = controle, T = behandeld territorium.

Aangepast naar Lenoir (2003).

Cumulative number of trees with wood ants on the trunk during the observation period (including the trees treated with glue), size of territories and maximum distance between the border of the territory and the nest in August in control (C) and treated (T) plots.

Modified after Lenoir (2003).

	territorium 1		territorium 2		territorium 3	
	C	T	C	T	C	T
aantal bomen mei	43	30	38	87	58	77
juni	111	243	103	427	198	295
juli	142	270	100	486	351	467
augustus	180	308	136	524	649	624
territoriumgrootte:						
oppervlakte (m ²)	1200	2800	800	8900	9900	7150
afstand van rand tot nest (m)	35	50	30	70	80	60

Bovendien kunnen ze relatieve prooidichtheid meten. Een volgende vraag is in hoeverre bosmieren een effect hebben op het aantal en de soortsaamenstelling van bodemdieren. Wij hebben geprobeerd dit op verschillende manieren te onderzoeken.

In een eerste experiment hebben we mieren buitengesloten van kleine delen van hun territorium door middel van plaatsing van vijf ronde, 40 cm hoge metalen barrières in de bosbodem. Deze gesloten omheiningen hadden een diameter van 1,3 meter en werden op een afstand van 0,5 meter van de mierenpaden geplaatst en op 20-30 m van de nesten. De onderlinge afstand tussen de omheiningen was tenminste 20 meter. Om te voorkomen dat de mieren over de omheining heen zouden klimmen werd fluon (een gladde kunststof) op de rand aangebracht. Vijf andere barrières met een opening waar mieren in en uit konden gaan (open omheiningen) werden op ongeveer vijf meter afstand van de gesloten omheiningen geplaatst. Bodemmonsters werden drie keer per jaar gedurende vier jaar genomen in alle omheiningen en van controleplekken, ook op vijf meter afstand van de omheiningen. De bodemdieren (met name Staphylinidae (kortschildkevers), Collembola en Oribatidae (mosmijten)) werden uitgedreven in een Tullgren-apparaat. (Dit is een trechter waarin aan de bovenkant een zeef geplaatst is. Het bodemmonster wordt op de zeef gelegd en droogt langzaam uit. De bodemdieren proberen dan een goed heenkomen te zoeken door dieper in de bodem te kruipen, waardoor ze door de mazen van de zeef via de trechter in een potje vallen.) Vervolgens zijn de dieren gedetermineerd en geteld.

Bij inspecties bleken de gesloten omheiningen inderdaad vrij van mieren, terwijl in de open omheiningen wel altijd bosmieren te vinden waren. De bodemfauna in open en gesloten omheiningen bleek nauwelijks te verschillen. Wel was het aantal spinnen, loopkevers en kortschildkevers hoger in de controlemonsters dan in de gesloten omheiningen. Hoewel deze grotere predatoren dus relatief weinig in de gesloten omheiningen voorkwamen, nam het aantal prooidieren hier niet toe. Mogelijk wordt de populatie van prooidieren door andere factoren gereguleerd. Voedselaanbod voor, en daardoor concurrentie tussen, prooidieren zou bijvoorbeeld een grotere regulerende werking kunnen hebben dan de aanwezigheid van prooidieren. Met dit experiment konden wij dus

geen effect van mieren op bodemdieren aantonen. Voor een uitgebreide (statistische) beschrijving van dit experiment en een kritische evaluatie van het gebruik van omheiningen in het veld verwijs ik naar Lenoir *et al.* (2003).

In plaats van mieren uit te sluiten van kleine delen van hun territorium kan men ook proberen het aantal foeragerende bosmieren op de bosbodem te verhogen. Wij hebben dit gedaan door in drie bosmierterritoria alle boomstammen rond de nesten van een lijmlaag te voorzien (behandelde territoria). De mieren konden dan niet in de boomkronen komen en het idee was dat ze dan in grote aantallen op de bodem aanwezig zouden zijn. Omdat de mieren op deze manier ook hun 'luisenmelk' werd ontnomen hebben wij op de boomstammen onder de lijmlaag een

reservoir met honingwater gehangen. Dit honingwater werd om de dag verversd. De mieren maakten er veelvuldig gebruik van. Verschillende gedragskenmerken werden gemeten en vergeleken met drie controleterritoria, waar de mieren wel in de bomen konden foerageren. Ook zijn vangpotten ingegraven in alle territoria om zo de aantallen en de soort-samenstelling van de bodemfauna te meten.

Bosmieren bleken in twee van de drie behandelde territoria gedurende de zomer steeds verder van de nesten te gaan en probeerden andere bomen te vinden waar ze wel in konden klimmen. Die bomen werden door ons dan weer van een lijmlaag voorzien, waarna de mieren het weer verderop probeerden. Ook in de controleterritoria nam het aantal bomen waarin mieren zaten gestaag toe, maar niet in die mate als in de behandelde territoria (tabel 1). In het derde behandelde territorium was er iets anders aan de hand: in mei en juni was dit territorium door sloten omgeven, die echter in juli waren opgedroogd. De mieren konden toen oversteken naar een opslag met duizenden kleine ratelpopulieren, die niet allemaal door ons behandeld konden worden. Blijkbaar was hier voldoende voedsel aanwezig zodat de mieren het territorium niet verder hoefden uit te breiden. Het patroon is echter duidelijk: de mieren willen in de eerste plaats foerageren in bomen en als ze verhinderd worden dat in de nabijheid van hun nest te doen dan gaan ze op zoek naar verderop staande bomen.

Tabel 2. Totaal aantal geoberserveerde mieren en gemiddeld aantal mieren met prooidieren of nestmateriaal per 100 mieren die zich gedurende vijf minuten op de mierenpaden in de richting van het nest begeven. Statistisch significantie is aangegeven met * ($p < 0.01$). *Amount of investigated ants and mean number of ants bearing prey of soil origin or nesting material per 100 ants that are running on the trails during five minutes in the direction of the nest. Statistically significant parameters are marked with * ($p < 0.01$).*

	controle- territorium	behandeld territorium
totaal aantal mieren	8841	13 041
mieren met prooien	9.47	5.46*
mieren met bodemdieren	1.31	0.53*
mieren met nestmateriaal	7.4	7.7

We hebben ook in alle territoria bepaald hoeveel mieren er per mierenpad van en naar de nesten gingen en met welke soorten prooidieren ze terug kwamen. Het totale aantal mieren dat op de paden aanwezig was bleek groter te zijn in de behandelde territoria dan in de controleterritoria (tabel 2). De mieren in de controleterritoria vingen per tijdseenheid meer prooidieren dan de mieren in de behandelde territoria en het aantal gevangen bodemdieren in de controleterritoria was in verhouding eveneens groter (tabel 2). Het aantal mieren dat zich bezighield met het aanslepen van nestmateriaal bleek niet te verschillen tussen behandelde en onbehandelde territoria. Hoewel de mieren in de behandelde territoria dus gedwongen werden op de bosbodem te foerageren bleken ze dat in mindere mate te doen dan in de controleterritoria. De mieren die belast waren met het verzamelen van eiwitten besteden door de verstoring van de toegang tot de bomen mogelijk veel tijd aan het zoeken naar 'lijmloze' bomen, waardoor ze als jagers minder efficiënt werden. Een andere verklaring is dat de mieren in de behandelde territoria welis-

waar evenveel bodemdieren vingen als de mieren in de onbehandelde territoria, maar dat de predatie-efficiëntie afnam doordat de afstand tot het nest zo veel groter was (in territorium twee en drie). De predatiedruk van mieren en het effect hiervan op de prooien is overigens afhankelijk van vele factoren, zoals de grootte van de mierenkolonie (Mabelis 1979a, 1979b).

Er zijn nauwelijks verschillen gevonden in het aantal spinnen, loopkevers, kortschildkevers, andere kevers of springstaarten in de vangpotten tussen behandelde en controleterritoria. Alleen het aantal Linyphiidae (hangmat-spinnen) was in de controleterritoria groter dan in de behandelde territoria. Zie voor verdere details Lenoir (2003).

Discussie en conclusies

Hoewel bosmieren wel degelijk op de bosbodem foerageren, en daarbij zelfs hun gedrag kunnen aanpassen aan de hoeveelheid aangeboden voedsel, heb ik in de experimenten geen effect van mieren op de aantallen en soort-samenstelling van bodemdieren gevonden (Lenoir 2003, Lenoir *et al.* 2003). Mogelijk komt dit doordat mieren vooral zijn aangepast aan het foerageren in bomen (Skinner 1980, Laakso 1999). Toch zijn in sommige studies wel degelijk effecten van bosmieren op de bodemfauna aangetoond; zo kunnen bosmieren een negatief effect hebben op de aantallen kevers (Niemelä *et al.* 1992, Puntilla *et al.* 1994, Rybalov *et al.* 1998) en spinnen (Cherix & Bourne 1980, Sudd & Lodhi 1981, Gridina 1990) op de bosbodem. In andere onderzoeken zijn er nauwelijks effecten van bosmieren op bodemdieren gevonden (Van der Aart & De Wit 1971, Brüning 1991, Puntilla *et al.* 1994). Daarvoor kunnen allerlei oorzaken worden aangevoerd. De grote natuurlijke variatie in het voorkomen van bodemdieren kan bijvoorbeeld een rol spelen. Voor een goed beeld van de leefgemeenschap van bodemdieren zouden in feite veel meer bodemmonsters genomen moeten worden, liefst gedurende enkele jaren. Ook is het noodzakelijk dat een gebied met en een gebied zonder mieren in andere factoren niet van elkaar verschillen. In mijn studie is dit probleem omzeild door omheiningen binnen een territorium te plaatsen. In veel andere studies werden echter vangpotten binnen en buiten een territorium geplaatst; in dat geval kunnen verschillen in bodemfauna ook op andere factoren dan de aan-/afwezigheid van mieren hebben berust. Zo zijn de verschillen in soort-samenstelling van wolfspinnen binnen en buiten het bosmierterritorium in een studie van Van der Aart & De Wit (1971) voornamelijk toegeschreven aan de verschillen in bodemvochtigheid tussen beide locaties.

Een schitterende mogelijkheid om de effecten van bosmieren op bodemfauna te onderzoeken wordt geboden in de Stockholmarchipel (Nilsson *et al.* 1988). Van de vele eilandjes voor de kust van Stockholm hebben sommige een bosmierpopulatie en andere niet. Een onderzoek op landschapsniveau kan inzicht geven in de wijze waarop de leefgemeenschap van bodemdieren zich heeft ontwikkeld in aan- of afwezigheid van bosmieren. Zo'n onderzoek vereist echter veel tijd - veel eilanden zijn alleen per kleine boot of kano te bereiken, op ieder eiland zullen veel monsters genomen moeten worden om de bodemfauna goed in kaart te brengen, en vele factoren zullen bepaald moeten worden omdat ook hier het probleem optreedt dat het al dan niet voorkomen van mieren op een eiland het gevolg kan zijn van een of andere (covariabele) parameter. Grote voordelen zijn echter

dat de eilandjes duidelijk begrensd zijn, grootte en afstand tot elkaar makkelijk te meten is en vegetatieopnamen en microklimatologische metingen relatief makkelijk uitvoerbaar zijn. Bovendien zijn veel van deze eilandjes gevrijwaard van menselijke verstoringen.

Dankwoord

Dit onderzoek is uitgevoerd onder begeleiding van Prof. J Bengtsson en Prof. T Persson, Uppsala, Zweden, aan wie ik veel dank verschuldigd ben. Annemarie Kroon wil ik bedanken voor haar positieve suggesties en haar hulp bij het structureren van dit artikel.

Literatuur

- Aart PJM van der & Wit T de 1971. A field study on interspecific competition between ants (Formicidae) and hunting spiders (Lycosidae, Gnaphosidae, Ctenidae, Pisauridae, Clubionidae). Netherlands journal of zoology 21: 117-126.
- Brüning AM 1991. The effect of a single colony of the red wood ant, *Formica polyctena*, on the spider fauna (Araneae) of a beech forest floor. Oecologia 86: 478-483.
- Bruyn GJ de & Mabelis AA 1972. Predation and aggression as possible regulatory mechanisms in *Formica*. Ekologia Polska 20: 93-101.
- Cherix D & Bourne JD 1980. A field study on a super-colony of the red wood ant *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory arthropods (spiders, harvestmen and ants). Revue Suisse de zoologie 87: 955-973.
- Gridina TI 1990. Influence of *Formica polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) on the distribution of predatory arthropods in forest ecosystems. Memorabilia Zoologica 44: 21-36.
- Haemig PD 1994. Effects of ants on the foraging of birds in spruce trees. Oecologia 97: 35-40.
- Halaj J, Ross DW & Moldenke AR 1997. Negative effects of ant foraging on spiders in Douglas-fir canopies. Oecologia 109: 313-322.
- Karhu KJ & Neuvonen S 1998. Wood ants and a geometrid defoliator of birch: predation outweighs beneficial effects through the host plant. Oecologia 113: 509-516.
- Laakso J 1999. Short-term effects of wood ants (*Formica aquilonia* Yarr.) on soil animal community structure. Soil biology and biochemistry 31: 337-343.
- Lenoir L 2002. Can wood ants distinguish between good and bad food patches on the forest floor. European journal of soil biology 38: 97-102.
- Lenoir L 2003. Response of the foraging behaviour of red wood ants (*Formica rufa* group) to exclusion from trees. Agricultural and forest entomology 5: 183-189.
- Lenoir L, Bengtsson J & Persson T 2003. Effects of *Formica* ants on soil fauna - results from a short-term exclusion and a long-term natural experiment. Oecologia 134: 423-430.
- Mabelis AA 1979a. Wood ant wars, the relationship between aggression and predation in the red wood ant (*Formica polyctena* Foerst.). Netherlands journal of zoology 29: 451-620.
- Mabelis AA 1979b. Distribution of red wood ants (*Formica polyctena* Först.) over the foraging area of their nest, and the influence of a conspecific neighbouring population. Netherlands journal of zoology 29: 221-232.
- Niemalä J, Hailo Y, Halme E, Pajunen T & Punttila P 1992. Small-scale heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga. Journal of biogeography 19: 173-181.
- Nilsson SG, Bengtsson J & Ås S 1988. Habitat diversity or area per se? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. Journal of animal ecology 5: 685-704.
- Petal J 1978. The role of ants in ecosystems. In: Production ecology of ants and termites (Brian MV ed): 293-325. Cambridge University Press, Cambridge.
- Punttila P, Hailo Y, Niemelä J & Pajunen T 1994. Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. Annales Zoologici Fennici 31: 131-144.
- Rybalov LB, Rybalov GL & Rossolimo TE 1998. Interrelations between red wood ants and litter predators in the Kostomuksha Reserve. Uspekhi Sovremennoi Biologii 118: 313-322.
- Skinner GJ 1980. The feeding habits of the wood-ant, *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae), in limestone woodland in north-west England. Journal of animal ecology 49: 417-433.
- Sudd JH & Lodhi QK 1981. The distribution of foraging workers of the wood-ant *Formica lugubris* Zetterstedt (Hymenoptera: Formicidae) and their effect on the numbers and diversity of other arthropods. Biological conservation 20: 133-145.
- Sörensen U von & Schmidt GH 1987. Das Beutespektrum der Waldameisen (Genus: *Formica*, Hymenoptera) in der Bredstedter Geest (Schleswig-Holstein) im Jahre 1980. Waldhygiene 17: 59-84.
- Warrington S & Whittaker JB 1985. An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by *Formica rufa* predation on sycamore (*Acer pseudoplatanus*) 1. Lepidoptera larvae. Journal of applied ecology 22: 775-785.

Geaccepteerd 25 maart 2004.

Summary

Foraging on the Swedish forest floor by red wood ants (*Formica polyctena*)

To study the hunting behaviour of red wood ants on the forest floor, 86 baits with tuna fish were placed over the whole territory. The results showed that ants explore almost the entire forest floor in their territory and exhibit an active hunting behaviour there. We also investigated whether ants can distinguish between good and bad patches on the forest floor. Ants were offered fly larvae (maggots) in two quantities (six or two) per patch. Maggots exposed on the forest floor were found by randomly patrolling ants regardless of bait quality. However, ants that found the bait with six larvae recruited other workers faster and, on average, four times as many workers were recruited to the six-larvae bait than to the two-larvae bait. This means that ants potentially affect the abundance of soil animals in coniferous forests.

The effect of ants on soil fauna was studied by creating ant-free plots in a territory of wood ants. Inside the territory five fenced areas of 1.3 m diameter were built, while five control fences had ant entrances. Soil samples were taken in summer between 1997-2000 and soil fauna was extracted and quantified. No effects of ants on the abundance or composition of soil fauna could be detected.

Finally, foraging wood ants were manipulated by excluding ants from their main protein resources in the tree canopy, with the intention to increase ant activity on the forest floor. When excluded from trees, ants changed their foraging behaviour by searching trees further away from the nests rather than searching more intensively for prey on the forest floor.