

**Ameisenlöwen und Ameisen:
Dimensionen einer Räuber-Beute-Relation in Nordost-Deutschland
(*Euroleon nostras* FOURCROY, Myrmeleontidae, Neuroptera)***

Karl Meißner, Martin Feike, Stefan Jahreiß & Jan Stetskowski

Universität Rostock, Institut für Biowissenschaften

Abstract: Antlion larvae and ants: Dimensions of predator-prey-relation in NorthEast-Germany (*Euroleon nostras* FOURCROY, Myrmeleontidae, Neuroptera)

Six species of the genetic group *Euroleon* are widespread distributed from Korea to Spain. Reports about larvae of *E. nostras* of Northern Europe are scant; especially, it concerns reports about ecological conditions, prey profit in habitats, stipulation of biomass as well as survival strategies. Moreover, studies about Life history of larvae under intermitted access to prey will be under demand. This study deals with population, prey spectrum, prey diversity, pit design of antlions in habitats of southern Baltic Sea shores. It includes also abiotic characteristics as soil texture and water balance. Recent reports about evolution of antlion lacewings and simultaneous occurrence of Formicidae suggest existence of predator-prey relationships between them for around 100 million years. Earliest evidence appears in Baltic as well as Myanmar amber with ages of 50 and 100 million years, respectively.

Populations were studied in sandy habitats (fine up to coarse sand). Sandy habitats allow for oxygen and also water exchange of larvae with surroundings. Dry sand comprises only 1 % of water. Therefore, antlions are dependent on rain and dew for stabilizing their fluid balance. On the other side, larvae dig pits for trapping of prey. It fails hugely when rain solidifies the sand design and living conditions for a population might become complicated. However, larvae are versatile in stabilizing water balance. Prey serves as prime source for fluid. Ants of species *Formica*, *Porcellio* (Isopoda), and *Glomeris* (Glomerida) comprise 76, 69 and 64 % of water, respectively. In contrast, water balance of antlion larvae is less stable it varies between 68 and 73 % of body mass. Ants, as prey, are not permanently available. Ants constitute around 60 to 80 % of prey in open-situated habitats. In forest-habitats, their portion shrinks to 5 %. Prey comes then chiefly from small animals of forest floor. – In summary, ambush predators live risky because they meet food unpredictably. Therefore, larvae must be equipped with low metabolic rates so that they survive for a long time without food.

Let us have a quick glance to the ambush trap. The larva marks its site by a circular channel. Next, it crawls backwards in sand along the circular-spiral orbit. It pulls by aid of one front leg permanently the sand from inside out. The pit gets deeper and deeper when the larva moves along the spiral orbit. In fixing the open space and the depth of the pit it meets automatically the angle of repose of the sand. It has been found that larvae dig their pits in around 0.5 h. This is a very short time for constructing a pitfall trap in relation to the time at resting metabolic rate. This period of time does not depend on the larvae stage. The metabolism during this action exceeds the resting one by a factor of roughly nine (Example: L3, 22 mg; 5.3 µgC/h to 0.6 µgC/h). Therefore, the costs of the pit construction (volume, mass weight, energy) are of minor importance in relation to prey. The linear accession of pit traps diameter (benefit of prey catch) exponentially corresponds to ascent of costs. We collected data about transport of sand and time of design as well as related data by computer-aided data processing.

The development cycle from ovi-positioning to pupa lasts for two years in North-East Germany. Interestingly, all three larvae stages exist in populations during certain periods, but with widely differing biomasses from 5 to 150 mg. This is chiefly caused by varying access to nourishment.

* Meiner Frau Brigitte Meißner, geb. Schönermarck (15.07.1938 – 23.11.2019) gewidmet!

We found in prey-poor habitats time restricted food access with waiting periods up to 24 days. It is interesting to note that single *Formica* may satisfy the resting metabolism over this very long period. Thus, difference in biomasses reflects prey-rich and prey-poor habitats. Antlions suck effectively their prey independently of their own mass. It has been observed, they gain from ants and larvae of *Tenebrio* 35 and 43 %, respectively. Lean larvae (30 mg) grow by 170 % of their mass whereas more heavy larvae (100 mg) bring it only to 40 % plus. This regime is important for their development towards pupa.

Key words: Myrmeleontidae, *Euroleon nostras*, ecological conditions (soil, water, temperature, prey), types of pit construction, cost of pit building, prey-spectrum, habitats prey-rich and prey-poor, optimal foraging, cost-benefit-balance

Karl Meißner, Martin Feike, Stefan Jahreiß & Jan Stetskowski, Universität Rostock, Institut für Biowissenschaften, Universitätsplatz 3, 18055 Rostock;
E-Mail: meissner.karl@t-online.de, martin.feike@uni-rostock.de

Einleitung

Unter den Myrmeleontidae kommt die Gattung *Euroleon* mit sechs Arten von Korea bis Spanien vor. Zu den ökologischen Bedingungen, zum Beutegewinn in den Habitaten, zur Entwicklung ihrer Biomasse und zu den Überlebensstrategien der Larven von *E. nostras* gibt es aus den nördlichen Gebieten Deutschlands kaum Informationen. OHM & PREUSS (1957), WEISS (1959), YASSERI (1991) sowie RUDNIK & GRUPPE (2003) behandeln Vorkommen und Verbreitung, YASSERI & PARZEFALL (1997) sowie YASSERI & al. (1997) Entwicklung und Fortpflanzungsverhalten, Temperaturpräferenz und Habitatnutzung, HEIDIGER (2008) das Beuteangebot. Insbesondere ist die Life history der Larven bei diskontinuierlicher Beuteversorgung und langen Wartezeiten aufzuklären. Wir prüften in Habitaten des südlichen Ostseeraumes die Populationsstruktur, das Beutespektrum, die Beuteversorgung sowie Aufwand und Nutzen im Trichterbau.

Die Ameisenjungfern aus der Familie Myrmeleontidae sind – unter Ausschluss der Antarktis – rezent weltweit verbreitet. Ihre Larven warten unter der Oberfläche des Substrates auf Beute oder legen obligatorisch Fangtrichter an. Sie werden als monophyletische Einheit angesehen (ASPÖCK & ASPÖCK 2007). Für die Rekonstruktion ihrer Phylogenese nutzten BADANO & al. (2016) 107 morphologische und verhaltensbiologische Merkmale aus 36 Gattungen. Unter den rezenten Neuroptera ist die Familie mit 1.522 Spezies vertreten, deren evolutionäre Vielfalt sich in 201 Gattungen, 14 Tribes, 5 lebenden und 2 ausgestorbenen Unterfamilien widerspiegelt (STANGE 2004). ASPÖCK & ASPÖCK (2007) benennen weitere 108 neue Spezies.

Der evolutionäre Erfolg wird besonders auf die Nutzung von Sandflächen in Steppen, Wüsten, Halbwüsten, Küsten- und Binnendünen sowie Aufschüttungsebenen der letzten Eiszeit zurückgeführt. Sie bilden, unter Erosion und Sedimentation entstanden, ein nicht verfestigtes Sediment. Substrate mit Korngrößen von 0,063 bis 2,0 mm gelten als bestimmender Teil der ökologischen Nische. Eine besondere Form der Anpassung ist der Beutefang mit Trichtern, die von den Larven angelegt werden.

Wie Bernstein-Inklusen aus Myanmar und andere Funde aus China und der Mongolei, aus NO-Brasilien, aus Frankreich und dem Libanon belegen, existiert diese evolutionäre Einheit bereits in der Unteren Kreide vor 100 bis 110 Mio Jahren. Nach WANG & al. (2017) sind derzeit 34 fossile Arten in 15 Gattungen von der Unteren Kreide bis zum Miozän bekannt. LU & al. (2019) beschrieben jüngst 3 neue Gattungen mit 4 neuen Arten aus dem Burma-Bernstein der Mittleren Kreide. REN & al. (1996) belegen fossile Funde aus späten Juraformationen Chinas.

Zeitgleich sind im Bernsteinharz auch Ameisen nachgewiesen, die zahlreichen Gattungen und Arten zugeordnet werden. Der Beginn ihrer Evolution wird in der Literatur mit 168 bis 140 Mio Jahren (2006) bzw. 130 bis 115 Mio Jahren (2013) angegeben. Auch aus dem Baltischen Bernstein sind neben Myrmeleontiden Ameisen beschrieben worden (WEITSCHAT & WICHARD 2002). WHEELER (1914, in WICHARD & WEITSCHAT 2005) charakterisierte darin 43 Gattungen der Formicidae, davon sind 24 Gattungen rezent vertreten. Vor 56 bis 34 Mio Jahren finden sich hier schon Vertreter aus vier Unterfamilien,

Ausdruck ihrer evolutionären Differenzierung: Ponerini/Stachelameisen, Myrmicini/Knotenameisen, Forminini/Schuppenameisen und Dolichoderini/Drüsenameisen.

Ameisenlöwen als Beutegreifer und Ameisen als potentielle Beute kamen demnach mindestens seit der Kreidezeit gemeinsam vor. Die Vielfalt der Paläofauna zeigt sich darin, dass in den Baum- bzw. Pflanzenbeständen und Sandfluren der frühen Kontinente gleichzeitig andere potentielle Beutetiere verfügbar waren, die auch rezent genutzt werden: weitere Hymenopteren, Asseln, Hundertfüßer, Käfer, Milben, Ohrwürmer, Tausendfüßer, Termiten, Schaben, Spinnen, Zikaden (siehe Bilder zu Bernstein-Inklusen im Internet). Das zeitgleiche Vorkommen von Vertretern der Myrmeleontidae und Formicidae veranlasst uns zu der Hypothese, dass diese Räuber-Beute-Beziehung zwischen Ameisenlöwen und Ameisen (und weiteren Arthropoden) bereits seit ca. 100 Mio Jahren besteht: Die Elemente des rezenten Beutespektrums finden sich im Baltischen Bernstein (56 bis 34 Mio) ebenso wie im Bernstein von Myanmar (110 bis 100 Mio).

Aus dieser Faktenlage lässt sich ableiten, dass in einem mehr oder weniger homogenen Lebensraum

1. der Körperbau,
2. die physiologischen Parameter und
3. das Verhalten der Räuber optimiert wurden.

Dieses Netzwerk korrelierter Eigenschaften sollte sich in ihren Überlebensstrategien abbilden. Wir verstehen die Larven der Gefleckten Ameisenjungfer als Modell für die räuberischen Larven mit obligatorischem Trichterbau. Sie konnten ein vielfältiges und je nach Ökosystem sehr spezielles Nahrungsangebot nutzen. Dabei waren sie in allem so erfolgreich, dass sie in der rezenten Fauna noch immer vertreten sind.

Untersuchungsgebiete, Material und Methoden

Wir arbeiteten in Habitaten bei Jänschwalde **JÄ** in Brandenburg (51° 51' 00.5" N, 14° 30' 58.5" E) sowie in vier Habitaten südlich von Rostock in Mecklenburg-Vorpommern: Nossentiner/Schwinzer Heide **NS-H** (53° 32' 51.80" N, 12° 13' 50.52" E), Bellin **BE** (53° 44' 21.0" N, 12° 13' 07.3" E), Hoppenrade **HO** (53° 45' 44.6" N, 12° 20' 00.5" E) und Habitat Tannenkopp **TA** (53° 46' 25.5" N, 12° 7' 33.0" E) bei Güstrow. Hier wie in semi-natürlichen Habitaten und im Labor untersuchten wir die ökologischen Parameter der Substrate, die Beuteversorgung und die Life history der Populationen und Individuen. Weitere Aspekte bildeten die Beutenutzung und die zeitlichen Parameter der Ontogenese. Außerdem analysierten wir den Trichterbau und die Dichteregulation unter experimentellen Bedingungen sowie im Freiland. Mit diesem komplexen Ansatz suchten wir die vielfältigen Aspekte ihrer Lebensräume, ihrer Existenz und ihrer Entwicklung zu verstehen und abzubilden.

Werte der Tagestemperaturen, der relativen Luftfeuchte und der Niederschläge lieferte zunächst die automatische Wetterstation auf dem Gelände der Nationalparkverwaltung **NS-H**. Im Habitat **JÄ** wurden Bodentemperaturen in 20 mm Tiefe registriert, im Habitat **BE** und bei den Untersuchungen in semi-natürlichen Habitaten konnten Datenlogger LOG32TH der DOSTMANN electronic GmbH/Wertheim-Reicholzheim eingesetzt werden.

Die Biomasse der Larven und Beuteobjekte bestimmten wir mit Feinwaagen der Firma SARTORIUS/Göttingen. Die BP 160 P sicherte Wägungen mit $D=0,1$ mg. Für die Registrierung der Bauzeit, der Rhythmik und der Transportleistung beim Trichterbau wurde am PC-Arbeitsplatz das Computer assisted science system CASSY der Firma LEYPOLD DIDACTIC GmbH/Fürth verwendet.

Die Stoffwechselfparameter in Ruhe- und Aktivitätsphasen bestimmten wir mit Warburg-Gefäßen und einer CO₂-Sonde der Firma ZIROX/Greifswald. Die kalorischen Werte von Ameisen und Ameisenlöwen wurden in direkter Kalorimetrie mit dem 1425 Semimicro Bomb Calorimeter der PARR Instrument Company/USA ermittelt.

Die Untersuchungen wurden durch das Landesamt für Umwelt, Natur und Geologie (LUNG) Mecklenburg-Vorpommern und die Waldbesitzer genehmigt. Frau Sandra Reinhardt (LUNG, Labor Dr. G. Böttcher) ist für die Mitwirkung bei den Bodenanalysen und bei der Bestimmung der Wassergehalte herzlich zu danken. Dank für fördernde Diskussion gilt Herrn Prof. Dr. H.-W. Kammer/Dresden. Die REM-Aufnahmen entstanden im Zentrum für Elektronenmikroskopie der Universität.

Ergebnisse

Die Bodentextur: Die Korngrößen sind in allen Habitaten durch den Transport und Abrieb der Eiszeitgeschiebe bestimmt. Trotz einer Distanz von ca. 35 km zwischen den Habitaten **BE** und **NS-H** enthält das Substrat ausschließlich Sande in ähnlichen Anteilen von Fein-, Mittel- und Grobsand (Tab.1). Dieses Substrat ist im lufttrockenen Zustand rieselfähig. Es macht die Trichterwände mit Neigungswinkeln von $40,14 \pm 3,91^\circ$ ($n=11$, 2. Larvenstadium) zu Steilhängen. Die Bewegungen von Beutetieren lösen deshalb in den Trichterwänden kleine Sandlawinen ab, auf denen sie in den Fangtrichter rutschen. Die Ameisenlöwen greifen zu oder reagieren mit gerichteten Sandwürfen. Bodenmaterial, für das in Proben aus dem Habitat **BE** eine Dichte von $\rho = 1,563 \text{ g/cm}^3$ und $\rho = 1,540 \text{ g/cm}^3$ für die Körnung 0,2 bis 0,5 mm ermittelt wurde, diente im Labor als Substrat für den Trichterbau und der Berechnung des Energieaufwandes für die Anlage der Trichter.

Tab. 1: Korntextur in drei Proben aus dem Habitat BE

Einwaage	Schluff < 0,063 mm	Feinsand 0,063-0,2 mm	Mittelsand 0,2-0,63 mm	Grobsand 0,63-2,0 mm
150,207 g	4,01 %	33,46 %	57,25 %	4,93 %
151,327 g	3,01 %	42,76 %	49,97 %	4,00 %
152,003 g	3,01 %	45,68 %	47,06 %	4,05 %

Der Wassergehalt im Boden Für den lufttrockenen Sand im Trichterhorizont von **BE** ergaben die Bestimmungen Wasseranteile von 0,70 bis 0,89 %. Unter diesen Bedingungen können Ameisenlöwen aus dem Substrat kein Wasser gewinnen. Andererseits schützt sie das Substrat mit einem Porenanteil von 44 bis 48 % vor Austrocknung, weil 56 bis 52 % der Körperoberfläche von Sandkörnern bedeckt sind: Das Substrat stabilisiert also den Wasserhaushalt der Larven. Wie Tab. 2 zeigt, sind die Verluste für Larven gleicher Biomasse ohne Substrat (-18,42 %, $n=5$) erheblich größer als im Substrat (-11,19 %, $n=5$).

Tab. 2: Einfluss des Bodenmaterials auf den Verlust an Biomasse durch Wasserabgabe (standardisierte Bedingungen, Larven L3 vom 29.08.-11.09.2012)

<i>E. nostras</i> im Substrat		<i>E. nostras</i> ohne Substrat	
Körpergewicht (mg) nach 12 Std- H ₂ O-Aufnahme	Gewichtsverlust durch H ₂ O-Abgabe	Körpergewicht (mg) nach 12 Std. H ₂ O-Aufnahme	Gewichtsverlust durch H ₂ O-Abgabe
46,7	-6,2 mg (13,27 %)	48,4	-8,8 mg (18,18 %)
52,1	-8,6 mg (11,76 %)	51,7	-13,9 mg (26,89 %)
59,3	-6,4 mg (10,79 %)	53,0	-11,0 mg (20,75 %)
73,1	-6,8 mg (13,05 %)	73,2	-11,4 mg (15,57 %)
71,1	-5,2 mg (7,06 %)	73,7	-7,9 mg (10,72 %)

Die Poren zwischen den Sandkörnern sind primär mit Luft gefüllt. Sie ermöglichen den Larven den erforderlichen Gasaustausch, wenn sie von trockenem Substrat bedeckt sind. Diese Hohlräume füllen sich bei Regen mit Wasser und garantieren so eine erhebliche Wasserspeicherung durch die Larven (Abb. 1). Der Zugewinn kann mehr als 50 % der Biomasse betragen. Aufgrund der Relation Oberfläche : Volumen nehmen kleinere (leichte) Larven bei Nieselregen prozentual mehr Wasser auf als größere (schwere) Tiere (16,9 mg → 21,6 mg: +27,81 %; 88,4 mg → 90,0 mg: +1,81 %). Entsprechend verlieren leichte Larven im trockenen Substrat pro Zeiteinheit stärker an Gewicht als große Ameisenlöwen.

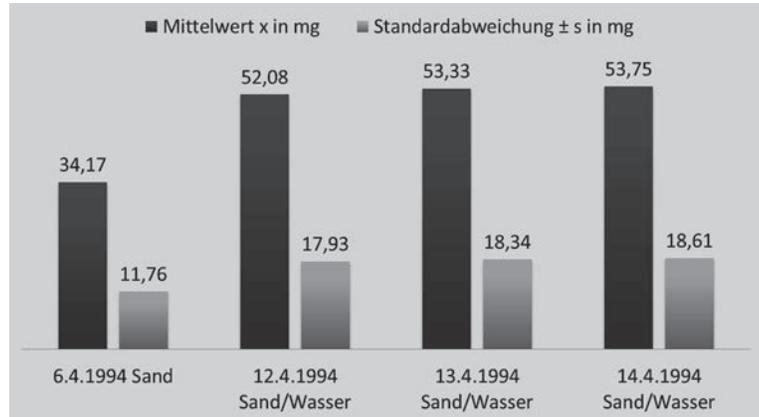


Abb. 1: Änderung der Biomasse durch Aufnahme von Regenwasser aus dem Substrat (n=24 Larven L3)

Wenn Larven aus trockenen Substraten im Wahlversuch zwischen „Substrat trocken“ und „Substrat feucht“ wählen können, entscheiden sie sich i.d.R. für den feuchten Sand. Sie graben sich ein und ändern wie die Larve Brocki-2-01 in 24 Std. die Biomasse, in diesem Beispiel von 52,9 auf 65,8 mg (+24,39 %). Die Besserung des Wasserhaushaltes ist auch durch die Aufnahme von Tau möglich. Die Ameisenlöwen können bis zu 5 % ihrer Biomasse an Wasser aufnehmen, wenn sie sich in dem Bodenhorizont aufhalten, der von Tau benetzt wird. Das feuchte Substrat muss erst abtrocknen und rieselfähig sein, bevor ein Trichter erneut funktioniert.

Die Regelung ihres Wasserhaushaltes gelingt den Larven aber primär mit dem Saugakt an den Beutetieren. Abb. 2 zeigt den Wassergehalt für Beuteobjekte in den untersuchten Habitaten und für *Tenebrio*-Larven zum Vergleich. Er liegt zwischen 60 und 75 % und damit in der gleichen Größenordnung wie bei Ameisenlöwen. Zum Beispiel wog der Ameisenlöwe AL-6MAR vor dem Saugakt 68,5 mg und danach 71,4 mg. Er nahm also 2,9 mg Körperflüssigkeit auf und vergrößerte seine Biomasse um 5,31 %. Die Ameise AM-01 wog vor dem Saugakt 7,2 mg, nach dem Saugakt 1,3 mg. Von der Differenz (5,9 mg) nahm der Ameisenlöwe nur 2,9 mg auf; 3,0 mg der Körperflüssigkeit gerieten beim Anschneiden und Aussaugen der Beute in den Boden. Die ausgesaugte Ameise AM-01 (1,300 mg) wog nach Trocknung bei 105°C noch 1,076 mg. Sie enthielt demnach noch 0,224 mg Wasser. Die lebende Ameise AM-01 enthielt also 1,076 mg Festsubstanz (14,94 %) und 6,124 mg Körperflüssigkeit (85,06 %). Davon nutzte die Larve AL-6MAR 2,900 mg (40,28 %).

Die Boden- und Lufttemperaturen: Auf den offenen, im Tagesverlauf von Kiefern, Gräsern und Sträuchern zeitweise leicht beschatteten Trichterfeldern im Habitat **NS-H** wechselte die Temperatur während der Geländearbeit vom 13. bis 30.07.1998 zwischen 32,86°C (21.07.) und 6,43°C (26.07.). Die rel. Luftfeuchte erreichte jede Nacht 100 % und lag im Minimum bei 59,04±2,65 %. Im Untersuchungszeitraum gab es 10 Regentage mit insgesamt 26 mm Niederschlag (Minimum 0,4 mm, Maximum 6,4 mm). Daten aus dem Habitat **BE** zeigt Abb.3.

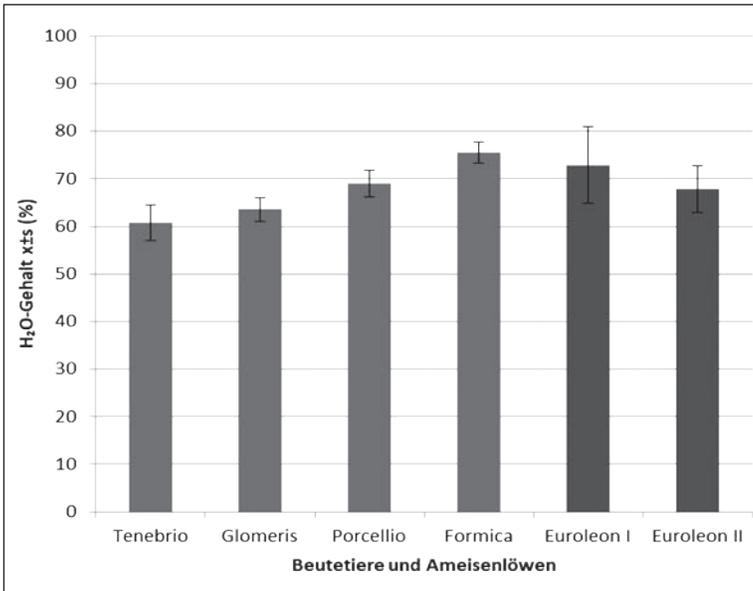


Abb. 2: Der Wassergehalt der häufigsten Beutetiere und von Ameisenlöwen im Habitat **BE** (Te n=36, Glo n=7, Po n=20, Fo n=32, Eu I n=29, Eu II n=19)

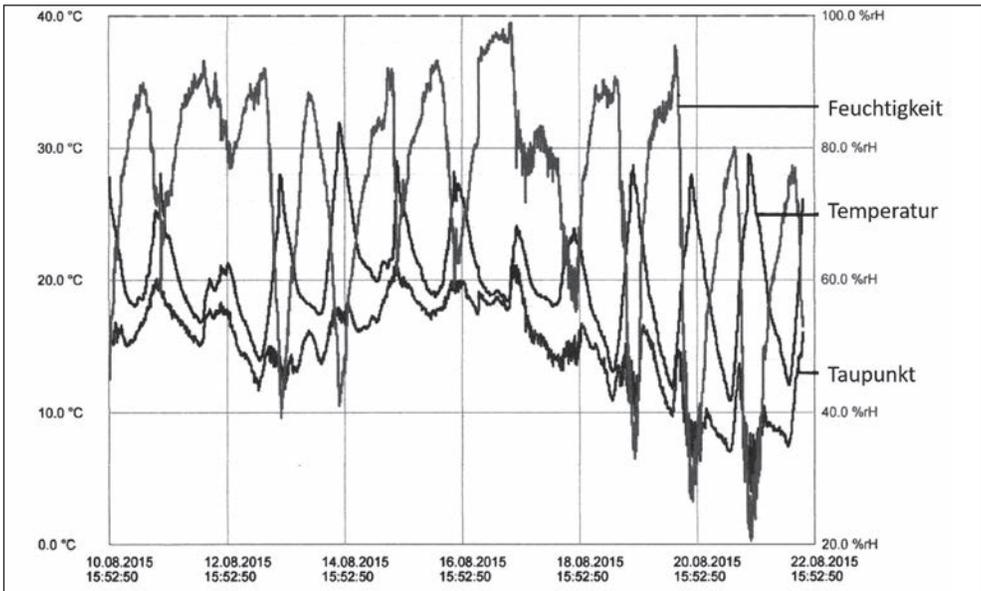


Abb. 3: Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Taupunkt im Habitat **BE** (Data-Logger LOG 32TH)

Beutetiere und Beuteverfügbarkeit: Wenn Ameisen die Trichterfelder der Ameisenlöwen durchqueren, dann sind sie – wie sonst auch – primär chemisch und geotaktisch, aber auch optisch orientiert. Bei geringerer Geschwindigkeit verharren sie oftmals am Trichterrand und ändern dann die Laufrichtung. Wie Tab. 3 zeigt, gelangten in einem Beobachtungszeitraum von 6 Std. nur 5,06% der Ameisen in einen Trichter. Nimmt man die Fläche C mit 208 Tieren an der Ameisenstraße aus, waren das nur 1,39%.

Tab. 3: Beutegewinn unter direkter Beobachtung in den Habitaten **JÄ** (A, B) und **HO** (C, D) am 10., 11., 12. und 26.07.1995. 1) Die Fläche C lag an einer Ameisenstraße

Fläche	Zeit	Trichter (n)	Ameisen aktiv	Ameisen erbeutet	andere Beutetiere
A 1,00 m ²	3:30 Std. ab 05.50	43	11	0	1
A 1,00 m ²	5:00 Std. ab 07.15	43	15	0	2
B 0,95 m ²	4:00 Std. ab 8.00	16	44	2	1
B 0,95 m ²	1:15 Std. ab 20.45	16	1	0	1
C 0,15 m ²	1:15 Std. ab 15.30	19	208 ¹⁾	0	0
D 0,15 m ²	1:00 Std. ab 17.00	46	8	2	1
	Σ 16:00 Std.	Σ 124 Trichter	Σ 287 Ameisen	Σ 4 Ameisen	Σ 6 andere Beutetiere

Im Habitat **JÄ** durchquerten am 10.07.95 in 5:00 Std. 15 *Formica* ein Feld von 10.000 cm² mit 43 Trichtern, am 11.07. in 3:30 Std. 11 Ameisen: Keine einzige von ihnen geriet in einen Trichter. Im Habitat **HO** wurden am 26.07.05 auf einer Fläche von 1.500 cm² 19 Trichter gezählt. Zwischen 15.30 und 16.45 Uhr liefen 208 Ameisen durch das Trichterfeld. Auch hier geriet keine in die Trichterwand. Wenn sie sich nähern, beginnen die Räuber zumeist mit dem Sandwerfen und mit zielorientierten Wendungen (bis zu 180°), die ihre Körperachse extrem genau auf die Richtung justieren, aus der die Beute kommt. Die Würfe folgen einander mit kürzeren Abständen als beim Trichterbau. Sie bleiben auch dann auf die Beute ausgerichtet, wenn die ihre Richtung und Entfernung in der Fortbewegung ändert. Gelegentlich verlassen die Larven dabei sogar den Trichter und verfolgen die potentielle Beute außerhalb weiter. Die Orientierung der Ameisenlöwen erfolgt dabei nicht über die von Sand bedeckten (oder mit Schwarzlack überzogenen) Punktaugen, sondern mit Mechanorezeptoren. Unsere REM-Aufnahmen von 1998 zeigen die Anordnung sehr unterschiedlich strukturierter Rezeptoren im Verband. Ihre verschiedenen Formen und Größen sollten im Zusammenwirken die präzise Orientierung an der Beute garantieren und ihre Lokalisation nach Richtung, Entfernung und Intensität der Bewegungen sichern. Darunter existiert ein sehr feingliedriger Rezeptortyp, der aufgrund der baumartigen Struktur auch als Einzelzelle 3D-Informationen liefern könnte (Abb. 4).

Die Aktivität der potentiellen Beute ist innerhalb der Lichtphase tagesperiodisch und durch die Temperaturwerte wie auch durch Bewölkung und Regen beeinflusst. So waren Ameisen bei Sonnenschein vormittags zwischen 20°C und 30°C besonders aktiv. Bei höheren Bodentemperaturen fehlten sie im Gebiet (Abb. 5). Auch aufgrund ihrer Jahresperiodik sind Ameisen nicht permanent verfügbar. So waren bei regelmäßigen Kontrollen (1x/Monat) in der Population **BE** neben den Ameisenlöwen auch die Beutestücke ausgesiebt worden. Unter 1.200 Beutetieren fanden sich 180 Ameisen (15 %). Wie Abb. 6 zeigt, ließen sie sich zwischen April 2007 und August 2009 nur von März/April bis September nachweisen.

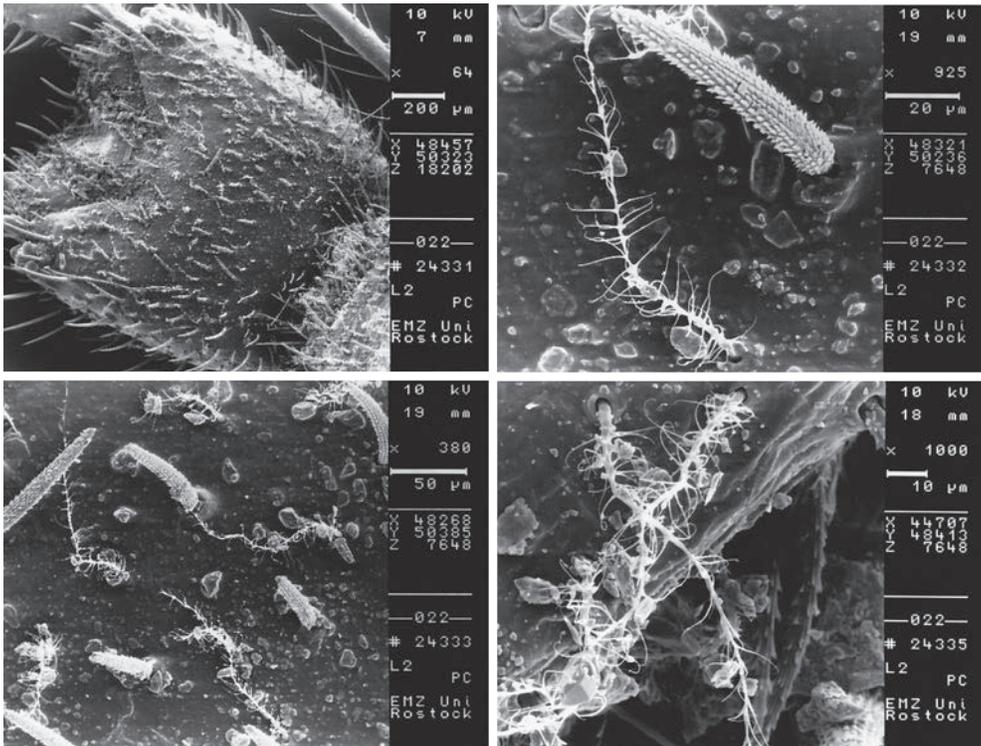


Abb. 4: REM-Aufnahmen einer Larve L2; oben: Kopfkapsel, unten: Abdomen

Der Anteil von Ameisen im Beutespektrum ist außerdem ein habitatspezifisches Kriterium. Er wird durch die Distanz ihres Nestes zu den Trichterfeldern ebenso beeinflusst wie durch das Vorkommen anderer potentieller Beutetiere (Abb. 7). Auf den offenen Sandflächen und an den Abbruchkanten von Forstwegen im Habitat **NS-H** waren im Juli auf der Fläche I unter 303 Beutetieren 249 Ameisen, auf der Fläche II 200 Ameisen unter 308 ausgesaugten Beutetieren. Auch im offenen, nach Süden exponierten Habitat **HO** lag der Anteil der Ameisen bei 60 %. Extrem selten gehörten sie im „Waldhabitat“ **BE** zur Beute. An der sandigen Abbruchkante eines Hohlweges im Nadelholz-Buchen-Bestand bildeten ca. 500 Ameisenlöwen die Population und am Grunde des kaum genutzten Forstweges befand sich ein *Formica*-Nest: Aber 95 % der Beutetiere waren keine Ameisen!

Das Beutespektrum in der Nossentiner-Schwinzer Heide zeichnete sich durch eine geringere Vielfalt, das Wald-Habitat Bellin dagegen durch ein außerordentlich vielfältiges Beutespektrum aus. Die Räuber-Beute-Relation ist nach diesen Ergebnissen sehr differenziert zu beurteilen. Da jede Larve ein sit-and-wait-predator ist, entscheidet die Bewegungsrichtung der aktiven Beuteobjekte (und ihre Geschwindigkeit), ob sie in den Fangbereich der Ameisenlöwen gelangen. Die Wahrscheinlichkeit des Beutegewinns erhöht sich mit zunehmender Anzahl kleiner Bodenarthropoden, aber besonders auch durch den Trichterbau, der eine erhebliche Erweiterung des Fangbereiches ermöglicht.

Der Trichterbau Ein extrem niedriger Ruhestoffwechsel (L3 22,2 mg; 0,62 µg C*h⁻¹) wird bei Anlage eines Trichters 9-fach erhöht (L3 22,2 mg; 5,28 µg C*h⁻¹). Die Anlage eines Trichters (Abb. 8) beginnt im Rückwärtsgang mit einer Kreisbahn, die mit 8 bis 12 Umläufen in eine Spiralbahn überführt wird. Der Sand wird mit lateralen Bewegungen der Kopfkapsel aufgenommen und mit rückwärts gerichteten Würfen im 1,8 sec-Takt nach außen befördert. Damit sind primär Umfang bzw. Durchmesser und Tiefe der Trichter festgelegt. Alle drei Stadien L1 bis L3 kommen nach ca. 25 min Bauzeit (n=31 AL, N=257) in der

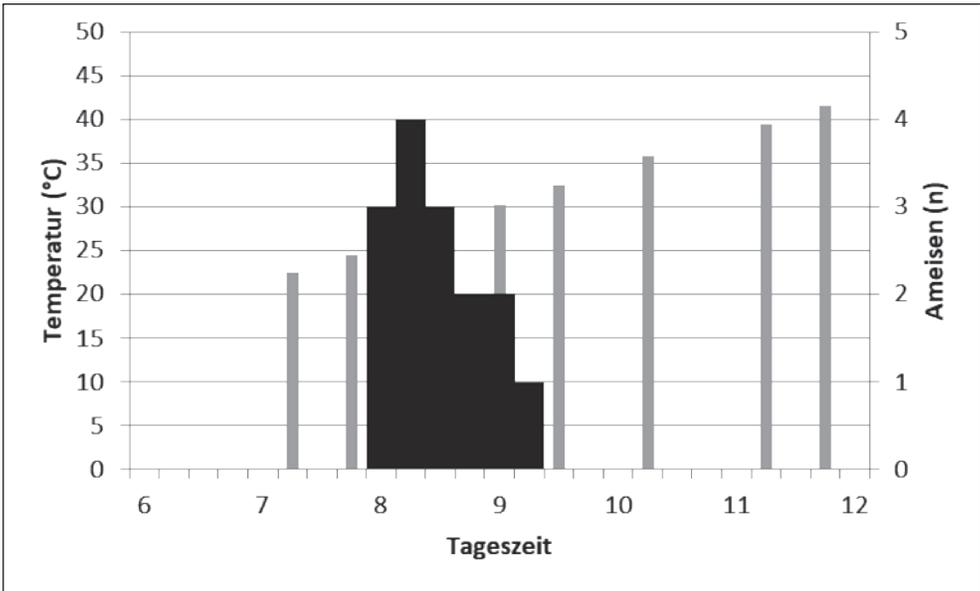


Abb. 5: Bodentemperaturen und Zeitfenster mit Ameisen am 12.07.1995 im Habitat JÄ

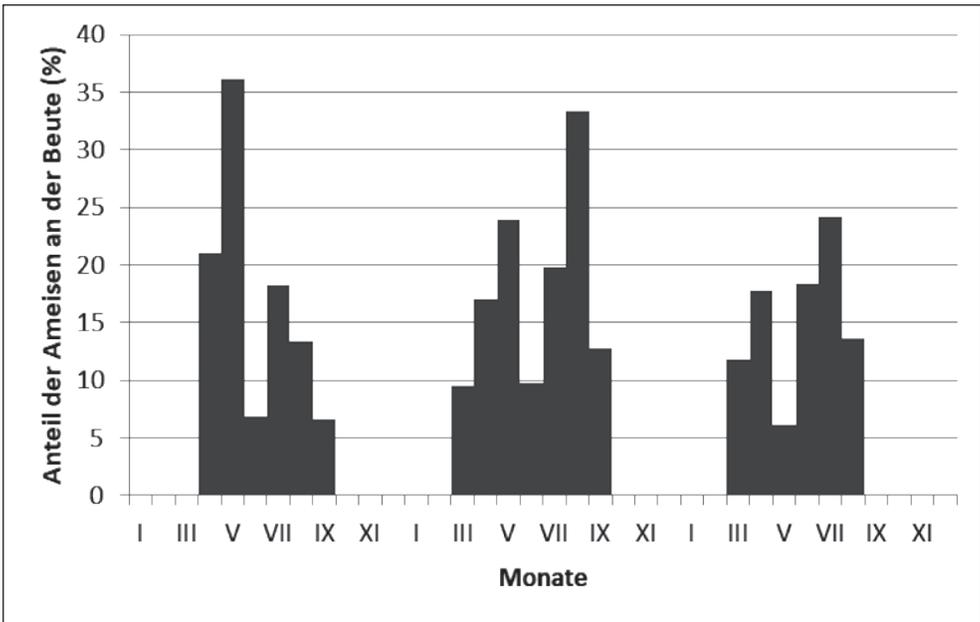


Abb. 6: Prozentualer Anteil der Ameisen im Beutespektrum des Habitats BE von März 2007 bis August 2009 (1 Stichprobe/Monat, $n_1 = 1.196$ Beutetiere, $n_2 = 180$ Ameisen)

Trichterbasis zur Ruhe, sind dort i. w. von Sand bedeckt und warten 23:35 Std./24:00 Std. mit gespreizten Zangen, die sich oft oberhalb des Substrats befinden. Deren Fangbereich von 5 mm kann durch eine Larve des 3. Stadiums mit einem Trichter von 70 mm Durchmesser im Verhältnis 1:14 erweitert werden.

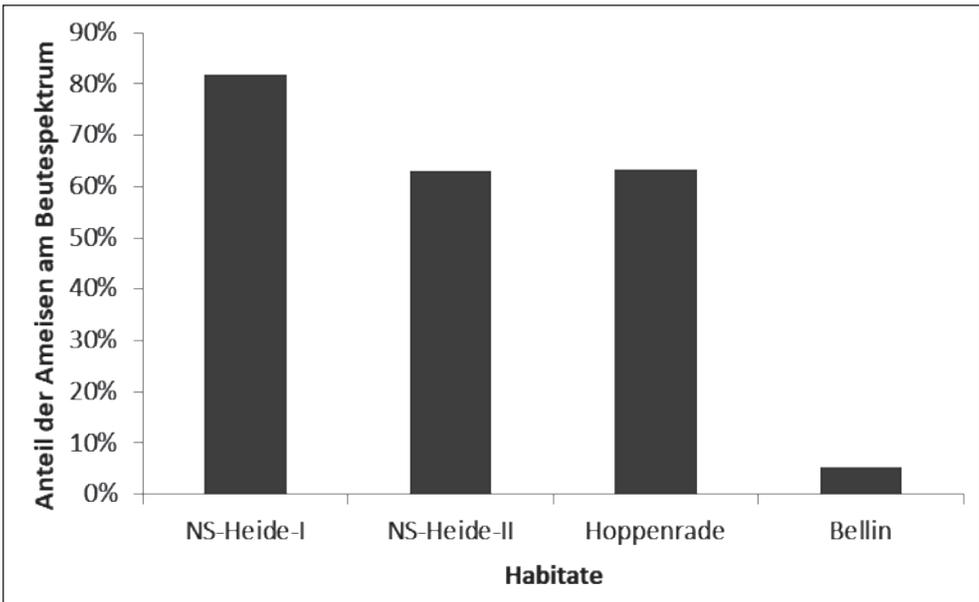


Abb. 7: Prozentuale Häufigkeit der Ameisen im Beutespektrum der Habitate (Monat Juli, NS-H I n=303, NS-H II n=308, HO n=128, BE n=95 Beutetiere)

Die Bestimmung des Transportvolumens V und der Masse m an Substrat gibt einen detaillierten Einblick in die Leistungen der Larven. Zwecks Ermittlung subtiler Daten wie Dauer der Anlage des Trichters, Anzahl der Einzelwürfe, Dauer der Wurfintervalle, zur Prozessorganisation und zu den energetischen Kosten entwickelten wir PC-Arbeitsplätze, an denen mittels Mikrofon, Video und Feinwaage der Trichterbau simultan registriert werden konnte (MEISSNER & al. 2002, MEISSNER & al. 2012, MEISSNER & al. 2014). Die Aktivität der Larven liefert Chronogramme (Abb. 9), in denen der Verlauf sowie die Zeit- und Transportparameter abzulesen sind. Mit Langzeit-Chronogrammen konnten wir bei nicht unterbrochener Registrierung über 96 Std. erstmals weitere gesetzmäßige Besonderheiten im Trichterbau belegen: Nach dem Neubau eines Trichters (1) folgen tagesperiodisch ($23:20 \pm 02:11$ Std., n=96) Nachbauphasen, in denen im Erweiterungsbau (2) der vorhandene Trichter vergrößert wird. Das erhöht die Wahrscheinlichkeit seiner Fangleistung. Die Erhaltung der aktuellen Dimensionen des Trichters gelingt dagegen durch kurzzeitige Wurfaktionen (3), die der Reparatur zu allen Tageszeiten dienen.

Ameisenlöwen des Larvenstadium L1 transportierten beim Neubau ihrer Trichter im Mittel 150 mg Substrat. Dafür waren $x=128$ Würfe erforderlich. Larven des Stadiums L2 bewegten 780 mg mit $x=458$ Wurfbewegungen, aber L3-Larven nutzten für 2.550 mg Sand nur $x=366$ Wurfbewegungen/Trichter (Tab. 5). Den Hintergrund dafür bilden die Abmessungen von Kiefernzangen und Kopfkapsel, die sich während der Häutungen vergrößern. So lässt sich zunehmend mehr Material/ Einzelwurf transportieren, das spiegelt sich in den Trichterdimensionen wider.

Die Trichterfallen: Neubau und Erweiterungsbau Im Modell wurde zunächst geprüft, welche Kosten entstehen, wenn Trichter spezifischer Größe errichtet werden. Ein Trichter von 10 mm Durchmesser erfordert im Larvenstadium L3 zumindest den Transport von 150 mg Sand und einen Energieeinsatz von 0,0158 mJ. Mindestens 1.190 mg Sand müssen für einen Trichter von 20 mm bewegt werden (0,145 mJ), für eine Trichterfalle von 50 mm Durchmesser liegt der Aufwand bei 18.581 mg und 3,158 mJ. Während die für den Beutegewinn wesentlichen Durchmesser der Trichter linear (Nutzen) wachsen, ändern sich das Volumen sowie der Zeit- und Energieaufwand beim Sandtransport exponentiell (Kosten). In Beziehung zu ihrer Biomasse oder Größe und ihrem Entwicklungsstadium sowie weiteren Konstellationen

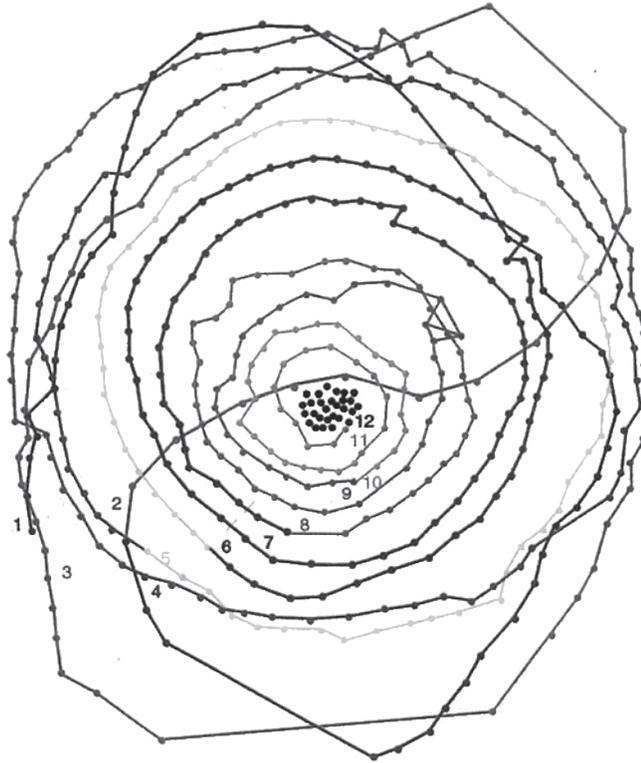


Abb. 8: Anlage des Fangtrichters (Larve L3, $n=492$ Wurfbewegungen) mit Kreisbahn (Trichterumfang) und $n=12$ Umläufen der Spiralbahn (Trichtertiefe)

sollten die Ameisenlöwen entscheiden, welchen Aufwand sie betreiben. In diesem Trichter warten sie u. U. viele Tage auf Beute. Wie Abb. 10 zeigt, kann die Larve aber den neu angelegten Trichter in mehreren Nachbauphasen erweitern. Im Modell bedeutet das, ein 10 mm-Trichter (150 mg) wird auf 20 mm erweitert. Dafür sind dann nur $1.190 - 150 = 1.040$ mg Substrat zu transportieren (entsprechende Relationen ergeben sich für den energetischen Aufwand). Bei nachfolgenden Erweiterungen um je 10 mm entsteht z.B. ein 50 mm-Trichter, für den nicht 18.580 mg, sondern nur 12.030 mg Sand ausgeworfen werden. Das bedeutet nichts anderes, als dass bei gleicher Trichtergröße 35,25% der Kosten eingespart werden. Zugleich verbessert sich die Wahrscheinlichkeit des Beutefanges mit jedem Millimeter, um den der Durchmesser zunimmt. Abb. 11 zeigt die Parameter von 4 Larven L3, deren Trichter innerhalb von 18 Tagen um 13 bis 23 mm im Durchmesser erweitert worden sind.

Beutetiere, die sich in der Umgebung der Trichter bewegen oder annähern, lösen in 50 bis 80 mm Distanz zum Trichterrand orientierte Wendungen und Wurfbewegungen aus. Deren Intensität und Rhythmik wird verstärkt, wenn die Beute in den Trichter rutscht. An der präzisen Lokalisation nach Richtung, Entfernung und Intensität der Beutebewegungen sind Rezeptorfelder und 3D-Rezeptoren beteiligt (Abb. 4).

Trichterparameter und Distanz der Ameisenlöwen: Die Ameisenjungfern legen die Eier mehr oder weniger geklumpt ab. Die schlüpfenden Ei-Larven und wenig ältere Larven des Stadiums L1 bauen Trichter mit 5 bis 12 mm Durchmesser, die dicht beieinander liegen (Abb. 12). Solche Larven können aus dem Trichterfeld auswandern und anderswo einen neuen Trichter anlegen. Damit ändert sich für sie die Wahrscheinlichkeit des Beutefanges, sie kann geringer oder größer werden. Zugleich aber ergibt sich für die Larven im Trichterfeld die Chance, einen größeren Trichter anzulegen.

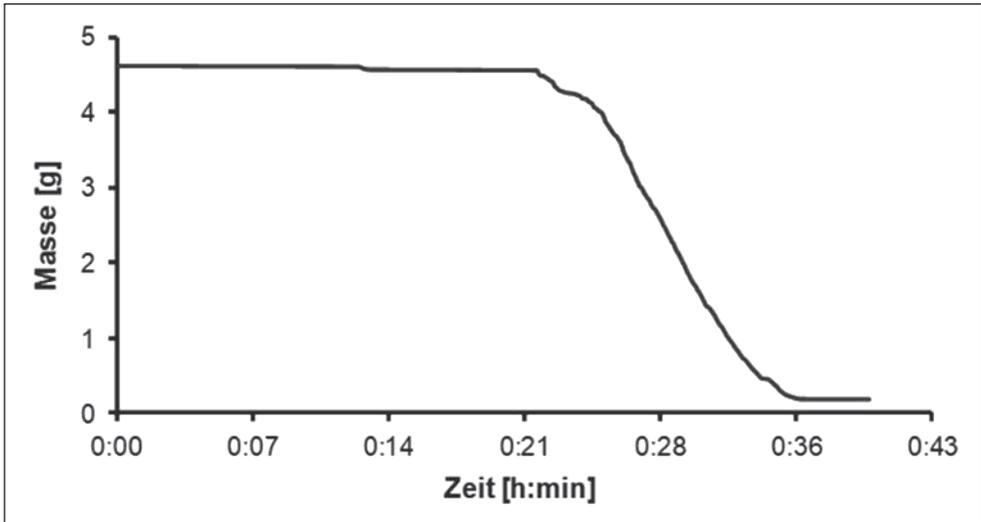


Abb. 9: Chronogramm des Sandtransportes im Trichterbau der Larve L3-APRIL-W12: Transportmasse 4.445 mg, Zeit 14:36 min

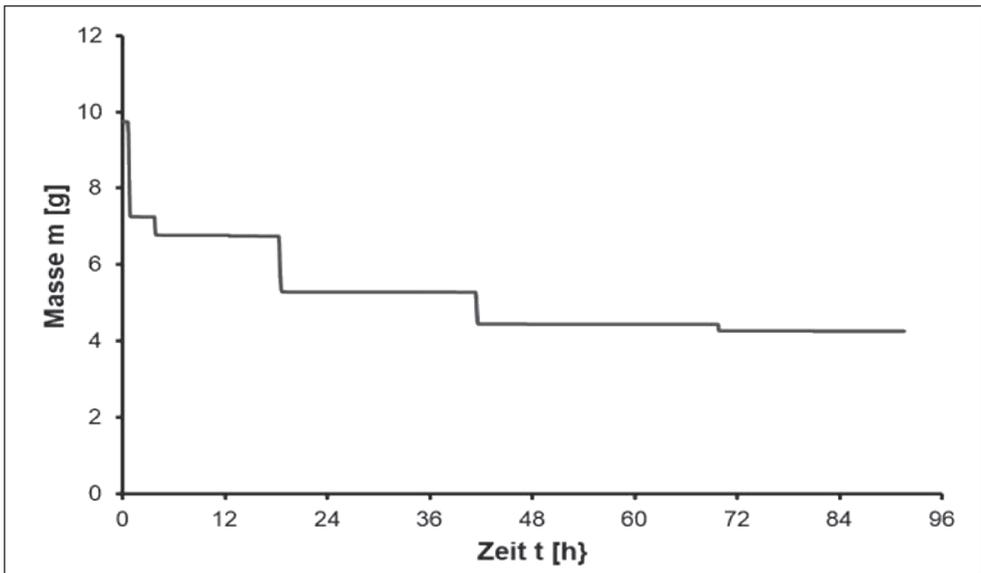


Abb. 10: Langzeit-Chronogramm der Aktivität im Trichterbau der Larve L3-NW5: Neuanlage und Erweiterung des Trichters in periodischen Nachbauphasen

Die Daten aus dem Freiland und Experimente belegen eine Dichteregulation und intraspezifische Konkurrenz. Analysen mit Modell-Ameisen in den natürlichen Trichterfeldern zeigen, wie sich die Dichte im Habitat auf die Versorgungsraten und den individuellen Beutegewinn auswirkt (MEISSNER & FEIKE in Vorb.).

Im Habitat **NS-H** wurden an den Abbruchkanten der Wege auf 4 Habitatflächen von 60 × 90 cm die Trichter (1AL/200 cm²) ausgezählt und vermessen. Infolge der geklumpten Eiablage durch die Weibchen und infolge des vorhandenen Bewuchses bleiben die Larven in diesen Aggregationen länger dicht beieinander. Die Häufigkeitsverteilung der Trichter Durchmesser entspricht einer Normalverteilung.

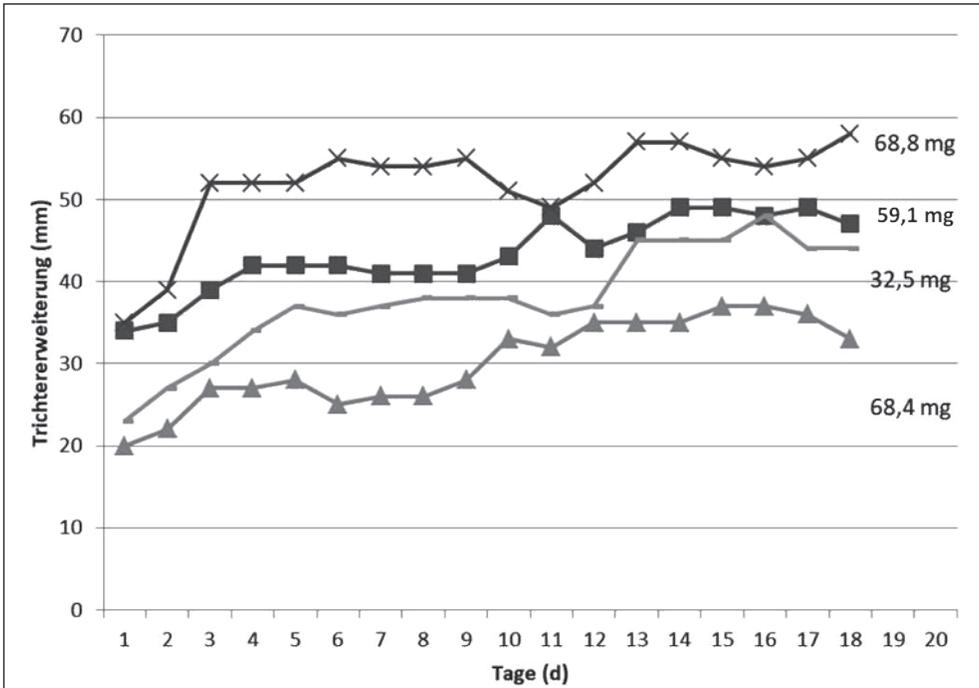


Abb. 11: Trichterweiterung durch 4 Larven L3 über 18 Tage (ohne Beuteangebot)

AL-04: 20 – 33 mm = + 13 mm, Erweiterung 65,00 %

AL-15: 23 – 44 mm = + 21 mm, Erweiterung 91,30 %

AL-02: 34 – 47 mm = + 13 mm, Erweiterung 38,24 %

AL-07: 35 – 58 mm = + 23 mm, Erweiterung 65,71 %

Wie die Prüfung der Abstände zwischen den nächstbenachbarten Ameisenlöwen an den Abbruchkanten zeigt, werden mit den Abständen auch ihre Trichter größer: Bei ca. 15 mm Distanz werden Trichter von ca. 15 mm Durchmesser errichtet, bei ca. 45 mm Distanz solche von 25 mm und mehr als 50 mm (Abb. 13).

Trichtergrößen und Biomasse der Larven: Zwischen beiden Parametern sollte ein Zusammenhang bestehen: Kleine Larven legen kleine Trichter an, große Larven dagegen große Trichter. Das ließ sich nicht über alle Daten, sondern nur bis zu einer Biomasse $m=50$ mg nachweisen (Abb. 14). Die Korrelation lässt sich mit $y=13,927e^{0,1319x}$, $R^2=0,8727$ beschreiben.

Beutespektrum und Beuteverfügbarkeit: Die Habitate **NS-H** und **TA** sowie **HO** sind durch Abbruchkanten und große Sandflächen sowie lockere Bestände aus Kiefern und Strauchwerk bestimmt. Da Ameisenhaufen (*Formica*) existieren, wirkt sich die lokomotorische Aktivität der Ameisen in den Habitaten in der Beuteverfügbarkeit aus. Im Gegensatz dazu liegt das Habitat **BE** zwar auf einer Sandfläche, ist aber im Wald gelegen und von einem Bestand aus Fichten (*Picea abies*) und anderen Nadelgehölzen (*Pinus silvestris*, *P. strobus*) sowie Buchen (*Fagus sylvatica*) und Birken (*Betula spec.*) umgeben. Das Terrain ist von einem dichten Bestand aus Gräsern und Kräutern eingefasst.

Im Vergleich der Habitate zeigt sich, dass der Beutegewinn sowohl individuell als auch für die Aggregationen von Ameisenlöwen recht verschiedenartig ausfällt: Innerhalb einer Population finden sich z. B. zeitgleich Larven mit einer Biomasse von 4,6 bis 83,9 mg (1:18, n=109, Habitat **BE** am 25.03.2014). Eine einzige *Formica* sichert ihnen den Ruhestoffwechsel über 25 Tage, aber Hungerzeiten können Monate dauern.

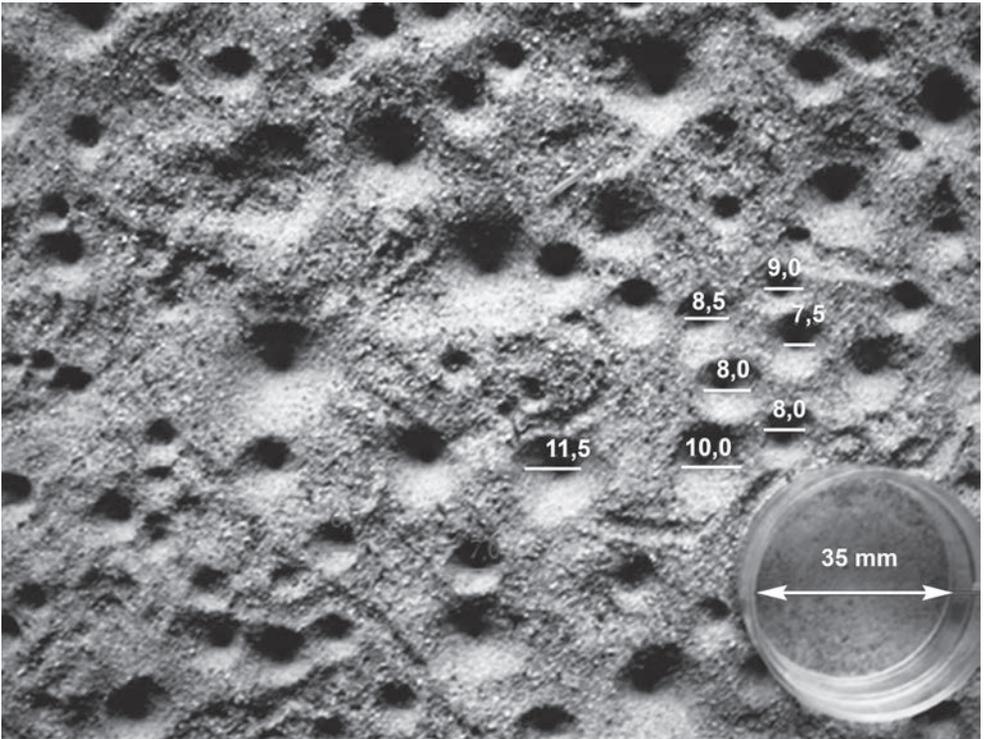


Abb. 12: Trichterfeld der Ei-Larven und Larven L1 im Habitat BE

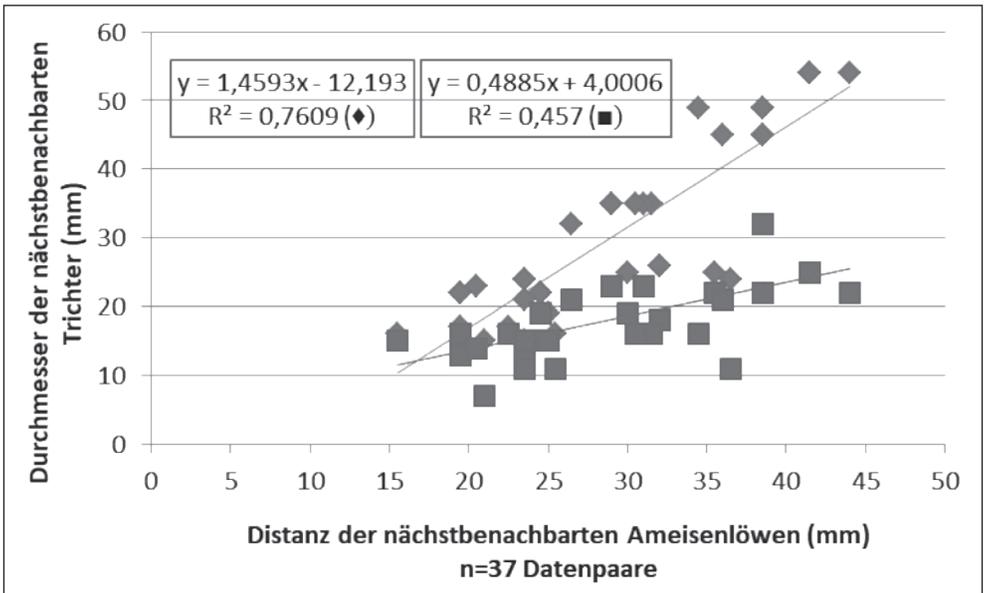


Abb. 13: Distanz zwischen den nächstbenachbarten Ameisenlöwen im Habitatfeld 4 (Habitat NS-H, n=37 Datenpaare)

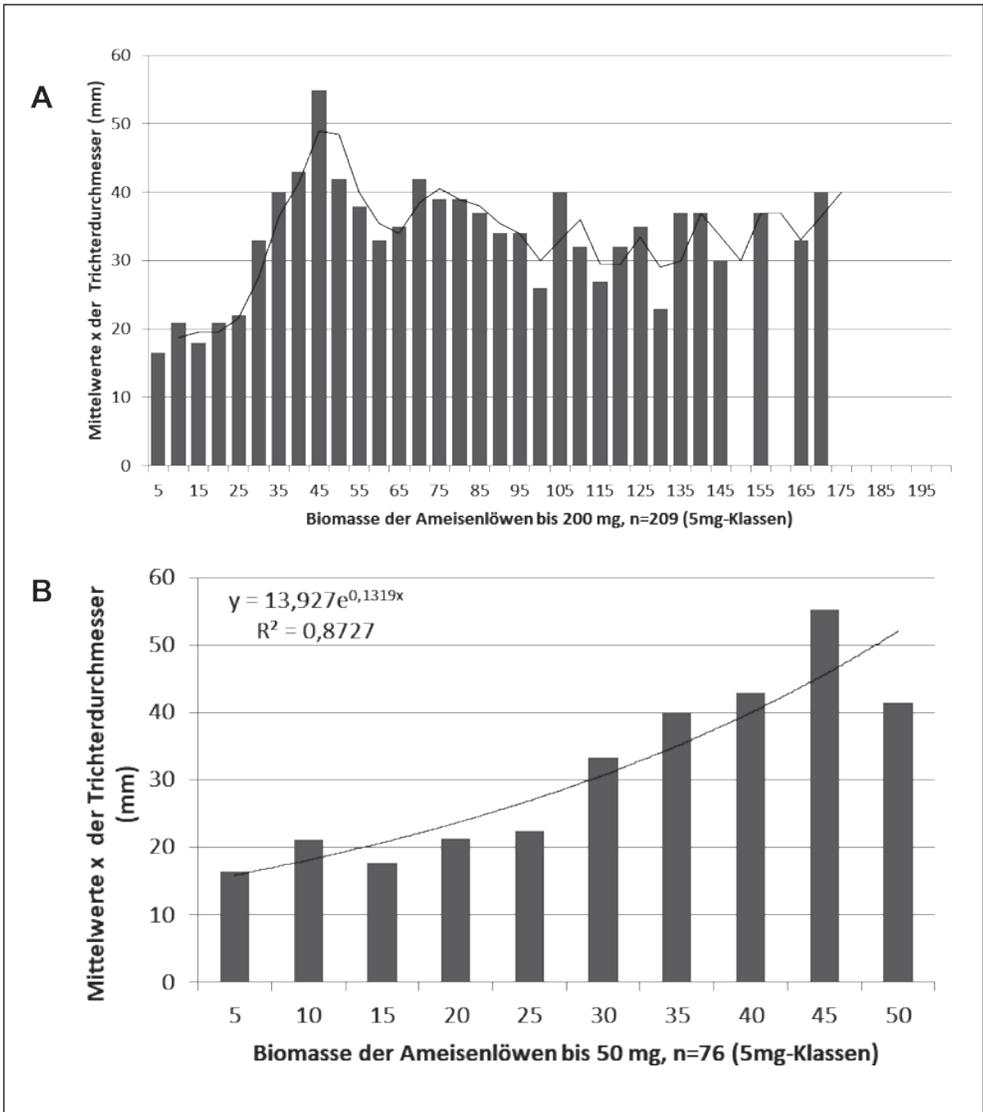


Abb. 14 A und B: Biomasse der Ameisenlöwen und mittlerer Durchmesser der Trichter (Gleitender Durchschnitt und Trendlinie)

Tab. 4 zeigt Befunde aus den Habitaten **BE** und **HO** für zwei identische Zeiträume. Während *Formica* im Beutespektrum von **HO** während dieser Zeiträume mit 63 % bzw. 44% Anteil vertreten ist, sind das im Habitat **BE** im Sommer und Herbst nur 5% aller Beutetiere. Andere Beute (*Glomeris*) ist in **BE** zu 19% und 56% im Spektrum enthalten, in **HO** dagegen nur zu 3% bzw. überhaupt nicht. Für die ebenso wie *Glomeris* nachtaktiven *Porcellio* und *Oniscus* zeigen sich ähnliche Verhältnisse. Außerdem sind Beutetiere in beiden Habitaten nicht gleich häufig. Da auch die Anzahl der Ameisenlöwen ermittelt wurde, lässt sich bestimmen, wie lange die „Löwen“ an beiden Plätzen auf Beute warten mussten: Im Hochsommer 11 bzw. 1,7 Tage, im Herbst 20 bzw. 9 Tage! Das Habitat **BE** gilt deshalb als „beutearm“, **HO** dagegen als „beutereich“.

Das sollte sich in beiden Populationen in der Biomasse der Larven widerspiegeln. Wie Abb. 16 A und B zeigt, wiegen in **BE** am 29.04.2005 noch 28 % der Larven weniger als 10 mg und die 60mg- und 70mg-Klassen sind besonders häufig besetzt. Die Larven im Habitat **HO** unterscheiden sich davon erheblich, sie verfügen über eine weit höhere Biomasse. Drei Wochen später liefern die Larven aus beiden Populationen ein sehr ähnliches Bild: Leichte Larven sind in **BE** nicht mehr zu finden und der Bestand erreicht höhere Gewichtsklassen. Im Habitat **HO** dagegen sicherte das höhere Beuteangebot noch größere Zuwachsraten. So zeigt der Vergleich eine differenzierte Entwicklung der Biomasse in jeweils höhere, aber nicht identische Gewichtsklassen für beide Habitate.

Tab. 4: Beutespektrum sowie Anzahl der Beutetiere und Ameisenlöwen in einem beutearmen und einem beutereichen Habitat

Systemeinheit	Habitat BE 04.07. – 01.08.2005	Habitat HO 04.07. – 01.08.2005	Habitat BE 02.09. – 27.10.2005	Habitat HO 02.09. – 27.10.2005
Glomeris	53	4	11	0
Oniscus/Porcellio	16	17	37	2
Formica	5	81	3	18
Curculionidae	4	3	0	9
Staphylinidae	0	2	1	0
Diptera	2	1	0	3
Heteroptera	1	3	0	1
Araneidae	4	0	0	0
Diplopoda (andere)	1	2	0	0
Myriapoda	3	0	0	0
andere Gruppen	6	25	5	8
Summe	n=95 Beutetiere BT	n=128 BT	n=57 BT	n=41 BT
	n=39 Ameisenlöwen AL	n=8 AL	n=20 AL	n=7 AL
	39 AL = 95 BT	8 AL = 128 BT	20 AL = 57 BT	7 AL = 41 BT
	1 AL = 2,44 BT/29 d	1 AL = 16,00 BT/29 d	1 AL = 2,85 BT/56 d	1 AL = 5,86 BT/56 d
	1 BT in 11 Tagen	1 BT in 2 Tagen	1 BT in 20 Tagen	1 BT in 10 Tagen

Tab. 5: Leistungen der drei Larvenstadien L1, L2 und L3 im Trichterbau und morphologische Parameter der Ameisenlöwen nach Entnahme aus dem Habitat **NS-H** (Daten aus PIRES 2000)

AL-Stadium	Trichter Neubau	Mittlere Bauzeit (min)	Mittlere Anzahl Würfe (n)	Mittlere Transportmasse (mg)	Masse pro Wurf (mg)	Kopfkapsel Breite (mm)	Mittlere Ladefläche (mm²)	Länge Greifzangen (mm)	Biomasse (mg)
L1 n=4	N=25	26:44	128	150	1,23	0,50±0,07 L1 n=34	0,45	1,07±0,05	2,71±1,22
L2 n=16	N=100	24:26	458	780	1,70	1,03±0,09 L2 n=34	1,70	1,65±0,07	15,20±7,57
L3 n=11	N=132	25:13	366	2.550	6,97	1,77±0,21 L3 n=29	3,89	1,95±0,12	57,09±22,22

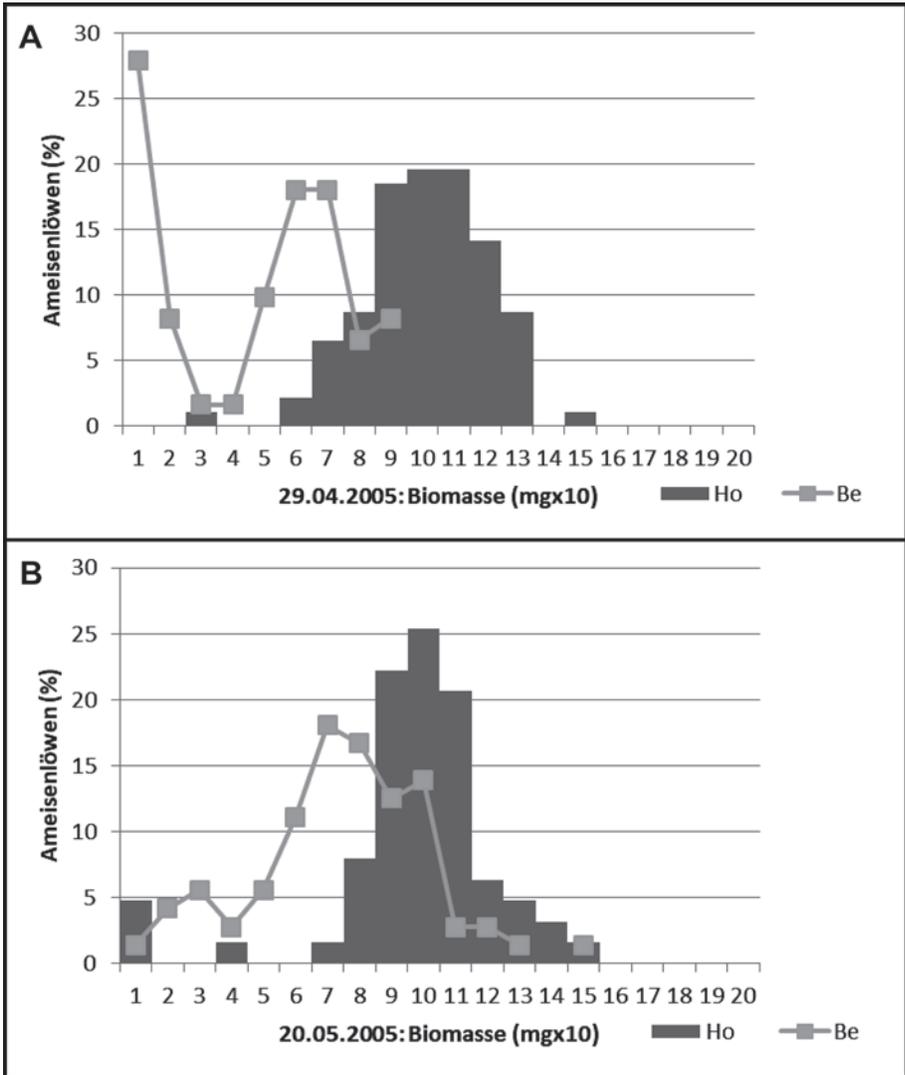


Abb. 15 A und B: Biomasse der Ameisenlöwen in den Habitaten BE „beutearm“ ($n_1=61$, $n_2=72$) und HO „beutereich“ ($n_1=92$, $n_2=63$) am 29.04. und 20.05.2005

Die Beutenutzung

Die Situation der Ameisenlöwen ist in ihren Trichterfallen dadurch bestimmt, dass

1. Beute *individualspezifisch* (Trichterdurchmesser, Lage im Trichterfeld) und *populationspezifisch* (Beutehäufigkeit, Beutespektrum) verfügbar ist,
2. Beute *unregelmäßig*, nicht aber *regelmäßig* in die Trichter gelangt,
3. Beute *in kurzen* und *in langen Abständen* eintrifft,
4. Beute je nach Spezies (z.B. *Porcellio*, *Formica*, *Tenebrio*) und Biomasse (mg) *unterschiedliche Nahrungsmengen* bietet,
5. Beute *verschiedene Nutzungsgrade* ermöglicht.
6. Die Aufnahme der Biomasse aus der Beute kann aber auch durch das Entwicklungsstadium, durch die Speicherfähigkeit des Verdauungstraktes und die Dauer einer Nahrungskarenz beeinflusst sein.

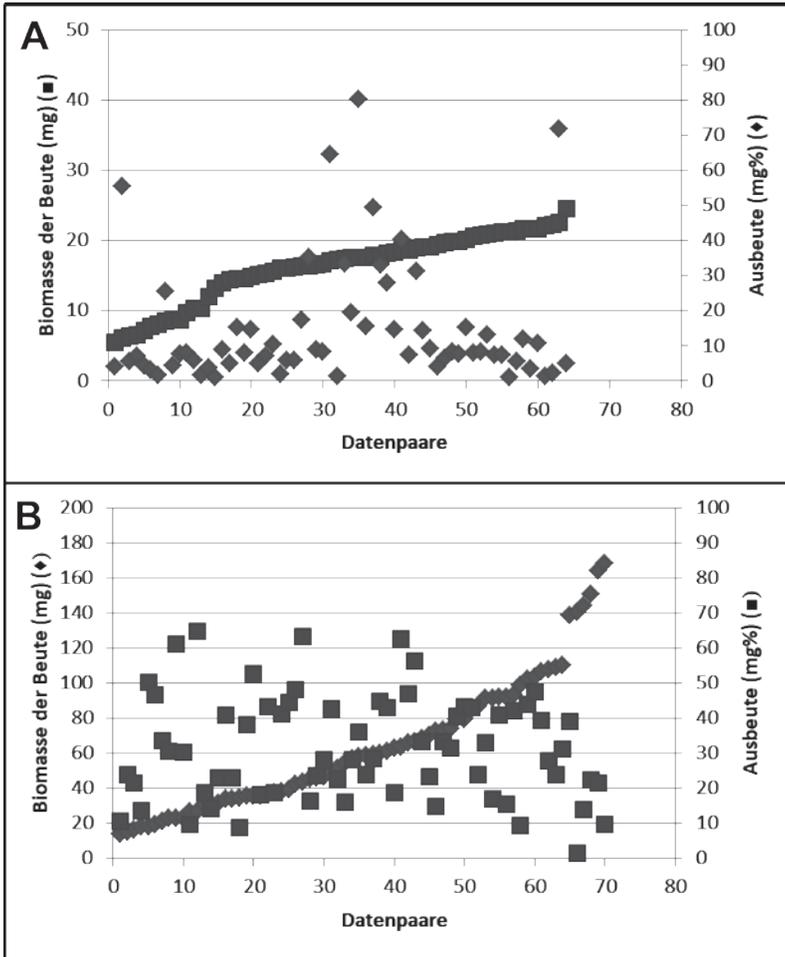


Abb. 16 A und B: Biomasse der Beute vor dem Saugakt und Substanzgewinn aus der Beute (A: *Formica*, n=6 AL, N=64 Datenpaare, B: *Tenebrio*, n=11 AL, N= 70 Datenpaare)

Ein Beispiel: Ein Ameisenlöwe L3 von 96,8 mg nutzt aus einer *Formica* von 14,6 mg 39,04 % ihrer Biomasse, weil er 5,7 mg der Beute aufsaugt und einen Zuwachs von 5,89% erreicht. Eine andere L3 von 96,8 mg nutzt aus einer *Tenebrio*-Larve von 161,5 mg 20,93% der Biomasse, weil sie 33,8 mg der Beute aufnimmt und einen Zuwachs von 34,92% erreicht. Der Substanz- und Energieeintrag dieser großen Beute entspricht dem Eintrag von ca. 6 kleinen Beutetieren!

Wir prüften deshalb, wie Ameisenlöwen diese beiden Beutetypen nutzen. Abb. 16 A und B lassen erkennen, dass zwischen der Biomasse von Ameisen sowie Mehlwürmern und der Ausbeute durch die Beutegreifer keine Korrelation besteht. 50% der 64 Ameisen hatten eine Biomasse von 1.Q:M:3.Q = 14,5:15,3:19,9 mg. Daraus konnten die Ameisenlöwen 17,60:26,28:34,63 mg % gewinnen.

Die frisch gehäuteten 70 *Tenebrio*-Larven lieferten eine erheblich größere Biomasse für den Saugakt (1.Q:M:3.Q = 34,8:58,4:86,6 mg). Aus dieser Biomasse erreichten die Ameisenlöwen (14,1 bis 168,4 mg) eine Ausbeute von 18,93:29,44:42,83 mg %. Die Werte 1.Quartil und Median liegen nicht wesentlich höher als die Daten für die Ameisen als Beute. Offensichtlich wird die Beute unabhängig von ihrer Biomasse genutzt.

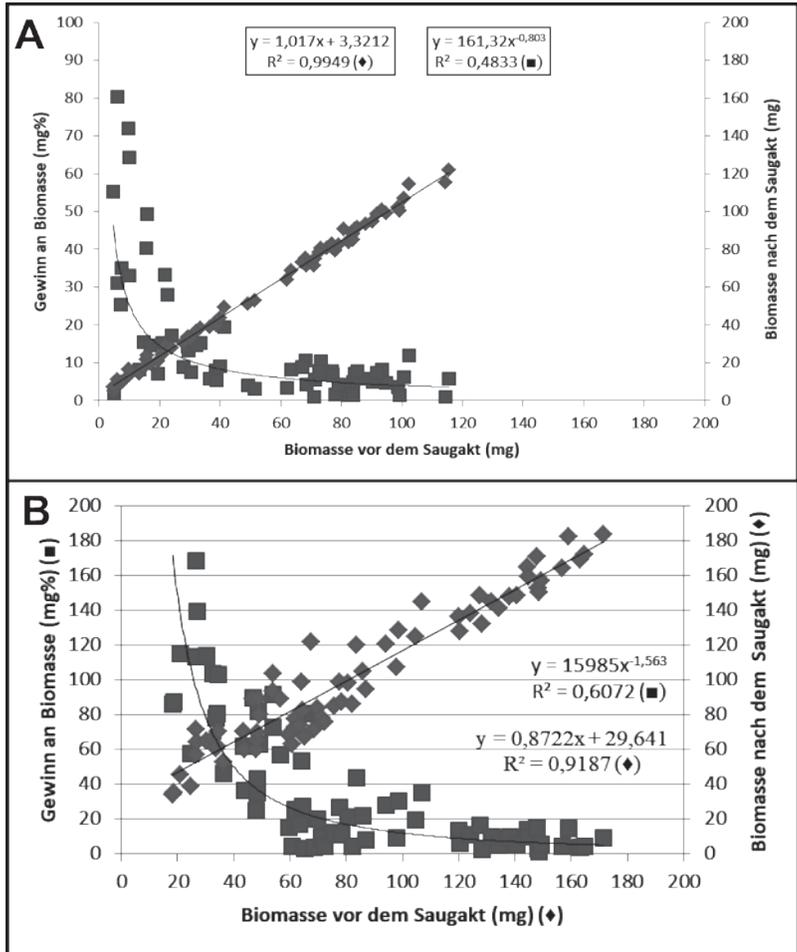


Abb. 17 A und B: Beutenutzung der Ameisenlöwen bei einem *kontinuierlichen* Beuteangebot (A: 1 *Formica*/Tag, n=6, N=64) und einem *diskontinuierlichen* Beuteangebot (B: 1 *Tenebrio*/1-150 Tage, n=11, N=70)

Ein ganz anderes Bild ergibt sich, wenn die Biomasse der Ameisenlöwen *vor und nach dem Saugakt* sowie der Zugewinn der Larven ermittelt wird. Wie Abb. 17 A und B zeigen, nehmen kleine/leichte Tiere prozentual erheblich mehr an Biomasse auf als große/schwere Ameisenlöwen. Die Datenverteilung ist in beiden Grafiken quasi identisch, obwohl mit Ameisen als Beute ein *kontinuierlicher Beutegewinn*, mit Mehlwürmern aber ein *diskontinuierlicher Beutegewinn* vorgegeben wurde. Auch dieser Befund belegt die maximale Ausnutzung eines Beuteobjektes, nach 24 Std. ebenso wie nach Tagen oder Wochen ohne Nahrung. Das ermöglicht Ameisenlöwen, ihre Entwicklung auch bei unregelmäßiger Beuteversorgung mit dem Bau des Kokons, der Metamorphose in Präpuppe und Puppe sowie der Entwicklung und dem Schlupf der Ameisenjungfer abzuschließen. Abb. 18 gibt die Daten an, nach denen 9 bzw. 10 Beutestücke in 13 Monaten für diese Entwicklung ausreichen. Vor der Überwinterung nahm ihre Biomasse – trotz aller Auf und Ab mit bzw. ohne Beute – von ca. 20 mg auf ca. 150 mg zu, nach der Überwinterung erreichten sie mit Abschluss des Larvenstadiums ca. 220 bzw. 245 mg.

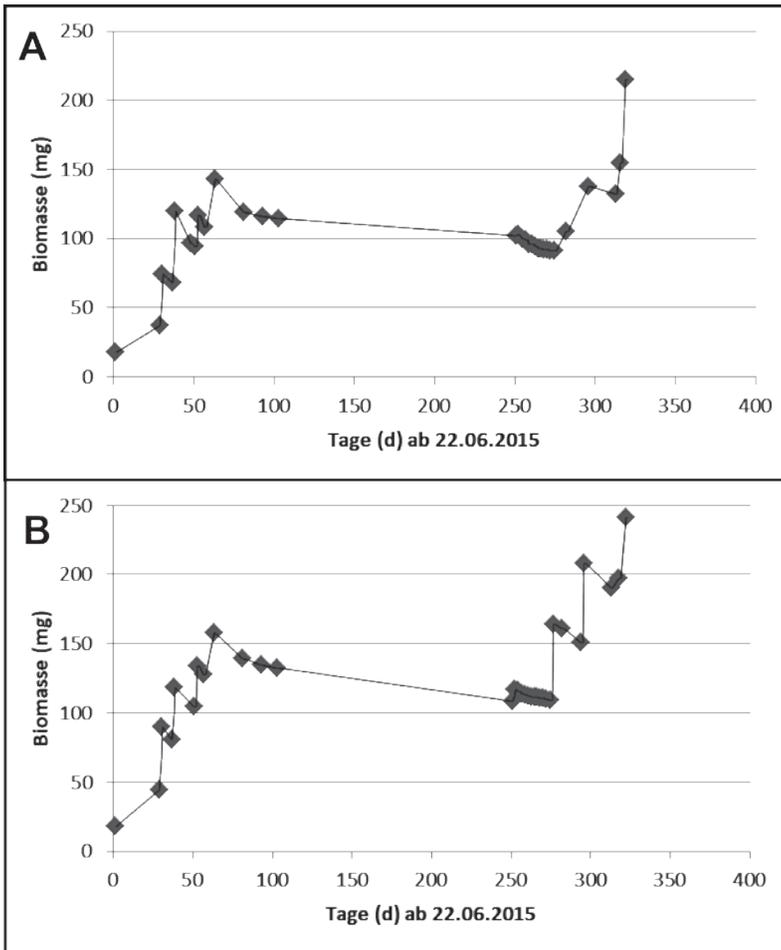


Abb. 18: Änderung der Biomasse der Larven Volta-1 und Volta-3 zwischen dem 22.06.2015 und 07.05.2016 mit 9 bzw. 10 Beutetieren (*Tenebrio*-Larven): Kokon am 16.05. bzw. 09.05. und Schlupf der Ameisenjungfer am 03.07. bzw. 20.06.2016

Wie sich zeigte, nehmen Ameisenlöwen beim Aussaugen die Beutesubstanz unabhängig von deren Biomasse auf. Die Mehlwürmer – definierte Stellvertreter für Schmetterlingsraupen als potentielle Beutetiere – liefern eine Biomasse, die als Überangebot in *einem* Saugakt gar nicht aufgenommen werden kann. Larven von ca. 30 mg Biomasse nehmen dabei bis 170 % ihrer Biomasse auf. Für Larven um 100 mg bringt ein Saugakt etwa 40 % Zuwachs. Bei diesen Sättigungsgraden nehmen die Ameisenlöwen schließlich keine Beute mehr an: Sie errichten bis zu 12 Tage lang auch keine Trichterfalle und ruhen in dieser Zeit dicht unter der Oberfläche (vgl. TSAO & OKUYAMA 2012). Der neue Trichter wurde von n=20 Larven erst angelegt, wenn sie inzwischen $1,68 \pm 0,75\%$ der Biomasse im Ruhestoffwechsel verloren, d.h. umgesetzt hatten.

Was aber geschieht, wenn nicht nur über Tage, sondern über Wochen oder acht Monate lang keine Beute zu greifen ist? Wenn sie im Habitat und unter semi-natürlichen Bedingungen am Platz bleiben, dann errichten und erweitern die Larven irgendwann keine Trichter mehr und liegen völlig bewegungslos im Sand. Dabei zehren sie im absoluten Ruhestoffwechsel zunächst die Nahrungsreserven auf, die im Darm gespeichert sind. Danach nutzen sie die Körpersubstanz als verfügbare Reserve, zu messen an

der reduzierten Biomasse und an ihrer Körperform (Abb. 19). Sie krümmen ihren Körper ventral und erreichen damit annähernd eine Kugelform. So ist die Relation Oberfläche : Volumen verändert und der Wasser- und Substanzverlust reduziert.

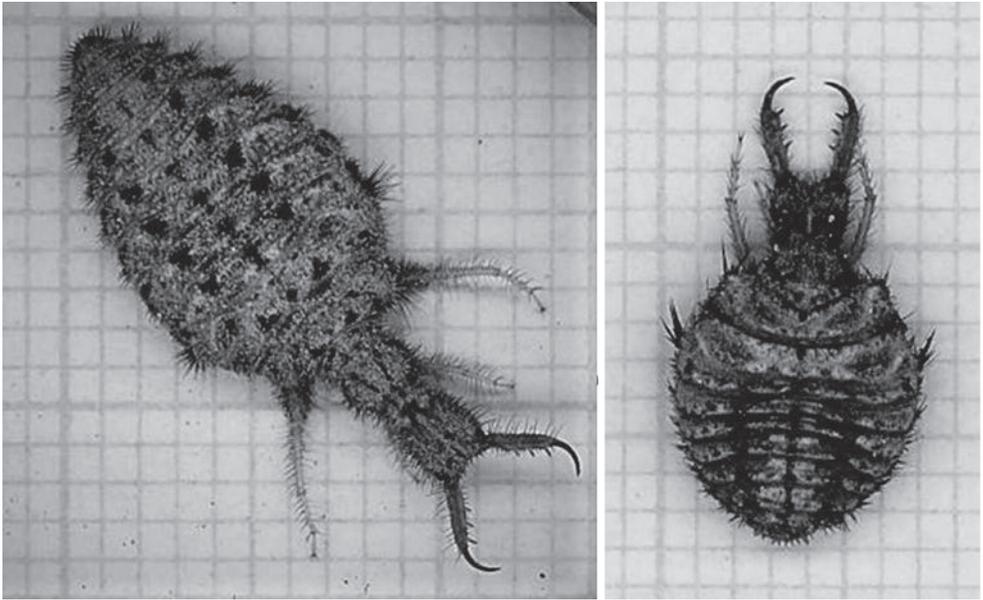


Abb. 19: Effekte eines geringen Beuteangebotes: Körperkrümmung nach ventral, Bewegungslosigkeit, Abbau von Körpersubstanz

Diskussion

Die evolutionäre Organisation von Strukturen und Funktionen, die eine Life history der Myrmeleontidae in Extremwerthabitaten garantieren, begann außerordentlich früh. Durch die Inkluden im Birmitt von Myanmar und durch andere Funde hohen Alters erfahren wir immer mehr: Nächste Verwandte, die Larven von Florfliegen (Chrysopidae), sind als „Blattlauslöwe“ im Libanon-Bernstein nachgewiesen (PERES DE LA FUENTE & PEÑALVER 2018). ROSS (2018) nennt in der Checkliste *Myanmar Amber Taxa* 21 Familien, 56 Gattungen und 61 Arten aus der Ordnung der Neuroptera. Erst 2016 und 2018 wurden von dort Arten der Myrmeleontidae beschrieben. Weitere Funde wurden im Oberen Jura und in der Unteren Kreide von China, Israel oder Brasilien gemacht. Die Systematik und die Darstellung der Evolution der Myrmeleontidae und der nächsten Verwandten wird zunehmend präzise möglich (LU & al. 2019, BADANO & al. 2018, BADANO & al. 2016, ASPÖCK & ASPÖCK 2007).

Von den Formicidae nennt ROSS für Myanmar 9 Gattungen mit 21 Arten, von denen 17 erst nach 2010 beschrieben wurden. Einen wichtigen Hinweis auf weitere potentielle Beutetiere bietet das zeitgleiche Vorkommen anderer Arten im Bernstein: Arachnida (227 species), Myriapoda (18), Diplopoda (14), Isopoda (3), Dermaptera (12), Hemiptera (67), Coleoptera (127) und Hymenoptera (111 species), vgl. auch ENGEL (2011).

Im Katalog AntCat (BOLTON 2019) sind 13.574 rezente Arten und 759 fossile Arten Ameisen aufgeführt. Die Evolution dieser monophyletischen Gruppe ist nicht nur durch Fossilien belegt (BARDEN & GRIMALDI 2013, LA POLLA & al. 2013), sondern auch durch molekularbiologische Analysen (MOREAU & al. 2006). Der Beginn ihrer Entwicklung wird auf 130 Mio Jahre angesetzt (AGOSTI & al. 2008).

Mit der zunehmenden Differenzierung der Neuropteren ist ihre Innidation in neue Nischen der Biogeosphäre verbunden. Dazu gehören mit hoher Wahrscheinlichkeit die arborealen Habitate und

ausgedehnte homogene eremiale Bereiche: Trockensteppen, Savannen, Halbwüsten, Wüsten, auch die Aufschüttungsebenen und Schwemmsand-Gebiete der Eiszeiten mit unterschiedlicher Substratdichte (vgl. DEVETAK & al. 2012). Ihre Koevolution mit Ameisen führt im Verhältnis von Räuber und Beute zu Effekten, die sich an rezenten Arten prüfen lassen. Ameisen durchqueren eine Trichterlandschaft nicht nur, sie inspizieren sie auch. Sie nutzen ihre Pheromonspuren, die Antennen und ihre Komplexaugen, auch ihr Gedächtnis (HOLLIS & al. 2015, HOLLIS & al. 2017a, HOLLIS & al. 2017b). Dabei werden Elemente ihrer weiteren Umgebung (Sonnenstand, Silhouetten in der Landschaft) ebenso benutzt wie Marken im Nahbereich (Trichterränder, Tiefendifferenzen). Das führt zu einem erlernten Meideverhalten: In 19 Trichter – ca. 9 % der Habitatfläche – gelangte keine einzige der 208 Ameisen, die innerhalb 1:15 Std. in das Gebiet geraten waren. Ameisen, die in einen Trichter gelangen, abrutschen und versuchen zu entkommen, werden nach LARABEE & SUAREZ (2015) an den Antennen gegriffen und herausgezogen.

Die physiologischen, morphologischen und verhaltensbiologischen Parameter als Eigenschaften der Räuber ermöglichen das Überleben in einer hochspezifischen ökologischen Nische, weil so zahlreiche Eigenschaften als *funktionierende Strukturen und strukturierende Funktionen* miteinander korrelieren. Dazu gehört (in Auswahl) die Giftproduktion durch Bakterien (YOSHIDA & al. 2001), die Stabilität der Körpereiwieße bei Hochtemperaturen und die Aktivität der Verdauungsenzyme bei einem Temperatur-optimum von 59°C (BONGERS & KOCH 1984). In der Namib-Wüste ergaben eigene Temperaturmessungen in den Trichtern mittags 12:00 Uhr Werte bis 62,8°C. In den vergleichsweise tiefen Fallen mit nahezu senkrechten Wänden befanden sich die lebenden Ameisenlöwen. An der Oberfläche sind die Eier und Larven mit geringer Biomasse und geringer Trichtertiefe den hohen Temperaturen noch stärker ausgesetzt. Die Larven verfügen außerdem über einen extrem niedrigen Stoffwechsel, wenn sie auf Beute warten müssen (ELIMELECH & PINSHOW 2008, FEIKE & al. 2006, MEISSNER & al. 2012). Das sichert ihnen Langzeit-Hungerperioden. Ameisenlöwen haben keine Informationen darüber, wie lange sie im Trichter auf eine Beute warten müssen. Die umfassende Nutzung der Biomasse von Beutetieren (hier *Formica* und *Tenebrio*-Larven) ist unabhängig von der eigenen Biomasse. Darin sehen wir ein weiteres Element ihrer Überlebensstrategien. Dagegen korreliert der erreichte Zuwachs eindeutig mit der Biomasse der Larven: Kleine Individuen nehmen in Relation zu ihrer Biomasse einen weit höheren %-Anteil an Beutesubstanz auf als große Larven, dies sowohl bei kontinuierlichem wie diskontinuierlichem Beutegewinn. Auch die Resistenz gegen Wasserverluste und die Wasseraufnahme aus Beutetieren und bei Regen und Tau aus dem Sand zählt sicher zu diesen Überlebensstrategien.

Zu den morphologischen Parametern eines Systems von Anpassungen gehört die Trapezform des Körpers. Mit einem spitz auslaufenden Körperende inklusive Stemmborsten garantiert es das rückwärts gerichtete, rhythmische Gleiten durch den lockeren Sand bei Ortswechsel und Trichterbau. Die Stellung der Extremitäten trägt zur Stabilität bei, wenn die Lokomotion gemeinsam mit den lateralen Ladebewegungen von Zangen und Kopfkapsel und dem Sandwerfen über den Körper nach seitwärts-außen (Trichterbau) oder über den Körper nach hinten (Beutefang) für Instabilität sorgen. Bei der Kraftübertragung kann deshalb der Sand weit über den Trichterrand hinaus geschleudert werden (vgl. FRANKS & al. 2019). Zu den Anpassungen an eine unregelmäßige Beuteversorgung gehört nicht nur der niedrige Ruhestoffwechsel, sondern auch ein extrem weicher und dehnbarer Körper, in dem die einmal erreichte Beute maximal gespeichert werden kann.

Zu den frühen morphologischen und funktionalen Ausstattungen zählen in der Evolution die Mundwerkzeuge der Insekten. Sie bestimmen die Ernährungsbasis. Die Larven der Myrmeleontidae und ihrer Verwandten sind ausschließlich Beutegreifer. Sie halten mit gekrümmten, stilettartig spitzen und gezähnten Saugzangen die Beute fest, durchschlagen die Kutikula und saugen die Beute unter Beteiligung starker Muskelstränge in der Kopfkapsel aus. Ihr Verdauungstrakt hat keinen Ausgang. Das optimiert die Nutzung der Beute über die gesamte, ein oder zwei Jahre dauernde Entwicklung. Erst die Ameisenjungfer scheidet das Mekonium aus, eine winzige Portion Festsubstanz.

Unsere Daten zu Orientierung und Aktionen der Ameisenlöwen an der Beute außerhalb des Trichters sind durch die detaillierten Untersuchungen von FERTIN (2007) und MENCINGER-VRAČKO & DEVETAK (2008) bestätigt worden. Die präzise Orientierung ihrer Körperachse zur Beute mittels Substratbewegungen, die exakte Bestimmung von Bewegungsrichtung und Bewegungsintensität der Beute außerhalb des

Trichters optimieren den Erfolg des Räubers außerordentlich. Mechanorezeptoren verschiedener Struktur ermöglichen die dreidimensionale Lokalisation. Die Larven ruhen nach Herstellung des Trichters mit gespreizten Zangen in seiner Basis. Ihre Vigilanz ist dennoch so hoch, dass sie u. U. in Millisekunden die Beute greifen. Im Habitat **BE** waren ca. 80 % der Beutetiere nachtaktive Formen.

Literatur

- AGOSTI, D., GRIMALDI, D. & CARPENTER, P.M. (2008): Oldest known ant fossiles discovered. – *Nature* **391**: 447 (doi:10.1038/35051)
- ASPÖCK, U. & ASPÖCK, H. (2007): Verbliebene Vielfalt vergangener Blüte. Zur Evolution, Phylogenie und Biodiversität der Neuropteridae (Insecta: Endopterygota). – *Denisia* **20**: 451-516
- BADANO, D., ASPÖCK, U., ASPÖCK, H. & CERRETTI, P. (2016): Phylogenie of Myrmeleontiformia based on larval morphology (Neuropterida: Neuroptera). *Systematic Entomology* **42** (<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/syen.12200>)
- BADANO, D., ENGEL, M.S., BASSO, A., WANG, B. & CERRETTI, P. (2018): Diverse Cretaceous larvae reveal the evolutionary and behavioural history of antlions and lacewings. – *Nature Communications* **9**: 1-14 (<https://www.nature.com/articles/s41467-018-05484-y>)
- BARDEN, P.H. & GRIMALDI, D. (2013): A new genus of highly specialized ants in Cretaceous Burmese Amber (Hymenoptera: Formicidae). – *Zootaxa* **3681**(4): 405-412.
- BOLTON, B. (2019): *AntCat. An Online Catalog of the Ants of the World.* (<http://www.antcat.org>, abgerufen am 29.07.2019)
- BONGERS, J. & KOCH, M. (1984): Zur Ernährungsphysiologie des Ameisenlöwen *Euroleon nostras* FOURCR. – In: GEPP, J., ASPÖCK, H. & HÖLZEL, H. (eds.): *Progress in world's Neuropterology: Proc. 1st Intern. Symp. Neuropterology, Graz/Österreich*: 241-247
- DEVETAK, D., NOVAK, T. & JANŽEKOVIČ, F. (2012): Effect of substrate density on behaviour of antlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). – *Acta Oecologica* **43**: 1-7
- ELIMELECH, E. & PINSHOW, B. (2008): Variation in food availability influences prey-capture method in antlion larvae. – *Ecological Entomology* **33**: 652-662
- ENGEL, M.S. (2011): New earwigs in mid-Cretaceous amber from Myanmar (Dermaptera, Neodermaptera). – *Zoo Keys* **130**: 137-152. (doi:10.3897/zookeys.130.1293)
- FEIKE, M., MEISSNER, K. & PIRES, C. (2006): Resting metabolic rate and costs of pit construction in the antlion species *Euroleon nostras* FOURCROY. – *IVX th Conference Int. Soc. Biol. Calorimetry, Sopot 2006, Abstracts*: 120
- FERTIN, A. (2007): *Ecologie physique du piège des fourmillons: une construction animale en milieu granulaire.* – Dissertation Université Francois Rabelais -Tours.
- FRANKS, N.R., WORLEY, A., FALKENBERG, M., SENDOVA-FRANKS, A.B. & CRISTENSEN, K. (2019): Digging the optimum pit: antlions, spirals and spontaneous stratification. – *Proc. R. Soc. B* **286**, 20190365 (<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.0365>)
- HEIDIGER, C.M. (2008): Die Ökologie von Ameisenlöwen (*Myrmeleon bore*, *Euroleon nostras*) auf Sukzessionsflächen in der Oberlausitz. – *Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent.* **16**: 137-142
- HOLLIS, K.L. (2017) Ants and antlions: The impact of ecology, coevolution and learning on an insect predator-prey relationship. – *Behavioural Processes* **139**: 4-11
- HOLLIS, K.L., HARRSCH, F.A. & NOWBAHARI, E. (2015): Ants vs. Antlions: An insect model for studying the role of learned and hard-wired behavior in coevolution. – *Learning and Motivation* **50**: 68-82
- HOLLIS, K.L., MCNEW, K., SOSA, T., HARRSCH, F.A. & NOWBAHARI, E. (2017): Natural aversive learning in *Tetramorium* ants ability to form a generalizable memory of predators' pit traps. – *Behavioural Processes* **139**: 19-25
- LAPOLLA, J. S., DLUSSKY, G.M. & PERRICHOT, V. (2013): Ants and the fossil record. – *Ann. Revue of Entomology* **58**: 609-630 (doi:10/1146/annurev-ento-120710-100600)
- LU, X., HU, J., WANG, B., ZHANG, W., OHL, M. & LIU, X. (2019): New antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae) from the mid-Cretaceous of Myanmar and their phylogenetic implications. – *Journal of Systematic Palaeontology.* (<http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2018.1517132>)

- MEISSNER, K., FEIKE, M. & PIRES, C. (2002): Temporal organization and infradian rhythm: pit building of antlions (*Euroleon nostras* FOURCROY, Planipennia, Insecta). *Zoology* **105**, Suppl. V Abstracts: 104
- MEISSNER, K., FEIKE, M., PIRES, C. & JAHREISS, S. (2014): Wie organisieren Ameisenlöwen den Trichterbau? – Die chronobiologische Ordnung. – *DGaaE Nachrichten* **28**: 11-13
- MEISSNER, K., FEIKE, M., PIRES, C. & STETSKOWSKI, J. (2012): Überlebensstrategien und Kosten-Nutzen-Bilanzen einer räuberischen Insektenlarve (*Euroleon nostras* FOURCROY, Myrmeleontidae). – *Mitt. Dtsch. Ges. allg. angew. Ent.* **18**: 591-599
- MENCINGER-VRAČKO, B. & DEVETAK, D. (2008): Orientation of the pit-building antlion larva *Euroleon* (Neuroptera, Myrmeleontidae) to the direction of substrate vibrations caused by prey. – *Zoology* **111**: 2-8
- MOREAU, C. S., BELL, C. D., VILA, R., ARCHIBALD, S. B. & PIERCE, N. E. (2006): Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. – *Science* **312**: 101-104 (doi:10.1126/science.1124891)
- OHM, P. & PREUSS, G. (1957): Zur Kenntnis der Ameisenjungfern *Myrmeleon formicarius* und *Euroleon europaeus* McLachl. in Schleswig-Holstein (Neurop. Myrmel.). – *Faun. Mitt. Norddeutschland* **8**: 5-6
- PEREZ-DE LA FUENTE, R., ENGEL, M. S., AZAR, D. & PEÑALVER, E. (2018): The hatching mechanism of 130-Million-Year-old Insects: An Association of neonates egg shells and egg bursters in Lebanese Amber. – *Palaeontology* **2018**: 1-13
- PIRES, C. (2000): Kosten-Nutzen-Bilanz einer Räuber-Beute-Beziehung: Transport-, Zeit- und Energieparameter im Trichterbau- und Nahrungsverhalten von *Euroleon nostras* FOURCROY (Insecta., Myrmeleontidae). – *Dissert. Universität Rostock, Math.-Nat. Fak.*: 100 pp.
- REN, D. & GUO, Z. G. (1996): On the new fossil genera and species of Neuroptera (Insecta) from the Late Jurassic of northeast China. – *Tung Wu Fen Lei Hsueh Pao, Peichins* **21**: 461-480 (zit. nach ASPÖCK & ASPÖCK 2007)
- ROSS, A. J. (2018): Burmese (Myanmar) amber taxa, on-line checklist v. 2018.2:1-104 (<https://www.nms.ac.uk/explore/stories/natural-world/burmese-amber/>)
- RUDNICK, K. & GRUPPE, A. (2003): Ein Beitrag zur Neuropterida-Fauna von Mecklenburg-Vorpommern (Rhaphidioptera, Megaloptera, Neuroptera: Chrysopidae, Hemerobiidae, Myrmeleontidae). – *Galathea* **3**, Suppl.: 23-32
- TAO, Y.-J. & OKUYAMA, T. (2012): Foraging strategy switching in an antlion larva. – *Behavioural Processes* **91**: 1-7
- STANGE, L. A. (2004): A systematic catalog, bibliography and classification of the world antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae) – *Memoirs American Entomological Institute* **74**, Gainesville/USA: 1-526.
- WANG, Y., LIU, X., GARZÓN-ORDUÑA, I. J., WINTERTON, S. L., YAN, Y., ASPÖCK, U., ASPÖCK, H. & YANG, D. (2017): Mitochondrial phylogenomics illuminates the evolutionary history of Neuropterida. – *Cladistics* **33**: 617-636
- WEISS, V. (1959): Drei Arten Ameisenjungfern in Schleswig-Holstein. – *Mitt. Faunist. Arbeitsgemeinschaft für Schleswig-Holstein, Hamburg und Lübeck* **3**: 56-58
- WHEELER, W. M. (1914): The Ants of the Baltic Amber. – *Schriften der Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft Königsberg* **55**: 1-142 (zit. nach WICHARD & WEITSCHAT 2005)
- WEITSCHAT, W. & WICHARD, W. (2002): *Atlas of Plants and Animals in Baltic Amber*. – Verlag Friedrich Pfeil, München: 256 pp.
- WICHARD, W. & WEITSCHAT, W. (2005): *Im Bernsteinwald*. 2. Aufl., Gerstenberg Verlag Hildesheim, 168 pp.
- YASSERI, A. M. (1991): Über das Vorkommen von *Euroleon nostras* (Fourcroy) (Planipennia, Myrmeleontidae) im Naturschutzgebiet Fischbeker Heide. – *Seevogel* **12**: 123-126
- YASSERI, A. M. & PARZEFALL, J. (1996): Life cycle and reproduction behaviour of the antlion *Euroleon nostras* (GEOFFROY in FOURCROY, 1785) in northern Germany (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). – In: CANARD, M., ASPÖCK, H. & MANSELL, M. W. (eds): *Pure and Applied Research in Neuropterology*. – Proc. Fifth Intern. Symp. Neuropterology, Cairo (Egypt): 269-288
- YASSERI, A. M., DERBOBEN, K. & PARZEFALL, J. (1997): Habitatnutzung und Temperaturpräferenz sympatrischer Ameisenlöwenarten. – *Galathea* **3**, Suppl.: 14-22
- YOSHIDA, N., OEDA, K., WATANABE, E., MIKAMI, T. & MATSUDA, K. (2001): Chaperonin turned insect toxin. *Nature* **411**: 44