

KRZYSZTOF MILER\* , DANIEL STEC 

\* Autor korespondencyjny / corresponding author: miler@isez.pan.krakow.pl

Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierząt, Polska Akademia Nauk, ul. Sławkowska 17, 31-016 Kraków

Institute of Systematics and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences, Sławkowska 17 St., 31-016 Kraków, Poland

## Piaskolwy: ekologia drapieżnika zależnego od mikrosiedliska

### Wormlions: the ecology of a predator dependent on microhabitat

DOI: <http://dx.doi.org/10.12775/KOSMOS.2026.003>

#### Abstrakt

Piaskolwy (Diptera: Vermileonidae) to drapieżne larwy muchówek budujące lejkowate pułapki w sypkim podłożu. Ich strategia żerowania stanowi przykład konwergencji z mrówkolwami (Neuroptera: Myrmeleontidae), jednak opiera się na odmiennych rozwiązaniach morfologicznych i silniejszym uzależnieniu od właściwości mikrosiedliska. Kluczową rolę odgrywają czynniki abiotyczne, zwłaszcza granulacja i wilgotność podłoża, które determinują zarówno możliwość budowy pułapki, jak i jej skuteczność. Piaskolwy preferują suche, zacienione i osłonięte miejsca, co sprzyja ich wysokiej liczebności w środowiskach miejskich. Wykazują ograniczoną mobilność i podejmują decyzje siedliskowe na podstawie lokalnych sygnałów, integrując wiele czynników jednocześnie. W porównaniu z mrówkolwami są bardziej osiadłe i wyspecjalizowane w eksploatacji i zasiedlaniu drobnoziarnistych substratów. Przyszłe badania powinny skupić się na mechanizmach percepcji środowiska oraz roli zmienności mikroklimatu w dynamice populacji. Wyniki mogą znaleźć zastosowanie w analizie funkcjonowania zwierząt w środowiskach zurbanizowanych.

**Słowa kluczowe:** piaskolwy; Vermileonidae; mikrosiedlisko; konwergencja ewolucyjna; drapieżnictwo typu „siedź i czekaj”

## Abstract

Wormlions (Diptera: Vermileonidae) are predatory fly larvae that construct funnel-shaped pitfall traps in loose substrate. Their foraging strategy is a case of convergence with antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae), but it relies on different morphological solutions and a stronger dependence on microhabitat properties. Abiotic factors, especially substrate grain size and moisture, play a key role, as they determine both the possibility of trap construction and its effectiveness. Wormlions prefer dry, shaded, and sheltered sites, which contribute to their high abundance in urban environments. They show limited mobility and make habitat decisions based on local cues, integrating multiple environmental factors at the same time. Compared with antlions, they are more sedentary and more specialized in exploiting and inhabiting fine-grained substrates. Future research should focus on the mechanisms of environmental perception and on the role of microclimatic variation in population dynamics. These findings may prove useful for understanding how animals function in urbanized environments.

**Keywords:** wormlions; Vermileonidae; microhabitat; evolutionary convergence; sit-and-wait predation

## WPROWADZENIE

Gdy myślimy o zwierzętach żyjących i ukrywających się w piasku, popkultura od razu podsuwa nam pod rozważę czerwie pustyni z powieści science fiction *Diuna* (Herbert, 1965). To gigantyczne, niemal mityczne organizmy planety Arrakis, budzące grozę swoją wielkością i związkiem z bezwodnym światem. W sensie dosłownym nie istnieją w naszym świecie porównywalne organizmy. Jest jednak coś trafnego w ich porównaniu do niepozornych larw muchówek z rodziny Vermileonidae. Nie są one ogromne, nie „pływają” przez pustynne ergi i nie rządzą losem międzygwiazdowego imperium. A jednak tak jak larwy innych muchówek nazywamy je właśnie czerwiami. I tak jak fikcyjne czerwie Herberta, są one organizmami skrajnie zależnymi od piasku i bardzo szczególnych warunków środowiskowych tworzonych przez piaszczyste substraty. Ich świat też opiera się na precyzyjnej ekologii suchego podłoża, tyle że w mikroskali kilku centymetrów. Czyni je to niezwykle fascynującymi.

Piaskolwy (ang. *wormlions*; brak jest powszechnej polskiej nazwy, więc nadajemy ją tutaj na potrzeby tekstu), czyli wspomniane muchówki z rodziny Vermileonidae (Diptera), tworzą niewielką, ale szeroko rozprzestrzenioną grupę owadów. Dorosłe osobniki są krótko żyjącymi owadami, podczas gdy stadium larwalne trwa znacznie dłużej i może rozciągać się na wiele miesięcy, a nawet ponad rok (Nagato-

mi i in., 1999). Znane są 63 współcześnie żyjące gatunki zaliczane do 11 rodzajów (Kehlmaier, 2021). Występują one globalnie, choć są nieobecne na Antarktydzie, w Australii i Ameryce Południowej, a ich rozmieszczenie koncentruje się głównie w siedliskach suchych, zwłaszcza w klimacie subtropikalnym i umiarkowanym (Kehlmaier, 2021). Należą do tych organizmów, które na pierwszy rzut oka nie są charyzmatyczne i wydają się mało efektowne, ale po bliższym poznaniu okazują się jednymi z najciekawszych drapieżników świata bezkręgowców (Devetak, 2008; Kehlmaier, 2021). Są to łowcy typu „siedź i czekaj”: zamiast aktywnie poszukiwać zdobyczy, inwestują energię w budowę pułapki i cierpliwie czekają, aż ofiara sama wpadnie w ich zasięg (Blamires, 2020). Ich pułapki stanowią lejcowate dołki kopane w sypkim, piaszczystym podłożu (Adar i in., 2016a). Ta strategia polowania sprawia, że piaskolwy stały się podręcznikowym przykładem ewolucji konwergentnej z mrówkolwami (Neuroptera: Myrmeleontidae), czyli larwami sieciarek z rodziny mrówkolwowych (Miler i Scharf, 2022a). Obie grupy należą do zupełnie innych rzędów owadów, różnią się pochodzeniem i budową, a jednak doszły do niemal tego samego rozwiązania ewolucyjnego: mały drapieżnik ukryty na dnie piaszczystego lejka, wykorzystujący osuwający się piasek jako mechanizm pozwalający złapać ofiarę (Devetak, 2008; Miler i in., 2018).

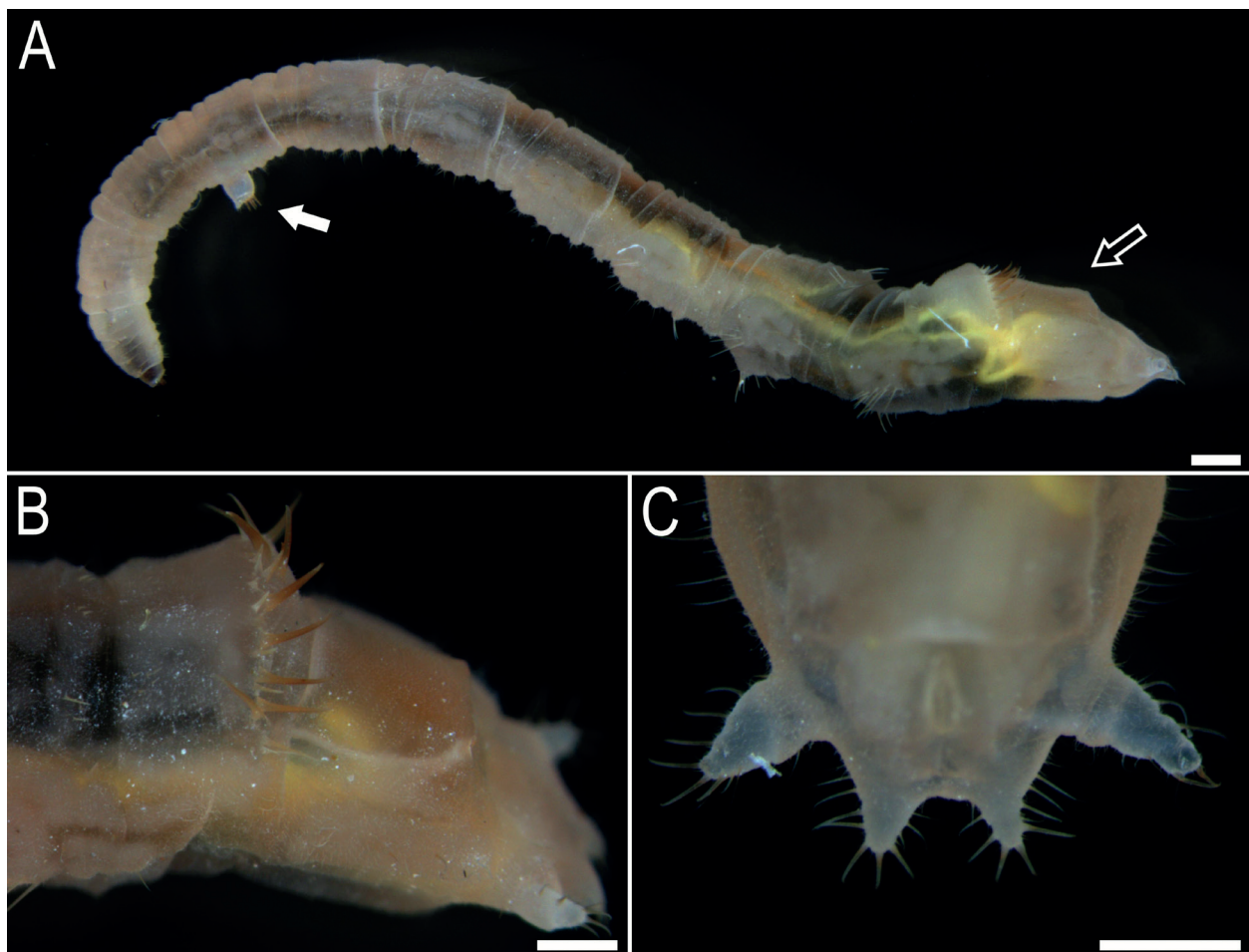
Tu właśnie zaczyna się najciekawsza część tej historii. Bo jeśli czerwie z *Diuny* są wyolbrzy-

mioną fantazją o życiu idealnie dopasowanym do pustyni, to piaskolew jest jej rzeczywistym, miniaturowym odpowiednikiem: nie spektakularnym, ale biologicznie niezwykle precyzyjnym.

Podobieństwo strategii zdobywania pokarmu do mrówkolwów nie oznacza jednak identity fenotypowej. Larwy piaskolwów są morfologicznie prostsze (Rycina 1). Nie mają długich, imponujących żuwaczek typowych dla mrówkolwów, ale dysponują innymi wyspecjalizowanymi strukturami (Devetak, 2008; Dor i in., 2014; Miler i in., 2018; Scharf i Dor, 2015). Pseudopodium prawdopodobnie pomaga im wykrywać i chwycić zdobycz, a grzebień umieszczony w tylnej części ciała, uzbrojony w kolce, pozwala mocno zakotwiczyć ciało w piasku (Rycina 1). To ważne, bo ich sukces łowiecki zależy nie tyle

od siły szczęk, ile od sprawnej współpracy ciała z właściwościami dynamicznego podłoża.

Sam mechanizm polowania jest pozornie prosty, ale bardzo skuteczny (Blamires, 2020; Miler i Scharf, 2022a). Larwa buduje stożkowaty lejek (Rycina 2), wyrzucając piasek z centrum na zewnątrz (Adar i in., 2016b). Takie pułapki zwykle mają kilka centymetrów średnicy. Gdy do takiej pułapki wejdzie mały stawonóg, na przykład mrówka, ściany zaczynają się osypywać. Ofiara traci przyczepność, zsuwa się coraz niżej i trafia prosto do czekającego na dnie drapieżnika. Wielkość lejka nie jest przypadkowa. Jest ona odzwierciedleniem inwestycji larwy w żerowanie: większy dołek zwiększa szansę schwytania większej ofiary i utrudnia jej ucieczkę (Adar i in., 2016b; Miler i in., 2018). Jednocześnie sama



Ryc. 1. Larwa piaskolwa (*Vermileo* sp.). Verbania, Włochy. (A) Zdjęcie poglądowe całej larwy z wypełnioną strzałką wskazującą pseudopodium w przedniej części ciała i pustą strzałką wskazującą tylną część ciała z przydatkami kotwiczącymi. (B) Szczegóły grzebienia czepnego po grzbietowej stronie tylnej części ciała. (C) Zbliżenie na cztery palczaste wyrostki na końcu ciała wyposażone w dodatkowe kolce – widok od strony brzusznej. Skala: 1 mm. Zdjęcia: D. Stec



Ryc. 2. Piaskolwy wzdłuż naturalnego nawisu skalnego. Masada, Izrael. Zdjęcie: K. Miler

budowa pułapki jest względnie tania energetycznie w porównaniu z aktywnym polowaniem (Blamires, 2020). Koszty pojawiają się później, kiedy lejek trzeba stale naprawiać lub odbudowywać po deszczu, wietrze czy innych zakłóceniach (Miler i Scharf, 2022a; Scharf i Dor, 2015; Scharf i in., 2016).

#### MIKROSIEDLSKO JAKO WARUNEK SUKCESU

To właśnie dlatego wybór miejsca pod pułapkę jest dla piaskolwa decyzją o ogromnym znaczeniu (Adar i in., 2016a; Scharf i in., 2020a). Dla takich drapieżników mikrosiedlisko decyduje niemal o wszystkim: o skuteczności polowania, tempie wzrostu, przeżyciu, a pośrednio także o sukcesie rozrodczym (Miler i in., 2019). Piaskolwy preferują drobnoziarnisty piasek lub wręcz pył, bo w takim materiale najłatwiej uformować stabilny lejek (Bar-Ziv i in., 2018; Devetak i Arnett, 2015; Miler i in., 2019). Ważna jest również głębokość podłoża. Głębszy piasek pozwala budować większe pułapki, a większe pułapki zwykle działają lepiej (Adar i in., 2016a; Bar-Ziv i in., 2019). Równie istotne

są cień i niska wilgotność (Katz i in., 2016; Katz i in., 2017a). Larwy unikają jednak miejsc silnie nasłonecznionych jak i mokrych, bo po pierwsze ich miękkie ciało jest narażone na wysuszenie, a po drugie sama pułapka przestaje działać, gdy piasek jest zbity (Scharf i in., 2018; Scharf i in., 2020a).

I znów wraca ta sama logika, która czyni porównanie do *Diuny* stosunkowo nośnym. Nie chodzi o podobieństwo wyglądu ani skali, lecz o biologiczną zasadę: organizm żyje dobrze tylko wtedy, gdy środowisko spełnia pewien zestaw warunków. Dla piaskolwa piasek nie jest po prostu tłem. Jest częścią aparatu łowieckiego. Niektórzy badacze powiedzieliby, że stanowi wręcz element rozszerzonego fenotypu zwierzęcia.

W tym sensie piaskolwy są szczególnie silnie uzależnione od czynników abiotycznych. Wiele badań sugeruje, że warunki fizyczne środowiska mają dla nich większe znaczenie niż czynniki biologiczne, takie jak zagęszczenie ofiar (Adar i in., 2016a; Miler i in., 2019; Scharf i in., 2020a). Najważniejsze okazują się więc takie cechy środowiska jak granulacja podłoża, jego głębokość, wilgotność, osłona przed opadami, nasłonecz-

nienie, temperatura oraz ochrona przed wiatrem (Miler i Scharf, 2022a).

Szczególnie ważna jest wilgoć, a właściwie jej brak. Mokry piasek jest dla piaskolwów skrajnie niekorzystny (Miler i in., 2019; Scharf i in., 2018; Scharf i in., 2020b). Larwy mają ogromne trudności z wyrzucaniem wilgotnych ziaren podczas budowy pułapki, przez co lejek staje się mniejszy albo nie powstaje wcale. W eksperymentach laboratoryjnych w suchym podłożu pułapki budowało około 84% osobników, podczas gdy w bardzo mokrym odsetek ten spadał do około 45%. Nawet jeśli konstrukcja powstanie, jej skuteczność jest wyraźnie niższa (Miler i in., 2019). Mokry piasek jest bardziej szorstki i stabilny, dzięki czemu ofiara, na przykład mrówka, łatwiej znajduje podparcie i ma większe szanse na wydostanie się z pułapki. W efekcie skuteczność łowiecka w wilgotnym podłożu może spaść niemal do zera. Co więcej, negatywne skutki deszczu nie kończą się wraz z ustaniem opadów. Ofiary potrafią szybko wrócić do aktywności, ale piaskolwy przez wiele godzin, a czasem nawet dni, pozostają niezdolne do efektywnego polowania. Powstaje więc wyraźne niedopasowanie czasowe: pożywienie znów jest dostępne, lecz drapieżnik nadal nie może z niego skorzystać.

Tu analogia z Arrakis robi się wręcz zaskakująco intuicyjna. U herbertowskich czerwi kontakt z wodą jest katastrofalny w skutkach; u piaskolwów nie działa tak spektakularnie, ale ekologicznie efekt jest podobny: kilka kropel może zrujnować cały system, od architektury pułapki po powodzenie polowania.

Nic dziwnego, że larwy wykazują bardzo silną awersję do wilgoci. Ta preferencja ma jednak ograniczenia. Zdolność wykrycia lepszego, suchszego mikrosiedliska gwałtownie spada już przy bardzo małych odległościach, rzędu centymetrów. Piaskolew nie widzi krajobrazu tak jak duże zwierzę; żyje w mniejszej skali i podejmuje decyzje na podstawie bardzo lokalnych sygnałów (Katz i Scharf, 2018; Scharf i in., 2020a). To oznacza, że nawet jeśli idealne miejsce znajduje się niedaleko, larwa może go po prostu nie znaleźć i pozostać w warunkach suboptymalnych.

#### WILGOĆ, WIATR I TEMPERATURA: GRANICE FUNKCJONOWANIA PUŁAPKI

Z wilgocią wiąże się jeden z najbardziej uderzających aspektów ekologii piaskolwów: ich sukces w miastach. Środowisko miejskie okazuje się dla nich wyjątkowo sprzyjające, bo budynki, schody, mury i inne elementy infrastruktury tworzą coś w rodzaju „sztucznych jaskiń”. Zapewniają stały cień, osłonę przed deszczem, suchy piasek i ochronę przed bezpośrednim słońcem (Bar-Ziv i in., 2018; Michaeli i in., 2024; Scharf i in., 2020b; Scharf i in., 2021a). W naturze podobne warunki są znacznie rzadsze i zwykle ograniczają się do jaskiń, nawisów skalnych czy innych dobrze osłoniętych miejsc. Miasto radykalnie zwiększa więc powierzchnię dostępnych siedlisk. Nic dziwnego, że piaskolwy osiągają tam większe zagęszczenia i często także większe rozmiary niż w siedliskach naturalnych (Bar-Ziv i in., 2018).

W miastach szczególne znaczenie mają ściany i inne pionowe bariery. Larwy bardzo często budują pułapki tuż przy murach budynków (Rycina 3). Takie miejsca zapewniają stabilny cień, bywają lepiej osłonięte przed wiatrem i deszczem, a także sprzyjają gromadzeniu się drobniejszego piasku (Bar-Ziv i in., 2018; Michaeli i in., 2024; Scharf i in., 2020b; Scharf i in., 2021a). Dodatkowo ściany pełnią ważną funkcję biologiczną: wiele mrówek porusza się wzdłuż barier, co zwiększa prawdopodobieństwo, że trafią w pobliże pułapki. Miasta jako sztuczny ekosystem powstałe na skutek działania ludzi nie są więc dla piaskolwów środowiskiem wrogim; przeciwnie, ekosystem miejski stanowi układ ze wzbogaconą dostępnością optymalnych mikrosiedlisk, co w zaskakujący sposób odpowiada naturalnym preferencjom piaskolwów (Rycina 4). Dlatego uważa się, że zwierzęta te są predysponowane do życia w miastach (Bar-Ziv i in., 2018; Michaeli i in., 2024; Scharf i in., 2020b; Scharf i in., 2021a).

Oprócz wilgoci ważnym czynnikiem środowiskowym wpływającym na życie piaskolwów jest wiatr. Choć rzadziej badany, potrafi wyraźnie ograniczać sukces łowiecki (Miler i Scharf, 2022b). Przemieszczając drobiny podłoża, zasy-



Ryc. 3. Pułapki piaskolwów zbudowane wzdłuż ściany budynku miejskiego, Verbania, Włochy. Zdjęcie: D. Stec



Ryc. 4. Agregacja pułapek piaskolwów różnej wielkości pod zadaszonym patio, Tel Awiw, Izrael. Zdjęcie: K. Miler

puje lejek i zmniejsza nachylenie jego ścian. To pozornie drobna zmiana, ale z punktu widzenia pułapki krytyczna, bo to właśnie strome ścianki uniemożliwiają ofierze ucieczkę. Wykazano w eksperymentach, że pułapki najbardziej narażone na wiatr gromadziły znacznie więcej piasku na dnie, a ich rozmiary i geometria ulegały destrukcji. Jednocześnie same larwy reagowały słabiej na zdobycz: prawdopodobieństwo ataku spadało, a czas reakcji wydłużał się wielokrotnie. Możliwe, że drgania wywoływane przez wiatr tworzą rodzaj szumu, który utrudnia wykrywanie poruszającej się ofiary i opóźnia refleks drapieżnika. Co istotne, negatywny efekt może utrzymywać się jeszcze przez pewien czas po ustaniu wiatru. Mimo to piaskolwy rzadko decydują się na porzucenie pułapki wyłącznie z powodu działania wiatru. Być może dlatego, że wiatr jest zjawiskiem bardziej „globalnym” niż lokalnym, a przesunięcie się o kilka centymetrów rzadko daje realną poprawę (Miler i Scharf, 2022b).

Temperatura i oświetlenie również silnie wpływają na ich zachowanie. Piaskolwy z reguły preferują cień, co interpretuje się jako mechanizm unikania przegrzania i desykcji (Katz i in., 2016; Katz i in., 2017a; Miler i in., 2019). Są bardziej wrażliwe na wysokie temperatury niż mrówkolwy i chętniej zasiedlają chłodniejsze, głębiej położone fragmenty osłoniętych piaszczystych siedlisk. Interesujące jest jednak to, że preferencja cienia nie jest całkowicie sztywna. Zaobserwowano, że w niskich temperaturach preferencja ta jest słabsza, a larwy częściej wybierają miejsca bardziej oświetlone. Prawdopodobnie jako zwierzęta zmiennocieplne, polegające na cieple docierającym i odbieranym z otoczenia, częściowo rekompensują tym zachowaniem negatywne efekty nadmiernego chłodu. Pokazuje to, że nie kierują się jedną prostą regułą, lecz ważą kilka parametrów jednocześnie (Adar i in., 2016a).

#### JAK PIASKOLWY WYBIERAJĄ MIEJSCE ŻYCIA

Rodzaj podejmowania decyzji, w którym ocenie podlega kilka parametrów jednocześnie, bywa określany w literaturze jako model addytywny. Larwa nie reaguje na pojedynczy, izolo-

wany bodziec, lecz zestawia kilka cech środowiska naraz: głębokość piasku, jego wilgotność, obecność cienia, osłonę przed wiatrem, bliskość przeszkód, a nawet zagęszczenie sąsiadów (Adar i in., 2016a; Katz i Scharf, 2018). Szuka kompromisu, a nie jednego idealnego parametru. Cień może na przykład przeważać nad niedogodnością w postaci płytszego podłoża, a głęboki piasek może rekompensować inne ograniczenia. To złożone ważenie czynników odbywa się jednak przy bardzo ograniczonej percepcji przestrzennej. Larwa operuje w małej skali i łatwo wpada w pułapkę lokalnej informacji: ocenia to, co ma tuż obok, a nie cały potencjalny krajobraz siedliskowy, gdyż zwyczajnie go nie zna i nie ma możliwości poznać (Katz i Scharf, 2018; Scharf i in., 2020a).

Wybór siedliska nie jest zresztą wyłącznie decyzją larwy. Pierwszego bardzo ważnego wyboru dokonuje samica, składając jaja. To ona decyduje, w jakim miejscu zacznie życie następne pokolenie (Adar i Dor, 2018). W teorii powinna działać zgodnie z tzw. hipotezą preferencji i wydajności: wybierać takie miejsce, które da potomstwu najlepsze warunki do wzrostu. U piaskolwów sprawa okazuje się jednak bardziej złożona. Badania wskazują, że wybory samic nie zawsze pokrywają się idealnie z preferencjami larw, co sugeruje konflikt interesów, ograniczenia poznawcze dorosłych muchówek albo po prostu trudność w trafnej ocenie jakości mikrosiedliska. Larwy mogą w trakcie swojego życia częściowo korygować suboptymalny wybór matki przez relokację, ale ich mobilność jest ograniczona, więc pole manewru nie jest duże (Miler i Scharf, 2022b; Scharf i in., 2020a). Ten wybór jest szczególnie ważny, ponieważ najbardziej aktywna ekologicznie część życia piaskolwów przypada na stadium larwalne. Jak inne muchówki, Vermileonidae przechodzą przeobrażenie zupełne: z jaja wylęga się larwa, następnie pojawia się poczwarka (Rycina 5), a dopiero z niej wyłania się dorosły owad. Proporcje czasowe między tymi etapami są jednak bardzo nierówne. Dorosłe osobniki żyją krótko, zwykle tylko kilka dni, stadium poczwarki trwa kilka tygodni, natomiast larwy pozostają larwami przez wiele miesięcy, a czasem nawet ponad rok



Ryc. 5. Poczwarka piaskolwa – po długim okresie larwalnym następuje przeistoczenie w poczwarkę, z której wyłoni się dorosły owad. Danum Valley, Malezja. Zdjęcie: K. Miler

(Nagatomi i in., 1999). W tym czasie kilkukrotnie linieją, często w nieregularnych odstępach zależnych od warunków środowiskowych i dostępności pokarmu (Nagatomi i in., 1999). Dlatego mikrosiedlisko wybrane przez samicę i później ewentualnie skorygowane przez larwę nie jest chwilowym miejscem pobytu, lecz środowiskiem, które może kształtować większą część życia osobnika. Możliwe, że „idealne” siedlisko nie jest takie samo na wszystkich etapach rozwoju.

#### KONKURENCJA I WSPÓŁWYSTĘPOWANIE Z MRÓWKOLWAMI

Choć warunki fizyczne dominują w ekologii piaskolwów, czynniki biotyczne również odgrywają istotną rolę. Jednym z najważniejszych jest dostępność ofiar (Scharf i in., 2021b). W miastach larwy odnoszą sukces między innymi dlatego, że suche i osłonięte miejsca pod budynkami są często uczęszczane przez małe mrówki, stano-

wiące ich idealny pokarm (Bar-Ziv i in., 2018; Michaeli i in., 2024; Scharf i in., 2021a; Scharf i in., 2020b). Rozmiar ofiary ma znaczenie, bo piaskolwy są mniej skuteczne w radzeniu sobie z dużymi stawonogami niż na przykład mrówkolwy (Miler i in., 2018).

Każde siedlisko ma jednak swoje granice i skończone zasoby. Należy zatem pamiętać, że wraz ze wzrostem zagęszczenia pojawia się konkurencja. Gdy w jednym miejscu gromadzi się wiele larw, ich rozmieszczenie przestaje być losowe i staje się bardziej regularne, sprawiając wrażenie, jakby każde zwierzę próbowało utrzymać dystans od sąsiadów (Adar i in., 2016b; Dor i in., 2014; Katz i in., 2017b; Katz i Scharf, 2018; Scharf i Dor, 2015). Wysokie zagęszczenie, a tym samym konkurencja, prowadzi też do częstszych relokacji i zajmowania gorszych mikrosiedlisk, na przykład słabiej zacienionych. Konkurencja ma przy tym charakter asymetryczny. Większe osobniki zwykle dominują nad mniej-

szymi i częściej zajmują korzystniejsze miejsca, takie jak głębszy piasek czy centrum skupiska. Mniejsze bywają wypychane na peryferie. Jednakże czasami w dużych agregacjach można zaobserwować ciekawy paradoks. Polega on na tym, że osobniki na obrzeżach mają większą szansę „przechwycić” ofiary, zanim te dotrą do pułapek położonych bliżej środka (Adar i in., 2016a). Osobniki zakładające swe lejki na peryferiach niekoniecznie są więc na całkowicie straconej pozycji.

Ze zjawiskiem konkurencji wiąże się również kanibalizm. Przez długi czas sądzono, że u piaskolwów on nie występuje, ale nowsze badania pokazały, że jest możliwy. Zdarza się jednak dużo rzadziej niż u mrówkolwów i zwykle wymaga dużej różnicy wielkości między osobnikami. Innymi słowy, nie jest to codzienny element ich biologii, ale w warunkach silnego stłoczenia i nierówności rozmiarów może się pojawić (Miler i in., 2018; Scharf i in., 2021b).

W porównaniu z mrówkolwami piaskolwy wypadają jako drapieżniki bardziej osiadłe, mniej agresywne i bardziej zależne od specyfiki mikrosiedliska (Miler i in., 2018; Miler i in., 2019). Mrówkolwy kopią pułapki metodą spiralną, budując lejek od zewnątrz, a piaskolwy centralną, zakopując się w piachu pośrodku docelowej pułapki i wyrzucając piach na zewnątrz (Blamires, 2020; Miler i Scharf, 2023). Mrówkolwy z reguły szybciej reagują na ofiarę i są skuteczniejsze w chwytaniu większych zdobyczy (Miler i in., 2018; Scharf i in., 2021b). Są też lepiej przebadane pod względem detekcji wibracji podłoża; u piaskolwów mechanizmy wykrywania ofiary pozostają słabiej poznane (Devetak, 2008). Różni je również skłonność do relokacji. Mrówkolwy częściej przenoszą pułapki w odpowiedzi na brak pokarmu czy obecność konkurentów, natomiast piaskolwy wykazują większą osiadłość i mniejszą gotowość do zmiany miejsca (Miler i Scharf, 2022b).

Te różnice stają się szczególnie ważne tam, gdzie obie grupy współwystępują. W takich sytuacjach nie dochodzi zwykle do pełnego nakładania się nisz, lecz do ich podziału (Devetak i Arnett, 2015; Miler i in., 2019). Jedną z głównych osi tego podziału jest granulacja podłoża. Piaskolwy

preferują najdrobniejsze frakcje piasku i pyłu, często około 110 mikrometrów lub mniej, podczas gdy mrówkolwy częściej wybierają piasek grubszy, zwykle w zakresie 230–540 mikrometrów (Bar-Ziv i in., 2018; Devetak, 2008; Devetak i Arnett, 2015; Miler i in., 2019). To rozdzielenie ma duże znaczenie ekologiczne: pozwala obu grupom zajmować inne rejony stanowiska w obrębie tego samego siedliska, ogranicza bezpośredni kontakt, a tym samym zmniejsza ryzyko konfliktów i wzajemnego drapieżnictwa. Drugą osią podziału nisz są warunki termiczne i świetlne. W populacjach sympatrycznych mrówkolwy częściej zasiedlają cieplejsze, suchsze i bardziej nasłonecznione brzegi osłoniętych siedlisk, natomiast piaskolwy wycofują się głębiej w cień, gdzie temperatura jest niższa i bardziej stabilna. W badaniach z lasów deszczowych Borneo średnia temperatura miejsc wybieranych przez piaskolwy wynosiła około 23,6°C, a przez mrówkolwy około 36,0°C (Miler i in., 2019). To ogromna różnica jak na dwa pozornie podobne drapieżniki budujące niemal identyczne pułapki. Kolejna różnica dotyczy wilgotności. Obie grupy preferują suchy piasek, ale ich reakcja na wilgoć nie zawsze jest taka sama. Mrówkolwy wydają się nawet bardziej wrażliwe na wilgoć niż piaskolwy i chętniej przenoszą się do całkowicie suchych miejsc. Różnią się także pod względem wykorzystania zasobów pokarmowych. Mrówkolwy są bardziej oportunistyczne i potrafią skuteczniej chwycić większe ofiary, podczas gdy piaskolwy wydają się bardziej wyspecjalizowane w łowieniu mniejszych stawonogów, zwłaszcza małych mrówek (Miler i in., 2018; Scharf i in., 2021a). Dzięki temu obie grupy mogą koegzystować, mimo że na pierwszy rzut oka używają tej samej strategii polowania.

Istnieją też mechanizmy, które mogą częściowo zmniejszać koszty życia w agregacjach wielogatunkowych. Jednym z nich jest tzw. efekt rykoszetu (Blamires, 2020). Jeśli ofierze uda się uciec z jednego lejka, rośnie prawdopodobieństwo, że wpadnie do sąsiedniej pułapki. Oznacza to, że w skupisku blisko położonych lejków nieudany atak jednego drapieżnika może zwiększać szanse innego (Katz i Scharf, 2018). Nie eliminuje to konkurencji, ale pokazuje, że układ

przestrzenny pułapek może mieć zaskakująco złożone konsekwencje.

### KOSZTY SPECJALIZACJI

Piaskolwy są interesujące nie tylko behawioralnie, lecz także fizjologicznie. Jako drapieżniki typu „siedź i czekaj” mają bardzo niski metabolizm w porównaniu z aktywnymi łowcami (Scharf i Dor, 2015; Scharf i in., 2016). To kluczowa adaptacja do środowiska, w którym zdobycz pojawia się nieregularnie i nieprzewidywalnie. Dzięki temu larwy mogą przetrwać bardzo długie okresy głodu. W czasie przedłużonego braku pokarmu ograniczają aktywność, budują mniejsze pułapki lub całkowicie rezygnują z ich konstrukcji. W ciągu dziewięciu tygodni głodówki potrafią stracić średnio około 30% masy ciała, przy czym największy spadek następuje zwykle w pierwszym tygodniu, a później tempo utraty masy maleje. Sugeruje to przejście w bardziej oszczędny tryb funkcjonowania i przypomina proces nazywany w literaturze estywacją, czyli tak zwany sen letni, pozwalający na przetrwanie okresu cechującego się niekorzystnymi warunkami. Większe osobniki lepiej znoszą taki stres: tracą względnie mniej masy i mają wyższe szanse przeżycia (Scharf i Dor, 2015; Scharf i in., 2016).

Ciekawie wygląda reakcja piaskolwów na stres termiczny. U zwierząt tych badano zarówno czas powrotu ze śpiączki wywołanej zimnem, jak i czas regeneracji po szoku cieplnym (Bar-Ziv i Scharf, 2018; Miler i in., 2019). Większa masa ciała sprzyja lepszej odporności na zimno: większe osobniki szybciej wracają do sprawności po wychłodzeniu, z kolei po szoku cieplnym większe larwy mogą potrzebować więcej czasu na regenerację, co pokazuje, że duży rozmiar nie daje automatycznej przewagi we wszystkich sytuacjach. Co ważne, piaskolwy nie wykazują wyraźnej korzystnej aklimatyzacji (Katz i in., 2017b). Utrzymywanie ich w różnych temperaturach nie poprawia późniejszej odporności na zimno ani ciepło, a chroniczny stres cieplny może pogarszać ich sprawność. To dość zaskakujące, bo u wielu innych owadów aklimatyzacja, czyli swego rodzaju przyzwyczajanie się or-

ganizmu do otaczających warunków, odgrywa istotną rolę. U piaskolwów fizjologia wydaje się bardziej sztywna i mniej plastyczna. Podobnie ograniczony okazuje się wpływ stanu odżywienia na odporność na zimno. Nawet długotrwała głodówka nie zmienia istotnie czasu wybudzania ze śpiączki wywołanej zimnem. Najwyraźniej ich niski metabolizm i wysoka tolerancja głodu sprawiają, że mechanizmy odpowiedzialne za przetrwanie wychłodzenia są w dużej mierze niezależne od bieżącej sytości (Scharf i Dor, 2015; Scharf i in., 2016). Jednocześnie sam stres termiczny niesie koszty. Osobniki po szoku zimnym lub cieplnym budują później mniejsze pułapki, co bezpośrednio ogranicza przyszły sukces łowiecki. Stres nie kończy się więc w chwili ustania ekstremum; zostawia ślad w późniejszym zachowaniu (Miler i Scharf, 2022a).

Na tym tle widać, jak silnie fizjologia, zachowanie i ekologia piaskolwów są ze sobą splecione. Ich życie opiera się na delikatnej równowadze między oszczędzaniem energii a koniecznością utrzymania funkcjonalnej pułapki. Sam lejek jest tani w budowie tylko pozornie (Blamires, 2020; Scharf i Dor, 2015; Scharf i in., 2016). Owszem, nie wymaga kosztownej produkcji białkowych nici jak w przypadku sieci u pajaków, ale jeśli deszcz, wiatr albo inne zakłócenia regularnie go niszczą, larwa musi nieustannie inwestować czas i energię w naprawy swojej pułapki. W warunkach głodu czy stresu termicznego taka konieczność ciągłej naprawy może prowadzić do stopniowego wyczerpywania rezerw energetycznych organizmu.

Patrząc całościowo na biologię tych zwierząt, piaskolwy jawią się jako organizmy niezwykle wyspecjalizowane. Są małymi drapieżnikami, ale ich sukces zależy od precyzyjnego dopasowania do drobnych detali środowiska: rozmiaru ziaren piasku, kąta padania słońca, zawilgocenia, podmuchu wiatru, obecności ścian czy poruszania się mrówek. To właśnie dlatego ten niepozorny owad tak dobrze pokazuje, że ekologia nie rozgrywa się wyłącznie na poziomie lasów, pustyń czy miast, lecz także w mikroskali kilku centymetrów. W tej mikroskali architektura pułapki, fizjologia larwy i właściwości podłoża tworzą jeden współzależny system.

I może właśnie dlatego porównanie do *Diuny* przemawia tu tak dobitnie do wyobraźni. Herbert powiększył pustynną logikę życia do rozmiarów kosmicznego mitu, kładąc w swoich opisach silny nacisk na złożone i skomplikowane zależności ekologiczne między organizmami a środowiskiem wysoce niegościnnym dla życia. Piaskolew pokazuje jednak podobną logikę w wersji mikroskopijnej i całkowicie realnej. Tam, gdzie herbertowski czerw pustyni ucieleśnia potęgę pustyni, piaskolew odsłania precyzyjnie konieczną do przetrwania w suchych, nieprzyjaznych środowiskach.

Porównanie z mrówkolwami dodatkowo podkreśla tę lekcję. Obie grupy doszły do podobnego rozwiązania ewolucyjnego, ale każda zrobiła to po swojemu. Mrówkolwy są zwykle bardziej wydajne, bardziej mobilne i lepiej radzą sobie z większymi ofiarami. Piaskolwy są za to bardziej rygorystyczne w doborze drobnoziarnistego, zacienionego i suchego mikrosiedliska oraz znakomicie wykorzystują nisze tworzone przez ludzką infrastrukturę. Współistnienie tych dwóch drapieżników nie wynika więc z prostego podziału „lepszy” i „gorszy”, ale z wielowymiarowego różnicowania nisz: od granulacji podłoża, przez mikroklimat, aż po rozmiar zdobyczy (Bar-Ziv i in., 2018; Devetak i Arnett, 2015; Miler i in., 2018; Miler i in., 2019; Scharf i in., 2021a).

W ostatecznym rozrachunku sukces piaskolwów, zwłaszcza w miastach, można sprowadzić do jednego kluczowego faktu: są to drapieżniki skrajnie wrażliwe na wilgoć, a architektura miejska rozwiązuje ich największy problem ekologiczny (Bar-Ziv i in., 2018; Michaeli i in., 2024; Scharf i in., 2020b; Scharf i in., 2021a). Budynki dostarczają im suchego, zacienionego, osłoniętego i stabilnego świata, którego w naturze jest stosunkowo niewiele. Miasta, jako wyspy ciepła, zapewniają im też stosunkowo wyższe temperatury niż otaczające rejony. Dzięki temu larwy te mogą działać niemal bez przerw, utrzymywać pułapki w dobrej kondycji i wykorzystywać obfitość drobnych ofiar. Piaskolwy nie tyle „przystosowały się” do miasta w nowoczesnym sensie, ile raczej odnalazły w nim środowisko dziwnie podobne do tego, którego potrzebowały od zawsze.

## PERSPEKTYWY DALSZEGO ROZWOJU BADAŃ

W kolejnych badaniach warto skupić się przede wszystkim na mechanizmach percepcji środowiska u piaskolwów, zwłaszcza na sposobie wykrywania wilgotności, struktury podłoża, drgań oraz lokalnych różnic mikroklimatycznych. Istotnym kierunkiem pozostaje także lepsze zrozumienie, w jaki sposób zmienność warunków w skali mikro wpływa na dynamikę populacji tych zwierząt w siedliskach naturalnych i zurbanizowanych. Tego rodzaju badania mogą nie tylko pogłębić wiedzę o ekologii silnie wyspecjalizowanych drapieżników, ale również pomóc lepiej zrozumieć, jak drobnoskalowe cechy środowiska kształtują funkcjonowanie organizmów w krajobrazie przekształconym przez człowieka. Dodatkowo słabo poznana pozostaje taksonomia piaskolwów, wśród których wiele gatunków zdaje się czekać na odkrycie oraz formalne opisy. Utrudnia to studia nad zróżnicowaniem międzygatunkowym w zakresie ich biologii i ekologii.

## OŚWIADCZENIA AUTORÓW

Wszyscy autorzy deklarują wkład w powstawanie artykułu, zaakceptowali kolejność autorów i ostateczną wersję artykułu. Autorzy deklarują brak konfliktu interesów.

## BIBLIOGRAFIA

- Adar, S., Dor, R., 2018. Mother doesn't always know best: Maternal wormlion choice of oviposition habitat does not match larval habitat choice. *Behavioural Processes* 147, 1–4.  
<https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.12.002>
- Adar, S., Dor, R., Scharf, I., 2016a. Habitat choice and complex decision making in a trap-building predator. *Behavioral Ecology* 27, 1491–1498.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/arw071>
- Adar, S., Scharf, I., Dor, R., 2016b. The effect of previous experience on trap construction and movement distance in a pit-building predator. *The Science of Nature* 103, 83.  
<https://doi.org/10.1007/s00114-016-1405-9>

- Bar-Ziv, M.A., Bega, D., Subach, A., Scharf, I., 2019. Wormlions prefer both fine and deep sand but only deep sand leads to better performance. *Current Zoology* 65, 393–400.  
<https://doi.org/10.1093/cz/zoy065>
- Bar-Ziv, M.A., Scharf, I., 2018. Thermal acclimation is not induced by habitat-of-origin, maintenance temperature, or acute exposure to low or high temperatures in a pit-building wormlion (*Vermileo* sp.). *Journal of Thermal Biology* 74, 181–186.  
<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.03.024>
- Bar-Ziv, M.A., Subach, A., Hirsch-Ionescu, A., Belmaker, J., Zweifler, A., Scharf, I., 2018. Comparison of wormlions and their immediate habitat under man-made and natural shelters: Suggesting factors making wormlions successful in cities. *Zoology* 130, 38–46.  
<https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.08.004>
- Blamires, S.J., 2020. Biomechanical costs and benefits of sit-and-wait foraging traps. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 66, 5–14.  
<https://doi.org/10.1163/22244662-20191056>
- Devetak, D. 2008. Substrate particle size-preference of wormlion *Vermileo vermileo* (Diptera: Vermileoidea) larvae and their interaction with antlions. *European Journal of Entomology* 105, 631–635.  
<https://doi.org/10.14411/eje.2008.085>
- Devetak, D., Arnett, A.E., 2015. Preference of antlion and wormlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae; Diptera: Vermileoidea) for substrates according to substrate particle sizes. *European Journal of Entomology* 112, 500–509.  
<https://doi.org/10.14411/eje.2015.052>
- Dor, R., Rosenstein, S., Scharf, I., 2014. Foraging behaviour of a neglected pit-building predator: The wormlion. *Animal Behaviour* 93, 69–76.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.04.020>
- Herbert, F., 1965. Dune. Vol. 1. Przeł. M. Marszał, 2026. Diuna. Dom Wydawniczy REBIS.
- Katz, N., Shavit, R., Pruitt, J.N., Scharf, I. 2017a. Group dynamics and relocation decisions of a trap-building predator are differentially affected by biotic and abiotic factors. *Current Zoology* 63, zow120.  
<https://doi.org/10.1093/cz/zow120>
- Katz, N., Pruitt, J.N., Scharf, I., 2017b. The complex effect of illumination, temperature, and thermal acclimation on habitat choice and foraging behavior of a pit-building wormlion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 71, 137.  
<https://doi.org/10.1007/s00265-017-2362-9>
- Katz, N., Scharf, I., 2018. Habitat geometry and limited perceptual range affect habitat choice of a trap-building predator. *Behavioral Ecology* 29, 958–964.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/ary046>
- Katz, N., Subach, A., Pruitt, J.N., Scharf, I., 2016. Habitat preference of wormlions and their behavioural repeatability under illumination/shade conditions. *Ecological Entomology* 41, 716–726.  
<https://doi.org/10.1111/een.12347>
- Kehlmaier, C., 2021. DNA barcoding reveals an unexpected diversity in Old World Vermileoidea (Insecta: Diptera). *Bonn Zoological Bulletin* 70, 339–349.  
<https://doi.org/10.20363/BZB-2021.70.2.339>
- Michaeli, N., Nadu, Y., Subach, A., Scharf, I., 2024. Pit builders are assisted by walls to find suitable sites for pit construction but are slowed down by obstacles and their initial distance from the destination. *Ecological Entomology* 49, 939–948.  
<https://doi.org/10.1111/een.13368>
- Miler, K., Scharf, I., 2022a. Convergent evolution of antlions and wormlions: Similarities and differences in the behavioural ecology of unrelated trap-building predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 76, 12.  
<https://doi.org/10.1007/s00265-021-03106-0>
- Miler, K., Scharf, I., 2022b. Wind impairs pit trap construction and hunting success in a pit-building predator. *Journal of Zoology* 317, 185–194.  
<https://doi.org/10.1111/jzo.12973>
- Miler, K., Scharf, I., 2023. Behavioral differences between pit-building antlions and wormlions suggest limits to convergent evolution. *Integrative Zoology* 18, 710–719.  
<https://doi.org/10.1111/1749-4877.12654>
- Miler, K., Yahya, B.E., Czarnoleski, M., 2018. Different predation efficiencies of trap-building larvae of sympatric antlions and wormlions from the rainforest of Borneo. *Ecological Entomology* 43, 255–262.  
<https://doi.org/10.1111/een.12495>
- Miler, K., Yahya, B.E., Czarnoleski, M., 2019. Substrate moisture, particle size and temperature preferences of trap-building larvae of sympatric antlions and wormlions from the rainforest of Borneo. *Ecological Entomology* 44, 488–493.  
<https://doi.org/10.1111/een.12725>

- Nagatomi, A., Yang, C., Yang, D., 1999. The Chinese species and the world genera of Vermileonidae (Diptera). *Tropics – Monograph Series* No. 1, 1–154.
- Scharf, I., Daniel, A., MacMillan, H.A., Katz, N., 2016. The effect of fasting and body reserves on cold tolerance in 2 pit-building insect predators. *Current Zoology* 63, zow049.  
<https://doi.org/10.1093/cz/zow049>
- Scharf, I., Dor, R., 2015. The effects of starvation and repeated disturbance on mass loss, pit construction, and spatial pattern in a trap-building predator. *Ecological Entomology* 40, 381–389.  
<https://doi.org/10.1111/een.12196>
- Scharf, I., Gilad, T., Bar-Ziv, M.A., Katz, N., Gregorian, E., Pruitt, J. N., Subach, A., 2018. The contribution of shelter from rain to the success of pit-building predators in urban habitats. *Animal Behaviour* 142, 139–145.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.06.010>
- Scharf, I., Gilad, T., Taichman, Y., Subach, A. 2021a. Urban pit-building insects are attracted to walls for multiple reasons. *Biology* 10, 635.  
<https://doi.org/10.3390/biology10070635>
- Scharf, I., Reshef, M.H., Avidov, B., Ovadia, O., 2021b. Evidence for competition and cannibalism in wormlions. *Scientific Reports* 11, 12733.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-92154-7>
- Scharf, I., Samocha, Y., Katz, N., 2020a. Limited perceptual range and presence of conspecifics both affect the ability of pit-building wormlions to choose favorable microhabitats. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 66, 48–56.  
<https://doi.org/10.1163/22244662-20191054>
- Scharf, I., Silberklang, A., Avidov, B., Subach, A., 2020b. Do pit-building predators prefer or avoid barriers? Wormlions' preference for walls depends on light conditions. *Scientific Reports* 10, 10928.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-67979-3>