



Univerza v Mariboru

Fakulteta za naravoslovje
in matematiko

Oddelek za biologijo

MAGISTRSKO DELO

Tadeja Bantan

Maribor, avgust 2020



Univerza v Mariboru

Fakulteta za naravoslovje
in matematiko

Oddelek za biologijo

Tadeja Bantan

**VPLIV BIOTSKIH IN ABIOTSKIH
DEJAVNIKOV NA IZBIRO HABITATA PRI
LIČINKAH DVEH VRST VOLKCEV
(NEUROPTERA, MYRMELEONTIDAE)**

Mentorica: doc. dr. Vesna Klokočovnik

Somentor: red. prof. dr. Dušan Devetak

Maribor, avgust 2020

Vpliv biotskih in abiotskih dejavnikov na izbiro habitata pri ličinkah dveh vrst volkcev (Neuroptera, Myrmeleontidae)

Povzetek

Preučevali smo izbiro habitata pri ličinkah dveh vrst volkcev lijakarjev, *Myrmeleon formicarius* in *Euroleon nostras*. Izbira primernege mesta za gradnjo lijaka je zelo pomembna in odvisna od različnih dejavnikov. Raziskali smo preferenco do habitata na osnovi različnih abiotskih in biotskih dejavnikov, kot so zrnastost substrata, vlaga, vpliv osvetljenosti ter prisotnosti drugega osebka. Ličinke so izbirale med štirimi različnimi granulacijami peska. Za najustreznejšo sta obe vrsti izbrali granulacijo peska z zrnastostjo od 230-540 μm . Nadalje smo ugotavljali, katera granulacija je druga in tretja najbolj ustrezna izbira, v kolikor je ustreznejša navlažena. Ličinke obeh vrst so kazale podobno preferenco do granulacij peska, od G2 (230-540), nato G1 (110-230 μm) ali G3 (540-1000 μm). Ličinkam ne ustreza granulacija G4 (1000-1540 μm). Ugotovili smo, da oba dejavnika, vlažnost substrata in granulacija, vplivata na izbiro substrata pri ličinkah. Nadalje smo preverili, kako na ličinke vplivata sprememba osvetljenosti in prisotnost drugega osebka. Večina ličink *E. nostras* je zgradila lijak v osenčenem delu posode, ob prisotnosti drugega osebka, tudi v primerih, ko sta v posodi bila dva osebka iste ali različnih vrst. Predvidevamo, da so za vrsto pomembnejši abiotski dejavniki v habitatu, manj pa interakcije. V nasprotju so ličinke *M. formicarius* kazale preferenco do osvetljenega dela ter večje oddaljenosti od drugega osebka, zato so ličinke v parih gradile lijake tudi na osenčenem delu posode. Predvidevamo, da interakcije in posledično kompeticija med osebki močnejše prizadeneta ličinke vrste *M. formicarius*.

Ključne besede: volkci, *Euroleon nostras*, *Myrmeleon formicarius*, vlaga, granulacija peska, osvetljenost, interakcija, izbira habitata

Effect of biotic and abiotic factors on habitat choice in two species of antlions (Neuroptera, Myrmeleontidae)

Abstract

The choice of the appropriate habitat is important for sedentary predators such as antlion larvae. In this study, we investigated the habitat choice of larvae of the two antlion species, *Euroleon nostras* and *Myrmeleon formicarius*, depending on various factors, such as substrate particle size, moisture, exposure to light and the presence of another specimen. Larvae were offered substrate with four different particle sizes and for both species the most appropriate substrate is G2 (230-540 μm). Furthermore, we were trying to find out which substrate is the second and the third most appropriate if the suitable one is not available, is humidified. Both species showed similar preference to sand granulation, from G2 (230-540 μm), then G1 (110-230 μm) or G3 (540–1000 μm). G4 (1000-1540 μm) is not suitable for any of the species. Both abiotic factors, moist and granulations, are important for the choice of habitat. In addition, we were researching the effect of light/shadow conditions and the presence of another specimen on the habitat choice in both species. We found out that *E. nostras* larvae prefer shadow conditions and in the presence of other specimen larvae prefer to choose the best conditions according to abiotic factors despite the possible interactions. In contrast, *M. formicarius* showed a preference for the illuminated part of the dish and the preference for distance from specimen in pair. According to this, some larvae constructed pits in non-preferred or shadowed parts of the dish. We, therefore, hypothesize that interactions, and consequently competition between species strongly affect *M. formicarius* species.

Keywords: antlions, *Euroleon nostras*, *Myrmeleon formicarius*, moisture, sand granulation, light, interactions, habitat selection

KAZALO VSEBINE

1 UVOD.....	1
1.1 Opis družine Myrmeleontidae.....	1
1.2 Izbira habitata pri ličinkah volkcev.....	3
1.3 Interakcije med ličinkami volkcev.....	6
2 NAMEN IN HIPOTEZE MAGISTRSKE NALOGE.....	10
3 MATERIALI IN METODE.....	11
3.1 Terensko delo.....	11
3.2 Laboratorijsko delo.....	13
3.2.1 Vpliv granulacije in vlage na izbiro habitata.....	13
3.2.2 Vpliv osvetljenosti ter prisotnosti drugega osebka na izbiro habitata.....	15
3.3 Analiza in statistična obdelava podatkov.....	16
4 REZULTATI.....	18
4.1 Vpliv granulacije in vlage na izbiro habitata.....	18
4.2 Vpliv osvetljenosti ter prisotnosti drugega osebka na izbiro habitata.....	22
5 DISKUSIJA.....	27
5.1 Vpliv granulacije na izbiro habitata.....	27
5.2 Izbira habitata glede na navlaženost substrata.....	28
5.3 Vpliv osvetljenosti ter prisotnosti drugega osebka na izbiro habitata.....	30
6 ZAHVALA.....	34
7 VIRI IN LITERATURA.....	35
8 PRILOGE.....	44

KAZALO SLIK

Slika 1: Habitat vrste <i>E. nostras</i> na Boču (foto V. Klokočovnik).....	12
Slika 2: Habitat vrste <i>M. formicarius</i> na Boču (foto: V. Klokočovnik).....	12
Slika 3: Razporeditev štirih granulacij kremenčevega peska v posodi (foto T. Bantan).....	14
Slika 4: Postavitev poskusa pri izbiri habitata glede na osvetljenost (foto T. Bantan).....	15
Slika 5: Izbira granulacije za gradnjo lijaka pri vrsti <i>E. nostras</i> (EN) ter <i>M. formicarius</i> (MF).....	18
Slika 6: Razlike v velikosti lijakov zgrajenih v posameznih granulacijah pri ličinkah vrst <i>M. formicarius</i> in <i>E. nostras</i> . Grafi prikazujejo minimum, prvi kvartil (Q1), mediana (Q2), tretji kvartil (Q3) in maksimum vzorca.....	21
Slika 7: Velikost zgrajenih lijakov v kontrolnem poskusu v granulaciji G2 za <i>M. formicarius</i> in <i>E. nostras</i>	22
Slika 8: Premeri obeh vrst v kontrolnem poskusu osvetljenosti ter med interakcijo ličink obeh vrst (en_kont in mf_kont = lijaki zgrajeni v kontroli; en_inter in mf_inter = lijaki zgrajeni v interakciji).....	24
Slika 9: Izbira preferenčnega habitata <i>E. nostras</i> (EN_kont), sprememba pogojev ter razporeditev <i>M. formicarius</i> (MF_izbira) ob prisotnosti <i>E. nostras</i> (EN_sprem).....	25
Slika 10: Izbira preferenčnega habitata <i>M. formicarius</i> (MF_kont), sprememba pogojev ter razporeditev <i>E. nostras</i> (EN_izbira) ob prisotnosti <i>M. formicarius</i> (MF_sprem).....	26

KAZALO TABEL

Tabela 1: Razporeditev ličink <i>M. formicarius</i> (%) glede na navlaženost substrata.....	19
Tabela 2: Razporeditev ličink <i>E. nostras</i> (%) glede na navlaženost substrata.....	19
Tabela 3: Razporeditev dveh ličink <i>E. nostras</i> glede na osvetljenost (n = 20 parov).....	23
Tabela 4: Razporeditev dveh ličink <i>M. formicarius</i> glede na osvetljenost (n = 20 parov).....	23
Tabela 5: Razporeditev ličink dveh vrst <i>M. formicarius</i> in <i>E. nostras</i> glede na osvetljenost (n = 20 parov).....	23

1 UVOD

1.1 Opis družine Myrmeleontidae

Red Neuroptera (pravi mrežekrilci) obsega 16 družin (Aspöck in Aspöck, 2007; Zimmermann in sod., 2019). Myrmeleontidae (volkci) so največja družina, s približno 2000 opisanimi vrstami, ki so razširjene po vsem svetu (Stange, 2004; Machado in sod., 2019).

Za volkce je značilna popolna preobrazba. Poteka v štirih stopnjah, od jajčeca, ličinke, bube do odrasle živali. Odrasli volkci so aktivni ponoči, so slabi letalci, s kratko življenjsko dobo okrog 20-30 dni (Wilson, 1974). Njihova primarna vloga je razmnoževanje. Po parjenju samice odlagajo jajčeca v peščen substrat. Razvoj ličink vključuje tri stadije in je najdaljši, ter traja od enega do treh let. Čas razvoja je odvisen od več dejavnikov, tako abiotičnih (npr. pogosta deževna obdobja) kot biotičnih (npr. količina plena) (Mansell, 1986; Gotelli, 1997). Ličinke se med stadiji morfološko razlikujejo v velikosti. Ko ličinka v zadnjem stadiju doseže dovolj veliko maso, sprede kokon iz svilenih nitk iz Malpighijevijevih cevok, na lepljive nitke pa se nalepijo peščena zrnca, tako, da ima kokon videz peščene kroglice. V kokonu se ličinka zabubi (Devetak, 2003).

Medtem ko so vse ličinke volkcev plenilci, so odrasli večinoma plenilci, nekatere vrste pa tudi palinofagi, kar pomeni, da se hranijo tudi s pelodom (Stange, 1970; Stelzl in Gepp, 1990; Devetak in Klokočevnik, 2016; Zimmermann in sod., 2019). Ličinke so oportunistični plenilci, večinoma se hranijo z manjšimi nevretenčarji, najpogosteje z mravljami (Scharf in Ovadia, 2006; Scharf in sod., 2011). Volkci imajo različne strategije lova plena, najbolj so le-te poznane pri ličinkah, ki se nahajajo v pesku (psamofilne vrste) (Mansell, 1996). Nekatere vrste za lov plena gradijo pasti, druge ne. Takih, ki gradijo pasti je približno 10 % (Gepp, 2010) in so tako imenovani lijakarji. Plena ne

zasledujejo, temveč nanj čakajo na ustreznem mestu. Ko se ličinka izleže iz jajčeca izkoplje lijakasto past v suh substrat, pogosto na mestih zaščitenih pred vetrom in dežjem. Past ima strm naklon, zaradi katerega plen težko pobegne (Lucas, 1989; Botz in sod., 2003; Devetak in sod., 2020). Gradijo jo s spiralnim zadenjskim premikanjem, medtem pa odmetavajo pesek s pomočjo nog, glave in čeljusti (Youthed in Moran, 1969; Klokočovnik in sod., 2012). Po končani gradnji pasti ličinke na plen čakajo na njenem dnu, delno ali v celoti skrite pod peskom. Močne čeljusti jim služijo tudi za zagrabitve plena. Skozi čeljusti v plen izločijo strup ter prebavne encime, nato vsebino plena posesajo. Usta, ki so pod čeljustmi, so v obliki majhne reže in nimajo več funkcije (Mansell, 1986). Vsa hrana pride v telo ličinke skozi čeljusti, tako ne zaužijejo nobenih trdnih delcev in tekom stadija ličinke ne iztrebljajo (Griffiths, 1980; Zimmermann in sod., 2019).

Ličinke volkcev redko zamenjajo lokacijo prežanja. Volkci določenih vrst se pogosteje prestavljajo (relocirajo) kot drugih, nekatere pa na mestu ostanejo tudi do sestradanja (Matsura in Murao, 1994). Relokacijo omejuje veliko dejavnikov, zlasti visoki energetski stroški, ki s prestavljanjem vključujejo gradnjo nove pasti (Lucas, 1985), kot tudi kanibalizem in nevarnost pred plenilci (Barkae in sod., 2014; Barkae in sod., 2017). Zaradi pomanjkanja hrane se razvoj ličink lahko precej podaljša in lahko traja tudi do treh let (Griffiths, 1980). Tudi v primeru pomanjkanja hrane lahko volkci preživijo daljše časovno obdobje brez hrane, kar jim omogoča upočasnitev metabolnih in respiratornih procesov, kar je pogosta značilnost sedentarnih plenilcev, tudi pajkov (Riechert in Luczak, 1982; Lucas, 1985; Simpson, 1995; Perry in Pianka, 1997).

Druga strategija lova plena pri ličinkah volkcev je brez pasti. Takšne so vrste nelijakarjev, ki na plen prežijo zakopane tik pod površino substrata. Medtem ko lijakarji poseljujejo večinoma peščene habitate, najdemo nelijakarje tudi v drugačnih habitatih, na primer v drevesnih luknjah (Mansell, 1996). Zaradi sedentarnega načina življenja je izbira primerne habitata za uspešen lov pri ličinkah zelo pomembna, saj je od tega odvisen njihov fitnes (Griffiths, 1980).

1.2 Izbira habitata pri ličinkah volkcev

Izbira primerne habitata lahko poveča možnosti za preživetje in razmnoževanje posameznikov. Vsaka vrsta živi v heterogenem okolju, v katerem so nekateri habitati bolj ustrezni kot drugi. Primernost habitata določajo hrana, ustrezna podlaga, prisotnost plenilcev in kompetitorjev ter drugi abiotski in biotski dejavniki (Tome, 2006).

Živali običajno izberejo habitate, mesta za razmnoževanje ali partnerje, s primerjavo več razpoložljivih alternativ in izberejo najustreznejši habitat glede na stroške in koristi (Farji-Brener, 2003; Adar in sod., 2016). Omenjeno je še posebej pomembno za sedentarne živali (angl. *sit-and-wait animals*), ki so vezane na določene habitate in se le malo prestavljajo (Scharf in sod., 2011). Ličinke volkcev (*Myrmelontidae*) in črvastih volkcev (*Vermileonidae*) so primer takšnih živali, ki so relativno sedentarne, vendar imajo mobilne odrasle. Glede na sedentarno naravo ličink in njihovo omejeno gibanje je pomembno, da že odrasla samica med leženjem jajčec izbere ustrezen habitat (Matsura in sod., 2005), s čimer poveča fitnes potomcev, torej ličink. Tako samice in ličinke preferirajo podobne mikrohabitatske, lahko pa ličinke do neke mere »popravijo« napačno odločitev samic s tem, da se v svojih zmožnostih prestavijo na ustrežnejše mesto, ki je bolj primerno, kar poveča njihov fitnes (Matsura in sod., 2005; Scharf in Ovadia, 2006).

V času svojega življenja posamezniki dobijo pomembne informacije o ustreznosti habitata, zato predhodni uspeh v parjenju ali hranjenju pomembno vpliva na odločitev o tem, ali se vrniti v določen habitat ali ne (Barron, 2001). Ne glede na njihovo omejeno mobilnost se sedentarni organizmi lahko uspešno spopadejo z večino manjših kratkoročnih sprememb v habitatu (Rosenzweig, 1981), posledično lahko prilagoditve na takšne spremembe ali suboptimalne pogoje prispevajo k izboljšanju učinkovitosti v manj primernih habitatih (Katz in sod., 2017).

Med ličinkami volkcev so izrazito sedentarne tiste, ki za lov plena gradijo pasti in se tudi manj prestavljajo, zato je od izbire ustreznega substrata odvisno njihovo preživetje (Lucas, 1986, Matsura in Takano, 1989; Linton in sod., 1991; Botz in sod., 2003; Devetak in sod., 2005; Barkae in sod., 2010).

Na izbiro habitata pri ličinkah volkcev vpliva več dejavnikov, kot so velikost delcev substrata (Lucas, 1986, Matsura in Takano, 1989; Linton in sod., 1991; Botz in sod., 2003; Devetak in sod., 2005; Barkae in sod., 2010; Devetak in Arnett, 2015), gostota (Devetak in sod., 2012) in globina substrata (Loria in sod., 2008; Scharf in sod., 2009), motnje v habitatu (Gotelli, 1993; Barkae in sod., 2010), fotoperioda (Scharf in sod., 2008a), prisotnosti sence (Topoff, 1977; Scharf in sod., 2008b), temperatura podlage (Marsh, 1987; Ábrahám, 2003), dež in vlaga (Gotelli, 1993; Morrison, 2004), gostota plena ter gostota osebkov iste ali različnih vrst v habitatu (Griffiths, 1980).

Zagotovo je substrat eden izmed pomembnejših abiotskih dejavnikov, vendar pa posamezni dejavniki različno vplivajo na različne vrste. Raziskave so pokazale, da ličinke lijakarjev za gradnjo pasti izbirajo substrate z manjšimi delci (Devetak in sod., 2005). Devetak in Arnett (2015) sta z analizo peska iz habitatov več vrst prikazala, da na mestih, kjer najdemo lijakarje, v substratu prevladujejo delci z manjšo zrnastostjo. Velikost delcev substrata vpliva na njihovo vedenje, kot tudi na obliko pasti (Klokočovnik in sod., 2012; Devetak in sod., 2020). Pasti zgrajene v finejšem pesku, so bolj učinkovite, saj zaradi strmega naklona lijaka plen težje pobegne (Lucas, 1982; Fertin in Casas, 2006; Devetak in sod., 2014; Humeau in sod., 2019). Ker manjši delci prispevajo k večji stabilnosti lijaka, lahko volkci z uporabo finih delcev gradijo globlje lijake (Wilson 1974; Griffiths, 1980, 1986; Devetak in sod., 2020). Premikanje je lažje med manjšimi delci, zato ličinke volkcev med gradnjo v finem pesku porabijo manj energije. Starejše in novejša študija kažejo na to, da si vrsta *E. nostras* in po vsej verjetnosti tudi druge vrste, ki gradijo lijake na zaščitenih mestih, izbirajo habitate z

manj hrane, optimalnim substratom in optimalnimi toplotnimi pogoji. Vrste, ki se pojavljajo v odprtih habitatih, kot na primer *Myrmeleon bore* ali *Myrmeleon formicarius*, pa naj bi izbirale habitate z več razpoložljivega plena, ekstremnimi toplotnimi pogoji ali bolj grobim peskom (Abraham, 2003).

Freire in Lima (2019) sta pri vrsti *Myrmeleon brasiliensis* raziskala vpliv dežja na izgradnjo lijaka, na območju brazilske savane, kjer se izmenjujejo deževna in sušna obdobja, z menjavanjem obdobji pa so opazne tudi razlike v številčnosti populacije in stopnji razvoja pri tej vrsti. V suhi sezoni je bilo več ličink v tretjem larvalnem stadiju, v deževnem obdobju pa so našli več ličink v prvem stadiju in na splošno manjše število osebkov. Kot že omenjeno zgoraj, se lahko razvoj ličink podaljša zaradi različnih abiotičnih dejavnikov v okolju. Laboratorijske raziskave so pokazale, da vlažna tla vplivajo na obliko pasti, saj so bile v namočenem substratu pasti manjše, medtem ko so ličinke v kontrolnem poskusu (ki je predstavljal sušne razmere) nadaljevale z gradnjo pasti brez sprememb v velikosti lijaka. Avtorja Freire in Lima (2019) sta zaključila, da različne sezone vplivajo na ličinke te vrste. Kratkoročen vpliv se kaže v redkejši izgradnji pasti, dolgoročni vpliv pa lahko povezujemo s fenologijo oziroma življenjskim ciklom ličink.

Scharf in sod. (2008 a, b) so raziskovali izbiro habitata glede na osvetljenost pri vrsti *M. hyalinus*. Ličinke naj bi plen lovile čez dan in se prestavljale ponoči, saj so s tem manj vidne plenilcem. V svetlobnih razmerah so se ličinke manjkrat prestavljale, zgradile več lijakov z večjim premerom. Ulov plena se med obema abiotičnima dejavnikoma ni razlikoval. Ko so imele ličinke na voljo svetel in osenčen habitat, so v večini izbrale slednjega. Tiste ličinke, ki so izbrale temne habitate, so bile v povprečju večje kot tiste, ki so preferirale svetlejše habitate. Ugotovili so, da imajo večje ličinke večje zaloge maščobe in si lahko privoščijo zmanjšanje aktivnosti (verjetno zato, da povečajo varnost). Raziskali so tudi povezavo med preferenco na svetlobo ter globino substrata (kar lahko vpliva na možnost izmikanja plenilcem). Raziskave so pokazale, da je bil odziv na svetlobne razmere veliko bolj izrazit, ne pa tudi na globino peska.

Pri izbiri habitata pa je potrebno upoštevati še druge dejavnike. Pogosto lahko motivacija za hranjenje, kadar so živali lačne, zabriše preferenco do svetlobnih pogojev. Na primer, pri skakačih (Collembola) je lakota oslabila preferenco do sence, zato so živali iskale hrano tudi po osvetljenih delih habitata, kljub večjemu tveganju pred plenilci (Dromph, 2003). Omenjeno kaže na to, da moramo pri proučevanju katerega koli dejavnika upoštevati ali izključiti nekatere druge dejavnike, ki bi lahko vplivali na rezultate raziskav. Na primer, Klokočovnik in sod. (2016) so ugotovili, da temperatura pomembno vpliva na velikost lijaka pri volkcih. V manj optimalnih razmerah, pri nižji temperaturi, so volkci gradili manjše lijake v enakem substratu kot pa pri optimalni temperaturi. Spremenilo se je tudi njihovo vedenje.

1.3 Interakcije med ličinkami volkcev

Eden izmed pomembnih biotskih dejavnikov na izbiro habitata je prisotnost drugih osebkov, ki živijo v habitatu, bodisi iste vrste ali druge vrste (Griffiths, 1980), saj so v nekem ekosistemu osebki neprestano v interakcijah. Ločimo znotrajvrstne (intraspecifične) in medvrstne (interspecifične) interakcije. Te so lahko dolgoročne, ko se osebki sočasno pojavljajo v istem habitatu in so v medsebojni interakciji dlje časa, ali pa so kratkotrajen pojav, na primer interakcija med plenom in plenilcem. Na obliko interakcije med organizmi vpliva več dejavnikov, na primer gostota in struktura populacije, življenjska strategija vrste, dostopnost hrane, struktura habitata in podobno (Tome, 2006; Wiens, 2011; Lima, 2016).

Običajno so interakcije bolj pogoste pri večji gostoti vrste in postanejo intenzivnejše z večjim prekrivanjem niš pri različnih vrstah (Griffiths, 1992, 1993; Day in Zalucki, 2000; Barkae in sod., 2014). V takšnih pogojih osebki tekmujejo za iste vire v okolju in je kompeticija ena izmed prevladujočih interakcij. Rezultat je nižji fitnes za oba kompetitorja. Kaže se v zmanjšanem preživetju posameznika ali populacije in manjši stopnji rasti, saj se zaradi manj hrane in dodatne porabe energije konkurenca za vire poveča, s tem pa se poveča tudi razvojni čas (Gotelli, 1997; Lubin in sod., 2011).

Kompetitorji lahko tekmujejo posredno, kadar ne pridejo v stik, tekmujejo pa za iste omejene vire v okolju. Takšno kompeticijo imenujemo posredna kompeticija (ang. *exploitation competition*). Lahko pa so v neposrednem ali direktnem stiku, v tem primeru gre za neposredno ali interferenčno kompeticijo (*interference competition*), ki se kaže v obliki teritorialnosti, agresije, kanibalizma in plenilstva in v vseh primerih lahko pride do smrti enega osebkov (Schoener, 1983; Denno in sod., 2004; Tome, 2006). Oblika interferenčne kompeticije je tudi znotrajcehovsko plenilstvo (angl. *intraguild predation*), kar pomeni ubiti in pojesti osebkov druge vrste, ki na podoben način izkorišča iste vire, torej ta drugi osebek predstavlja tudi direktnega kompetitorja. Plenjenje takšnega osebkov pomeni zmanjšanje kompeticije za skupne dobrine, plenilec pa ima takojšnjo energetska korist za rast, preživetje in reprodukcijo (Polis in sod., 1989; Polis in Holt, 1992). Interferenčna kompeticija posredno in neposredno vpliva na velikost in strukturo populacije ter na stabilnost in obstoj različnih vrst v okolju (Polis in Holt, 1992). Ta interakcija se stopnjuje z gostoto populacije (Polis in sod., 1989; Polis in Holt, 1992). Prejšnje študije (Polis in sod., 1989; Polis in Holt, 1992) so pokazale, da se interferenčna kompeticija pogosteje pojavi, ko je prisotna razlika v velikosti osebkov med vrstami. Manjši osebkovi ali nižji razvojni stadiji so običajno plen večjih osebkov, saj so večji osebkovi močnejši, imajo »večje orožje« za boj in dlje držijo v boju zaradi proporcionalno večje količine energijskih rezerv v telesu.

Takšne direktne interakcije pogosto populacije delijo na velike, dobro hranjene, hitro rastoče ter na manjše, slabše hranjene, počasi rastoče. Večje ličinke se zabubijo prej kot manjše. Torej se večje ličinke prej razvijejo, imajo večje maščobne rezerve, razvijejo se večji odrasli osebkovi, ki ležejo večja jajčeca (Griffiths 1985). Znano je torej, da so v večini primerov manjši osebkovi bolj prizadeti kot večji, torej učinek kompeticije ni vedno simetričen. Nekatere vrste poiščejo ustrežnejši habitat zaradi prisotnosti druge, kompeticijsko močnejše vrste, torej kompeticija dolgoročno vpliva na razširjenost vrst v habitatu (Polis, 1981; Griffiths, 1992; Tome, 2006).

Interferenčna kompeticija je bila opažena pri več skupinah sedentarnih plenilcev, kot so pajki (Riechert, 1978; Wise, 2006), mladoletnice (Gribbin in Thompson, 1990; Sniegula in sod., 2019), črvasti volkci (Adar in sod., 2016; Katz in sod., 2017; Miler in sod., 2019) in tudi ličinke volkcev (Ovadia in sod., 2020).

Tako ličinke volkcev, kot tudi ostali sedentarni plenilci, so prostorsko omejeni na določena mesta v habitatu, kjer je številčnost plena lahko majhna in nepredvidljiva, poleg tega je ustrezen habitat omejen, gostota osebkov pa velika (Lucas, 1985; Griffiths, 1986; Gotelli, 1993). V takšnih pogojih se možnost kompeticije poveča (Lucas, 1989; Gotelli, 1997, Hickerson in sod., 2018).

Pri volkcih so najpogosteje opazovali neposredne interakcije, ki so se kazale v obliki lučanja peska v lijakke sosednjih ličink (Griffiths, 1991; Barkae in sod. 2010). Zaradi tega se pogosto razdalja med lijakki sosednjih ličink veča (Day in Zalucki, 2000), kar pomeni, da se ličinke pogosteje predstavljajo (Matsura in Takano, 1989; Griffiths, 1992; Day in Zalucki, 2000; Barkae in sod., 2010). To posledično pomeni tudi, da se poveča verjetnost kanibalizma in znotrajcehovskega plenilstva. Kljub temu, da so lijakarji sedentarne narave, je pogostost kanibalizma in plenilstva lahko torej precej velika v gosto naseljenih populacijah (Barkae in sod., 2014). Na gosto naseljenih mestih pa lahko ličinke tudi prilagodijo svoje vedenje v obliki izgradnje manjših lijakov (Devetak, 2000; Scharf in sod., 2009) ali lijakov sploh ne gradijo (Griffiths 1991, 1992; Barkae in sod., 2010). Kot omenjeno zgoraj, lahko preživijo daljše obdobje brez lijaka oziroma hrane, če to pomeni večjo možnost za preživetje (Lucas, 1985).

Griffiths (1991, 1992) ter Klokočovnik in sod. (2020) so opazili posebne vedenjske vzorce med ličinkami v interakciji. Volkci izkazujejo teritorialnost, kar so kazali s preganjanjem drugi osebkov iste ali druge vrste iz območja mesta lijaka, nato pa so se vrnili v svoj lijak. V kontekstu teritorialnega vedenja so prisotni še drugi vedenjski vzorci pri ličinkah, kot so soočenje (angl. *challenge*), nastopaštvo oziroma razkazovanje (angl. *display*), kot je namerno približevanje ene larve proti drugi, tudi v lijak.

Po drugi strani Heinrich in Heinrich (1984) pri vrsti *Myrmeleon immaculatus* opisujeta izogibanje lijakom drugih ličink med prestavljanjem, kar je zmanjšalo verjetnost kanibalizma. Vpliv kompeticije na posamezne vrste je od vrste do vrste različen, prav tako pa je kompeticija odvisna od dejavnikov v okolju.

2 NAMEN IN HIPOTEZE MAGISTRSKE NALOGE

Namen magistrske naloge bo raziskati izbiro habitata pri ličinkah volkcev v različnih pogojih. V ta namen bomo preverili izbiro habitata v odvisnosti od različnih abiotskih in biotskih dejavnikov. Predvsem nas zanima, kakšen habitat bodo ličinke izbrale, ko izbira najustreznejšega ne bo mogoča oziroma optimalna.

Zastavili smo hipoteze:

- 1) Ličinke *E. nostras* in *M. formicarius* bodo med različnimi ponujenimi granulacijami peska izbrale pesek z granulacijo med 230-540 μm .
- 2) Ličinke *E. nostras* in *M. formicarius* bodo ob navlaženosti najustreznejšega habitata izbrale pesek z manjšo granulacijo delcev ter kazale podobno tendenco razporejanja od najbolj do najmanj ustreznega.
- 3) Ličinke *E. nostras* bodo lijake gradile v senčnem delu posode in obratno ličinke *M. formicarius*.
- 4) Ob prisotnosti dveh osebkov iste vrste se bosta obe ličinki razporedili na preferenčno mesto glede na osvetljenost.
- 5) Ob prisotnosti dveh osebkov različne vrste, bosta ličinki izbrali preferenčno mesto za gradnjo lijaka glede na osvetljenost.
- 6) Ob spremembi pogojev in dodanem osebku druge vrste, bodo ličinke *E. nostras* zasedle preferenčno mesto, ličinke *M. formicarius* pa manj ustreznega glede na osvetljenost.

3 MATERIALI IN METODE

V Sloveniji poznamo šest vrst volkcev. Dve vrsti izmed njih gradita lijake, to sta *E. nostras* in *M. formicarius*, na katerih je potekala raziskava.

Morfološko so ličinke obeh vrst zelo podobne, ločimo jih lahko na podlagi pigmentacije zadnjih nog. Pri vrsti *M. formicarius* so na zadnjem paru nog prisotne temneje obarvane lise, medtem ko jih ličinke *E. nostras* nimajo (Badano in Pantaleoni, 2014).

V magistrski nalogi smo raziskali preferenco do habitata na osnovi različnih abiotskih dejavnikov, kot so vlaga, senca in zrnavost substrata, ter prisotnosti drugega osebka, kot biotski dejavnik.

3.1 Terensko delo

Ličinke vrst *E. nostras* in *M. formicarius* smo nabrali na Boču. Ličinke smo našli z iskanjem lijakov v substratu. Osebke smo nabrali v dveh različnih habitatih. *E. nostras* je evrieka vrsta oziroma generalist. Najdemo jo v raznovrstnih biotopih z izjemo bolj hladnih in vlažnih okoljih. Izbirajo senčne habitate, zaščitene pred dežjem in direktno sončno svetlobo, zato smo jih iskali na mestih, kot so napušči ob gozdnih cestah s finim peščenim substratom (slika 1).



Slika 1: Habitat vrste *E. nostras* na Boču (foto V. Klokočovnik).

M. formicarius je ena izmed najpogostejših vrst v Evropi. V južni Evropi izbira višje nadmorske višine z nekoliko hladnejšo klimo ali nižje ležeča mesta, kjer pa se izogiba vročih in suhih habitatov. *M. formicarius* pogosteje izbira odprte habitate, lahko pa jo najdemo tudi na zaščitenih mestih z ustreznim substratom (Badano in Pantaleoni, 2014) (slika 2).



Slika 2: Habitat vrste *M. formicarius* na Boču (foto: V. Klokočovnik).

Na nekaterih mestih v habitatu se vrsti pojavljata simpatrično in izbirata preferenčna mesta za gradnjo lijaka.

Osebkje smo iz lijaka nabrali s pomočjo plastične žlice in jih razporedili individualno v plastične kozarčke ter pripeljali v laboratorij Oddelka za biologijo, FNM UM. Uporabili smo ličinke tretjega stadija. Različni stadiji se med sabo ločijo po velikosti telesa in glave, pri čemer je tretji stadij največji (Devetak in sod., 2005; Badano in Pantaleoni, 2014).

3.2 Laboratorijsko delo

Poskuse smo med junijem in septembrom 2018 opravljali v laboratoriju Katedre za fiziologijo živali in etologijo Oddelka za biologijo Univerze v Mariboru. Med julijem in septembrom 2019 smo poskuse izvajali v prostorih stanovanjske hiše na Dolu pri Hrastniku. V laboratoriju in prostorih stanovanjske hiše so poskusi potekali v temperaturnem območju 26-30 °C, za katerega se predvideva, da je optimalen za obe vrsti (Lackinger, 1973). S tem smo izključili možen vpliv temperature na vedenje obeh vrst (Klokočovnik in sod., 2016).

Takoj ko smo prinesli ličinke v laboratorij, smo jih stekali in v poskusih za posamezno vrsto uporabili ličinke s podobno maso (odstopanje so bila v velikosti ± 10 mg). S tem smo izključili možen vpliv velikosti oziroma mase ličinke na izbiro habitata.

Pred poskusom so bile ličinke en teden v laboratoriju. S tem smo jih privadili na okolje in zagotovili, da so imele ličinke enako stopnjo nahranjenosti. Vsaka ličinka je pred in med poskusom dnevno dobila eno mravljo (delavke vrste *Lasius fuliginosus*). Ličinke smo nahranili tako, da smo mravljo spustili direktno v lijak. V poskus smo vključili le ličinke, ki so bile aktivne, so zgradile lijak in se hranile.

3.2.1 Vpliv granulacije in vlage na izbiro habitata

Kontrolni poskus

Najprej smo v kontrolnem poskusu preverili preferenco obeh vrst do granulacije substrata. V ta namen smo uporabili analitska sita (Haver & Boecker) z različno gosto mrežo in presejali kremenčev pesek (Kema Puconci d.o.o.). Uporabili smo granulacije: 110-230 μm (G1), 230-540 μm (G2), 540-1000 μm (G3), 1000-1540 μm (G4). Pesek z različnimi granulacijami smo razporedili v plastične posode (\varnothing 20 cm, 1,4 L) s pomočjo dveh kartonastih pregrad, ki so posodo razdelile na štiri dele, jih napolnili z izbrano granulacijo peska in odstranili pregrade (za metodo glej tudi Devetak in sod. 2005; Devetak in Arnett 2015). Posode smo s peskom napolnili do polovice (globina peska je bila 4 cm) (slika 3). Granulacije so si sledile od najmanjše do največje v smeri urinega kazalca.



Slika 3: Razporeditev štirih granulacij kremenčevega peska v posodi (foto T. Bantan).

Uporabili smo 80 posod in v polovico ($n = 40$) nastavili ličinke *E. nostras* in drugo polovico ($n = 40$) ličinke *M. formicarius*. V nadaljnja poskusa smo vključili le ličinke, ki so v kontrolnem poskusu zgradile lijake. Pred hranjenjem ličink smo v vseh poskusih (kontrolnem in vseh nadaljnjih) fotografirali rezultate (izbira granulacije) in izmerili

premere lijakov z digitalnim pomičnim merilom.

Izbira habitata glede na navlaženost substrata

Glede na rezultate kontrolnega poskusa, v katerem so ličinke izbrale pesek preferenčne granulacije, smo ta pesek navlažili tako, da je bil ličinkam nedostopen. Zaradi vsebnosti vode je bila granulacija tako zbita in mokra, da so se jo volkci izogibali. Opazovali smo, katero granulacijo si ličinke izberejo, v kolikor je za njih najbolj ustrezna nedostopna. Nadaljevali smo z vlaženjem vse do najmanj ustrezne granulacije in tako dobili rezultate o razporeditvi od najbolj preferenčne do najmanj ustrezne za obe vrsti. Granulacijo smo navlažili s pomočjo razpršilke za vodo, v katero smo nalili 30 ml vode in jo enakomerno razpršili po izbrani granulaciji na površini tako, da je bila granulacija namočena do globine 2 cm.

3.2.2 Vpliv osvetljenosti ter prisotnosti drugega osebka na izbiro habitata

Granulacija, ki smo jo uporabili v tem delu poskusa, je bila 230-540 μm ; obe vrsti sta jo v kontrolnem poskusu izbire granulacije (glej 3.2.1) izbrali za najustreznejšo.

Kontrolni poskus

Uporabili smo posode s premerom 20 cm ter jih napolnili do polovice s kremenčevim peskom (globina peska 4 cm). Nad posode smo postavili luči, ter s tem enakomerno osvetlili polovico substrata v vseh posodah. Nad drug del posode smo dali karton (20 x 15 cm), s katerimi smo ustvarili senco nad polovico substrata v posodi (slika 4). Uporabili smo led luči, ki so oddajale samo svetlobo, ne pa tudi toplote. S tem smo preprečili, da bi bil osvetljen del substrata toplejši od senčnega in tako vplival na izbiro mesta za gradnjo lijaka v posodi.



Slika 4: Postavitev poskusa pri izbiri habitata glede na osvetljenost (foto T. Bantan).

Nastavili smo 30 ličink *E. nostras* in 30 ličink *M. formicarius*. Vsako ličinko smo na substrat postavili na mejo med osenčenim ter osvetljenim delom.

Izbira habitata glede na osvetljenost in prisotnost drugega osebka

Po prvem delu poskusa, ko smo ugotovili preferenčno mesto za gradnjo lijaka v posodi pri obeh vrstah, smo preverili, kako na izbiro habitata v danih pogojih vpliva še prisotnost enega osebka v posodi.

Poskus smo izvedli za različne kombinacije:

- 1) EN-MF-po ena ličinka vsake vrste v posodi (n = 20 parov)
- 2) EN-EN-po dve ličinki vrste *E. nostras* v posodi (n = 20 parov)
- 3) MF-MF-po dve ličinki vrste *M. formicarius* v posodi (n = 20 parov)

Vpliv spremembe pogojev ter prisotnosti drugega osebka

V tretjem delu poskusa smo preverili, kako na ličinke vpliva sprememba osvetljenosti in prisotnost drugega osebka. Najprej smo v posode, podobno kot v začetnem poskusu izbire habitata glede na osvetljenost, dodali ličinke, da so izbrale mesto za gradnjo lijaka, nato smo spremenili osvetljenost. Pri ličinkah *E. nostras* smo odmaknili karton, ter jih izpostavili osvetljenosti, pri ličinkah *M. formiacirus* pa smo dodali karton in jih tako izpostavili senci. Za tem pa dodali še ličinke druge vrste.

Uporabili smo 20 ličink *E. nostras* in 20 ličink *M. formicarius*.

Opazovali smo interakcije med obema vrstama ličink ter odzive na menjavo sence. Po vsakem poskusu smo izmerili tudi premer lijaka z digitalnim pomičnim merilom ter zabeležili morebitno prestavljanje ličink. V kolikor ena izmed ličink ni zgradila lijaka smo zabeležili njeno lokacijo v posodi.

3.3 Analiza in statistična obdelava podatkov

Rezultate smo analizirali s pomočjo fotografij ter zapiskov meritev in rezultatov, ki smo jih naredili med vsakim poskusom.

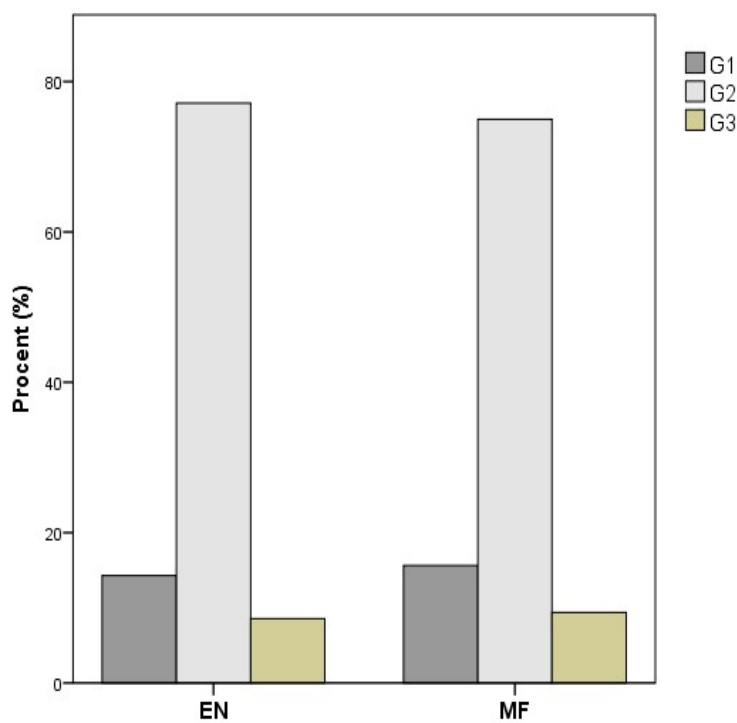
Za primerjavo dveh skupin smo uporabili neparametrični *Mann-Whitney U* test, medtem ko za primerjavo več skupin neparametrični *Kruskall-Wallis* test. Pri zaporednem vlaženju substrata smo izračunali procent ličink, ki se je nahajal v posameznih substratih. Neparametrične teste smo uporabili zaradi nehomogene razporeditev podatkov, malega numerusa ter različno velikega števila skupin. Razliko v razporeditvi obeh vrst v dane pogoje smo preverili z neparametričnim *hi-kvadrat* testom z *Yatesovo korekcijo* (za 2x2 kontingenčno tabelo). Prav tako smo izračunali procent osebkov, ki se je nahajal v danih pogojih.

Za statistično obdelavo zbranih podatkov smo uporabili IBM SPSS Statistics 24.0.

4 REZULTATI

4.1 Vpliv granulacije in vlage na izbiro habitata

Najprej smo naredili kontrolni poskus, pri katerem smo želeli ugotoviti preferenco do izbire mesta za gradnjo lijaka, glede na zrnavost substrata. Tako *E. nostras*, kot *M. formicarius* sta izkazali preferenco do gradnje lijaka v granulaciji G2, z zrnavostjo peska med 230-540 μm (slika 5). Pri *E. nostras* je v G2 granulaciji zgradilo 77 % ličink, medtem ko pri *M. formicarius* 75 % ličink. Nekaj ličink je izbralo granulacijo G1 ali G3. Nobena ličinka ni izbrala granulacije G4.



Slika 5: Izbira granulacije za gradnjo lijaka pri vrsti *E. nostras* (EN) ter *M. formicarius* (MF).

Nato nas je zanimalo, katero granulacijo ličinke izberejo, v kolikor najprimernejša ni na voljo. V ta namen smo navlažili najustreznejšo granulacijo peska, v našem primeru,

glede na rezultate kontrolnega poskusa, pri obeh vrstah G2. Obe vrsti sta kazali podobno tendenco izbire ob zaporednem vlaženju, zato smo za G2 navlažili hkrati G2 in G3, in preverili izbiro ličink, nato še hkrati G2, G3 in G1. Tabeli 1 in 2 predstavljata zaporedno izbiro granulacije glede na navlaženost substrata za vrsti. Razlika je bila le v razporeditvi ob hkratni navlažitvi peska, granulacij G2 in G3, kjer so ličinke *M. formicarius* v enakem procentu izbrale G1 in G3, medtem ko so ličinke *E. nostras* v večjem procentu (63 %) izbrale G1, ki je bila popolnoma suha.

Tabela 1: Razporeditev ličink *M. formicarius* (%) glede na navlaženost substrata.

<i>Myrmeleon formicarius</i>				
Granulacija	G1	G2	G3	G4
Navlaženost				
1. V_G2*	3	/	97	/
2. V_G2_G3*	50	/	50	/
3. V_G2_G3_G1*	/	3	88	9

*Opombe k tabeli:

V_G2; Navlažitev G2. Vse ličinke so zgradile lijak.

V_G2 in G3; Navlažitev G2 in G3. Ena ličinka ni zgradila lijaka.

V_G2_G3_G1; Navlažitev G2, G3 in G1. Šest ličink ni zgradilo lijaka, od tega dve v granulaciji G3. V G4 nobena izmed ličink ni zgradila lijaka.

Tabela 2: Razporeditev ličink *E. nostras* (%) glede na navlaženost substrata.

<i>Euroleon nostras</i>				
Granulacija	G1	G2	G3	G4
Navlaženost				
1. V_G2*	6	/	94	/
2. V_G2_G3*	63	/	26	/
3. V_G2_G3_G1*	/	/	89	6

*Opombe k tabeli:

V_G2; Navlaženost G2. Vse ličinke so zgradile lijak.

V_G2 in G3; Navlaženost G2 in G3. Tri ličinke niso zgradile lijaka.

V_G2_G3_G1; Navlažitev G2, G3 in G1. Pet ličink ni zgradilo lijaka, tudi nekatere, ki so izbrale G3 granulacijo. V G4 nobena ličinka v nobenem primeru ni zgradila lijaka.

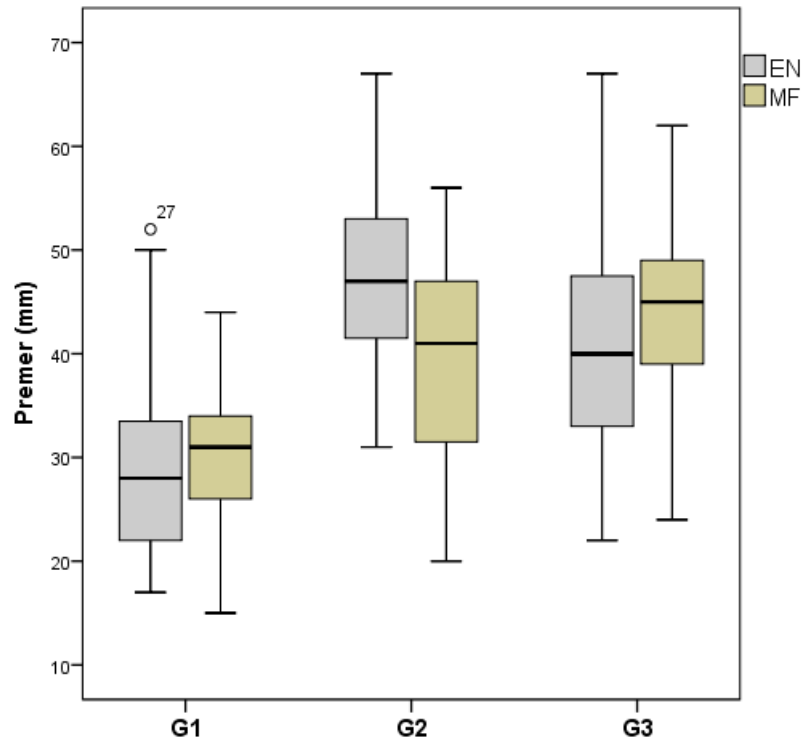
Ugotovili smo, da ličinke obeh vrst kažejo preferenco do granulacije G2 (230-540 μ m). V kolikor ta ni na voljo izberejo G1 ali G3. Medtem ko ličinkam *M. formicarius* enako ustreza tako G1, kot G3, ličinke *E. nostras* raje izberejo G1, v kolikor G2 ni na voljo. Pri

obeh vrstah G4 ni ustrezna granulacija. Nobena izmed ličink ni zgradila lijaka v G4. Poleg tega, so ličinke raje počakale, da se je posušila prva izmed ustrežnejših treh granulacij in se vrnile vanjo, kot da ostanejo v G4.

Tekom poskusa se je pet ličink *E. nostras* zabubilo, vse takoj po navlažitvi granulacije G2. Dva osebka sta poginila, medtem ko pri *M. formicarius* nismo zabeležili ne kokonov, niti ni nobena izmed ličink poginila.

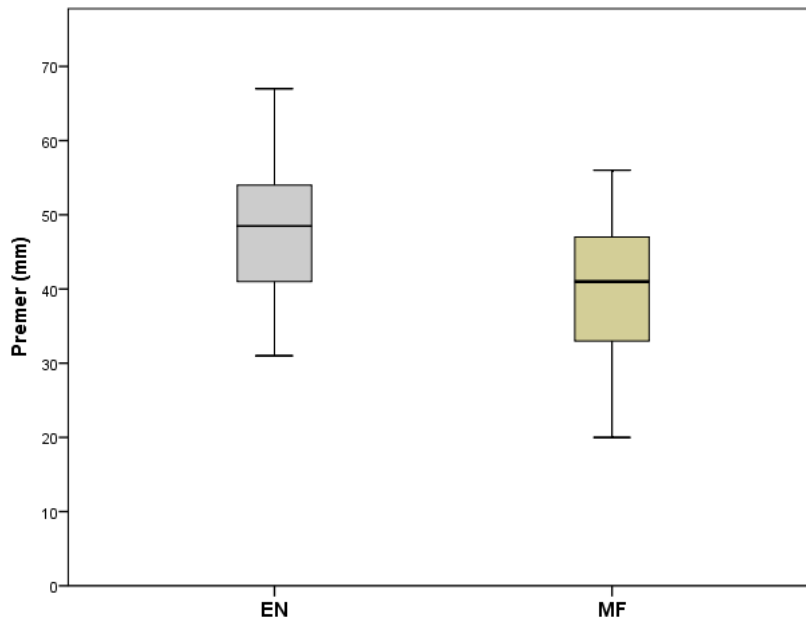
Preverili smo tudi, ali so ličinke gradile enako velike lijake v vseh treh granulacijah. Kruskal-Wallis test je pokazal statistično značilne razlike med premeri v različnih granulacijah pri vrsti *M. formicarius* ($H = 30,637$; $df = 2$; $p < 0.001$). Statistično značilne razlike so bile v primerjavi med G1 z G2 ter G3 ($p < 0,001$), medtem ko razlik v premeru med G2 in G3 ni bilo. V povprečju so ličinke največje lijake gradile v G3.

Podobne rezultate v primerjavi premerov med granulacijami smo dobili tudi pri vrsti *E. nostras* ($H = 34,379$; $df = 2$; $p < 0.001$). Med premeri v granulacijah G2 in G3 ni bilo statistično značilnih razlik, medtem ko so značilno manjše lijake gradile v G1 (slika 6). V povprečju so ličinke največje lijake gradile v G2.



Slika 6: Razlike v velikosti lijakov zgrajenih v posameznih granulacijah pri ličinkah vrst *M. formicarius* in *E. nostras*. Grafi prikazujejo minimum, prvi kvartil (Q1), mediana (Q2), tretji kvartil (Q3) in maksimum vzorca.

Posebej smo preverili še velikost zgrajenih lijakov za obe vrsti v kontrolnem poskusu v preferenčni granulaciji G2, kjer je največ ličink gradilo lijak. Ličinke *M. formicarius* so v kontrolni skupini gradile manjše lijake v primerjavi z *E. nostras* ($U = 179$; $p = 0.01$; $n = 50$) (slika 7), kljub temu, da so imele ličinke *E. nostras* bistveno manjšo maso ($\text{mg} \pm \text{SD} = 34,85 \pm 10,8$) v primerjavi z *M. formicarius* ($\text{mg} \pm \text{SD} = 65,96 \pm 9,8$) ($p < 0,001$).



Slika 7: Velikost zgrajenih lijakov v kontrolnem poskusu v granulaciji G2 za *M. formicarius* in *E. nostras*.

4.2 Vpliv osvetljenosti ter prisotnosti drugega osebka na izbiro habitata

V kontrolnem poskusu smo preverili preferenco ličink *E. nostras* in *M. formicarius* na osvetljenost habitata. Vrsti kažeta različno preferenco glede na osvetljenost. Medtem ko je večina ličink *E. nostras* (84 %) zgradila lijak v osenčenem delu posode, so ličinke *M. formicarius* preferirale osvetljen del posode (86 %).

Nato smo preverili izbiro glede na osvetljenost in prisotnost drugega osebka, v ta namen smo v posodo dodali dva osebka iste vrste ter dva osebka različnih vrst. Za vsak poskus smo imeli nastavljenih 20 parov ličink.

V primeru, ko smo dodali v posodo dve ličinki *E. nostras*, sta oba osebka kazala preferenco do osenčenega dela posode (Tabela 3), ne glede na prisotnost drugega osebka. Med osebkom ni statistično značilnih razlik glede na razporeditev ($\chi^2 = 3,657$; $df = 1$, $p = 0,056$). Ličinkam je pomembnejša izbira ustreznega habitata, kot interakcija.

Tabela 3: Razporeditev dveh ličink *E. nostras* glede na osvetljenost (n = 20 parov).

	TEMNO	SVETLO
EN1	15	5
EN2	20	0

V nasprotju z *E. nostras*, pa *M. formicarius* kaže tendenco do večje oddaljenosti od drugega osebk (Tabela 4). V kolikor je en osebek izbral svetlo, se je drugi osebek pomaknil v osenčen del posode, zato je bila med osebkami razlika v razporeditvi statistično značilna ($\chi^2 = 14,826$; $df = 1$, $p = 0,000$). Le pri dveh parih sta se obe ličinki razporedili na osvetljen del posode.

Tabela 4: Razporeditev dveh ličink *M. formicarius* glede na osvetljenost (n = 20 parov).

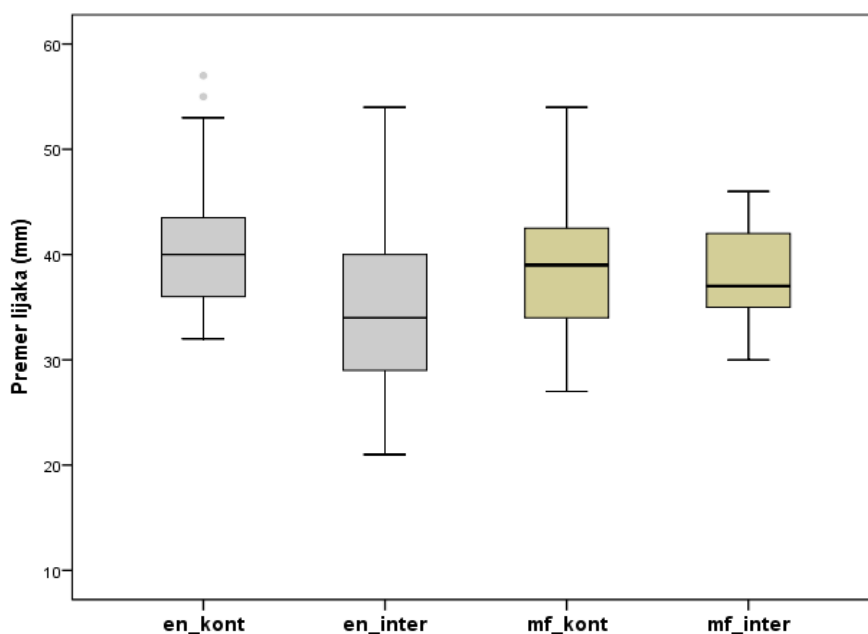
	TEMNO	SVETLO
MF1	3	17
MF2	15	5

V kolikor smo v posodo dodali eno ličinko *E. nostras* in eno ličinko *M. formicarius*, je 95 % ličink *E. nostras* zgradilo lijak v osenčenem delu posode, 75 % ličink *M. formicarius* pa na osvetljenem delu (Tabela 5). Dve ličinki (20 %) *M. formicarius* nista zgradili lijaka. Izbira habitata med vrstama je statistično značilna ($\chi^2 = 17,604$; $df = 1$; $p = 0,001$).

Tabela 5: Razporeditev ličink dveh vrst *M. formicarius* in *E. nostras* glede na osvetljenost (n = 20 parov).

	TEMNO	SVETLO
EN	19	1
MF	5	15

Preverili smo tudi velikost zgrajenih lijakov v kontroli ter v interakciji, ko sta bili v posodo dodani ličinki obeh vrst (slika 8). Ličinke *E. nostras* so gradile statistično značilno večje lijake v kontroli kot v interakciji ($U = 120,5$; $df = 2$; $p = 0,011$); medtem ko razlike v premerih pri *M. formicarius* ni bilo ($p = 0.270$). Med premeri lijakov *E. nostras* in *M. formicarius* zgrajenih v interakciji ni bilo statistično značilne razlike.



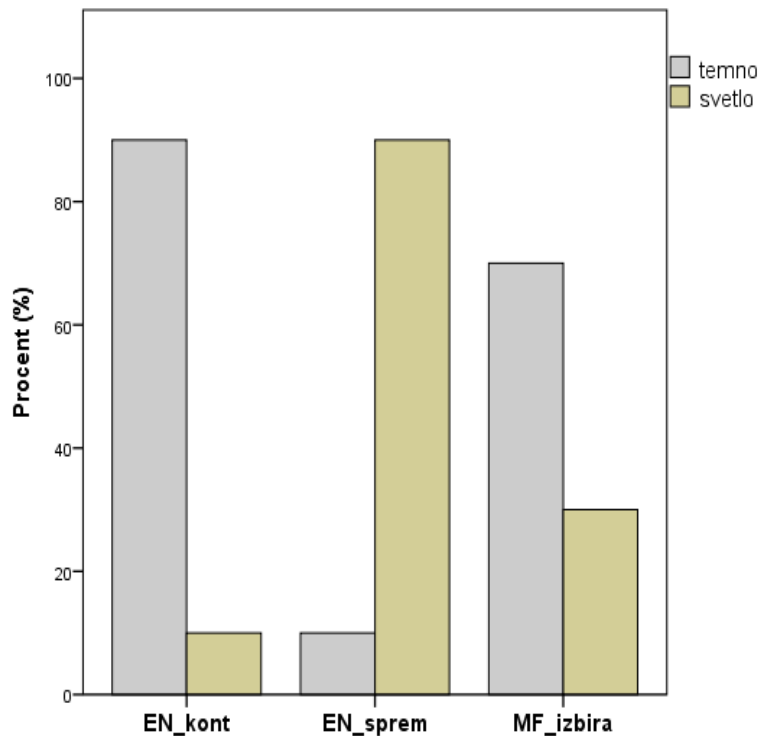
Slika 8: Premeri obeh vrst v kontrolnem poskusu osvetljenosti ter med interakcijo ličink obeh vrst (en_kont in mf_kont = lijaki zgrajeni v kontroli; en_inter in mf_inter = lijaki zgrajeni v interakciji).

Naredili smo še dodatni poskus, v katerem smo preverili, kako na ličinke vpliva menjava pogojev ter prisotnost drugega osebk.

Enako kot v kontrolnem poskusu so ličinke najprej izbrale preferenčno mesto za gradnjo lijaka. Ličinke *E. nostras* so v 90 % izbrale osenčen del posode, ličinke *M. formicarius* so zgradile lijake v osvetljenem delu posode v 92 %.

Nato smo za obe vrsti spremenili pogoje. Ličinke *E. nostras* so bile izpostavljene svetlobi, senca je bila na drugem delu posode in obratno za *M. formicarius*, in ob temu dodali še ličinko druge vrste.

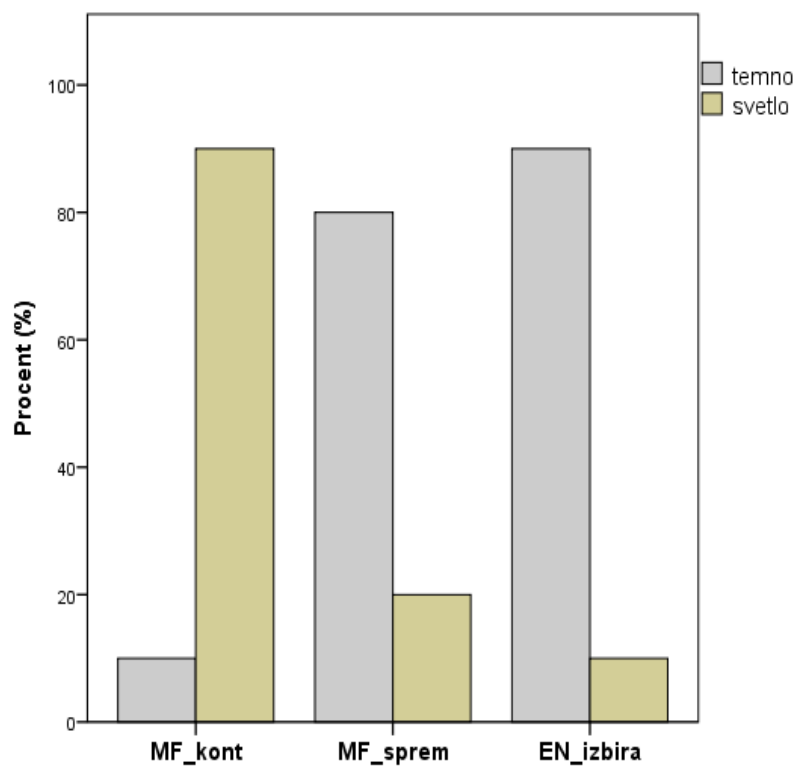
Ličinke *E. nostras* so v vseh primerih v času opazovanja ostale na osvetljenem delu posode, medtem ko so dodane ličinke *M. formicarius* v 70 % gradile lijake na nepreferenčnem delu posode, torej v senci (slika 9). Razlika v razporeditvi med vrstama je bila statistično značilna ($\chi^2 = 12,604$; $df = 1$; $p < 0.001$). Dve ličinki sta zgradili lijak v svetlem delu posode zraven *E. nostras*, vendar precej manjši. Štiri ličinke (20 %) niso zgradile lijaka.



Slika 9: Izbira preferenčnega habitata *E. nostras* (EN_kont), sprememba pogojev ter razporeditev *M. formicarius* (MF_izbira) ob prisotnosti *E. nostras* (EN_sprem).

M. formicarius se je po spremembi pogojev in dodanih ličinkah *E. nostras* v dveh primerih prestavil iz senčnega dela na osvetljen del posode, ostale ličinke so ostale v osenčenem delu posode ves čas opazovanja.

Dodane ličinke *E. nostras* so v 90 % zgradile lijake v osenčenem delu posode, kljub temu, da je tam že bila ličinka *M. formicarius* (slika 10). Rezultat ponovno kaže na to, da so za ličinke *E. nostras* pomembni abiotski dejavniki za razporejanje v habitatu, manj pa interakcije, ne glede na to, da je prisoten osebek druge vrste.



Slika 10: Izbira preferenčnega habitata *M. formicarius* (MF_kont), sprememba pogojev ter razporeditev *E. nostras* (EN_izbira) ob prisotnosti *M. formicarius* (MF_sprem).

5 DISKUSIJA

5.1 Vpliv granulacije na izbiro habitata

Ličinke volkcev izberejo primerno mesto za gradnjo lijakov glede na različne dejavnike v okolju, eden izmed pomembnih je velikost delcev substrata (Allen in Croft, 1985; Botz in sod., 2003; Devetak in sod., 2005; Matsura in sod., 2005; Scharf in sod., 2009).

V našem poskusu nas je zanimala preferenca do habitata glede na različne biotske in abiotične dejavnike dveh vrst *E. nostras* in *M. formicarius*, ki imata podobne morfološke karakteristike in ekološke zahteve. Izbira granulacije za *E. nostras* je sicer že znana iz literature (Devetak in sod., 2005), zato smo z našimi kontrolnimi poskusi le potrdili preferenco za osebke, s katerimi smo delali. Manj znana je preferenca do zrnivosti substrata za *M. formicarius*. V naravi ličinke gradijo lijake v podobnem substratu kot *E. nostras*, z nekoliko večjo vsebnostjo večjih delcev, vendar vseeno izbirajo finejše substrate (Devetak in Arnet, 2015).

S poskusom izbire granulacije smo ugotovili, da tudi *M. formicarius*, podobno kot *E. nostras*, preferira substrat z z delci med 230-540 μm (G2). Takšno izbiro smo pričakovali, saj se na nekaterih mestih ličinki obeh vrst pojavljata simpatrično (Devetak, 2000), poleg tega večje število vrst lijakarjev preferira substrate z manjšimi delci, kar omogoča lažje obvladovanje delcev. Ličinka porabi manj energije za samo izgradnjo pasti, prav tako je premikanje skozi večje delce v substratu oteženo (Kitching, 1984). Ličinke lahko v finejših substratih gradijo manjše in globoke lijake, saj imajo manjši delci, za razliko od večjih, boljšo stabilnost na strmem pobočju (Devetak in sod., 2020). Iz takšnih lijakov plen težje pobegne (Lucas, 1982; Allen in Croft, 1985).

Manjši delež ličink je izbral granulacijo G1 ali G3, nobena ličinka ni izbrala najbolj grobe granulacije (G4), kar velja za obe vrsti. Devetak (2005) je odkril, da ličinke prvega in

drugega stadija ne gradijo lijakov v tej granulaciji, ličinke tretjega stadija pa so v nekaj primerih v najbolj grobi granulaciji zgradile lijake. Klokočovnik in sod. (2012) prav tako navajajo, da v G4 granulaciji nobena ličinka ni zgradila lijaka, so pa ličinke pričele z gradnjo lijaka, tako da se je videla krožna brazda, nikoli pa niso lijaka dokončale.

5.2 Izbira habitata glede na navlaženost substrata

Glede na rezultate kontrolnega poskusa smo navlažili pesek s preferenčno granulacijo (G2). Opazovali smo, katero granulacijo si ličinke izberejo, v kolikor je za njih najbolj ustrezna nedostopna oziroma v našem primeru navlažena. Nadaljevali smo do najmanj ustrezne granulacije in tako dobili rezultate o razporeditvi od najbolj preferenčne do najmanj ustrezne za obe vrsti. V kolikor je substrat le rahlo navlažen, volkci v njem lijakov ne gradijo ali pa so ti majhni. Prav tako plen iz takšnih lijakov lažje pobegne (Freire in Lima, 2019). Avtorja navajata tudi, da se v deževnem obdobju podaljša življenjski cikel ličink.

Scharf in sod. (2018) so preučevali učinek dežja in navlaženosti substrata na izbiro habitata ličink pri črvastih volkcih (Vermileonidae), ki gradijo podobne pasti za lov plena. V raziskavi so se ličinke izogibale vlažnim substratom. To se je izkazalo tako pred gradnjo lijaka ter po gradnji. Zaradi tega omejujočega dejavnika so zabeležili tudi relokacijo ličink. Delci namočeni v vodi so težji in med sabo zlepljeni, zato omočen pesek ličinke težje odmetavajo. Ko se delci osušijo, je večja verjetnost za aktivnost ličinke (Petersen & Baker, 2006). Za črvaste volkce podobno ugotavlja tudi Devetak (2008). Navaja, da lijake lažje gradijo v suhi granulaciji. Izpostavljenost navlaženosti negativno vpliva na gradnjo ter učinkovitost lijaka. Miler in sod. (2019) ter Wheeler (1930) so potrdili, da imajo ličinke volkcev močan odklonilen odnos do navlaženega substrata, kar je razvidno tudi iz našega poskusa.

Scharf in sod. (2008b) navajajo, da so pri ličinkah volkcev zabeležili relokacije, ko so bile ličinke izpostavljene dežju. V našem poskusu so se ličinke izogibale mokremu substratu, kar je bil ustrezen dejavnik, da se ličinke pomaknejo na ustrežnejše mesto, v našem primeru na pesek ustrežnejše granulacije.

Za *M. formicarius* smo deloma zavrnili našo hipotezo, da bodo ličinke ob navlažitvi najustrežnejšega substrata izbrale substrat z najmanjšimi delci. Ličinke *M. formicarius* so se enakomerno razporedile med G1 in G3. Za *E. nostras* smo hipotezo potrdili. Večina ličink (63 %) je izbrala G1. Nobena ličinka ni izbrala G4. Iz rezultatov lahko sklepamo, da se ličinke *E. nostras*, v kolikor imajo možnost, raje izogibajo tako bolj grobem substratu kot tudi navlaženemu, medtem ko je *M. formicarius* tudi v naravi najden v granulaciji z vsebnostjo nekoliko večjih delcev (Devetak in Arnett, 2015) in mu je nekoliko bolj grob substrat prav tako ustrezen. Prav tako predvidevamo, da so bolj tolerantni na vlago, saj tudi v naravi gradijo lijake na izpostavljenih mestih, zaradi tega se je večji procent ličink nahajal v grobi granulaciji, ko se je le ta do jutra, ko smo preverili rezultate, nekoliko posušila.

Nekaj ličink v našem poskusu lijaka ni zgradilo, temveč so se zakopale v pesek. Kasneje smo opazili, da so lijak zgradile v G2, ko se je le ta posušil. Do enakih rezultatov sta prišla tudi Freire in Lima (2019), ki sta zapisala, da so ličinke vrste *M. brasiliensis* ostale zakopane v pesku skozi celoten čas, ko je bil substrat navlažen. Ličinke so čakale, da se pogoji normalizirajo oziroma, da se pesek posuši, in šele nato začele z gradnjo oz. popravljanjem lijaka (Freire in Lima, 2019). Tudi Cain (1987) je navedel, da se ličinke rodu *Brachynemurus* zakopljejo globlje v pesek, da se izognejo vlažni podlagi.

Zabeležili smo tudi izgradnjo kokona pri 5 osebkih vrste *E. nostras*, takoj po navlažitvi substrata G2. Pri osebkih vrste *M. formicarius* izgradnje kokona nismo zabeležili. Ličinke so bile v času eksperimenta dobro hranjene, zato predvidevamo, da je nenadna navlaženost substrata za ličinke *E. nostras* predstavljala stres. Glede na to, da ličinke v naravi gradijo lijake na zaščiteneh mestih, so predvidoma bolj občutljive na vlago kot

ličinke *M. formicarius*, kar omenjamo že zgoraj. Glede na to, da je bil njihova masa ustrezna za zabubljanje, je v stresnih pogojih predvidoma bolje, da se ličinka zabubi.

Pri navlaženju peskov z granulacijami G1, G2 in G3 je večina ličink obeh vrst do jutra izbrala G3. V nekaj primerih so izbrale G4, vendar v tej granulaciji nobena izmed ličink ni zgradila lijaka, temveč so se zakopale pod površino peska.

Rezultat naše raziskave je bil pričakovan za obe vrsti. Granulaciji G3 predstavlja še vedno ustrezno in dovolj fino granulacijo za gradnjo lijaka za obe vrsti, v kolikor ustrežnejše niso na voljo. Prav tako se ta pesek zaradi vsebnosti večjih delcev hitreje posuši in je omogočena gradnja lijaka. Tudi ličinke *E. nostras* so raje počakale, da se granulacija G3 posuši, kot da bi se zadrževale v G4 granulaciji, kljub predvideni občutljivosti na vlago. S tem predvidevamo, da je zrnavost substrata precej omejujoč dejavnik, ki vpliva na razporejenost ličink v naravi, morda še bolj kot vlaga. Pred vlago se ličinke umaknejo globlje v substrat ali mirujejo, dokler se substrat ne posuši, medtem ko velikost delcev substrata vpliva na njihovo vedenje, na gradnjo pasti ter posledično na njihovo preživetje (Barkae in sod., 2010). Prav tako se je pokazalo, da ličinke v najustreznejšem substratu v povprečju gradijo največje lijake. Podobne rezultate navajajo številne raziskave, med drugim Griffiths (1980), Lucas (1982), Lomascolo in Farji-Brener (2001), Devetak in sod. (2005) ter Klokočovnik in sod. (2012). Tudi v slednjem primeru so ličinke *E. nostras* gradile največje lijake v G2, nekoliko manjše pa v G3 in G1.

V tem delu poskusa smo ugotovili, da vlažnost substrata kot tudi granulacija pomembno vplivata na izbiro habitata pri ličinkah volkcev. Prav tako pa smo pokazali, katera granulacija je druga in tretja najbolj ustrezna, kar do zdaj pri ličinkah *E. nostras* ali *M. formicarius* še ni bilo raziskano.

5.3 Vpliv osvetljenosti ter prisotnosti drugega osebka na izbiro habitata

V tem poskusu smo ugotavljali preferenco do izbire habitata glede na osvetljenost in pri izbiri dodali še biotski faktor, drugo ličinko. V naravi vrsti gradita lijake na dveh različnih mestih, *E. nostras* na zaščitenih mestih, medtem ko *M. formicarius* najpogosteje na odprtih površinah (Abraham, 2003; Devetak 2000; Badano in Pantaleoni, 2014). Tudi na mestih, kjer se pojavljata simpatrično, je razporeditev v mikrohabitatu podobna, predvideva pa se, da je *E. nostras* kompeticijsko močnejša vrsta, zato zasede boljše oziroma ustrežnejša mesta v habitatu (Devetak, 2000; Klokočovnik in sod., 2020).

Rezultati kontrolnega poskusa so pokazali, da so ličinke *E. nostras* v večini zgradile lijake v osenčenem delu posode, le 16 % jih je zgradilo na osvetljenem delu. S tem rezultatom smo potrdili našo hipotezo. Tudi ko smo v posodo dali dva osebka vrste *E. nostras*, smo prišli do podobnih rezultatov. V večini primerov sta se obe ličinki razporedili na osenčeno mesto, kljub interakciji. S tem potrjujemo, da ličinke vrste *E. nostras* preferirajo osenčene, zaščitene habitate. Takšna mesta jim omogočajo ustrežnejše pogoje, kot je izogib dežju, direktnemu soncu in previsoki temperaturi, hkrati pa jih takšni habitati bolje varujejo pred plenilci, npr. ptiči (Hauber, 1999).

Predvidevamo, da je izbira ustreznega habitata pomembnejša kot interakcija med osebki oziroma, da je vrsta zaradi omejenih mest za gradnjo lijaka in posledično večjega števila osebkov na manjšem prostoru navajena interakcij in se osebki drugače odzovejo kot osebki vrste *M. formicarius*. Ti so lijake zgradili v večji razdalji drug od drugega in posledično gradili lijake tudi na nepreferenčnem mestu, v senci. Predvidevamo, da imata vrsti različne vedenjske značilnosti, ki so znak prilagoditve na življenjsko okolje. *M. formicarius* pogosto lijake gradi na odprtih mestih, z večjo površino, zato predvidevamo, da so redkeje izpostavljeni interakcijam. Našo hipotezo o prisotnosti dveh osebkov iste vrste glede na osvetljenost smo delno potrdili pri ličinkah

vrste *E. nostras*. Pri ličinkah vrste *M. formicarius* pa zavrnilo, saj so gradile lijake tudi na nepreferenčnih mestih.

Scharf in sod. (2008a) so naredili poskus z zamenjavo svetlobnih razmer in konstantne teme. Ličinke volkcev so se takoj odzvale in niso kazale nobenih vedenjskih odzivov glede na prejšnjo osvetljenost. To potrjuje, da je vedenjski vzorec na svetlobne razmere fleksibilen in se ličinke zlahka prilagodijo.

Primerjali smo tudi premere lijakov v kontrolnem poskusu ter v interakciji, ko smo v posodo dodali osebka dveh različnih vrst. Ugotovili smo, da so ličinke *E. nostras* v interakciji gradile manjše lijake kot v kontroli, medtem ko pri *M. formicarius* ni bilo razlike v premeru. Glede na rezultat bi lahko sklepali, da je *E. nostras* kompeticijsko šibkejša vrsta, kar pa z ostalimi rezultati (v nadaljevanju) ne potrjujemo. Predvidevamo, da gre ponovno za različen vedenjski odziv obeh vrst. *E. nostras* je pogosto v interakcijah in je predvidoma ta odziv pogost, medtem ko je obratno pri *M. formicarius*. Sicer je znano, da se z večanjem gostote osebkov na manjšem območju ličinke odzovejo z manjšimi lijaki (Matsura in Takano, 1989; Griffiths, 1991; Gotelli 1993, 1997; Devetak, 2000). V našem primeru sta obe ličinki imeli dovolj prostora za gradnjo lijaka in bi za natančnejšo interpretacijo omenjenih rezultatov morali narediti dodatne poskuse z večjim številom osebkov na manjšem prostoru. Prav tako lahko sklepamo, da je premer lijaka, zgrajenega v optimalnih pogojih, odvisen od vrste volkca, saj smo ugotovili, da so ličinke *E. nostras* v povprečju gradile večje lijake kot *M. formicarius*, čeprav so slednje imele bistveno večjo maso.

Da bi potrdili domnevo, da je *E. nostras* kompeticijsko močnejša vrsta kot *M. formicarius*, oziroma, da se *M. formicarius* izogiba interakcijam, smo naredili še dodaten poskus. Ličinke so najprej izbrale ustrezno mesto glede na osvetljenost, kot v kontrolnem poskusu, nato pa smo zamenjali pogoje, kjer so ličinke *E. nostras* naenkrat imele lijak na osvetljenem in obratno, ličinke *M. formicarius* na senčnem mestu. Nato smo ob menjavi pogojev v posodo dodali ličinko druge vrste in preverili, kako se razporedi ličinka, ki je bila dodana v lijak, ter ali se ličinka, ki ima ob novih pogojih že

lijak, prestavi. V primeru, ko smo v posodo dodali ličinko *M. formicarius*, kjer je na osvetljenem delu že bila *E. nostras*, je večina ličink *M. formicarius* gradila lijak na nepreferenčnem mestu, torej v osenčenem delu posode. S tem so se izognile interakciji z *E. nostras*. V dveh primerih sta ličinki zgradili lijak na osvetljenem delu ob ličinkah *E. nostras*, vendar s precej manjšim lijakom. Obraten pa je bil odziv *E. nostras*. Te so gradile lijak ob *M. formicarius* na osenčenem delu posode. Izognile so se nepreferenčnim pogojem v posodi, kljub temu, da so prišle v interakcijo z *M. formicarius*. To potrjuje, da se ličinke *M. formicarius* izogibajo interakcijam in raje gradijo lijake na manj ustreznem mestu in obratno za *E. nostras*.

Devetak (2000) je s poskusom dokazal, da medvrstna kompeticija močnejše prizadene ličinke vrste *M. formicarius*. To je bilo razvidno, ker so ličinke te vrste gradile manj lijakov, prav tako je bila smrtnost zaradi medsebojnega plenjenja manjša. Tekom našega poskusa je v interakcijah prišlo le do enega primera plenjenja, kjer je *E. nostras* uplenila ličinko *M. formicarius*. Med interakcijami v več primerih *M. formicarius* ni gradil lijakov, medtem ko so imele ličinke *E. nostras* v večini zgrajene lijake.

Iz rezultatov lahko sklepamo, da imata ličinki kljub podobnim ekološkim zahtevam različne vedenjske značilnosti, ki so nastale kot rezultat prilagoditve na razmere v habitatu. Vsekakor so potrebne še dodatne raziskave, s katerimi bi potrdili naše domneve. *E. nostras* je habitatni specialist, ki ga sprememba abiotičnih dejavnikov predvidoma bolj prizadene in vrsta, ki je prilagojena na pogostejše interakcije, medtem ko se *M. formicarius* nahaja v različnih pogojih v habitatu, vendar pa se izogiba interakcijam.

6 ZAHVALA

Iskrena hvala mentorici, doc. dr. Vesni Klokočovnik za vse ideje, spodbudne besede in pomoč pri celotni izvedbi magistrskega dela.

Zahvaljujem se somentorju red. prof. dr. Dušanu Devetaku za strokovne nasvete in končni pregled magistrskega dela.

Posebna zahvala moji družini, saj so verjeli vame, me motivirali in mi stali ob strani skozi celoten študij.

7 VIRI IN LITERATURA

- Ábrahám, L. (2003). Temperature tolerance and Predatoy Strategy of Pit-Building Ant-Lion Larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 38(1–2), 167–179.
- Adar, S., Dor, R. in Scharf, I. (2016). Habitat choice and complex decision making in a trap-building predator. *Behavioral ecology*, 27(5), 1491–1498.
- Allen, G. R., Croft, D. B. (1985). Soil particle size and the pit morphology of the Australian antlions *Myrmeleon diminutus* and *M. pictifrons* (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Australian Journal of Zoology*, 33(6), 863–874.
- Aspöck, U. in Aspöck, H. (2007). Phylogenetic relevance of the genital sclerites of Neuropterida (Insecta: Holometabola). *Systematic Entomology*, 33, 97–127.
- Badano, D., Pantaleoni, R. A. (2014). The larvae of European Myrmeleontidae (Neuroptera). *Zootaxa*, 3762(1), 1–71.
- Barkae, E. D. Scharf, I. in Ovadia, O. (2017). A stranger is tastier than a neighbor: cannibalism in Mediterranean and desert antlion populations. *Behavioral Ecology*, 28(1), 69–76.
- Barkae, E. D., Golan, O., Ovadia, O. (2014). Dangerous neighbors: interactive effects of factors influencing cannibalism in pit-building antlion larvae. *Behavior Ecology*, 25(6), 1311–1319.
- Barkae, E. D., Scharf, I., Subach, A. in Ovadia, O. (2010). The involvement of sand disturbance, cannibalism and intra-guild predation in competitive interactions among pit-building antlion larvae. *Zoology*, 113(5), 308–315.
- Barron, A. B. (2001). The life and death of Hopkins' host-selection principle. *Journal of Insect Behaviour*, 14, 725–737.

- Botz, J. T., Loudon, C., Barger, J. B., Olafsen, J. S. in Steeples, D. W. (2003). Effects of slope and particle size on ant locomotion: implications for choice of substrate by antlions. *Journal of Entomology*, 76, 426–435.
- Cain, M. L. (1987). Prey capture behaviour and diel movement of *Brachynemurus* (Neuroptera: Myrmeleontidae) antlion larvae in South Central Florida. *Florida Entomologist*, 70, 397–400.
- Day, M. D. in Zalucki, M. P. (2000). Effect of density on spatial distribution, pit formation and pit diameter of *Myrmeleon acer* Walker, (Neuroptera: Myrmeleontidae): patterns and processes. *Austral Ecology*, 25(1), 58–64.
- Denno, F. R., Mitter, S. M., Langellotto, G. A., Gratton, C. in Finke, L. D. (2004). Interactions between a hunting spider and a web-builder: consequences of intraguild predation and cannibalism for prey suppression. *Ecological Entomology*, 29(5), 566–577.
- Devetak, D. (2000). Competition in larvae of two European ant-lion species (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Journal of Neuropterology*, 3(5), 51–60.
- Devetak, D. (2003). Mrežekrilci – Neuroptoroidea. V: Sket, B., Gogala, M., Kuštor, Valikar. (ur), *Živalstvo Slovenije* (str. 362–369). Ljubljana: Tehniška založba Slovenije.
- Devetak, D. (2005). Effect of larval antlions *Euroleon nostras* (Neuroptera, Myrmeleontidae) and their pits on the escape-time of ants. *Physiological Entomology*, 30, 82–86.
- Devetak, D. (2008). Substrate particle size-preference of wormlion *Vermileo vermileo* (Diptera: Vermileonidae) larvae and their interaction with antlions. *European Journal of Entomology*, 105: 631–635.
- Devetak, D. (2014). Sand-borne vibrations in prey detection and orientation of antlions. V: Coccoft, R. B., Gogala, M., Hill, P. S. M. in Wessel, A. (ur.), *Studying vibrational communication* (str. 319–330). Heidelberg: Springer.

- Devetak, D. in Arnett, A. E. (2015). Preference of antlion and worm lion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae; Diptera: Vermileonidae) for substrates according to substrate particle sizes. *European Journal of Entomology*, 112(3), 500–509.
- Devetak, D. in Klokočovník, V. (2016). The feeding biology of adult lacewings (Neuroptera): a review. *Trends in Entomology*, 12, 29–42.
- Devetak, D., Janžekovič, F. in Špernjak, A. (2005). Substrate particle size affects pit building decision and pit size in the antlion larvae *Euroleon nostras* (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Physiological Entomology*, 30, 158–163.
- Devetak, D., Novak, T. in Janžekovič, F. (2012). Effect of substrate density on behaviour of antlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Acta oecologica*, 43, 1–7.
- Devetak, D., Podlesnik, J., Scharf, I in Klenovšek, T. (2020). Fine sand particles enable antlions to build pitfall traps with advanced three-dimensional geometry. *Journal of Experimental Biology*, 223, jeb224626.
- Dromph, K. M. (2003). Effect of starvation on phototaxi sand geotaxis of collembolans. *European Journal of Soil Biology*, 39, 9–12.
- Farji-Brener, A. G. (2003). Microhabitat selection by antlion larvae, *Myrmeleon crudelis*: effect of soil particle size on pit-trap design and prey capture. *Journal of Insect Behavior*, 16(6), 783–796.
- Fertin A. in Casas J. (2006). Efficiency of antlion trap construction. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 3510–3515.
- Freire, L. G. in Lima, T. D. N. (2019). Effect of rain on trap building by *Myrmeleon brasiliensis* in a riparian woodland from the Cerrado biome in Brazil. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 167(6), 561–565.
- Gepp, J. (2010) Ameisenlöwen und Ameisenjungfern. Myrmeleontidae. *Westarp Wissenschaften, Hohenwarsleben*, 589, 11–14.
- Gotelli, N. J. (1993): Ant lion zones: causes of high-density predator aggregations. *Ecology*, 74(1), 226–237.

- Gotelli, N. J. (1997). Competition and coexistence of larval ant lions. *Ecology*, 78(6), 1761–1773.
- Gribbin, S. D. in Thompson, D.J. (1990). Asymmetric intraspecific competition among larvae of the damselfly *Ischnura elegans* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Ecological Entomology*, 15, 37–42.
- Griffiths, D. (1980). The feeding biology of ant-lion larvae: prey capture, handling and utilization. *The Journal of Animal Ecology*, 49(1), 99–125.
- Griffiths, D. (1985) Phenology and larval-adult size relations in the ant-lion *Macroleon quinquemaculatus*. *Animal Ecology*, 54, 573–582.
- Griffiths, D. (1986). Pit construction by antlion larvae: a cost-benefit analysis. *Journal of Animal Ecology*, 55, 39–57.
- Griffiths, D. (1991). Intraspecific competition in larvae of the ant-lion *Morter* sp. and interspecific interactions with *Macroleon quinquemaculatus*. *Ecological Entomology*, 16(2), 193–201.
- Griffiths, D. (1992). Interference competition in ant-lion (*Macroleon quinquemaculatus*) larvae. *Ecological Entomology*, 17(3), 219–226.
- Griffiths, D. (1993). Intraspecific competition in ant-lion (*Macroleon quinquemaculatus*) larvae in the field. *Oecologia*, 93(4), 531–537.
- Hauber, M. K. (1999). Variation in pit size of antlion (*Myrmeleon carolinus*) larvae: the importance of pit construction. *Physiol Entomology*, 24, 37–40.
- Heinrich, B. in Heinrich, M. J. (1984). The pit-trapping foraging strategy of the ant lion, *Myrmeleon immaculatus* DeGeer (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14(2), 151–160.
- Hickerson, C. A. M., Anthony, C. D. in Figura, A. M. (2018). Behavioral interactions between terrestrial salamanders and spiders: competition or intraguild predation? *Ethology Ecology & Evolution*, 30(4), 285–296.

- Humeau, A., Piñeirua, M., Crassous, J., Casas, J. (2019). Locomotion of Ants Walking up Slippery Slopes of Granular Materials. *Integrative Organismal Biology*, 1 (1): 1–13.
- Katz, N., Shavit, R., Pruitt, N. J. in Scharf, I. (2017). Group dynamics and relocation decisions of a trap-building predator are differentially affected by biotic and abiotic factors. *Current Zoology*, 63(6), 647–655.
- Kitching, R. L. (1984). Some biological and physiological determinations of pit size in larvae of *Myrmeleon pictifrons* Gerstraecter (Neuroptera: Myrmeleontidae)- *Journal Australian entomological Society*, 23, 179–184.
- Klokočovnik, V., Devetak, D. in Orlačnik, M. (2012). Behavioral plasticity and variation in pit construction of antlion larvae in substrates with different particle sizes. *Ethology*, 118(11), 1102–1110.
- Klokočovnik, V., Hauptman, G. in Devetak, D. (2016). Effect of substrate temperature on behavioural plasticity in antlion larvae. *Behaviour*, 153(1), 31–48.
- Klokočovnik, V., Veler, E. in Devetak, D. (2020). Antlions in interactions: confrontation of two competitors in limited space. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 5–8.
- Lackinger, H. (1973). Unterschiede im Verhalten zwischen Larven einiger Ameisenlöwenarten einschliesslich des Wurmlöwen (*Vermileo vermileo*) beim Sandfallenbau. *Österreichische Entomologische Gesellschaft*, 24, 66–72.
- Lima, T. N. (2016). Cannibalism among *Myrmeleon brasiliensis* larvae (Návas, 1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae). *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 38(4), 447–450.
- Linton, M. C., Crowley, P. H., Williams, J. T., Dillon, P. M., Aral, H., Strohmeier, K. L. in Wood, C. (1991): Pit relocation by antlion larvae: a simple model and laboratory test. *Evolution Ecology*, 5, 93–104.
- Lomascolo, S. in Farji-Brener, A. G. (2001). Adaptive short term changes in pit design by antlion larvae (*Myrmeleon sp.*) in response to different prey conditions. *Ethology Ecology & Evolution*, 13(4), 393–397.

- Loria, R., Scharf, I., Subach, A. in Ovadia, O. (2008). The interplay between foraging mode, habitat structure, and predator presence in antlions. *Behaviour Ecology Sociobiology*, 62, 1185–1192.
- Lucas, J. R. (1982). The biophysics of pit construction by antlion larvae (Myrmeleon, Neuroptera). *Animal Behaviour*, 30(3), 651–664.
- Lucas, J. R. (1985). Metabolic rates and pit-construction costs of two antlion species. *Journal of Animal Ecology*, 54, 295–309.
- Lucas, J. R. (1986): Antlion Pit Construction and Kleptoparasitic Prey. *The Florida Entomologist*, 69(4), 702–710.
- Lucas, J. R. (1989). The structure and function of antlion pits: Slope asymmetry and predator pray-interactions. *Animal behaviour*, 38, 318-330.
- Machado, R. J. P., Gillung, J. P., Winterton, S. L., Garzón-Orduña, I. J., Lemmon, A. R., Lemmon, E. M. in Oswald, J. D. (2019). Owlflies are derived antlions: anchored phylogenomics supports a new phylogeny and classification of Myrmeleontidae (Neuroptera). *Systematic Entomology*, 44, 418–450.
- Mansell, M. W. (1986). Southern African ant-lions. *Antenna*, 10, 121–124.
- Mansell, M. W. (1996). Predation strategies and evolution in antlions (Insecta; Neuroptera: Myrmeleontidae).V: Canard, M., Aspöck, H., Mansell, M. W. Pure and Applied Research in Neuropterology; *Proceedings of the Fifth International Symposium on Neuropterology*, 5, 161–169.
- Marsh, A. C. (1987): Thermal responses and temperature tolerance of a desert ant-lion larva. *Journal Thermal Biology*, 12(4), 295–300.
- Matsura, T. in Murao, T. (1994). Comparative study on the behavioral response to starvation in three species of antlion larvae (Neuroptera:Myrmeleontidae). *Journal of Insect Behavior*, 7, 873–884.
- Matsura, T. in Takano, H. (1989). Pit-relocation of antlion larvae in relation to their density. *Researches on Population Ecology*, 31(2), 225–234.

- Matsura, T., Yamaga, Y. in Itoh, M. (2005). Substrate selection for pit making and oviposition in an antlion, *Myrmeleon bore* Tjeder, in terms of sand particle size. *Entomological Science*, 8, 347–353.
- Miler, K., Yahya, B. E. in 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(4), 488–493.
- Morrison, L. W. (2004): Spatiotemporal variation in antlion (Neuroptera, Myrmeleontidae) density and impacts on ant (Hymenoptera: Formicidae) and generalized arthropod foraging. *Annals of the Entomological Society of America*, 97, 913–922.
- Ovadia, O., Scharf, I., Barkae, E. D., Levi, T. in Alcalay, Y. (2020). Asymmetrical intra-guild predation and niche differentiation in two pit-building antlions. *Israel Journal of Ecology & Evolution*, 66(1-2), 82–90.
- Perry, G. in Pianka E. R. (1997). Animal foraging: past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 360–364.
- Petersen, W. H. in Baker, C. W. (2006). First record of wormlions (Diptera: Vermileoidea) in Idaho. *Journal of the Idaho Academy of Science*, 42(1), 1–5.
- Polis, G. A. (1981). The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12(1), 225–251.
- Polis, G. A. in Holt, R. D., (1992). Intra-guild predation-the dynamics of complex trophic interactions. *Trends Ecological Evolution*, 7, 151–154.
- Polis, G. A., Myers, C. A. in Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), 297–330.
- Riechert, S. E. (1978). Energy based territoriality in populations of the desert spider *Agelenopsis aperta* (Gertsch). *Symposia of the Zoological Society of London*, 42, 211–222.

- Riechert, S. E. in Luczak, J. (1982). Spider foraging: behavioral responses to prey. V: Witt, P. N. in Rovner, J. S. (ur.), *Spider Communication: Mechanisms and Ecological Significance* (str. 353–385). Princeton: Princeton University Press,
- Rosenzweig, M. (1981). A theory of habitat selection. *Ecology*, 62, 327–335.
- Scharf I., Hollender Y., Subach A. in Ovadia O. (2008b): Effect of spatial pattern and microhabitat on pit construction and relocation in *Myrmeleon hyalinus* (Neuroptera: Myrmeleontidae) larvae. *Ecological Entomology*, 33, 337–345.
- Scharf I., Subach A. in Ovadia O.(2008a). Foraging behaviour and habitat selection in pit-building antlion larvae in constant light or dark conditions. *Animal Behaviour*, 76, 2049–2057.
- Scharf, I. in Ovadia, O. (2006). Factors influencing site abandonment and site selection in a sit-and-wait predator: A review of pit-building antlion larvae. *Journal of Insect Behavior*, 10, 197–218.
- Scharf, I., Gilad, T., A. Bar-Ziv, M., Katz, N., Gregorian, E., N. Pruitt, J. in Subach, A. (2018). The contribution of shelter from rain to the success of pit-building predators in urban habitats. *Animal Behaviour*, 142, 139–145.
- Scharf, I., Golan, B. in Ovadia, O. (2009). The effect of sand depth, feeding regime, density, and body mass on the foraging behaviour of a pit-building antlion. *Ecological Entomology*, 34(1), 26–33.
- Scharf, I., Lubin, Y. in Ovadia, O. (2011). Foraging decisions and behavioural flexibility in trap-building predators: a review. *Biological Reviews*, 86(3), 626–639.
- Schoener, T. W. (1983). Field experiments on inter-specific competition. *The American Naturalist*, 122, 240–285.
- Simpson, M. R. (1995). Covariation of spider egg and clutch size: The influence of foraging and parental care. *Ecology*, 76, 795–800.
- Sniegula, S., Golab, M. J., Johansson, F. (2019). Size mediated priority and temperature effects on intra-cohort competition and cannibalism in a damselfly. *Journal of animal ecology*, 88(4): 637–648.

- Stange, L. A. (1970). Revision of the ant-lion tribe Brachynemurini of North America. *University of California Publications in Entomology*, 55, 1–192.
- Stange, L. A. (2004). A systematic catalog, bibliography and classification of the world antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). *Memoirs of the American Entomological Institute*, 74.
- Stelzl, M. in Gepp, J. (1990). Food-analysis of imagines of central European Myrmeleontidae (Insecta: Neuroptera). *Neuropterology* (Mansell, M. W., H. Aspöck ur.), *Pretoria*, 205–210.
- Tome, D. (2006). Ekologija: organizmi v prostoru in času. Ljubljana. *Tehniška založba Slovenije*, 181, 216–217.
- Topoff, H. (1977). The pit and the antlion. *National History*, 86, 64–71.
- Wheeler, W. M. (1930). *Demons of the dust*. New York: W.W. Norton.
- Wiens, J. J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366(1576), 2336–2350.
- Wilson, D. S. (1974). Prey Capture and Competition in the Ant Lion. *Biotropica*, 6(3), 187–193.
- Wise, D. H. (2006). Cannibalism, food limitation, intraspecific competition, and the regulation of spider populations. *Annual Review of Entomology*, 51, 441–465.
- Youthed, G. J. in Moran, V. C. (1969). Pit construction by myrmeleontid larvae. *Journal Insect Physiology*, 15, 867–875.
- Zimmermann, D., Randolph, S. in Aspöck, U. (2019). From chewing to sucking via phylogeny—from sucking to chewing via ontogeny: mouthparts of Neuroptera. Insect Mouthparts: form, function, development and performance. *Springer Nature Switzerland AG*, 361–385.

8 Priloge

Priloga 1: Izjava o avtorstvu in istovetnosti tiskane in elektronske oblike magistrskega dela

UNIVERZA V MARIBORU

FAKULTETA ZA NARAVOSLOVJE IN MATEMATIKO

IZJAVA O AVTORSTVU IN ISTOVETNOSTI TISKANE IN ELEKTRONSKE OBLIKE ZAKLJUČNEGA DELA

Ime in priimek študentke: **Tadeja Bantan**

Študijski program: **Biologija in ekologija z naravovarstvom**

Naslov zaključnega dela: **Vpliv biotskih in abiotskih dejavnikov na izbiro habitata pri ličinkah dveh vrst volkcev (Neuroptera, Myrmeleontidae)**

Mentor: **doc. dr. Vesna Klokočovnik**

Somentor: **red. prof. dr. Dušan Devetak**

Podpisana študentka **Tadeja Bantan**

- izjavljam, da je zaključno delo rezultat mojega samostojnega dela, ki sem ga izdelala ob pomoči mentorice oz. somentorja;
- izjavljam, da sem pridobila vsa potrebna soglasja za uporabo podatkov in avtorskih del v zaključnem delu in jih v zaključnem delu jasno in ustrezno označila;
- na Univerzo v Mariboru neodplačno, neizključno, prostorsko in časovno neomejeno prenašam pravico shranitve avtorskega dela v elektronski obliki, pravico reproduciranja ter pravico ponuditi zaključno delo javnosti na svetovnem spletu preko DKUM; sem seznanjen/-a, da bodo dela deponirana/objavljena v DKUM dostopna široki javnosti pod pogoji licence Creative Commons BY-NC-ND, kar vključuje tudi avtomatizirano indeksiranje preko spleta in obdelavo besedil za potrebe tekstovnega in podatkovnega rudarjenja in ekstrakcije znanja iz vsebin; uporabnikom se dovoli reproduciranje brez predelave avtorskega dela, distribuiranje, dajanje v najem in priobčitev javnosti samega izvirnega avtorskega dela, in sicer pod pogojem, da navedejo avtorja in da ne gre za komercialno uporabo;
- dovoljujem objavo svojih osebnih podatkov, ki so navedeni v zaključnem delu in tej izjavi, skupaj z objavo zaključnega dela;
- izjavljam, da je tiskana oblika zaključnega dela istovetna elektronski obliki zaključnega dela, ki sem jo oddala za objavo v DKUM.

Uveljavljam permisivnejšo obliko licence Creative Commons: _____
(navedite obliko)

Začasna nedostopnost:

Zaključno delo zaradi zagotavljanja konkurenčne prednosti, zaščite poslovnih skrivnosti, varnosti ljudi in narave, varstva industrijske lastnine ali tajnosti podatkov naročnika:

_____ (naziv in
naslov naročnika/institucije) ne sme biti javno dostopno do _____ (datum
odloga javne objave ne sme biti daljši kot 3 leta od zagovora dela). To se nanaša
na tiskano in elektronsko obliko zaključnega dela.

Temporary unavailability:

To ensure competition priority, protection of trade secrets, safety of people and nature, protection of industrial property or secrecy of customer's information, the thesis

_____ (institution/company
name and address) must not be accessible to the public till _____
_____ (delay date of thesis availability to the public must
not exceed the period of 3 years after thesis defense). This applies to printed and
electronic thesis forms.

Datum in kraj:

Podpis študent-a/-ke:

Podpis mentor-ja/-ice: _____
(samo v primeru, če delo ne sme biti javno dostopno)

Ime in priimek ter podpis odgovorne osebe naročnika in žig:

(samo v primeru, če delo ne sme biti javno dostopno)