



Influencia de la profundidad del substrato en la decisión de construcción y geometría de trampas de hormiga-león (Neuroptera: Myrmeleontidae)

Sergio N. Plasier

RESUMEN: Estudios en predadores semi-sedentários han revelado que estos organismos, usualmente considerados de comportamiento estereotipado, exhiben una amplia flexibilidad. Un sistema modelo para el estudio de respuestas comportamentales frente a condiciones limitantes de recursos son algunas especies de hormiga-león cuyas larvas construyen trampas en el suelo. El objetivo de este estudio fue probar experimentalmente el efecto de la profundidad del substrato sobre la decisión de construcción y geometría de trampas por la hormiga-león *Myrmeleon* sp. (Neuroptera: Myrmeleontidae). Tras colocar a las larvas bajo condiciones de arena profunda y superficial, no se encontraron diferencias en la proporción de trampas construidas entre ambos tratamientos. Entretanto, en arena superficial hubo una reducción de 3.12° en el ángulo de inclinación de la trampa, manteniéndose sólo el diámetro constante. Condiciones como la simulada no serían suficientemente frecuentes en la naturaleza para generar una presión de selección hacia comportamientos flexibles en la construcción de trampas por larvas de *Myrmeleon* sp.

PALABRAS-CLAVE: comportamiento estereotipado, comportamiento flexible, estrategia sienta-y-espera, predación.

INTRODUCCIÓN

La estrategia de predación pasiva de sienta-y-espera, a diferencia de estrategias de persecución activa, requiere una menor demanda energética, tendiendo así a promover la eficiencia de forrajeo (capturas por unidad de esfuerzo) sobre la tasa de forrajeo (capturas por unidad de tiempo) (Brown, 2009). Algunos organismos que utilizan la estrategia de predación pasiva cazan por emboscada permaneciendo inmóviles y esperando que las presas pasen. La coloración críptica puede ayudar a organismos predadores a reducir la capacidad de detección de las presas; sin embargo, existe otra técnica de predación pasiva, la de construir trampas (Gullan & Cranston, 2005).

Los constructores de trampas más ubicuos y mejor estudiados de la naturaleza son las arañas. Aunque la construcción parece estar genéticamente determinada (Foelix, 1996), esta puede no ser totalmente estereotipada. Un ejemplo destacable es la araña *Parawixia bistriata*, la cual exhibe un comportamiento flexible en la construcción de telas orbitales, variando radicalmente el diámetro de la tela y el tamaño de malla (distancia entre las espirales) de acuerdo con la variación en el tamaño de presas en una escala temporal diaria (Sandoval, 1994 apud Viera et al., 2007). Una respuesta comportamental similar también ha sido observada experimentalmente en la araña *Araneus diadematus*. El tamaño de su tela y malla

varió proporcionalmente al tamaño de las presas ofrecidas (Schneider & Vollrath, 1998 apud Hansell, 2005).

Comportamientos flexibles estarían influenciados tanto por características bióticas del microhabitat, como disponibilidad y tamaño de presas, así como por características abióticas, incluyendo perturbaciones o cambios climáticos y requerimientos estructurales para la construcción de trampas (Gillespie & Spagna, 2003). Características abióticas serían fuertemente influyentes en las hormigas-león (Neuroptera: Myrmeleontidae), un sistema modelo frecuentemente utilizado para estudiar respuestas comportamentales flexibles en predadores sienta-y-espera (Devetak et al., 2005; Alves, 2007; Scharf et al., 2009, 2010).

Las larvas de hormiga-león son predadores semi-sedentários que pueden vivir por varios años en el suelo hasta alcanzar la vida adulta (Daly et al., 1998). En algunas especies, la larva construye trampas en forma de cono invertido excavando el suelo (tierra o arena fina), para luego esperar enterrada en el fondo hasta que una presa caiga. La inclinación del cono y la inestabilidad del suelo dificultan el escape de la presa, al mismo tiempo que la larva lanza partículas del suelo empujadas con la cabeza o muerde directamente, para finalmente enterrarla reduciendo así su movilidad

(Gullan & Cranston, 2005). Las larvas se desplazan muy limitadamente y la relocalización de trampas es rara, lo que está relacionado a la capacidad de reducir el metabolismo y soportar periodos de inanición (Scharf & Ovadia, 2006). Respuestas comportamentales en cuanto al tamaño, establecimiento y tasa de relocalización de trampas han sido relacionadas a la variación en la disponibilidad de alimento, situaciones de alta densidad específica, variaciones en las características del suelo, tales como profundidad de substrato disponible, tamaño de las partículas y humedad, además de posibles condiciones microclimáticas como sombra y temperatura (Gotelli, 1993 apud Scharf & Ovadia, 2006; Prado et al., 1993; Farji-Brener, 2003; Devetak et al., 2005; Scharf & Ovadia, 2006; Alves, 2007; Chaves et al., 2015).

Usando como modelo de estudio una especie de hormiga-león, *Myrmeleon* sp. (Neuroptera: Myrmeleontidae), se estudió experimentalmente si la profundidad del substrato influye en la decisión de construcción de trampas y en su geometría. Dos hipótesis mutuamente excluyentes y secuenciales fueron consideradas. Dado que la construcción de trampas demanda un esfuerzo alto (Lucas, 1985 apud Scharf & Ovadia, 2006) y que el suceso de captura decrece con la reducción de su tamaño (Scharf & Ovadia, 2006), la hipótesis inicial es que las larvas evitarán construir trampas en condiciones de poca profundidad de arena (hipótesis 1). Bajo este escenario, las larvas tendrían un comportamiento estereotipado que no les permitiría construir trampas en tales condiciones. Por el contrario, si la hipótesis uno se refuta, se espera que las larvas muestren un comportamiento flexible en respuesta a la limitación del substrato, reduciendo el diámetro de boca de la trampa para mantener el ángulo de inclinación de la misma (hipótesis 2). Tal respuesta comportamental tendría como finalidad contrarrestar el efecto negativo de la reducción de la inclinación de la trampa sobre el tiempo de retención de presas (Lucas, 1986 apud Devetak et al., 2005).

MATERIALES & MÉTODOS

LARVAS DE HORMIGA-LEÓN Y LUGAR DE ORIGEN

Se utilizaron 30 larvas de hormiga-león *Myrmeleon* sp. mantenidas en cautiverio dentro de una instalación localizada en el ámbito de la “Reserva de Desenvolvimento Sustentável da Barra do Una” (24°17'-24°35'S; 47°00'-47°30'O), en el litoral sur del estado de São Paulo. Todas las larvas provinieron de una colecta realizada en julio de 2015 en un área

rural próxima a vegetación de restinga dentro de la misma localidad (Chaves et al., 2015).

EXPERIMENTO

Para el experimento se utilizó arena seca del área de donde fueron capturadas las larvas de hormiga-león (Chaves et al., 2015); la misma que fue tamizada con una malla de 0.71 mm. De las 30 larvas, 15 fueron colocadas en recipientes cilíndricos individuales (diámetro = 11 cm, altura = 7 cm) con arena superficial (1 cm) y 15 en recipientes similares con arena profunda (4 cm). Las larvas fueron colocadas a las 24h00 horas y se colectaron los datos después de 8 h, tiempo suficiente para la construcción de trampas según un estudio previo (Chaves et al., 2015). Se registró la cantidad de trampas construidas por tratamiento y se procedió a la toma de mediciones geométricas (Figura 1). Sobre la arena y al lado de cada trampa se colocó una regla de referencia y se tomaron fotografías. Luego, se calculó el diámetro de la boca de cada trampa en base al análisis de las fotografías usando el programa ImageJ v1.47 (Rasband, 2003). La profundidad fue medida utilizando un vernier de precisión de 0.1 mm y el ángulo de inclinación fue calculado a partir de estas dos medidas usando la siguiente ecuación:

$$\text{ángulo} = \tan^{-1} \left(\frac{\text{profundidad de la trampa}}{\text{radio de boca de la trampa}} \right)$$

Para controlar el efecto del tamaño de la larva sobre el tamaño de la trampa (Scharf & Ovadia, 2006; Pinotti et al., 2007; Scharf et al., 2009), se realizó un procedimiento pareado en el que cada larva fue transferida al tratamiento opuesto al día siguiente, siguiendo el mismo protocolo y colecta de datos. Durante todo el periodo experimental, las larvas no fueron alimentadas para evitar una posible influencia sobre el tamaño de las trampas (Scharf et al., 2009).

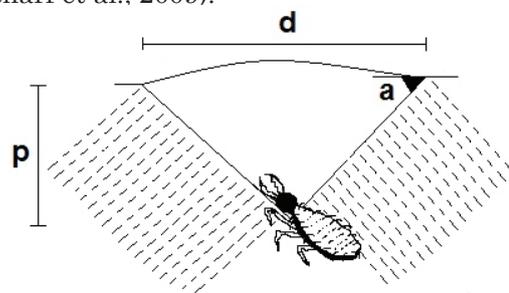


Figura 1. Esquemática de una trampa de hormiga-león (d = diámetro de la boca, p = profundidad, a = ángulo de inclinación).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para probar las diferencias entre la proporción del número de larvas que construyeron trampas en arena profunda y la proporción de larvas que

construyeron trampas en arena superficial (hipótesis 1), se permutó (10,000 veces) los valores de presencia o ausencia de trampa dentro de cada tratamiento, simulando un escenario nulo en que no había diferencias entre los substratos. En cada aleatorización, se calculó la diferencia entre la proporción simulada para arena profunda menos la proporción simulada para arena superficial. Posteriormente, se comparó el valor observado sobre la distribución de valores simulados para calcular la probabilidad (p-valor) de encontrar una diferencia mayor o igual al valor observado.

Para probar el efecto de la profundidad de arena sobre la geometría de la trampa (hipótesis 2), primero, se calculó la media de las diferencias del valor del ángulo de inclinación y diámetro de la trampa construida por cada individuo en arena profunda menos los valores obtenidos en arena superficial. Luego, se simuló un escenario nulo permutando (10,000 veces) los valores de ángulo y diámetro de trampas entre tratamientos para cada individuo y se recalcularon las medias de las diferencias. Finalmente, se comparó el valor observado sobre la distribución de valores simulados para calcular la probabilidad (p-valor) de encontrar una diferencia mayor o igual a los valores observados. Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el ambiente de programación R v3.1.3 (R CoreTeam, 2015).

RESULTADOS

La frecuencia de construcción de trampas por las larvas fue de 86% (n = 26) en arena profunda y 80% (n = 24) en arena superficial, diferencia que no fue significativa (p = 0.374). De 20 individuos que construyeron trampas en ambos tratamientos, dos fueron excluidos del análisis pareado de geometría de trampas porque las larvas no lograron construir un cono definido. La profundidad media de las trampas del tratamiento arena profunda fue 10.7 mm (± 0.3 mm = error estándar), y la del tratamiento arena superficial fue 9.5 mm (± 0.4 mm). El ángulo medio de inclinación de las trampas del tratamiento arena profunda fue 37.5° ($\pm 0.8^\circ$) y el de arena superficial fue 34.4° ($\pm 0.8^\circ$), una diferencia significativa (p = 0,001) de 3.1° ($\pm 0,89^\circ$). El diámetro medio de la boca de las trampas del tratamiento arena profunda fue 27.7 mm (± 1.3 mm) y el de arena superficial fue 27.4 mm (± 1.1 mm), diferencia no significativa (p = 0.447; Figura 2).

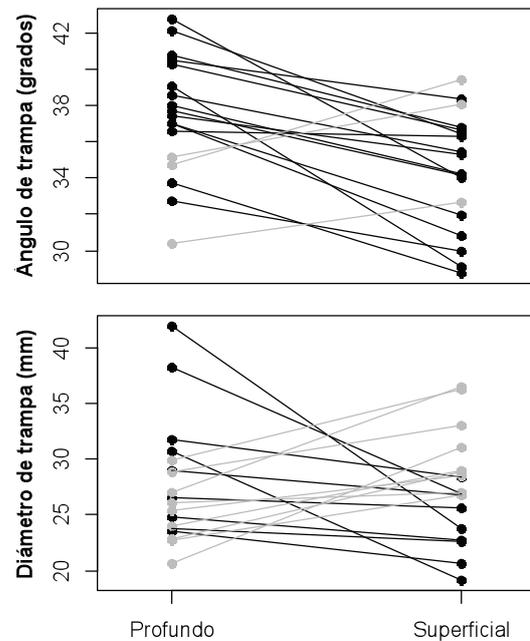


Figura 2. Datos pareados por individuo para los tratamientos de profundidad de arena (profundo = 4 cm, superficial = 1 cm) en relación al ángulo de inclinación y al diámetro de la boca de las trampas construidas por larvas de hormiga-león. Las líneas de unión en color negro indican una reducción de las medidas del tratamiento de arena profunda a superficial, mientras que las líneas en gris indican el caso opuesto.

DISCUSIÓN

No se halló evidencia que sugiera que las larvas de la hormiga-león *Myrmeleon* sp. eviten construir trampas en la condición limitada de profundidad de arena impuesta en el experimento. Ya que la restricción de profundidad de substrato no fue condicionante para la construcción de la trampa, se esperaba que ocurra un ajuste comportamental sobre el diseño geométrico que evite comprometer el ángulo de inclinación, ya que éste tiene influencia sobre el tiempo de retención de la presa (Lucas, 1986 apud Devetak et al., 2005). Contrario a lo esperado, las larvas respondieron a la limitación experimental de substrato construyendo trampas con un menor ángulo de inclinación y manteniendo el diámetro de la boca constante.

Un alcance inicial para entender el patrón observado en la geometría de las trampas es revelado por el proceso de construcción. La construcción de la trampa se da en base a movimientos hacia atrás en forma de espiral (Gullan & Cranston, 2005), y las larvas de *Myrmeleon* sp. trabajan primero sobre el perímetro externo del cono invertido (obs. pers.), el mismo que determinará el diámetro de la boca. Tomando en cuenta que la variación de profundidad de las trampas en ambos tratamientos fue de 6.8

a 13.5 mm y que el ángulo en arena superficial se redujo en tan sólo 3.1°, el ajuste sobre la inclinación sería mínimo. Además, la observación de dos trampas en arena superficial cuya construcción no pudo finalizar en forma de cono invertido sugiere que las larvas no modulan el ángulo conociendo a priori la profundidad disponible de arena. La reducción mínima del ángulo de inclinación bajo las condiciones impuestas no tendría implicaciones en la tasa de captura de presas, como fue demostrado por Figueiredo (2015) en un experimento usando los mismos individuos y tratamientos descritos en el presente estudio. Es probable que, en tal situación, el tamaño de la larva sea un factor más importante en el suceso de captura de las presas (Dias et al., 2006).

La reducción del tamaño de las trampas de hormiga-león en condiciones restrictivas de profundidad de substrato ya había sido reportada, pero no se había analizado la variación en la inclinación (Scharf et al., 2009). Sin embargo, condicionando la dieta y manteniendo otros factores constantes, no se ha encontrado ninguna evidencia que apunte a una posible regulación comportamental sobre la inclinación en relación a la disponibilidad de alimento (Hauber, 1999). Sabiendo que la variación del tamaño de las trampas está influenciada tanto por la condición alimenticia como por el tamaño de la larva (Hauber, 1999; Scharf & Ovardia, 2006; Pinotti et al., 2007), futuros estudios deberían evaluar la respuesta comportamental a la restricción de substrato condicionando la dieta y separando grupos por instar larvario o tamaño. Este diseño experimental forzaría a una respuesta comportamental con posibles implicaciones sobre la decisión de construcción, geometría y relocación de trampas, así como en el suceso de captura.

La respuesta comportamental estereotipada de *Myrmeleon* sp. a la profundidad de arena estaría lejos de ser considerada una generalización. Diversos estudios han demostrado que en condiciones en que no se restringe la profundidad del substrato, la variación en el tamaño de las trampas es modulada de acuerdo a disponibilidad de alimento y al tamaño de partículas del substrato (Devetak et al., 2005). Un caso más extremo se ha observado en larvas de la hormiga-león *Myrmecaelurus* sp., las cuales en condiciones de laboratorio usan dos técnicas de predación: construir trampas o permanecer inmóviles sobre el substrato para emboscar a la presa (Elimelech & Pinshow, 2008). Esta flexibilidad comportamental es facilitada por la capacidad de moverse tanto hacia adelante como hacia atrás, pero los posibles factores que determinarían la selección de técnicas en la natu-

raleza son aún desconocidos. En *Myrmeleon* sp., es probable que condiciones de baja disponibilidad de substrato no ocurran de manera tan frecuente como para generar una presión selectiva que dirija el establecimiento de diseños flexibles en la geometría de las trampas.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Glauco Machado y Paulo Inácio Prado por la orientación, a Gustavo “Billy” Requena por contribuir con información bibliográfica, y a Diogo Melo, Lucas de Medeiros y Danilo Pereira por la ayuda en los análisis de datos. Además, agradezco al revisor Carlos “Kiwi” Candia, cuyos valiosos comentarios contribuyeron al mejoramiento del manuscrito.

REFERENCIAS

- Alves, D.A. 2007. A granulometria do substrato interfere no diâmetro das armadilhas e no sucesso de captura de presas por larvas de formiga-leão *Myrmeleon* sp. (Neuroptera: Myrmeleontidae)? Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Brown, J.S. 2009. Foraging behavior, pp. 51-58. Em: *The Princeton guide to ecology* (S.A. Levin, ed.). Princeton University Press, New Jersey.
- Chaves, A.D.G.; G.P. Murayama; L.P. de Medeiros & S. Plasier. 2015. O efeito da umidade do solo na seleção do substrato e na construção de armadilhas de funil por larvas de formigas-leão (Neuroptera: Myrmeleontidae). Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Daly, H.V.; J.T. Doyen & A.H. Purcell. 1998. *Introduction to insect biology and diversity*. Oxford University Press, Oxford.
- Devetak, D.; A. Spornjak & F. Janzekovic. 2005. Substrate particle size affects pit building decision and pit size in the antlion larvae *Euroleon* nostras (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Physiological Entomology*, 30:158-163.
- Dias, S.C.; B.A. Santos; F.P. Werneck; P.K. Lira, V. Carrasco-Carbadillo & G.W. Fernandes. 2006. Efficiency of prey subjugation by one species of *Myrmeleon* larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae) in the central Amazonia. *Brazilian Journal of Biology*, 66:441-442.

- Elimelech, E. & B. Pinshow. 2008. Variation in food availability influences prey-capture method in antlion larvae. *Ecological Entomology*, 33:652-662
- 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*, 16:783-796.
- Figueiredo, A.C. 2015. Influência da profundidade do substrato e da presença da larva formiga-leão (Neuroptera: Myrmeleontidae) na eficiência do funil para captura de presas. Em: Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica" (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Foelix, R.F. 1996. *Biology of spiders*. Oxford University Press, Oxford.
- Gillespie, R.G. & J.C. Spagna. 2003. Spiders, pp. 1060-1073. Em: *Encyclopedia of insects* (V.H. Resh & R.T. Cardé, eds.). Academic Press, London.
- Gullan, P.J. & P.S. Cranston. 2005. *The insects: An outline of entomology*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Hansell, M. 2005. *Animal architecture*. Oxford University Press, Oxford.
- Hauber, M.E. 1999. Variation in pit size of antlion (*Myrmeleon carolinus*) larvae: the importance of pit construction. *Physiological Entomology*, 24:37-40.
- Pinotti, B.T.; D.A. Alves; E.C. Luiz, M. Pannuti. 2007. Relação entre o tamanho das larvas de formiga-leão (Neuroptera: Myrmeleontidae) e o diâmetro de suas armadilhas em funil: variações ambientais e sucesso de captura de presas. Em: Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica" (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Prado, P.I.K.L.; L.C. Bede L.C. & M.L. de Faria. 1993. Asymmetric competition in a natural population of antlion larvae. *Oikos*, 68:525-530.
- R Development Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rasband, W. 2003. *ImageJ software*. National Institutes of Health, Maryland, USA.
- Scharf, I. & O. Ovadia. 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*, 19:197-218.
- Scharf, I.; B. Golan & O. Ovadia. 2009. The effect of sand depth, feeding regime, density, and body mass on the foraging behaviour of a pit-building antlion. *Ecological Entomology*, 34:26-33.
- Scharf, I.; E.D. Barkae & O. Ovadia. 2010. Response of pit-building antlions to repeated unsuccessful encounters with prey. *Animal Behaviour*, 79:153-158.
- Viera, C.; H.F. Japyassú; A.J. Santos & M.O. Gonzaga. 2007. Teias e forragemamento, pp. 45-65. Em: *Ecologia e comportamento de aranhas* (M.O. Gonzaga, A.J. Santos & H.F. Japyassú, eds.). Editora Interciência, Rio de Janeiro.