



BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA
ESCUELA DE BIOLOGÍA

Dinámica espacio-temporal del establecimiento denso-
dependiente de las trampas de *Myrmeleon crudelis* Walker

Tesis que para obtener el título de
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

Presenta:

JUAN JOSÉ MORALES TREJO

Asesor de Tesis:

DR. CÉSAR ANTONIO SANDOVAL RUIZ



DICIEMBRE, 2015

Agradecimientos

Son muchas las personas e instituciones a quienes debo y quiero agradecer el haber permitido que este trabajo se llevara a cabo, que yo culminara con mi carrera, que apreciara el significado personal de lo que es ser un biólogo y de que por supuesto, al final de cuentas esto conlleve a una inmensa satisfacción y felicidad personal.

A la Escuela de Biología de la BUAP por haber sido parte de mi hogar seis años y al Cuerpo Académico Ecología, Manejo y Conservación de Recursos Naturales de esta Escuela por el apoyo económico que recibí durante seis meses para llevar a cabo mi proyecto de investigación.

Dr. César, fungió como todo un padrino mágico. Bajo su tutela no me hizo falta nada y aportó, creo yo, más de lo necesario. Dr. Juan, usted enseña no a caminar sobre las piedras, sino a buscar caminos que no propiamente sean un sendero de terciopelo, siempre con el fin de aprender más y mejor.

Maestra Analucia, ¿cómo se puede agradecer la ternura y cariño con la que nos enseña? Usted es una profesora y madre para quien quiera aprender sobre ecología.

Sinceramente, gracias a ustedes tres por enseñarme opciones que me ayuden a convertirme en un biólogo y persona de provecho.

A mis amigos, fuente de alegría y afecto:

A Iván Huerta y Fernando Trejo por ser estrellas que me hacen reír aunque las distancias nos separen.

A Uryke por haber sido mi amigo en los primeros tiempos y fuente de apoyo en los días oscuros.

A Erick J. Corro Méndez por ser un amigo de verdad entrañable y competitivo.

A Fernando Dorantes por ser leal, capaz; y además, noble para convivir.

A Elena Selik Pérez y Gabriela Angulo, dos tal para cual, ustedes sabrán por qué, sin embargo eso me hace quererlas.

A Ricardo Pérez por ser extrañamente como un hermano menor que se preocupa por el mayor.

A Mariana Contreras por haber sido un ejemplo de lucha, dedicación y amor incondicional.

A Julián Guzmán y Mariana Medina. Uno francés, la otra rubia; bueno.

A Oswaldo Ramírez, Rebeca Córtes, Saul Baez y Yeni Mora por ser de la afición tacos-game-weekend, amigos del alma.

A Alma, Paul y Aimeé, la primera familia de nuestra generación, al menos para mi porque son importantes.

A Beatriz Espinoza y Larisa Aquino, sin que se conozcan una con la otra, sepan que tienen una mente e ímpetu exquisitos.

A Irais Ávila y Luis Villanueva, señores ustedes son hermosos, son Lois y Hal.

A Elsa Morales Vásquez, hermana secuaz, bailarina, siempre feliz, honesta, y rebelde cósmica.

Y a ti Nataly, por ayudarme a enfocarme con esas dosis de felicidad y cariño; así como por tu paciencia y el sentido de responsabilidad y respeto que me ayudas a construir.

Y a una lista casi interminable de amigos que espero me alcance el tiempo y la vida para conocerlos más y tener sus

descripciones cortas antes de que la estocasticidad ambiental acabe conmigo:

Sarai Zamarripa (Fighting!), Karla Selene, Eduardo Navarro, Erick Nava, Constelación, Sheila Marie, Brenda La Bandida, Manuel Sevenello, Andrés Vázquez, Diana Bolis, David Claro-Oscuro, Álvaro Flechador del Cielo, Pequeña Eli, Vicente Viveros, Aramis, Diego Ar-Pa, Imelda, Jessica Larisa, Julio Broca, Blanca Aguilar, Don Daniel, Arelee Muñoz, Patricia Jiménez, Angeles Aparicio, Brenda Cruz, Rocío Flores, Paula Iveth Salazar, Pedro Luna (Pheido), Carlos Horacio (Gasparcito), Dayna, Alma Cruz, Emiliano, Aurora Lucía, Aurora Méndez y todo ese firmamento de nombres que de momento no han llegado a mi cabeza pero que estoy seguro, brillan con luz propia.

A mi familia:

El bastión protector del hermano e hijo menor:

Dolores, mi madre. Román mi padre no natural pero que descansa en paz en una parte de mi corazón.

Elsa y Genoveva Morales, hermanas, punto de apoyo y cofre de tesoros de mi pasado ahora presente y vida del futuro.

Myrna, hermana arruinaste mi cabello un par de veces.

Christian, camarada luchador y alma de acero fundido.

Amando, Nancy y Gerardo, los guardianes de mis hermanos.

Sobrinos grandes, vamos un día por mariposas, ¿va?

Y a mis sobrinos más pequeños:

Samantha, Christopher y Paola por creer que soy un niño como ustedes pero más grande.

Dedicada a la memoria de Román Lecona

"Se hizo el silencio en el bosque.

—Os arrodillasteis como niños —entonó solemne Bowen Marsh—. Levantaos ahora como hombres de la Guardia de la Noche."

Fragmento de Canción de Hielo y Fuego

¿Crees en la fe, Neo?

- No

- ¿Por qué no?

- Porque no me gusta la idea de no tener el control de mi propia vida.

Matrix, 1999.

We look for strength and assistance — Estamos en la búsqueda de la fuerza y el auxilio

Confident that with your help — Seguros de que con tu ayuda

Man will be what he was born to be — El hombre será lo que para ser nació:

Free and independent — Libre e independiente

Cita de John F. Kennedy en:

Defector (Desertor) de:

Matthew James Bellamy (Muse)

Like the birds in the sky - Como las aves en el cielo

We are flying so high — estamos volando muy alto

Without making any kind of sacrifice — sin hacer ningún tipo de sacrificio

We've got so little time, to undo this crime — nos queda muy poco tiempo para deshacer este crimen

Or we'll lose our paradise — o perderemos nuestro paraíso.

It seems to me that there's no sense at all — Me parece como si esto no tuviera del todo sentido

Nobody cares it's always the same — A nadie le importa, siempre es lo mismo

Mother nature's, crying out in pain — La Madre Naturaleza está clamando de dolor

We are the one's to blame — Somos los únicos a quién culpar.

Paradise (Paraíso)

Stratovarius

Ubuntu: Soy lo que soy porque nosotros somos

Filosofía Sudafricana

Índice de Contenido

Agradecimientos.....	1
Resumen.....	1
Introducción.....	2
Hipótesis.....	7
Predicciones.....	7
Objetivos.....	8
Material y Métodos.....	9
Biología de <i>Myrmeleon crudelis</i>	9
Sitio de colecta.....	11
Colecta y toma de datos en campo.....	12
Diseño del experimento.....	12
Análisis de datos.....	13
1) Efecto de la densidad en el tamaño de las trampas.....	13
2) Variación del número de trampas.....	13
3) Tiempo de establecimiento de las trampas.....	13
4) Distribución espacial de las trampas.....	14
Resultados y Discusión.....	16
Efecto de la densidad en el tamaño de las trampas.....	16
Variación del número de trampas.....	19
Tiempo de establecimiento de las trampas.....	20
Distribución espacial de las trampas.....	21
Conclusión.....	25
Referencias.....	27

Índice de Figuras

Figura 1: Imagen descriptiva de una trampa de hormiga león representado a la larva en el fondo y el movimiento observado de las presas al rodar al fondo.....	4
Figura 2: Relación del tamaño de la mandíbula y el área de la cabeza en <i>Myrmeleon crudelis</i> . Existe una dependencia del largo de la mandíbula con respecto al área de la cabeza en el estadio 1 ($R = 0.06$, $p < 0.05$) y el estadio 2 ($R = 0.09$, $p < 0.01$). Pero en el estadio 3 no hay dependencia ($R = 0.05$, $p > 0.05$). Los estadios se diferencian en orden ascendente por las nubes de puntos de la gráfica.....	10
Figura 3: Tres individuos de hormiga león de la especie <i>Myrmeleon crudelis</i> . De izquierda a derecha, el estadio 1, 2 y 3.....	11
Figura 4: Fotografía del sitio de colecta. Según el trabajo de Závala-Hurtado, 1982. El sitio corresponde a la asociación vegetal de matorral espinoso.....	12
Figura 5: En este gráfico se representan los datos de 248 trampas de hormigas león medidas en condiciones naturales. La profundidad como variable de respuesta a el diámetro de las trampas, resultó ser dependiente a los cambios que este pueda tener. Diámetros grandes, originan profundidades grandes, la relación es proporcional.....	17
Figura 6: Gráfica de la covarianza de las densidades 32 (t32), 16 (t16), 8 (t8) y 4 (t4) individuos / charola. Los dos primeros recuadros (t16 y t32) muestran una mayor cantidad de datos, en estos tratamientos la profundidad es muy dependiente del diámetro: t16 ($R^2 = 0.94$, G.L. = 21, $p < 0.001$) y t32 ($R^2 = 0.81$, G.L. = 28, $p < 0.001$). En los tratamientos t4 y t8, la dependencia entre la profundidad y el diámetro es significativa, aunque el número de datos es bajo: t4 ($R^2 = 0.98$, G.L. = 9, $p < 0.001$) y t8 ($R^2 = 0.92$, G.L. = 10, $p < 0.001$).....	18
Figura 7: En la gráfica de cajas y alambres se representa como variable de respuesta el coeficiente de variación respecto a la densidad en los tratamientos. Los puntos representan los límites de los cuartiles y la mediana, que son el número de repeticiones del experimento.....	19
Figura 8: Probabilidad de que la actividad de aparición y desaparición de trampas cese (estabilización) para los cuatro primeros tratamientos. D16 = densidad 16 individuos / charola, D32 = densidad 32 individuos / charola, D04 = densidad 4 individuos / charola y D08 = densidad 8 individuos / charola. Los símbolos (+) al final de las curvas D16 y D32 representan datos censurados.....	20
Figura 9: Se muestra la trayectoria que el índice de agregación dibujó para cada una de las densidades a lo largo de los 16 del experimento. Se inserta en cada gráfico de las densidades el valor promedio para	

los 16 días del índice de agregación (R) y el resultado de la prueba de significancia (z).....	22
--	----

Índice de Cuadros

Cuadro 1: Análisis de covarianza para la profundidad de las trampas de <i>Myrmeleon crudelis</i> en cuatro diferentes densidades (32, 16, 8 y 4).....	18
Cuadro 2: Tabla de la varianza para el número de trampas construidas respecto a la densidad.....	19
Cuadro 3: G.L. = grados de libertad, χ^2 = valor de JI-Cuadrada, % = porcentaje de la variación explicada por cada término del modelo; p valor de probabilidad de que el cese de actividad en la construcción de trampas sea diferente.....	20

Resumen

Realicé un estudio sobre el efecto de la densidad en la dinámica espacio-temporal de la construcción de trampas de las hormigas león de la especie *Myrmeleon crudelis*. Esta larva construye trampas de caída en sustratos arenosos. Ecológicamente, esta característica ha permitido que estos animales puedan ser utilizados como buenos modelos para el estudio de las interacciones intraespecíficas por el uso del espacio disponible para colocar sus trampas, así como por su resistencia a la manipulación. El diseño del experimento consistió en un modelo de efectos mixtos: con la densidad de hormigas-león como factor fijo (con 32, 16, 8, 4, 2 y 1 individuo por unidad experimental) y la charola como factor aleatorio, la cual se registró durante 16 días (ver más adelante), cada tratamiento consistió de tres repeticiones, dando un total de 18 unidades experimentales. El análisis de datos consistió en cuatro partes: El efecto de la densidad en el tamaño de las trampas, la variación del número de trampas, el tiempo de establecimiento de las trampas y la distribución espacial de las trampas. Realicé un análisis de covarianza y encontré que la profundidad no difiere respecto a los tratamientos ($F = 1.85$, $G.L. = 3$, $p = 0.1$) y que la profundidad y el diámetro son dependientes ($R^2 = 0.89$, $G.L. = 68$, $p < 0.001$). No hay variación dependiente de la densidad en el número de trampas construidas (densidad = 32, 16 y 8 individuos / charola) ($F = 0.74$, $G.L. = 2$, $p > 0.05$). La probabilidad de que la actividad se detenga fue diferente entre los tratamientos. Respecto al tiempo en días, las densidades con 4 individuos se estabilizan más rápido ($z = -2.44$, $p = 0.0149$), respecto a aquellas donde hay más organismos colocados. La distribución espacial de las hormigas león que prepondera es la uniforme. Los aspectos de la dinámica espacio-temporal encontrados en este experimento sugieren que la densidad ejerce mayor efecto en el patrón de distribución espacial, seguido del tiempo de estabilización de las trampas y el número de trampas construidas. Disminuyendo su efecto sobre la dependencia de la profundidad de la trampa respecto a su diámetro. Estas características están relacionadas en su mayoría a la biología de la hormiga león, pues esta busca permanecer separada de sus conespecíficos para disminuir la cantidad de energía perdida debido al aumento de las interacciones con los vecinos más cercanos.

Introducción

Todos los organismos necesitan buscar lugares adecuados para vivir (Day & Zalucki, 2000). Cuando las características físicas y ecológicas de un sitio son óptimas para el establecimiento de una población, se espera que los individuos que habiten ese lugar, durante su ciclo biológico, hagan un uso eficiente de los recursos disponibles (Scharf et al., 2009b). El resultado de encontrar un sitio adecuado para vivir se refleja en el éxito reproductivo de una especie; sin embargo, esto conlleva a que las poblaciones aumenten su tamaño, mientras que el hábitat disminuye, teniendo como consecuencia un aumento en las interacciones de competencia entre los organismos por los medios que ofrece el hábitat (Begon et al., 2006).

Cuando un lugar es adecuado para vivir pero la existencia de competidores es alta, los animales tienen que desarrollar estrategias para que la energía y el tiempo utilizados en buscar y obtener recursos se conviertan en una inversión y no en una pérdida (Scharf et al., 2009b). Los depredadores son animales que se han adaptado a las condiciones del hábitat desplegando dos tipos diferentes de estrategias; por un lado, están aquellos denominados activos, en los que el esfuerzo de forrajeo se refleja en la cantidad de energía y tiempo consumido durante la búsqueda y obtención de recursos; y por otro lado, los depredadores pasivos que invierten energía y tiempo en la construcción de dispositivos que les permiten permanecer a espera de que el recurso (alimenticio) venga a ellos (Scharf et al., 2009a; González-Bernal et al., 2011; Klokočovník & Devetak, 2013). En este caso, el desarrollo de dispositivos de captura (trampas) es una modalidad de la estrategia pasiva que permite un uso más eficiente de la energía y tiempo por parte del depredador, ya que mientras un organismo activo puede pasar el día al acecho de presas o persiguiéndolas, el organismo pasivo pasará el día construyendo su trampa y limitándose a mantenerla en buenas condiciones para atrapar presas (Ruxton & Hansell, 2007; Foelix, 2011).

La construcción de trampas es una apomorfía que solo algunos grupos de animales comparten (arañas, hormigas león, gusanos luminiscentes y los propios humanos) y que, mencionado

anteriormente, son a diferencia de la emboscada o la persecución, un medio que hace más eficiente el consumo de tiempo y energía durante el forrajeo (Inoue & Matsura, 1983; Foelix, 2011; Klokočovník & Devetak, 2014). Sin embargo, mientras que un organismo activo puede tener un rango amplio del hábitat adecuado para vivir y sus competidores puedan ser diferentes animales, los organismos pasivos tienen que compartir un sitio adecuado pero más pequeño, teniendo como resultado la competencia entre individuos de la misma especie con mayor frecuencia (Griffiths, 1993; Gotelli, 1997).

La competencia intraespecífica mediada por los cambios en la densidad poblacional y la disponibilidad de recursos se ha estudiado anteriormente en larvas de la familia Myrmeleontidae (orden Neuroptera) conocidas como hormigas león (Griffiths, 1992, 1993; Scharf & Ovadia, 2006). A diferencia de las arañas, en las cuales la variedad en la forma de sus trampas les permite explotar diferentes microhábitats, las hormigas león durante sus tres estadios larvarios construyen solo un tipo de dispositivo de captura (Foelix, 2011). Este dispositivo funciona como una trampa de caída cónica que se construye en el suelo arenoso y que tiene como principal objetivo capturar artrópodos que forrajeen en el sustrato circundante, principalmente hormigas [Figura 1] (Lucas & Brockmann, 1981). Para que esta trampa sea realmente útil en el consumo de energía y tiempo de forrajeo, las especies (dentro de los géneros: *Myrmeleon*, *Myrmecaelurus* e *Isoleon*) que construyen trampas, buscan sitios donde el sustrato se componga de partículas de arena muy fina (menos de 1 mm de grosor), comúnmente en los claros donde la vegetación no estorba la caída de presas y en la base de las pendientes de laderas rocosas (Lucas, 1989; Loria et al., 2008).

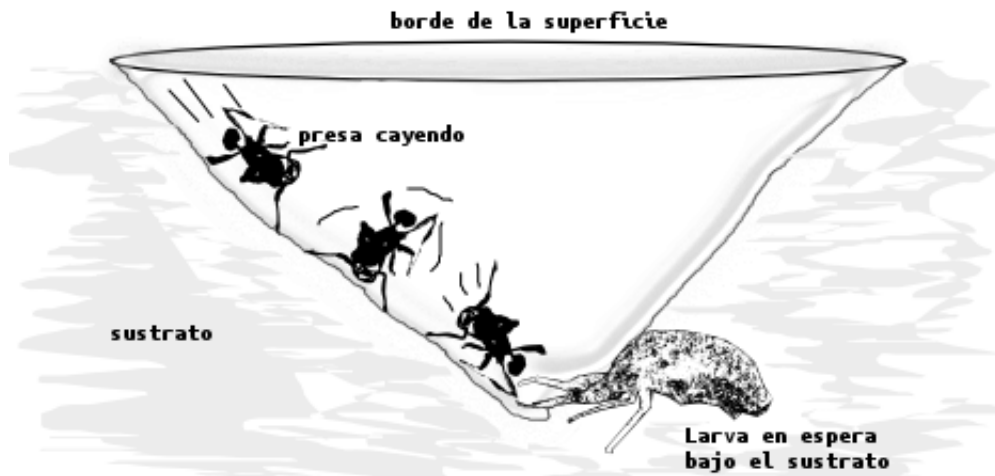


Figura 1: Imagen descriptiva de una trampa de hormiga león representado a la larva en el fondo y el movimiento observado de las presas al rodar al fondo.

La búsqueda de sitios y la cantidad de individuos que se establecen en un lugar origina arreglos espaciales diferentes de las trampas (Olive, 1982; Day & Zalucki, 2000). Las hormigas león se consideran depredadores pasivos estrictos, por lo que el establecimiento de las trampas en un lugar solo se modifica por el aumento de la interferencia de otras hormigas león, ya que la constante caída de basura de una trampa a otra, aumenta el tiempo dedicado al mantenimiento de las trampas y la pérdida de energía (Matsura & Takano, 1989). Si el espacio encontrado es amplio, las hormigas león se colocarán lo más apartadas unas de otras para evitar la interferencia mencionada antes, dibujando una *distribución espacial aleatoria*. Sin embargo, aumentar la densidad y una consecuente reducción del espacio disponible originará patrones de distribución *uniformes*, e incluso *agregados* cuando el sitio esté densamente poblado (Day & Zalucki, 2000).

Las causas de la distribución espacial de las hormigas león ha sido objeto de mucho debate debido a que los patrones de distribución de estos insectos se considera son el resultado de un autoarreglo que se da con el fin de optimizar la tasa de captura de alimento, debido a que una distribución agregada es consecuencia del movimiento hacia sitios con mayor cantidad de presas y sustrato disponible (Day & Zalucki, 2000; Begon et al., 2006). Griffiths (1992) y Matsura y Takano (1989) sugieren que la distribución de hormigas león dentro de una población es el resultado de un activo rechazo mutuo entre ellas durante la construcción y mantenimiento de las

trampas. Siendo entonces que los individuos en altas densidades tenderán a moverse lejos unos de otros para eventualmente, estar uniforme o aleatoriamente distribuidos cuando el espacio esta disponible (Linton et al., 1991; Day & Zalucki, 2000; Begon et al., 2006).

En condiciones naturales las hormigas león pueden encontrarse en rangos promedio que van de 0.9 individuos por cada 100 cm² en las densidades más bajas, hasta 5.4 individuos por cada 100 cm² en las densidades más altas (Day & Zalucki, 2000). Gotelli en 1993 reportó que en altas densidades (> 50 animales/m²), los individuos de una población de hormigas león que quedaban fuera de una zona agregada, tendían a ganar mayor masa, dado que la disponibilidad de alimento era mayor por la disminuida cantidad de competidores. Los organismos que quedan en el centro o rodeados de más competidores tienen una menor ganancia de masa, lo que puede justificarse por el tipo de presa que capturan, puesto que las trampas tienen que ser reducidas en el tamaño de la apertura para evitar la interferencia de otras trampas, ahorrar energía dedicando menos tiempo al mantenimiento y más tiempo en espera de presas sin movimientos que puedan alertar de la presencia del depredador (Arnett & Gotelli, 1999).

Tomando como referencia el trabajo realizado por Day y Zalucki en el año 2000, en este trabajo también considero a la densidad poblacional como un determinante de la competencia intraespecífica que se refleja en la construcción de trampas y el patrón de distribución espacial de éstas en condiciones experimentales utilizando las larvas de la especie *Myrmeleon crudelis*.

Decidí denominar al conjunto de variables que se medirían durante el experimento cómo **dinámica**, ya que esta puede ser definida como un conjunto de fuerzas o hechos que actúan para un fin, en este caso, describir el efecto de la densidad en distintos parámetros del comportamiento de construcción de trampas de las hormigas león. Además, de que opté por abordar este estudio con *M. crudelis* debido a que es un depredador pasivo de tipo estricto que construye trampas de caída en sustratos arenosos. Esta estrategia de captura es única y aún no ha sido explicada evolutivamente de manera concreta (Ruxton & Hansell, 2007; Klokočovník & Devetak, 2014). Pero sin embargo, ecológicamente, esta característica ha permitido que estos animales puedan ser utilizados como buenos modelos para el estudio de las interacciones intraespecíficas por el uso

del espacio disponible para colocar sus trampas, así como por su resistencia a la manipulación, sometiéndolas a estudios para evaluar el efecto del ambiente sobre sus poblaciones (Arnett & Gotelli, 1999; Dunn & Stabb, 2005; Hollis et al., 2011).

Hipótesis

Las especies de hormigas león que construyen trampas de caída se sitúan en parches de sustrato arenoso que les permite construir pozos para posteriormente mantenerse a la espera de presas que puedan caer en ellos. En condiciones naturales la disponibilidad de estos parches está condicionada por los factores físicos y ecológicos que componen el hábitat donde existen (Gotelli, 1993; Rotkopf et al., 2012). Estos factores disminuyen las áreas de sustrato disponible para la construcción de las trampas, por lo que cuando las hormigas león lo encuentran útil se espera que más individuos, en caso de ser una población alta, comiencen a construir sus pozos explotando al máximo el recurso disponible. Dado que las hormigas león responden preferentemente al disturbio del vecindario haciendo sus trampas más pequeñas, se espera que cuantas más larvas haya en un parche disponible, más pequeñas sean las trampas y la distribución espacial tienda a la agregación (Matsura & Takano, 1989; Gotelli, 1997; Botz et al., 2003).

Predicciones

Sí la hipótesis asentada con anterioridad es congruente con el comportamiento influenciado por la densidad sobre las poblaciones de hormigas león que construyen trampas, entonces se espera que al colocar diferentes densidades de hormigas león en un experimento se obtenga la siguiente dinámica:

- En altas densidades el tamaño de las trampas de las hormigas león varíe más.
- Que conforme se disminuya la densidad, las trampas construidas sean diferentes a las densidades más altas.
- En altas densidades la construcción de trampas de las hormigas león sea mayor que en bajas densidades.

- Que en altas densidades las hormigas león presenten un patrón de distribución uniforme y que conforme disminuya la densidad, su distribución tienda a ser aleatoria.

Objetivos

- Determinar el efecto de la densidad en el tamaño de las trampas.
- Comparar la cantidad de trampas construidas entre los diferentes tratamientos por densidad de las hormigas león.
- Estimar el tiempo de establecimiento de las trampas de las hormigas león en función de la densidad.
- Determinar el patrón de distribución espacial de las trampas respecto a densidades altas y bajas de hormigas león.

Material y Métodos

Biología de *Myrmeleon crudelis* Walker. La membrana alar en los adultos es hialina. Son activos durante la noche (Contreras-Ramos & Rosas, 2014). No es clara la forma en que depositan sus huevos en el sustrato. Durante la etapa larvaria son depredadoras y tienen un cuerpo más o menos ovalado, con mandíbulas alargadas y curvas, y con la cabeza más o menos rectangular [Figura 2 y 3] (Lucas & Stange, 1981). Construyen trampas de caída en sustratos donde el suelo está suelto. Las larvas de la hormiga león pupan en el suelo formando una esfera de arena y seda. El ciclo de vida completo de una hormiga león puede estar determinado por la cantidad de recursos alimenticios o factores físicos, llevando a completarlo en un tiempo que va de 1 a 3 años, con una cantidad variable de tiempo entre cada estado de desarrollo (Fisher, 1989; Triplehorn & Johnson, 2005; Scharf et al., 2009a). Se distribuyen desde Estados Unidos hasta el bosque tropical de Costa Rica (Arnett & Gotelli, 1999; Gatti & Farji-Brener, 2002; Barkae et al., 2014; Contreras-Ramos & Rosas, 2014).

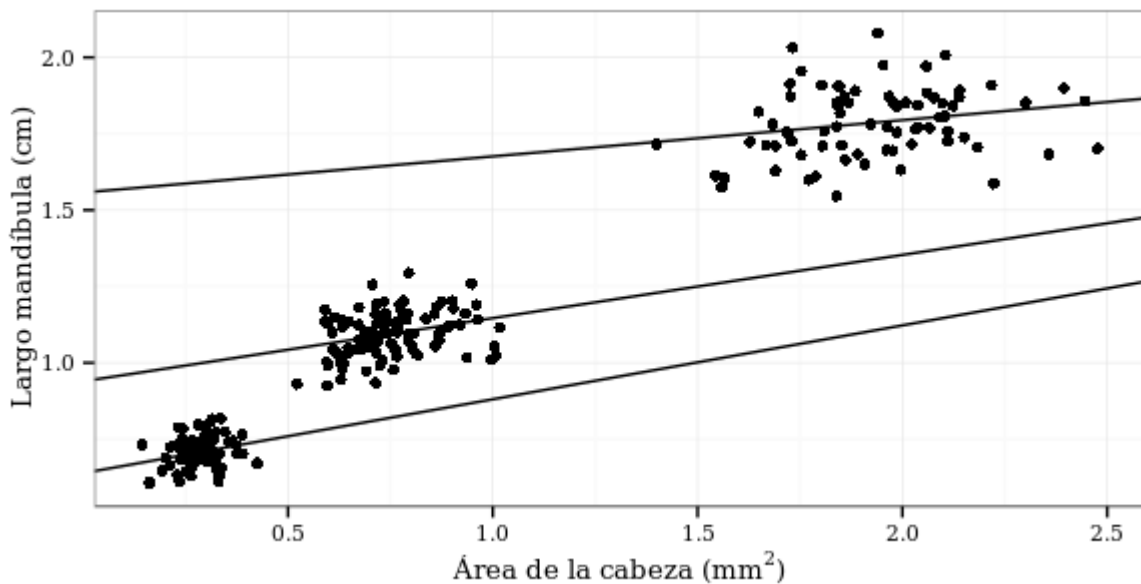


Figura 2: Relación del tamaño de la mandíbula y el área de la cabeza en *Myrmeleon crudelis*. Existe una dependencia del largo de la mandíbula con respecto al área de la cabeza en el estadio 1 ($R = 0.06$, $p < 0.05$) y el estadio 2 ($R = 0.09$, $p < 0.01$). Pero en el estadio 3 no hay dependencia ($R = 0.05$, $p > 0.05$). Los estadios se diferencian en orden ascendente por las nubes de puntos de la gráfica.

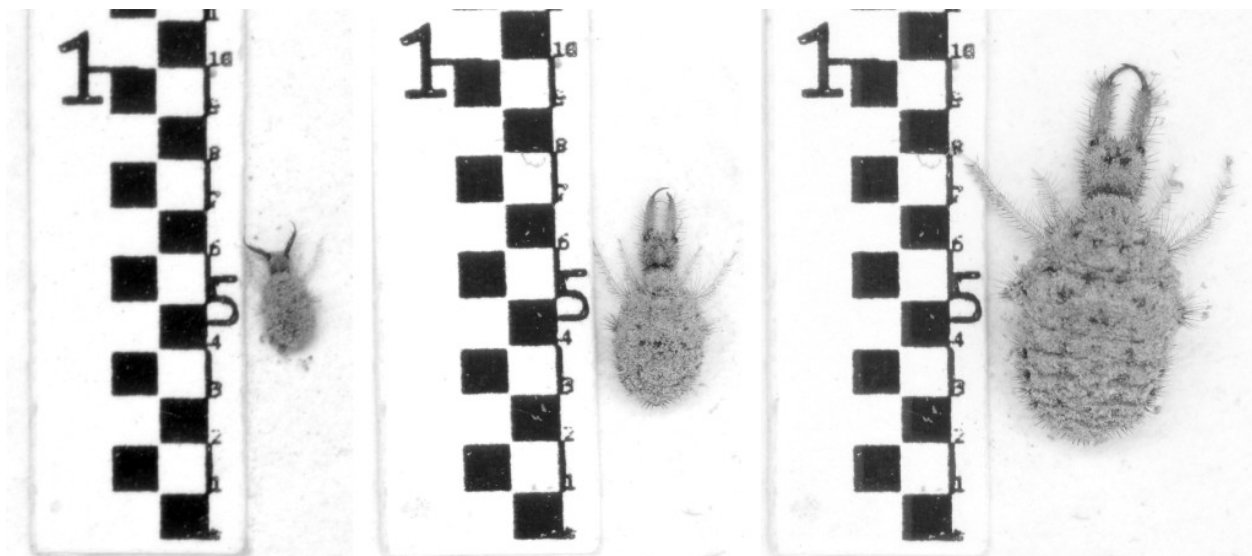


Figura 3: Tres individuos de hormiga león de la especie *Myrmeleon crudelis*. De izquierda a derecha, el estadio 1, 2 y 3.

Sitio de colecta. El sitio de colecta se ubica dentro de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, en el municipio de Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Se ubica en las coordenadas 18° 20' N y 97° 27' O a 1424 metros de altitud. El clima es semiárido con lluvias en verano. La temperatura anual va de los 18° C a los 22° C. Y la precipitación en verano alcanza los 400 mm. El suelo es poco profundo, pedregoso y halomórfico. Las condiciones semiáridas del lugar son determinadas por la sombra de lluvia proyectada por la Sierra Madre del Sur la cual intercepta el viento húmedo que proviene del Golfo de México (Lugo Hubp & Córdova, 1992). La vegetación en esta zona del Valle de Zapotitlán corresponde a matorral espinoso [Figura 4] (Zavala Hurtado, 1982).



Figura 4: Fotografía del sitio de colecta. Según el trabajo de Závala-Hurtado, 1982. El sitio corresponde a la asociación vegetal de matorral espinoso.

Colecta y toma de datos en campo. En enero de 2015 se colectaron 248 ejemplares en cualquiera de las tres etapas larvarias, en frascos de plástico, para transportarlos al laboratorio de Parasitología y Vectores de la Escuela de Biología de la BUAP. En el mismo sitio de colecta se tomó suelo de la superficie, para utilizarlo en el experimento del laboratorio, y las medidas de profundidad y tamaño de la trampa de cada individuo colectado para describir las trampas de la especie en condiciones naturales.

Diseño del experimento. El experimento se llevó a cabo durante el mes de marzo del año 2015, bajo condiciones estándar de laboratorio (T. 21° C promedio y un fotoperiodo de luz natural) en la ciudad de Puebla (altitud 2130 m). El diseño del experimento consistió en un modelo de efectos mixtos: con la densidad de hormigas-león como factor fijo (con 32, 16, 8, 4, 2 y 1 individuo por unidad experimental) y la charola como factor aleatorio, la cual se registró durante 16 días (ver más adelante), cada tratamiento consistió de tres repeticiones, dando un total de 18 unidades experimentales. Cada unidad experimental consistió en una charola de plástico circular de 20 cm de diámetro. Cada charola se llenó con una capa de tierra sin cernir de 3.5 cm de

espesor. Las charolas contuvieron individuos de los tres estadios larvarios, pues, de acuerdo a las observaciones de campo, así se pueden encontrar. La asignación de cada individuo a cada tratamiento fue completamente aleatoria. El experimento se siguió durante 16 días, ya que las larvas de las hormigas león resisten sin problema la hambruna por tiempos prolongados. Más adelante se discutirá si el tiempo de duración del experimento para *M. crudelis* es recomendable para registrar las interacciones nombradas en los objetivos. Se utilizó una cámara Canon, modelo EOS 400D para fotografía cada día cada charola para seguir los cambios de número de trampas, diámetro y distancia entre cada una. El último día, también se registró la profundidad para reducir el disturbio sobre las trampas. Las fotografías se procesaron con el programa ImageJ (Software Java de Dominio Público para procesar y analizar imágenes, basado en NIH Image para Macintosh) (Rasband, 2014).

Análisis de datos. El análisis de datos se dividió en cuatro partes: **1) Efecto de la densidad en el tamaño de las trampas.** Se determinó el efecto de la densidad en el tamaño de las trampas de las hormigas león; buscando la relación entre la profundidad de la trampa como variable de respuesta al tamaño del diámetro de los datos obtenidos en campo. Con los datos del experimento se realizó un análisis de covarianza, utilizando como variable categórica la densidad de los tratamientos, el diámetro como covariable y la profundidad como variable de respuesta. Además, se excluyeron del análisis los tratamientos con densidad igual a 2 y 1 individuo/charola para disminuir el sesgo de las mediciones. **2) Variación del número de trampas.** Se contó el número de trampas construidas durante los 16 días. Para conocer la variación en cada uno de los tratamientos, se calculó el coeficiente de variación (desviación estándar / media) de la diferencia en el número de trampas del día siguiente menos el día anterior para todo el tratamiento (Krebs, 2013). Con estos datos se realizó un análisis de varianza de una vía con el coeficiente de variación como factor de 3 niveles. Cada nivel correspondió a las bandejas con mayor número de datos (densidad 32, 16 y 8), ya que las densidades más bajas tendían a 0. **3) Tiempo de establecimiento de las trampas.** El tiempo de establecimiento de las trampas se determinó como la probabilidad de que en los tratamientos la aparición o desaparición de trampas se detuviera. Por lo que, considerando esta probabilidad en función del tiempo, se hizo un análisis de supervivencia que es de utilidad para conocer cuando un evento ocurre o no. Cuando un evento bajo análisis, ocurre, se le conoce como

fallo y cuando el evento en función del tiempo no ocurre u ocurre en otro determinado momento que no es medido, se determina como *censurado* (por ejemplo; el paso de construir, a ya no construir trampas fuera del tiempo del experimento, no sabemos que día sucedió el *fallo*) (Kleinbaum & Klein, 2005; Corro, 2015). **4) Distribución espacial de las trampas.** La distribución espacial de las trampas de las hormigas león se estimó mediante el cálculo de un *índice de agregación* (R) y se corroboró con la prueba simple de significancia para la desviación de la aleatoriedad (z), ambos sugeridos por Clark y Evans (1954) como una método para estimar al vecino más cercano, en el caso de los tratamientos con la densidad = 1 individuo / charola, se midió la distancia a la pared más cercana.

El valor del índice R se obtiene de:

$$R = \frac{\bar{r}_A}{\bar{r}_E} = 1 = \text{Distribución aleatoria para una población}$$

dónde:

$$\bar{r}_A = \frac{\sum r_i}{n} = \text{distancia promedio al vecino más cercano}$$

siendo

r_i = la distancia al vecino más cercano para el individuo i

n = número de individuos en el área de estudio

y

$$\bar{r}_E = \text{Distancia esperada al vecino más cercano} = \frac{1}{2\sqrt{\rho}}$$

dónde: ρ = densidad de organismos = $\frac{\text{número de organismos en el área}}{\text{el tamaño del área}}$

Sí $R = 1$ el patrón espacial es aleatorio; los valores que se aproximan a cero indican una distribución agregada, y un valor alrededor de 2.15 define un patrón espacialmente uniforme.

La prueba para determinar que tanto se desvían los valores obtenidos con el índice R es muy simple debido a que se conoce el error estándar de la distancia esperada desde una geometría plana:

$$z = \frac{\bar{r}_A - \bar{r}_E}{S_r}$$

dónde: $z = \text{desvío normal estándar}$

$$S_r = \text{Error estándar de la distancia esperada al vecino más cercano} = \frac{0.26136}{\sqrt{np}}$$

$n = \text{número de individuos en el área de estudio}$

$\rho = \text{densidad de individuos en el área de estudio}$

Sí los valores obtenidos para $|z|$ son menores a 1.96, tentativamente aceptamos la hipótesis nula de que a un valor de $\alpha = 0.05$ nuestra población tiene un patrón de distribución aleatorio.

Los análisis fueron realizados con la paquetería base del programa R 3.2.2 (R Core Team, 2015). A excepción del análisis de supervivencia que requirió del paquete “survival” (Therneau, 2015).

Resultados y Discusión

Efecto de la densidad en el tamaño de las trampas.

El modelo lineal que utilicé para estimar si existía una dependencia entre las variables de profundidad y diámetro para los datos que se recabaron en campo arrojó una dependencia significativa de la profundidad con respecto a los cambios que ocurren en el diámetro ($p < 0.001$, $R^2 = 0.77$, $G.L. = 246$) [Figura 5].

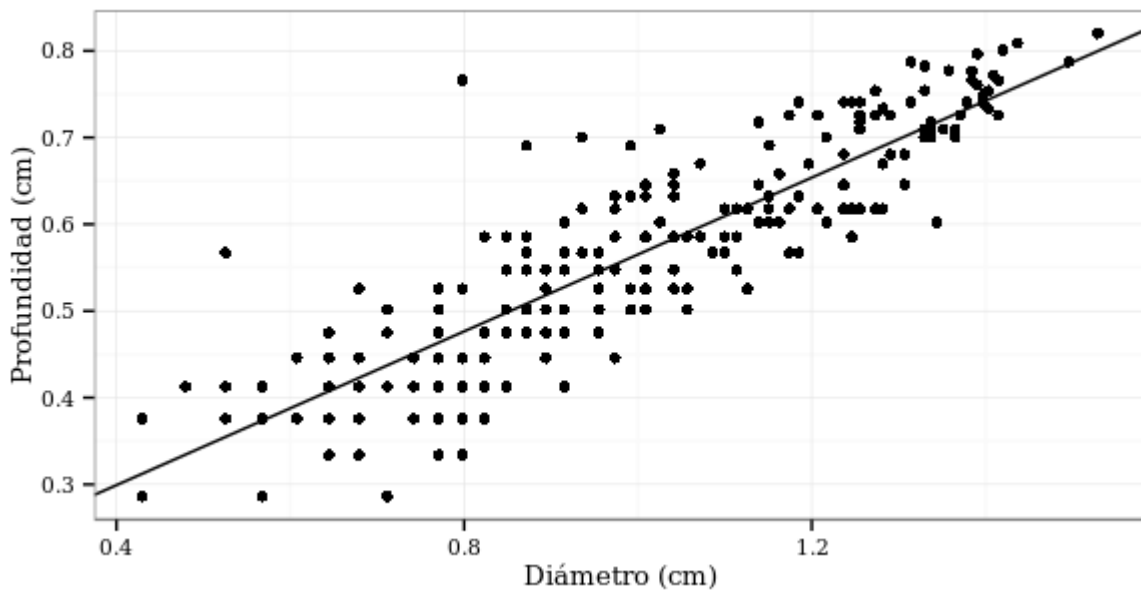


Figura 5: En este gráfico se representan los datos de 248 trampas de hormigas león medidas en condiciones naturales. La profundidad como variable de respuesta a el diámetro de las trampas, resultó ser dependiente a los cambios que este pueda tener. Diámetros grandes, originan profundidades grandes, la relación es proporcional.

Posteriormente, con el análisis de covarianza para los datos que obtuve en el experimento encontré que la profundidad no difiere respecto a los tratamientos ($F = 1.85$, G.L. = 3, $p = 0.1$) y que la profundidad y el diámetro son dependientes ($R^2 = 0.89$, G.L. 68, $p < 0.001$), esto quiere decir que aunque la densidad aumente o disminuya, la relación será proporcional entre el diámetro y la profundidad, pudiendo encontrar trampas de cualquier tamaño en cualquier densidad (ver Cuadro 1 y Figura 6).

Cuadro 1: Análisis de covarianza para la profundidad de las trampas de *Myrmeleon crudelis* en cuatro diferentes densidades (32, 16, 8 y 4)

Fuente de variación	Estimador	Error Estándar	valor de t	Pr(> t)
Profundidad	0.38166	0.11828	3.227	0.00193
Diámetro	0.46382	0.03724	12.456	<2e-16
charola 32	-0.11829	0.1556	-0.76	0.44974
charola 04	-0.22478	0.18988	-1.184	0.24061
charola 08	-0.21589	0.18813	-1.148	0.25516
D x Charola 32	0.05578	0.05222	1.068	0.2892
D x Charola 04	0.01998	0.07048	0.283	0.7777
D x Charola 08	0.03354	0.06163	0.544	0.58809
Error	0.2081			

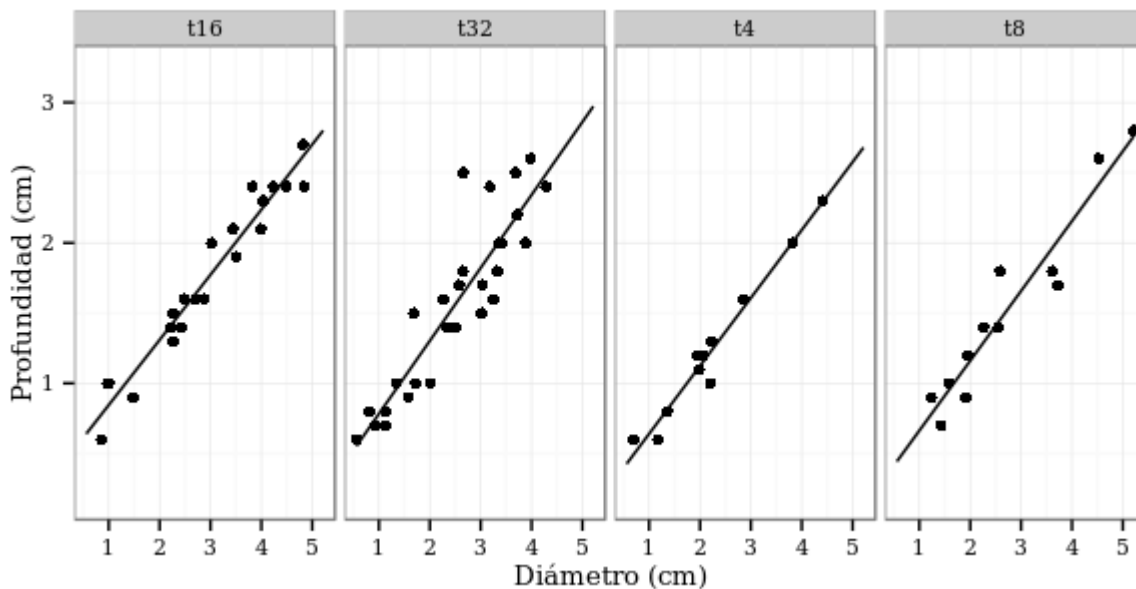


Figura 6: Gráfica de la covarianza de las densidades 32 (t32), 16 (t16), 8 (t8) y 4 (t4) individuos / charola. Los dos primeros recuadros (t16 y t32) muestran una mayor cantidad de datos, en estos tratamientos la profundidad es muy dependiente del diámetro: t16 ($R^2 = 0.94$, G.L. = 21, $p < 0.001$) y t 32 ($R^2 = 0.81$, G.L. = 28, $p < 0.001$). En los tratamientos t4 y t8, la dependencia entre la profundidad y el diámetro es significativa, aunque el número de datos es bajo: t4 ($R^2 = 0.98$, G.L. = 9, $p < 0.001$) y t8 ($R^2 = 0.92$, G.L. = 10, $p < 0.001$).

Variación del número de trampas.

Los resultados que obtuve con esta prueba me permitieron determinar que no hay variación dependiente de la densidad en el número de trampas construidas en aquellos tratamientos dónde fue posible estimar el coeficiente de variación (densidad = 32, 16 y 8 individuos / charola) ($F = 0.74$, $G.L. = 2$, $p > 0.05$). El coeficiente de variación en las bandejas con densidades de 4, 2 y 1 individuo fue igual a 0, lo que sugiere que prontamente durante el experimento, el número de trampas se hizo constante (Cuadro 2, Figura 7).

Cuadro 2: Tabla de la varianza para el número de trampas construidas respecto a la densidad

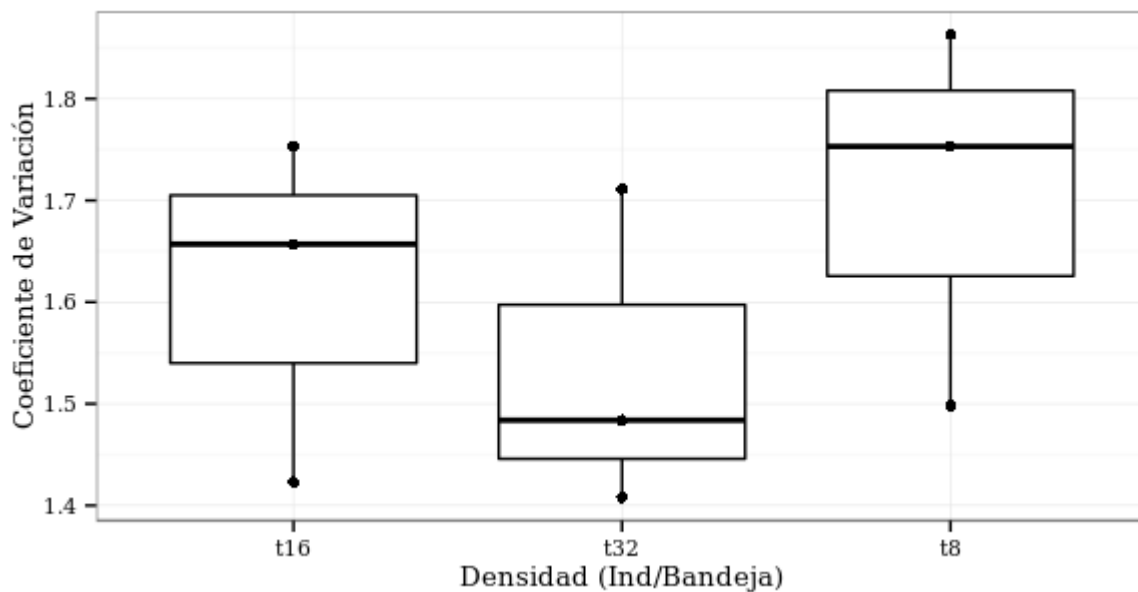


Figura 7: En la gráfica de cajas y alambres se representa como variable de respuesta el coeficiente de variación respecto a la densidad en los tratamientos. Los puntos representan los límites de los cuartiles y la mediana, que son el número de repeticiones del experimento.

t16 = tratamiento con densidad 16 individuos / charola, t32 = tratamiento con densidad 32 individuos / charola y t8 = tratamiento con densidad 8 individuos / charola.

Tiempo de establecimiento de las trampas.

La probabilidad de que la actividad de aparición y desaparición de trampas se detenga es diferente entre los tratamientos (Cuadro 3, Figura 8). Respecto al tiempo en días, las densidades con 4 individuos se estabilizan (aparición o desaparición de trampas nula) más rápido, menos de cinco días ($z = -2.44$, $p = 0.0149$), respecto a aquellas dónde hay más organismos colocados. Por ejemplo, para la bandeja con densidad = 8 individuos / charola, el tiempo que tomó para no registrar cambios en la actividad fue menor a 15 días; aún así, no es diferente de las densidades más grandes (32 y 16 ind/bandeja) ($z = -0.57$, $p = 0.569$), las cuales nunca se estabilizaron, originando datos censurados (símbolos “+” en las curvas de la figura 9).

Cuadro 3: G.L. = grados de libertad, χ^2 = valor de Ji-Cuadrada, % = porcentaje de la variación explicada por cada término del modelo; p valor de probabilidad de que el cese de actividad en la construcción de trampas sea diferente.

	G.L.	χ^2	%	p
bandeja	3	13.64	22.79	0.0034
error	8	46.22	77.21	
total	11	59.86		

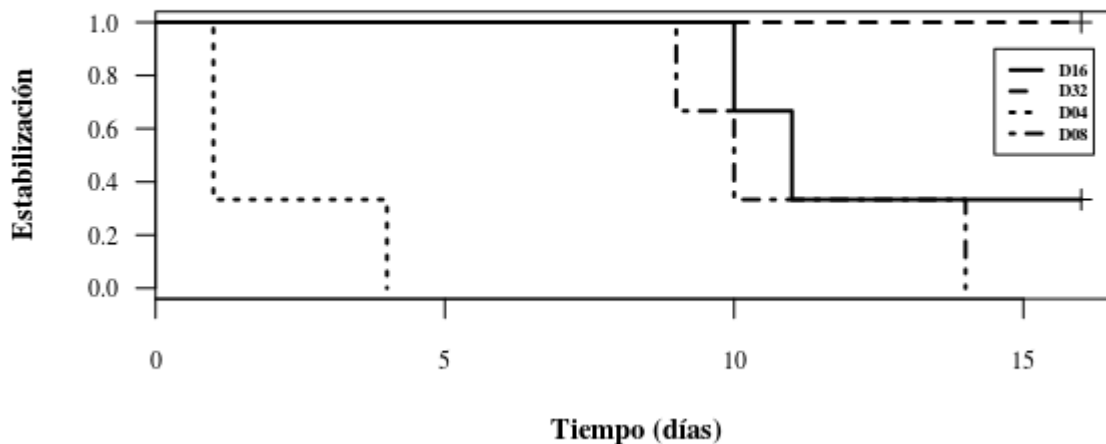


Figura 8: Probabilidad de que la actividad de aparición y desaparición de trampas cese (estabilización) para los cuatro primeros tratamientos. D16 = densidad 16 individuos / charola, D32 = densidad 32 individuos / charola, D04 = densidad 4 individuos / charola y D08 = densidad 8 individuos / charola. Los símbolos (+) al final de las curvas D16 y D32 representan datos censurados.

Distribución espacial de las trampas.

Los índices de agregación que obtuve para los experimentos con diferentes densidades están representados en la figura 9. El eje x corresponde al tiempo que duró el experimento, mientras que en el eje de las abscisas se representa el valor de R obtenido en cada día. Una línea con pendiente igual a 0 delimita el valor de 1, el cuál se obtendría para un patrón de distribución espacial aleatorio. Cada una de las gráficas que componen la figura 9 tienen el valor de R y z promedio. Lo que pude determinar es que en las densidades más altas del experimento (32, 16 y 8 individuos / charola) los índices de agregación se dirigen a un patrón de distribución uniforme, con los valores de significancia sobrepasando el límite del valor absoluto de z establecido previamente en los métodos, indicando que la hipótesis nula de tener una distribución aleatoria es rechazada, y aceptando la hipótesis alternativa de obtener una distribución diferente a la aleatoria. La trayectoria de los valores de R para los tratamientos con densidad 4 y 2 individuos / charola gráficamente se acerca o se desplaza sobre el valor de 1, indicando un posible patrón espacial aleatorio. Sin embargo, la prueba de significancia de z desmiente el resultado. Siendo probable que en la densidad 4 individuos / charola, el patrón de distribución espacial sea ligeramente uniforme, mientras que en la densidad 2 individuos / charola el patrón de distribución espacial sea agregado.

Tanto en los tratamientos con densidad 2 y 1 individuo / charola, podemos inferir que la falta de robustez estadística se deba al número de repeticiones (3 por tratamiento). El patrón de distribución espacial en la densidad = 1 individuo / charola está sesgado, pues debería representar una distribución aleatoria con respecto a la charola, lo que no concuerda con el valor obtenido de $z = 10.23$.

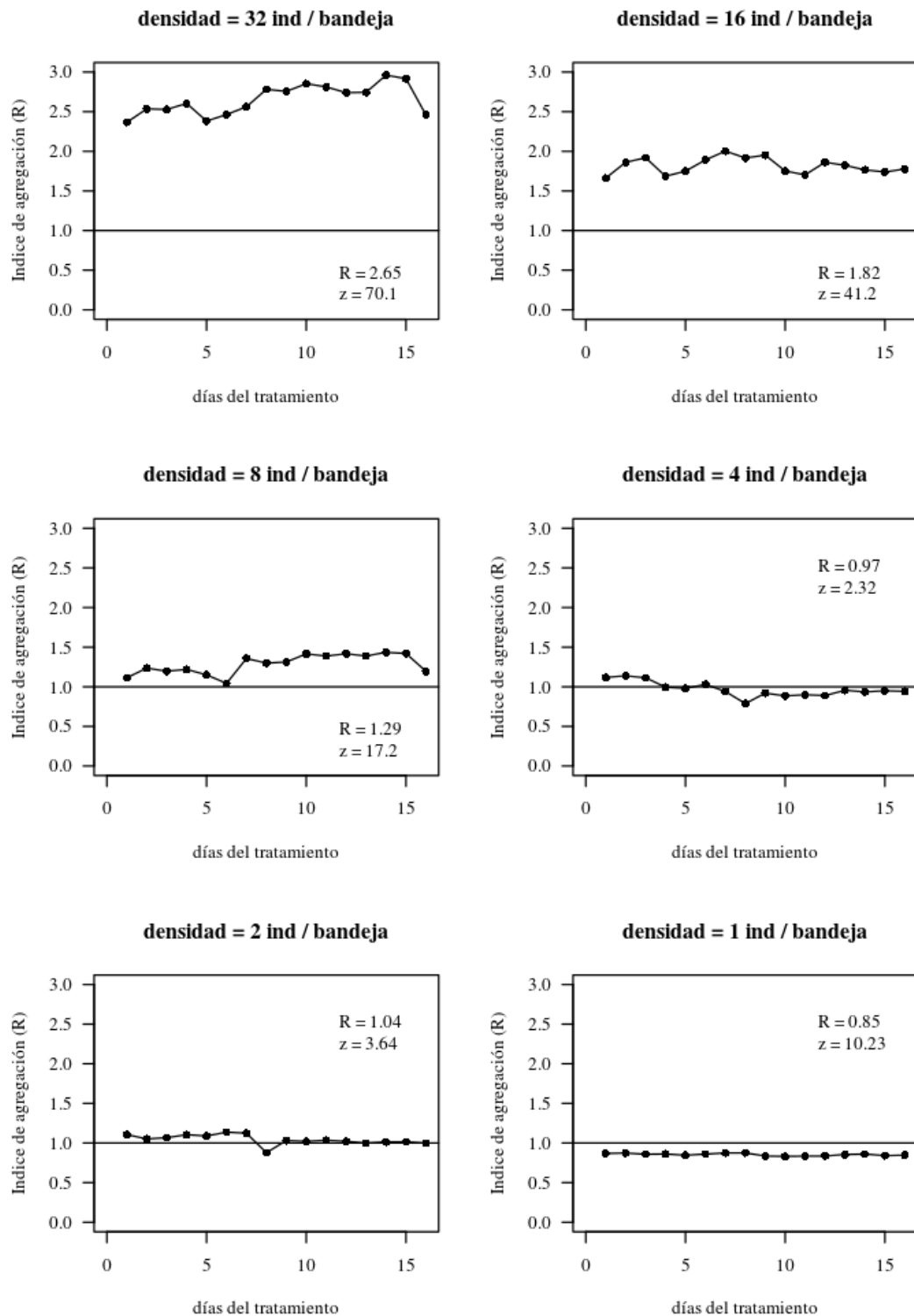


Figura 9: Se muestra la trayectoria que el índice de agregación dibujó para cada una de las densidades a lo largo de los 16 del experimento. Se inserta en cada gráfico de las densidades el valor promedio para los 16 días del índice de agregación (R) y el resultado de la prueba de significancia (z).

La primera parte de los resultados nos sugiere que la densidad no influye como factor en el tamaño de las trampas. En otros estudios se ha asentado y comprobado que la densidad influye en el tamaño del diámetro, respondiendo a altas densidades con diámetros más pequeños (Day & Zalucki, 2000; Scharf et al., 2009b). Sin embargo, pocos estudios mencionan el efecto que la densidad juega sobre el diámetro y a su vez, este cómo determina la profundidad y la estabilidad de la estructura de una trampa. Algunos estudios han analizado la pendiente y la composición del grano como factores que caracterizan la forma óptima de una trampa, para llevar a cabo esos análisis fue necesario conocer la profundidad, el diámetro de las trampas y otras características, cómo el ángulo de apertura (Botz et al., 2003). Los resultados que obtuve también pueden estar siendo definidos por la aleatorización del experimento, ya que incluí los tres estadios en los tratamientos a diferencia de otros estudios donde se considera el efecto de la densidad en poblaciones experimentales de solo individuos del estadio 3. Como lo reporté en la sección de los métodos, en condiciones naturales, las hormigas león pueden ser colectadas en un mismo sitio y encontrar los tres estadios. La explicación biológica para esto es el solapamiento generacional que algunas especies tienen, y que en *Myrmeleon crudelis* no parece ser la excepción (Arnett & Gotelli, 2001). Con el cambio de densidad entre cada tratamiento lo que también pude observar y que confirma lo anterior, es lo siguiente: es posible encontrar trampas de cualquier tamaño en cualquier densidad (ver figura 6).

La segunda parte de los resultados nos indica que el número de trampas construidas a lo largo del experimento no es diferente respecto al tratamiento donde fueron contadas. Es probable que la diferencia de cambio esté dada por un número más o menos constante en densidades altas como 32, 16 y 8; mientras que en las densidades más bajas, tomando solo a 4 como referente, el cambio en el número de trampas se proporcional al encontrado en las densidades más grandes pero en menor cantidad de tiempo. Lo que quiere decir que, en densidades altas el número de trampas podría ser más o menos estable pero con mayor cantidad de días, mientras que un experimento con una baja densidad de individuos tiene cambios drásticos en el número de trampas, pero el número de trampas construidas se hace constante en una menor cantidad de tiempo. En otros estudios, la tasa de construcción de trampas ha sido medida o reportada cuando se analizan factores que influyen en el comportamiento de las hormigas león, como lo es la hambruna

(Klokočovnik & Devetak, 2013). Sin embargo, mi trabajo, coincide con otros desde el aspecto del aprovechamiento del recurso disponible para construir sus trampas, en este caso el sustrato es aprovechado al máximo para disminuir la probabilidad de reubicación de la trampa que tendría como consecuencia el aumento del gasto energético, la probable pérdida de sitios favorables de captura o el aumento de la probabilidad de que la larva sea depredada por la interferencia con otras hormigas león en primera instancia (Linton et al., 1991; Scharf et al., 2008).

Otro aspecto que reporto en mi trabajo es el tiempo experimental que se necesita para que las hormigas león establezcan sus trampas. Se menciona en otros estudios que el tiempo de puesta de un experimento puede ir desde 5 hasta más de dos meses para medir interacciones intraespecíficas e interespecíficas, o aspectos más relacionados con el comportamiento (Hollis et al., 2011; Klokočovnik & Devetak, 2014). Sin embargo, en estos estudios el argumento para colocar el experimento es que las larvas de las hormigas león resisten muy bien varios días sin comer. Con este trabajo, espero contribuir a una parte del método de colocación de trampas en cuanto a diseños que involucren a la densidad como variable. Las condiciones de campo para el tiempo que le toma a una hormiga león establecer su trampa en presencia de vecinos de la misma o de otra especie ya ha sido tratado en otros estudios (Matsura & Takano, 1989; Crowley & Linton, 1999). Sin embargo, no existe un dato específico en cuánto a la densidad mínima para establecer en una menor cantidad de tiempo trampas dentro de un experimento. En este trabajo, sugiero tratamientos con menos de 8 hormigas león por cada 314 cm² para obtener una estabilización en la construcción de trampas en un tiempo menor a 15 días. Así como colocar varias repeticiones para disminuir el efecto típico de la pseudorréplica al utilizar las mismas larvas para varias mediciones durante varios días.

Finalmente, el patrón de distribución que obtuve en mi experimento en la mayoría de los tratamientos fue uniforme, al igual que en el trabajo previo de Day y Zalucki. Esta característica podría esperarse de las hormigas león debido a que su comportamiento, explicado también por Matsura y Takano (Matsura & Murao, 1994), es el de permanecer lejos del vecino más cercano para evitar en lo posible la caída de basura procedente de otras trampas. Un patrón de distribución agregado contradice la última de mis predicciones debido a que implicaría que las hormigas león

estarían haciendo uso máximo de un sustrato disponible a costa de recibir una mayor cantidad de arena arrojada por otra hormiga león, teniendo como consecuencia el aumento del gasto energético al dar mayor cantidad de veces mantenimiento a la trampa, esto se reflejaría en la probabilidad disminuida de pasar a la siguiente etapa de su ciclo biológico y de contribuir a la siguiente generación (Begon et al., 2006). Los patrones de distribución uniforme que obtuve en el experimento también pueden explicar el número de trampas construidas durante el experimento, ya que el sustrato colocado en las bandejas era igual de heterogéneo que el encontrado en condiciones naturales. Lo que pudo haber influenciado que los sitios donde era posible construir las trampas fueran aprovechados por los individuos que llegaron primero, dejando a los demás en espera de un lugar óptimo. Si las hormigas león *obedecieran* a un patrón de distribución espacial agregado, probablemente el número de trampas en las densidades más grandes (32 y 16 individuos / charola) hubiera sido mayor.

Conclusión

Este trabajo me permitió conocer cómo se lleva a cabo la dinámica de construcción de trampas en un organismo depredador pasivo estricto en función de una variable que implica una probabilidad alta de ocasionar cambios en las interacciones intraespecíficas. Las hormigas león principalmente responden a los cambios en la densidad construyendo trampas que describen un patrón espacial uniforme que disminuye el efecto del disturbio por parte de los vecinos más cercanos. También la densidad determina el tiempo en que pueden establecer en determinado espacio disponible sus trampas y que el número de estas no cambie, limitándose así a dar mantenimiento de la estructura y a esperar por presas. Respecto a la cantidad de trampas que se construyen, la densidad no ejerció un efecto significativo, sugiriendo modificar el modelo, añadiendo variables como el tipo y calidad de sustrato. Finalmente, la densidad no ejerció ningún efecto sobre el tamaño de las trampas, ya que estas mantienen un aspecto proporcional entre el diámetro y la profundidad, encontrando trampas de cualquier tamaño en cualquier densidad.

Este trabajo deja abiertas algunas preguntas que podrían ser respondidas en experimentos bajo condiciones naturales, por ejemplo el patrón de distribución en parches de vegetación se esperaría que fuera uniforme dadas las condiciones intrínsecas del comportamiento de estos insectos o cómo conocer cual es la importancia ecológica de las hormigas león en los ensambles naturales. Así como algunos aspectos relacionados a la selección del sustrato por parte de los adultos para ovipositar.

Referencias

- Arnett, A.E. & Gotelli, N.J. (1999) Geographic variation in life-history traits of the ant lion, *Myrmeleon immaculatus*: Evolutionary implications of Bergmann's rule. *Evolution*, 53, 1180–1188.
- Arnett, A.E. & Gotelli, N.J. (2001) Pit-building decisions of larval ant-lions: Effects of larval age, temperature, food, and population source. *Journal of Insect Behavior*, 14, 89–97.
- Barkae, E.D., Abramsky, Z. & Ovadia, O. (2014) Can models of density-dependent habitat selection be applied for trap-building predators? *Population Ecology*, 56, 175–184.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006) *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. 4th edn. Blackwell Publishing Ltd.
- Botz, J., Loudon, C. & Barger, J. (2003) Effects of slope and particle size on ant locomotion: implications for choice of substrate by antlions. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 76, 426–435.
- Clark, P.J. & Evans, F.C. (1954) Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology*, 35, 445–453.
- Contreras-Ramos, A. & Rosas, M. V. (2014) Biodiversidad de Neuroptera en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 264–270.
- Corro, E.J. (2015) *Reconocimiento del saco de huevos entre dos especies de arañas del género Pardosa*. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.

- Crowley, P.H. & Linton, M.C. (1999) Antlion foraging: Tracking prey across space and time. *Ecology*, 80, 2271–2282.
- Day, M.D. & 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, 58–64.
- Dunn, A.K. & Stabb, E. V. (2005) Culture-independent characterization of the microbiota of the ant lion *Myrmeleon mobilis* (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Applied and Environmental Microbiology*, 71, 8784–8794.
- Fisher, M. (1989) Antlion life cycles in Nigeria. *Journal of Tropical Ecology*, 5, 247.
- Foelix, R.F. (2011) *Biology of Spiders*. Third Edit. Oxford Univeristy Press Inc, New York.
- Gatti, M.G. & Farji-Brener, a G. (2002) Low density of ant lion larva (*Myrmeleon crudelis*) in ant-*Acacia* clearings: high predation risk or inadequate substrate. *Biotropica*, 34, 458–462.
- González-Bernal, E., Brown, G.P., Cabrera-Guzmán, E. & Shine, R. (2011) Foraging tactics of an ambush predator: The effects of substrate attributes on prey availability and predator feeding success. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 1367–1375.
- Gotelli, N.J. (1993) Ant-lion zones: causes of high-density predator aggregations. *Ecology*, 74, 226–237.
- Gotelli, N.J. (1997) Competition and coexistence of larval antlions. *Ecology*, 78, 1761–1773.
- Griffiths, D. (1992) Interference competition in ant-lion (*Macroleon quinquemaculatus*) larvae. *Ecological Entomology*, 17, 219–226.

- Griffiths, D. (1993) intraspecific competition in ant-lion (*Macroleon quinquemaculatus*) larvae in the field. *Oecologia*, 93, 531–537.
- Hollis, K.L., Cogswell, H., Snyder, K., Guillette, L.M. & Nowbahari, E. (2011) Specialized learning in antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae), pit-digging predators, shortens vulnerable larval stage. *PLoS ONE*, 6.
- Inoue, T. & Matsura, T. (1983) Foraging strategy of a mantid, *Paratenodera angustipennis* S.: Mechanisms of switching tactics between ambush and active search. *Oecologia*, 56, 264–271.
- Kleinbaum, D.G. & Klein, M. (2005) *Survival Analysis A self-learning text*. 2nd edn. Springer.
- Klokočovník, V. & Devetak, D. (2013) Feeding rate affects pit size in pit-building antlion larvae *Euroleon nostras* (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Açoreana, Suplemento*, 83–89.
- Klokočovník, V. & Devetak, D. (2014) Pit-builder vs non-pit-builder: advantage of trap building strategy in antlion larvae does not mean greater behaviour diversity. *Behaviour*, 151, 653–668.
- Krebs, C.J. (2013) *Ecological Methodology*. 3rd edn. Benjamin Cummings, Vancouver, Canada.
- Linton, M.C., Crowley, P.H., Williams, J.T., Dillon, P.M., Aral, H., Strohmeier, K.L., et al. (1991) Pit relocation by antlion larvae - a simple model and laboratory test. *Evolutionary Ecology*, 5, 93–104.
- Loria, R., Scharf, I., Subach, A. & Ovadia, O. (2008) The interplay between foraging mode, habitat structure, and predator presence in antlions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62, 1185–1192.

- Lucas, J.R. (1989) Differences in habitat use between two pit-building antlion species: causes and consequences. *American Midland Naturalist*, 121, 84–98.
- Lucas, J.R. & Brockmann, H.J. (1981) Predatory interactions between ants and antlions (Hymenoptera: Formicidae and Neuroptera: Myrmeleontidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 54, 228–232.
- Lucas, J.R. & Stange, L.A. (1981) Key and descriptions to the *Myrmeleon* larvae of Florida (Neuroptera, Myrmeleontidae). *The Florida Entomologist*, 64, 207–216.
- Lugo Hubp, J. & Córdova, C. (1992) Regionalización geomorfológica de la República Mexicana. *Investigaciones Geográficas*, 25–63.
- Matsura, T. & Murao, T. (1994) Comparative study on the behavioral response to starvation in three species on antlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae). *Journal of Insect Behavior*, 7, 873–874.
- Matsura, T. & Takano, H. (1989) Pit-relocation of antlion larvae in relation to their density. *Researches on Population Ecology*, 31, 225–234.
- Olive, C.W. (1982) Behavioral Response of a Sit-and-Wait Predator to Spatial Variation in Foraging Gain. *Ecology*, 63, 912–920.
- Rasband, W.S., (1997-2015) *ImageJ*, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://imagej.nih.gov/ij/>
- R Core Team. (2015) *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria.
- Rotkopf, R., Barkae, E.D., Bar-Hanin, E., Alcalay, Y. & Ovadia, O. (2012) Multi-axis niche

examination of ecological specialization: responses to heat, desiccation and starvation stress in two species of pit-building antlions. *PLoS ONE*, 7.

Ruxton, G.D. & Hansell, M.H. (2007) Why are pitfall traps so rare in the natural world? *Evolutionary Ecology*, 23, 181–186.

Scharf, I., Filin, I. & Ovadia, O. (2009a) A trade-off between growth and starvation endurance in a pit-building antlion. *Oecologia*, 160, 453–460.

Scharf, I., Golan, B. & Ovadia, O. (2009b) 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., Hollender, Y., Subach, A. & Ovadia, O. (2008) Effect of spatial pattern and microhabitat on pit construction and relocation in *Myrmeleon hyalinus* (Neuroptera: Myrmeleontidae) larvae. *Ecological Entomology*, 33, 337–345.

Scharf, I. & 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*, 19, 197–218.

Therneau T (2015). *A Package for Survival Analysis in S*. Version 2.38. <http://CRAN.R-project.org/package=survival>

Triplehorn, C.A. & Johnson, N.F. (2005) *Borror and DeLong's Introduction to the Study of the Insects*. Thomson Brooks/Cole. 7th edn. Peter Marshall.

Zavala Hurtado, J.A. (1982) Estudios ecológicos en el Valle de Zapotitlan, I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biotica*, 7, 99–120.