

VARIACIÓN ALTITUDINAL Y HEREDABILIDAD DE DIEZ CARACTERES MORFOMÉTRICOS DE *ATTA CEPHALOTES* EN EL SUROCCIDENTE COLOMBIANO

Stephania Sandoval Arango

Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: s.sandoval793@gmail.com

Rocío García Cárdenas

Universidad del Quindío, Apartado Aéreo 460, Armenia, Colombia.
correo electrónico: rociogarcia06@yahoo.es

James Montoya Lerma

Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: james.montoya@correounivalle.edu.co

RESUMEN

La hormiga arriera *Atta cephalotes*, es una plaga de fuerte impacto en el sector productivo. Su distribución altitudinal llegaba hasta los 2.000 msnm, y sus poblaciones en este límite eran poco frecuentes. No obstante, se ha observado un aumento en zonas altas, pero se desconoce si existen cambios morfológicos relacionados con este aspecto. El presente estudio tuvo como objetivo evaluar diez caracteres morfométricos en soldados de *A. cephalotes*, para determinar si existe variación asociada al cambio altitudinal o entre hormigueros, y analizar el aporte de algunos factores ambientales y del genotipo a esta variación. Se muestrearon seis localidades del suroccidente colombiano entre 500 y 2.000 msnm. En cada localidad se recolectaron 150 soldados a partir de cinco hormigueros jóvenes; se registraron temperatura, humedad ambiental, así como temperatura y pH del suelo. Cada soldado se disectó y se midieron diez caracteres morfológicos estables. La variación morfológica se analizó por máxima verosimilitud y con una MANOVA anidada. Se estimó la heredabilidad en sentido amplio para cada carácter, siguiendo un diseño de hermanos completos. Se encontraron diferencias significativas entre localidades, y entre hormigueros al evaluar los caracteres en conjunto, pero el efecto de la localidad no fue significativo para la mitad de estos; además, la variación morfológica no se relacionó significativamente con los factores ambientales analizados y, dentro de cada localidad, el genotipo jugó un papel importante en la variación observada. Este estudio aporta al conocimiento de la variación intraespecífica en *A. cephalotes*, y a los factores que podrían estar influenciando dicha variación.

Palabras clave: ambiente, caracteres heredables, hormiga arriera, morfometría, plasticidad fenotípica, variación intraespecífica.

ABSTRACT

The leaf-cutter ant *Atta cephalotes*, is a pest with strong impact in the productive sector. Its altitudinal distribution reaches the 2.000 masl, and their populations in this limit were infrequent. However, it has been observed an increase in high areas, but it is unknown if there are morphological changes related to this issue. This study aimed to evaluate ten morphometric characters of *A. cephalotes* soldiers, in order to determine if there is variation associated with altitudinal change or between nests, and analyze the contribution of environmental factors and genotype with this variation. Six locations were sampled in southwestern Colombia between 500 and 2.000 masl. In each location 150 soldiers were collected from five young nests; environmental temperature and humidity, as well as soil temperature and pH were registered. Each soldier was dissected and ten stable morphological characters were measured. The morphological variation was analyzed by restricted maximum likelihood and with a nested MANOVA. Broad-sense heritability was estimated for each character, following a full-sib design. Significant differences between locations and between nests were found evaluating the characters together, but the location effect was not significant for half of these. Besides, morphological variation was not significantly related to the environmental factors and, analyzed within each location, genotype played an important role in the observed variation. This study contributes to the knowledge of intraspecific variation in *A. cephalotes*, and the factors that might influence this variation.

Key words: environment, heredable character, intraspecific variation, leaf-cutter ant, morphometry, phenotypic plasticity.

INTRODUCCIÓN

Las hormigas arrieras o cortadoras de hojas pertenecen a los géneros *Atta* y *Acromyrmex* de la tribu Attini. Son uno de los grupos de insectos con mayor dispersión geográfica, adaptabilidad y éxito evolutivo en el neotrópico (Fowler *et al.* 1990). En Colombia se presentan once especies, cuatro de ellas pertenecientes al género *Atta*: *A. cephalotes*, *A. colombica*, *A. laevigata* y *A. sexdens* (Mackay & Mackay 1986). Estas hormigas son sociales y polimórficas, es decir, presentan casta real y obrera con dimorfismo completo (Wilson 1953), cuya división de labores (reproductivas y cotidianas) contribuyen al funcionamiento efectivo de la colonia (Hölldobler & Wilson 1990).

Las reinas y obreras son genéticamente similares, por lo tanto, se ha propuesto durante mucho tiempo que la diferenciación morfológica de las castas es ampliamente trofogénica (de acuerdo a la dieta) e involucra la localización, volumen y calidad del alimento suministrado a las larvas (Hölldobler & Wilson 1990). Una dieta rica en proteínas promueve la diferenciación a reinas pero cuando está diluida produce obreras. Así mismo, a partir de las variaciones polimórficas y de comportamiento en las obreras de *Atta*, se han reconocido cuatro subcastas: jardineras y nodrizas, generalistas dentro del nido, forrajeadoras-excavadoras y soldados (Hölldobler & Wilson 1990, Wetterer 1999). Los diferentes tipos de obreras se diferencian según el ancho de la cápsula cefálica, cuyo rango suele superponerse en obreras de menor tamaño pero no en las de mayor (soldados), siendo ésta la casta más evidente (Giraldo 2009). De igual manera, la frecuencia de respuesta en el cumplimiento de las labores es fuertemente marcada en las obreras de mayor tamaño, mientras que en las menores se presenta sobreposición en el desarrollo de las tareas (Giraldo 2009). Esto hace que los soldados sean de especial importancia en los estudios realizados con las arrieras.

A lo largo de su distribución, varias especies de *Atta* están incluidas entre las principales plagas de cultivos (Della Lucia 2003) y, por lo tanto, han sido ampliamente estudiadas en América Latina. En Colombia, Madrigal (2003) registra que estas hormigas atacan tanto especies cultivadas como forestales, malezas y plantas ornamentales; específicamente, *A. cephalotes*, es una de las especies que limita el cultivo de forestales, al atacar las plántulas (Montoya *et al.* 2006).

Atta cephalotes posee una organización social compleja, además de estructuras especializadas, relaciones simbióticas con diversos microorganismos y un amplio polimorfismo. Su alta ubicuidad está unida a procesos ecológicos claves como la herbivoría, relaciones mutualistas con otros organismos y la recirculación de los nutrientes en el suelo (Hölldobler & Wilson 1990). En general, tanto la riqueza y abundancia de las hormigas como los procesos ecológicos mencionados se ven in-

fluenciados por la humedad, disponibilidad de energía, el estado de la vegetación, la temperatura, la precipitación y la perturbación humana entre otros factores (Guerrero & Sarmiento 2010).

Aunque se ha observado una ampliación en la distribución altitudinal de *A. cephalotes* (Fernández & Castro 2013, R. García, com. per.), el incremento de sus poblaciones hacia las zonas altas, de vocación cafetera, plantea interrogantes acerca de los cambios que puedan estar ocurriendo a nivel morfológico, con relación a esta nueva distribución. Ya que en los organismos, la adaptación local a lo largo de gradientes ambientales resulta a menudo en la formación de clinas, es decir, gradientes genéticos y fenotípicos (Huxley 1938), es probable que a lo largo de la distribución altitudinal de *A. cephalotes* se presenten cambios en el tamaño de sus obreras, y que los mismos provengan de componentes ambientales y/o genéticos.

La variación altitudinal del tamaño a nivel intraespecífico ha sido estudiado en un bajo número de especies, en su mayoría lepidópteros (Chown & Gaston 2010). Este tipo de estudios son importantes ya que, para entender adecuadamente la función de las comunidades de hormigas, los ecólogos y taxónomos, han utilizado frecuentemente medidas lineales simples del tamaño como el largo y ancho de la cabeza, largo de los ojos, de las mandíbulas, tibia, entre otros (Moreira 2013). De hecho, en muchos estudios, la utilización de datos morfométricos ha alcanzado cada vez resultados más promisorios al obtenerse un sistema ideal de clasificación de especies (Silva 2010). Sin embargo, a pesar de que los estudios de morfología y morfometría han sido muy utilizados, con resultados positivos para otras especies de hormigas, en las cortadoras estas herramientas han sido poco usadas (Moreira 2013).

Debido a la falta de información y a los cambios que están ocurriendo en la distribución de *A. cephalotes*, el presente proyecto se propuso identificar la existencia de variación en diez caracteres morfométricos, medidos en soldados de esta especie, a lo largo de un gradiente altitudinal, además de evaluar la relación de esta variación con algunas variables ambientales; se estimó también la heredabilidad de dichos caracteres, de manera que se explicara el aporte del genotipo y el ambiente a la varianza fenotípica de los mismos.

MÉTODOS

Área de estudio

El muestreo se realizó en el suroccidente colombiano, en seis localidades pertenecientes a la región andina ubicadas a diferentes alturas desde los 500 a los 2.500 msnm aproximadamente (tabla 1); la localidad de Manizales, inicialmente considerada para el estudio, tuvo que eliminarse debido a que durante el muestreo no

Tabla 1. Coordenadas y altura (msnm) para cada una de las localidades de muestreo del presente estudio.

Localidad	Coordenadas	Altura (msnm)
Patía	02°04'7,9"N 77°03'28,9"W	639
Cali	03°22'38"N 76°32'02"W	942
Montenegro	04°34'03,2"N 75°45'34,7"W	1324
Palestina	05°01'55,7"N 75°39'14,8"W	1385
Santa Rosa	04°56'08"N 75°38'44"W	1479
Popayán	02°31'4,5"N 76°35'37,1"W	1759

se encontró *A. cephalotes*, y en su lugar se tomó el municipio de Palestina. En éstas se muestrearon cinco colonias jóvenes, perturbándolas de manera que salieran los soldados sin necesidad de dañar los hormigueros; sólo en la localidad de Santa Rosa de Cabal se muestrearon cuatro colonias. Se recolectaron 30 soldados por hormiguero, que se guardaron en alcohol al 70 %.

Para reducir la variación en las medidas, se escogieron sólo colonias jóvenes siguiendo la metodología de Montoya *et al.* (2006), midiendo el área superficial de los hormigueros con ayuda de un decámetro y tomando sólo los que correspondieron a la categoría de pequeños (1-30 m²). Además, para cada colonia se registraron las coordenadas, la altura, humedad, temperatura ambiental, el pH y la temperatura del suelo. Las mediciones de temperatura ambiental y humedad se realizaron con un termohigrómetro, las de temperatura del suelo con un termómetro de suelo, y las de pH con un pHmetro Corning 320.

Medición de caracteres

Se disectó cada individuo, separando cabeza, tórax y abdomen, y además se apartaron las mandíbulas de la cabeza; estas partes se colocaron sobre una placa portaobjeto cubierta con papel milimetrado. Se tomaron fotografías al estereoscopio por medio de una cámara Optikam Pro 3 digital, de las cuales se obtuvieron las siguientes mediciones, en milímetros, para cada individuo: 1) longitud total de la cabeza (LTC), 2) longitud de la cabeza desde la depresión entre los lóbulos cefálicos (LDD), 3) ancho de la cabeza por encima de los ojos (AEO), 4) ancho de la cabeza por debajo de los ojos (ADO), 5) ancho de las mandíbulas (AM), 6) longitud de las mandíbulas (LM), 7) longitud del tórax (LT), 8) longitud del peciolo (LP), 9) longitud del post-peciolo (LPP) y 10) longitud del fémur posterior derecho (LFP) (Fig. 1). La medición del fémur posterior izquierdo se eliminó teniendo en cuenta la simetría bilateral.

Análisis de datos

En primer lugar, se obtuvo la estadística descriptiva de los datos, que incluye media, varianza y desviación estándar, y se realizaron las pruebas de normalidad de

Lilliefors, y homogeneidad de varianzas de Levene, además de matrices de correlación para cada carácter morfométrico; debido a que no se encontró homogeneidad en las varianzas y que la correlación entre los caracteres resultó altamente significativa, se realizó un análisis multivariado de varianza (MANOVA) anidado utilizando todos los caracteres en conjunto y evaluando el efecto de las localidades (altura) y hormigueros dentro de localidades. Por otra parte, se llevó a cabo un análisis por máxima verosimilitud restringida (REML) utilizando un modelo lineal mixto; éste se hizo para cada carácter morfométrico, tomando como variables de efectos fijos la localidad y los caracteres morfométricos que tuvieran correlación con el carácter a evaluar, y como variable de efecto aleatorio los hormigueros dentro de localidades.

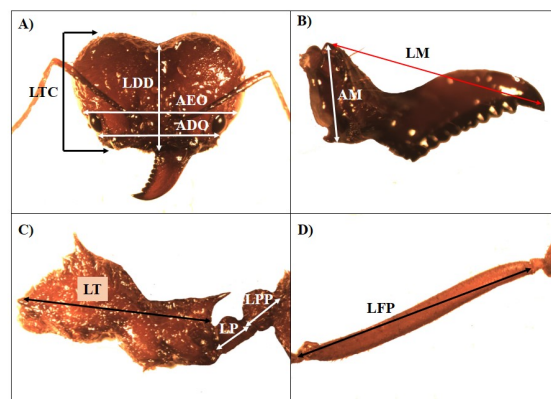


Figura 1. Mediciones realizadas a los soldados de *A. cephalotes* en este estudio. A) Cabeza: LTC = longitud total de la cabeza; LDD = longitud de la cabeza desde la depresión entre los lóbulos cefálicos; AEO = ancho de la cabeza por encima de los ojos y ADO = ancho de la cabeza por debajo de los ojos, B) Mandíbula: AM = ancho de las mandíbulas; LM = longitud de las mandíbulas, C) Tórax: LT = longitud del tórax; LP = longitud del peciolo; LPP = longitud del post-peciolo, D) Fémur posterior: LFP = longitud del fémur posterior derecho.

Para evaluar si la variación morfológica tenía alguna

Tabla 2. Promedios $\pm$ errores estándar de las mediciones realizadas por localidad. LTC: longitud total de la cabeza; LDD: longitud de la cabeza desde la depresión entre los lóbulos cefálicos; AEO: ancho de la cabeza por encima de los ojos; ADO: ancho de la cabeza por debajo de los ojos; AM: ancho de las mandíbulas; LM: longitud de las mandíbulas; LT: longitud del tórax; LP: longitud del peciolo; LPP: longitud del post-peciolo; LFP: longitud del fémur posterior derecho.

Carácter	Patía	Cali	Montenegro	Palestina	Santa Rosa	Popayán
LTC	3,643 $\pm$ 0,013	3,551 $\pm$ 0,015	3,711 $\pm$ 0,019	4,036 $\pm$ 0,026	3,990 $\pm$ 0,019	3,569 $\pm$ 0,015
LDD	3,157 $\pm$ 0,012	3,094 $\pm$ 0,015	3,298 $\pm$ 0,018	3,621 $\pm$ 0,027	3,558 $\pm$ 0,018	3,118 $\pm$ 0,015
AEO	4,510 $\pm$ 0,015	4,339 $\pm$ 0,017	4,673 $\pm$ 0,024	4,933 $\pm$ 0,032	4,949 $\pm$ 0,022	4,481 $\pm$ 0,023
ADO	3,720 $\pm$ 0,011	3,629 $\pm$ 0,012	3,868 $\pm$ 0,017	3,969 $\pm$ 0,023	3,988 $\pm$ 0,018	3,764 $\pm$ 0,018
AM	1,082 $\pm$ 0,005	1,102 $\pm$ 0,005	1,061 $\pm$ 0,006	1,165 $\pm$ 0,007	1,101 $\pm$ 0,008	1,063 $\pm$ 0,006
LM	2,614 $\pm$ 0,009	2,635 $\pm$ 0,010	2,675 $\pm$ 0,011	2,779 $\pm$ 0,015	2,680 $\pm$ 0,010	2,609 $\pm$ 0,012
LT	4,665 $\pm$ 0,013	4,564 $\pm$ 0,016	4,872 $\pm$ 0,025	4,984 $\pm$ 0,030	4,954 $\pm$ 0,020	4,704 $\pm$ 0,022
LP	1,016 $\pm$ 0,004	1,012 $\pm$ 0,005	1,000 $\pm$ 0,006	1,053 $\pm$ 0,007	0,983 $\pm$ 0,007	0,950 $\pm$ 0,006
LPP	1,036 $\pm$ 0,005	1,050 $\pm$ 0,007	1,036 $\pm$ 0,006	1,092 $\pm$ 0,008	1,036 $\pm$ 0,008	1,005 $\pm$ 0,006
LFP	6,143 $\pm$ 0,018	6,031 $\pm$ 0,016	6,184 $\pm$ 0,016	6,263 $\pm$ 0,028	6,263 $\pm$ 0,021	6,024 $\pm$ 0,021

relación con las variables ambientales medidas, se realizaron pruebas de homogeneidad de varianzas para garantizar la similitud de estas entre localidades seguidas por matrices de correlación para descartar variables correlacionadas; a partir de las matrices se dejaron la temperatura ambiental y el pH del suelo como las variables a evaluar. Posteriormente, se estimaron los promedios por hormiguero para cada carácter morfométrico y se obtuvieron los residuales de los datos por REML para eliminar la colinealidad entre los mismos; con estos residuales se realizó una regresión lineal múltiple para cada carácter y utilizando en conjunto todos los caracteres.

Para la estimación de heredabilidad, se asumió que los soldados de cada hormiguero eran hermanos completos, por haberse escogido hormigueros jóvenes; esto debido a que en otras especies de hormigas se ha reportado que, a pesar de que tienen apareamientos con múltiples machos, la mayoría de su progenie proviene de un macho, y sólo después de mucho tiempo del apareamiento comienzan a usar el esperma de los otros (Ross 2001). Teniendo esto en cuenta, se estimó la heredabilidad en sentido amplio para cada carácter morfométrico, utilizando el modelo de hermanos completos explicado en Falconer & Mackay (1996), con modificaciones; para esto se utilizaron los datos de ANOVA obtenidos por REML para cada carácter, y además de los componentes intermadres (localidades) e interpadres (hormigueros), se calcularon también las varianzas para los caracteres morfométricos correlacionados con el carácter en cuestión, siendo la varianza fenotípica la suma de todas las varianzas calculadas:

$$V_p = \sigma_{Localidades}^2 + \sigma_{Hormigueros(localidades)}^2 + \sigma_{Caractercorrelacionadoi}^2 + \sigma_{error}^2$$

RESULTADOS

En total se midieron 870 soldados de *A. cephalotes*, cuyos promedios se presentan en la tabla 2. En general, las hormigas de mayor tamaño correspondieron a Palestina, mientras que las de otras localidades fueron muy variables (tabla 2, Fig. 2). Los caracteres resultaron positivamente correlacionados entre sí, con coeficientes (r) entre 0,52 y 0,97.

La prueba de Wilks del MANOVA anidado mostró una diferenciación significativa entre localidades y hormigueros dentro de localidades, mientras que en el REML todos los caracteres presentaron diferencias a nivel de hormiguero, y sólo cuatro a nivel de localidades (tabla 3, Fig. 2). En la Fig. 2 se observa que Palestina y Santa Rosa presentaron los valores más altos para LTC, mientras que las otras localidades fueron similares entre ellas.

Se obtuvo homogeneidad de varianzas para todas las variables ambientales. La regresión lineal múltiple no mostró una relación lineal significativa entre la temperatura ambiental o el pH del suelo con los caracteres morfométricos evaluados (tabla 4), y se observó que los valores beta de la regresión no fueron significativamente diferentes a cero en la mayoría de los casos.

Respecto a las estimaciones de heredabilidad, al calcularse para todas las localidades en conjunto se obtuvo que las varianzas genotípicas (V_G) representan un bajo porcentaje de la variación al compararlo con las varianzas fenotípicas (V_P), obteniendo valores de heredabilidad (H^2) bajos para todos los caracteres (tabla 5). Sin embargo, en la mayoría de los casos, los valores de heredabilidad oscilaron entre moderados y altos dentro de las localidades, siendo los caracteres LM y LFP los de valores más altos (tabla 5).

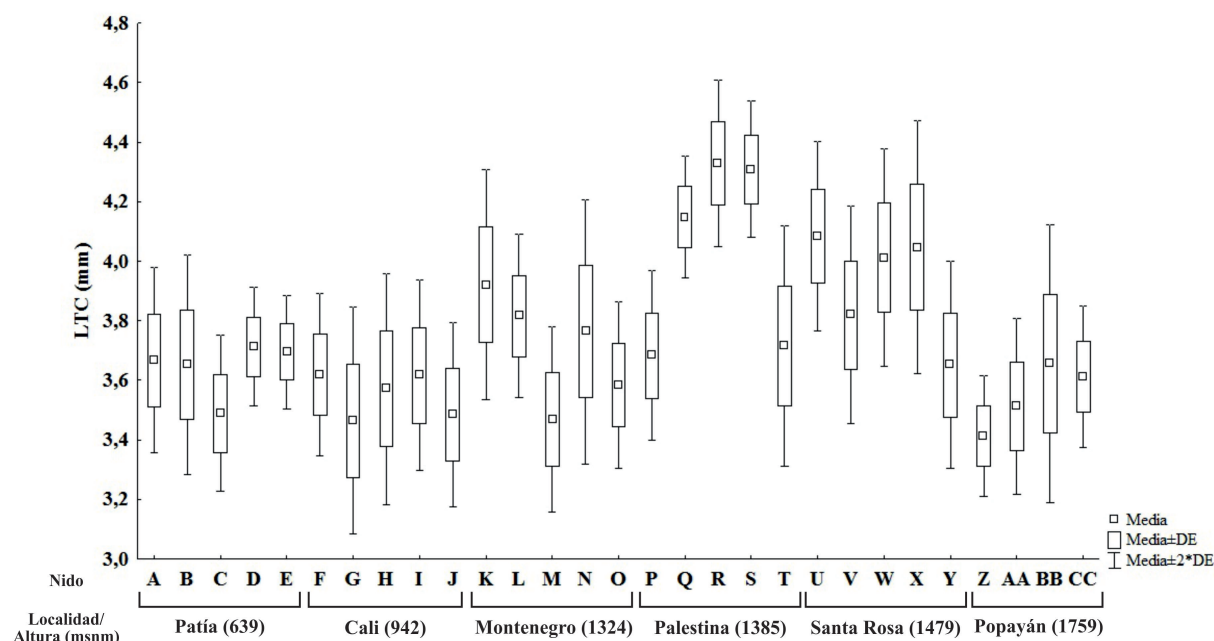


Figura 2. Variación a nivel de localidades y hormigueros para el carácter LTC (longitud total de la cabeza).

Tabla 3. Resultados del REML para cada carácter a nivel de localidades y hormigueros, y del MANOVA anidado (prueba de Wilks) para todos los caracteres en conjunto. En negrilla se indican las probabilidades significativas ($p \leq 0,05$).

Carácter	Localidad		Hormigueros (localidad)	
	F	p	F	p
LTC	1,264	0,313	14,951	$\leq 0,001$
LDD	2,614	0,052	13,787	$\leq 0,001$
AEO	3,407	0,019	6,182	$\leq 0,001$
ADO	4,086	0,008	3,687	$\leq 0,001$
AM	4,360	0,006	4,887	$\leq 0,001$
LM	1,690	0,176	9,079	$\leq 0,001$
LT	1,796	0,153	11,507	$\leq 0,001$
LP	6,080	0,001	5,806	$\leq 0,001$
LPP	1,520	0,221	5,421	$\leq 0,001$
LFP	1,668	0,182	15,364	$\leq 0,001$
Todos (Wilks)	46,127	$\leq 0,001$	12,032	$\leq 0,001$

DISCUSIÓN

El polimorfismo fenotípico, como la variación en el tamaño del cuerpo, ha sido reportado en poblaciones de hormigas de diferentes regiones geográficas, como por ejemplo, en *Pheidole morrisi* (Yang *et al.* 2004). En el presente estudio, a pesar de que se evidenciaron diferencias significativas entre localidades, es posible que éstas no tengan relación con la altura a la que se encontraba cada una; esto se propone en razón de que el mayor peso de estas diferencias, probablemente lo aporten las localidades de Palestina y Santa Rosa co-

mo se observa en la Fig. 2. El resto de localidades no mostraron mayor variación entre ellas, y además, Montenegro, cercana altitudinalmente de Palestina, parece ser significativamente diferente de la misma.

Ray (1960) propuso que, a nivel intraespecífico, los organismos ectotérmicos siguen la regla de Bergmann, donde el tamaño del cuerpo aumenta con la latitud o con la disminución de la temperatura. Específicamente se refiere a que ectotermos criados a temperaturas relativamente bajas, normalmente maduran tarde con tamaños más grandes, en comparación con sus congéneres criados a temperaturas más altas.

Tabla 4. Valores beta $\pm$ errores estándar de la regresión entre cada carácter y las variables temperatura y pH.

Carácter	Temperatura	pH
LTC	-0,232 $\pm$ 0,202	0,035 $\pm$ 0,202
LDD	0,385 $\pm$ 0,193	-0,122 $\pm$ 0,193
AEO	-0,216 $\pm$ 0,201	0,209 $\pm$ 0,201
ADO	0,076 $\pm$ 0,206	-0,097 $\pm$ 0,206
AM	0,025 $\pm$ 0,203	0,189 $\pm$ 0,203
LM	-0,126 $\pm$ 0,205	0,016 $\pm$ 0,205
LT	0,093 $\pm$ 0,206	-0,105 $\pm$ 0,206
LP	0,006 $\pm$ 0,203	-0,200 $\pm$ 0,203
LPP	-0,162 $\pm$ 0,204	0,084 $\pm$ 0,204
LFP	0,171 $\pm$ 0,204	-0,050 $\pm$ 0,204

Sin embargo la no relación con la temperatura ambiental encontrada en este estudio, podría ser otra evidencia de que el cambio no está ligado a la altura ni a las variables ambientales que se correlacionan con la misma. Por su parte, Mousseau (1997) mostró que al menos cinco especies de ortópteros no exhiben clinas del tipo Bergmann, y sugirió que, en general, los ectotermos siguen lo opuesto a esta regla. Según el presente estudio, los soldados de *A. cephalotes* no se pueden enmarcar en ninguna de las dos propuestas sobre la regla de Bergmann. No obstante, es posible que la casta real u otras subcastas dentro de la especie presenten alguno de estos patrones.

Por otro lado, es probable que la diferenciación encontrada se deba a las condiciones particulares de cada localidad. Por ejemplo, Montes (2010) demostró la relación entre la dureza vegetal y el tamaño de la cabeza en el género *Acromyrmex*; en éste, las hormigas que forrajeaban especies más duras y fibrosas tienen mayor tamaño, que aquellas que lo hacen sobre especies de poca fibra. Como el tamaño del cuerpo y las castas en insectos sociales son determinados genéticamente y por el aprovisionamiento larval (Hughes *et al.* 2003, Fjerdingstad 2005), dependiendo de la cantidad de fibra en las plantas disponibles de cada localidad, el tamaño de los soldados generados en las colonias podría cambiar, de manera que la productividad en el forrajeo sea mayor.

Además de las hojas, las hormigas arrieras también forrajeaban la fruta caída y, por lo general, las obreras que cortan la fruta son más grandes que aquellas que cortan hojas (Evinson & Ratnieks 2007). Helanterä & Ratnieks (2008) demostraron que las obreras más grandes de *A. laevigata* cortan grandes pedazos de fruta y que el tamaño de los trozos de fruta cortado incrementa en proporción al cubo de la longitud de la mandíbula. Es probable que la disponibilidad de fruta, así como el tipo de fruta, sea otro factor que esté condicionando el tamaño de los soldados en las diferentes localidades. Yang *et al.* (2004) sugieren que el ambiente juega un papel importante en la variación geográfica del tamaño

del cuerpo, y que la demografía de la colonia puede ser adaptativa, en función de optimizar el rendimiento del hormiguero en diferentes ambientes. Por ejemplo, el incremento del tamaño de los soldados de *P. morrisi* en determinado lugar podría ser una adaptación que mejora la defensa de la colonia en un ambiente con alta competencia intra o interespecífica. En el caso de *A. cephalotes*, este podría tener que ver con el nivel de perturbación y competencia que enfrenten las mismas en las diferentes localidades, pero además con la función de forrajeo y recolección de fruta que realizan algunos soldados.

Lo anterior tiene relación con los valores de heredabilidad encontrados. Es así que, al usar todas las localidades juntas para cada carácter se estimó una baja heredabilidad, pero ésta osciló entre moderada y alta cuando se calculó para cada localidad, lo que indica una diferenciación entre las poblaciones de la especie a nivel de localidades. Según Crozier & Pamilo (1996) se espera que la variación en los genes de determinación de castas hacia reina u obreras se fije o se pierda, de manera que una parte de la variación genética para la casta se mantenga dentro de cada población, presentando posiblemente diferencias en los tamaños de las mismas entre poblaciones.

La creciente utilidad de los marcadores moleculares, junto con los estudios de reproducción y otros enfoques de genética cuantitativa, han demostrado un componente genético en la determinación de las castas a través de numerosos taxones de insectos sociales. La fuerza del componente genético varía y, a menudo puede permanecer altamente condicional sobre el medio ambiente (Anderson *et al.* 2008). En *Ac. echinatio* los efectos de los genes y el ambiente sobre subcastas obreras se han examinado extensivamente (Hughes & Boomsma 2007) y, se ha descubierto que las obreras con genotipos particulares muestran una propensión a convertirse en obreras de tamaños particulares. Sin embargo, otros linajes no varían en la proporción de individuos en cada subcasta independientemente del estímulo ambiental. Estos datos sugieren que *Ac. echinatio* conserva

Tabla 5. Varianzas genotípicas (V_G), fenotípicas (V_P) y heredabilidad (H^2) en sentido amplio ($\pm$ error estándar) para cada localidad y todas las localidades en conjunto, respecto a cada carácter evaluado. En negrilla se indican los valores de heredabilidad más altos dentro de cada carácter.

Carácter	Localidad	V_G	V_P	H^2
LTC	Patía	0,004	0,009	0,490 $\pm$ 0,166
	Cali	0,003	0,019	0,136 $\pm$ 0,091
	Montenegro	0,004	0,013	0,318 $\pm$ 0,148
	Palestina	0,003	0,009	0,310 $\pm$ 0,147
	Santa Rosa	0,003	0,017	0,165 $\pm$ 0,134
	Popayán	0,001	0,026	0,039 $\pm$ 0,043
	Todos	0,003	0,089	0,037 $\pm$ 0,007
LDD	Patía	0,002	0,021	0,102 $\pm$ 0,075
	Cali	0,004	0,027	0,162 $\pm$ 0,101
	Montenegro	0,005	0,033	0,138 $\pm$ 0,091
	Palestina	0,008	0,024	0,338 $\pm$ 0,151
	Santa Rosa	0,002	0,021	0,098 $\pm$ 0,095
	Popayán	0,000	0,009	0,037 $\pm$ 0,042
	Todos	0,003	0,109	0,030 $\pm$ 0,007
AEO	Patía	0,003	0,017	0,159 $\pm$ 0,100
	Cali	0,004	0,019	0,225 $\pm$ 0,124
	Montenegro	0,001	0,022	0,028 $\pm$ 0,037
	Palestina	0,001	0,014	0,042 $\pm$ 0,045
	Santa Rosa	0,002	0,024	0,062 $\pm$ 0,072
	Popayán	0,002	0,018	0,084 $\pm$ 0,067
	Todos	0,002	0,144	0,013 $\pm$ 0,005
ADO	Patía	0,001	0,009	0,072 $\pm$ 0,061
	Cali	-	-	⁻¹
	Montenegro	0,001	0,013	0,058 $\pm$ 0,054
	Palestina	0,001	0,011	0,055 $\pm$ 0,052
	Santa Rosa	0,003	0,019	0,172 $\pm$ 0,137
	Popayán	0,000	0,011	0,010 $\pm$ 0,027
	Todos	0,001	0,067	0,010 $\pm$ 0,005
AM	Patía	0,001	0,004	0,275 $\pm$ 0,137
	Cali	0,001	0,003	0,399 $\pm$ 0,160
	Montenegro	-	-	⁻¹
	Palestina	0,001	0,003	0,218 $\pm$ 0,121
	Santa Rosa	0,001	0,007	0,087 $\pm$ 0,088
	Popayán	0,003	0,006	0,452 $\pm$ 0,164
	Todos	0,001	0,019	0,047 $\pm$ 0,008
LM	Patía	0,008	0,011	0,739 $\pm$ 0,124
	Cali	0,012	0,011	0,918 $\pm$ 0,048
	Montenegro	0,002	0,010	0,207 $\pm$ 0,118
	Palestina	0,000	0,005	0,070 $\pm$ 0,060
	Santa Rosa	-	-	⁻¹
	Popayán	0,002	0,006	0,313 $\pm$ 0,147
	Todos	0,003	0,029	0,096 $\pm$ 0,013
LT	Patía	0,017	0,030	0,585 $\pm$ 0,158
	Cali	0,001	0,025	0,039 $\pm$ 0,044
	Montenegro	0,031	0,044	0,698 $\pm$ 0,137
	Palestina	0,001	0,015	0,068 $\pm$ 0,059
	Santa Rosa	0,017	0,029	0,578 $\pm$ 0,206
	Popayán	0,008	0,037	0,207 $\pm$ 0,117
	Todos	0,009	0,118	0,073 $\pm$ 0,011

Continúa en la página siguiente

Carácter	Localidad	V_G	V_p	H^2
LP	Patía	0,000	0,002	$0,201 \pm 0,115$
	Cali	0,002	0,004	$0,554 \pm 0,160$
	Montenegro	0,001	0,003	$0,389 \pm 0,160$
	Palestina	0,000	0,003	$0,145 \pm 0,095$
	Santa Rosa	0,001	0,004	$0,337 \pm 0,197$
	Popayán	0,003	0,005	$0,665 \pm 0,144$
	Todos	0,001	0,018	$0,038 \pm 0,007$
LPP	Patía	0,000	0,008	$0,039 \pm 0,043$
	Cali	0,004	0,007	$0,556 \pm 0,161$
	Montenegro	0,000	0,003	$0,141 \pm 0,093$
	Palestina	0,001	0,017	$0,050 \pm 0,049$
	Santa Rosa	0,002	0,006	$0,355 \pm 0,199$
	Popayán	0,000	0,004	$0,040 \pm 0,529$
	Todos	0,001	0,010	$0,098 \pm 0,013$
LFP	Patía	0,017	0,042	$0,415 \pm 0,162$
	Cali	0,023	0,031	$0,739 \pm 0,124$
	Montenegro	0,005	0,017	$0,271 \pm 0,137$
	Palestina	0,008	0,014	$0,612 \pm 0,156$
	Santa Rosa	0,018	0,024	$0,732 \pm 0,164$
	Popayán	0,003	0,013	$0,211 \pm 0,119$
	Todos	0,014	0,097	$0,140 \pm 0,016$

alguna plasticidad en la determinación de las subcastas, permitiendo variación en las colonias para reaccionar a las condiciones ambientales variables.

Otros autores, por ejemplo, Catalá *et al.* (2004) consideran que la plasticidad fenotípica tiene relación con el cambio en determinados caracteres morfológicos en insectos y argumentan, que en chinches de la subfamilia Triatominae, la variación en las sensilias puede ser atribuible a adaptaciones según los requerimientos de los diferentes hábitats, donde organismos similares genéticamente muestran diferentes fenotipos dependiendo de las variables ambientales. Es probable que las soldados de *A. cephalotes* estén exhibiendo un fenotipo diferencial a nivel de localidad, dependiendo de la diversidad genética en cada colonia y de su interacción con el ambiente, como se mencionó, indicando plasticidad fenotípica.

Se concluye que los soldados de *A. cephalotes* presentan variación intraespecífica a nivel de localidades, posiblemente, relacionada con las condiciones particulares de cada una, como la competencia, perturbación, vegetación y fruta disponible, más que con un gradiente altitudinal; la variación a nivel de hormigueros parece ser causa de la variación en dos localidades particulares, por lo que habría que observar detalladamente las condiciones de las mismas para establecer una explicación a esta diferenciación, pero en general el resto de localidades fueron similares entre sí al nivel

de hormigueros. Los altos valores de heredabilidad para la mayoría de los caracteres dentro de las localidades, sugieren una diferenciación genética a nivel de poblaciones, que podría ser causada por la interacción con el ambiente, mostrando plasticidad fenotípica para esta especie.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco especialmente a mi directora Rocío García, mi codirector James Montoya, y al profesor Heiber Cárdenas por su apoyo durante la escritura y ejecución de todo el proyecto, y por sus valiosos consejos a lo largo del mismo.

A los docentes Inge Armbrrecht, Cristina Gallego, Lucimar Dias, Shirley Palacios y Hernando Vallejo por su ayuda en la logística y ejecución del muestreo en los diferentes sitios de colecta, y por su amabilidad y hospitalidad.

A las personas de la UMATA en Santa Rosa de Cabal y a la Asociación Nacional de Cafeteros en Palestina, por su acompañamiento en el muestreo.

A todos los propietarios que permitieron el ingreso a sus fincas para buscar los hormigueros.

A los grupos de investigación GEANHA y Ecología de Hormigas de la Universidad del Valle, por sus comentarios y sugerencias.

¹En estos casos no pudo estimarse la heredabilidad para ese carácter debido a que no se encontró una diferenciación significativa entre los hormigueros respecto a esa localidad en particular.

Finalmente, a mi familia por su motivación y apoyo incondicional, y a Sergio Martínez quien me apoyó du-

rante la realización del proyecto.

LITERATURA CITADA

- Anderson, K. E., Linksvayer, T. A. and Smith, C. R. (2008), "The causes and consequences of genetic caste determination in ants (Hymenoptera: Formicidae)", *Myrmecological News*, Vol. 11, pp. 119-132.
- Catalá, S. S., Maida, D. M., Caro-Riaño, H., Jaramillo, N. and Moreno, J. (2004), "Changes associated with laboratory rearing in antennal sensilla patterns of *Triatoma infestans*, *Rhodnius prolixus*, and *Rhodnius pallescens* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae)". *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, Vol. 99, pp. 25-30.
- Chown, S. L. and Gaston, K. J. (2010), "Body size variation in insects: a macroecological perspective", *Biological Reviews*, Vol. 85, pp. 139-169.
- Crozier, R. H. and Pamilo, P. (1996), *Evolution of social insect colonies: Sex allocation and kin selection*, Oxford University Press, Oxford.
- Della Lucia, T. M. C. (2003), "Hormigas de importancia económica en la región neotropical", en Fernández, F. (Ed.), *Introducción a las hormigas de la región neotropical*, Instituto de investigación de recursos biológicos Alexander Von Humboldt, Bogotá, Colombia, pp. 337-350.
- Evison, S. and Ratnieks, F. L. W. (2007), "New role for majors in *Atta* leafcutter ants", *Ecol. Entomol.*, Vol. 32, pp. 451-454.
- Falconer, D. S and Mackay, T. F. C. (1996), *Introducción a la genética cuantitativa*, Editorial Acribia, España.
- Fernández, F. and Castro, V. (2013), "Hormigas cortadoras de hojas de Colombia: *Acromyrmex* y *Atta* (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae: Attini)", *IX Coloquio de Insectos Sociales*, Cali, Colombia, pp. 23-24.
- Fjerdingstad, E. J. (2005), "Control of body size of *Lasius niger* ant sexuals-worker interests, genes and environment", *Molecular Ecology*, Vol. 14, pp. 3123-3132.
- Fowler, H. G., Bernardi, J. V. E., Delabie, J. C., Forti, L. C. and Pereira-Da-Silva, V. (1990), *Major ant problems of South America: applied myrmecology - a world perspective*, Westview Press, Boulder Colorado, Estados Unidos.
- Giraldo, C. (2009), "Microbiota asociada a la casta obrera de la hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae)", Maestría en Ciencias-Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- Guerrero, R. J. and Sarmiento, C. E. (2010), "Distribución altitudinal de hormigas (Hymenoptera, Formicidae) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia)", *Acta Zoológica Mexicana*, Vol. 26 No. 2, pp. 279-302.
- Helanterä, H. and Ratnieks, F. L. W. (2008), "Geometry explains the benefits of division of labour in a leafcutter ant", *Proceedings of the Royal Society B-Biological sciences*, Vol. 275, pp.1255-1260.
- Hölldobler, B. and Wilson, E. O. (1990), *The ants*, Harvard University Press, Estados Unidos.
- Hughes, W. O. H. and Boomsma, J. J. (2007), "Genetic polymorphism in leaf-cutting ants is phenotypically plastic", *Proceedings of the royal Society B-Biological sciences*, Vol. 274, pp. 1625-1630.
- Hughes, W. O. H., Sumner, S., van Borm, S. and Boomsma, J. J. (2003), "Worker caste polymorphism has a genetic basis in a *Acromyrmex* leaf-cutting ants". *Proc. Natl. Acad. Sci.*, Vol. 100, pp. 9394-9397.
- Huxley, J. (1938), "Clines: an auxiliary taxonomic principle", *Nature*, Vol. 142, pp. 219-220.
- Mackay, W. and Mackay, E. (1986), "Las hormigas de Colombia: arrieras del género *Atta* (Hymenoptera: Formicidae)", *Revista Colombiana de Entomología*, Vol. 12, pp. 23-30.
- Madrigal, A. (2003), *Insectos forestales en Colombia*, Editorial Marín Viecco Ltda. Medellín, Colombia.
- Montes, P. A. (2010), *Relación entre la dureza del material vegetal cortado y la morfología de las obreras en dos especies de hormigas cortadoras: *Acromyrmex heyeri* y *Acromyrmex lundii**, Informe de Pasantía, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Montoya, J., Chacón, P. and Manzano, M. R. (2006), "Caracterización de nidos de la hormiga arriera *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) en Cali (Colombia)", *Revista Colombiana de Entomología*, Vol. 32 No. 2, pp. 151-158.

- Moreira, S. M. (2013), “Morfometria de rainhas do gênero *Atta* (Hymenoptera: Formicida: Myrmicinae), arquitetura interna e infecção pelo fungo parasita *Escovopsis* de ninhos iniciais”, Pós-graduação em ciências biológicas, Universidade Estadual Paulista, Brasil.
- Mousseau, T. A. (1997), “Ectotherms follow the converse to Bergmann’s rule”, *Evolution*, Vol. 51: 630-632.
- Ray, C. (1960), “The application of Bergmann’s and Allen’s rules to poikilotherms”, *Journal of Morphology*, Vol. 106, pp. 85-108.
- Ross, K. G. (2001), “Molecular ecology of social behaviour: analyses of breeding systems and genetic structure”, *Molecular Ecology*, Vol. 10, pp. 265-284.
- Silva, R. A. O. (2010), “Ferramentas auxiliares na identificação de espécies de abelhas Meliponini, com ênfase no gênero *Schwarziana* (Lepeletier, 1836)”, Pós-graduação em entomologia, Universidade de São Paulo, Riberão Preto, Brasil.
- Wetterer, J. K. (1999), “The ecology and evolution of the worker size-distribution leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae)”, *Sociobiology*, Vol. 34 No. 1, pp. 119-144.
- Wilson, E. O. (1953), “The origin and evolution of polymorphism in ants”, *The Quarterly Review of Biology*, Vol. 28 No. 2, pp. 136-156.
- Yang, A. S., Martin, C. H. and Nijhout, H. F. (2004), “Geographic variation of caste structure among ant populations”, *Current Biology*, Vol. 14: 514-519.