

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ

VICERRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO

PROGRAMA CENTROAMERICANO DE MAESTRÍA EN ENTOMOLOGÍA

EFECTO DE LA PERTURBACIÓN DEL HABITAT SOBRE LA MORFOLOGÍA ASOCIADA AL VUELO DE *Ectatomma ruidum*

POR

BRENDA SOFIA VIROLA VASQUEZ

2023

**EFFECTO DE LA PERTURBACION DEL HABITAT SOBRE LA MORFOLOGÍA
ASOCIADA AL VUELO DE *Ectatomma ruidum***

TESIS

**Sometida para optar por el título de Magister en Ciencias
con énfasis en Entomología**

VICE-RRECTORÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSTGRADO

**El permiso de la publicación y reproducción parcial o total de este documento
debe ser obtenido en la Vicerrectoría de Investigación y Postgrado**

APROBADO

_____ **Asesor**

_____ **Jurado**

_____ **Jurado**

DEDICATORIA

A mi familia, especialmente a mis padres, Inocencio Virola y Pedra Vásquez por haberme apoyado siempre. A mi hermano Inocencio Virola y a mi amiga Karolina Bósquez por haber sido mi sostén emocional durante todo este proceso. A mis pequeños admiradores, mis seis sobrinos: SCR, JLR, NEG, MSV, AJV, JPV.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por todas sus bendiciones.

Al Programa Centroamericano de Maestría en Entomología de la Universidad de Panamá (PCMENT), a la Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología (SENACYT) y al Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (STRI) por haber proporcionado los recursos económicos e infraestructurales que permitieron el desarrollo de esta investigación.

Estoy inmensamente agradecida con mi asesor de tesis, el Dr. Dumas Gálvez por haber creído en mí, porque me apoyó siempre y porque me transmitió muchos conocimientos. Doy gracias también a todo el cuerpo docente y administrativo del PCMENT por enseñanzas valiosas y guía durante mi estancia en la maestría.

Agradezco al doctor Adam Tofilski de la Universidad de Agricultura en Krakow, por enseñarme a manejar el programa IdentiFly.

Agradezco al Profesor Armando Castillo y José Loaiza por las correcciones a la tesis.

Agradezco a los estudiantes Eleodoro Bonilla y Carlos Vega por su asistencia en el campo durante la colecta de muestras.

A la licenciada Yorlenis Gonzáles y a la Dra. Sabrina Amador, encargadas del laboratorio en el STRI, por su trato amable y apoyo durante el tiempo que usé el laboratorio.

A mis familiares y amigos, especialmente a mi mamá, hermano y primo Edgar Vásquez que algunas veces me apoyaron en el trabajo de campo.

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA	iii
AGRADECIMIENTOS	iv
ÍNDICE GENERAL	v
ÍNDICE DE CUADROS	vii
INDICE DE FIGURAS	viii
INDICE DE ANEXOS	ix
ABREVIATURAS	x
RESUMEN	11
SUMMARY	12
INTRODUCCIÓN	13
1.1. Marco teórico	17
1.1.1. Perturbación antropogénica	17
1.1.2. Impacto de la perturbación del hábitat en el vuelo de insectos.....	18
1.1.3. Mecanismos por el cual el tipo de hábitat podría dar lugar a cambios en la morfología de vuelo en insectos.....	20
1.1.4. Perturbación del hábitat, asimetría direccional y forma del ala.	22
1.1.5. Organismo de estudio	24
1.2. Objetivos	26
1.3. Materiales y métodos	27
1.3.1. Sitios de colecta	27
1.3.2. Colecta de muestras	27
1.3.3. Procesamiento de muestras para medidas morfológicas y predictores asociados al vuelo en reproductivos de <i>E. ruidum</i>	30
1.3.4. Procedimiento para obtener los valores de predictores de la capacidad de vuelo en <i>E. ruidum</i> y características de las alas.....	32

1.3.5. Análisis estadísticos	33
1.3.6. Procedimiento para evaluar forma de las alas mediante morfología geométrica. 34	
1.3.7. Procedimiento para evaluar asimetría	40
1.4. Resultados	42
1.4.1. Medidas morfológicas y predictores de vuelo en hembras reproductivas de <i>E. ruidum</i>	42
1.4.2. Morfología geométrica: forma de las alas de hembras reproductivas de <i>E. ruidum</i> entre hábitats con distintos niveles de perturbación.	47
1.4.3. Medidas morfológicas y predictores de vuelo en machos reproductivos de <i>E. ruidum</i>	49
1.4.4. Morfología geométrica: forma de las alas de machos reproductivos de <i>E. ruidum</i> entre hábitats con distintos niveles de perturbación.	53
1.4.5. Análisis de asimetría direccional en alas de machos reproductivos de <i>E. ruidum</i>	54
1.5. DISCUSION	55
CONCLUSION Y RECOMENDACIONES.....	68
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	71
ANEXO I. FIGURAS.....	82

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Definición de las categorías de perturbación antropogénica.....	18
Cuadro 2. Definición de las variables, rasgos o caracteres morfológicos tomadas de individuos reproductivos de <i>E. ruidum</i>	31
Cuadro 3. Definición de términos relacionados a los análisis de morfología geométrica realizados a hembras y machos reproductivos de <i>E. ruidum</i>	36
Cuadro 4. Medidas morfológicas, predictores de vuelo y características de las alas en hembras reproductivas de <i>E. ruidum</i>	43
Cuadro 5. Regresión lineal entre la masa del abdomen y los predictores de vuelo, para hembras de hábitats con distintos grados de perturbación.....	46
Cuadro 6. ANOVA de Procrustes para evaluar diferencias significativas en asimetría de forma y tamaño de las alas para hembras de distintos hábitats.....	48
Cuadro 7. Características morfológicas de las alas y predictores de vuelo en machos reproductivos de <i>E. ruidum</i> entre hábitats con distintos grados de perturbación.	50
Cuadro 8. Regresión lineal entre la masa del abdomen y los predictores de vuelo, para machos de distintos hábitats.....	52
Cuadro 9. ANOVA de Procrustes para evaluar diferencias significativas en asimetría de forma y tamaño de las alas para machos reproductivos de acuerdo al hábitat.....	54

INDICE DE FIGURAS

Fig 1. Mapa de los sitios de colecta de <i>E. ruidum</i> , en Panamá.....	28
Fig 2. Vista detallada de los sitios de colecta con la distancia entre los sitios	29
Fig 3. Ala izquierda anterior de una hembra reproductiva de <i>E. Ruidum</i> , mostrando los puntos de referencia en las uniones de venas utilizados para el análisis de morfología geométrica.....	35
Fig.4. Procedimiento de Procrustes para el análisis de la asimetría de forma	39
Fig 5. Ejemplo de la ubicación del centroide en el ala de una mariposa	40
Fig 6. Morfología de hembras de <i>E. ruidum</i>	¡Error! Marcador no definido.
Fig 7. Predictores de vuelo de <i>E. ruidum</i> entre hábitats.	44
Fig 8. Relación matemática entre la masa del abdomen de <i>E. ruidum</i> y los predictores de vuelo en dos hábitats con diferentes grados de perturbación	45
Fig 9. Análisis de componentes principales para la forma de las alas de hembras reproductivas de <i>E. ruidum</i> entre hábitats perturbados y bosque.	47
Fig 10. Morfología de machos <i>E. ruidum</i>	49
Fig 11. Predictores de vuelo en machos <i>E. ruidum</i> entre hábitats.	51
Fig 12. Relación matemática entre la masa del abdomen de machos de <i>E. ruidum</i> y los predictores de vuelo en dos hábitats con diferentes grados de perturbación.....	52
Fig 13. Análisis de componentes principales para la forma de las alas entre machos reproductivos de <i>E. ruidum</i> de hábitats perturbados y bosque.	53

INDICE DE ANEXOS

Figura S1. Medidas tomadas a hembras reproductivas de <i>E. ruidum</i>	82
Figura S2. Medidas tomadas a machos reproductivos de <i>E. ruidum</i>	83
Figura S3. Medidas de ancho, largo y área de las alas tomadas a individuos reproductivos de <i>E. ruidum</i>	84
Figura S4. Ejemplo de los datos de las coordenadas bidimensionales de los 14 puntos de referencia tomadas a cada ala delantera, con el programa IdentiFly y que se exportan en formato TPS.	85

ABREVIATURAS

AA: área del ala anterior

AC: ancho de la cabeza

ACP: Análisis de componentes principales

AFD: Análisis de función discriminante

AVC: Análisis de variantes canónicas

CA: Carga alar

DA: Densidad de masa alar

DP: Distancia de Procrustes

LA: Longitud del ala anterior

MA: Masa del abdomen

MC: Masa corporal

MT: Masa del tórax

RA: Relación de aspecto del ala anterior

RMV: Razón del músculo de vuelo

RESUMEN

Las condiciones del hábitat pueden afectar el vuelo de algunos insectos de forma indirecta, al influir en rasgos morfológicos asociados con su vuelo. Sin embargo, la posibilidad que la perturbación ambiental genere cambios en la capacidad de dispersión mediante el vuelo, en insectos dentro de hábitats perturbados, ha recibido poca atención. En este trabajo examiné los caracteres morfológicos asociados con el vuelo en individuos reproductivos de la hormiga *Ectatomma ruidum*, provenientes de sitios perturbados y de bosque poco perturbado. Para ambos sexos, mediante la obtención de medidas morfológicas, se comparó entre hábitats los cambios en: a) características morfológicas del cuerpo como tamaño, masa corporal, masa abdominal y masa del tórax; b) predictores de vuelo como la razón del músculo del vuelo, carga alar y arrastre del abdomen; y c) características morfológicas de las alas como la relación de aspecto y la densidad de la masa del ala. Adicionalmente mediante la implementación de morfología geométrica se evaluó cambios en la forma del ala entre hábitats y la presencia de asimetría direccional. Se encontró que las hembras de hábitats perturbados eran más grandes, tenían una mayor masa abdominal, mayor masa del tórax, una mayor carga alar y un mayor arrastre del abdomen, lo que sugiere que podrían tener una menor eficiencia de vuelo, en comparación a hembras de hábitats de bosque. Sin embargo, el tipo de hábitat no influyó en la morfología de vuelo en machos, sugiriendo que los machos de ambos tipos de hábitats tienen igual eficiencia de vuelo. Los análisis de morfología geométrica mostraron que la forma de las alas es diferente entre hábitats, tanto en hembras como en machos. Mientras que no hubo presencia de asimetría direccional en ninguno de los hábitats. Los resultados sugieren que la perturbación del hábitat modifica la morfología del vuelo mayormente en las hembras, lo que a su vez afectaría la eficiencia de vuelo. Futuros trabajos deberían evaluar los mecanismos que están generando esta variación morfológica en *E. ruidum*.

SUMMARY

Habitat conditions can affect the flight of some insects indirectly, by influencing morphological traits associated with flight. However, the possibility that environmental disturbance generates changes in the flight dispersal capacity of insects within disturbed habitats has received little attention. The morphological characters associated with flight in reproductive individuals of the *Ectatomma ruidum* ant, coming from disturbed and forest sites, were examined. For both sexes, by obtaining morphological measurements, changes in a) morphological characteristics of the body such as size, body mass, abdominal mass and thorax mass were compared between habitats, b) predictors of flight such as the ratio of flight muscle, wing loading and abdomen drag and; c) morphological characteristics of the wings such as aspect ratio and wing mass density. Additionally, through the implementation of geometric morphology, changes in the shape of the wing between habitats and the presence of directional asymmetry were evaluated. Females from disturbed habitats were found to be larger, have greater abdominal mass, greater thorax mass, greater wing loading, and greater abdomen drag, suggesting that they may have lower flight efficiency compared to females of forest habitats. However, the type of habitat did not influence the flight morphology of males, suggesting that males from both types of habitats have the same flight efficiency. Geometric morphology analyzes showed that the shape of the wings is different between habitats, both in males and females. While there was no presence of directional asymmetry in any of the habitats. The results suggest that habitat disturbance modifies flight morphology mainly in females, which in turn would affect flight efficiency. Future work should evaluate the mechanisms that are generating this morphological variation in *E. ruidum*.

INTRODUCCIÓN

El vuelo en los insectos está ligado a una mejor habilidad de buscar recursos dispersos, pareja, presa, escapar de los depredadores, migrar y dispersarse (Wagner y Liebherr, 1992). La capacidad de vuelo, en algunos insectos, está relacionada con rasgos morfológicos de las alas y el cuerpo, por ejemplo, Araújo et al. (2004) encontraron que la máxima distancia de vuelo, en abejas sin aguijón, Meliponini, está relacionada positivamente con un mayor tamaño del ala. Se ha demostrado, que las condiciones del hábitat pueden afectar el vuelo de algunos insectos de forma indirecta, al influir en los rasgos morfológicos asociados al vuelo (Kalarus et al., 2013; Vandewoestijne y Van Dyck, 2011).

Por ejemplo, Kalarus et al. (2013) examinaron rasgos morfológicos asociados con el vuelo, en ejemplares del lepidóptero *Hesperia coma* provenientes de diferentes hábitats. Los autores encontraron que los individuos de hábitats xerotérmicos tenían alas más largas y un mayor índice de carga alar, en comparación con individuos de hábitats húmedos. Para algunos insectos la capacidad de dispersión es mayor dentro de hábitats poco perturbados, según los resultados obtenidos por Merckx y Van Dyck (2006) luego de evaluar la morfología del vuelo en mariposas *Pararge aegeria*, encontraron que los individuos que se habían desarrollado dentro de paisajes boscosos eran más livianos y tenían menores cargas alares respecto a individuos que se habían desarrollado en paisajes agrícolas. Un menor peso disminuye la carga alar y hace más eficiente el vuelo, mientras que una mayor carga alar disminuye la maniobrabilidad, la resistencia al vuelo y la velocidad de vuelo (Helms y Godfrey, 2016; Helms y Kaspari, 2015a)

Los insectos al depender del viento para dispersarse, podrían verse afectados por cambios en la dinámica del viento (Pasek, 1988). Se ha demostrado que la fragmentación cambia la dinámica del viento, por ejemplo en sitios abiertos la velocidad del

viento se incrementa generando una mayor turbulencia, en comparación a sitios cerrados (Damschen et al., 2014).

Un grupo de insectos que depende de las dinámicas del viento para su dispersión son las hormigas (Hakala et al., 2019). En hormigas, los rasgos morfológicos relacionados al vuelo, pueden variar de acuerdo a las condiciones del ambiente, por ejemplo, Peeters y Aron (2017) mediante mediciones del tórax de *Cataglyphis hellenica*, describieron una pérdida de músculos de vuelo en esta especie y discuten la presión que ejerce las condiciones áridas en la disminución de la capacidad de dispersión de estas hormigas. Así mismo, Tinaut (1992) reportó la presencia de alas pequeñas en especies de *Aphaenogaster*, *Monomorium*, *Formica* y *Cataglyphis* provenientes de ambientes secos de alrededor del mar mediterráneo. Entonces presiones selectivas relacionadas al hábitat podrían generar diferentes estrategias de dispersión (Mathias et al., 2001).

La hormiga *Ectatomma ruidum* es una especie apropiada para responder la pregunta de cómo la perturbación del hábitat afecta su dispersión y si esto está asociado con cambios morfológicos tanto en hembras como en machos. Ya que *E. ruidum* se puede encontrar en sitios perturbados como pastizales abiertos, lo que demuestran un cierto grado de adaptación a condiciones de estrés (Fontalvo y Domínguez, 2009; Zelikova y Breed, 2008), y también en sitios boscosos (Santamaría et al., 2009). Además características biológicas como la presencia de individuos reproductivos alados dentro de la colonia (Lachaud et al., 1999), permite medir rasgos de vuelo, por ejemplo, el tamaño del ala, la razón de músculos de vuelo y la carga del ala (Hakala et al., 2020).

Por otro lado, la asimetría direccional (AD) es muy común en las alas de insectos y se ha relacionado a cambios en la estabilidad del desarrollo, aunque también puede tener un componente genético (Palmer y Strobeck, 1992; Pélabon y Hansen, 2008; Runyon y Hurley, 2004).

En esta investigación se investigó el efecto de la perturbación del hábitat sobre los caracteres morfológicos asociados al vuelo de *E. ruidum* y se presta atención a determinar la presencia de asimetría direccional en el ala de esta hormiga, con el fin de reportar por primera vez esta característica en esta hormiga. En adición, se sabe que pequeñas perturbaciones durante el desarrollo pueden provocar cambios en la forma del cuerpo. Por ejemplo, estudios en *Drosophila* han mostrado que la forma de las alas puede variar entre individuos expuestos a diferentes tipos de estrés durante el desarrollo (Hoffmann et al., 2002; Hoffmann et al., 2005).

Por tanto, para aportar datos sobre la capacidad de vuelo en especies de hormigas en ambientes neotropicales, mi investigación pretende responder la siguiente pregunta: ¿Cuál es el efecto de la perturbación del hábitat en las características morfológicas asociadas al vuelo de *E. ruidum*? Planteo la hipótesis de que hay cambios en los rasgos morfológicos asociados al vuelo entre individuos de *E. ruidum*, en respuesta a grados de perturbación del hábitat. Si la perturbación del hábitat es causa de cambios morfológicos en *E. ruidum*, esto afectaría la dispersión mediante el vuelo de estas hormigas. Hormigas de hábitats perturbados podrían estar perdiendo la capacidad de volar grandes distancias ó su vuelo sería menos eficiente, debido a la fragmentación.

La investigación sobre la capacidad de vuelo de insectos en hábitats con características ecológicas distintas promueve la comprensión de la adaptación y evolución de las especies, por ejemplo, la dispersión permite la colonización de nuevos hábitats, facilita el flujo de genes y hace posible la adaptación a nuevos entornos (Alleaume-Benharira et al., 2006; Galliard et al., 2013). Por otro lado, se espera encontrar asimetría direccional en hormigas de ambos hábitats debido a que según diversos autores es una característica común en la mayoría de los insectos (Palmer y Strobeck, 1992; Pélabon y Hansen, 2008; Runyon y Hurley, 2004)

1.1. Marco teórico

1.1.1. Perturbación antropogénica

De una forma simple, la perturbación del ecosistema es cualquier evento físico que afecte el correcto flujo de energía en un sistema biológico (Pickett et al., 1999). Dentro de los diferentes tipos de perturbación se encuentra la perturbación antropogénica, que tiene relación con las diferentes actividades humanas que causan una alteración del ecosistema (Hannah et al., 1994; Walker, 2012). El incremento de la población y de las actividades antropogénicas ha llevado a la pérdida de áreas boscosas alrededor del mundo (Calderon-Aguilera et al., 2012; Kim et al., 2015; Leisher et al., 2013). Hannah et al. (1994) clasifican la perturbación antropogénica en tres categorías: hábitat intacto, parcialmente perturbado, y dominado por humanos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Definición de las categorías de perturbación antropogénica

Número	Categoría	Criterios
1	Bosque (Hábitat intacto)	Registro de vegetación primaria: muy baja densidad de población humana por debajo de 10 personas por km o menos de 1 persona por km.
2	Parcialmente perturbado	Registro de agricultura itinerante o extensiva. Registro de vegetación secundaria pero que se regenera de forma natural, exceso de densidad de ganado, otras pruebas de perturbación humana (p. ej., concesiones madereras). Evidencia insuficiente para ubicar en la categoría 1 o 3
3	Perturbado (Dominado por humanos)	Registro de agricultura permanente o asentamiento urbano; eliminación de la vegetación primaria; la vegetación actual difiere de la vegetación potencial; registro de desertificación u otra degradación permanente.

1.1.2. Impacto de la perturbación del hábitat en el vuelo de insectos.

Se ha encontrado que la perturbación del hábitat puede influir en la dispersión de insectos voladores a través de diferencias en la morfología de vuelo entre paisajes (Bonte y Van Dyck, 2009; Denno et al., 2001; Dziocck et al., 2011; Merckx y Van Dyck, 2006; Ribeiro et al., 2019). En algunas ocasiones hábitats perturbados pudieran incrementar la capacidad de dispersión de algunos insectos, por ejemplo, Denno et al. (2001)

encontraron que la capacidad de dispersión del hemíptero delfácido *Toya venilia*, medida como porcentaje de macroptería, fue mayor en hábitats perturbados con vegetación pisoteada por el ganado y menor en hábitats intactos con vegetación poco alterada. Por otro lado, Bonte y Van Dyck (2009) luego de evaluar características morfológicas asociadas al vuelo de la mariposa *Salamis parhassus* entre parches de bosques con diferentes grados de perturbación, encontraron que individuos de parches perturbados tenían menor carga alar en comparación a parches de bosque no perturbados. Una mayor carga alar disminuye la maniobrabilidad, la resistencia al vuelo y la velocidad de vuelo (Helms y Godfrey, 2016).

Sin embargo, para otros insectos la capacidad de dispersión es mejor dentro de hábitats poco perturbados, según los resultados obtenidos por Merckx y Van Dyck (2006) luego de evaluar la morfología del vuelo en mariposas *Pararge aegeria*, encontraron que los individuos que se habían desarrollado dentro de hábitats boscosos eran más livianas y tenían menores cargas alares respecto a individuos que se habían desarrollado en paisajes agrícolas. Un menor peso disminuye la carga alar y hace más eficiente el vuelo (Helms y Kaspari, 2015).

La influencia de la perturbación del hábitat sobre la morfología del vuelo de Himenóptera ha sido mayormente estudiada en abejas mientras que poco se sabe sobre esto en hormigas. Ribeiro et al. (2019) describieron formas y tamaño de las alas que diferían entre poblaciones de *Euglossa ignita* provenientes de bosques y de sistemas agroforestales. Mientras que para hormigas, se sabe que distintas presiones del hábitat pueden ejercer influencia sobre rasgos asociados al vuelo, como por ejemplo condiciones áridas pueden provocar una pérdida de músculos del vuelo y una reducción del tamaño de las alas en reinas de hormigas, lo que representa una menor capacidad de dispersión en estos ambientes (Peeters y Aron, 2017; Tinaut, 1992).

A pesar de esto, no se ha evaluado la influencia de niveles de perturbación del hábitat sobre la capacidad de dispersión de individuos reproductivos alados pertenecientes a colonias de hormigas. La dispersión está relacionada con un mayor flujo de genes, lo que a su vez contrarresta la endogamia y permite que las poblaciones persistan a través del tiempo (Hedrick, 2004; Ingvarsson y Whitlock, 2000). Algunos insectos pueden no tener la capacidad de mantener altos niveles de dispersión en ambientes perturbados, debido a barreras antropogénicas lo que interrumpe la conectividad genética entre poblaciones (Trense et al. 2021).

Por lo tanto, es importante la evaluación del efecto de la perturbación del hábitat sobre factores ligados a la dispersión, como lo es la morfología.

1.1.3. Mecanismos por el cual el tipo de hábitat podría dar lugar a cambios en la morfología de vuelo en insectos.

Slater (1977) menciona que el mantenimiento estable de las características del hábitat a través del tiempo pueden dar lugar a la modificación de las alas en insectos, mientras que constantes cambios en el hábitat no permiten la aparición de cambios en la morfología del vuelo. Independientemente de esto, es un hecho que distintas presiones selectivas relacionadas al hábitat podrían generar diferentes estrategias de dispersión (Mathias et al., 2001).

Se ha encontrado que la dispersión mediante el vuelo es mejor en hábitats temporales que en hábitats persistentes, por ejemplo, Denno et al., (1991) encontraron una relación negativa entre la capacidad de dispersión, medida como porcentaje de macroptería en 35 especies de chicharritas; y la persistencia del hábitat (número máximo de

generaciones alcanzable). Los autores discuten que chicharritas con alas bien desarrolladas, les permite la exploración de nuevas fuentes de alimentos en hábitats cambiantes.

La capacidad de dispersión limitada en hábitats persistentes también se ha comprobado en escarabajos, delfácidos, y en insectos de la familia Lygaeidae (Darlington, 1943; den Boer, 1970; Slater, 1977b; Southwood, 1962). Se sabe que la dinámica de variables ambientales como el viento, disponibilidad de alimentos, y exposición a depredadores varía entre hábitats de bosque intacto y hábitats perturbados lo que puede influir en la necesidad de tener una mejor eficiencia de vuelo (Andrén et al., 1985; Damschen et al., 2014; Souza et al., 2015; Wagner y Liebherr, 1992). En el caso del viento, Leihy y Chown (2020) al comparar la influencia de distintas variables ambientales sobre la pérdida del vuelo en insectos insulares, encontraron que la velocidad media del viento, la estacionalidad térmica y la temperatura media de la superficie terrestre en verano, eran los mejores predictores de la pérdida de vuelo en insectos.

Damschen et al., (2014) investigaron como la fragmentación afecta la dinámica del viento, encontrando que la velocidad del viento se incrementa en sitios abiertos con poca vegetación, lo que incrementa la turbulencia. Entonces el viento es una fuerza ecológica importante que puede acarrear cambios biológicos y ecológicos en organismos que habitan dentro de hábitats fragmentados (Laurance y Curran, 2008). Ya que por ejemplo, los insectos voladores podrían redireccionar la energía hacia la reproducción, en lugar del vuelo, por el costo energético que representa volar a largas distancias con vientos fuertes (Saglam et al., 2008; Wagner Liebherr, 1992; Zera y Denno, 1997).

Finalmente, revisiones sobre hipótesis que intentan explicar los factores que conllevan a la pérdida de la capacidad de vuelo en los insectos sugieren que la calidad y estabilidad del hábitat son los factores ecológicos primarios que seleccionan la pérdida de vuelo (Roff, 1990, 1994). Sin embargo, poco se ha estudiado sobre los factores

que dan lugar a una pérdida de la capacidad de vuelo en hábitat perturbado. Por ejemplo, en el caso de las aves, la ausencia de depredación en islas ha resultado en la pérdida de vuelo en aves (Wright et al., 2016).

Mientras que en hormigas no existen estudios que evalúen la relación entre la calidad del hábitat y las decisiones individuales de dispersión (Hakala et al., 2019), pero la calidad del hábitat afecta la condición de la colonia (Linksvayer y Janssen, 2008), lo que también podría afectar la capacidad de vuelo de los individuos reproductivos.

1.1.4. Perturbación del hábitat, asimetría direccional y forma del ala.

Asimetría direccional ocurre cuando hay un mayor desarrollo de un carácter en un lado de un plano de simetría bilateral comparado con el otro lado. Por ejemplo, cuando las alas de un lado son más grandes que las del otro lado (Benítez et al., 2020).

La asimetría direccional es común en las alas de insectos y se ha relacionado a cambios en la estabilidad del desarrollo, aunque también puede tener un componente genético (Palmer y Strobeck, 1992; Pélabon y Hansen, 2008; Runyon y Hurley, 2004). La asimetría direccional se ha relacionado a efectos como el sexo (Pither y Taylor, 2000; Windig y Nylin, 1999), tamaño (Stige et al., 2006), rasgos evolutivos y genéticos (Bazok y Lemić, 2013; Carter et al., 2009; Klingenberg et al., 1998). Sin embargo, hay autores que proponen que la asimetría direccional puede ser una adaptación a la lucha en disputas territoriales (Windig y Nylin, 1999) y otros que las diferencias genéticas o ambientales pueden dar lugar a niveles de asimetría direccional (Stige et al., 2006).

Banaszak-Cibicka et al. (2018) evaluaron asimetría en base a análisis morfométricos de venas en alas de la abeja *Anthophora plumipes* a lo largo de un gradiente de urbanización. Los autores distancias mayores entre las venas de las alas del lado derecho en individuos de ambientes rurales en comparación con los individuos de ambientes urbanos. Por otro lado, Gerard et al. (2018) después de exponer a individuos de *Bombus terrestris* a varios factores estresantes, encontraron asimetría direccional en el tamaño del ala en individuos alimentados con sinigrina, y en aquellos que estaban expuestos a parásitos y a altas temperaturas.

Dadas las diferencias ecológicas entre hábitats perturbados y hábitats boscosos, esto tal vez se pueda manifestar en presencia de asimetría direccional. Benítez et al. (2015) evaluaron como el cambio de planta huésped preferida de *Macaria mirthae* a una planta exótica, debido a la pérdida de hábitat, influyó en la presencia de asimetría direccional en las alas. Los científicos encontraron que individuos que se alimentaron de la planta preferida reflejaron asimetría direccional, no así los que se alimentaron de la planta exótica. Los autores discuten que la alimentación con la planta exótica inhibió el desarrollo de asimetría direccional en individuos.

La asimetría direccional puede presentarse de igual forma tanto en insectos sin ningún estrés ambiental, como en individuos sometidos a insecticidas (Friedli et al., 2020) y se ha reportado para órdenes de insectos como Phasmatodea, Orthoptera, Thysanoptera, Lepidoptera y Diptera (Brunton et al., 1999; Palmer, 1996). En Hymenoptera, asimetría direccional de forma del ala ha sido reportada en *Melipona subnitida* tanto en abejas criadas en cajas como en aquellas criadas en troncos (Lima et al., 2016), en *Anthophora plumipes*, de ambientes rurales (Banaszak-Cibicka et al., 2018); en *Bombus impatiens* sometidos a altos niveles de dióxido de carbono (CO₂) y en grupos control (Klingenberg et al., 2001), e igualmente en *Apis mellifera* (Łopuch y Tofilski, 2016).

En adición, se sabe que pequeñas perturbaciones durante el desarrollo pueden provocar cambios en la forma del cuerpo. Por ejemplo, estudios han mostrado que la forma de las alas puede variar entre individuos expuestos a diferentes tipos de estrés durante el desarrollo (Hoffmann et al., 2002; Hoffmann et al., 2005). En esta investigación se evaluó la presencia de asimetría direccional en la hormiga *Ectatomma ruidum* y si ocurre tanto en individuos de hábitats perturbados como de hábitats boscosos.

El análisis de la forma del ala mediante morfología geométrica ha sido propuesta como mejor indicador de estrés, que la evaluación de asimetría fluctuante. Por ejemplo, Hoffmann et al. (2005) defienden el hecho de que los análisis de variación en la forma del ala podrían ser mejor indicativos de estrés sobre la asimetría fluctuante, ya que *Drosophila melanogaster* mostró variación en la forma del ala en respuesta a cuatro de cinco factores estresantes a los que fue sometida durante el desarrollo, y no mostró cambios en la asimetría de forma y tamaño. Mientras que Živković et al., (2019) mediante análisis de morfometría geométrica reportaron cambios en la forma del ala en polillas *Cydia pomonella* resistentes a insecticidas en comparación a aquellas que no estaban adaptadas.

1.1.5. Organismo de estudio

La hormiga *Ectatomma ruidum* representa un modelo de organismo ideal para el estudio del efecto de la perturbación del hábitat sobre la dispersión a través del vuelo ya que presenta características ecológicas y biológicas que permiten este tipo de estudio, como por ejemplo: 1) se encuentra tanto en hábitats perturbados como no perturbados; 2) presencia de individuos reproductivos alados en la mayoría de las colonias que

permiten la medición de rasgos morfológicos asociados al vuelo (Lachaud et al.,1999); y 3) presencia de macrogines y microgines, en el caso de microgines se refiere a reinas con una reducción isométrica del morfo grande (Lachaud et al.,1999; Lenoir et al., 2011).

Al igual que muchas hormigas, las reinas vírgenes y los machos vuelan para dispersarse y aparearse, después de lo cual las reinas fundan una nueva colonia (Hölldobler y Wilson, 1990; Kaspari et al., 2001; Lachaud et al., 1999). Por tanto, el vuelo es crucial en la fase reproductiva de estas hormigas.

Al emplear métodos que me permitan identificar cambios en la morfología del vuelo de *E. ruidum* de acuerdo a hábitats perturbados y boscosos, me ayudará a determinar cómo la eficiencia de vuelo de *E. ruidum* varía (Hakala et al., 2020; Helms y Godfrey, 2016). Lo que a su vez será un indicio sobre si el hábitat está ejerciendo algún tipo de presión sobre esta especie. Datos como estos permitirían tomar decisiones acertadas sobre el uso de la tierra.

Por otro lado en el neotrópico, no hay estudios que hayan evaluado la morfología del vuelo en hormigas, de acuerdo a hábitats perturbados. Algunos que han abordado la morfología del vuelo, se han enfocado en el vuelo ligado a características reproductivas de la especie de hormiga (Helms y Kaspari, 2015; Helms y Kaspari, 2014; Kaspari et al., 2001).

1.2 Objetivos

1.2.1. General

- Investigar el efecto de la perturbación del hábitat sobre los caracteres morfológicos asociados al vuelo de *E. ruidum*.

1.2.2 Específicos

- Comparar tamaño y masa corporal, peso del tórax, masa del abdomen, predictores morfológicos de vuelo y características del ala entre individuos reproductivos de *E. ruidum* colectados en hábitats de bosque y perturbado.
- Detectar cambios en la forma del ala y la existencia de asimetría direccional en las alas de individuos reproductivos de *E. ruidum*, usando técnicas de morfología geométrica.

1.3. Materiales y métodos

1.3.1. Sitios de colecta

La colecta de individuos reproductivos alados de *E. ruidum* se llevó a cabo entre marzo-junio del 2021 y febrero-marzo del 2022. Los muestreos se hicieron en las provincias de Veraguas, Los Santos, Panamá Oeste y Panamá. Dentro de cada provincia, se escogieron sitios que reunían características de hábitats perturbados y sitios boscosos adyacentes, que en su mayoría estaban dentro de áreas protegidas (Fig.1 y 2). La colecta de *E. ruidum* entre sitios adyacentes se trató de hacer en el menor tiempo posible (1-2 días) y se alternó que tipo de hábitat se muestreaba primero.

1.3.2. Colecta de muestras

Para la colecta de individuos reproductivos de *E. ruidum* se escogieron nidos al azar dentro de los sitios de muestreo, pero relativamente cercanos entre sí. Luego se cavó para sacar a todos los individuos de la colonia que fueron colocados en envases de plástico y llevados al laboratorio del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales en Gamboa. En el laboratorio se separó a los individuos reproductivos (machos y hembras aladas) en viales y se congelaron para su posterior análisis a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$.

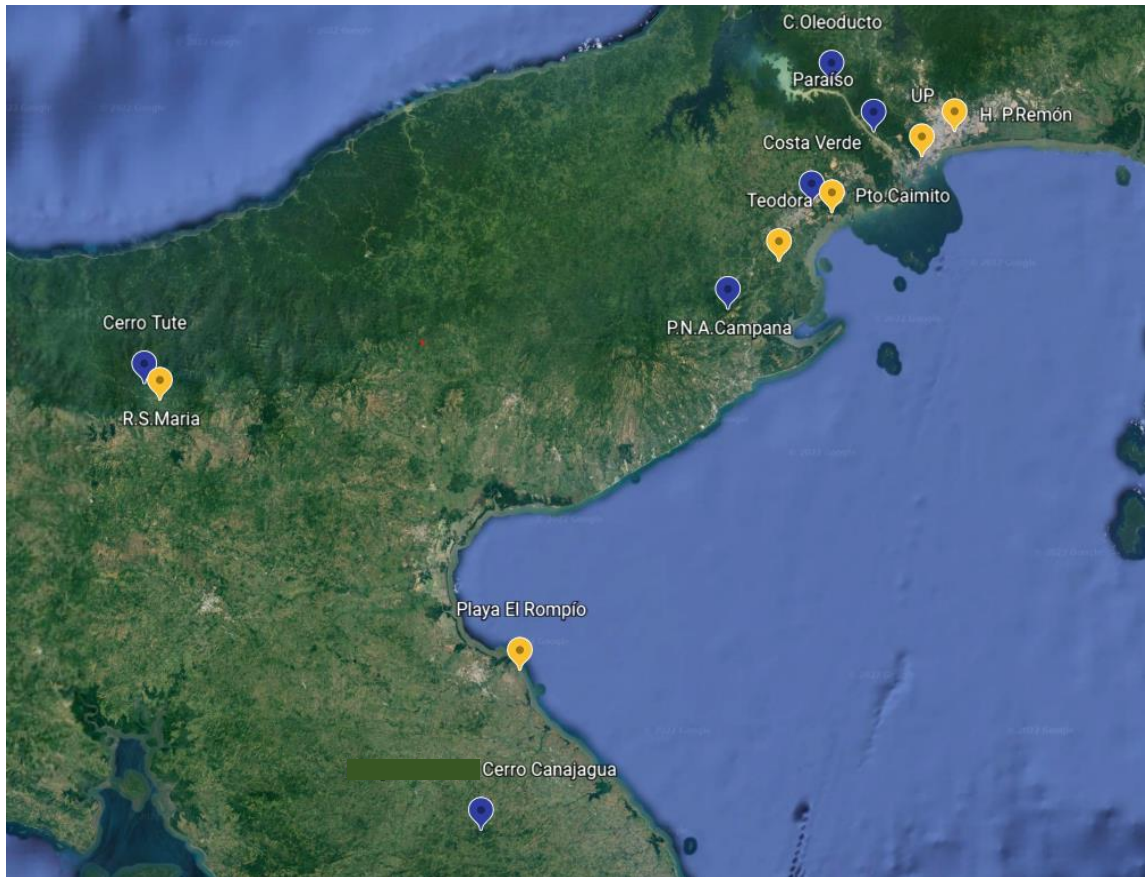


Fig 1. Mapa de los sitios de colecta de *E. ruidum*, en Panamá. En color azul se muestran los sitios de bosque y en amarillo los sitios de hábitats perturbado.



Fig 2. Vista detallada de los sitios de colecta con la distancia entre los sitios. A) Cerro Tute y Santa María, B) Cerro Canajagua y Playa El Rompío , C) Puerto Caimito y Parque Nacional Altos de Campana, D) Costa Verde y Teodora , E) Paraíso y Universidad de Panamá, F) Camino del Oleoducto e Hipódromo Presidente Remón.

1.3.3. Procesamiento de muestras para medidas morfológicas y predictores asociados al vuelo en reproductivos de *E.ruidum*

Para realizar medidas morfológicas externas se siguió un protocolo similar al realizado por Helms y Godfrey (2016). Se midió el ancho de la cabeza, largo de la cabeza y la longitud del abdomen, tanto para hembras como para machos reproductivos, a partir de fotografías tomadas con la cámara del estereoscopio Leica DMC2900 con una magnificación de 32 X para la cabeza de machos y hembras y una magnificación de 25X para tórax, abdomen de machos y hembras.

Según Helms y Godfrey (2016) el ancho de la cabeza en una vista de cara completa, excluyendo los ojos, es una medida estándar del tamaño del cuerpo de la hormiga y la longitud del abdomen es la longitud máxima del abdomen medida desde el punto dorsal de inserción del post-pecíolo (Fig S1).

Posteriormente se separó el abdomen, el tórax, las alas y otras partes del cuerpo y se secaron durante 48 horas entre 50 y 60 °C. Después, se pesó el abdomen seco, el tórax, las alas y todo el cuerpo a 0,001 mg utilizando balanza analítica.

Las alas secas se montaron en portaobjetos y cubreobjetos para ser fotografiadas con la cámara del estereoscopio, a una magnificación de 16.0 X. Con el software del estereomicroscopio se tomaron las medidas de longitud total del ala, ancho del ala y área total del ala, para las cuatro alas en caso de estar todas disponibles (Fig S2). Cuando no era posible se tomaban las medidas de las alas disponibles.

Otras mediciones que se hicieron a cada individuo reproductivo de *E. ruidum* se muestra en el cuadro 2.

Cuadro 2. Definición de las variables, rasgos o caracteres morfológicos tomadas de individuos reproductivos de *E. ruidum*.

Rasgo o carácter	Unidad de medida	Definición
Ancho de la cabeza	Milímetros (mm)	Medida de la parte más ancha de la cabeza en vista frontal, excluyendo los ojos.
Longitud del abdomen	mm	Medida desde el punto de inserción del post peciolo hasta la parte final de abdomen.
Altura del abdomen	mm	
Peso seco del abdomen	Miligramos (mg)	Peso tomado del abdomen después de haber sido separado y secado al horno por 48 horas.
Peso seco del tórax	mg	Peso tomado al tórax, después de haber sido separado del resto del cuerpo y extremidades; y haber sido secado al horno por 48 horas.
Peso seco de las alas	mg	Peso tomado a cada ala de forma individual, después de haber sido separadas del cuerpo y haber sido secada al horno por 48 horas.
Peso seco del todo el cuerpo	mg	Peso tomado, en conjunto; de la cabeza, tórax, abdomen; sin extremidades y después de haber sido secadas al horno por 48 horas.
Ancho del ala	mm	Medida de la parte más ancha del ala (Fig. S3), tomada a partir de fotografías del ala y con el software incorporado en el estereomicroscopio; a una magnificación de 16 X. Para el análisis se tomó el promedio del peso de las dos alas anteriores.
Longitud del ala (mm)	mm	Medida desde el punto de inserción de las alas delanteras hasta la parte más extrema del ala; tomada a partir de fotografías del ala y con el software del estereoscopio a una magnificación de 16 X. Se tomó el promedio de la longitud de las alas anteriores.
Área del ala (mm ²)	mm ²	Medida del contorno del ala, tomada a partir de fotografías del ala y con el software de estereomicroscopio a una magnificación de 16 X. Se tomó en cuenta el promedio del área de las dos alas delanteras para los análisis.

* Todas las muestras se secaron a temperaturas de entre 50 y 60 grados C.

1.3.4. Procedimiento para obtener los valores de predictores de la capacidad de vuelo en *E. ruidum* y características de las alas.

Para evaluar la capacidad de vuelo de individuos reproductivos de *E. ruidum*; de acuerdo a los grados de alteración del hábitat, y después de haber obtenido las medidas morfológicas anteriores, se compararon los siguientes predictores morfológicos de vuelo y características de las alas:

(a). La razón de los músculos de vuelo (RMV): Es el principal parámetro que se utiliza para determinar la habilidad de vuelo en un insecto (Marden, 1987, 2000) y corresponde a la masa del tórax dividido por la masa corporal total. La masa seca del tórax se puede utilizar en reemplazo del músculo de vuelo, ya que el tórax está ocupado en su totalidad de los músculos que se utilizan para el vuelo (Dillon y Dudley, 2004; Merckx y van Dyck, 2006).

(b). La carga del ala: se tomó dividiendo la masa corporal total por la suma del área de las dos alas anteriores (mg / mm^2). Una mayor carga alar se relaciona con una disminución de la maniobrabilidad, la resistencia al vuelo y la velocidad máxima de vuelo, pero a su vez, una mayor carga alar, incrementa los requisitos mínimos de potencia y velocidad para el vuelo (Gibb et al., 2006; Grabow Ruppell, 1995).

(c). Arrastre del abdomen: Está determinado por el tamaño y la forma de un objeto y es proporcional a un área de referencia bidimensional. Para calcular el arrastre se calculó el volumen del abdomen usando la fórmula para un esferoide alargado, usando la longitud y la altura del abdomen como ejes mayor y menor (Helms Godfrey, 2016).

(d) Relación de aspecto del ala: Alas más estrechas tienen relaciones de aspecto más altas y por tanto una mayor eficiencia aerodinámica (Bhat et al., 2019; Flockhart et al., 2017). Para obtener la RA se utilizó la siguiente fórmula:

$$RA = \frac{4(\text{Promedio de la longitud de las alas delanteras})^2}{\text{Suma del área de las alas delanteras}}$$

e) Densidad de masa alar: es una medida de rigidez y durabilidad del ala (Helms y Kaspari, 2015). Para obtener los valores de densidad de masa alar se tomó el ala derecha en todos los casos y se utilizó la siguiente fórmula:

$$DA = \frac{\text{Masa total del ala}}{\text{Área total del ala}}$$

1.3.5 Análisis estadísticos

Para evaluar si existían diferencias en las medidas morfológicas y predictores de vuelo, entre hábitats con distintos grados de perturbación antropogénica, se utilizó un modelo lineal de efectos mixtos. Las variables respuesta fueron masa corporal (MC), ancho de la cabeza (AC), masa del abdomen (MA), masa del tórax (MT), razón del músculo de vuelo (RMV), carga alar (CA), arrastre del abdomen (AAB), longitud del ala (LA), área del ala anterior (AA), relación de aspecto del ala (RA), densidad de masa alar (DA). El factor fijo fue el hábitat (perturbado vs bosque), mientras que región y muestra se consideraron como efectos aleatorios anidados. Para evaluar cómo abdomenes pesados afectan la capacidad de vuelo, se comparó tres predictores de vuelo estándares: RMV, CA, y AAB en relación a la masa del abdomen; mediante un modelo de

regresión lineal simple. Los análisis estadísticos fueron realizados en R (R Core Team, 2022) utilizando el paquete *nlme* (Pinheiro et al., 2019).

1.3.6. Procedimiento para evaluar forma de las alas mediante morfología geométrica.

Las alas anteriores secas fueron montadas en placas. Cada ala se fotografió con la cámara del estereoscopio Leica DMC2900 con una magnificación de 16.0 X. Luego con las fotos tomadas, se estableció puntos de referencia en las uniones de las venas de cada alas utilizando el software *IdentiFly* (Fig. 3). *IdentiFly* es un software de clasificación semiautomática basado en morfometría geométrica. Principalmente fue desarrollado para la identificación de especies de insectos, pero puede usarse para la clasificación de cualquier objeto que difiera en forma. Además, *IdentiFly* se utiliza para digitalizar puntos de referencia en dos dimensiones (Coordenadas X y Y) y fue desarrollado inicialmente para la identificación de abejas melíferas (Tofilski, 2021).

En total se establecieron un conjunto de 14 puntos de referencia para cada imagen de ala; cada punto representado por coordenadas X y Y. Este conjunto de puntos formaron una configuración . La configuración de puntos junto con la imagen se guardaron en un archivo con la extensión “.dw.png” (Fig S3). Posteriormente para ver las coordenadas de los puntos de referencia en extensión .dw.png, se exportaron en formato TPS. Este formato TPS se importó al software *MorphoJ*, donde se realizaron los análisis.

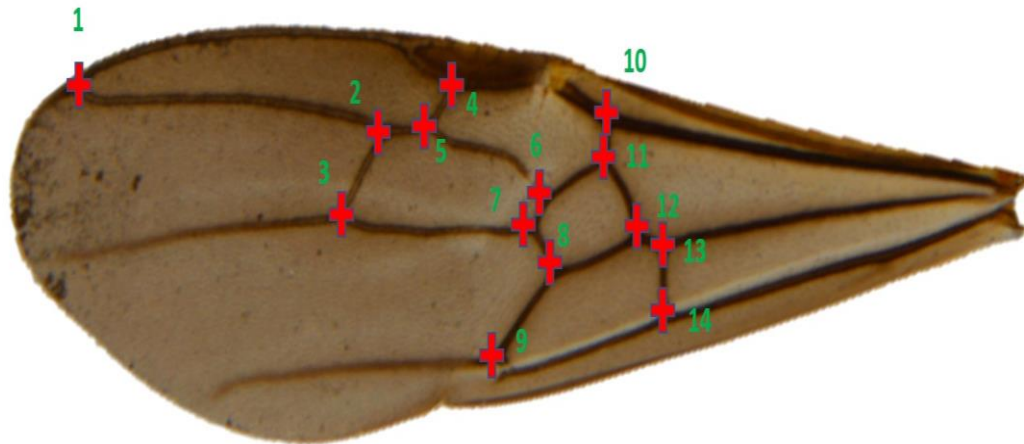


Fig 3. Ala izquierda anterior de una hembra reproductiva de *E. Ruidum*, mostrando los puntos de referencia en las uniones de venas utilizados para el análisis de morfología geométrica.

Para evaluar la forma del ala entre individuos de hábitats boscosos y perturbados, el archivo en formato TPS fue sometido a un nuevo ajuste de Procrustes (Fig. 4), que dio lugar a las coordenadas de Procrustes, con las que posteriormente se ejecutó una matriz de covarianza. Las variaciones de las coordenadas (en forma de covarianza) fueron examinadas utilizando análisis de componentes principales (ACP). Este procedimiento se hizo de igual forma para hembras y machos. Los resultados del ACP se confirmaron mediante un Análisis de Variantes Canónicas (AVC) y Análisis de Función Discriminante (AFD). En el Cuadro 3 se detallan los términos relacionados a los análisis de morfología geométrica.

Cuadro 3. Definición de términos relacionados a los análisis de morfología geométrica realizados a hembras y machos reproductivos de *E.ruidum*

Terminología de análisis	Definición
Puntos de referencia	Los puntos de referencia son puntos que corresponden a partes específicas de los objetos representados en una imagen. Se describe por sus coordenadas X y Y. A menudo habrá un conjunto de puntos de referencia que forman un patrón en la imagen. Cada punto de referencia está asociado con un número único en la imagen (Fig S3).
Formato DW.PNG	Los datos de puntos de referencia y otra información se almacenan con la imagen en un archivo con la extensión ".dw.png". Se recomienda usar la extensión completa (.dw.png) para guardar datos adicionales en la imagen, que pueden corromperse al editarlos en un software no compatible. Las vistas se guardan en .DW.PNG y se exportan en formato TPS. El formato TPS se puede importar al software MorphoJ.
Configuración de puntos de referencia	Es un conjunto de puntos de referencia para medir objetos que se muestran en una imagen (Fig. 3). La configuración se describe mediante una lista de coordenadas X y Y del punto de referencia. Los puntos de referencia en la configuración se enumeran consecutivamente comenzando por 1. Dos o más configuraciones son comparables cuando constan del mismo número de puntos de referencia y tienen el mismo número de puntos de referencia correspondientes a la misma parte del objeto analizado (Fig S3).
Nuevo ajuste de Procrustes	La implementación del ajuste de Procrustes en MorphoJ sigue el procedimiento general de los métodos de Procrustes de forma automática (Klingenberg & McIntyre, 1998a). Es decir en un solo paso toma en cuenta los procedimientos que se detallan a continuación y para mayor comprensión, refiérase a la figura 4: <ol style="list-style-type: none"> 1) refleja la configuración de puntos de referencia de un lado del cuerpo en su imagen especular para alinear los puntos de referencia correspondientes de ambos lados; 2) escala las configuraciones al tamaño del centroide de la unidad superpone las configuraciones izquierda y derecha para que tengan el mismo centroide (el punto de las coordenadas medias x e y para cada

Continuación del Cuadro 3

	<p>3) configuración se desplaza generalmente a las coordenadas [0, 0]);</p> <p>4) posteriormente, rota las configuraciones entre sí alrededor de su centroide para lograr un ajuste óptimo de los puntos de referencia correspondientes. Entonces, la asimetría se puede medir como las desviaciones entre los pares de puntos de referencia correspondientes.</p> <p>Finalmente, las coordenadas de las configuraciones alineadas constituyen un nuevo conjunto de variables que contiene la información completa de la forma. Esta información se recopila en las siguientes matrices de datos:</p> <ul style="list-style-type: none"> • Matriz de datos con las Distancia de Procrustes • Matriz de datos con el tamaño del centroide. <p>Los análisis posteriores se centran en estas matrices, utilizando métodos estándar de estadísticas multivariadas.</p>
<p>Distancia de Procrustes (DP)</p>	<p>Es la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado entre los puntos de referencia correspondientes de dos configuraciones alineadas. La distancia de Procrustes es muy importante para los análisis de variación en forma (Klingenberg y McIntyre, 1998a; Rohlf y Bookstein, 1990).</p>
<p>Matriz de covarianza</p>	<p>Las matrices de covarianza se utilizan en una amplia gama de análisis morfométricos, p. análisis de componentes principales. MorphoJ puede generar matrices de covarianza a partir de conjuntos de datos de forma después del nuevo ajuste de Procrustes. Covarianza se define como una medida del grado en que dos variables varían juntas. Calculado como:</p> $s_{XY} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})(Y_i - \bar{Y})$ <p>para dos variables X e Y en una muestra de tamaño n (Slice et al., 2009).</p>

Continuación del Cuadro 3

<p>Análisis de componentes Principales (ACP)</p>	<p>El análisis de componentes principales es un método que se utiliza para visualizar los patrones generales de variación morfológica en datos multidimensionales obtenidos con métodos de morfometría geométrica. ACP es el análisis de la matriz de covarianza de las coordenadas o distancia de Procrustes obtenidas después del Ajuste de Procrustes de las coordenadas de los puntos de referencia original (Abdi y Williams, 2010; Savriama, 2018). El análisis de componentes principales (ACP) ordena los objetos (alas), en su análisis organizándolos en un espacio de formas. Las similitudes y diferencias se pueden ver fácilmente en un gráfico ACP. Los ejes de un gráfico ACP son componentes principales (CP). El primera CP de cualquier análisis es, por definición, la que muestra el mayor eje de variación de forma. El segundo CP muestra el siguiente eje de variación más grande que no está correlacionado con el primero. Cada punto en un gráfico ACP representa la forma de un solo objeto de su análisis. Cuanto más cerca están dos objetos, más similares son en forma (Polly, 2012).</p> <p>ACP se basa en la descomposición espectral de una matriz de covarianza, y para poder realizarlo en MorphoJ, hay que realizar una matriz de covarianza, antes .</p>
--	---

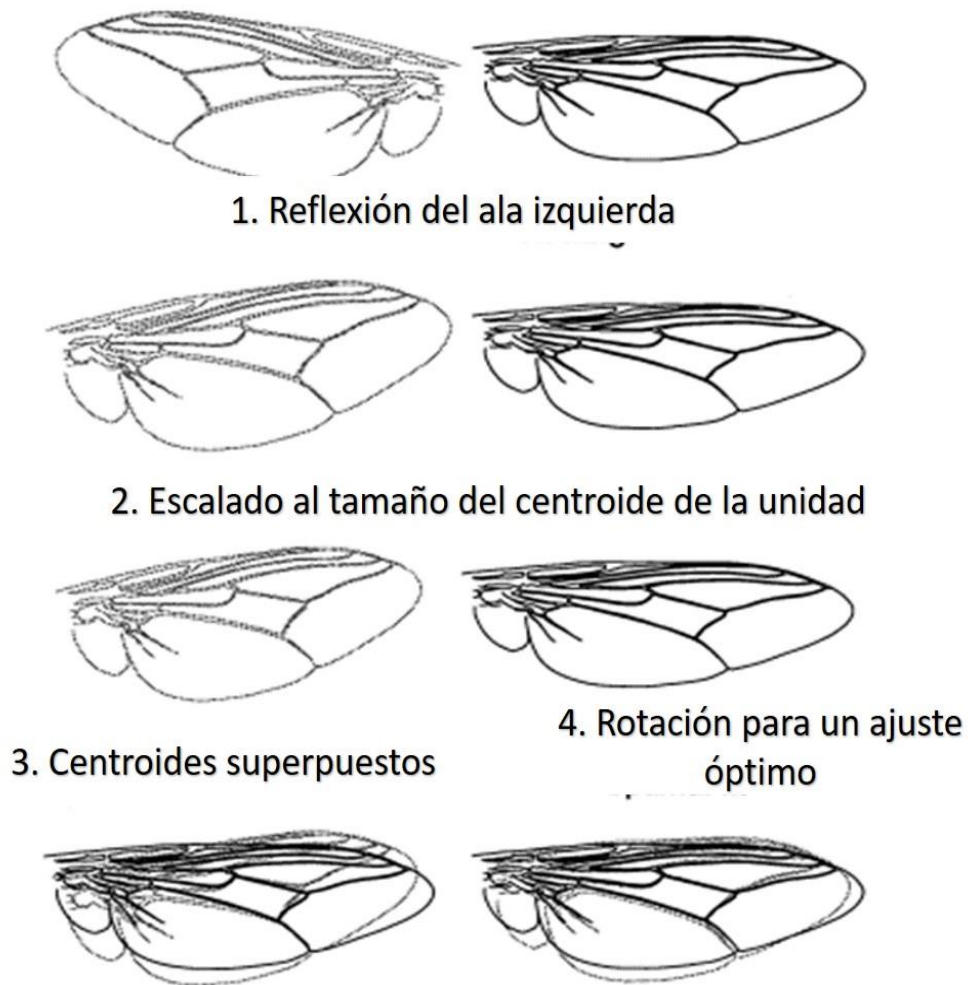


Fig.4. Procedimiento de Procrustes para el análisis de la asimetría de forma. En primer lugar, las configuraciones de puntos de referencia de un lado del cuerpo se reflejan en imágenes especulares (ala izquierda en el ejemplo). En segundo lugar, las configuraciones de los lados izquierdo y derecho del cuerpo se escalan para tener el mismo tamaño general (tamaño del centroide = 1). En tercer lugar, las configuraciones se superponen de modo que el centroide (centro de gravedad de los puntos de referencia) de cada uno tenga coordenadas (0, 0). Finalmente, las configuraciones se rotan alrededor del centroide común para lograr un mejor ajuste general entre el punto de referencia correspondiente (Klingenberg & McIntyre, 1998a)

1.3.7. Procedimiento para evaluar asimetría

Para análisis de asimetría se toman en cuenta variables como:

(a) Centroide: es el punto en el que la fuerza gravitatoria resultante actúa sobre el ala, por lo que la posición relativa del centro de masa no tiene nada que ver con el tamaño, pero es importante para la forma. Por lo tanto, puede representar una métrica simple y efectiva en muchos casos de detección de cambios de forma (Cavicchi et al., 1991; Fig. 5)

(b) Tamaño del centroide: Se define como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado entre el centroide y cada puntos de referencia y se puede utilizar como indicador del tamaño del ala (Hoffmann, Woods, Collins, Wallin, White, & McKenzie, 2005; C. P. Klingenberg, 2016). En el programa MorphoJ se puede obtener estos datos de forma automática.

(c) Distancia de Procrustes: definidas anteriormente.

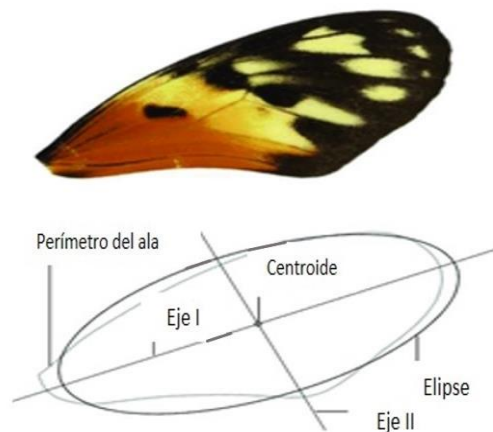


Fig 5. Ejemplo de la ubicación del centroide en el ala de una mariposa.

Para evaluar asimetría direccional, se hizo análisis de forma separada para ambos tipos de hábitats, tanto para la base de datos de hembras como de machos.

Se aplicó a las coordenadas de Procrustes y al tamaño del centroide para las bases de datos de cada hábitat, un ANOVA de Procrustes de dos vías que usaba el individuo (hembra o macho reproductivo), el lado (ala izquierda o derecha) y su interacción (individuo:lado) como variables explicativas, para cada tipo de hábitat. Este ANOVA de Procrustes permite, en un solo procedimiento, probar la significancia de (1) la variación entre individuos (efecto individual), (2) la asimetría direccional (AD, efecto lado) tanto para tamaño como para forma.

ANOVA de Procrustes es un método para cuantificar cantidades relativas de variación en diferentes niveles y se ha utilizado principalmente en estudios de asimetría izquierda-derecha. Estos análisis de asimetría se basan en ANOVA de efectos mixtos de dos factores con individuos y lados como los dos factores. El efecto principal de lado refleja la diferencia promedio entre los lados izquierdo y derecho, por lo tanto representa la asimetría direccional (Klingenberg, 2015; Klingenberg y McIntyre, 1998b; Klingenberg et al., 2002).

El desarrollo de ANOVA de Procrustes en MorphoJ se limita a cuantificar el error de medición, la asimetría y la variación entre individuos; y utiliza las coordenadas de puntos de referencia después del ajuste de Procrustes.

1.4. Resultados

1.4.1. Medidas morfológicas y predictores de vuelo en hembras reproductivas de *E. ruidum*.

El grado de perturbación del hábitat fue un factor predictivo de cambios en la masa corporal de *E. ruidum* (MC en Cuadro 4, Fig. 6a). Hay una tendencia de mayor peso en hembras de hábitats perturbados en comparación con las hembras de bosque. Por otro lado, las hembras de hábitats perturbados presentaron cabezas más anchas que aquellas de los hábitats boscosos, es decir que son más grandes que las hembras de hábitats de bosque (AC en Fig. 6b; Cuadro 4).

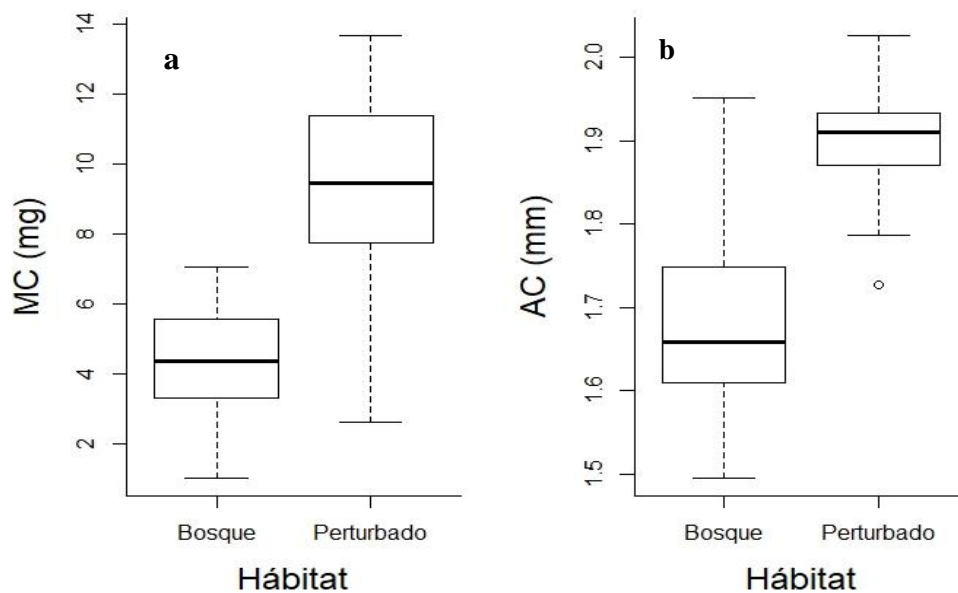


Fig 6. Morfología de hembras de *E. ruidum*. a. Masa corporal b. Ancho de la cabeza

Cuadro 4. Medidas morfológicas, predictores de vuelo y características de las alas en hembras reproductivas de *E. ruidum*.

Características morfológicas	Bosque	Perturbado	t	p
AC (mm)	1.68±0.12 (n=55)	1.90±0.06 (n=60)	2.76	0.04
MC (mg)	4.34± 1.43 (n=46)	9.22±2.88 (n=58)	3.63	<0.01
MA (mg)	2.00±0.87 (n=47)	5.01±1.98 (n=61)	3.64	0.02
MT (mg)	1.15±0.46 (n=48)	2.34±0.63 (n=59)	3.43	0.02
Predictores de vuelo				
RMV	0.28±0.04 (n=47)	0.27±0.04 (n=57)	-1.44	0.21
CA (mg*mm ²)	0.21± 0.07 (n=39)	0.34±0.10 (n=47)	2.73	0.05
AAB (mm ²)	42.68±13.52 (n=55)	71.83±8.71 (n=61)	3.17	0.02
Características del ala				
LA (mm)	7.14±0.79 (n=44)	8.17±0.46 (n=55)	2.77	0.04
AA (mm ²)	10.46±2.14 (n=41)	13.24±1.01 (n=53)	2.45	0.06
RA	10.09± 1.16 (n=41)	10.16±1.33 (n=51)	0.52	0.62
DA (mg*mm ²)	0.006±0.002 (n=40)	0.007± 0.002 (n=52)	1.93	0.13

Se muestran en negrita los valores significativos

Al ser más grandes y pesadas, las hormigas de hábitats perturbados también presentaron abdómenes 3,01 veces más pesados que las hormigas de hábitats de bosque (MA en Cuadro 4, Fig. 7a). Sin embargo, la RMV no difirió entre las hormigas de estos dos hábitats (RMV en Cuadro 4, Fig.7b). Por otro lado, la carga alar fue mayor en hormigas de ambientes perturbados que en aquellas de bosque (CA en Cuadro 4, Fig. 7c). Un patrón similar ocurrió con el arrastre del abdomen, en donde los valores fueron menores en hábitats boscosos (AAB en Cuadro 4, Fig.7d)

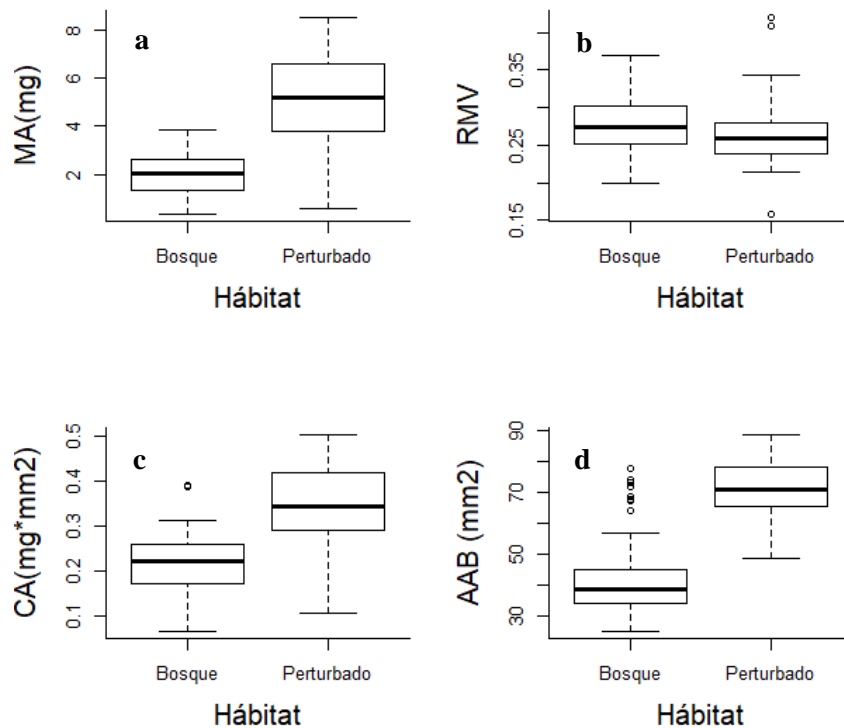


Fig 7. Predictores de vuelo de *E. ruidum* entre hábitats. a.Masa del abdomen b. Razón de músculo de vuelo. c. Carga alar. d. Arrastre del abdomen.

Dentro de cada tipo de hábitat, los abdómenes más pesados afectaron negativamente a los predictores de vuelo al disminuir la razón de músculos de vuelo y aumentar la carga alar (RMV y CA en Cuadro 5, respectivamente, Fig. 8a,b). Sin embargo, abdómenes más pesados solo incrementan el arrastre de abdomen en ambientes perturbados (AAB en Cuadro 5, Fig. 8c).

Las relaciones de aspecto y densidad de masa alar no difirieron entre los tipos de hábitats (RA y DA en Cuadro 4).

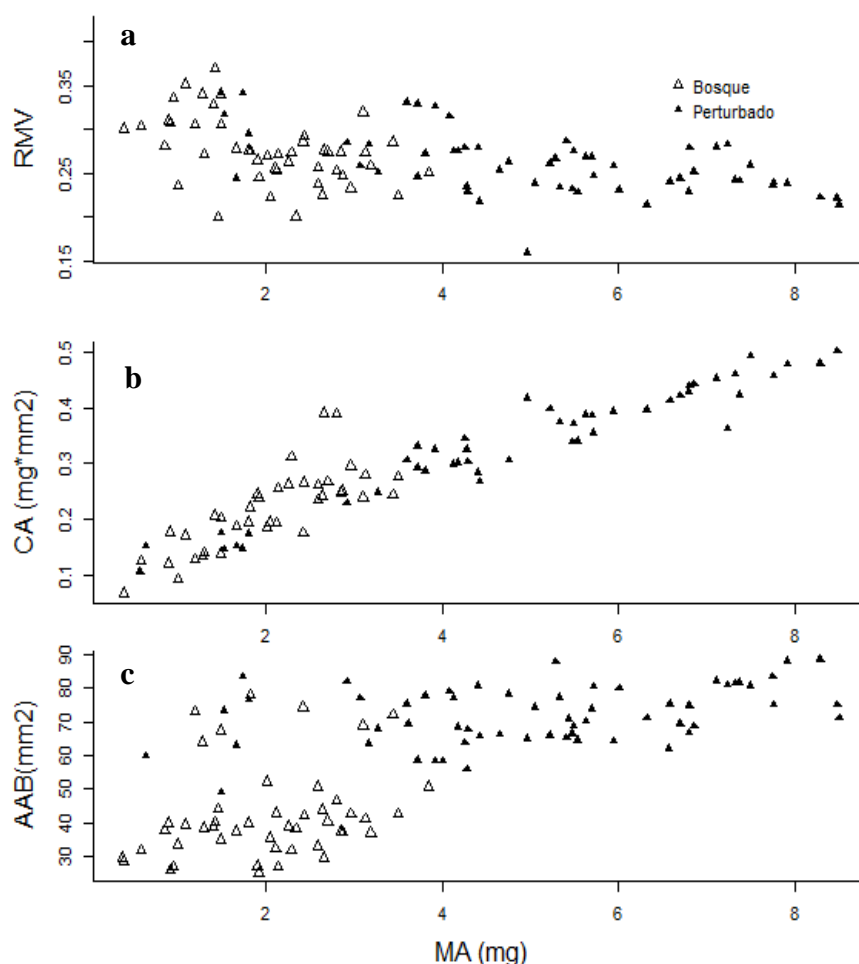


Fig 8. Relación matemática entre la masa del abdomen de *E. ruidum* y los predictores de vuelo en dos hábitats con diferentes grados de perturbación. a. Razón de músculo de vuelo. b. Carga alar. c. Arrastre del abdomen.

Cuadro 5. Regresión lineal entre la masa del abdomen y los predictores de vuelo, para hembras de hábitats con distintos grados de perturbación.

	Hembra	n	Pendiente	Inter-cepto	Coeficiente R2	Valor de P
RMV	Bosque	70	-0.02	0.31	0.21	0.001
	Perturbado	59	-0.01	0.34	0.42	<0.0001
CA	Bosque	78	0.07	0.07	0.61	<0.0001
	Perturbado	69	0.05	0.10	0.93	< 0.0001
AAB	Bosque	69	3.91	34.56	0.06	0.0954 .
	Perturbado	55	1.59	63.89	0.13	0.00436

1.4.2. Morfología geométrica: forma de las alas de hembras reproductivas de *E. ruidum* entre hábitats con distintos niveles de perturbación.

El ACP mostró una separación en la forma de las alas entre hembras reproductivas de hábitats perturbados y de bosques (Fig.9). Los tres primeros componentes principales representaron el 57 % (CP1= 28.14 %, CP2= 15.56 % , CP3= 13.30 %) de la variación total de la forma del ala entre hembras de distintos hábitats. Estos resultados están apoyados por los resultados del AVC que mostró que la distancia de Procrustes entre hábitats fue estadísticamente significativa (DP=0.028; $p < 0.0001$); y también por el valor de la T cuadrada de Hotelling (T^2) obtenida en el AFD, cuyos valores muestran que la forma media del ala de las hembras de distintos hábitats fue significativamente diferente ($T^2=748.94$; $p < 0.0001$).

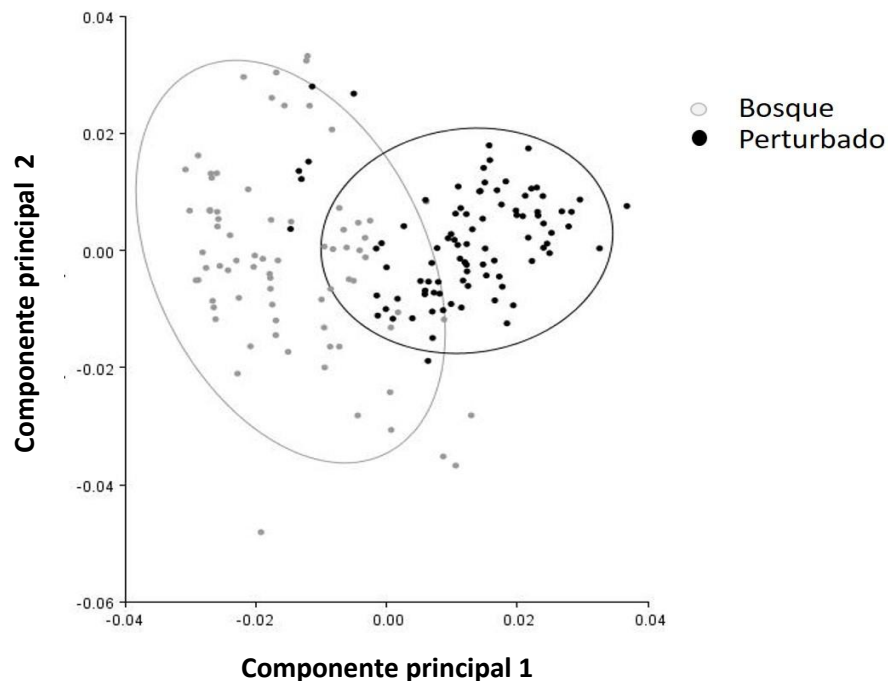


Fig 9. Análisis de componentes principales para la forma de las alas de hembras reproductivas de *E. ruidum* entre hábitats perturbados y bosque.

1.4.3. Análisis de asimetría direccional en hembras reproductivas de *E. ruidum*

El ANOVA de Procrustes no mostró diferencias significativas entre los lados, lo cual significa que las alas izquierda y derecha son similares en forma y tamaño, tanto en hembras de hábitats perturbados como en hembras de hábitats de bosque (Cuadro 6). Es decir, que las hembras de *E. ruidum* no presentan asimetría direccional en las alas.

Cuadro 6. ANOVA de Procrustes para evaluar diferencias significativas en asimetría de forma y tamaño de las alas para hembras de distintos hábitats.

Tamaño		Bosque			
Efecto	SS	MS	df	F	P
Individual	5447604.958	147232.5664	37	1773.76	<.0001
Lado	55.038509	55.038509	1	0.66	0.4207
Ind*Lado	3071.227368	83.006145	37		
Forma		Bosque			
Efecto	SS	MS	df	F	P
Individual	0.06877408	7.74483E-05	888	6.33	<.0001
Lado	0.0002932	1.22165E-05	24	1	0.4656
Ind*Lado	0.01086825	0.000012239	888		
Tamaño		Perturbado			
Efecto	SS	MS	df	F	P
Individual	6657295.273	170699.8788	39	9112.05	<.0001
Lado	0.46783	0.46783	1	0.02	0.8752
Ind*Lado	730.603188	18.733415	39		
Forma		Perturbado			
Efecto	SS	MS	df	F	P
Individual	0.04458465	4.76332E-05	936	5.52	<.0001
Lado	0.00014386	5.9941E-06	24	0.7	0.8601
Ind*Lado	0.00807247	8.6244E-06	936		

1.4.4. Medidas morfológicas y predictores de vuelo en machos reproductivos de *E. ruidum*.

El grado de perturbación del hábitat no fue un factor predictivo de cambios en la masa corporal y tamaño de la cabeza de machos de *E. ruidum* (MC y AC en Cuadro 7, respectivamente, Fig. 10 a y b).

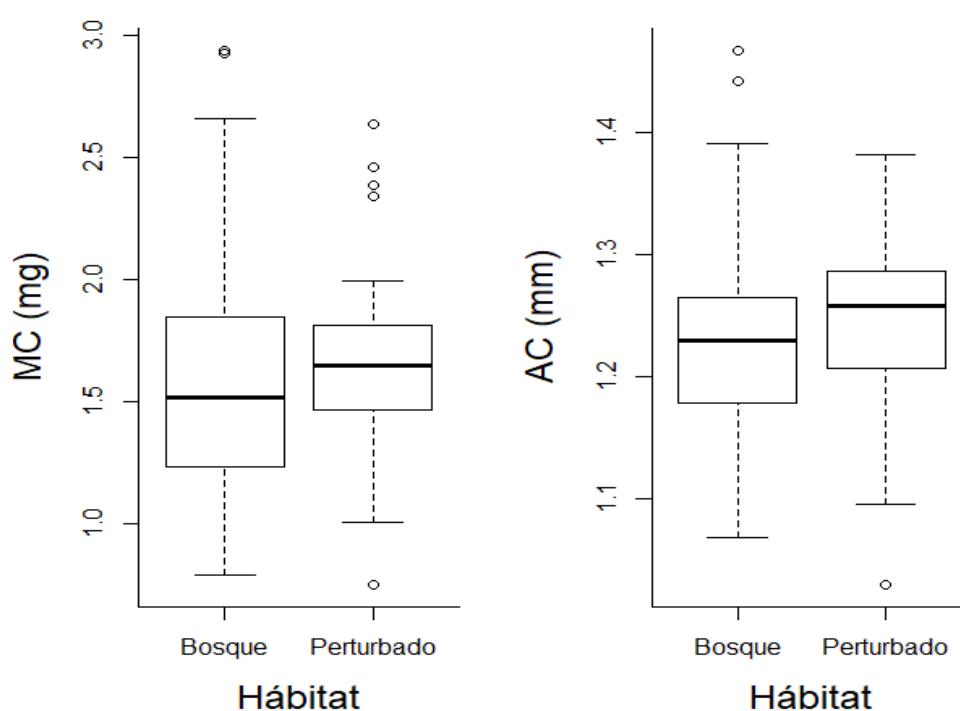


Fig 10. Morfología de machos *E. ruidum*. a. Masa corporal b. Ancho de la cabeza

Cuadro 7. Características morfológicas de las alas y predictores de vuelo en machos reproductivos de *E. ruidum* entre hábitats con distintos grados de perturbación.

Características morfológicas	Bosque	Perturbado	t	p
AC (mm)	1.23 ± 0.08 (n=69)	1.24 ± 0.07 (n=46)	1.70	0.19
MC (mg)	1.57 ± 0.47 (n=67)	1.66 ± 0.37 (n=41)	1.21	0.31
MA (mg)	0.49 ± 0.22 (n=66)	0.58 ± 0.15 (n=42)	1.32	0.28
MT (mg)	0.76 ± 0.28 (n=67)	0.77 ± 0.18 (n=43)	1.01	0.38
Predictores				
RMV	0.48 ± 0.06 (n=67)	0.47 ± 0.09 (n=41)	0.06	0.95
CA (mg*mm ²)	0.093±0.020 (n=35)	0.091±0.025 (n=31)	-0.16	0.89
AAB (mm ²)	20.11±4.73	24.82±7.78	2.40	0.14
Características del ala				
LA (mm)	5.94±0.34 (n=44)	6.30±0.76 (n=37)	3.36	0.08
AA (mm ²)	7.82±0.98 (n=45)	9.21±0.71 (n=39)	3.28	0.08
RA	9.04±0.57 (n=35)	8.83±0.93 (n=33)	-1.20	0.35
DA (mg*mm ²)	0.005±0.002 (n=45)	0.004±0.002 (n=38)	-1.24	0.34

Los machos no presentaron diferencia en la masa del abdomen, razón de músculos de vuelo, carga alar y arrastre del abdomen entre hábitats (MA, RMV, CA, y AAB en Cuadro 7, respectivamente, Fig.11).

Abdomenes más pesados afectaron negativamente la morfología de vuelo al aumentar la carga alar, dentro de ambos hábitats (CA en Cuadro 8, Fig.12). Sin embargo, la razón del músculo de vuelo y el arrastre del abdomen se afectó con la masa del abdomen para hábitats boscosos (RMV y AAB en Cuadro 8, respectivamente, Fig.12).

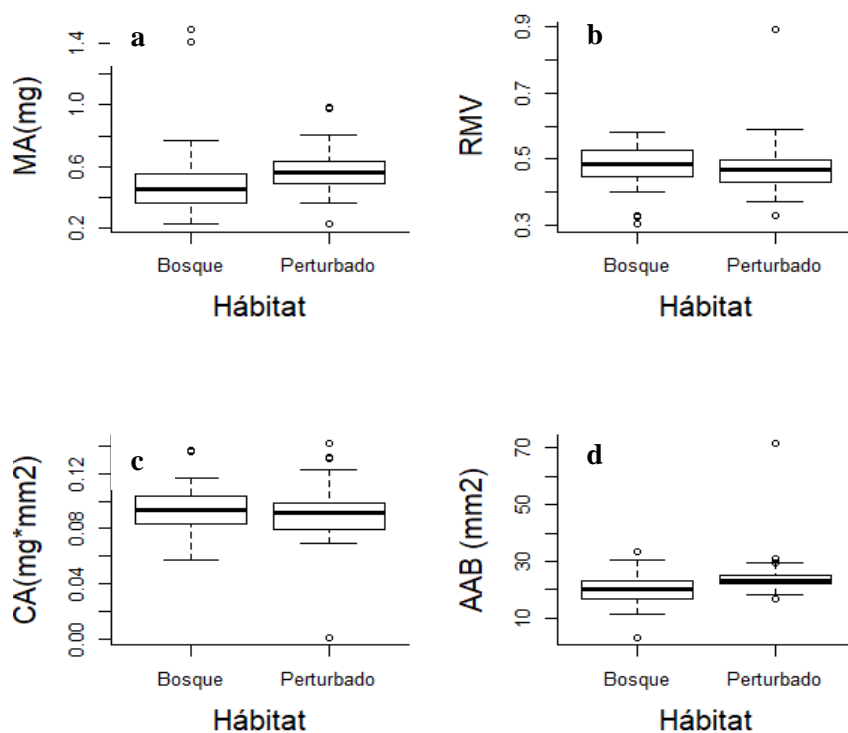


Fig 11. Predictores de vuelo en machos *E. ruidum* entre hábitats. a. Masa del abdomen b. Razón de músculo de vuelo. C. Carga alar. d. Arrastre del abdomen.

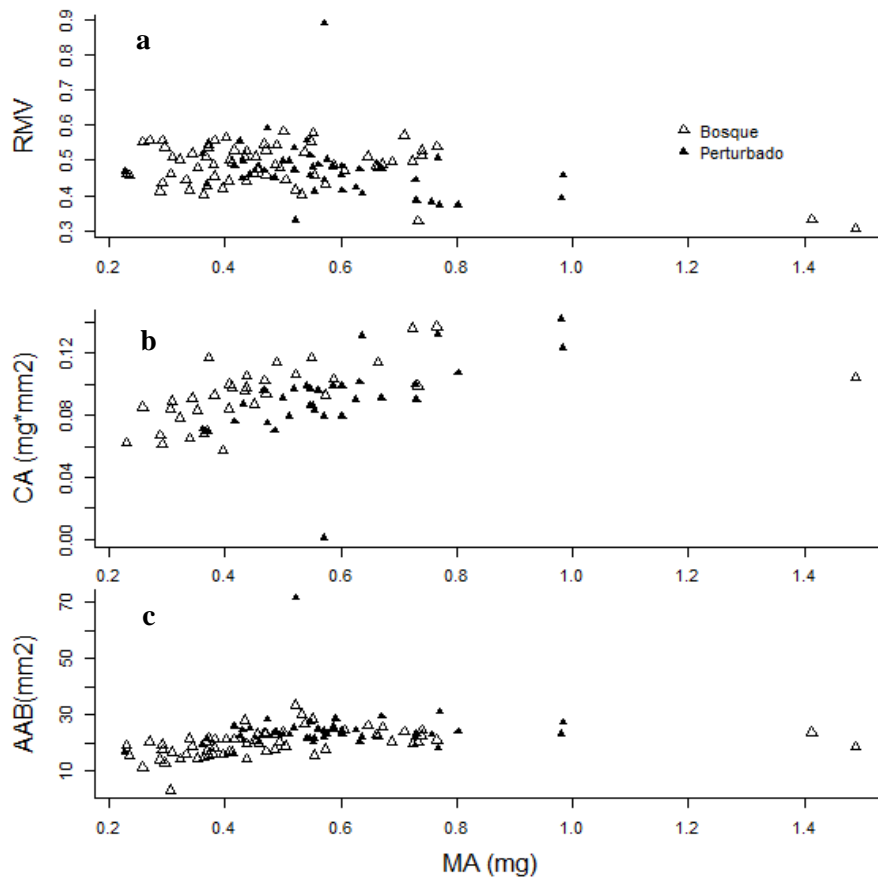


Fig 12. Relación matemática entre la masa del abdomen de machos de *E. ruidum* y los predictores de vuelo en dos hábitats con diferentes grados de perturbación. a. Razón de músculo de vuelo. b. Carga alar. c. Arrastre del abdomen.

Cuadro 8. Regresión lineal entre la masa del abdomen y los predictores de vuelo, para machos de distintos hábitats

	Macho	n	Pendiente	Intercepto	Coefficiente R ²	Valor de P
RMV	Bosque	66	-0.10	0.53	0.14	0.002
	Perturbado	42	-0.15	0.56	0.07	0.09
CA	Bosque	35	0.04	0.07	0.28	0.001
	Perturbado	31	0.10	0.03	0.35	0.005
AAB	Bosque	50	7.99	16.09	0.13	0.003
	Perturbado	75	2.42	23.39	0.002	0.78

1.4.5. Morfología geométrica: forma de las alas de machos reproductivos de *E. ruidum* entre hábitats con distintos niveles de perturbación.

El ACP mostró una separación en la forma de las alas entre machos de hábitats perturbados y de bosques (Fig. 13). Los tres primeros componentes principales representaron el 55% (CP1= 30.11 %, CP2= 13.35 % , CP3= 11.42 %) de la variación total de la forma del ala entre machos de distintos hábitats. Estos resultados están apoyados por los resultados del AVC que mostró que la distancia de Procrustes entre hábitats fue estadísticamente significativa (DP=0.025; $p < 0.0001$); y también por el valor de la T cuadrada de Hotelling (T^2) obtenida en el AFD, cuyos valores muestran que la forma media del ala de los machos de distintos hábitats fue significativamente diferente ($T^2=436.21$; $p < 0.0001$).

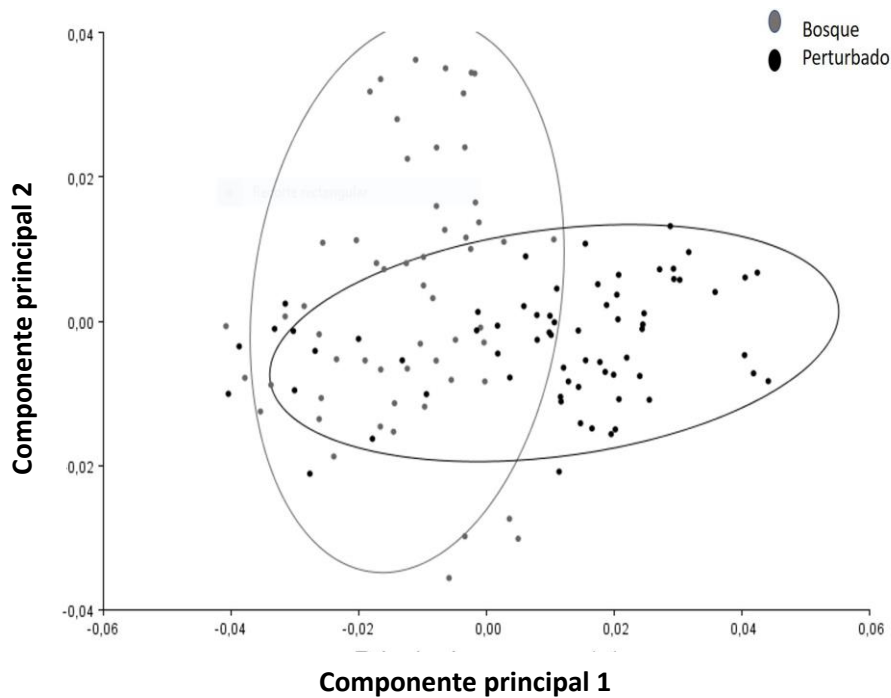


Fig 13. Análisis de componentes principales para la forma de las alas entre machos reproductivos de *E. ruidum* de hábitats perturbados y bosque.

1.4.6 Análisis de asimetría direccional en alas de machos reproductivos de *E. ruidum*

El ANOVA de Procrustes no mostró diferencias significativas entre los lados, lo cual significa que las alas izquierda y derecha son similares en forma y tamaño, tanto en machos de hábitats perturbados como en machos de hábitats de bosque (Cuadro 9). Es decir que los machos de *E. ruidum* no presentan asimetría direccional en las alas.

Cuadro 9. ANOVA de Procrustes para evaluar diferencias significativas en asimetría de forma y tamaño de las alas para machos reproductivos de acuerdo al hábitat.

Tamaño Bosque					
Efecto	SS	MS	df	F	P
Individual	2967719,482731	109915,536397	27	10980,72	<.0001
Lado	1,974734	1,974734	1	0,20	0,6605
Ind*Lado	270,266352	10,009865	27		
Forma Bosque					
Efecto	SS	MS	df	F	P
Individual	0,05529350	0,0000853295	648	7,68	<.0001
Lado	0,00039522	0,0000164675	24	1,48	0,0653
Ind*Lado	0,00719916	0,0000111098	648		
Tamaño Perturbado					
Efecto	SS	MS	df	F	P
Individual	4377379,822334	136793,119448	32	2144,49	<.0001
Lado	52,328669	52,328669	1	0,82	0.37
Ind*Lado	2041,226077	63,788315	32		
Forma Perturbado		9			
Efecto	SS	MS	df	F	P
Individual	0,07816129	0,0001017725	768	8.76	<.0001
Lado	0,00040196	0,0000167482	24	1.44	0.08
Ind*Lado	0,00892644	0,0000116230	768		

1.5. DISCUSSION

En este estudio, analicé individuos reproductivos de la hormiga *E. ruidum* provenientes de hábitats con distintos grados de perturbación antropogénica, y encontramos que la mayoría de las características morfológicas de estos insectos, incluyendo rasgos morfológicos de las alas y los predictores de vuelo difirieron estadísticamente entre hembras de hábitats perturbados y aquellas de bosque no perturbado. Sin embargo, esto no aplica para los machos. Esto pudiera sugerir que invertir energía y recursos en la producción de hembras pudiera estar más influenciado por limitantes fisiológicas, en línea con la idea de que la producción de hembras reproductivas es más costosa que la producción de machos en insectos sociales (Aron et al., 2001).

1.5.1. Capacidad de vuelo desde el punto de vista morfológico

Relacionado a las características morfológicas, hembras de hábitats perturbados fueron más grandes, teniendo abdómenes y tórax más pesados que las de ambientes de bosque. Autores como Wickman et al., (1989) discuten que una mayor masa abdominal es el resultado de la relación directamente proporcional entre el peso corporal con el peso del abdomen y tórax, así como también de las alas, en el caso de especies de mariposas. También un mayor peso abdominal representa una mayor inversión en la reproducción, debido a un mayor desarrollo ovárico resultando en alta fecundidad (Helms & Kaspari, 2015a; Peeters, 2011) . Sin embargo, esta ventaja reproductiva, debido a una mayor masa abdominal podría ser costosa para la eficiencia de vuelo (Helms y Godfrey, 2016; Helms y Kaspari, 2014).

Con respecto a la masa torácica, como rasgo morfológico asociado con la dispersión, Hill et al., (1998), encontraron de manera similar que mariposas *Hesperia comma* que

provenían de hábitats fragmentados tenían tórax más grandes que aquellas que provenían de sitios poco fragmentados. En esa línea, en Neuroptera, Lepidoptera y Odonata una mayor masa torácica, una mayor masa abdominal, una mayor longitud de las alas anteriores, mayor ancho de las alas anteriores y una mayor área alar está relacionado a una disminución en la frecuencia de aleteo para mantenerse suspendidas en el aire, a diferencia de individuos más livianos. Además, todas estas variables están relacionadas positivamente con la capacidad de aceleración (Berwaerts et al., 2002; Yu et al., 2022). También en muchas mariposas neotropicales, una mayor masa torácica incrementa la velocidad de vuelo (Srygley y Chai, 1990). Sin embargo, la capacidad de vuelo de un insecto no solo está dada por la masa del tórax, hay otros parámetros que son mejores predictores de la eficiencia de vuelo, como la RMV y la CA (Hakala et al., 2020; Helms y Godfrey, 2016; Helms y Kaspari, 2015).

1.5.2. Predictores de la capacidad de vuelo

Los valores de RMV no difirieron entre hembras de distintos hábitats ni entre machos de distintos hábitats. Los promedios obtenidos indican que reproductivos de ambos hábitats aún siguen manteniendo capacidad de vuelo. Ambos sexos mostraron valores de RMV por encima del umbral de 0.14, sugerido por Helms & Kaspari, (2015a) lo que sugiere que no están perdiendo su capacidad de volar.

Una mayor eficiencia de vuelo para hormigas de bosque podría estar relacionada con los valores menores de carga alar y arrastre del abdomen en comparación con hembras de hábitats perturbados. Davis y Holden (2015) encontraron que las hembras de la mariposa *Danaus plexippus* tenían una carga alar menor que los machos, lo que generaría

un vuelo más eficiente, y por tanto, un mayor éxito migratorio. Helms y Godfrey (2016) encontraron también que la carga alar y masa abdominal fue mayor en reinas claustrales de las hormigas *S. geminata* y *S. invicta*, sugiriendo que estas hembras eran pobres voladoras en comparación con reinas parásitas de las mismas especies, con abdómenes más livianos. Por su parte, Almbro y Kullberg (2008) encontraron en la mariposa *Aglais urticae* que incrementos de la carga alar disminuyó la velocidad de vuelo en los machos, mientras que disminuyó el ángulo de despegue en hembras. En línea con el hecho que una carga alar baja está relacionada a una mayor distancia y duración de vuelo (Davis y Holden, 2015).

En relación al arrastre del abdomen, medido como volumen del abdomen, hembras de hábitats perturbados tenían un mayor arrastre en comparación a hembras de bosque. Un mayor arrastre del abdomen contribuiría en conjunto con la mayor carga alar a posiblemente disminuir el rendimiento general del vuelo en hembras de hábitats perturbados como se ha visto en otros insectos (Dudley, 2000; Helms y Godfrey, 2016).

1.5.3. Relación entre masa del abdomen y predictores de vuelo

Para corroborar que el rendimiento general del vuelo en *E. ruidum* disminuye con incrementos en la masa abdominal, se examinó la relación entre la masa del abdomen y tres predictores de vuelo. Hembras de ambos hábitats tenían igual valor de RMV, al igual que los machos, sin embargo, hembras de hábitats perturbados tienen una mayor masa abdominal. En general, la RMV disminuyó con aumento de la masa abdominal en ambos hábitats. Resultados similares fueron encontrados por Helms y Kaspari (2015) para reinas de varias especies de hormigas con estrategia reproductiva claustral,

a diferencia de reinas con estrategia reproductiva no claustral. Los autores proponen que las reinas claustrales tienen una limitada capacidad de vuelo. Una disminución de los valores de RMV producto del mayor peso del abdomen en hormigas de ambientes perturbados, podría disminuir su capacidad de aceleración, disminuir la maniobrabilidad, disminuir la resistencia al vuelo y disminuir el rango de dispersión de *E. ruidum* (Helms y Kaspari, 2015; Marden, 1987). En condiciones iguales, las hembras de bosque tendrían mayor capacidad de vuelo que hembras de hábitats perturbados. Sin embargo, en machos, individuos de ambos hábitats tienen iguales valores de RMV, y de masa del abdomen. En general, la mayor capacidad de vuelo dentro del mismo hábitat se generaría con una disminución de la masa abdominal.

Ya que por ejemplo, una mayor masa abdominal incrementó otro predictor de vuelo que es la carga alar, tanto en hembras como en machos. Es decir que a medida que las hembras de hábitats perturbados aumenten su masa abdominal, los valores de maniobrabilidad, resistencia al vuelo y velocidad máxima de vuelo, disminuirán (Darveau et al., 2005; Helms y Kaspari, 2014). Lo mismo pasaría en hembras y machos de bosque que tuviesen masa abdominal mayor.

Sobre la relación entre la masa del abdomen y el arrastre del abdomen, tanto en hembras como en machos reproductivos de *E. ruidum* de bosque, incrementos de la masa abdominal posiblemente incremente la resistencia aerodinámica. Siendo principalmente influyente entre individuos de bosque, que tuviesen una mayor masa abdominal. Dichas tendencias han sido demostradas por Helms y Godfrey (2016) donde los abdómenes pesados de las reinas claustrales incrementaron el arrastre del abdomen en *Solenopsis invicta* y *Solenopsis geminata*.

Sin embargo, la masa abdominal no ejerció ninguna influencia sobre el volumen del abdomen, y por consiguiente, en el arrastre del abdomen en hembras y machos de hábitats perturbados.

1.5.4. Capacidad de vuelo de acuerdo a características del ala

Abdomenes más pesados incrementan la carga alar, y por consiguiente hembras reproductivas de hábitats perturbados, deberían presentar una eficiencia de vuelo reducida. Sin embargo, siguen manteniendo la capacidad de vuelo ya que las hembras reproductivas de *E. ruidum* de hábitats perturbados desarrollan 13% más en la longitud de las alas y un 21% más de área alar, lo que les ayudaría a compensar los efectos de abdomenes pesados. Altizer y Davis (2010) encontraron que mariposas con comportamientos de migración de largas distancias, tenían alas anteriores más largas en comparación a sus conespecíficos no migratorias. Mientras que poblaciones de *Bombyx mandarina* con capacidad de vuelo mostraron mayor área alar versus una población domesticada de *Bombyx mori* que ha perdido la capacidad de volar (Lu et al., 2020).

Por otro lado, se encontró que tanto machos como hembras de ambos hábitats no presentaron diferencias en la relación de aspecto y masa alar. Es decir que ambas poblaciones tienen igual eficiencia aerodinámica en las alas, igual rigidez y durabilidad del ala.

1.5.5. Análisis morfométrico del ala

1.5.5.1. Forma del ala

Los resultados indican que la forma del ala se ven significativamente afectados por el tipo de hábitat; es decir que hembras y machos reproductivos de hábitats perturbados tienen una forma diferente del ala en comparación a machos y hembras de bosque. Esto podría ser indicador de estrés, por ejemplo, Hoffmann et al., (2002) reportaron cambios significativos en la forma del ala del lepidóptero *Helicoverpa punctigera*, en respuesta a pesticidas y bajas temperaturas de cultivo. De manera similar, Hoffmann et al., (2005) proponen que los análisis de variación en la forma del ala podrían ser mejor indicadores de estrés que la asimetría fluctuante, ya que *Drosophila melanogaster* mostró variación en la forma del ala en respuesta a cuatro de cinco factores estresantes a los que fue sometida durante el desarrollo, y no mostró cambios en la asimetría de forma y tamaño.

Por tanto, se puede decir que factores estresantes relacionados al hábitat perturbado podrían estar generando cambios en la forma del ala entre individuos de ambientes perturbados y no perturbados. Tal vez un recurso nutricional faltante, en *Drosophila melanogaster* por ejemplo, la cantidad y la calidad de la dieta afectan la morfología de las alas (Shingleton et al., 2017; Trajković et al., 2021) .

1.5.5.2. Asimetría

Por otro lado, con respecto a la asimetría direccional, una característica muy común entre insectos. En *E. ruidum* no se detectó indicios de asimetría direccional. Esto podría deberse a que no represente una ventaja evolutiva, ó porque los cambios ambientales que se dan en ambos tipos de hábitats no son lo suficientemente fuerte para dar lugar a asimetría direccional (Benítez et al., 2013; Carter et al., 2009; Klingenberg y McIntyre, 1998; Stige et al., 2006; Windig y Nylin, 1999).

1.5.5.3. Falta de cambios en los predictores de vuelo y características morfológicas en machos

Los cambios más significativos en características morfológicas y predictores de vuelo se dieron entre las hembras no así entre los machos. Un patrón similar ocurre entre machos migrantes y no migrantes de la mariposa *Melitae cinxia*, en este caso los autores lo relacionaron a diferencias de comportamiento entre sexos, para los machos es más importante el éxito de apareamiento, mientras que las hembras están búsqueda continua de sitios de oviposición y continuamente emigran para dispersar su población en varios sitios (Breuker et al., 2007).

En el caso de las hormigas, los machos no viven más allá de la dispersión y el apareamiento, por lo tanto, asignarían todos sus recursos al vuelo, lo que traería como consecuencia que machos de ambos hábitats mantengan igual morfología relacionada al vuelo (Hakala et al., 2019). Los machos pueden asignar potencialmente todos sus

recursos al apareamiento y la dispersión, y no necesitarían adaptarse a nivel morfológico para incrementar su esperanza de vida (Stürup et al., 2014).

Además, invertir en aumentar ciertos rasgos de vuelo puede no representar una ventaja, en machos de *Atta colombica* un mayor peso del tórax, y por ende, una mayor masa del músculo de vuelo, disminuyó el contenido de espermatozoides (Fjerdingstad y Boomsma, 1997).

1.5.5.4. El hábitat como generador de cambios en la morfología del vuelo

El hábitat generó cambios en la morfología y lo que debería repercutir por ende en la capacidad de vuelo de *E. ruidum*. Hembras de hábitats perturbados tendrían una menor eficiencia de vuelo comparado a hembras de hábitats boscosos. Una menor eficiencia de vuelo en hormigas de hábitats perturbados podría ser el resultado de cambios en uno o varios factores tanto climáticos como de comportamientos. Por ejemplo, interacciones competitivas, localización de parejas y características del clima (Achury et al., 2020; Brühl et al., 2003; Damschen et al., 2014; Hill et al., 1997; Merckx y Van Dyck, 2006).

Se ha encontrado, por ejemplo, que en hábitats poco perturbados hay una mayor competencia entre especies de hormigas por acceso a una fuente de alimento, mientras que en hábitats perturbados ocurre la monopolización de la fuente de alimento por una especie de hormiga dominante (Achury et al., 2020). Entonces, la competencia por el acceso a la fuente de alimento en hábitats de bosque podría disminuir la cantidad y calidad de la dieta durante el desarrollo temprano de *E. ruidum*, lo que podría influir en el tamaño final de los reproductivos, haciéndolos más livianos y de menor tamaño, con

abdómenes menos pesados, lo que representa una mejor eficiencia de vuelo (Aron et al., 2001). En el caso de *E. ruidum*, la densidad de nidos pareciera ser más alta en bosques que en hábitats perturbados (Observación personal y diferente de trabajos en Colombia donde las densidades son mayores en potreros), entonces a pesar de que hay más recursos en los bosques, esto estarían repartidos en menos cantidades por colonias. La cantidad de alimento y el tipo de dieta influyen en el tamaño de las alas de algunos Díptera, por ejemplo, las larvas de mosquitos que son sometidas a dietas con alto contenido proteico, se desarrollan en adultos con alas más largas en comparación con aquellas larvas sometidas a dietas con bajo contenido proteico (Suwanchaichinda y Paske-witz, 1998)

A pesar de que el vuelo de *E. ruidum* pudiese ser menos eficiente en hábitats perturbados, estas hormigas siguen manteniendo características morfológicas que les permiten seguir manteniendo su capacidad de vuelo, por ejemplo, una masa torácica mayor en comparación a individuos de bosque, alas más largas, mayor área alar y una RMV similar a reproductivos de bosque. Entonces esto podría ser el resultado de que en los hábitats perturbados los recursos necesarios, como los sitios de reproducción, no se concentren en fragmentos individuales, sino que se distribuyan en diferentes fragmentos (Van Dyck, 1999), lo que hace que las hormigas de hábitats perturbados compensen su mayor masa abdominal con características morfológicas que le permitan aun mantener el vuelo para colonizar estos fragmentos. En el caballito del diablo, *Calopteryx maculata*, se comprobó que aquellos que habitaban paisajes de pastizales en donde los sitios de alimentación y los sitios de reproducción estaban distantes entre sí, mostraban individuos más grandes, tenían tórax más pesado, con alas más largas y anchas (Taylor y Merriam, 1995). En el caso de la mariposa *Hesperia comma*, un mayor tamaño del tórax se ha reportado en paisajes donde los parches de hábitats estaban más separados

y las distancias de colonización eran más largas, en cambio individuos con tórax pequeños fueron reportados en parches de hábitats que estaban más cercanos entre sí (Hill et al., 1998).

Otra forma en la que el hábitat perturbado pudiese estar disminuyendo la eficiencia de vuelo podría ser por la densidad de las poblaciones locales de *E. ruidum*, lo que a su vez influye en el comportamiento de ubicación de pareja. Ocurre que generalmente en paisajes fragmentados el número y diversidad de especies de hormigas tiende a disminuir (Brühl et al., 2003), al disminuir la población podría no ser necesario un vuelo activo en busca de pareja, sino más bien vuelos cortos, porque hay poca competencia (Kannowski y Johnson, 1969). Se sabe que al menos en paisajes de bosque, los vuelos de apareamiento de *E. ruidum* son frecuentes casi todo el año, por lo que invertir en el vuelo sería más importante para hembras de bosque, en caso de que este patrón no ocurriese en hábitats perturbados (Kaspari et al., 2001b).

La perturbación del hábitat también pueden generar diferentes comportamientos de dispersión en *E. ruidum* como consecuencia de los cambios en las condiciones del clima, sin embargo mi investigación no proporciona respuestas directas sobre factores ambientales. Una variable climática podría ser la temperatura. Se ha reportado que mariposas *Pararge aeria* que se desarrollan en paisajes agrícolas, en donde las temperaturas son en promedio más cálidas, son más pesadas y presentan un mayor carga alar (Merckx y Van Dyck, 2006). Similar a lo que ocurre en *E. ruidum* donde las hembras de hábitats perturbados fueron más grandes, con abdómenes más pesados y con una mayor carga alar. Aunque no se tomó en cuenta la temperatura, se sabe según datos de clima que en los sitios con bosque tomados en cuenta en este estudio, los promedios de temperatura mensual son menores a los promedios de temperatura mensual para los sitios perturbados (Meteoblue.Com, 2006).

Entonces las condiciones de altas temperaturas en hábitats perturbados podrían ser un factor de selección en contra del vuelo. Antolinez et al., 2021 encontró que *Diaphorina citri*, un psílido con una amplio rango de temperatura de vuelo; cuando era expuesta a altas temperaturas solo hacían vuelos cortos y la temperatura más favorable para una larga dispersión era de 26 °C. Así también otros estudios mencionan el efecto que tiene la temperatura en el vuelo de los insectos, en la mariposa *Mamestra brassicae*, la duración del vuelo y la distancia de vuelo aumenta cuando la temperatura es de 24 °C y tiende a disminuir a medida que la temperatura aumenta (Guo et al., 2020) .

Relacionado a otros factores climáticos, Damschen et al., (2014) investigaron como la fragmentación afecta la dinámica del viento, encontrando que la velocidad del viento se incrementa en sitios abiertos con poca vegetación, lo que incrementa la turbulencia. El tamaño mayor, las alas más largas, mayor área alar, una mayor masa torácica y una RMV similar a las hembras de bosque podrían ser adaptaciones de las hembras de hábitats perturbados a los vientos más fuertes que se presentan en dichos hábitats. Mientras que dentro del bosque, al no haber tanta turbulencia el vuelo es más rápido y eficiente, con abdómenes menos pesados, una menor carga alar y un menor volumen del abdomen y por ende un menor arrastre.

Un riesgo de la baja tasa de dispersión en insectos es el limitado flujo de genes entre las poblaciones lo que podría llevar a la endogamia y talvez una menor persistencia de las poblaciones a través del tiempo (Hedrick, 2004; Ingvarsson y Whitlock, 2000). En el caso de *E. ruidum*, su vuelo podría ser menos eficiente en hábitats perturbados lo que talvez lleve a que disminuya su período y distancia de vuelo. Al volar pocas distancias, se puede limitar la conectividad entre poblaciones (Trense et al., 2021). Sin embargo, se podría especular que las hembras de bosque pueden encontrar muchos más

obstáculos en comparación con hembras en áreas abiertas. Entonces aún si las hembras de hábitats perturbados son más pesadas, con mayor carga alar y arrastre, tal vez los vientos fuertes son suficientes para permitirles volar lejos a pesar de no tener una morfología óptima en comparación con las de bosque.

Adicionalmente, un trabajo de genética poblacional es necesario porque podría ser que aquí en Panamá exista más de una especie del complejo *E. ruidum* y tal vez no se vean las diferencias a nivel de obreras y solo se noten en la morfología de las alas de las hembras (Meza-Lázaro et al., 2018; Nettel-Hernanz et al., 2015).

CONCLUSION Y RECOMENDACIONES

La perturbación del hábitat generó cambios en la morfología asociada al vuelo de *E. ruidum*. Esto sugeriría que las hembras de hábitats perturbados tienen una menor eficiencia de vuelo comparado con las hembras de hábitats boscosos. Una menor eficiencia de vuelo en hormigas de hábitats perturbados podría ser el resultado de cambios en los factores tanto abióticos como de comportamientos que ocurren como consecuencia de las diferencias ambientales entre distintos hábitats. Un estudio más detallado que incluya registros históricos de variables como temperatura, humedad, luz solar, velocidad del viento, fuentes de alimento y coexistencia con otras especies sería valioso para entender como la perturbación del hábitat genera diversos cambios en el ambiente, lo que podría llevar a que especies de insectos cambien sus estrategias de dispersión. Por ejemplo, en ambientes perturbados con mayores velocidades de viento, las hormigas podrían dispersarse tan lejos como hormigas en bosques con menos viento, pero más livianas.

La inclusión del análisis de la forma del ala mediante morfología geométrica aporta mucha más evidencia sobre como las condiciones del hábitat generan cambios en la morfología de *E. ruidum*. Sin embargo, haría falta un análisis genético, para corroborar si también están ocurriendo cambios a nivel molecular.

La falta de cambios en la capacidad de vuelo entre machos de distintos hábitats se podría explicar por el comportamiento reproductivo general de las hormigas macho, manteniéndose constantes independientemente de cambios en el hábitat, pero hay poca información sobre el comportamiento de apareamiento de *E. ruidum*. Entonces para futuras investigaciones sería bueno prestar atención a los comportamientos reproductivos de *E. ruidum*.

Hasta ahora los datos morfológicos sugieren que existe una menor eficiencia de vuelo por parte de las hembras de *E. ruidum* en hábitats perturbados, sin embargo no se

sabe si a medida que aumenta la disminución del hábitat y la conectividad entre poblaciones disminuya; como consecuencia de la deforestación y urbanización, esto lleve a que un futuro las poblaciones queden aisladas y se interrumpa el flujo de genes.

Se exhorta a continuar las investigaciones sobre el efecto de la perturbación del hábitat en la dispersión de los insectos mediante el vuelo y complementarlo con trabajo de laboratorio a nivel molecular.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDI, H., y WILLIAMS, L. J.** 2010 . Principal Component Analysis. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 2. www.utdallas.edu/
- ACHURY, R., CHACÓN DE ULLOA, P., ARCILA, Á., y SUAREZ, A.V.** 2020. Habitat disturbance modifies dominance, coexistence, and competitive interactions in tropical ant communities. *Ecological Entomology*, 45(6), 1247–1262. <https://doi.org/10.1111/een.12908>
- ALLEAUME-BENHARIRA, M., PEN, I. R., y RONCE, O.** 2006. Geographical patterns of adaptation within a species' range: Interactions between drift and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(1), 203–215. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.00976.x>
- ALMBRO, M., y KULLBERG, C.** 2008. Impaired escape flight ability in butterflies due to low flight muscle ratio prior to hibernation. *Journal of Experimental Biology*, 211(1), 24–28. <https://doi.org/10.1242/jeb.008219>
- ALTIZER, S., y DAVIS, A. K.** 2010. Populations of monarch butterflies with different migratory behaviors show divergence in wing morphology. *Evolution*, 64(4), 1018–1028. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00946.x>
- ANDRÉN, H., ANGELSTAM, P., LINDSTRÖM, E., y WIDÉN, P.** 1985. Differences in Predation Pressure in Relation to Habitat Fragmentation: An Experiment. *Oikos*, 45(2), 273. <https://doi.org/10.2307/3565714>
- ANTOLINEZ, C. A., MOYNEUR, T., MARTINI, X., y RIVERA, M. J.** 2021. High temperatures decrease the flight capacity of *Diaphorina citri kuwayama* (Hemiptera: Liviidae). *Insects*, 12(5). <https://doi.org/10.3390/insects12050394>
- ARAÚJO, E. D., COSTA, M., CHAUD-NETTO, J., y FOWLER, H. G.** 2004. Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. *Braz. J. Biol.*, 64(3B), 563–568. <https://doi.org/https://doi.org/10.1590/S1519-69842004000400003>
- ARON, S., KELLER, L., y PASSERA, L.** 2001. Role of resource availability on sex, caste and reproductive allocation ratios in the Argentine ant *Linepithema humile*. *Journal of Animal Ecology*, 70(5), 831–839. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00545.x>
- BANASZAK-CIBICKA, W., FLISZKIEWICZ, M., LANGOWSKA, A., y ŻMIHORSKI, M.** 2018. Body size and wing asymmetry in bees along an urbanization gradient. *Apidologie*, 49(3), 297–306. <https://doi.org/10.1007/s13592-017-0554-y>

- BENÍTEZ, H. A., LEMIC, D., VILLALOBOS-LEIVA, A., BAŽOK, R., ÓRDENES-CLAVERIA, R., ŽIVKOVIĆ, I. P., y MIKAC, K. M.** 2020. Breaking symmetry: Fluctuating asymmetry and geometric morphometrics as tools for evaluating developmental instability under diverse agroecosystems. *Symmetry*, 12 (11), 1–13. MDPI AG. <https://doi.org/10.3390/sym12111789>
- BENÍTEZ, H. A., VARGAS, H. A., y PÜSCHEL, T. A.** 2015. Left–right asymmetry and morphological consequences of a host shift in the oligophagous Neotropical moth *Macaria mirthae* (Lepidoptera: Geometridae). *Journal of Insect Conservation*, 19(3), 589–598. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9779-0>
- BENÍTEZ, H., LEMIC, D., BAZOK, R., GALLARDO-ARAYA, C., y MIKAC, K.** 2013. Evolutionary directional asymmetry and shape variation in *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Biological Journal of the Linnean Society*.
- BERWAERTS, K., VAN DYCK, H., y AERTS, P.** 2002. Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology*, 16, 484–491.
- BHAT, S. S., ZHAO, J., SHERIDAN, J., HOURIGAN, K., y THOMPSON, M. C.** 2019. Aspect ratio studies on insect wings. *Physics of Fluids*, 31(12). <https://doi.org/10.1063/1.5129191>
- BONTE, D., y VAN DYCK, H.** 2009. Mate-locating behaviour, habitat-use, and flight morphology relative to rainforest disturbance in an Afrotropical butterfly. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96(4), 830–839. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2008.01125.x>
- BREUKER, C. J., BRAKEFIELD, P. M., y GIBBS, M.** 2007. The association between wing morphology and dispersal is sex-specific in the glanville fritillary butterfly *Melitae cinxia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *European Journal of Entomology*, 104(3), 445–452. <https://doi.org/10.14411/eje.2007.064>
- BRÜHL, C. A., ELTZ, T., y LINSENMAIR, K. E.** 2003. Size does matter - Effects of tropical rainforest fragmentation on the leaf litter ant community in Sabah, Malaysia. *Biodiversity and Conservation*, 12(7), 1371–1389. <https://doi.org/10.1023/A:1023621609102>
- BRUNTON, C. F. A., ATKINSON, R. J., AGER, M., & MAJERUS, M.** 1999. An observation of directional asymmetry in wing spots of two Arctic butterflies (Colias, Pieridae). *Ann. Zool. Fennici*, 36, 121–123.
- CALDERON-AGUILERA, L. E., RIVERA-MONROY, V. H., PORTER-BOLLAND, L., MARTÍNEZ-YRÍZAR, A., LADAH, L. B., MARTÍNEZ-RAMOS, M., ALCOCER, J., SANTIAGO-PÉREZ, A. L., HERNANDEZ-ARANA, H. A., REYES-GÓMEZ, V. M., PÉREZ-SALICRUP, D. R., DÍAZ-NUÑEZ, V., SOSA-RAMÍREZ, J., HERRERA-SILVEIRA, J., y BÚRQUEZ, A.** 2012. An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican

- ecosystems: Current trends and research gaps. *Biodiversity and Conservation*, 21(3), 589–617. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0218-6>
- CARTER, A. J. R., OSBORNE, E., y HOULE, D.** 2009. Heritability of Directional Asymmetry in *Drosophila melanogaster*. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2009, 1–7. <https://doi.org/10.4061/2009/759159>
- CAVICCHI, S., GIORGI, G., NATALI, V., y GUERRA, D.** 1991. Temperature-related divergence in experimental populations of *Drosophila melanogaster*. III. Fourier and centroid analysis of wing shape and relationship between shape variation and fitness. *J. Evol. Biol.*, 4, 141–159.
- DAMSCHEIN, E. I., BAKER, D. V., BOHRER, G., NATHAN, R., ORROCK, J. L., TURNER, J. R., BRUDVIG, L. A., HADDAD, N. M., LEVEY, D. J., y TEWKSBURY, J. J.** 2014. How fragmentation and corridors affect wind dynamics and seed dispersal in open habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(9), 3484–3489. <https://doi.org/10.1073/pnas.1308968111>
- DARLINGTON, P. J.** 1943. Carabidae of mountains and islands: data on the evolution of isolated faunas, and on atrophy of wings. *Ecological Monographs*, 13(1), 37–61.
- DARVEAU, C. A., HOCHACHKA, P. W., WELCH, K. C., ROUBIK, D. W., y SUAREZ, R. K.** 2005. Allometric scaling of flight energetics in Panamanian orchid bees: A comparative phylogenetic approach. *Journal of Experimental Biology*, 208(18), 3581–3591. <https://doi.org/10.1242/jeb.01776>
- DAVIS, A. K., y HOLDEN, M. T.** 2015. Measuring Intraspecific Variation in Flight-Related Morphology of Monarch Butterflies (*Danaus plexippus*): Which Sex Has the Best Flying Gear? *Journal of Insects*, 2015, 1–6. <https://doi.org/10.1155/2015/591705>
- DEN BOER, P. J.** 1970. On the significance of dispersal power for populations of carabid-beetles (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia*, 4(1), 1-28., 4(1), 1–28.
- DENNO, R. F., RODERICK, G. K., OLMSTEAD, K. L., y DOBEL, H. G.** 1991. Density-related migration in planthoppers (Homoptera:Delphacidae):The Role of Habitat Persistence. *American Naturalist*, 138(6), 1513–1541.
- DENNO, R., HAWTHORNE, D., THORNE, B., y GRATTON, C.** 2001. Reduced flight capability in British Virgin Island populations of a wing-dimorphic insect: the role of habitat isolation, persistence, and structure. *Ecological Entomology*, 26, 25–36.
- DILLON, M. E., y DUDLEY, R.** 2004. Allometry of maximum vertical force production during hovering flight of neotropical orchid bees (Apidae: Euglossini). *Journal of Experimental Biology*, 207(3), 417–425. <https://doi.org/10.1242/jeb.00777>

- DUDLEY, R.** 2000. The biomechanics of insect flight: form, function, evolution. Princeton University Press.
- DZIOCK, F., GERISCH, M., SIEGERT, M., HERING, I., SCHOLZ, M., y ERNST, R.** 2011. Reproducing or dispersing? Using trait based habitat templet models to analyse Orthoptera response to flooding and land use. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 145(1), 85–94. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.07.015>
- FJERDINGSTAD, E. J., y BOOMSMA, J. J.** 1997. Variation in size and sperm content of sexuals in the leafcutter ant *Atta colombica*. *Insectes Soc*, 44, 209–218.
- FLOCKHART, D. T. T., FITZ-GERALD, B., BROWER, L. P., DERBYSHIRE, R., ALTIZER, S., HOBSON, K. A., WASSENAAR, L. I., y NORRIS, D. R.** 2017. Migration distance as a selective episode for wing morphology in a migratory insect. *Movement Ecology*, 5(1). <https://doi.org/10.1186/s40462-017-0098-9>
- FONTALVO, L., y DOMÍNGUEZ, Y.** 2009. *Ectatomma ruidum* (ROGER) como indicadora de diversidad de hormigas cazadoras (Hymenoptera:Formicidae) y relación con estructura vegetal en parches de bosque seco del caribe colombiano. *Rev.Intropica*, 4, 29–39. <https://doi.org/http://revistas.unimagdalena.edu.co/index.php/intropica/article/view/136>
- FRIEDLI, A., WILLIAMS, G. R., BRUCKNER, S., NEUMANN, P., y STRAUB, L.** 2020. The weakest link: Haploid honey bees are more susceptible to neonicotinoid insecticides. *Chemosphere*, 242. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.125145>
- GALLIARD, J. F. LE, MASSOT, M., y CLOBERT, J.** 2013. Dispersal and range dynamics in changing climates: a review. En *Dispersal Ecology and Evolution* (pp. 317–336). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199608898.003.0025>
- GERARD, M., MICHEZ, D., DEBAT, V., FULLGRABE, L., MEEUS, I., PIOT, N., SCULFORT, O., VASTRADE, M., SMAGGHE, G., y VANDERPLANCK, M.** 2018. Stressful conditions reveal decrease in size, modification of shape but relatively stable asymmetry in bumblebee wings. *Scientific Reports*, 8(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33429-4>
- GIBB, H., HJÄLTÉN, J., BALL, J. P., PETTERSSON, R. B., LANDIN, J., ALVINI, O., y DANELL, K.** 2006. Wing loading and habitat selection in forest beetles: Are red-listed species poorer dispersers or more habitat-specific than common congeners? *Biological Conservation*, 132(2), 250–260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.04.017>
- GRABOW, K., y RÜPPELL, G.** 1995. Wing loading in relation to size and flight characteristics of european Odonata. *Odonatologica*, 24(2), 175–186.
- GUO, J. L., LI, X. K., SHEN, X. J., WANG, M. L., y WU, K. M.** 2020. Flight Performance of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) under Different Biotic

- and Abiotic Conditions. *Journal of Insect Science*, 20(1).
<https://doi.org/10.1093/jisesa/iez126>
- HAKALA, S., BELEVICH, I., JOKITALO, E., SEPPÄ, P., y HELANTERA, H.** 2020. *Social polymorphism in Formica ants is a result of dispersal behavior rather than dispersal morphology*. Tesis. University of Helsinki. Finlandia. <http://ethesis.helsinki.fi>
- HAKALA, S., SEPPÄ, P., y HELANTERÄ, H.** 2019. Evolution of dispersal in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review on the dispersal strategies of sessile superorganisms. *Myrmecological News*, 29(35–55).
- HANNAH, L., LOHSE, D., HUTCHINSON, C., CARR, J. L., y LANKERANI, A.** 1994. A preliminary inventory of human disturbance of world ecosystems. *Ambio*, 246–250.
- HEDRICK, P. W.** 2004. Recent developments in conservation genetics. *Forest Ecology and Management*, 197(1), 3–19.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.002>
- HELMS, J. A., y GODFREY, A.** 2016. Dispersal polymorphisms in invasive fire ants. *PLoS ONE*, 11(4), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0153955>
- HELMS, J. A., y KASPARI, M.** 2014. Found or fly: Nutrient loading of dispersing ant queens decreases metrics of flight ability (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 19(December), 85–91.
- HELMS, J. A., y KASPARI, M.** 2015. Reproduction-dispersal tradeoffs in ant queens. *Insectes Sociaux*, 62(2), 171–181. <https://doi.org/10.1007/s00040-015-0391-9>
- HILL, J. K., THOMAS, C. D., y LEWIS, O. T.** 1998. Flight morphology in fragmented populations of a rare British butterfly, *Hesperia comma*. *Biological Conservation*, 87(3), 277–283. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00091-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00091-3)
- HOFFMANN, A. A., COLLINS, E., y WOODS, R.** 2002. Wing shape and wing size changes as indicators of environmental stress in *Helicoverpa punctigera* (Lepidoptera: Noctuidae) moths: Comparing shifts in means, variances, and asymmetries. *Environmental Entomology*, 31(6), 965–971. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-31.6.965>
- HOFFMANN, A. A., WOODS, R. E., COLLINS, E., WALLIN, K., WHITE, A., y MCKENZIE, J. A.** 2005. Wing shape versus asymmetry as an indicator of changing environmental conditions in insects. *Australian Journal of Entomology*. 44: 233-243
- HÖLLDOBLER, B., y WILSON, E.** 1990. *The ants*. Harvard University Press.
- INGVARSSON, P. K., y WHITLOCK, M. C.** 2000. Heterosis increases the effective migration rate. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1450), 1321–1326.

- JONES, R. T., POUL, Y. LE, WHIBLEY, A. C., MÉROT, C., FFRENCH-CONSTANT, R. H., y JORON, M.** 2013. Wing Shape Variation Associated With Mimicry In Butterflies. *Evolution*, 67(8), 2323–2334. <https://doi.org/10.1111/evo.12114>
- KALARUS, K., SKÓRKA, P., HALECKI, W., JIRAK, A., KAJZER-BONK, J., y NOWICKI, P.** 2013. Within-patch mobility and flight morphology reflect resource use and dispersal potential in the dryad butterfly *Minois dryas*. *Journal of Insect Conservation*, 17(6), 1221–1228. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9603-7>
- KANNOVSKI, P. B., y JOHNSON, R. L.** 1969. Male patrolling behaviour and sex attraction in ants of the genus *Formica*. *Anim. Behav.* 17:425-429.
- KASPARI, M., PICKERING, J., LONGINO, J. T., y WINDSOR, D.** 2001. The phenology of a Neotropical ant assemblage: evidence for continuous and overlapping reproduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(4), 382–390. <https://doi.org/10.1007/s002650100378>
- KASPARI, M., PICKERING, J., y WINDSOR, D.** 2001. The reproductive flight phenology of a neotropical ant assemblage. *Ecological Entomology*, 26(3), 245–257. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00320.x>
- KIM, D.-H., SEXTON, J. O., y TOWNSHEND, J. R.** 2015. Accelerated deforestation in the humid tropics from the 1990s to the 2000s. *Geophysical Research Letters*, 42(9), 3495–3501. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/2014GL062777>
- KLINGENBERG, C. P.** 2015. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: Concepts, methods, and applications. *Symmetry*, 7 (2), 843–934. <https://doi.org/10.3390/sym7020843>
- KLINGENBERG, C. P.** 2016. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution*, 226(3), 113–137. <https://doi.org/10.1007/s00427-016-0539-2>
- KLINGENBERG, C. P., BADYAEV, A. V, SOWRY, S. M., y BECKWITH, N. J.** 2001. Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *Am. Nat*, 157(1).
- KLINGENBERG, C. P., y MCINTYRE, G. S.** 1998. Geometric morphometrics of developmental instability: Analyzing patterns of fluctuating asymmetry with procrustes methods. *Evolution*, 52(5), 1363–1375. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb02018.x>
- KLINGENBERG, C., MCINTYRE, G. S., y ZAKLAN, S. D.** 1998. Left±right asymmetry of y wings and the evolution of body axes. *Proc.R.Soc.Lond.B*, 265, 1255–1259.
- LACHAUD, J. P., CADENA, A., SCHATZ, B., PÉREZ-LACHAUD, G., y IBARRA-NÚÑEZ, G.** 1999. Queen dimorphism and reproductive capacity in the

- ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger. *Oecologia*, 120(4), 515–523.
<https://doi.org/10.1007/s004420050885>
- LAURANCE, W. F., y CURRAN, T. J.** 2008. Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: A review and synthesis. *Austral Ecology*, 33(4), 399–408.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01895.x>
- LEIHY, R. I., y CHOWN, S. L.** 2020. Wind plays a major but not exclusive role in the prevalence of insect flight loss on remote islands: Insect flight loss on islands. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1940).
<https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2121rspb20202121>
- LEISHER, C., TOUVAL, J., HESS, S. M., BOUCHER, T. M., y REYMONDIN, L.** 2013. Land and Forest Degradation inside Protected Areas in Latin America. *Diversity*, 5 (4). <https://doi.org/10.3390/d5040779>
- LENOIR, J. C., LACHAUD, J. P., NETTEL, A., FRESNEAU, D., y POTEAUX, C.** 2011. The role of microgynes in the reproductive strategy of the neotropical ant *Ectatomma ruidum*. *Naturwissenschaften*, 98(4), 347–356.
<https://doi.org/10.1007/s00114-011-0774-3>
- LIMA, C. B. S., NUNES, L. A., CARVALHO, C. A. L., RIBEIRO, M. F., SOUZA, B. A., y SILVA, C. S. B.** 2016. Diferenças morfométricas e assimetria flutuante em *Melipona subnitida* Ducke 1910 (Hymenoptera: Apidae) em diferentes tipos de habitação. *Brazilian Journal of Biology*, 76(4), 845–850.
<https://doi.org/10.1590/1519-6984.01015>
- LINKSVAYER, T. A., y JANSSEN, M. A.** 2008. Traits underlying the capacity of ant colonies to adapt to disturbance and stress regimes. *Syst.Res.* www.interscience.wiley.com
- LOPUCH, S., y TOFILSKI, A.** 2016. The relationship between asymmetry, size and unusual venation in honey bees (*Apis mellifera*). *Bulletin of Entomological Research*, 106(3), 304–313. <https://doi.org/10.1017/S0007485315000784>
- LU, K., LIANG, S., HAN, M., WU, C., SONG, J., LI, C., WU, S., HE, S., REN, J., HU, H., SHEN, J., TONG, X., y DAI, F.** 2020. Flight muscle and wing mechanical properties are involved in flightlessness of the domestic silkworm, *Bombyx mori*. *Insects*, 11(4). <https://doi.org/10.3390/insects11040220>
- MARDEN, J. H.** 1987. Maximum lift production during takeoff in flying animals. *Journal of Experimental Biology*, 130, 235–258.
<https://doi.org/10.1242/jeb.130.1.235>
- MARDEN, J. H.** 2000. Variability in the size, composition, and function of insect flight muscles. In *Annual Review of Physiology*, 62:157–178.
<https://doi.org/10.1146/annurev.physiol.62.1.157>
- MATHIAS, A., KISDI, É., y OLIVIERI, I.** 2001. Divergent evolution of dispersal in a heterogeneous landscape. *Evolution*, 55(2), 246–259.

- MERCKX, T., y VANDYCK, H.** 2006. Landscape structure and phenotypic plasticity in flight morphology in the butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos*, 113(2), 226–232. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14501.x>
- METEOBLUE.COM.** 2006.
- MEZA-LÁZARO, R. N., POTEAUX, C., BAYONA-VÁSQUEZ, N. J., BRANSTETTER, M. G., y ZALDÍVAR-RIVERÓN, A.** 2018. Extensive mitochondrial heteroplasmy in the neotropical ants of the *Ectatomma ruidum* complex (Formicidae: Ectatomminae). *Mitochondrial DNA Part A*, 29(8), 1203–1214. <https://doi.org/10.1080/24701394.2018.1431228>
- NETTEL-HERNANZ, A., LACHAUD, J. P., FRESNEAU, D., LÓPEZ-MUÑOZ, R. A., y POTEAUX, C.** 2015. Biogeography, cryptic diversity, and queen dimorphism evolution of the Neotropical ant genus *Ectatomma* Smith, 1958 (Formicidae, Ectatomminae). *Organisms Diversity and Evolution*, 15(3), 543–553. <https://doi.org/10.1007/s13127-015-0215-9>
- PALMER, R.** 1996. From symmetry to asymmetry: Phylogenetic patterns of asymmetry variation in animals and their evolutionary significance. *Proc. Natl. Acad. Sci*, 93, 14279–14286. <https://www.pnas.org>
- PALMER, R., y STROBECK, C.** 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: Implications of non-normal distributions and power of statistical test. *Acta Zool.Fennica*, 191, 57–72.
- PASEK, J. E.** 1988. Influence of wind and windbreaks on local dispersal of insects. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 22–23(C), 539–554. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(88\)90044-8](https://doi.org/10.1016/0167-8809(88)90044-8)
- PEETERS, C.** 2011. Convergent evolution of wingless reproductives across all subfamilies of ants, and sporadic loss of winged queens (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol. News*, 16, 75–91.
- PEETERS, C., y ARON, S.** 2017. Evolutionary reduction of female dispersal in Cataglyphis desert ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122(1), 58–70. <https://doi.org/10.1093/BIOLINNEAN/BLX052>
- PÉLABON, C., y HANSEN, T. F.** 2008. On the adaptive accuracy of directional asymmetry in insect wing size. *Evolution*, 62(11), 2855–2867. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00495.x>
- KLINGENBERG, C., BARLUENGA, M., y MEYER, A.** 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 56(10), 1909–1920.
- PICKETT, S. T., WU, J., y CADENASSO., M. L.** 1999. Patch dynamics and the ecology of disturbed ground: a framework for synthesis. *Ecosystems of Disturbed Ground*, 707–722.

- PINHEIRO, J., BATES, D., DEBROY, S., SARKAR, D., & R CORE TEAM.** 2019. *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. <https://cran.r-project.org/package=nlme>
- PITHER, J., & TAYLOR, P. D.** 2000. Directional and fluctuating asymmetry in the black-winged damselfly *Calopteryx maculata* (Beauvois) (Odonata: Calopterygidae). *Can. J. Zool.* 78: 1740-1748.
- POLLY, D.** 2012. Procrustes, PCA, and 3D coordinates. Indiana University
- R CORE TEAM.** 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- RIBEIRO, M. G., AGUIAR, W. M., NUNES, L. A., y CARNEIRO, L. S.** 2019. Morphometric changes in three species of euglossini (Hymenoptera: Apidae) in response to landscape structure. *Sociobiology*, 66(2), 339–347. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v66i2.3779>
- ROFF, D. A.** 1990. The Evolution of Flightlessness in Insect. *Ecological Monographs*, 60 (4), 389-421.
- ROFF, D. A.** 1994. The evolution of flightlessness: is history important?. *Evolutionary Ecology*, 8: 639-657.
- ROHLF, F. J., y BOOKSTEIN, F. L.** 1990. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. 2 Ed. Michigan. 396 págs.
- RUNYON, J. B., y HURLEY, R. L.** 2004. A new genus of long-legged flies displaying remarkable wing directional asymmetry. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(SUPPL. 3). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0118>
- SAGLAM, I. K., ROFF, D. A., y FAIRBAIRN, D. J.** 2008. Male sand crickets trade-off flight capability for reproductive potential. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(4), 997–1004. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01548.x>
- SANTAMARÍA, C., DOMÍNGUEZ-HAYDAR, Y., y ARMBRECHT, I.** 2009. Cambios en la distribución de nidos y abundancia de la hormiga *Ectatomma ruidum* (Roger 1861) en dos zonas de Colombia. *Boletín Del Museo de Entomología de La Universidad Del Valle*, 10(2), 10–18.
- SAVRIAMA, Y.** 2018. A Step-by-step guide for geometric morphometrics of floral symmetry. *Frontiers in Plant Science*, 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01433>
- SHINGLETON, A. W., MASANDIKA, J. R., THORSEN, L. S., ZHU, Y., y MIRTH, C. K.** 2017. The sex-specific effects of diet quality versus quantity on morphology in *Drosophila melanogaster*. *Royal Society Open Science*, 4(9). <https://doi.org/10.1098/rsos.170375>
- SLATER, J. A.** 1977. The Incidence and Evolutionary Significance of Wing Polymorphism in Lygaeid Bugs with Particular Reference to Those of South Africa. *Biotropica*, 9(4), 217–229.

- SLICE, D., BOOKSTEIN, F., MARCUS, L., y ROHLF, J.** 2009. *A Glossary for Geometric Morphometrics*. <https://sbmorphometrics.org/glossary/gloss2.html>
- SOUTHWOOD, T.** 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological Reviews*, 37(2), 171–211.
- SOUZA, R. F., ANJOS, D. V, CARVALHO, R., y DEL-CLARO, K.** 2015. Availability of food and nesting-sites as regulatory mechanisms for the recovery of ant diversity after fire disturbance. *Sociobiology*, 62(1). <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v62i1.1-9>
- SRYGLEY, R. B., y CHAI, P.** 1990. Flight morphology of Neotropical butterflies: palatability and distribution of mass to the thorax and abdomen. In *Oecologia* (Vol. 84).
- STIGE, L. C., DAVID, B., y ALIBERT, P.** 2006. On hidden heterogeneity in directional asymmetry - Can systematic bias be avoided? *Journal of Evolutionary Biology*, 19(2), 492–499. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.01011.x>
- STÜRUP, M., BAER, B., y BOOMSMA, J. J.** 2014. Short independent lives and selection for maximal sperm survival make investment in immune defences unprofitable for leaf-cutting ant males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(6), 947–955.
- TAYLOR, P., y MERRIAM, G.** 1995. Wing morphology of a forest damselfly is related to landscape structure. *OIKOS*, 73, 43–48.
- TINAUT, A.** 1992. Wing reduction in ant queens from arid habitats. *Naturwissenschaften*, 79(84–85), 10–12. <https://doi.org/10.1007/BF01131809>
- Tofilski, A.** 2021. *IdentiFly* (1.6.2).
- TRAJKOVIĆ, J., PAVKOVIĆ-LUČIĆ, S., MILIČIĆ, D., y SAVIĆ, T.** 2021. Different diets can affect attractiveness of *Drosophila melanogaster* males via changes in wing morphology. *Animal Behaviour*, 171, 51–62. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.11.005>
- TRENSE, D., SCHMIDT, T. L., YANG, Q., CHUNG, J., HOFFMANN, A. A., y FISCHER, K.** 2021. Anthropogenic and natural barriers affect genetic connectivity in an Alpine butterfly. *Molecular Ecology*, 30(1), 114–130. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/mec.15707>
- VAN DYCK, E.** 1999. Habitat fragmentation and insect flight: a changing ‘design’ in a changing landscape? *TREE*, 14(5).
- VANDEWOESTIJNE, S., y VAN DYCK, H.** 2011. Flight morphology along a latitudinal gradient in a butterfly: Do geographic clines differ between agricultural and woodland landscapes? *Ecography*, 34(5), 876–886. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06458.x>
- WAGNER, D., y LIEBHERR, J.** 1992. Flightlessness in Insects. *TREE*, 7.

- WALKER, L. R.** 2012. *The Biology of Disturbed Habitats*. Oxford University Press.
- WICKMAN, P.-O., KARLSSON, B., WICKMAN, B. K., KARLSSON, P.-O., WICKMAN, P.-O., y KARLSSON, B.** 1989. Nordic Society Oikos Abdomen Size, Body Size and the Reproductive Effort of Insects Abdomen size, body size and the reproductive effort of insects. *Oikos*, 56 (2).
- WINDIG, J. J., y NYLIN, S.** 1999. Adaptive wing asymmetry in males of the speckled wood butter (*Pararge aegeria*)?. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 266: 1413-1418.
- WRIGHT, N. A., STEADMAN, D. W., WITT, C. C., y ESTES, J. A.** 2016. Predictable evolution toward flightlessness in volant island birds. *PNAS*, 113(17). <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.3123148.v1>
- YU, W., ZHANG, H., XU, R., SUN, Y., y WU, K.** 2022. Characterization of Wingbeat Frequency of Different Taxa of Migratory Insects in Northeast Asia. *Insects*, 13(6). <https://doi.org/10.3390/insects13060520>
- ZELIKOVA, T. J., y BREED, M. D.** 2008. Effects of habitat disturbance on ant community composition and seed dispersal by ants in a tropical dry forest in Costa Rica. *Journal Of Tropical Ecology* (2008), 24, 309–316. <https://doi.org/10.1017/S0266467408004999>
- ZERA, A. J., y DENNO, R. F.** 1997. Physiology and Ecology of Dispersal Polymorphism in Insects. In *Physiology and Ecology of Dispersal Polymorphism in Insects*. Anthony Zera Publications. <https://digitalcommons.unl.edu/bioscizera/25>
- ŽIVKOVIĆ, I. P., BARIĆ, B., DRMIĆ, Z., BALAŠKO, M. K., BAŽOK, R., LEMIC, D., BENITEZ, H. A., DOMINGUEZ DAVILA, J. H., y MIKAC, K. M.** 2019. Codling moth wing morphology changes due to insecticide resistance. *Insects*, 10(10). <https://doi.org/10.3390/insects10100310>

ANEXO I. FIGURAS

Figura S1. Medidas tomadas a hembras reproductivas de *E. ruidum*. Izquierda: Largo y ancho de la cabeza. Derecha: Longitud del abdomen.

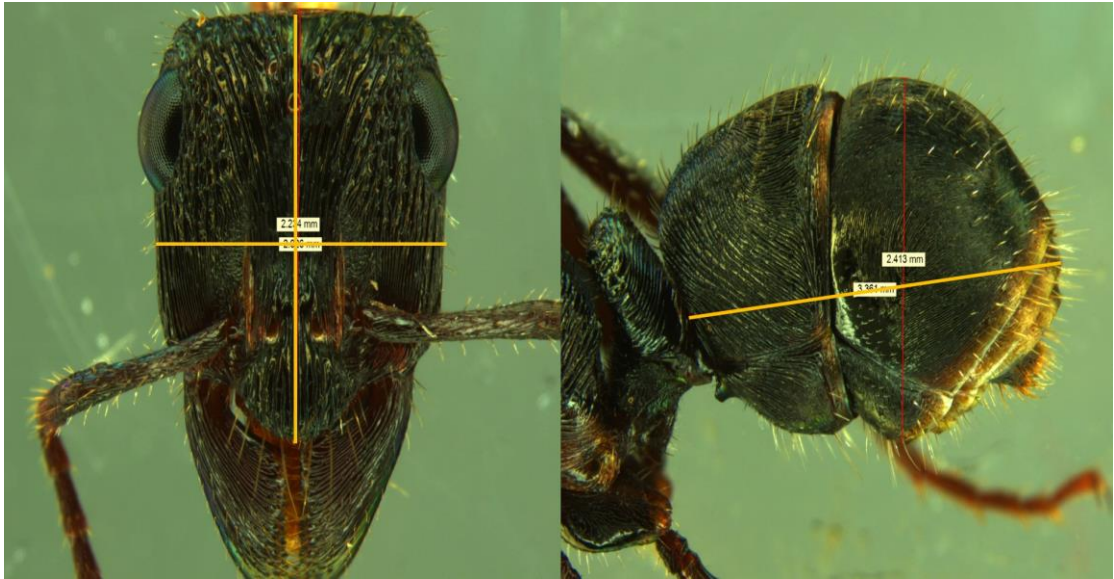


Figura S2. Medidas tomadas a machos reproductivos de *E. ruidum*. Izquierda: Largo y ancho de la cabeza. Derecha: Longitud del abdomen.

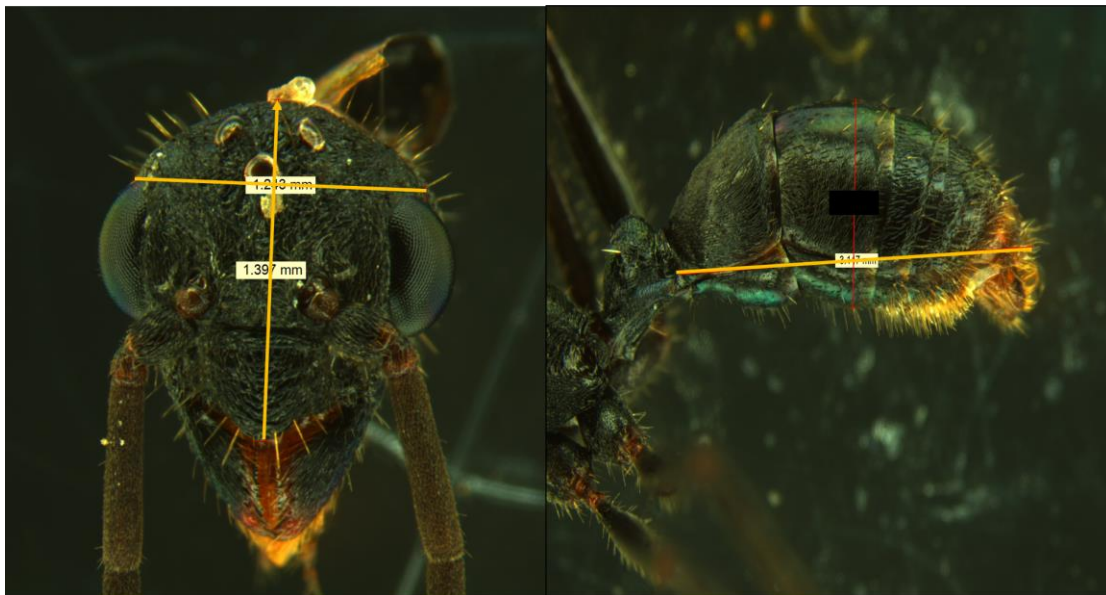


Figura S3. Medidas de ancho, largo y área de las alas tomadas a individuos reproductivos de *E. ruidum*.

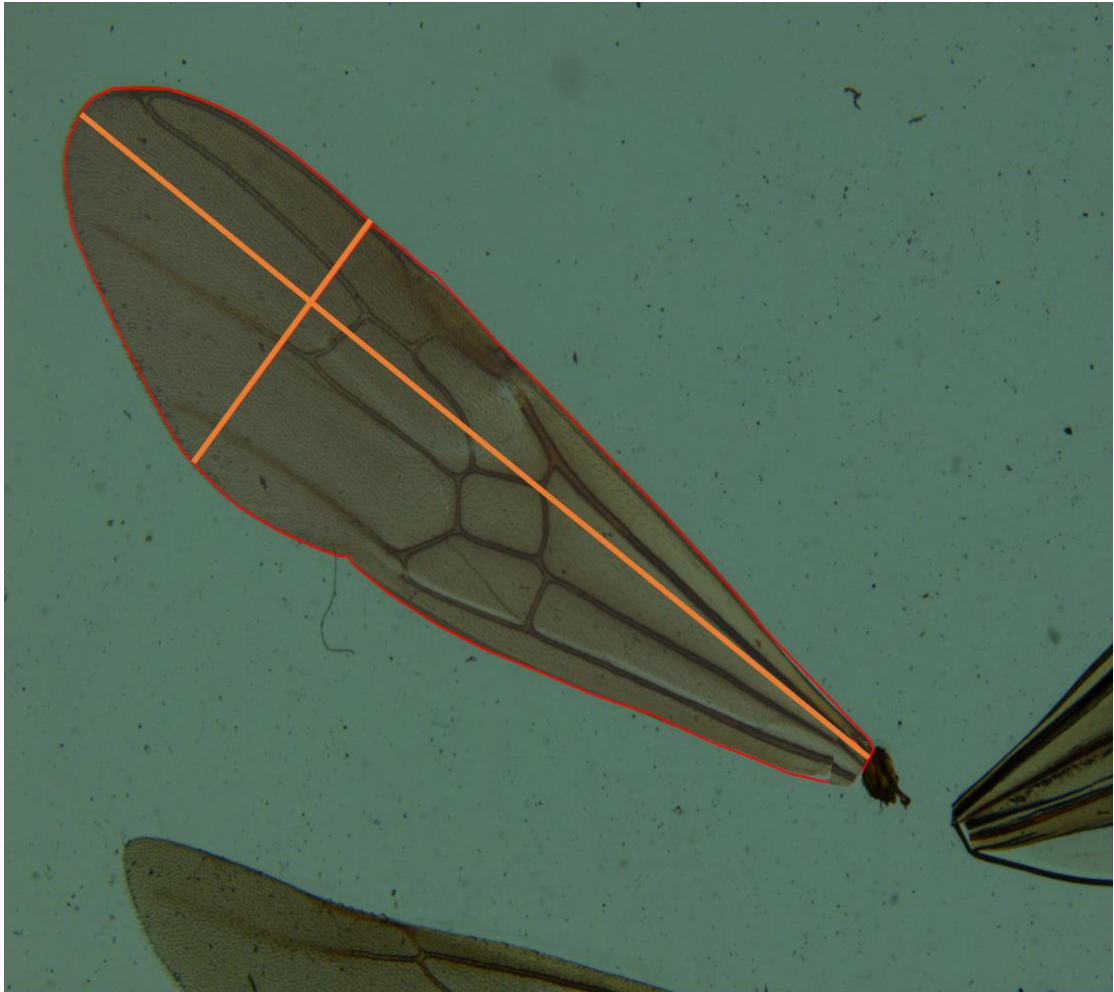
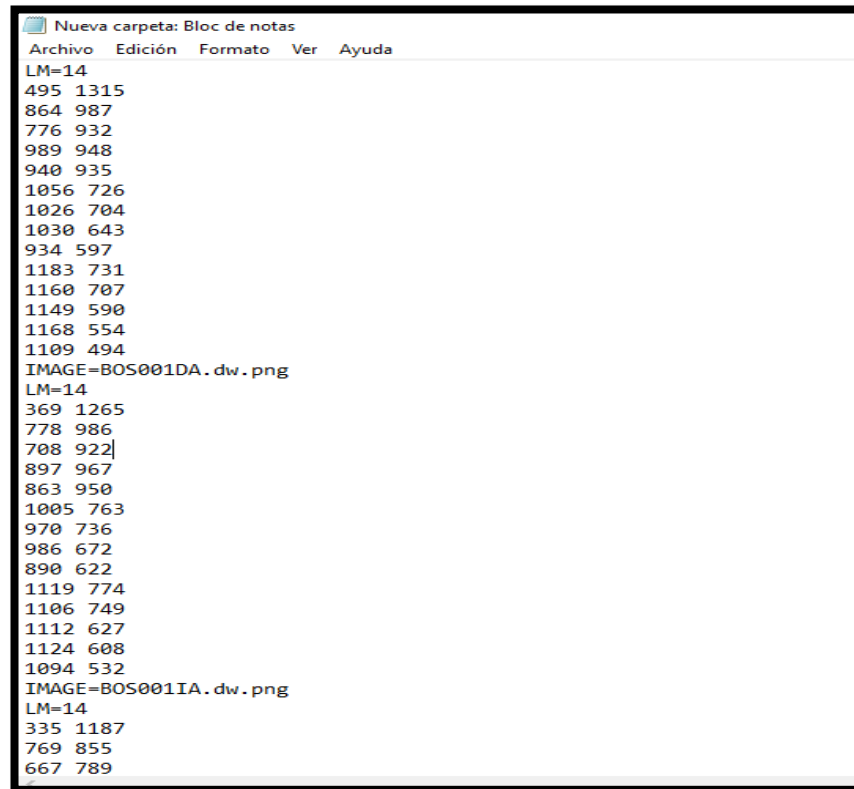


Figura S4. Ejemplo de los datos de las coordenadas bidimensionales de los 14 puntos de referencia tomadas a cada ala delantera, con el programa IdentiFly y que se exportan en formato TPS.



*LM=14 significa los 14 puntos de referencia tomados al ala.

*IMAGE=BOS001DA: se refiere a la identificación de la imagen del ala, en este caso las coordenadas son del ala derecha anterior (DA) del individuo 001 de bosque (BOS)