



**INSTITUTO LATINAAMERICANO DE CIENCIAS  
DE LA VIDA Y DE LA NATURALEZA (ILACVN)**

**CIENCIAS BIOLÓGICAS-  
ECOLOGÍA Y BIODIVERSIDAD**

**REGLA DE BERGMANN EN ENSAMBLES DE HORMIGAS: UN ESTUDIO DE  
PONERINEAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE: PONERINAE)  
NEOTROPICALES.**

**KATHERINE BOMBI HAEDO**

Foz do Iguaçu  
2016



**INSTITUTO LATINAOMERICANO DE CIENCIAS  
DE LA VIDA Y DE LA NATURALEZA (ILACVN)**

**CIENCIAS BIOLÓGICAS-  
ECOLOGÍA Y BIODIVERSIDAD**

**REGLA DE BERGMANN EN ENSAMBLES DE HORMIGAS: UN ESTUDIO DE  
PONERINEAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE: PONERINAE)  
NEOTROPICALES.**

**KATHERINE BOMBI HAEDO**

Trabajo de Conclusión de Curso presentado al Instituto Latinoamericano de Ciencias de la Vida y de la Naturaleza de la Universidad Federal de la Integración Latinoamericana, como requisito parcial para la obtención del título de Licenciada en Ciencias Biológicas – Ecología y Biodiversidad.

Orientador: Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Jr.

Foz do Iguaçu  
2016

KATHERINE BOMBI HAEDO

**REGLA DE BERGMANN EN ENSAMBLES DE HORMIGAS: UN ESTUDIO DE  
PONERINEAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE: PONERINAE)  
NEOTROPICALES.**

Trabajo de Conclusión de Curso presentado al Instituto Latinoamericano de Ciencias de la Vida y de la Naturaleza de la Universidad Federal de la Integración Latinoamericana, como requisito parcial para la obtención del título de Licenciada en Ciencias Biológicas – Ecología y Biodiversidad.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Orientador: Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Jr.  
UNILA

---

MSc. Lilian Sayuri Ouchi de Melo  
UNESP

---

Prof. Dr. Peter Löwenberg Neto  
UNILA

Foz do Iguaçu, 14 de Diciembre de 2016.

## AGRADECIMENTOS

Muchas cosas y personas han tenido que ver directa o indirectamente con este trabajo. Agradecer es algo que siempre prefiero hacerlo en forma directa y personal, pero registrarlo por escrito también me parece importante.

Primero que nada, mi mayor agradecimiento es a Nuno, por haberme orientado y haberme permitido hacer este trabajo con él. Le agradezco también por haberme enseñado todo lo que me enseñó tanto dentro como fuera de clases, le agradezco por ese montón de encuentros de IC y TCC que repentinamente se volvieron charlas sin sentido, charlas de fútbol, muestras de videos bizarros y todo lo que se puedan imaginar. Gracias por cada uno de los mates y tererés (incluso los improvisados, los “mate-piscina” y los “ajquerosos”), por cada una de las *caronas* y por cada bajada a tierra. Gracias por haberme presentado a Douglas Adams y la “*Guía del Viajero Intergaláctico*”, porque ahora ya sé que la respuesta a la pregunta sobre la vida, el universo y todo lo demás es 42. Gracias también a vos y a Elaine, porque juntos me enseñaron muchísimo, fueron y serán fundamentales en mi formación, y me ayudaron de primera mano en el momento más difícil que me tocó pasar durante la graduación.

A Elaine, por también haberme orientado y haberme ayudado siempre que lo necesité, tanto dentro como fuera de la academia. A Michel, por habernos ayudado con las dudas de los análisis en el R, y a Peter, por haber dedicado bastante de su tiempo a ayudarnos con los mapas y con las matrices para los análisis de este trabajo.

A Benoit Guenard (aunque nunca se entere de esto), administrador de la página “AntMaps” ([antmaps.org](http://antmaps.org)), que después de un par de mails intercambiados (con mi inglés troglodita) me dispuso una lista personalizada con todos los locales (7003 para ser exactos) de ocurrencia de las especies de este trabajo, para que yo pudiera acceder a las coordenadas que precisaba y que de otra manera no habría tenido acceso a ellas.

Le agradezco también a Lara, Ara y María, esos otros tres apoyos de una mesa un tanto disfuncional (y azul, claro!) por haber sido mis sustentos fundamentales, mis amigas. Por cada una de las dudas que nos sacamos juntas, por cada discusión, estudio, trabajo y presentación que hicimos, por los éxitos y los no tanto. Gracias por cada “y, cómo vas?”, por cada juntada a comer para distraernos, por cada brindis, cada cerveza y por cada canción bailada. Fueron parte fundamental de mi trabajo final y de la graduación entera, así como ahora por suerte lo son de mi vida. A María: gracias por ayudarme con la base de

datos con tanta dedicación como si fuese tuya!

Gracias también a Sil, Norah, Nando, Bia, Cecilio, Diego, Lucía, Alejandra, Nano, Nico, Lauri, Giuliano y demás, por permitirme ser parte de sus vidas, por cada mate, por cada aguante, por cada preocupación por cómo iba mi trabajo, por cada charla, cada mensaje, cada risa, cada comida rica y cada minuto que me permitieron pasar con ustedes, tanto en el semestre del TCC cuanto en todos los años anteriores.

A Pedro, por ayudarme con la edición del árbol, pero más que nada por acompañarme en todo, por darme siempre para adelante con sus "*você é nerd, você vai conseguir*" y sus "*vai dar tudo certo*". Por todas las comidas, los momentos y las series compartidas, y por cada uno de sus "*eu fico lendo aqui enquanto você termina isso, fica tranquila*". Por la paciencia y la ayuda, muchas gracias.

A mi padre (*in memoriam*), mi madre y mi hermana, por haberme siempre incentivado a seguir, a terminar. Por cada ayuda y abrazo a la distancia, cada mensaje o llamada para preguntarme cómo iba y qué me faltaba, aunque no entendieran mucho de lo que les contara.

A las técnicas del laboratorio, por cada fuerza que me dieron, cada explicación sobre el uso de algunos programas y cada abrazo apretado en los momentos en que era necesario.

A los miembros de la banca, Lílían y Peter, por dedicar su tiempo a ver mi trabajo, evaluarlo y contribuir para que sea mejor.

A la UNILA, por los auxilios recibidos durante los cinco años, por haberme permitido hacer el curso completo y por haberme dejado vivir ese montón de experiencias que implican el convivir con personas de toda nuestra América Latina.

A los astros, la vida y la Pachamama, por permitir la existencia de cosas maravillosas como el sol, la lluvia, la música, la electricidad, la tecnología, la comida, la cerveza, el chocolate, el mango y el *açaí*, todas cosas fundamentales para el desarrollo de este trabajo.

A mi computadora, por haber aguantado firme todo el tiempo, por haberme dejado procesar todo y por no haberme perdido ningún archivo.

A la inmensa Internet, por tener páginas como Sci-Hub que me permitieron conseguir todo el material que el sistema capitalista no me dejaba conseguir de forma

gratuita.

A las redes sociales y WhatsApp, por permitirme comunicarme con la gente querida, sea para sacarme dudas o para sentirme cerca, y gracias a Netflix y la cerveza, por dejarme distraerme mentalmente de manera más placentera cuando ya no daba más.

Si me olvidé de alguien le pido disculpas, y le agradezco también.

*“... Nesta Terra substituta que estamos construindo me encarregaram da África, e é claro que estou carregando nos fiordes, porque eu gosto, e sou um sujeito antiquado a ponto de achar que os fiordes dão um belo toque barroco num continente. E agora estão me dizendo que isso não condiz com o caráter equatorial do lugar. Equatorial! - soltou uma risada sarcástica. - Que importância tem isso? A ciência conseguiu algumas coisas fantásticas, não vou negar, mas acho mais importante estar feliz do que estar certo...”*

(Douglas Adams – “O Guia do Mochileiro das Galáxias”)

BOMBI-HAEDO, Katherine. **Regla de Bergmann en ensamblajes de hormigas: un estudio de Poneríneas (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) Neotropicales.** 2016. 64 páginas. Trabajo de Conclusión de Curso (Graduación en Ciencias Biológicas – Ecología y Biodiversidad) – Universidad Federal de Integración Latinoamericana, Foz do Iguçu.

## RESUMEN

La variación del tamaño corporal de los organismos es compleja y puede definir patrones en los que intervienen varios factores, llevando por lo tanto a una estructuración espacial de los tamaños de los cuerpos de los organismos a escala biogeográfica. Además del tamaño total, también otros atributos morfológicos pueden estar distribuidos en un gradiente biogeográfico. Uno de los patrones de tamaño más ampliamente estudiados es la Regla de Bergmann, que establece que individuos de una especie o clado en latitudes mayores son más grandes que aquellos en latitudes menores. Esto puede deberse a mecanismos que tengan que ver con la capacidad de intercambio de calor con el ambiente, o la disponibilidad y estacionalidad de los recursos. Este trabajo tiene como objetivo verificar si existe un gradiente latitudinal en el tamaño del cuerpo y de otros atributos de ensamblajes de un clado de hormigas poneríneas en la región Neotropical. Para esto fueron medidos varios atributos de hormigas, a través de fotos, y se realizó un estudio de estructuración espacial de dichas medidas en los puntos de ocurrencia de las mismas a lo largo del gradiente latitudinal. El patrón para tamaño de cuerpo y de los otros atributos fue contrario al de la regla de Bergmann, en concordancia con las explicaciones propuestas mediante la hipótesis de la productividad primaria y la hipótesis del equilibrio térmico, y en discordancia con la hipótesis de la resistencia a la escasez.

**Palabras clave:** Hipótesis de la productividad primaria. Hipótesis de la resistencia a la escasez. Hipótesis del equilibrio térmico. Insectos. Patrones latitudinales.

BOMBI-HAEDO, Katherine. **Regra de Bergmann em assembléias de formigas: um estudo de Poneríneas (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) Neotropicais**. 2016. 64 páginas. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas – Ecologia e Biodiversidade) – Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu.

## RESUMO

A variação do tamanho corporal dos organismos é complexa e pode definir padrões nos quais intervêm vários fatores, levando por tanto a uma estruturação espacial dos tamanhos dos corpos dos organismos em escala biogeográfica. Além do tamanho total, também outros atributos morfológicos podem estar distribuídos em um gradiente biogeográfico. Um dos padrões de tamanho mais amplamente estudados é a “Regra de Bergmann”, que estabelece que indivíduos de uma espécie ou clado em latitudes mais altas são maiores que aqueles em latitudes mais baixas. Isto pode dever-se a mecanismos que estejam relacionados com a capacidade de intercâmbio de calor com o ambiente, ou a disponibilidade e sazonalidade dos recursos. Este trabalho tem como objetivo verificar se existe um gradiente latitudinal no tamanho do corpo e de outros atributos em assembleias de formigas poneríneas na região Neotropical. Para isto, foram medidos vários atributos de formigas, através de fotos, e se realizou um estudo de estruturação espacial dessas medidas nos pontos de ocorrência das mesmas ao longo do gradiente latitudinal. O padrão para tamanho de corpo e dos outros atributos foi contrário à regra de Bergmann, em concordância com as explicações propostas na hipótese da produtividade primária e a hipótese do equilíbrio térmico, e em discordância com a hipótese da resistência à escassez.

**Palavras-chave:** Hipótese da produtividade primária. Hipótese da resistência à escassez. Hipótese do equilíbrio térmico. Insetos. Padrões latitudinais.

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> – Esquema de las medidas realizadas en cada uno de los atributos. ....	28
<b>Figura 2</b> – Topología no enraizada de las especies utilizadas en este trabajo.....	36
<b>Figura 3</b> – Puntos de ocurrencia de cada una de las especies para la región Neotropical. ....	38
<b>Figura 4</b> – Frecuencia de riqueza de especies por hexágono y distribución de la riqueza de especies por hexágono en el espacio.....	41
<b>Figura 5</b> – Regresiones de los residuos de cada uno de los atributos, por hexágono y la latitud. ....	42
<b>Figura 6</b> – Regresiones de los residuos de cada uno de los atributos, por hexágono y la temperatura media anual.....	43
<b>Figura 7</b> – Regresiones de los residuos de cada uno de los atributos, por hexágono y la estacionalidad de la temperatura.....	44
<b>Figura 8</b> – Regresiones de los residuos de cada uno de los atributos, por hexágono y la evapotranspiración potencial.....	45
<b>Figura 9</b> – Distribución de la media de los residuos de cada uno de los atributos a lo largo del gradiente latitudinal.....	46

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1</b> – Significancia funcional de los atributos en hormigas cazadoras.....	29
<b>Tabla 2</b> – Medidas en milímetros, y su logaritmo en base 10, de cada atributo en todas las especies.....	34
<b>Tabla 3</b> – Valores de variación de los ejes del PCA.....	35
<b>Tabla 4</b> – Valores de <i>loading</i> de los atributos en el primer eje de PCA .....	35
<b>Tabla 5</b> – Valores de las señales filogenéticas para cada atributo por el método K.....	36
<b>Tabla 6</b> – Valores de los residuos del análisis de PVR (componente específico) para cada atributo en cada especie.....	37
<b>Tabla 7</b> – Número de puntos de distribución encontrado por especie.....	37
<b>Tabla 8</b> – Valores de las regresiones entre los atributos y las variables climáticas .....	46

## SUMARIO

<b>1 INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>14</b>
1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL .....	14
1.2 REGLA DE BERGMANN .....	16
1.3 MECANISMOS.....	18
1.3.1 Hipótesis del Equilibrio Térmico (Heat Balance Hypothesis) .....	18
1.3.2 Hipótesis de la Productividad Primaria (Primary Productivity Hypothesis).....	19
1.3.3 Hipótesis de la Resistencia a la Escasez (Starvation Resistance Hypothesis) .....	20
1.4 MODELO DE ESTUDIO.....	20
<b>2 OBJETIVO .....</b>	<b>25</b>
<b>3 MÉTODO .....</b>	<b>26</b>
3.1 GRUPO DE ESTUDIO .....	26
3.2 BANCO DE DATOS .....	26
3.2.1 Datos filogenéticos.....	26
3.2.2 Datos morfométricos .....	28
3.2.3 Datos de distribución .....	29
3.3 ANÁLISIS DE DATOS.....	30
3.3.1 Señal filogenética.....	30
3.3.2 Estructuración de los residuos (componente S de los análisis de PVR).....	32

<b>4 RESULTADOS .....</b>	<b>34</b>
4.1 MEDIDAS DE LOS ATRIBUTOS .....	34
4.2 ANÁLISIS FILOGENÉTICO .....	35
4.2.1 Hipótesis filogenética .....	35
4.2.2 Señal filogenética.....	35
4.3 ANÁLISIS ESPACIALES.....	37
4.3.1 Distribución de las especies.....	37
4.3.2 Análisis espacial de los residuos .....	40
<b>5 DISCUSIÓN .....</b>	<b>48</b>
<b>6 CONCLUSIÓN .....</b>	<b>54</b>
<b>REFERENCIAS .....</b>	<b>55</b>
<b>APÊNDICES .....</b>	<b>63</b>
1 – CÓDIGOS DE ACCESO AL GENBANK DE LOS GENES UTILIZADOS PARA EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	64

# 1 INTRODUCCIÓN

## 1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL

El tamaño del cuerpo de un animal condiciona muchas de sus características y posibilidades (García-Barros 1999), y por esto es el atributo de las especies más estudiado en ecología y evolución (Blackburn & Gaston 1994). El tamaño corporal es una característica compleja, que se correlaciona y responde a la historia de vida de las especies (Harvey & Pagel 1991) actuando en las diferentes etapas del desarrollo de los individuos (Chown & Gaston 2010). Si bien la relación entre la ecología de una especie y su tamaño tiende a ser muchas veces débil, otras veces puede ser la característica que mejor predice la variación de ciertos parámetros ecológicos (Calder 1984).

El tamaño, por ser una característica fácil de medir (ya sea en la forma de largo de cuerpo, envergadura, biomasa u otra), es interesante desde varios puntos de vista, como el fisiológico, evolutivo, adaptativo o ecológico (García-Barros 1999), y por lo tanto es una herramienta conveniente para estudiar patrones ecológicos o evolutivos que se relacionan directa o indirectamente con el mismo pero que son más difíciles de medir o estimar (Blackburn & Gaston 1994).

Además de la plasticidad fenotípica y la nutrición, uno de los factores que más influencia tiene en el tamaño corporal de los animales es la temperatura (Chown & Gaston 2010). La relación existente entre el tamaño corporal y la temperatura es compleja, y puede definir padrones en los que intervienen, para su estructuración, tanto la variación fenotípica individual, la diversidad genética intraespecífica y la escala geográfica, entre otros (García-Barros 1999), llevando por lo tanto a una estructuración espacial de los tamaños de los cuerpos de los organismos a escala biogeográfica.

Las condiciones ambientales juegan un papel crítico en la configuración de la ecología y evolución de las especies, y éstas deben ser capaces de hacer frente a

condiciones como temperatura predominante, la precipitación, la humedad, la complejidad estructural del hábitat y los regímenes de perturbación del lugar (Schofield *et al.* 2016). Estas condiciones, así como la regulación fisiológica del crecimiento y desarrollo desempeñan papeles críticos en el establecimiento del tamaño final, así como de su variación alométrica (Chown & Gaston 2010; Shingleton *et al.* 2007).

Además del tamaño total, también otros atributos morfológicos pueden estar distribuidos en un gradiente biogeográfico. Existen estudios que han explorado la relación de la morfología con la dieta, el ambiente local y la historia de vida de los organismos, más precisamente de las hormigas (Schofield *et al.* 2016; Weiser & Kaspari 2006; Gibb *et al.* 2014), dando indicios de los posibles filtros ambientales y las formas en que las hormigas utilizan su morfología para la obtención de recursos. Diferentes rasgos varían independientemente a lo largo de gradientes ambientales, y la variación morfológica en las especies coexistentes a menudo se utiliza para inferir reglas de ensamblaje de especies y otros procesos estructurantes de ensamblajes ecológicos (Silva *et al.* 2016).

Según Silva *et al.* (2016), muchos estudios han demostrado que las especies de hormigas tienen rasgos específicos que están correlacionados con las condiciones ambientales (Wiescher *et al.* 2012), la estructura del macro o microhábitat (Kaspari & Weiser 1999, Farji-Brener *et al.* 2004, Gibb & Parr 2010, Yates *et al.* 2014) y la explotación de los recursos (Retana *et al.* 2015). En el estudio de Schofield *et al.* (2016) los autores usan la morfología como un *proxy* para la ecología para estudiar si el ambiente puede controlar qué apariencias se ven en escalas biogeográficas en ensamblajes de hormigas, viendo que existen grandes diferencias en la morfología de las faunas de hormigas que ocupan diferentes biomas y áreas geográficas. En el estudio de Silva *et al.* (2016) se comparó la estructura morfológica de hormigas en dos regiones biogeográficas diferentes a lo largo de dos extensos gradientes latitudinales para examinar los patrones

comunes y características únicas de la distribución de rasgos, sugiriendo que hormigas en latitudes más bajas tuvieron una mayor diversidad morfológica, mientras que los conjuntos templados tuvieron mayor varianza de tamaño. Un número creciente de estudios sugieren que el examen de los rasgos funcionales de los organismos individuales puede ayudar a construir un marco mecánico y predictivo para el estudio de la distribución y la coexistencia de especies (Cadotte *et al.* 2013). La diversidad de rasgos, que está estrechamente relacionada con la diversidad funcional, se ha utilizado cada vez más como una medida de la diversidad fenotípica en conjuntos de especies (McGill *et al.* 2015). Este enfoque de rasgos es particularmente útil para interpretar los patrones de diversidad en artrópodos ya que éstos son fácilmente medibles y tienen relación con la diversidad ecológica (Silva *et al.* 2016).

## 1.2 REGLA DE BERGMANN

Uno de los padrones de tamaño más ampliamente estudiados es la “Regla de Bergmann”, propuesta por Carl Bergmann en 1847, que establece que individuos de una especie o clado en latitudes mayores son más grandes que aquellos en latitudes menores (Shelomi 2012). Esta regla describe un padrón ecogeográfico en donde organismos muestran un mayor tamaño corporal, o masa, en climas más fríos, reflejado en un gradiente latitudinal con organismos mayores en latitudes más altas (Shelomi 2012).

Originalmente la regla fue propuesta para animales endotérmicos, como aves y mamíferos, y ha sido ampliamente corroborada en estos grupos (Ashton 2002; Rodríguez *et al.* 2008; Diniz-Filho *et al.* 2009; Olson *et al.* 2009; Meiri & Dayan 2003). El mecanismo sugerido por el propio autor, para explicar el gradiente, sería la termorregulación: animales mayores tendrían una menor relación superficie/volumen, lo que ayudaría a reducir la pérdida de calor en ambientes más fríos (Shelomi 2012). La publicación original fue realizada en alemán, y nunca fue traducida literalmente al inglés,

por lo que la mayoría de los autores hacen sus trabajos a partir de interpretaciones de traducciones parciales del trabajo, haciendo que el concepto tenga varios significados e interpretaciones (Watt *et al.* 2010) y los estudios sean hechos desde varios enfoques (Olalla-Tárraga *et al.* 2010). Es por esto que diferentes autores no se ponen de acuerdo en si la regla fue propuesta para gradientes intra o interespecíficos (Shelomi 2012), llevando a diferentes resultados, dependiendo de los enfoques dados, así como de la escala utilizada en las investigaciones. Este soporte parcial a la regla de Bergmann hizo que se realizaran investigaciones también en animales ectotérmicos, llevando a padrones con gradientes tanto contrarios como en línea con la regla (Shelomi 2012; Rodríguez *et al.* 2008; Diniz-Filho *et al.* 2009), e incluso a ver que hay grupos que no muestran gradientes latitudinales en la variación del tamaño de cuerpo (Shelomi 2012; Geraghty *et al.* 2007; Blackenhorn & Demont 2004). Para el caso de los hexápodos, según Shelomi (2012), esta regla no se aplica con la misma consistencia que para vertebrados endotérmicos, y muchos trabajos dan soporte a esto (Geraghty *et al.* 2007; Fattorini *et al.* 2013; Hassal 2013), según Mosseau (1997), inclusive, se debería asumir como general el padrón inverso a la regla de Bergmann para los ectotérmicos, aunque hay otros en los que el gradiente de acuerdo a la regla fue corroborado (Cushman *et al.* 1993; Kaspari & Vargo 1995; Marcondes *et al.* 1999; Meiri & Dayan 2003). Para Blankenhorn & Demont (2004), inclusive, tanto el padrón de regla de Bergmann, cuanto si inverso, son posibles, y de hecho forman dos extremos de un continuo de padrones, cada uno con sus mecanismos subyacentes.

Gaston *et al.* (2008) identificaron tres tipos de enfoques al estudiar patrones espaciales, tanto en rasgos biológicos en general como para la regla de Bergmann: intraespecífico, interespecífico y basado en ensamblajes, cada uno con sus metodologías e implicaciones particulares. Según varios autores (Blackburn & Hawkins 2004; Ruggiero *et al.* 2006), estudiar la regla de Bergmann bajo el enfoque de ensamblajes de especies es más

ventajoso que con especies por separado, ya que la estructura ambiental que está por detrás de los patrones geográficos de gran escala puede ser captada y tomada en cuenta en los estudios, y no cuando se analiza por especies, en donde la naturaleza multidimensional de la distribución geográfica no sería captada, lo que no permitiría percibir posibles gradientes.

### 1.3 MECANISMOS

Como fue mencionado, la regla de Bergmann y su inversa se han observado en animales ectotérmicos, tanto en nivel intraespecífico como interespecífico. Esto sugiere que el clima es un determinante clave en la distribución del tamaño corporal, y llevó a la creación de otras hipótesis para probar si existe soporte, o no, a los mecanismos propuestos por el propio Bergmann (Olalla-Tárraga & Rodríguez 2007).

El mecanismo propuesto por Bergmann para el gradiente latitudinal de tamaño en animales ectotérmicos es la capacidad de conservación de calor en cuerpos mayores a través de una menor relación entre superficie y volumen. Sin embargo, la capacidad de termorregulación puede desempeñar un papel importante en la manera en que los organismos ectotérmicos mantienen el calor ganado (Azócar *et al.* 2016).

#### 1.3.1 Hipótesis del Equilibrio Térmico (*Heat Balance Hypothesis*)

Animales ectotérmicos pueden tener dos mecanismos de regulación: animales termorreguladores controlan activamente su temperatura corporal y animales termoconformadores muestran temperaturas similares a la ambiente (Azócar *et al.* 2016). Para los termorreguladores, una capacidad de conservación de calor más alta asociada con un tamaño de cuerpo más grande puede ser ventajosa en climas fríos, mientras que para los termoconformadores deberían ser favorecidos en climas más fríos por tamaños de

cuerpo pequeños debido a una mayor relación superficie/volumen, lo que permitiría tiempos de calentamiento más cortos (Olalla-Tárraga & Rodríguez 2007; Azócar *et al.* 2016). Estas dos vías corresponden a la denominada hipótesis de equilibrio térmico (Olalla-Tárraga & Rodríguez 2007), siendo que la primer vía coincide con la Regla de Bergmann.

En el trabajo de Cushman *et al.* (1993) se discute esta hipótesis, diciendo que la conservación de calor por sí misma explicaría poco las tendencias latitudinales en ectotermos, porque tanto la ganancia como la pérdida de calor deben ser igualmente importantes en las presiones selectivas sobre estos organismos. Para estos autores, mientras que el aumento del tamaño del cuerpo reduce la tasa de pérdida de calor, también reduce la tasa de ganancia de calor. En el caso específico de las hormigas, sin embargo, esta hipótesis podría ser aplicable a nivel de colonia, siempre que el tamaño de las obreras esté positivamente correlacionado con el tamaño de la colonia, y si el tamaño de la colonia más grande se correlaciona con capacidades termorreguladoras (Cushman *et al.* 1993).

### 1.3.2 Hipótesis de la Productividad Primaria (*Primary Productivity Hypothesis*)

Esta hipótesis, propuesta por Rosenzweig (1968) postula que el tamaño de los organismos aumenta en las áreas más productivas, ya que recursos más abundantes ayudarían a mantener tamaños de cuerpo mayores. Esto refleja el efecto de control de la disponibilidad de recursos y condiciones como la temperatura, la lluvia y la estación en la producción primaria sobre el tamaño corporal y el gasto energético (McNab 2010).

Rosenzweig (1968) propuso que la producción primaria neta de comunidades terrestres aumenta y la diversidad de especies disminuye con la latitud. El aumento en la producción primaria permitiría que las especies se vuelvan más abundantes o más grandes, lo que podría explicar por qué algunos animales ectotérmicos se ajustan a la regla de Bergmann (McNab 2010).

### 1.3.3 Hipótesis de la Resistencia a la Escasez (*Starvation Resistance Hypothesis*)

Según esta hipótesis tamaños corporales mayores serían seleccionados en áreas estacionales o impredecibles, porque organismos mayores tendrían mayores reservas de alimentos, lo que les permitiría sobrevivir por períodos de escasez de recursos más largos (Slavenko & Meiri 2015; Arnett & Gotelli 2003).

Las reservas de energía aumentan con el tamaño más rápido que la tasa metabólica, por lo que la resistencia a la escasez debería aumentar con el tamaño corporal (Cushman *et al.* 1993). Si la disponibilidad de alimentos disminuye a altas latitudes, la resistencia a la escasez podría promover tamaños de cuerpo mayores en altas latitudes (Arnett & Gotelli 2003).

Por lo tanto, esta hipótesis predice que los ambientes estacionales y/o impredecibles deben favorecer las especies de cuerpo grande sobre las especies de cuerpo pequeño. Cushman *et al.* (1993) discuten sin embargo que diferencias en el comportamiento forrajero, el uso del hábitat, el suministro de alimentos y el clima local harían que este padrón no sea absoluto, sino que en realidad especies de cuerpo grande deberían constituir una proporción mayor de taxones en las latitudes más altas.

## 1.4 MODELO DE ESTUDIO

Algunos pocos estudios han examinado si la regla de Bergmann se cumple en insectos sociales (Heinze *et al.* 2003). Dentro de ellos, pocos han sido los estudios que se han realizado específicamente para ensambles de hormigas, por lo que es escasa la información de si éstas siguen o no el padrón de tamaño corporal de acuerdo a la regla de Bergmann. Las hormigas, en la mayoría de los hábitats, son miembros dominantes de las comunidades terrestres (Cushman *et al.* 1993), por lo que el estudio de sus padrones de

distribución puede dar mucha información de las comunidades locales (Delabie *et al.* 2015). Entre algunos de los trabajos realizados está el de Cushman *et al.* (1993), quienes estudiaron ensambles de hormigas en Europa, viendo un padrón de tamaño corporal de hormigas obreras siendo gradualmente dominado por especies mayores en latitudes más altas. Kaspari & Vargo (1995) estudiaron la Regla de Bergmann para insectos sociales de Costa Rica y Panamá, tomando como unidad el superorganismo (tamaño de la colonia), y vieron que los tamaños de las colonias de hormigas tropicales son un décimo del tamaño promedio de especies templadas. Heinze *et al.* (2003) estudiaron la regla de Bergmann para una hormiga holártica, *Leptothorax acervorum* (Fabricius 1793), viendo que el tamaño corporal y la latitud están correlacionados. Sin embargo, Geraghty *et al.* (2007) testearon en hormigas del este de Norteamérica si tanto el tamaño corporal como el tamaño de la colonia de está relacionada con latitud y altitud, y sus resultados no soportan la regla de Bergmann.

Con estos trabajos vemos que, aún bajo distintos enfoques, la mayoría de las veces el tamaño corporal de las hormigas incrementa a medida que se encuentran en mayores latitudes, en concordancia con la regla de Bergmann. Sin embargo, todos estos trabajos están enfocados en especies pertenecientes a las subfamilias Formicinae y Myrmicinae principalmente, no habiendo registros de trabajos realizados exclusivamente para las hormigas poneromorfas o pertenecientes a la subfamilia Ponerinae, foco de este trabajo.

Las “poneromorfas” (*sensu* Bolton 2003) forman un amplio grupo parafilético de hormigas pertenecientes a seis subfamilias, con 55 géneros y 1611 especies descritas (AntWeb 2016). Este grupo corresponde a las diferentes tribus que juntas establecían la subfamilia Ponerinae en su antigua definición (Ponerinae *sensu lato*, *e.g.* Bolton 1990), y son consideradas basales dentro de la filogenia de hormigas (Delabie *et al.*

2015). Estas hormigas se distribuyen en todas las regiones zoogeográficas del mundo y ocupan una gran diversidad de nichos ecológicos, siendo frecuentemente más encontradas en áreas conservadas que en áreas antropizadas, y pudiendo llegar a representar hasta el 25% de la diversidad local de Formicidae en ambientes tropicales (Delabie *et al.* 2015).

Dentro de este grupo de poneromorfos, la subfamilia Ponerinae *sensu stricto* ha recibido históricamente mucha atención, por poseer las especies conocidas como “cazadoras primitivas”, así como por su morfología y biología (Delabie *et al.* 2015). Entre las subfamilias de hormigas, las poneríneas ocupan el cuarto lugar en riqueza, siendo la más rica dentro de las poneromorfos, con 47 géneros y cerca de 1195 especies (Bolton 2016), siendo nueve géneros endémicos de las Américas (Fernández 2003). Tienen distribución cosmopolita, pero principalmente tropical, con grupos de origen Paleotropical y Neotropical (Delabie *et al.* 2015). La subfamilia se divide en dos tribus: Platythyreini y Ponerini, clasificación actual hecha por Schmidt & Shattuck (2014). Según Bolton (1995), hay 348 especies descritas para el Neotrópico, casi la tercera parte de la fauna mundial de Ponerinae y el 15% de todas las especies de hormigas neotropicales.

Estas hormigas tienen una organización social relativamente simple y generalizada, además de diversos caracteres morfológicos, ecológicos y etológicos derivados (Delabie *et al.* 2015). Su morfología es variada, y su tamaño puede variar desde muy pequeñas (pocos milímetros) hasta las mayores hormigas vivientes (aproximadamente tres centímetros) (AntWeb 2016). Las operarias son parecidas entre sí, y no existe una casta de soldados como en otras hormigas (Fernández 2007; Delabie *et al.* 2015). También hay poca diferenciación entre las operarias y la reina, y la presencia de reproductoras con forma de operarias (ergatoides) o incluso operarias reproductoras (gamergantes) es común (Delabie *et al.* 2015). Las colonias son relativamente pequeñas comparadas con las de otras hormigas, los nidos son poco elaborados, usualmente localizados en la hojarasca,

madera en descomposición, bajo raíces o coberturas de vegetación o piedras, o en árboles (Delabie *et al.* 2015).

Son especies depredadoras, usualmente cazan solitariamente, pero algunas han desarrollado forrajeo en grupo, haciendo reclutamiento en *tandem running* (Fernández 2003; Fernández 2007); otras son oportunistas, aprovechando fuentes ricas en carbohidratos como nectarios o exudados de homópteros (Fernández 2003; Fernández 2007). Son encontradas desde depredadoras generalistas hasta especialistas extremas con respecto a la presa (Fernández 2007), lo que lleva a que cumplan una función reguladora de las poblaciones de muchos otros artópodos y a que puedan actuar como indicadores de la diversidad de los mismos (Delabie *et al.* 2015).

Dentro de los géneros estudiados en el presente trabajo, el género *Dinoponera* Roger tiene las hormigas de mayor tamaño, siendo también las mayores del mundo. Es un género con ocho especies conocidas, todas neotropicales. Nidifican en el suelo, y las colonias pueden variar de menos de diez individuos hasta más de 200 operarias (Delabie *et al.* 2015). El género *Mayaponera* Schmidt & Shattuck es monoespecífico, ya que su especie antes se consideraba del género *Pachycondyla* Smith. Son hormigas esbeltas y pequeñas (largo aproximado de cinco milímetros), que se distribuyen en Brasil al norte del estado de São Paulo. Hacen sus nidos en el suelo, madera en descomposición o bajo piedras, y son encontradas en ambientes de bosque, tanto conservado como deteriorado (Delabie *et al.* 2015). El género *Neoponera* Emery es exclusivamente Neotropical y tiene 57 especies. Son depredadoras con hábitos de forrajeo diversos y algunas especies hacen nidos poligínicos (Delabie *et al.* 2015). El género *Pachycondyla* Smith tiene 17 especies (según Bolton 2016) y 11 especies según Schmidt & Shattuck (2014). Su distribución es muy amplia, estando presentes en América, Asia y Europa. Son especies forestales que nidifican en el suelo (Delabie *et al.* 2015). El género *Simopelta*

Mann es Neotropical y tiene 21 especies, que normalmente son encontradas en bosques de montaña, entre 800 y 2000 metros de altitud, donde se adaptaron a un modo de vida nómada. Son depredadoras de otras hormigas, en especial *Pheidole* (Delabie *et al.* 2015). El género *Thaumatomyrmex* Mayr tiene 12 especies conocidas, todas Neotropicales. Tienen la cabeza más ancha que larga y ojos grandes y compuestos. Son depredadoras especializadas que hacen nidos de generalmente menos de diez individuos en el suelo, hojarasca, madera en descomposición o avisperos abandonados. Tienen grandes dientes mandibulares que los usan para “depilar” a sus presas una vez que las inmovilizan con su aguijón (Delabie *et al.* 2015).

Como fue visto anteriormente, existe una gran variación en el tamaño de cuerpo y la morfología de las especies de la subfamilia Ponerinae. Esta variación podría estar distribuida en un gradiente latitudinal, acompañando a la regla de Bergmann o siendo contrario a ésta. Asimismo, la variación podría estar también distribuida en ese gradiente para todos los demás atributos (no sólo el tamaño) que tienen relación directa con la ecología e historia de vida de estas hormigas.

## 2 OBJETIVO

El objetivo general de este trabajo es estudiar la relación existente entre el tamaño de cuerpo y de otros atributos morfológicos con la latitud en ensambles de hormigas. Para cumplir con tal fin, se establecen los siguientes objetivos específicos:

- describir el padrón de distribución de ensambles de hormigas de un clado de la subfamilia Ponerinae;
- obtener la distribución espacial de los tamaños corporales de dicho clado, buscando si existe un padrón de tamaño que vaya de acuerdo a la regla de Bergmann;
- obtener la distribución espacial de los tamaños de otros atributos morfológicos de dicho clado y ver si se comportan de igual manera al tamaño corporal;
- testear si el gradiente encontrado está de acuerdo con las hipótesis sugeridas como posibles mecanismos de explicación de este padrón.

### 3 MÉTODO

#### 3.1 GRUPO DE ESTUDIO

Se trabajó con 15 especies pertenecientes a la subfamilia Ponerinae *sensu* Schmidt & Shattuck (2014). El grupo fue definido según los clados propuestos por Schmidt (2013), que incluye especies de los géneros *Pachycondyla* Smith, *Dinoponera* Roger, *Simopelta* Mann y *Thaumatomyrmex* Mayr, exclusivamente Neotropicales. Las especies en cuestión son: *Neoponera aenescens* (Mayr 1870), *Neoponera fauveli* (Emery, 1895), *Neoponera marginata* (Roger 1861), *Neoponera commutata* (Roger 1860), *Neoponera carinulata* (Roger 1861), *Neoponera unidentata* (Mayr 1862), *Neoponera villosa* (Fabricius 1804), *Neoponera apicalis* (Latreille 1802), *Pachycondyla impressa* (Roger 1861), *Pachycondyla crassinoda* (Latreille 1802), *Pachycondyla harpax* (Fabricius 1804), *Dinoponera australis* Emery 1901, *Mayaponera constricta* (Mayr 1984), *Simopelta pergandei* (Forel 1909), *Thaumatomyrmex atrox* (Weber 1939). La elección de este grupo pasa por la seguridad de su monofilia y por ser un grupo con una cantidad tratable de especies. La adopción de un clado como objeto de estudio también es importante por la posibilidad de mensuración de la autocorrelación filogenética entre las especies estudiadas, lo que dimensionaría la importancia del componente histórico de la variación de los atributos.

#### 3.2 BANCO DE DATOS

##### 3.2.1 Datos filogenéticos

La filogenia, basada en datos moleculares, fue reconstruida usando los mismos genes utilizados en el trabajo de Schmidt & Shattuck (2014): *28S ribosomal RNA* (28S), *Carbomoylphosphate Synthase* (CAD), *Long-wavelength Rhodopsin* (LwRh) y *Wingless* (Wg). Todas las secuencias analizadas fueron obtenidas en la base de datos

virtual GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) y su código de depósito se encuentra en el Apéndice 1.

El alineamiento de las secuencias de cada uno de los genes fue generado por el programa Muscle (Edgar 2004), por disponer de un algoritmo de alineamiento más rápido que otros programas comunmente utilizados. La edición de las secuencias alineadas fue realizada con el programa Gblocks (Castresana 2000) en su servidor de Internet ([http://molevol.cmima.csic.es/castresana/Gblocks\\_server.html](http://molevol.cmima.csic.es/castresana/Gblocks_server.html)). Este paso busca excluir regiones donde el alineamiento de las secuencias es ambiguo y, si bien es este programa edita las secuencias de manera bastante restrictiva (Castresana 2000), en esta ocasión se optó por la edición menos severa, que incluye las opciones “*allow smaller final blocks*”, “*allow gap positions within the final blocks*” y “*allow less strict flanking positions*”. La utilización de este método de edición fue realizada para evitar la edición manual, sujeta a subjetividad. La selección del mejor modelo de evolución para cada uno de los genes fue realizada con el programa jModelTest (Posada 2008) con criterio AIC (*Akaike information criterion*), asumiendo tres esquemas diferentes de sustitución.

El análisis de Inferencia Bayesiana fue realizado en el programa MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003). Dos grupos de dos cadenas MCMC (*Markov chain Monte Carlo*) fueron analizadas por  $5 \times 10^6$  generaciones. Las topologías y los parámetros fueron muestreados cada 250 generaciones, y el 20% de los árboles (los 4000 primeros generados) fue descartado con el comando *burning*, objetivando el descarte de árboles subóptimos, característicos del inicio de las corridas de las cadenas de Markov (Ronquist & Huelsenbeck 2003).

La topología resultante del análisis no fue enraizada y su visualización se realizó con el programa TreeView (Page 1996).

### 3.2.2 Datos morfométricos

El tamaño de cuerpo y de los demás atributos de las hormigas operarias fue medido mediante fotografías, las cuales fueron obtenidas a través de las bases de datos AntWeb (<https://antweb.org>) y The Evergreen State College (<http://evergreen.edu/>). Se utilizaron sólo estas dos bases de datos por haber sido las únicas que contenían imágenes con escala de las especies trabajadas.

Para cada foto, con la utilización del programa ZEN 2.3 lite (<http://www.zeiss.com/microscopy/int/downloads/zen.html>) fueron realizadas tres medidas de cada uno de los siguientes rasgos: ancho de la cabeza, distancia interocular, largo de la cabeza, largo de la mandíbula, largo de Weber y ancho del pronoto (Figura 1). Estos atributos fueron elegidos por tener relación directa con la ecología de las hormigas (Tabla 1; ver Schofield *et al.* 2016).

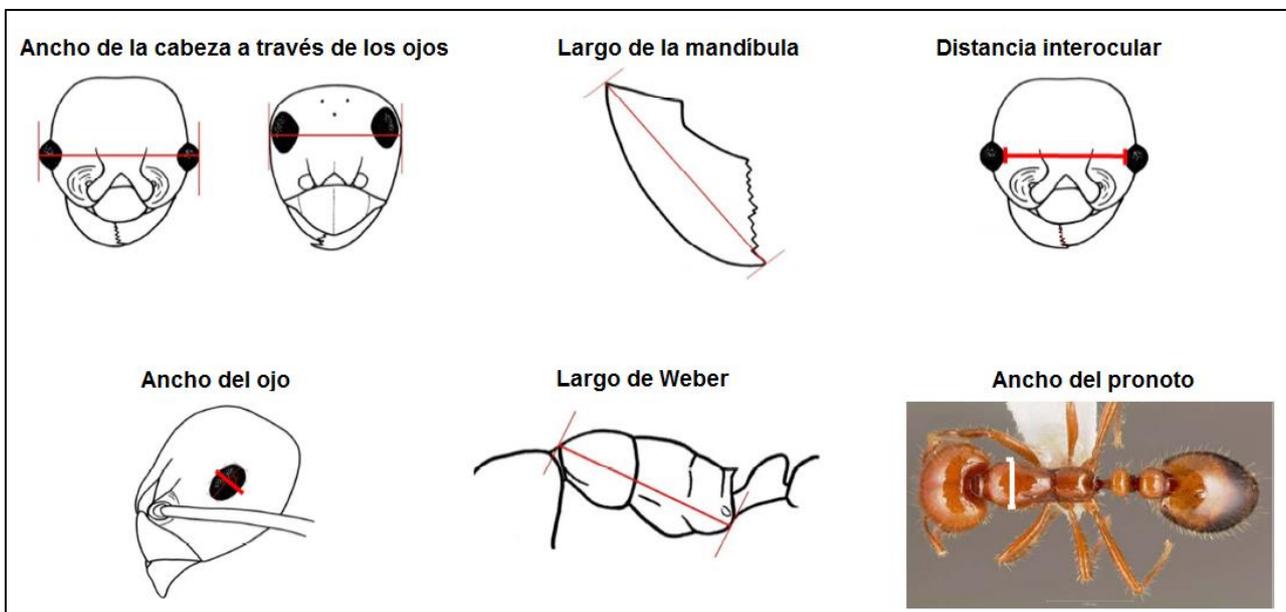


Figura 1: Esquema de las medidas realizadas en cada uno de los atributos. Modificado de Schofield *et al.* 2016.

La medida de cada atributo para cada especie fue calculada mediante una media aritmética de las tres medidas realizadas. Tal procedimiento se basa en la premisa

de que la variación espacial intraespecífica en el tamaño de cuerpo y de los atributos es menor en relación a la variación intraespecífica (Gaston et al. 2008; Ollala-Tarrága *et al.* 2009; Ollala-Tarrága *et al.* 2010).

Tabla 1: Significancia funcional de los atributos en hormigas cazadoras (Modificado de Schofiel *et al.* 2016)

ATRIBUTO	MEDIDA	SIGNIFICADO FUNCIONAL
Cabeza	Ancho y largo de la cabeza	Varía alométricamente al tamaño del cuerpo. Cabezas mayores estarían asociadas a estrategias predatorias, por permitir mayores mandíbulas
Mandíbula	Largo de la mandíbula	Mandíbulas más grandes permiten la captura de presas mayores
Ojo	Distancia interocular Ancho del ojo	Ojos están relacionados con capacidad y tipo de forrajeo
Mesosoma	Largo de Weber Ancho del pronoto	Indicadores del tamaño corporal y frecuentemente asociados con el uso de recursos

Se realizó también en el programa Past 3.14 (Hammer 1999-2016) un análisis de componentes principales (PCA) con todos los atributos medidos, con el objetivo de extraer una única variable morfológica que representase la variación de las especies estudiadas (el primer eje del PCA) y también ver si existía alguna variable que explicase el gradiente más que las otras.

### 3.2.3 Datos de distribución

Los datos de ocurrencia fueron obtenidos a través de los sitios web AntWeb (<https://www.antweb.org/>), Hymenoptera Online (<http://hol.osu.edu/>), SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/index?lang=pt>), GBIF (*Global Biodiversity Information Facility*; <http://www.gbif.org/occurrence/search>) y AntMap (<http://antmaps.org/>), y a través de contacto con Dr. Benoit Guenard (Universidad de Hong Kong), administrador del proyecto Antmaps.org, en comunicación directa.

Los mapas de distribución de todas las especies fueron realizados con el programa DIVA-GIS 7.5.0 (Hijmans 2012).

### 3.3 ANÁLISIS DE DATOS

#### 3.3.1 Señal filogenética

La señal filogenética es la tendencia de las especies a parecerse más entre sí que con un conjunto aleatorio de especies (Blomberg & Garland 2002). Medir esa señal o autocorrelación filogenética se hace necesario para evitar riesgos de pseudorreplicación ocasionado por la no independencia de las especies, que puede afectar el poder estadístico de métodos como regresiones, correlaciones y análisis de varianza en estudios de variación interespecífica (Diniz-Filho *et al.* 2012a). La estadística K (Blomberg *et al.* 2003) es una medida de señal filogenética, que se define como la relación entre dos razones: la observada (el error cuadrático medio de los datos derivados de la filogenia) y la esperada (los datos bajo la suposición de movimiento browniano de evolución del rasgo) (Blomberg *et al.* 2003). Por lo tanto, K varía entre 0 e infinito, siendo que cuando  $K=0$  no existe señal filogenética en el atributo, cuando  $K<1$  indica que las especies estrechamente relacionadas se parecen entre sí menos de lo esperado en el modelo de movimiento browniano de la evolución del rasgo, y un  $K>1$  significa que las especies estrechamente relacionadas son más parecidas de lo previsto por el modelo. En otras palabras, valores mayores de K sugieren efectos más fuertes de la señal filogenética. La principal ventaja de los enfoques basados en modelos como la estadística K, es que proporcionan un valor de referencia para la salida del movimiento browniano, mientras que los métodos estadísticos puros sólo indican si una pequeña o gran cantidad de señal está presente en los datos (Diniz-Filho *et al.* 2012a).

Para calcular los valores de K, una vez obtenido el árbol filogenético, éste

fue abierto a través de su archivo “.nex” en el programa R 3.3.1 (R Core Team 2016), junto con una matriz que contenía los valores de los logaritmos en base 10 de cada una de las medidas de los atributos para cada especie (ver Tabla 2).

Para ver la variación de los rasgos se realizó el método de regresión de autovectores filogenéticos (PVR, por sus siglas en inglés, Diniz-Filho *et al.* 1998). La idea general de PVR es modelar la variación en un rasgo en función de los vectores propios extraídos de una matriz de distancia filogenética, utilizando un Análisis de Coordenadas Principales (PCoA) (Diniz-Filho *et al.* 2014) mediante una regresión, en donde el valor del coeficiente de determinación ( $R^2$ ) expresa la relación entre el componente filogenético en los datos (Diniz-Filho *et al.* 2011), y los residuos representan la variación en el rasgo que es independiente de la filogenia (Bini *et al.* 2014). El PVR estima la señal filogenética de los atributos mediante la regresión del mismo con un conjunto de autovectores extraídos de la matriz de distancia filogenética, para dividir cada rasgo en un componente filogenético (P) y uno específico (S), que corresponde a los residuos del modelo y que puede interpretarse como la respuesta independiente (ecológica) de cada especie (Olalla-Tárraga *et al.* 2010; Diniz-Filho *et al.* 2011). La utilización de este análisis en el contexto del presente trabajo tiene como objetivo central el acceso a los valores de los residuos, lo que no es posible con la utilización de otros métodos, como por ejemplo el método K arriba citado.

Si bien este método ha sido criticado (ver Rohlf 2001) por causa de la selección de autovectores (bajo la explicación de que elegir ciertos autovectores y no toda la estructuración filogenética sesga los resultados, pero elegir todos los autovectores “satura” el modelo y produce un  $R^2$  de 1.0, por lo que está sujeto a errores de tipo I), es utilizado por ser un método con un enfoque relativamente simple y porque ha sido bien aplicado en diferentes estudios (ver Diniz-Filho *et al.* 2011; Diniz-Filho *et al.* 2012b) (Bini *et al.* 2014).

En nuestros análisis, el número de autovectores fue elegido con criterio de I Moran (ver ejemplo en Diniz-Filho *et al.* 2014).

Para los análisis se utilizaron los paquetes *ape* (Paradis 2016), *phytools* (Revell 2016) y *PVR* (Santos 2012) del programa R.

### 3.3.2 Estructuración espacial de los residuos (componente S de los análisis de PVR)

En el programa ArcGis 10.1 (ESRI 2013) se realizó un mapa con los puntos de ocurrencia de las especies. Este mapa fue dividido en hexágonos con tamaño de tres grados de distancia entre sus centroides, y para cada hexágono fue calculada la riqueza de especies, así como la media de los residuos de cada uno de los atributos de las especies presentes en dichos hexágonos. Residuos positivos implican en los atributos ser mayor a los esperados, así como residuos negativos implican en ser menor a lo esperado.

También se obtuvieron los datos de temperatura media anual y de estacionalidad de la temperatura, para testar la hipótesis del equilibrio térmico y de la resistencia a la escasez, respectivamente) con la resolución más baja (10 minutos) de la base de datos Bioclim (Hijmans *et al.* 2005) y de evapotranspiración potencial (como predictor de productividad, para testar la hipótesis de la productividad primaria) de la base de datos Global-PET (disponible en <http://www.cgiar-csi.org/data/global-aridity-and-pet-database>). Como medida de las variables climáticas para cada hexágono se usaron los valores correspondientes a los centroides.

Para testar las hipótesis fueron realizadas regresiones lineares simples, en el programa R 3.3.1 (R Core Team 2016), siendo la media de los residuos para cada variable morfológica en cada hexágono como variable dependiente y los siguientes predictores: la Regla de Bergmann se testó mediante una regresión de los residuos en cada hexágono con la latitud, la Hipótesis del Equilibrio Térmico se testó mediante regresión de

los residuos en cada hexágono con la temperatura media anual, la Hipótesis de la productividad primaria se testó mediante una regresión de los residuos en cada hexágono con la evapotranspiración, y la Hipótesis de la resistencia a la escasez se testó mediante la regresión con la estacionalidad de la temperatura.

## 4 RESULTADOS

### 4.1 MEDIDAS DE LOS ATRIBUTOS

Fueron medidas entre dos y ocho fotos por especie, sumando un total de 64 fotos. Especies como *D. australis*, *N. fauveli*, *N. commutata* y *N. marginata* fueron las menos representadas por fotos (dos fotos de cada especie), mientras que *P. harpax*, *T. atrox* y *N. unidentata* fueron las más representadas (ocho, siete y siete fotos respectivamente).

Las medias aritméticas de los atributos de cada especie y su logaritmo en base 10 se pueden ver en la Tabla 2.

Tabla 2: Medidas en milímetros, y su logaritmo en base 10, de cada atributo en todas las especies.

ESPECIE	ATRIBUTOS													
	Ancho cabeza		Largo cabeza		Distancia interocular		Largo de la mandíbula		Ancho del ojo		Largo de Weber		Ancho del pronoto	
	(mm)	log10	(mm)	log10	(mm)	log10	(mm)	log10	(mm)	log10	(mm)	log10	(mm)	log10
<i>Neoponera aenescens</i>	2,282	0,358	2,366	0,374	1,718	0,235	1,547	0,190	0,338	-0,471	3,347	0,525	1,199	0,079
<i>Neoponera fauveli</i>	2,101	0,322	2,419	0,384	1,597	0,203	1,577	0,198	0,309	-0,510	4,008	0,603	1,323	0,122
<i>Neoponera marginata</i>	1,911	0,281	2,254	0,353	1,275	0,106	1,275	0,106	0,254	-0,595	3,185	0,503	1,336	0,126
<i>Neoponera commutata</i>	3,022	0,480	3,631	0,560	2,373	0,375	2,909	0,464	0,560	-0,252	5,328	0,727	2,246	0,351
<i>Neoponera carinulata</i>	1,397	0,145	1,454	0,163	1,026	0,011	0,892	-0,049	0,247	-0,608	2,097	0,322	0,961	-0,017
<i>Neoponera unidentata</i>	1,516	0,181	1,553	0,191	1,117	0,048	1,037	0,016	0,269	-0,570	2,388	0,378	1,086	0,036
<i>Neoponera villosa</i>	2,786	0,445	2,901	0,462	1,893	0,277	2,105	0,323	0,412	-0,385	4,557	0,659	1,859	0,269
<i>Neoponera apicalis</i>	2,552	0,407	2,706	0,432	1,468	0,167	1,942	0,288	0,595	-0,225	4,273	0,631	1,378	0,139
<i>Pachycondyla impressa</i>	2,796	0,447	2,857	0,456	2,212	0,345	1,896	0,278	0,378	-0,422	4,132	0,616	1,849	0,267
<i>Pachycondyla crassinoda</i>	3,418	0,534	3,512	0,546	2,672	0,427	2,324	0,366	0,499	-0,302	5,112	0,709	2,157	0,334
<i>Pachycondyla harpax</i>	1,794	0,254	1,817	0,259	1,446	0,160	1,139	0,056	0,238	-0,624	2,662	0,425	1,205	0,081
<i>Dinoponera australis</i>	4,598	0,663	4,624	0,665	3,241	0,511	3,390	0,530	0,715	-0,146	7,154	0,855	3,026	0,481
<i>Mayaponera constricta</i>	1,205	0,081	1,481	0,170	0,925	-0,034	0,960	-0,018	0,164	-0,786	2,375	0,376	0,865	-0,063
<i>Simopelta pergandei</i>	0,632	-0,199	0,758	-0,120	0,580	-0,237	0,434	-0,363	0,045	-1,347	1,039	0,017	0,450	-0,347
<i>Thaumatomyrmex atrox</i>	0,842	-0,074	0,691	-0,161	0,621	-0,207	0,787	-0,104	0,149	-0,826	1,074	0,031	0,517	-0,287

Los resultados del PCA (Tabla 3) no indicaron que algún atributo tuviese mayor estructuración que los demás. Si bien primer eje del PCA explica el 92% de la variación, todos los *loadings* son bastante similares.

Tabla 3: Valores de variación de los ejes del PCA

EJE (PC)	Variación (%)
1	96.242
2	2.236
3	0.680
4	0.460
5	0.275
6	0.066
7	0.040

Tabla 4: valores de *loading* de los atributos en el primer eje de PCA

ATRIBUTO	<i>Loading</i> (PC1)
Ancho cabeza	0.384
Largo cabeza	0.381
Distancia interocular	0.377
Largo mandíbula	0.378
Ancho ojo	0.364
Largo Weber	0.381
Ancho pronoto	0.381

## 4.2 ANÁLISIS FILOGENÉTICO

### 4.2.1 Hipótesis filogenética

La Figura 2 muestra la topología no enraizada resultante del análisis de datos moleculares. Fueron analizadas 14 secuencias con un total de 867 sitios para el gen 28S, 13 secuencias con 2545 sitios para el gen CAD, 15 secuencias con 554 sitios para el gen LwRh y 15 secuencias con 413 sitios para el gen Wg. Los modelos de evolución seleccionados por el criterio AIC fueron GTR+I para los genes 28S y Wg, y HKY+I para los genes CAD y LwRh. Los agrupamientos encontrados por Schmidt & Shattuck (2014) también fueron encontrados aquí, y los soportes son altos. Es posible asumir entonces que esta es una buena hipótesis para medir el efecto de la filogenia en los atributos medidos.

### 4.2.2 Señal filogenética

Las medidas de señal filogenética para todos los atributos se muestran en la Tabla 3. Todos los atributos medidos están poco conservados en la filogenia ( $K < 1$ ).

Dentro de éstos, el tamaño de la mandíbula fue quien presentó un valor de K no significativo (Tabla 4) y el menor PVR (Tabla 5).

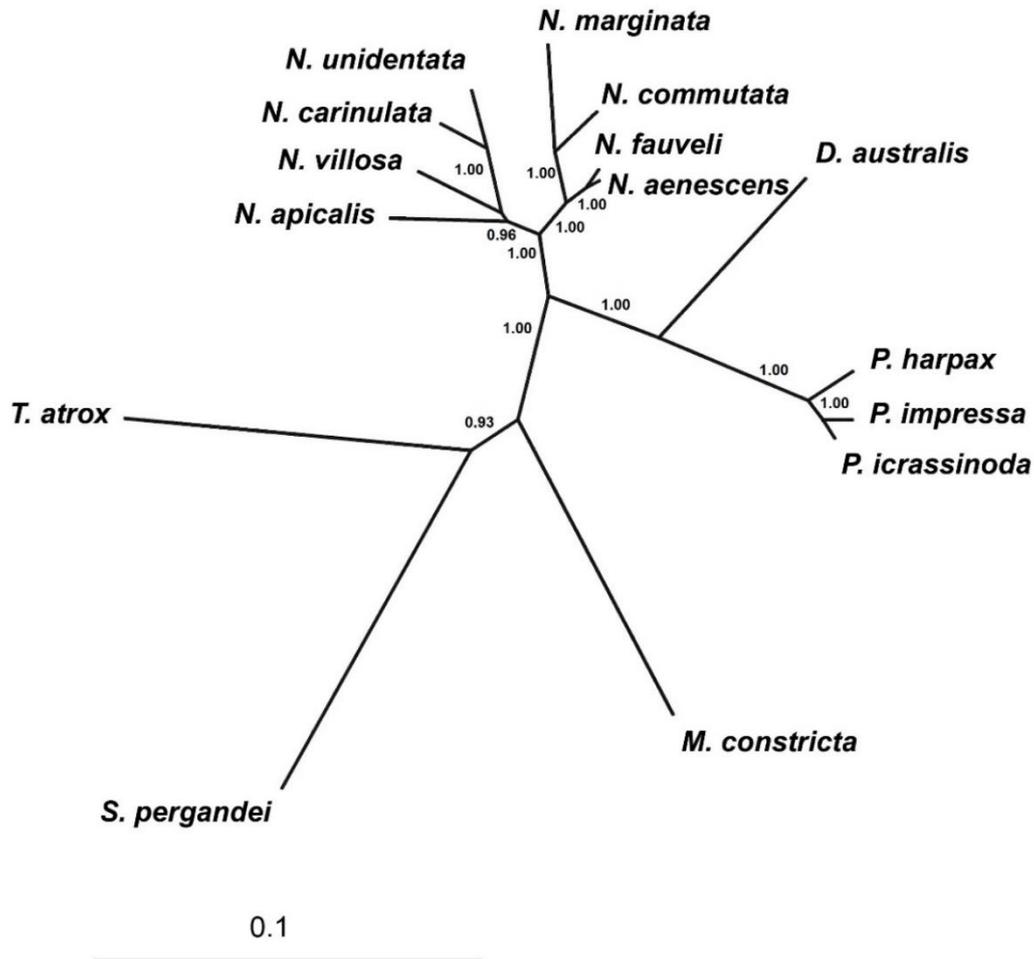


Figura 2: Topología no enraizada de las especies utilizadas en este trabajo.

Tabla 5: Valores de las señales filogenéticas para cada atributo medido a través del parámetro K y respectivos valores de p.

ATRIBUTO	K	P
Largo de la cabeza	0,885	0,018
Ancho de la cabeza	0,884	0,024
Ancho del pronoto	0,794	0,029
Largo de Weber	0,816	0,033
Ancho del ojo	0,852	0,020
Largo de la mandíbula	0,636	0,089
Distancia interocular	0,857	0,028
PCA	0,822	0,029

Tabla 6: valores de los residuos del análisis de PVR (componente específico) para cada atributo en cada especie, realizados a partir del logaritmo en base 10 de los valores de los atributos y del PCA.

ESPECIES	RESIDUOS DE LOS ATRIBUTOS							PCA
	Ancho cabeza	Largo cabeza	Distancia interocular	Largo de la mandíbula	Ancho del ojo	Largo de Weber	Ancho del pronoto	
<i>Neoponera aenescens</i>	0.028	0.007	0.054	-0.052	-0.071	-0.070	-0.065	-0.028
<i>Neoponera fauveli</i>	-0.009	0.016	0.022	-0.044	-0.111	0.007	-0.022	0.029
<i>Neoponera marginata</i>	-0.061	-0.028	-0.083	-0.157	-0.227	-0.116	-0.029	-0.798
<i>Neoponera commutata</i>	0.142	0.183	0.189	0.208	0.127	0.116	0.201	2.107
<i>Neoponera carinulata</i>	-0.195	-0.217	-0.176	-0.308	-0.235	-0.293	-0.170	-2.263
<i>Neoponera unidentata</i>	-0.160	-0.189	-0.140	-0.245	-0.198	-0.238	-0.117	-1.773
<i>Neoponera villosa</i>	0.112	0.092	0.094	0.078	0.009	0.060	0.124	1.156
<i>Neoponera apicalis</i>	0.075	0.063	-0.016	0.044	0.171	0.033	-0.006	0.736
<i>Pachycondyla impressa</i>	-0.032	-0.028	-0.025	0.139	0.137	0.140	-0.026	-0.345
<i>Pachycondyla crassinoda</i>	0.057	0.063	0.059	0.228	0.256	0.233	0.042	0.649
<i>Pachycondyla harpax</i>	-0.219	-0.220	-0.203	-0.082	-0.066	-0.051	-0.207	-2.463
<i>Dinoponera australis</i>	0.274	0.260	0.241	0.384	0.401	0.370	0.277	3.044
<i>Mayaponera constricta</i>	0.065	0.130	0.053	0.023	0.049	0.106	0.095	1.067
<i>Simopelta pergandei</i>	-0.082	-0.026	-0.032	-0.223	-0.360	-0.139	-0.061	-1.030
<i>Thaumatomyrmex atrox</i>	0.004	-0.105	-0.036	0.007	0.117	-0.157	-0.037	-0.088

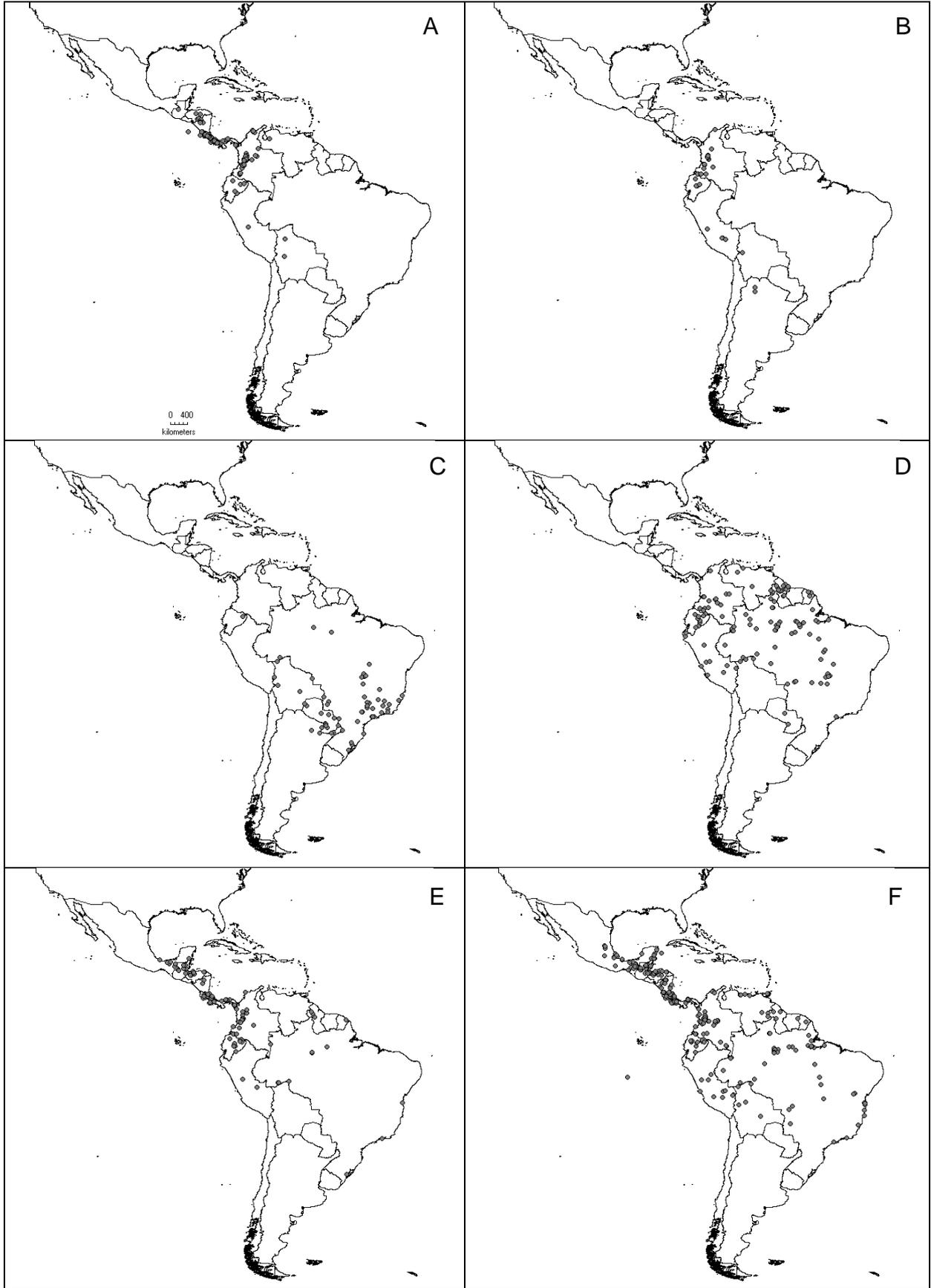
## 4.3 ANÁLISIS ESPACIALES

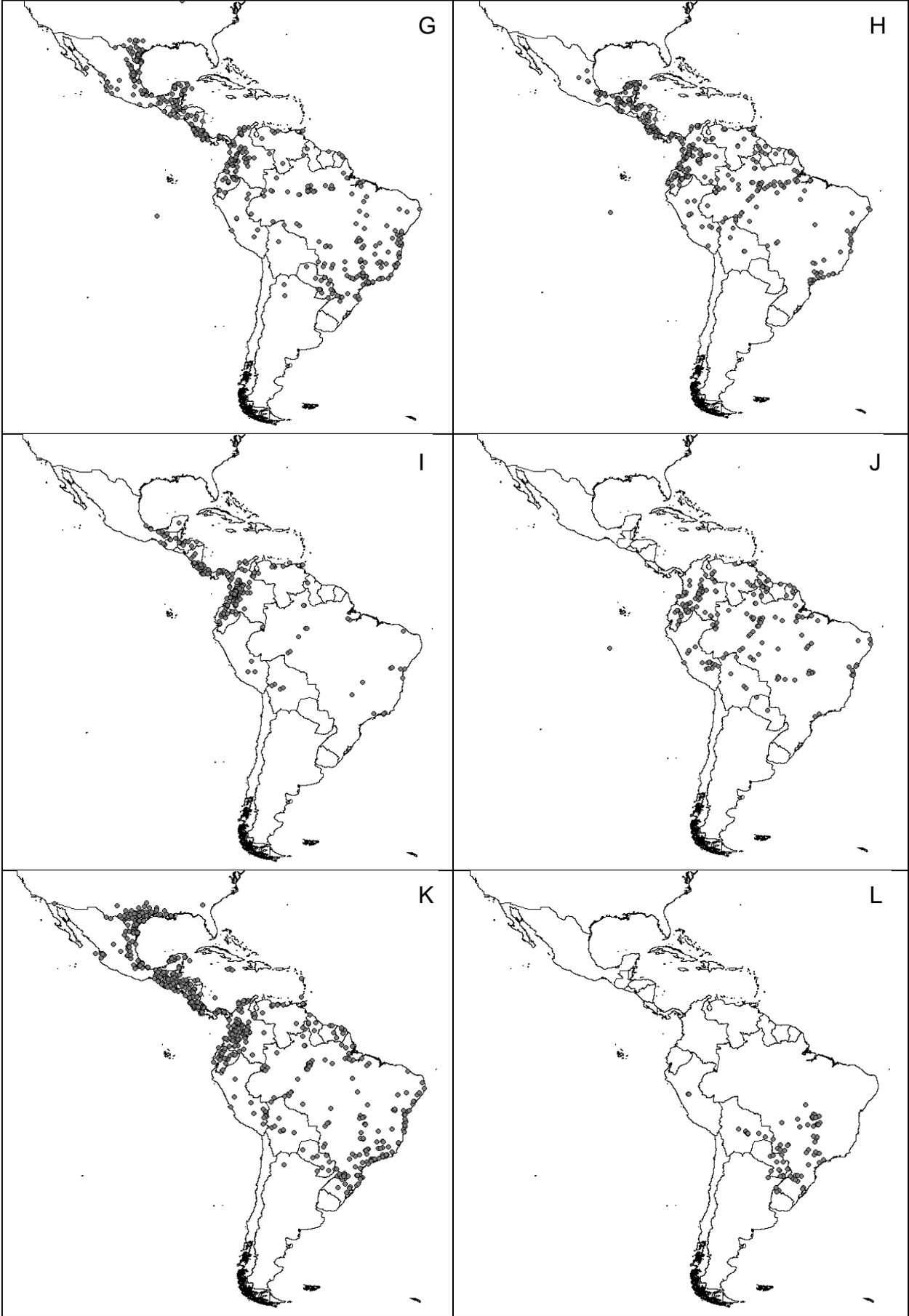
### 4.3.1 Distribución de las especies

Fueron obtenidos un total de 11634 puntos de ocurrencia para las 15 especies trabajadas. La cantidad de puntos para cada especie puede verse en la Tabla 7. Además, la Figura 3 muestra la distribución de cada especie a lo largo del Neotrópico.

Tabla 7: Número de puntos de distribución encontrado por especie.

Especie	Puntos de distribución
<i>Pachycondyla harpax</i>	5258
<i>Neoponera apicalis</i>	1569
<i>Mayaponera constricta</i>	1168
<i>Pachycondyla impressa</i>	740
<i>Neoponera villosa</i>	659
<i>Pachycondyla crassinoda</i>	524
<i>Neoponera unidentata</i>	523
<i>Neoponera aenescens</i>	374
<i>Neoponera carinulata</i>	247
<i>Neoponera commutata</i>	144
<i>Dinoponera australis</i>	119
<i>Simopelta pergandei</i>	111
<i>Thaumatomyrmex atrox</i>	82
<i>Neoponera marginata</i>	73
<i>Neoponera fauveli</i>	43





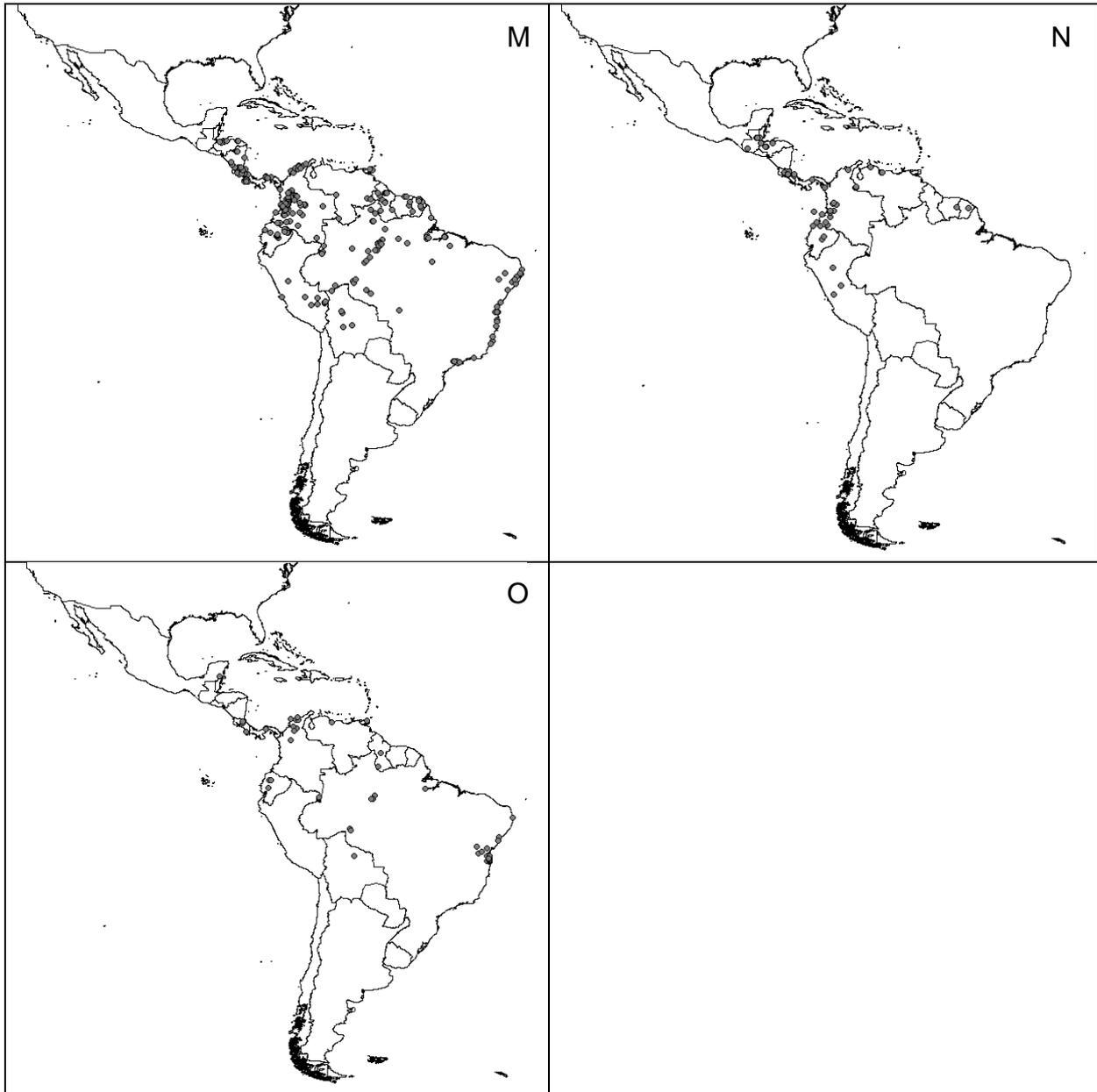


Figura 3: Puntos de ocurrencia de cada una de las especies para la región Neotropical. (A) *Neoponera aenescens* (B) *N. fauveli* (C) *N. marginata* (D) *N. commutata* (E) *N. carinulata* (F) *N. unidentata* (G) *N. villosa* (H) *N. apicalis* (I) *Pachycondyla impressa* (J) *P. crassinoda* (K) *P. harpax* (L) *Dinoponera australis* (M) *Mayaponera constricta* (N) *Simopelta pergandei* (O) *Thaumatomyrmex atrox*.

#### 4.3.2 Análisis espacial de los residuos

La Figura 4 muestra la frecuencia de riqueza de especies y su distribución espacial en todos los hexágonos trabajados. No hubo ningún caso en que todas las especies o 14 de las 15 coincidieran en un mismo hexágono. De los 348 hexágonos obtenidos para el mapa, el 42% de éstos no obtuvo ocurrencia de ninguna especie, el 53% tuvieron de una a diez especies, y el 4% entre 10 y 13 especies por hexágono.

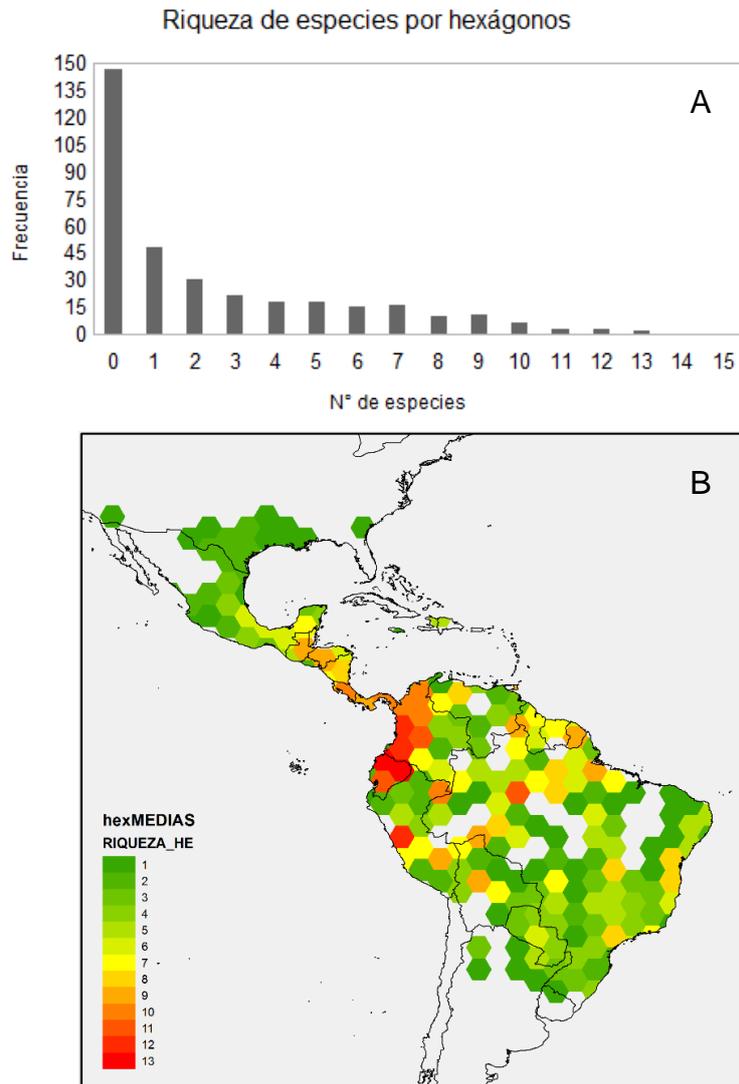


Figura 4: (A) Frecuencia de riqueza de especies por hexágono (B) Distribución de la riqueza de especies por hexágono en el espacio.

Las regresiones entre las medias de los residuos de los atributos de las especies encontradas en cada hexágono y las variables climáticas (Figuras 5 a 8) son resumidas en la Tabla 7. Nótese que las regresiones entre el largo de mandíbula y el largo de Weber con la latitud, el ancho del ojo con la evapotranspiración potencial, y el largo de Weber con la estacionalidad de la temperatura dieron resultados no significativos.

La distribución espacial de las medias de cada uno de los atributos, y de los residuos del PCA, por hexágono en el espacio, está representada en la Figura 9.

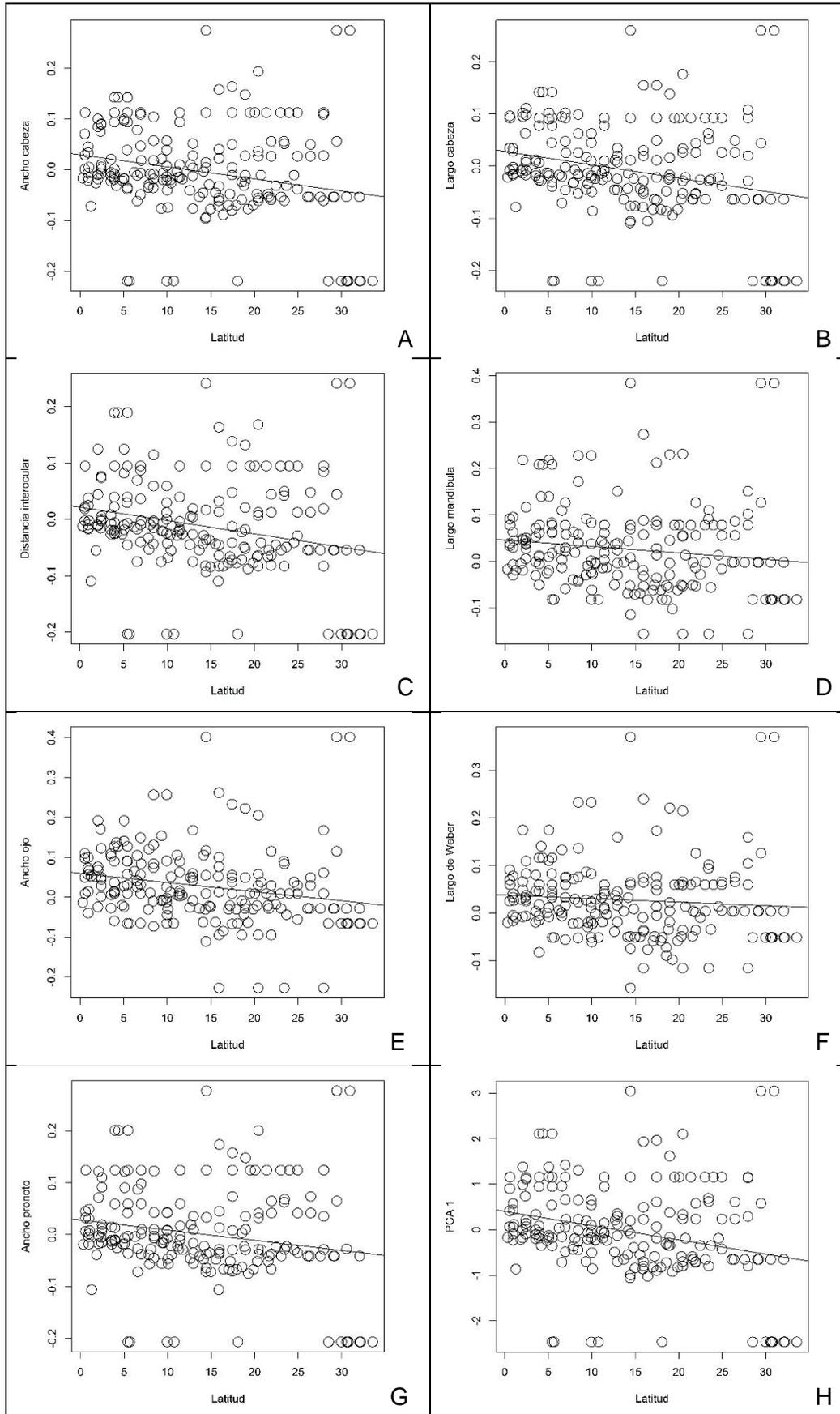


Figura 5: Regresiones de los residuos de cada uno de los atributos, por hexágono y la latitud: (A) Ancho de la cabeza (B) Largo de la cabeza (C) Distancia interocular (D) Largo de la mandíbula (E) Ancho del ojo (F) Largo de Weber (G) Ancho del pronoto (H) PCA.

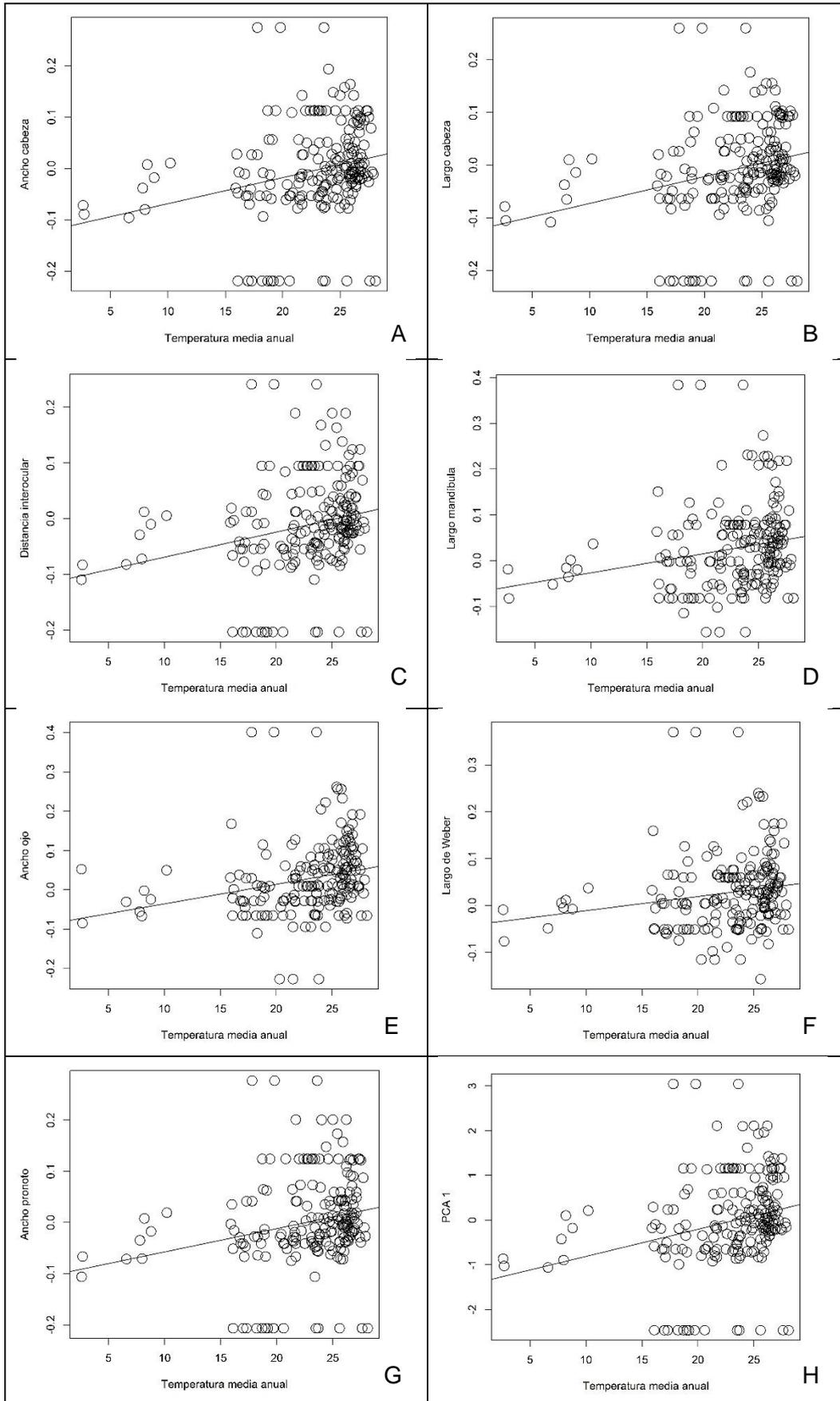


Figura 6: Regresiones de los residuos de cada uno de los atributos, por hexágono y la temperatura media anual: (A) Ancho de la cabeza (B) Largo de la cabeza (C) Distancia interocular (D) Largo de la mandíbula (E) Ancho del ojo (F) Largo de Weber (G) Ancho del pronoto (H) PCA.

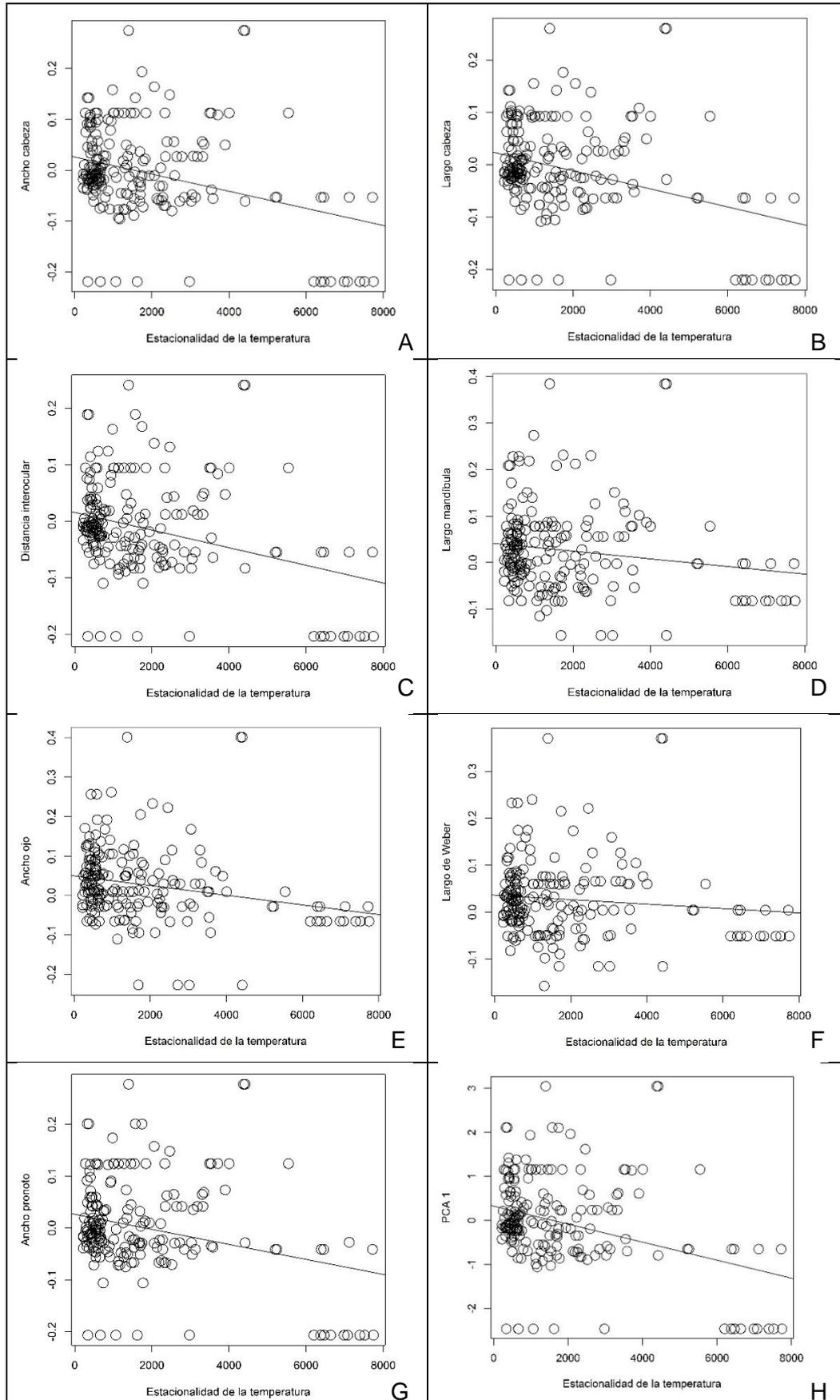


Figura 7: Regresiones de los residuos de cada uno de los atributos, por hexágono y la estacionalidad de la temperatura: (A) Ancho de la cabeza (B) Largo de la cabeza (C) Distancia interocular (D) Largo de la mandíbula (E) Ancho del ojo (F) Largo de Weber (G) Ancho del pronoto (H) PCA.

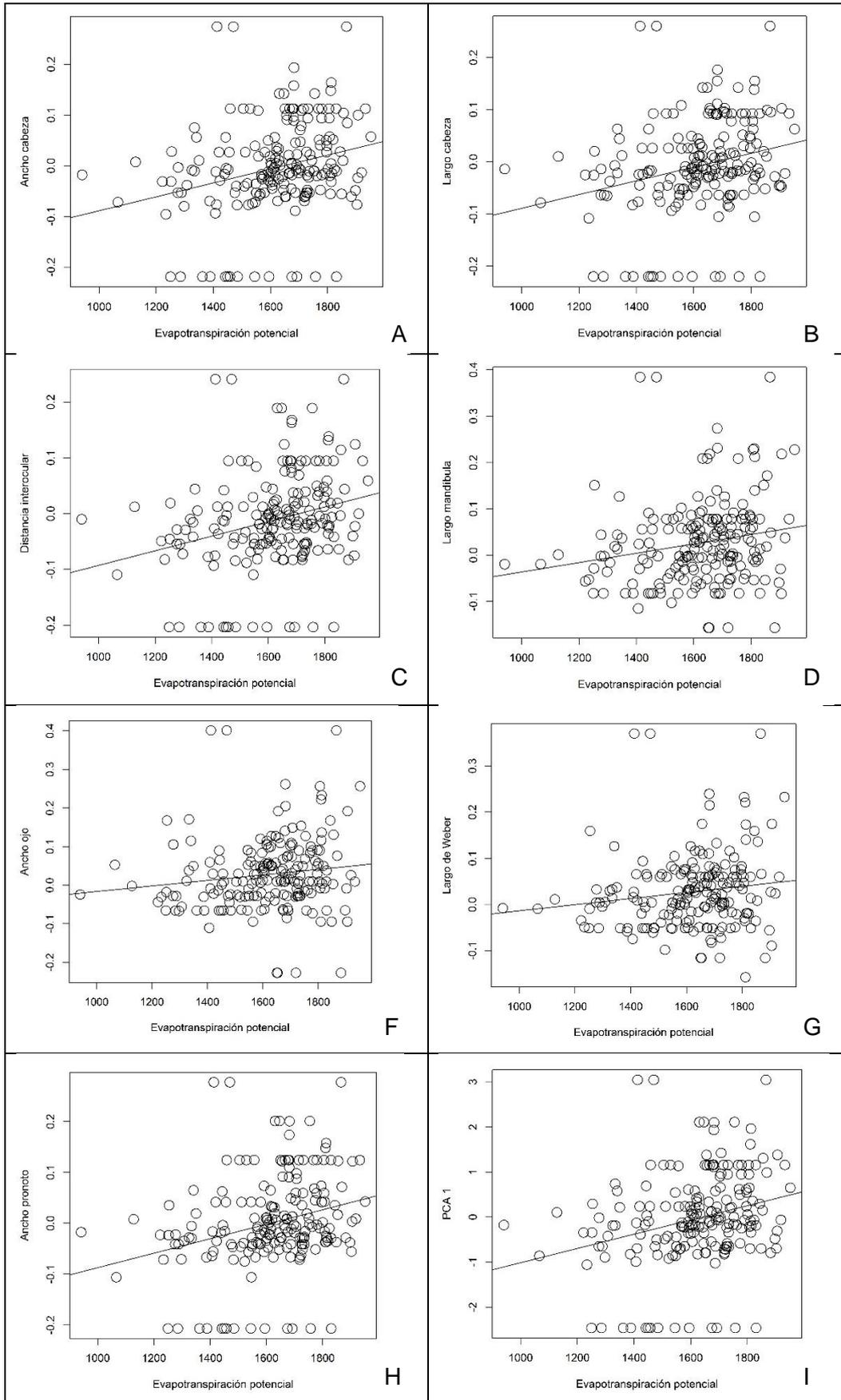
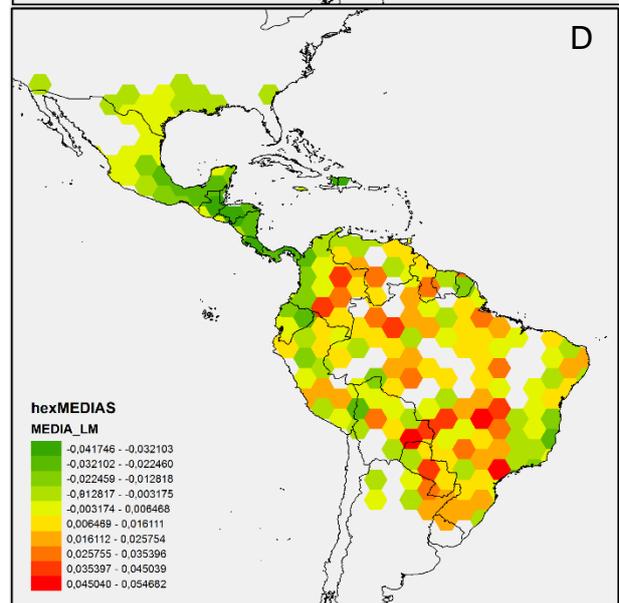
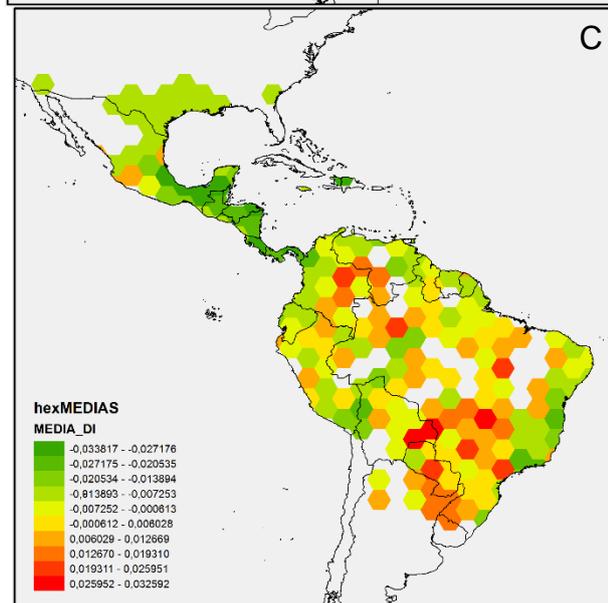
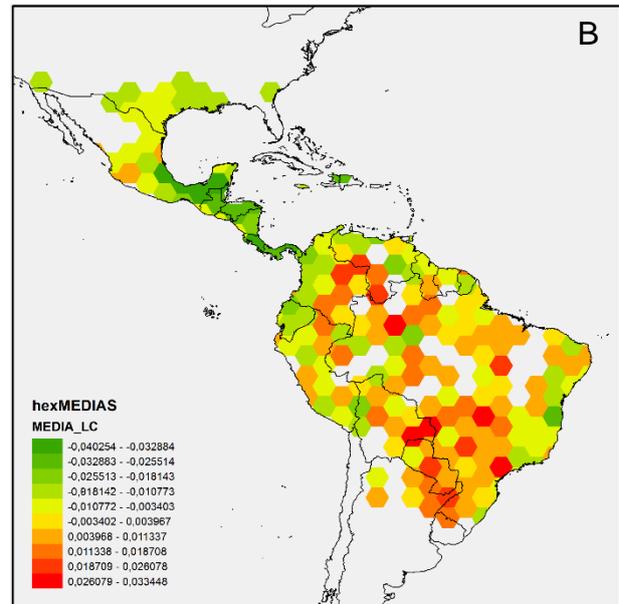
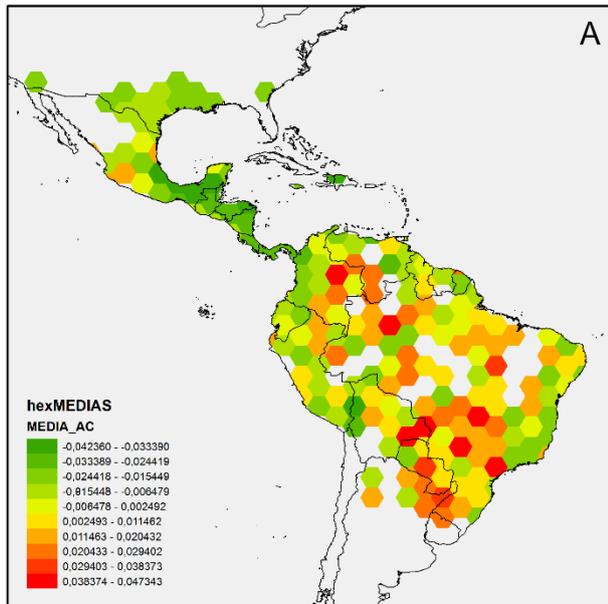


Figura 8: Regresiones de los residuos de cada uno de los atributos, por hexágono y la evapotranspiración potencial: (A) Ancho de la cabeza (B) Largo de la cabeza (C) Distancia interocular (D) Largo de la mandíbula (E) Ancho del ojo (F) Largo de Weber (G) Ancho del pronoto (H) PCA.

Tabla 8: Valores de las regresiones entre los atributos y las variables climáticas. \*P<0,5; \*\*P<0,01; \*\*\*P<0,001; valores sin códigos no son significativos.

ATRIBUTO	VARIABLE							
	Latitud		Temperatura media anual		Estacionalidad de la temperatura		Evapotranspiración potencial	
	R <sup>2</sup>	t	R <sup>2</sup>	t	R <sup>2</sup>	t	R <sup>2</sup>	t
Ancho cabeza	0,055	-3,338**	0,063	3,598***	0,104	-4,731***	0,068	3,765***
Largo cabeza	0,066	-3,685***	0,066	3,692***	0,114	-4,980***	0,066	3,684***
Distancia interocular	0,061	-3,542***	0,056	3,393***	0,101	-4,655***	0,071	3,835***
Largo de la mandíbula	0,019	-1,925	0,043	2,948**	0,025	-2,231*	0,037	2,741**
Ancho del ojo	0,049	-3,152**	0,059	3,465***	0,053	-3,295**	0,018	1,884
Largo de Weber	0,007	-1,150	0,029	2,412*	0,011	-1,443	0,021	2,026*
Ancho del pronoto	0,037	-2,716**	0,050	3,197**	0,076	-3,990***	0,073	3,887***
PCA	0,073	-3,892***	0,069	3,787***	0,118	-5,088***	0,070	3,804***



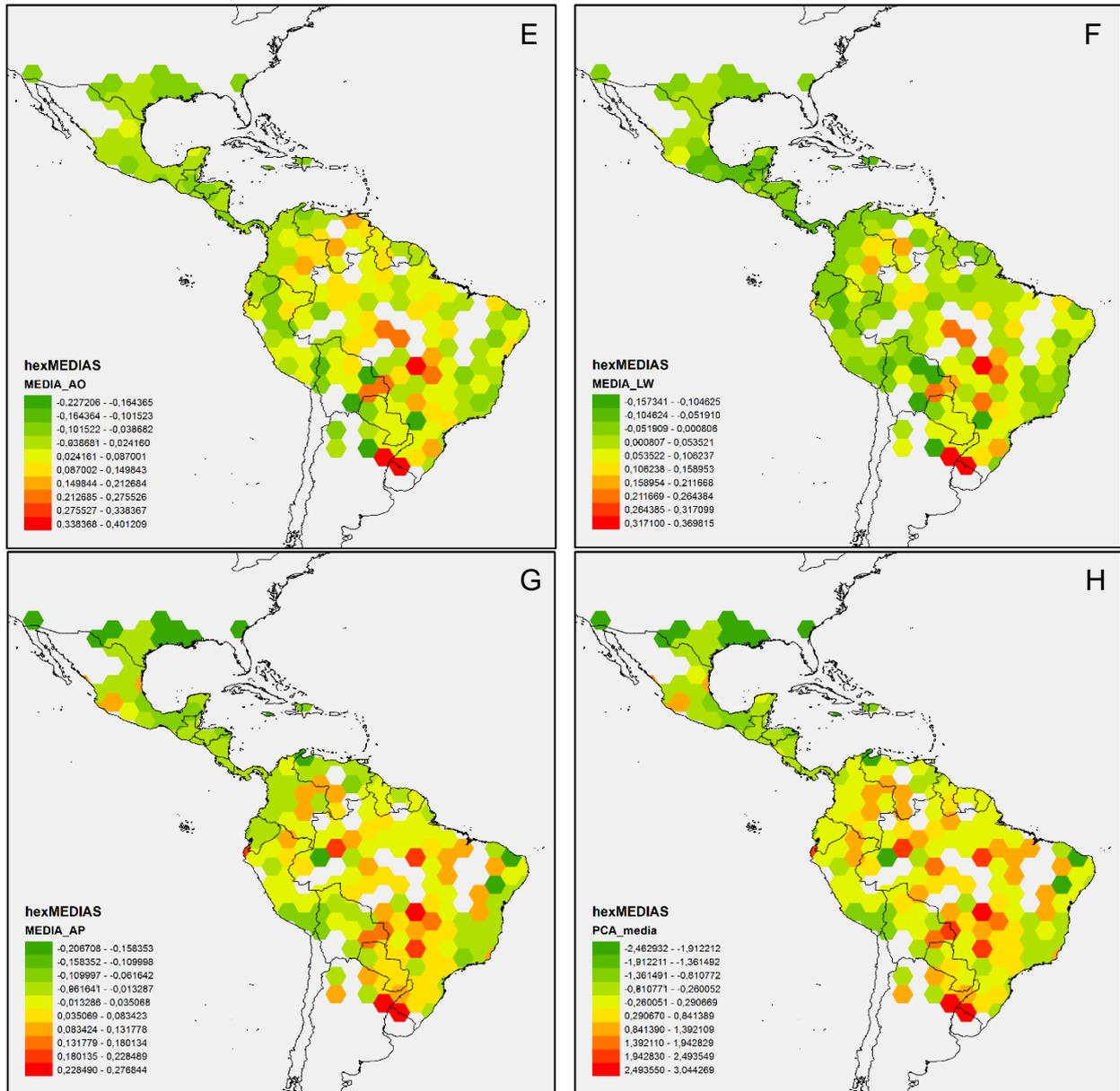


Figura 9: Distribución de la media de los residuos de cada uno de los atributos a lo largo del gradiente latitudinal: (A) Ancho de la cabeza (B) Largo de la cabeza (C) Distancia interocular (D) Largo de la mandíbula (E) Ancho del ojo (F) Largo de Weber (G) Ancho del pronoto (H) Todos los atributos juntos

## 5 DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos indican que existe variación del tamaño de cuerpo y de los otros atributos en el espacio geográfico. Estudiar padrones morfológicos en amplia escala teniendo en cuenta varios atributos, y no sólo el tamaño de cuerpo como un todo, resulta importante en estudios de este tipo, ya que los diferentes atributos, por representar diferentes funciones en el organismo, podrían tener padrones latitudinales que no necesariamente acompañen el tamaño del cuerpo, respondiendo a presiones más específicas. Los datos de estructuración espacial sugieren un padrón contrario a la Regla de Bergmann, aunque ligeramente diferente para cada atributo. Este resultado es contrario a los obtenidos por Cushman *et al.* (1993), Kaspari & Vargo (1995) y Heinze *et al.* (2003), quienes encontraron padrones en concordancia con la regla de Bergmann para hormigas con estructuras coloniales complejas.

Las especies estudiadas están distribuidas de manera muy heterogénea en la región Neotropical, siendo que la mayoría se encuentra en latitudes bajas (Figura 4). Además de mayor cantidad de especies, coincidentemente las especie presentes en las zonas de baja latitud son aquellas que, en general, tienen más puntos de ocurrencia registrados (Tabla 6). Estas diferencias pueden ser puramente ecológicas (poblaciones mayores y más densas), o podrían tener influencia de esfuerzos de colecta totalmente diferentes entre las diferentes regiones, sabiendo que existen sesgos pronunciados en el conocimiento de la fauna tropical y llevando a déficits del tipo Linneano, Wallaceano y Hutchinsoneano (Oliveira *et al.* 2016), ya que, a pesar de la abundancia, la riqueza y la importancia ecológica de los insectos, los patrones de distribución siguen siendo desconocidos para la mayoría de los grupos, lo que crea serias dificultades para evaluar los patrones macroecológicos y los factores subyacentes (Diniz-Filho *et al.* 2010). Además, estudiar distribución de especies sólo con base de datos implica en aceptar que los datos

muchas veces son incompletos o están sesgados a ciertas regiones (Ferro & Flick 2015).

Los análisis espaciales de los tamaños de los atributos no soportan la Regla de Bergmann para las especies estudiadas. El gradiente encontrado es inverso a lo esperado para la regla en todos los atributos, por lo que el opuesto a la Regla de Bergmann (*Converse Bergmann's Rule*) sería verificado. Esta tendencia fue soportada en el test de la Hipótesis de la productividad primaria, ya que tamaños mayores se observaron en los ambientes más productivos y éstos están en bajas latitudes. Una posible explicación para tal es que tamaños mayores pueden ser observados en ambientes más productivos debido a que esto permite un mayor acceso a los recursos y mayores posibilidades de defenderlos (Rosenzweig 1968; McNab 2010; Delabie *et al.* 2015).

Los resultados del test de la Hipótesis del equilibrio térmico pueden ser controversiales, ya que según esta hipótesis dos mecanismos contrarios podrían explicar dos padrones contrarios (Azócar *et al.* 2016). En este caso, tamaños de cuerpo mayores son observados en ambientes con mayor temperatura media anual (contrario a la regla de Bergmann), lo que podría indicar que las especies estudiadas sean organismos con muy poca capacidad de termorregulación (o sea, termoconformadores), lo que les implicaría en tiempos mayores de calentamiento debido a la menor relación superficie volumen (Cushman *et al.* 1993)). También, como ya fue visto, Cushman *et al.* (1993) discuten que la termorregulación por sí sola no podría explicar totalmente las tendencias latitudinales en ectotermos, ya que la tasa de ganancia de calor y la de pérdida son igualmente importantes en las presiones selectivas sobre los organismos. Este resultado, sin embargo, soporta el padrón contrario a la Regla de Bergmann.

La hipótesis de la resistencia a la escasez no es soportada como mecanismo de explicación al padrón encontrado. Esta hipótesis sugiere que tamaños de cuerpos mayores serían encontrados en ambientes más estacionales, y sin embargo en

este trabajo el gradiente encontrado fue el inverso, con cuerpos aumentando a medida que disminuye la estacionalidad (es decir, en latitudes más bajas). En el trabajo de Cushman *et al.* (1993) se discute que este padrón no es absoluto, ya que dependería mucho de la biología de las especies y de las condiciones a escala local, por lo que explicaría por qué los resultados no van de acuerdo a hipótesis que consideran escalas geográficas amplias.

Una posible explicación para que organismos menores sean encontrados en mayores latitudes, podría tener que ver con la influencia que ejercen la duración de las estaciones (es decir la estacionalidad) y la disponibilidad de recursos sobre el tiempo de desarrollo de los organismos y, por lo tanto, su tamaño final. Chown & Klok (2003) sugirieron que la duración de la estación de crecimiento tiene una influencia importante en el tamaño debido a la disponibilidad de recursos, lo que resultaría en una disminución de los tamaños de cuerpo con la disminución de la temperatura (y el aumento de latitud), y sin embargo tiempos de desarrollo y generaciones más cortas en relación a la duración de las estaciones permitirían que los recursos estuviesen disponibles por más tiempo. Esta disminución en el tiempo de desarrollo llevaría entonces a tamaños de cuerpo menores. Para artrópodos este mecanismo, sin embargo, no siempre es corroborado. Chown & Klok (2003) estudiaron gorgojos y encontraron diferencias en las respuestas dependiendo del lugar estudiado y de si los análisis eran realizados intra o interespecíficamente. En un estudio realizado con hormigas león (Neuroptera: Myrmeleontidae) por Arnett & Gotteli en 1999 se vio que la disponibilidad de recursos, y no la temperatura, tiene mayor influencia en el tiempo de crecimiento y tamaño corporal de estos organismos. En su estudio experimental se vio que organismos de latitudes más altas suprimían su crecimiento debido a la escasez de recursos. Los autores concluyen que los gradientes geográficos de disponibilidad de recursos pueden ser tan importantes como los gradientes de temperatura para controlar el crecimiento y tamaño de cuerpo en organismos ectotérmicos (Arnett & Gotteli 1999).

Considerando el modelo estudiado en este trabajo, que son hormigas cazadoras, la disponibilidad de recursos es equivalente a la disponibilidad de sus presas (es decir, principalmente pequeños invertebrados), por lo que la biología y la fenología de éstos últimos también influiría en el tamaño final de las hormigas. La dinámica de las presas en este caso es determinante en la disponibilidad de recursos, y hay mucha evidencia que sugiere una gran fluctuación de la abundancia de artrópodos en ambientes estacionales (Williams 1939; Miyata *et al.* 2003; Poulin *et al.* 1992; Logan *et al.* 2006; Farinós *et al.* 2008). Esto podría ir en concordancia con lo observado por Arnett & Gotteli (1999), donde la escasez de la disponibilidad de recursos influye negativamente en el tamaño final de los organismos.

El enfoque por atributos dado en este trabajo es algo a considerar en el padrón observado. Los diferentes atributos medidos tienen importancias específicas con el tipo de dieta, presa y estrategias de forrajeo (ver Schofield *et al.* 2016; Silva *et al.* 2016), y responden tanto a las características del hábitat como a las características de las propias especies y de las interacciones con otras especies (Silva *et al.* 2016). Los padrones encontrados no son iguales para todos los atributos, y no quedan tan claros cuando se los observa en el total de la escala latitudinal analizada.

Los resultados obtenidos a partir del estudio de señal filogenética indicaron que la mandíbula es el atributo que no tiene una estructuración filogenética significativa entre todos los analizados, lo que podría interpretarse como siendo el atributo más sujeto a variación por cuestiones relacionadas a procesos ecológicos en el montaje de los ensamblajes. El hecho de que la mandíbula haya sido el atributo que menor señal filogenética obtuvo puede estar directamente relacionado con la biología de las especies estudiadas, ya que la mandíbula es el atributo que infiere el tipo de dieta y forrajeo de las hormigas (Weiser & Kaspari 2006). Dentro de las hormigas cazadoras hay una gran variedad de tipos

de dieta, presas y especificidad de la presa, así como estrategias de forrajeo y defensa de territorio (Delabie *et al.* 2015). Parece lógico entonces que un atributo como la mandíbula, tan relacionado con la ecología de las especies, sea el que cargue con menor estructuración filogenética y más específica – *i.e.* ecológico – a nivel de grupo.

Es importante apuntar que, aparentemente, el hemisferio norte no sigue el mismo padrón que el hemisferio sur, sobre todo en las latitudes más altas, con relación a la distribución de los valores medios de los residuos de las características estudiadas. Esto podría ser debido a que en esa zona hay solo una o dos especies por hexágono (ver Figura 4), y la baja riqueza podría llevar a que la media de los residuos también fuese baja, afectando los resultados. También debe ser considerado en este contexto de riqueza baja en algunos hexágonos, la baja amplitud taxonómica del trabajo. A pesar de que el objeto de estudio haya sido un clado específico de Ponerinae, el muestro taxonómico que se utilizó es bajo respecto al total de especies de poneromorfas para el Neotrópico (15 especies de 348, ~4%).

La baja riqueza en latitudes más altas, que podría estar afectando los resultados, puede ser también debido a la invasión de especies Neotropicales en la región Neártica. Si bien no hay datos disponibles que sugieran que especies como *N. villosa* y *P. harpax* sean de hecho especies invasoras en la región Neártica, sería posible asumirlo, ya que sí es conocida la invasión para otras especies de hormigas, como *Solenopsis invicta* y *Linepithema humile* (McGlynn 1999; Helen & Gordon 2006; Bertelsmeier *et al.* 2014; Gotzek *et al.* 2015), así como de otras especies de Hymenoptera, tanto abejas cuanto avispas (e.g. Bequaert 1940; Minckley & Reyes 1996; Skov & Wiley 2005) de la región Neotropical a la Neártica. La invasión podría traducirse analíticamente en hexágonos con baja riqueza, y en el contexto de este trabajo, riqueza baja, asociado a que estas especies sean pequeñas, podría implicar en medias de residuos menores por hexágonos, afectando los resultados.

Es importante destacar que cualquier afirmación respecto a la regla de Bergmann que se haga para hormigas debe considerar también la variación del tamaño de la colonia (Kaspari & Vargo 1995; Kaspari 2004; Geraghty *et al.* 2007). Hay evidencias que apuntan a que las colonias siguen el padrón de la Regla de Bergmann (Kaspari & Vargo 1995), pero estas afirmaciones son en base a evidencias con organismos que tienen una organización social mucho más compleja y que sus colonias son consideradas superorganismos, y este concepto de superorganismo no se aplica para Ponerinae (Delabie *et al.* 2015). De todas formas, padrones a gran escala a nivel de colonia, con menor nivel de complejidad, ya han sido observados (Kaspari & Vargo 1995; Porter & Hawkins 2001), lo que contrariaría lo encontrado aquí.

Estudios previos con hormigas de las subfamilias Formicinae y Myrmecinae (organismos con estructuras sociales complejas) han demostrado que la regla de Bergmann se cumple en esas especies (Cushman *et al.* 1993), sin embargo, en este trabajo esta regla se observó al inverso en las especies estudiadas de la subfamilia Ponerinae, por lo que no es posible tratar de la regla de Bergmann como un padrón general para hormigas. Los diferentes atributos estudiados mostraron padrones ligeramente deferentes, pero todos contrarios a la regla de Bergmann. Este trabajo podría ser uno de los primeros en observar un padrón inverso a la Regla de Bergmann bajo un abordaje de ensambles en poneríneas y analizando otros atributos además del tamaño corporal.

## 6 CONCLUSIÓN

El padrón encontrado para el clado estudiado de hormigas poneríneas en la región Neotropical es inverso a la Regla de Bergmann, y este padrón está en concordancia con las explicaciones propuestas mediante la hipótesis de la productividad primaria y la hipótesis del equilibrio térmico, y en discordancia con la hipótesis de la resistencia a la escasez. Este padrón fue encontrado tanto para el tamaño de cuerpo como para los demás atributos medidos, aunque todos ligeramente variables.

## REFERENCIAS

- AntMaps. 2016. Disponible en <http://antmaps.org/> (Accesado Noviembre 2016).
- AntWeb. 2016. Disponible en <https://www.antweb.org/> (Accesado Noviembre 2016).
- Arnett, A. E., & Gotelli, N. J. 1999. Geographic variation in life-history traits of the ant lion, *Myrmeleon immaculatus*: evolutionary implications of Bergmann's rule. **Evolution**, 1180-1188.
- Arnett, A. E., & Gotelli, N. J. 2003. Bergmann's rule in larval ant lions: testing the starvation resistance hypothesis. **Ecological Entomology**, 28: 645-650.
- Ashton, K.G. 2002. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. **Global Ecology & Biogeography** 11: 505 – 523.
- Azócar, D. L. M., Bonino, M. F., Perotti, M. G., Schulte, J. A., Abdala, C. S., & Cruz, F. B. 2016. Effect of body mass and melanism on heat balance in *Liolaemus* lizards of the *goetschi* clade. **Journal of Experimental Biology**, 219: 1162-1171.
- Bequaert, J. 1940. *Monobia*, *Montezumia* and *Pachymenes*, neotropical elements in the nearctic Fauna (Hymenoptera, Vespidae). **Annals of the Entomological Society of America**, 33: 95-102.
- Bertelsmeier, C., Luque, G. M., Hoffmann, B. D., & Courchamp, F. 2015. Worldwide ant invasions under climate change. **Biodiversity and Conservation**, 24: 117-128.
- Bini, L. M., Villalobos, F., & Diniz-Filho, J. A. F. 2014. Explorando patrones en rasgos macroecológicos utilizando regresión secuencial de autovectores filogenéticos. **Ecosistemas**, 23: 21-26.
- Blackburn, T. M.; & J.K. Gaston. 1994. Animalbody size distributions: patterns, mechanisms and implication. **Tree** 9: 471-474.
- Blackburn, T. M.; & B.A. Hawkins. 2004. Bergmann's rule and the mammal fauna of northern North America. **Ecology** 27: 715-724.
- Blanckenhorn, W. U., & Demont, M. 2004. Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum?. **Integrative and Comparative Biology**, 44: 413-424.

- Blomberg, S. P., & Garland, T. 2002. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. **Journal of Evolutionary Biology**, 15: 899-910.
- Blomberg, S. P., Garland, T., & Ives, A. R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. **Evolution**, 57: 717-745.
- Bolton, B. 1990. Abdominal characters and status of the Cerapachyinae ants (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Natural History** 24: 53–68.
- Bolton, B. 1995. **A New General Catalogue of the Ants of the World**. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 512 p.
- Bolton, B. 2003. **Synopsis and classification of Formicidae**. Florida. Memoirs of the American Entomological Institute, Gainesville. 370 p.
- Cadotte, M., Albert, C. H., & Walker, S. C. 2013. The ecology of differences: assessing community assembly with trait and evolutionary distances. **Ecology letters**, 16: 1234-1244.
- Calder, W.A. 1984. **Size, Function, and Life History**. Cambridge: Harvard University Press. 1984. xii + 431 pp.
- Castresana, J. 2000. Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. **Molecular Biology and Evolution** 17: 540-552.
- Chown, S. L. and Klok, C. J. 2003. Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. **Ecography** 26: 445–455.
- Chown, S.; & K.J Gaston. 2010. Body size variation in insects: a macroecological perspective. **Biological Reviews** 85: 139–169.
- Cushman, J.H.; Lawton, J.H.; & B. Manly. 1993. Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. **Oecologia** 95: 30-37.
- Delabie, J.; Feitosa, R.; Serrao, J.; Mariano, C.; & J. Majer. 2015. **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Ilhéus, BA: Editus. 477p.
- Diniz, F. J., Rangel, T. F., Santos, T., & Bini, L. M. 2011. Exploring patterns of interspecific variation in quantitative traits using sequential phylogenetic eigenvector regressions. **Evolution; international journal of organic evolution**, 66: 1079-1090.
- Diniz-Filho, J. A. F., Bini, L. M., Sakamoto, M., & Brusatte, S. L. 2014. Phylogenetic eigenvector regression in paleobiology. **Rev. Bras. Paleontol**, 17: 107-122.

Diniz-Filho, J. A. F., De Marco Jr, P., & Hawkins, B. A. 2010. Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. **Insect Conservation and Diversity**, 3: 172-179.

Diniz-Filho, J. A. F., Santos, T., Rangel, T. F., & Bini, L. M. 2012a. A comparison of metrics for estimating phylogenetic signal under alternative evolutionary models. **Genetics and molecular biology**, 35: 673-679.

Diniz-Filho, J. A.; Sant'Ana, C. E.; & L. M. Bini. 1998. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. **Evolution** 52: 1247-1262.

Diniz-Filho, J.A.; Rodríguez, M.A.; Bini, J.M.; Olalla-Tárraga, M.A.; Cardillo, M.; Nabout, J.C.; Hortal, J.; & B.A. Hawkins. 2009. Climate history, human impacts and global body size of Carnivora (Mammalia: Eutheria) at multiple evolutionary scales. **Journal of Biogeography** 36: 2222–2236.

Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. Rangel, T.F. Morales-Castilla, I., Olalla-Tárraga, M.A., Rodríguez, M.A., Hawkins, B.A. 2012b. On the selection of phylogenetic eigenvectors for ecological analysis. **Ecography** 35:239-249.

Edgar, R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic Acids Research** 32:1792-1797.

ESRI. 2013. ArcGIS resources. Disponible em <http://www.esri.com/>. Accesado Noviembre 2016.

Farinós, G. P., de la Poza, M., Hernández-Crespo, P., Ortego, F., & Castañera, P. 2008. Diversity and seasonal phenology of aboveground arthropods in conventional and transgenic maize crops in Central Spain. **Biological Control**, 44: 362-371.

Farji-Brener, A. G. *et al.* 2004. Environmental rugosity, body size and access to food: a test of the size-grain hypothesis in tropical litter ants. **Oikos** 104: 165–171.

Fattorini, S.; Monaco, R.; Di Giulio, A.; & W. Ulrich. 2013. Climatic correlates of body size in European tenebrionid beetles (Coleoptera: Tenebrionidae). **Organisms Diversity and Evolution** 14: 215–224.

Fernández F. (ed.). 2003. **Introducción a las Hormigas de la región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. XXVI + 398 p.

Fernández, F. 2007. Subfamilia Ponerinae s.srt., p.123 a 218. En: Jiménez E., Fernández F., Arias T.M. y Lozano-Zambrano F. H. **Sistemática, biogeografía y conservación de las**

**hormigas cazadoras de Colombia.** Bogotá D. C., Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. 622 p.

Ferro, M. L., & Flick, A. J. 2015. "Collection Bias" and the Importance of Natural History Collections in Species Habitat Modeling: A Case Study Using *Thoracophorus costalis* Erichson (Coleoptera: Staphylinidae: Osoriinae), with a Critique of GBIF. org. **The Coleopterists Bulletin**, 69: 415-425.

García-Barros, E. 1999. Implicaciones ecológicas y evolutivas del tamaño de los artrópodos. **Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa** 26: 657-678.

Gaston, J.K.; Chown, S.L.; & K.L. Evans. 2008. Ecogeographical rules: elements of a synthesis. **Journal of Biogeography** 35: 483–500.

GBIF - Global Biodiversity Information Facility. 2016. Disponible en <http://www.gbif.org/> (Accesado Setiembre 2016).

GenBank. 2016. Disponible en <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/> (Accesado Febrero 2016).

Geraghty, M.; Dunn, R.; & N. Sanders. 2007. Body size, colony size, and range size in ants (Hymenoptera: Formicidae): are patterns along elevational and latitudinal gradients consistent with Bergmann's Rule?. **Myrmecological News** 10: 51-58.

Gibb, H., & Parr, C. L. 2010. How does habitat complexity affect ant foraging success? A test using functional measures on three continents. **Oecologia**, 164: 1061-1073.

Gibb, H., Stoklosa, J., Warton, D. I., Brown, A. M., Andrew, N. R., & Cunningham, S. A. 2014. Does morphology predict trophic position and habitat use of ant species and assemblages?. **Oecologia**, 177: 519-531.

Global Aridity and PET Database. 2016. Disponible en <http://www.cgjar-csi.org/data/global-aridity-and-pet-database>. (Accesado Noviembre 2016).

Gotzek, D., Axen, H. J., Suarez, A. V., Helms Cahan, S., & Shoemaker, D. 2015. Global invasion history of the tropical fire ant: a stowaway on the first global trade routes. **Molecular ecology**, 24: 374-388.

Hammer, O., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (1999-2016). PAST: Paleontological Statistics.

Harvey, P. H.; & M. D Pagel. 1991. **The comparative method in evolutionary biology.** Oxford University Press.

Hassal, C. 2013. Time stress and temperature explain continental variation in damselfly body size. **Ecography** 36: 894–903.

Heinze, J.; Foitzik, S.; Fischer, B.; Wanke, T.; & V.E. Kipyatkov. 2003. The significance of latitudinal variation in body size in a holarctic ant, *Leptothorax acervorum*. **Ecography** 26: 349– 355.

Heller, N. E., & Gordon, D. M. 2006. Seasonal spatial dynamics and causes of nest movement in colonies of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). **Ecological Entomology**, 31: 499-510.

Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones and A. Jarvis, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology** 25: 1965-1978.

Hijmans, R. J., Guarino, L., Bussink, C., Mathur, P., Cruz, M., Barrentes, I., & Rojas, E. 2012. DIVA-GIS: A geographic information system for the analysis of species distribution data. **Versão**, 7: 476-486.

Huelsenbeck, J. P.; & F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. **Bioinformatics** 17: 754-755.

Hymenoptera OnLine. 2016. Disponible en <http://hol.osu.edu/>. Accesado Agosto 2016.

Kaspari, M. 2005. Global energy gradients and size in colonial organisms: worker mass and worker number in ant colonies. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, 102: 5079-5083.

Kaspari, M., & Weiser, M. D. 1999. The size–grain hypothesis and interspecific scaling in ants. **Functional Ecology**, 13: 530-538.

Kaspari, M.; & E. Vargo. 1995. Colony Size as a Buffer Against Seasonality: Bergmann's Rule in Social Insects. **American Naturalist** 145: 610-632.

Logan, J. D., Wolessky, W., & Joern, A. 2006. Temperature-dependent phenology and predation in arthropod systems. **Ecological modelling**, 196: 471-482.

Marcondes, C.; Lozovei, A.; Falqueto, A.; Brazil, R.; Galati, E.; Aguiar, G.; & N. Souza. 1999. Influence of Altitude, Latitude and Season of Collection (Bergmann's Rule) on the Dimensions of *Lutzomyia intermedia* (Lutz & Neiva, 1912) (Diptera, Psychodidae, Phlebotominae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 94: 693-700.

McGill, B. J., Dornelas, M., Gotelli, N. J., & Magurran, A. E. 2015. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. **Trends in ecology & evolution**, 30: 104-113.

McGlynn, T. P. 1999. The worldwide transfer of ants: geographical distribution and ecological invasions. **Journal of Biogeography**, 26: 535-548.

McNab, B. K. (2010). Geographic and temporal correlations of mammalian size reconsidered: a resource rule. **Oecologia**, 164: 13-23.

Meiri, S.; & T. Dayan. 2003. On the validity of Bergmann's rule. **Journal of Biogeography** 30: 331-351.

Minckley, R. L., & Reyes, S. G. 1996. Capture of the orchid bee, *Eulaema polychroma* (Friese)(Apidae: Euglossini) in Arizona, with notes on northern distributions of other mesoamerican bees. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 102-104.

Miyata, H., Shimamura, T., Hirosawa, H., & Higashi, S. 2003. Morphology and phenology of the primitive ponerine army ant *Onychomyrmex hedleyi* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) in a highland rainforest of Australia. **Journal of Natural History**, 37: 115-125.

Mousseau, T. A. 1997. Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution*, 51: 630-632.

Olalla-Tárraga, M. Á., & Rodríguez, M. Á. 2007. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse. **Global Ecology and Biogeography**, 16: 606-617.

Olalla-Tárraga, M. Á., Bini, L. M., Diniz-Filho, J. A., & Rodríguez, M. Á. 2010. Cross-species and assemblage-based approaches to Bergmann's rule and the biogeography of body size in *Plethodon* salamanders of eastern North America. **Ecography**, 33: 362-368.

Oliveira, U., Paglia, A. P., Brescovit, A. D., Carvalho, C. J., Silva, D. P., Rezende, D. T., Ascher, J. S. *et al.* 2016. The strong influence of collection bias on biodiversity knowledge shortfalls of Brazilian terrestrial biodiversity. **Diversity and Distributions**, 22: 1232-1244.

Olson, A.; Davies, R.; Orme, C.; Thomas, G.; Meiri, S.; Blackburn, T.M.; Gaston, J.K.; Owens, I.P.; & P. Bennett. 2009. Global biogeography and ecology of body size in birds. **Ecology Letters** 12: 249–259.

Page, R. D. M. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. **Computer Applications in the Biosciences** 12: 357-358.

Paradis, E., Blomberg, S., Bolker, B., Claude, J., Cuong, H. S., Desper, R., ... & Gascuel, O. 2016. Package 'ape'. **Analyses of phylogenetics and evolution**, versión: 2-4.

Porter, E. E., & Hawkins, B. A. 2001. Latitudinal gradients in colony size for social insects: termites and ants show different patterns. **The American Naturalist**, 157: 97-106.

Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. **Molecular Biology and Evolution** 25:1253–1256.

Poulin, B., Lefebvre, G., & McNeil, R. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. **Ecology**, 73: 2295-2309.

R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Retana, J., Arnan, X., & Cerdá, X. 2015. A multidimensional functional trait analysis of resource exploitation in European ants. **Ecology**, 96: 2781-2793.

Revell, L. J., & Revell, M. L. J. 2016. Package 'phytools'.

Rodríguez, M.A.; Olalla-Tárraga, M.A.; & B.A. Hawkins. 2008. Bergmann's rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere. **Global Ecology and Biogeography** 17: 274–283.

Rohlf, F. J. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. **Evolution**, 55: 2143-2160.

Ronquist, F.; & J. P. Huelsenbeck. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. **Bioinformatics** 19: 1572-1574.

Rosenzweig, M. L. 1968. The strategy of body size in mammalian carnivores. **American Midland Naturalist**, 299-315.

Ruggiero, A.; Bradford, A.; & B.A. Hawkins. 2006. Mapping macroecology. **Global Ecology and Biogeography** 15: 433–437.

Santos, T., Diniz-Filho, J. A. F., Rangel, T., & Bini, L. M. 2012. PVR: Computes phylogenetic eigenvectors regression (PVR) and phylogenetic signal-representation curve (PSR) (with null and Brownian expectations). R package version 0.2. 1.

Schmidt, C.A. 2013. Molecular phylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Zootaxa** 3647: 201–250.

Schmidt, C.A.; & S.O. Shattuck. 2014. The Higher Classification of the Ant Subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a Review of Ponerine Ecology and Behavior. **Zootaxa** 3817: 001-242.

Schofield, S. F., Bishop, T. R., & Parr, C. L. 2016. Morphological characteristics of ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) differ among contrasting biomes. **Myrmecological News**, 23: 129-137.

Shelomi, M. 2012. Where Are We Now? Bergmann's Rule Sensu Lato in Insects. **The american naturalist** 180: 511–519.

Shingleton, A. W., Frankino, W. A., Flatt, T., Nijhout, H. F., & Emlen, D. 2007. Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects. **BioEssays**, 29: 536-548.

Silva, R. R., Del Toro, I., Brandão, C. R., & Ellison, A. M. (*Preprint*). Morphological structure of ant assemblages in tropical and temperate forests. **BioRxiv**, 065417.

Skov, C., & Wiley, J. 2005. Establishment of the neotropical orchid bee *Euglossa viridissima* (Hymenoptera: Apidae) in Florida. **Florida Entomologist**, 88: 225-227.

Slavenko, A., & Meiri, S. 2015. Mean body sizes of amphibian species are poorly predicted by climate. **Journal of Biogeography**, 42: 1246-1254.

SpeciesLink. 2016. Disponible en <http://www.splink.org.br/index?lang=pt>. Accesado Setiembre 2016.

The Evergreen State College. 2016. Disponible en <http://evergreen.edu/>. Accesado Setiembre 2016.

Watt, C.; Mitchell, S.; & V. Salewski. 2010. Bergmann's rule; a concept cluster?. **Oikos** 119: 89-100.

Weiser, M. D., & Kaspari, M. 2006. Ecological morphospace of New World ants. **Ecological Entomology**, 31: 131-142.

Wiescher, P. T., Pearce-Duvet, J. M., & Feener, D. H. 2012. Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. **Oecologia**, 169: 1063-1074.

Williams, C. B. 1939. An analysis of four years captures of insects in a light trap. Part I. General survey; sex proportion; phenology; and time of flight. **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, 89: 79-131.

Yates, M. L., Andrew, N. R., Binns, M., & Gibb, H. 2014. Morphological traits: predictable responses to macrohabitats across a 300 km scale. **PeerJ**, 2, e271.

## APÉNDICES

# 1 – CÓDIGOS DE ACCESO AL GENBANK DE LOS GENES UTILIZADOS PARA EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Especie	Partición			
	28S	CAD	LwRh	Wg
<i>Neoponera aenescens</i> (Mayr, 1870)	JQ023541	JX310608	JN675431	JN419166
<i>Neoponera fauveli</i> (Emery, 1895)	JQ023546	JX310620	JN675443	JN419180
<i>Neoponera marginata</i> (Roger, 1861)	JQ023551	JX310625	JN675447	JN419182
<i>Neoponera commutata</i> (Roger, 1860)	JQ023550	JX310617	JN675440	JN419181
<i>Neoponera carinulata</i> (Roger, 1861)	JQ023545	JX310614	JN675437	JN419172
<i>Neoponera unidentata</i> (Mayr, 1862)	JQ023547	JX310637	JN675458	JN419173
<i>Neoponera villosa</i> (Fabricius, 1804)	JQ023548	JX310639	JN675460	JN419174
<i>Neoponera apicalis</i> (Latreille, 1802)	JQ023544	JX310611	JN675434	JN419171
<i>Pachycondyla impressa</i> (Roger, 1861)	JQ023539	JX310623	JN675445	JN419164
<i>Pachycondyla crassinoda</i> (Latreille, 1802)	JQ023533	JX310619	JN675442	JN419158
<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)	JQ023538	JX310621	JN675444	JN419163
<i>Dinoponera australis</i> (Emery, 1901)	-	JX310582	JN675416	JN419133
<i>Mayaponera constricta</i> (Mayr, 1884)	JQ023542	JX310618	JN675441	JN419167
<i>Simopelta pergandei</i> (Forel, 1909)	EF013061	-	EF013641	EF013769
<i>Thaumatomyrmex atrox</i> (Weber, 1939)	EF013074	-	EF013654	EF013782