



**Cuesta arriba: integración de rutas en tres dimensiones por la hormiga arriera,
*Atta colombica***

David Cardona Hurtado

**Universidad del Rosario
Facultad de Ciencias Naturales
Bogotá, Colombia
2021**

**Cuesta arriba: integración de rutas en tres dimensiones por la hormiga arriera,
*Atta colombica***

David Cardona Hurtado

Tesis, presentada cómo requisito para obtener el título de:

(Biólogo)

Director

PhD, Andre J. Riveros

Co-director

PhD, Robert Srygley

**Facultad de Ciencias Naturales
Biología
Universidad del Rosario
Bogotá, Colombia
2021**

Cuesta arriba: integración de rutas en tres dimensiones por la hormiga arriera, *Atta colombica*

D. Cardona¹, A.J. Riveros¹ y R.B. Srygley^{2*}

¹Programa de Biología, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad del Rosario. Bogotá. Colombia; ²USDA-Agricultural Research Service, Sidney, MT, USA

Resumen

La integración de rutas es una estrategia de navegación ampliamente usada por muchos animales que les permite retornar a un punto de partida, mediante el procesamiento de información angular y de distancia. A pesar de que la integración de rutas está bien establecida en el plano bidimensional (2D) aún no se entiende muy bien si se extiende a la tercera dimensión (3D). Aquí investigamos si *A. colombica* tiene la capacidad de calcular vectores en 3D mediante el uso de diferentes experimentos en los que se modifica la inclinación y la distancia de diferentes recorridos. Los resultados indican que *A. colombica* es capaz de percibir los cambios en la dirección e inclinación de sus rutas e incorpora dicha información angular al integrador de rutas con las distancias al suelo correspondientes; mostrando una mejor habilidad para hacerlo en las configuraciones 3D. Estos resultados sugieren una posible representación tridimensional de su mundo, sumada a lo que podría ser una representación neural del espacio mucho más tolerante al ruido del procesamiento de la entrada y salida de información.

Abstract

Path integration is a navigation strategy widely used by many animals enabling them to return to their starting point, through the processing of angular and distance information. Although path integration is well established in the two-dimensional (2D) plane, it is still not well understood whether it extends to the third dimension (3D). This project investigated whether *A. colombica* can compute vectors in 3D by using different experiments in which the inclination and distance of different routes were modified. The results indicate that *A. colombica* is able of perceiving changes in the direction and inclination of its routes and incorporates the angular information to the path integrator with the corresponding distances to the ground; exhibiting better ability to do so in 3D settings. These results suggest a possible three-dimensional representation of their world, in addition to what could be a neural representation of space that is much more tolerant to the noise of information input and output processing.

Palabras clave

Navegación; orientación idiotética; orientación alotética; estimación de distancia.

Keywords

Navigation; idiothetic orientation; allothetic orientation; distance estimation

Introducción

La necesidad de optimizar el desplazamiento en el entorno ha conducido a la evolución de mecanismos de navegación animal (Dyer, 1998). Los mecanismos de navegación pueden utilizar información externa (i.e. alotética) o interna (i.e. idiotética) (Dyer, 1998). En el primer grupo destacan la navegación por brújula (e.g. el sol, el campo magnético) y el seguimiento de rutas (Wehner, 1997; Wohlgenuth *et al.*, 2001; Hironaka *et al.*, 2007; Evangelista *et al.*, 2014). En el segundo grupo se destaca la integración de rutas (IR), que emplea información alotética o idiotética (odómetro, flujo óptico, propiocepción) para actualizar la dirección y la distancia instantánea

respecto al punto de partida (Esch & Burns, 1996; Srinivasan *et al.*, 2000; Collett & Collett, 2002; Sommer & Wehner, 2004).

Las hormigas forrajeras son un caso emblemático en el problema de la navegación. Las hormigas del desierto *Cataglyphis fortis* hacen extensos e intrincados recorridos para encontrar comida, y luego la llevan al nido tomando la ruta más corta en lugar de seguir hacia atrás, su compleja ruta de salida (Wetterer *et al.*, 1998; Wehner *et al.*, 2004). Para lograrlo utilizan integración de rutas (IR), un mecanismo extendido en insectos, especialmente en himenópteros sociales (Collett & Collett, 2002; Wehner & Srinivasan, 2003). Durante la IR, los insectos mantienen un registro actualizado de la distancia y la dirección que llevan a lo largo de su ruta de salida. Para ello, las hormigas cuentan con un podómetro (Wittlinger *et al.*, 2006, 2007a), y una brújula celeste o terrestre (Lehhardt *et al.*, 2012) para generar una secuencia de vectores, que pueden integrarse para estimar un vector “home” con suficiente precisión para guiarlas de regreso a su punto de partida (Wetterer *et al.*, 1998; Wehner *et al.*, 2004).

En hormigas, el estudio de la integración de rutas ha enfatizado la navegación en dos dimensiones (2D), producto del enfoque en la hormiga del desierto *Cataglyphis fortis*. Una limitante derivada de esta aproximación es la posibilidad de generalización, ya que la mayoría de las especies de hormigas navegan sobre espacios más complejos que un desierto. En un espacio tridimensional (3D) las distancias de los trayectos de ascenso y descenso varían con respecto a la distancia real recorrida. *Cataglyphis fortis* aborda el problema de la navegación en un terreno ondulado incorporando los segmentos inclinados de su recorrido al integrador de rutas con sus distancias terrestres correspondientes (Wohlgemuth *et al.*, 2001, 2002; Grah *et al.*, 2005). Sin embargo, la evidencia sugiere que *C. fortis* no calcula un vector en tres dimensiones; más bien, la integración del camino opera exclusivamente en 2D (Grah *et al.*, 2007; Ronacher, 2020).

Un mejor modelo para estudiar la integración de rutas en 3D es la hormiga arriera *Atta colombica*, la cual forrajea trepando árboles y arbustos para cortar hojas que alimentarán sus jardines de hongos subterráneos (Wirth *et al.*, 2003). Además, *A. colombica* puede forrajear durante la noche o en el sotobosque, agregando un nivel adicional de complejidad al no tener puntos de referencia u otro tipo de señal visual. A pesar de que *A. colombica* puede hacer IR en 2D (Banks & Srygley, 2003; Riveros & Srygley, 2008), se desconoce si esta capacidad también se extiende a la tercera dimensión, la cual se esperaría que sea más importante en esta especie, dada su ecología.

Aquí evaluamos si *A. colombica* tiene la capacidad de calcular vectores para la navegación en 3D. Para lograrlo, se emplearon dos experimentos. Un primer experimento se apoyó en los experimentos de Grah et al. (2005); en ellos, la presencia de una colina en el recorrido de la hormiga permitía saber si usaba la distancia al suelo o la distancia real recorrida en su integrador. El segundo experimento también contaba con una configuración en donde la hormiga terminaba su recorrido en una pendiente, sin embargo, el grupo control correspondía a la proyección bidimensional de dicho experimento. De esta manera, si las hormigas podían distinguir el desplazamiento vertical del horizontal, el azimut del vector *home* de las hormigas que caminaron sobre la pendiente debería contrastar con el azimut de las hormigas que caminaron sobre la proyección bidimensional de dicha pendiente. Los resultados sugieren que, de manera similar a la hormiga del desierto, *Atta colombica* usa la distancia al suelo para generar su vector *home* y, adicionalmente es capaz de discriminar el plano horizontal del vertical mientras incorpora correctamente la dirección de su recorrido.

Métodos

Especie de estudio

Para los experimentos se usaron colonias maduras de *Atta colombica* Guérin- Méneville 1844. *A. colombica* se distribuye en América del sur y Centroamérica y es una de las especies dominantes de hormigas cortadoras de hojas a lo largo de esta región (Kempf, 1972). *A. colombica* cosecha diferentes tejidos vegetales como hojas, flores, frutas y otras partes de plantas para llevarlas a su nido, y depositarlos en sus cámaras fúngicas (Wirth, 2003).

Área de estudio

Las hormigas empleadas estuvieron en su hábitat natural, presente en dos áreas de bosque tropical. Durante los meses de mayo y junio de 2019 estudiamos una colonia ubicada en Gamboa, Colón, Panamá (Elevación 40 m; 09° 07' 11" N, 079° 42' 12" W). Una segunda colonia estudiada durante noviembre-diciembre de 2020 estaba ubicada en Gigante, Huila, Colombia (Elevación 915 m 02° 24' 42" N, 075° 31' 26" W). En todos los casos las colonias fueron alimentadas de manera permanente, aunque los experimentos fueron conducidos únicamente entre las 1900 – 0400 horas, cuando la luz solar no se encontraba disponible.

En todos los tratamientos las hormigas fueron entrenadas a un alimentador con avena Quaker. En Gamboa las hormigas llevaron a cabo los recorridos sobre una cuerda mientras que, en Gigante, las hormigas caminaron sobre canales de PVC cuyo fondo estaba cubierto con aserrín para facilitar la locomoción. En todos los casos los recorridos estuvieron a 30 cm por encima del nivel del suelo. Así mismo, se usó un solo nido y cada individuo se evaluó una sola vez. En todos los casos se usaron hormigas con tamaños similares de tamaño intermedio que estuvieran cargando el sebo, siendo descartadas las hormigas más pequeñas y las hormigas soldado de mayor tamaño.

Una vez las hormigas realizaron numerosos recorridos entre el nido y el alimentador, se procedió a evaluar la orientación de los individuos. Para ello se tomaron hormigas que iniciaban el recorrido de regreso con una hojuela entre sus mandíbulas, y fueron transferidas a un área experimental circular localizada aproximadamente a un metro. El área experimental (Diámetro, Gamboa: 0,6 m, Gigante:1,0 m) estaba cubierta con arena y ubicada en el interior de una caja de madera rodeada con una tela blanca (Fig. 1). El recorrido de cada hormiga se grabó con una cámara GoPro (HERO8 Black), pegada en el centro de la cara superior de la caja. El área experimental se iluminó de forma homogénea con una lámpara LED (dos lámparas LED en el caso de Gigante) La prueba terminaba con la llegada de la hormiga a uno de los bordes.

La arena se mezcló al final de cada prueba para descartar posibles rastros químicos. Así, las hormigas no pudieron utilizar información química (eliminada al mezclar la arena) o visual (eliminada por el procedimiento nocturno, la caja rodeada con tela y la luz homogénea) y debieron emplear integración de rutas (Fig. 1).

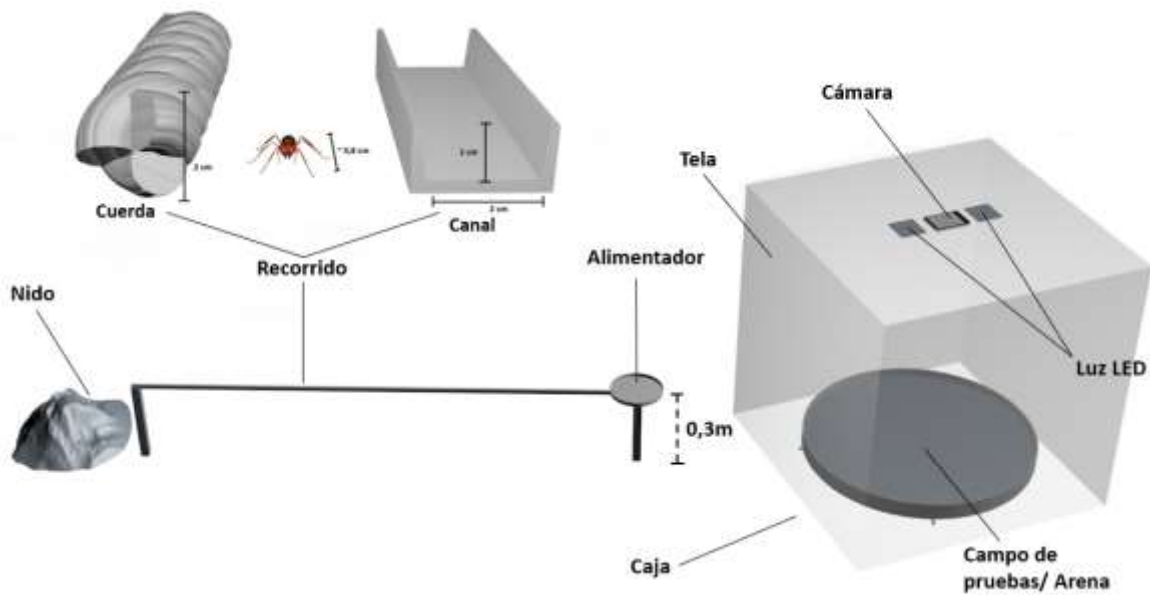


Fig. 1: Vista general de la configuración experimental. Las hormigas fueron entrenadas para visitar un alimentador desde su nido a través un recorrido (sobre un canal o cuerda) con distancias y ángulos conocidos. Una vez en el alimentador, la hormiga fue transferida al campo de pruebas con el fin de grabar la dirección de su vector *home*.

Manipulación experimental

Experimento 1: 3D sin ángulos proyectados. Este experimento evaluó si *A. colombica* estima y compensa la distancia al suelo o, por el contrario, emplea toda la distancia real recorrida para hacer integración de rutas. Para ello, las hormigas se entrenaron para que visitaran un alimentador bajo dos configuraciones (Control y 3D) que representaban la misma distancia de recorrido, pero diferían por la presencia de una pendiente.

Control: En la primera configuración (Control), cuatro segmentos paralelos al suelo y unidos por tres ángulos de 90° (segmentos: 4 m E, 4 m N, 8 m W, 2m S) conectaban un alimentador que se encontraba en el último segmento a 4,47 m de la entrada del nido (Fig.2a). De esta manera, el vector *home* correspondiente a 116.6° relativo al norte magnético debería ser el producto de integrar toda la distancia real caminada en el plano horizontal.

3D: Para la segunda configuración (3D) se añadieron linealmente dos pendientes (en el segundo giro, dirección oeste) cada una con 75° de inclinación y 4 m de longitud (Fig. 2b). Bajo esta configuración, el alimentador se encontraba finalmente a 2.77 m del nido. En este caso, el vector *home* de 224° relativo al norte magnético coincide con el vector resultante de haber incorporado la distancia al suelo y no la distancia total recorrida (de la pendiente) al integrador de rutas.

Experimento 2: 3D con ángulos proyectados. Este experimento evaluó si *A. colombica* discrimina el desplazamiento sobre un plano horizontal del realizado sobre uno que incluía la componente vertical. Al igual que con el Experimento 1, se hizo caminar a las hormigas sobre dos configuraciones (Control y 3D) cuyas distancias coincidían, pero diferían por la presencia de una pendiente. El ángulo de inclinación de la configuración con pendiente (3D) coincidía con el ángulo de giro de la configuración que carecía de pendiente (Control); siendo esta última la proyección en el plano horizontal del recorrido 3D.

Control: la primera configuración (Control) incluía un segmento inicial que sale del nido por 2 m (i.e. norte) gira en ángulo recto por 4 m y luego gira nuevamente en ángulo recto por 3 m. Finalmente un último segmento dobla $255,96^\circ$ y se aleja por 5 m hasta llegar al alimentador (Fig. 2c); cada uno de los giros se realiza en sentido horario. De esta manera, el alimentador se encontraba a 2,37 m del nido y el vector home de $21,044^\circ$ relativo al norte magnético y paralelo al suelo. Por consiguiente, se esperaba que dicho vector se ajustara a la integración de las distancias y direcciones del plano horizontal.

3D: la segunda configuración conservó la orientación y longitud de los tres segmentos iniciales del Control, pero se añadió una pendiente al final del tercer segmento (sin girar horizontalmente). Este último segmento se alejaba por 5 m hacia arriba con una inclinación de $76,2^\circ$. De esta manera, el alimentador se encontraba a una altura final de 4,85 m y a 4,56 m del nido (Fig. 2d) si se considera solamente la distancia calculada en el plano horizontal desde el nido hasta el alimentador. Así, el vector home de $298,73^\circ$ relativo al norte magnético coincidía con el vector resultante de haber incorporado correctamente la inclinación y la dirección (del último tramo) al integrador de rutas.

Análisis estadístico

Los resultados fueron analizados con el software de estadística circular Oriana (Kovach, 2004). La uniformidad de las distribuciones circulares se evaluó con la prueba Rayleigh y las comparaciones entre las direcciones medias de cada distribución con respecto a las direcciones predichas se hicieron con la prueba-V; bajo la hipótesis alternativa H_A , que supone que los datos tienen una dirección media conocida. Adicionalmente, las diferencias entre los ángulos medios de los tratamientos se comprobaron mediante la prueba de Mardia-Watson-Wheeler (MWW).

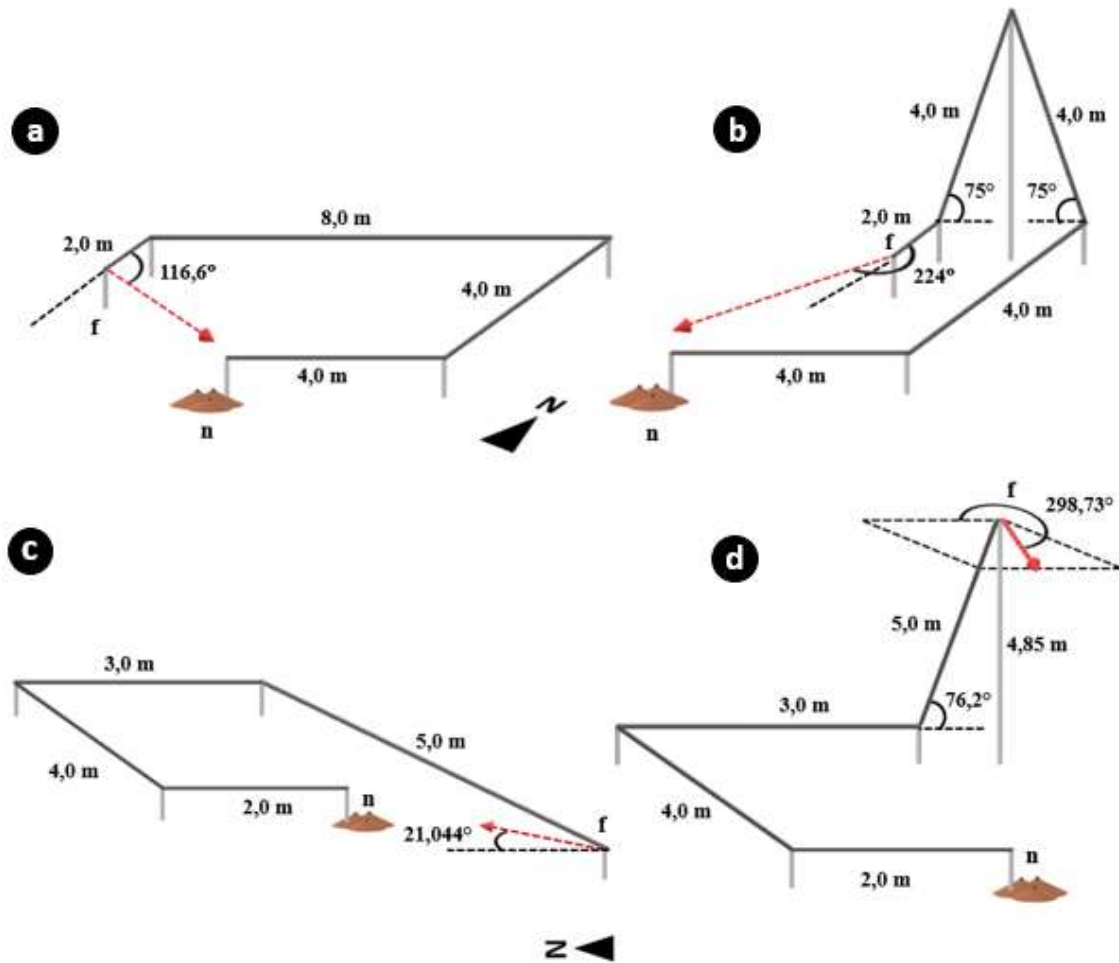


Fig.2: Esquema de las configuraciones de entrenamiento y prueba de los experimentos 3D. Las hormigas se entrenaron desde el nido “n” para visitar un alimentador “f” al final del trayecto. (a) y (b) configuraciones control y 3D del Experimento 1 (i.e. 3D sin ángulos proyectados). (c) y (d) configuraciones control y en 3D del Experimento 2 (i.e. 3D con ángulos proyectados). Las flechas rojas representan la dirección esperada del vector *home*.

Resultados

Experimento 1: 3D sin ángulos proyectados.

La distribución seguida por las hormigas del grupo control tiende a ser unidireccional (prueba de Rayleigh: $\mu=153.478^\circ$, $r=0.257$, $N=42$, $P=0.062$) y el intervalo de confianza del 95% para el vector medio es de aproximadamente 90° con la dirección predicha que cae dentro de dicho intervalo (116.6° , V test: $\mu=1.882$, $P=0.03$; Fig. 3a). Por otra parte, las hormigas del grupo experimental se orientaron de manera significativa (prueba de Rayleigh: $\mu=185.704^\circ$, $r=0.66$, $N=48$, $P<0,0001$) hacia la dirección predicha, (224° V test: $\mu=5.004$, $P<0,0001$; Fig. 3b) aunque el intervalo de confianza no coincide con la conclusión de la prueba V.

Además, subir y bajar a lo largo de uno de los tramos rectos modificó de manera significativa el vector *home* calculado por las hormigas. Las hormigas del grupo Control se orientaron en una dirección significativamente distinta de las hormigas del grupo experimental que experimentaron la pendiente (prueba MWW, $W=13,063$, $P<0,001$) e indicaron la dirección correcta hacia su nido.

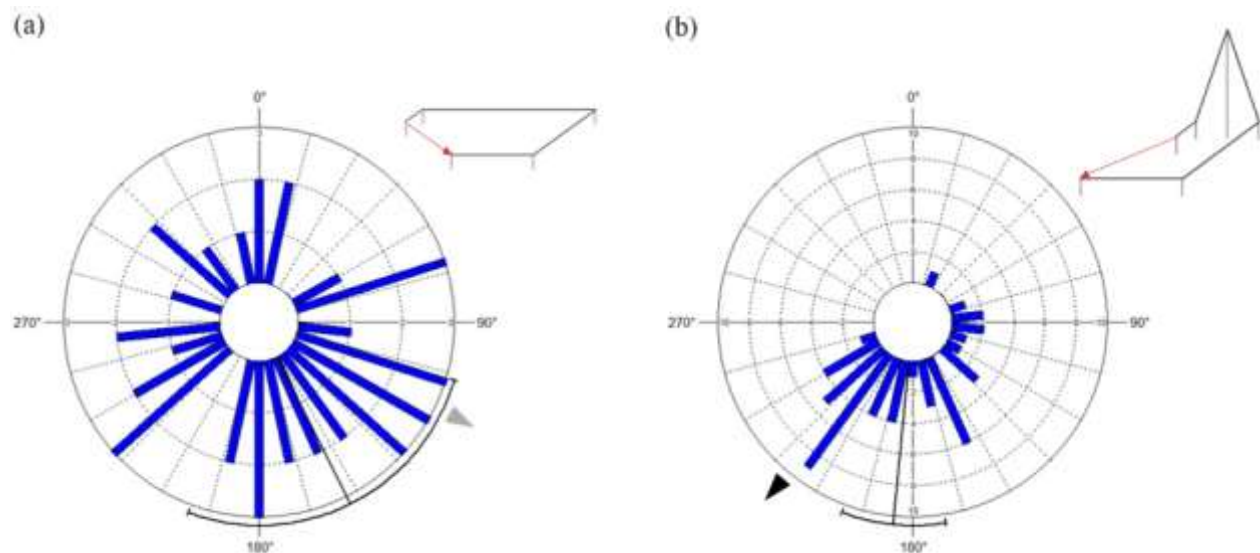


Fig.3: Orientación de las hormigas expuestas a las configuraciones (a) Control (N= 42) y (b) 3D (N= 48) del Experimento 1 (i.e. sin ángulos proyectados). Las flechas corresponden a la dirección

esperada del vector *home*; relativo al norte magnético. El arco por fuera de la circunferencia corresponde al intervalo de confianza del 95% para el vector medio. Los valores en el interior de los círculos son el número de individuos. La figura en la parte superior derecha representa el recorrido de cada configuración; la flecha roja corresponde al vector *home*.

Experimento 2: 3D con ángulos proyectados. En todos los grupos las hormigas se orientaron con alta precisión hacia una dirección específica (prueba de Rayleigh, $P < 0,001$; Fig. 4a, b). En el grupo control el vector medio no coincidió con la dirección predicha ($21,04^\circ$, $V \text{ test: } \mu = -0,163$, $P = 0,56$), mientras que las hormigas del grupo experimental se orientaron hacia la dirección esperada ($298,73^\circ$, $V \text{ test: } \mu = 11,534$, $P < 0,0001$) aunque el intervalo de confianza del 95% no coincide con la conclusión de la prueba V. Los vectores medios de los dos grupos del tratamiento (control y 3D) difirieron significativamente entre sí (prueba MWW, $W = 142,668$, $P < 0,0001$).

Así mismo, la comparación de las orientaciones del vector medio entre los dos experimentos fueron estadísticamente diferentes (prueba MWW, $W = 218,569$, $P < 0,001$). Así, el entrenamiento tridimensional a lo largo de una trayectoria con variaciones en la configuración de sus pendientes y proyección tiene un efecto significativo en la dirección final que toma la hormiga.

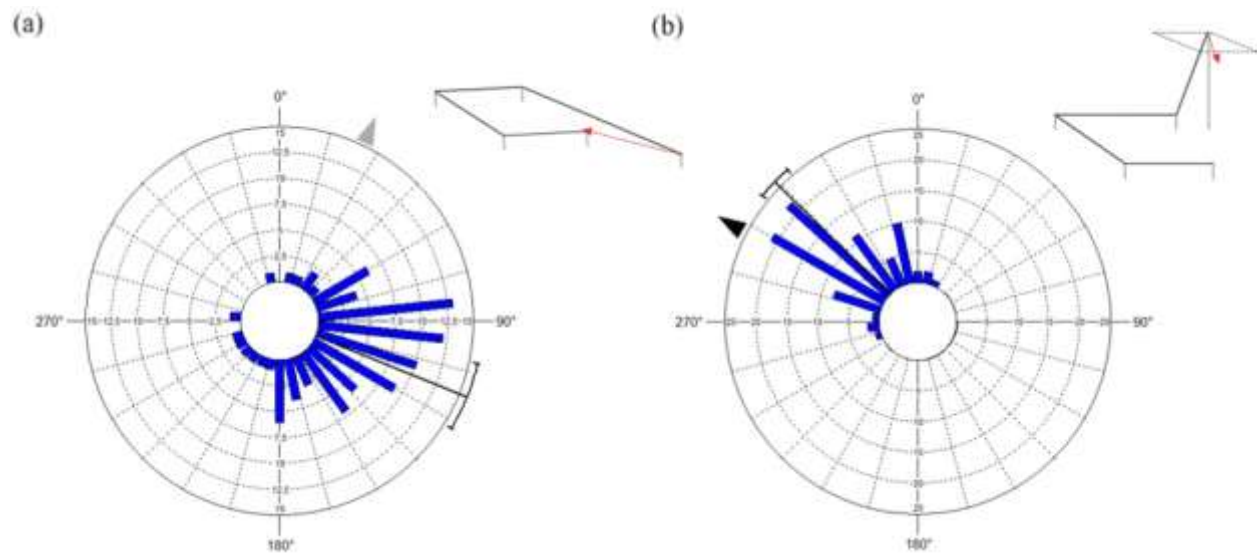


Fig.4: Orientación de las hormigas después de recorrer las configuraciones (c) Control (N= 93) y (d) en 3D (N= 82) del Experimento 2 (i.e. con ángulos proyectados). Las flechas corresponden a

la dirección esperada del vector *home* en cada caso. El arco por fuera de la circunferencia corresponde al intervalo de confianza del 95% para el vector o eje medio. Los valores en el interior de los círculos son el número de individuos. La figura en la parte superior derecha representa el recorrido de cada configuración; la flecha roja corresponden al vector *home*.

Discusión

Nuestros experimentos tenían como objetivo dilucidar la capacidad de *Atta colombica* para hacer integración de rutas luego de llevar a cabo recorridos a través de complejos caminos 3D. La investigación giró en torno a la pregunta de si las hormigas tienen la capacidad de determinar un vector *home* en una ruta que requiere de la compensación de un desplazamiento vertical debido al cambio en la inclinación de la ruta. Los resultados en general muestran que, las hormigas arrieras son capaces de compensar los desplazamientos verticales y horizontales, extrayendo correctamente la información angular y de distancia en cualquiera de los planos espaciales (Fig. 3,4). De manera interesante, las hormigas cuya ruta presentaba pendientes, se orientaron significativamente mejor que aquellas que caminaron sobre rutas completamente planas (e.g. Fig. 4a, b).

A partir de esta evidencia, podemos afirmar que *A. colombica* puede calcular correctamente las distancias terrestres al caminar sobre pendientes e incorporar correctamente dicha información de desplazamiento a su integrador de rutas, aún en complejas tareas 3D; posiblemente de manera similar a como lo hace la hormiga del desierto, *Cataglyphis fortis* (Wohlgenuth & al. 2001, 2002, Grah & al. 2005). Así mismo, los resultados del tratamiento con proyección sugieren que la información odométrica y angular (en los tres componentes) se integra correctamente para generar un vector *home* muy preciso y exacto. De alguna manera las hormigas logran compensar las distancias reales de recorrido en terreno inclinado en las respectivas distancias terrestres y, adicionalmente, hacen integración de rutas en recorridos 3D mucho mejor que como lo hacen en 2D, una habilidad probablemente derivada de su evolución en complejos terrenos boscosos.

Dos elementos adicionales a considerar para explicar los resultados son la proximidad al nido y los mecanismos de compensación constante asociados a la complejidad de la ruta. Para el Experimento 1 la distancia final entre el alimentador y el nido (i.e. distancia del vector *home*) para el grupo control y experimental fueron de 4,47 m y 2,77 m y para el Experimento 2 fueron de 2,37 m y 4,56

m respectivamente. Dichos valores son de gran importancia, pues existe una relación significativa entre la distancia al nido y la cantidad de error introducido al integrador de rutas (Patel & Cronin, 2020). En la hormiga del desierto cuanto mayor sea dicha distancia mayor será el error azimutal del vector *home* (Müller & Wehner, 1988; Sommer & Wehner, 2004). Sin embargo, dicho patrón podría invertirse para las hormigas arrieras de tal manera que la exactitud en el vector *home* sea menor cuanto más cerca del nido se encuentre. Esto debido a que, a mayor distancia de forrajeo menor es la probabilidad de alcanzar un rastro químico u otro tipo de referencias asociado con la ubicación del nido. Por el contrario, cuanto más cerca del nido la probabilidad de alcanzar alguna señal mencionada es mayor y, por ende, la necesidad de un vector con alta exactitud puede ser eludida. Esto último mediante comportamientos como la búsqueda sistemática en bucles observada en otras especies (Wehner & Srinivasan, 1981; Hoffmann, 1983; Narendra *et al.*, 2008). De esta manera, al tener experimentos en donde la longitud del vector *home* es relativamente corta, junto con nidos de gran tamaño (como los del Experimento 2) puede conducir al cálculo de un vector *home* menos exacto, como el obtenido en el control del segundo experimento.

Los resultados de los experimentos con y sin proyección evidencian que *A. colombica* si logra percibir un tercer componente; sin embargo, la forma en que las hormigas logran detectar dicha dimensión aún no se entiende muy bien (Müller & Wehner, 1988; Wohlgemuth *et al.*, 2001, 2002; Lipp *et al.*, 2005; Weihmann & Blickhan, 2009). Investigaciones conducidas en *Cataglyphis fortis* descartaron la presencia de mecanoreceptores capilares que le permitieran a la hormiga estimar la inclinación de las pendientes (Wittlinger *et al.*, 2007b). Sin embargo, experimentos corridos en otras especies de hormigas cortadoras de hojas (Markl, 1962, 1964; Vilela *et al.*, 1987) mostraron que, en condiciones de oscuridad, junto con pequeñas variaciones en la inclinación de sus recorridos (20°) la decisión sobre qué camino tomar se determina más recordando señales gravitacionales que recordando otras señales (e.g. químicas). Además, Riveros *et al.* (2013) proponen la presencia de mecanoreceptores en las antenas de *A. colombica* que permiten censar información gravitacional. Por lo tanto, aun es plausible que a diferencia de *C. fortis*, la integración de rutas de las hormigas cortadoras de hojas como *A. colombica* esté impulsada por propioceptores ubicados en sus articulaciones o por algún tipo de monitoreo derivado de la actividad de un generador de patrones para caminar.

Al limitar el uso de señales visuales y de la brújula celeste se espera que la dependencia por la integración de rutas se incremente junto con un mayor uso de señales idiotéticas (i.e. propiocepción) (Ronacher *et al.*, 2006). Sin embargo, la integración de rutas idiotética difiere sustancialmente de la integración de ruta alotética (Cheung *et al.*, 2007, 2008; Cheung, 2014). Dicha diferencia radica principalmente en que la IR idiotética acumula incertidumbre posicional más rápido y es mucho menos precisa que la IR alotética, ya que la acumulación de errores angulares en la IR idiotética no presenta límites y por ende aumenta progresivamente el error de entrada. Por el contrario, en la IR alotética, los errores angulares están limitados por la brújula (Cheung *et al.*, 2007). De esta manera, la introducción de una mayor cantidad de error en el integrador de ruta debido a un mayor uso de información idiotética, sumado al error introducido por el desplazamiento en un tercer componente puede llevar a que el individuo perciba que la integración no es lo suficientemente confiable y lo conduzca a mejorar la precisión de su integrador. Posiblemente, mediante la recalibración frecuente del integrador, con el uso de la brújula magnética (Banks & Srygley, 2003; Riveros & Srygley, 2008; Riveros *et al.*, 2014).

También es importante mencionar que la integración de rutas llevada a cabo a través de un recorrido tridimensional se evaluó teniendo en cuenta solo el plano horizontal (2D). De esta manera, se podría decir que se obliga a la hormiga a usar solo dos componentes de su vector integrado. Esto podría implicar que la actualización final del integrador de rutas es más complejo aun de lo que se esperaba (Heinze *et al.*, 2018; Ronacher, 2020) puesto que tendría que cambiar la representación neural de una matriz tridimensional a una matriz bidimensional del espacio. Ahora bien, si esto se suma a la mayor exactitud y precisión obtenida en los experimentos con pendientes, nos lleva a preguntarnos, si ciertos tipos de representación neural del espacio pueden llegar a ser superiores en cierta medida, en presencia de un mayor ruido. En conclusión, los resultados presentados aquí evidencian que la hormiga arriera puede estimar las pendientes angulares ascendentes y descendentes de un recorrido, permitiéndole integrar correctamente la distancia al suelo y no la distancia real caminada. Además, es evidente que *Atta colombica* tiene la capacidad de discriminar el desplazamiento en el plano horizontal de uno en el plano vertical, mostrando una mayor habilidad para hacer integración de rutas en este último. Finalmente, a pesar de que se desconocen los mecanismos exactos que le confieren a *A. colombica* estas habilidades, es muy probable que, a diferencia de las hormigas del desierto, la hormiga arriera tenga una verdadera representación 3D de su mundo.

Agradecimientos

Este proyecto fue financiado con fondos de la beca Big grant (Riveros et al) de la Dirección de Investigación de la Universidad del Rosario, el Fondo para la Financiación de Trabajos de Grado - Facultad de Ciencias Naturales, Universidad del Rosario y fondos generales de investigación del USDA.

Los autores expresan su agradecimiento a Fred Vencl, State University of New York- Stony Brook y el permiso de recolección otorgado por la Autoridad Nacional del Medio Ambiente (ANAM, Panamá) para hacer investigación en Gamboa, Panamá; a Santiago Cardona por su ayuda en la construcción de los montajes experimentales y a Félix Manrique por proporcionar el sitio en el que se llevaron a cabo los experimentos.

Referencias

Banks AN, Srygley RB. 2003. Orientation by magnetic field in leaf-cutter ants, *Atta colombica* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology* **109**: 835–846.

Cheung A. 2014. Animal path integration: A model of positional uncertainty along tortuous paths. *Journal of Theoretical Biology* **341**: 17–33.

Cheung A, Zhang S, Stricker C, Srinivasan M V. 2007. Animal navigation: the difficulty of moving in a straight line. *Biological cybernetics* **97**: 47–61.

Cheung A, Zhang S, Stricker C, Srinivasan M V. 2008. Animal navigation: general properties of directed walks. *Biological Cybernetics* **99**: 197–217.

Collett TS, Collett M. 2002. Memory use in insect visual navigation. *Nature Reviews Neuroscience* **3**: 542–552.

Dyer FC. 1998. Cognitive ecology of navigation. In: *Cognitive ecology: The evolutionary ecology of information processing and decision making*. Chicago, IL, US: University of Chicago Press, 201–260.

- Esch H, Burns J. 1996.** Distance estimation by foraging honeybees. *The Journal of Experimental Biology* **199**: 155 LP – 162.
- Evangelista C, Kraft P, Dacke M, Labhart T, Srinivasan M V. 2014.** Honeybee navigation: critically examining the role of the polarization compass. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **369**: 20130037.
- Grah G, Wehner R, Ronacher B. 2005.** Path integration in a three-dimensional maze: ground distance estimation keeps desert ants &em>Cataglyphis fortis&/em> on course. *Journal of Experimental Biology* **208**: 4005 LP – 4011.
- Grah G, Wehner R, Ronacher B. 2007.** Desert ants do not acquire and use a three-dimensional global vector. *Frontiers in Zoology* **4**: 12.
- Heinze S, Narendra A, Cheung A. 2018.** Principles of Insect Path Integration. *Current Biology* **28**: R1043–R1058.
- Hironaka M, Filippi L, Nomakuchi S, Horiguchi H, Hariyama T. 2007.** Hierarchical use of chemical marking and path integration in the homing trip of a subsocial shield bug. *Animal Behaviour* **73**: 739–745.
- Hoffmann G. 1983.** The search behavior of the desert isopod *Hemilepistus reaumuri* as compared with a systematic search. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **13**: 93–106.
- Kempf WW. 1972.** Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical. *Studia Entomologica* **15**.
- Lebhardt F, Koch J, Ronacher B. 2012.** The polarization compass dominates over idiothetic cues in path integration of desert ants. *The Journal of Experimental Biology* **215**: 526 LP – 535.
- Lipp A, Wolf H, Lehmann F-O. 2005.** Walking on inclines: energetics of locomotion in the ant *Camponotus*. *The Journal of experimental biology* **208**: 707–719.
- Markl H. 1962.** Borstenfelder an den Gelenken als Schweresinnesorgane bei Ameisen und anderen Hymenopteren. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **45**: 475–569.

Markl H. 1964. Geomenotaktische Fehlorientierung bei *Formica polyctena* Förster. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* **48**: 552–586.

Müller M, Wehner R. 1988. Path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*; *Proceedings of the National Academy of Sciences* **85**: 5287 LP – 5290.

Narendra A, Cheng K, Sulikowski D, Wehner R. 2008. Search strategies of ants in landmark-rich habitats. *Journal of Comparative Physiology A* **194**: 929–938.

Patel RN, Cronin TW. 2020. Path integration error and adaptable search behaviors in a mantis shrimp. *bioRxiv*: 2020.03.04.977439.

Riveros AJ, Esquivel DMS, Wajnberg E, Srygley RB. 2014. Do leaf-cutter ants *Atta colombica* obtain their magnetic sensors from soil? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **68**: 55–62.

Riveros AJ, Srygley RB. 2008. Do leafcutter ants, *Atta colombica*, orient their path-integrated home vector with a magnetic compass? *Animal Behaviour* **75**: 1273–1281.

Ronacher B. 2020. Path integration in a three-dimensional world: the case of desert ants. *Journal of Comparative Physiology A* **206**: 379–387.

Ronacher B, Westwig E, Wehner R. 2006. Integrating two-dimensional paths: do desert ants process distance information in the absence of celestial compass cues? *Journal of Experimental Biology* **209**: 3301 LP – 3308.

Sommer S, Wehner R. 2004. The ant's estimation of distance travelled: experiments with desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Journal of Comparative Physiology A* **190**: 1–6.

Srinivasan M V, Zhang S, Altwein M, Tautz J. 2000. Honeybee Navigation: Nature and Calibration of the "Odometer"; *Science* **287**: 851 LP – 853.

Vilela EF, Jaffé K, Howse PE. 1987. Orientation in leaf-cutting ants (Formicidae: Attini). *Animal Behaviour* **35**: 1443–1453.

Wehner R. 1997. The ant's celestial compass system: spectral and polarization channels BT -

Orientation and Communication in Arthropods. In: Lehrer M, ed. Basel: Birkhäuser Basel, 145–185.

Wehner R, Meier C, Zollikofer C. 2004. The ontogeny of foraging behaviour in desert ants, *Cataglyphis bicolor*. *Ecological Entomology* **29**: 240–250.

Wehner R, Srinivasan M V. 1981. Searching behaviour of desert ants, genus *Cataglyphis* (Formicidae, Hymenoptera). *Journal of comparative physiology* **142**: 315–338.

Wehner R, Srinivasan M. 2003. Path integration in insects. In: The Neurobiology of Spatial Behaviour. 9–30.

Weihmann T, Blickhan R. 2009. Comparing inclined locomotion in a ground-living and a climbing ant species: sagittal plane kinematics. *Journal of Comparative Physiology A* **195**: 1011.

Wetterer J, Gruner D, Lopez J. 1998. Foraging and Nesting Ecology of *Acromyrmex octospinosus* (Hymenoptera: Formicidae) in a Costa Rican Tropical Dry Forest. *Florida Entomologist* **81**: 61–67.

Wirth R, Herz H, Ryel R, Beyschlag W, Hölldobler B. 2003. *Herbivory of Leaf-Cutting Ants: A Case Study on Atta Colombica in the Tropical Rainforest of Panama.*

Wittlinger M, Wehner R, Wolf H. 2006. The Ant Odometer: Stepping on Stilts and Stumps. *Science (New York, N.Y.)* **312**: 1965–1967.

Wittlinger M, Wehner R, Wolf H. 2007a. The desert ant odometer: A stride integrator that accounts for stride length and walking speed. *The Journal of experimental biology* **210**: 198–207.

Wittlinger M, Wolf H, Wehner R. 2007b. Hair plate mechanoreceptors associated with body segments are not necessary for three-dimensional path integration in desert ants, *Cataglyphis fortis*. *Journal of Experimental Biology* **210**: 375 LP – 382.

Wohlgemuth S, Ronacher B, Wehner R. 2001. Ant odometry in the third dimension. *Nature* **411**: 795–798.

Wohlgemuth S, Ronacher B, Wehner R. 2002. Distance estimation in the third dimension in

desert ants. *Journal of comparative physiology. A, Neuroethology, sensory, neural, and behavioral physiology* **188**: 273–281.