



Efectos de la elevación sobre la alometría sensorial en la abeja de la miel, *Apis mellifera*

Heidy Natalia Barragán Barrera

Director: Andre Josafat Riveros Rivera. Ph. D.

Trabajo de grado presentado como requisito para obtener el título de Biólogo

Facultad Ciencias Naturales
Programa de Biología
Universidad del Rosario
Bogotá, Colombia
2020

Efectos de la elevación sobre la alometría sensorial en la abeja de la miel, *Apis mellifera*

Heidy Natalia Barragán Barrera

Director: Andre Josafat Riveros Rivera

Resumen

Las variaciones en el tamaño corporal representan un motor para la colonización de nuevos nichos representado en patrones ecogeográficos. La ley de Bergmann describe un patrón ecogeográfico donde las especies con mayor tamaño corporal se distribuyen a mayor latitud. No obstante, la ley de Bergmann *sensu lato* incluye factores abióticos como temperatura y altitud. En consecuencia, la ley de Bergmann *sensu lato* extiende el patrón modificado a distintos grupos que antes no se habían incluido, como en el caso de la Clase Insecta. Se sabe que las variaciones en el tamaño corporal de los insectos influyen en las dinámicas de forrajeo. Por lo tanto, la información ambiental que perciben y procesan los insectos varía con cambios en el tamaño corporal absoluto y relativo. En este estudio se evaluó la ley de Bergmann *sensu lato* aplicada en *A. mellifera* con respecto a una clina altitudinal en dos zonas de la cordillera oriental colombiana; evaluando variaciones de rasgos morfométricos y sensoriales, además de su relación con la percepción de la información olfativa y sus consecuencias en las actividades de forrajeo. Se encontró que las abejas de menor elevación presentaron menor magnitud para rasgos sensoriales y morfométricos a diferencia de las abejas que se distribuyen en la localidad con mayor elevación. Este patrón responde al principio de la ley de Bergmann *sensu lato* en función de una clina altitudinal. Las variaciones alométricas a nivel morfométrico registradas en el estudio tienen efecto en los rasgos sensoriales de *A. mellifera*. En consecuencia, se puede sugerir como la temperatura asociada a la altitud moldea las comunidades de *A. mellifera*, específicamente en tareas de polinización.

Palabras clave: morfometría, ecología sensorial, sensilas placodeas, Ley de Bergmann, altitud, tamaño

Abstract

Variations in body size represent an important driver in colonization of new niches, indicated by ecogeographic patterns. Bergmann's Law describes an ecogeographic pattern where species with larger body size are distributed at higher latitudes. However, Bergmann's law *sensu lato* includes abiotic factors such as temperature and altitude to complement the explanation of this pattern.

Consequently, Bergmann's law *sensu lato* extends the modified pattern within groups that had not previously been included before, specifically, the Class Insecta. Variations in insect body size are known to influence foraging dynamics. Therefore, the environmental information that insects perceive and process varies with changes in absolute and relative body size. In this study, the Bergmann *sensu lato* law applied in *A. mellifera* was evaluated within an altitudinal cline in two areas of the Colombian eastern mountain range. We include the variations in morphometric and sensory traits, and their relationship with the perception of olfactory information and its consequences on foraging activities. We found that bees of lower elevation exhibited lower magnitude for sensory and morphometric traits, unlike bees that are distributed in the locality with higher elevation. This pattern follows the principle of Bergmann *sensu lato* based on an altitudinal cline. The allometric variations at the morphometric level evaluated in the study have an effect on the sensory features of *A. mellifera*. Consequently, we suggested how the temperature associated with the altitude shapes the *A. mellifera* communities, specifically in pollination tasks.

Key words: morphometry, sensory ecology, sensilla placodea, Bergmann's law, altitude, size

Introducción

El tamaño corporal representa un factor fundamental en la colonización de nuevos nichos (Woodward & Hildrew, 2002) por su efecto sobre las relaciones ecológicas intra e interespecíficas (Williams & Martinez, 2000). Un ejemplo de esto es la competencia por recursos como el espacio (Yodzis, 2013); esta competencia determina cómo se puede estructurar la comunidad dentro del ecosistema (Tilman, 1982), dando como resultado patrones de distribución ecogeográficos (Buchmann et al, 2013). La ley de Bergmann describe el patrón ecogeográfico de la variación del tamaño corporal de un taxón monofilético superior en clinas latitudinales (Blanckenhorn & Demont, 2004; Blackburn, 1999). No obstante, el patrón de esta ley se podría explicar en gran medida por el clima y no por la latitud (Mayr, 1956), es decir, las especies de climas más fríos tienden a ser más grandes en especies de vertebrados, en comparación a las especies que viven en climas más cálidos (Mayr, 1956).

La mayoría de los estudios que evalúan el principio de la ley de Bergmann reinterpretada se enfocan en vertebrados (McNab, 1971; Searcy, 1980; Steudel et al, 1994; Jin et al, 2007; Meiri et al, 2007). Esto se debe a que existe un debate en la aplicación de esta ley para la Clase Insecta (Blanckenhorn

& Demont, 2004). Shelomi (2012) describió que esta ley no aplica para el grupo de insectos en general, pero si funciona para clados específicos de este, ya que la variación en el tamaño de los insectos en clinas latitudinales debe derivarse de modelos mecanicistas como la regla de tamaño-temperatura (Shelomi, 2012). Un ejemplo de las premisas que están siendo debatidas es la termorregulación para ectotermos donde se describe que a mayor tamaño corporal se podría favorecer la retención de calor; sin embargo, los ectotermos pequeños se aclimatan a la temperatura del ambiente rápidamente (Stevenson, 1985). Teniendo en cuenta el debate de aplicar el principio de la ley de Bergmann en ectotermos, algunos autores se refieren a la ley de Bergmann *sensu lato* donde se incluye cualquier variación clinal en la morfometría de los organismos sobre un rango geográfico (Olalla, 2011).

Los elementos que se podrían tener en cuenta para evaluar la ley de Bergmann *sensu lato* son: la distribución de un clado en función de su altitud, que a su vez está directamente asociada a la temperatura (Liu. et al, 2009). La relación entre la elevación y la temperatura es negativa, en una pendiente montañosa a medida que aumenta la elevación la temperatura disminuye (McCutchan, 1986). Otro factor a tener en cuenta en la evaluación de la ley de Bergmann *sensu lato* son las variaciones intrínsecas dentro de un clado, representado en relaciones alométricas del tamaño corporal (Bidau & Martí, 2007). La alometría, describe la variación en las dimensiones de las partes de un organismo que se correlaciona con los cambios en su tamaño relativo, es decir, la relación entre las variaciones de la forma y el tamaño general (Levinton, 1988). La alometría se presenta en tres fenómenos (Schlichting & Pigliucci, 1998), para el desarrollo del estudio se evaluó la alometría estática. Este tipo de alometría describe la relación de escala entre los individuos, específicamente entre órganos y el tamaño corporal después de terminar el crecimiento en todas las etapas de desarrollo (Shingleton et al, 2007).

Por lo demás, las variaciones alométricas de los rasgos sensoriales en insectos despiertan un gran interés, ya que estos rasgos están asociados a una relación funcional para la obtención y procesamiento de la información del medio ambiente (Alloway, 1972). Un ejemplo de esto es el olfato para la localización de recursos florales, donde se utilizan estructuras sensoriales como ojos y antenas para el reconocimiento y aprendizaje de la vegetación circundante (Menzel, 1990). Las antenas son estructuras que se asocian directamente a la obtención de recursos por reconocimiento de olores (Kaissling, & Renner, 1968). Sobre las antenas, se distribuyen unas estructuras

denominadas sensilas, estas estructuras son una especie de poro que converge en receptores químicos donde se recibe la información de odorantes del ambiente (Abel et al, 2001). Esta relación funcional se ha estudiado en mayor medida para los insectos polinizadores (Chittka et al, 1999), y dentro de este grupo se destacan estudios en *Apis mellifera*, ya que es un modelo que tiene bien descrito su comportamiento, ecología y filogenia (Elekonich & Roberts, 2005).

El tamaño corporal afecta la percepción de la información del ambiente (Greenfield M, 2002), específicamente en el reconocimiento de patrones complejos. Esto se debe a que el tamaño de rasgos corporales y sensoriales representa una ventana restringida para recibir, procesar y transducir la información, por ejemplo, la geometría del espacio (Greenfield M, 2002; Jander & Jander, 2002) y sensibilidad olfativa (Spaethe et al, 2007). La sensibilidad depende en gran medida del tamaño de las antenas, que a su vez presentan variaciones alométricas (Spaethe et al, 2007). De este modo, se podría sugerir cómo los cambios en el tamaño corporal tendrían efecto en la manera en que los organismos perciben la información del ambiente, reconociendo a su vez como esta ventana de percepción del mundo afecta en el comportamiento y su respectiva distribución en el espacio. Por último, el objetivo del estudio es evaluar las variaciones alométricas de los rasgos sensoriales y morfométricos en *Apis mellifera* teniendo en cuenta el principio de la ley de Bergmann en una clina altitudinal. De acuerdo a esta ley se predice que las poblaciones que se distribuyen a mayor elevación presentan mayor magnitud para rasgos sensoriales y morfométricos, en comparación con las poblaciones que se distribuyen en bajas elevaciones.

Materiales y métodos

Colecta de individuos

Se colectaron individuos de una misma colmena dentro de dos zonas de Cundinamarca, Colombia ubicadas en la cordillera oriental de los Andes colombianos. Beltrán (4° 47' 52.8" N, 70° 44' 21.48" O) localizada a 228 msnm y con una temperatura promedio de 32°C, y Altos de Patios (4° 40' 31.44" N, 74° 0' 17.99" O) localizada a 3006 msnm con una temperatura promedio de 12°C. El muestreo en ambas zonas se realizó en septiembre de 2018.

Caracterización general del tamaño y clasificación de rasgos

Para cada abeja se registró la masa seca incluyendo cabeza, tórax, alas y patas, removiendo el abdomen para evitar variaciones debido al contenido estomacal. Por otro lado, se evaluó la longitud total del flagelo, área del octavo segmento del flagelo, ancho máximo de la cabeza y área de las alas. Para estas variables se tomaron fotografías usando un estereoscopio con magnificación de 10x en vista frontal, las fotografías se analizaron con el software ImageJ V1. 52a (National Institutes of Health, USA). Se realizó una distinción entre rasgos morfométricos y sensoriales con el fin de evaluar las variaciones absolutas y relativas en términos de alometría estática entre estos. Los rasgos morfométricos fueron: Ancho máximo de cabeza, área de las alas y masa seca. Mientras que los rasgos sensoriales fueron: longitud del flagelo, número de sensilas y densidad del número de sensilas ubicadas en el octavo segmento del flagelo.

Conteo de sensilas

Para el conteo de sensilas se siguió la metodología presentada por Riveros & Gronenberg (2010). Brevemente, se cubrió cada antena con una delgada capa de esmalte de uñas transparente (Sally Hansen Nailgrowth miracle), este proceso se repitió tres veces con un intervalo de 7 minutos de espera por capa de esmalte de uñas. Luego, las antenas se secaron en una plancha de calentamiento durante 12 minutos. Después del secado se retiró la capa de esmalte y al final se utilizó esta capa para obtener una réplica detallada de la superficie del flagelo. La réplica se abrió ventralmente y se cortó el octavo segmento del flagelo. Este segmento se aplanó y se montó en un portaobjetos de microscopio, usando una magnificación de 40x para contar únicamente las sensilas placodeas debido a su notoriedad y su función en el olfato (Vareschi, 1971). Por último, la densidad de receptores olfativos se calculó multiplicando el número de sensilas por el área del octavo segmento del flagelo.

Análisis estadísticos

Se eliminaron los *outliers* usando distancias de Mahalanobis, luego se evaluó la distribución del set de datos con la prueba de Kolmogorov-Smirnov (corrección de Lilliefors). Posteriormente se comprobó la varianza de los rasgos entre localidades usando una MANOVA, coeficientes de variación y un análisis de componentes principales (PCA) con biplot. La variación de los rasgos

por localidad se presentó usando la prueba t-Student para datos independientes. Para describir las relaciones entre rasgos sensoriales y morfométricos se realizó un modelo lineal con criterio de selección de Akaike, siendo el número de sensilas el rasgo que estaba en función de las demás variables evaluadas. Luego de la selección del modelo más viable entre los rasgos resultante del criterio de selección de Akaike, se realizaron correlaciones entre los componentes del modelo. Todos los análisis se realizaron utilizando el software estadístico Rstudio (V 3.4.6).

Resultados

Caracterización general del tamaño y clasificación de rasgos

Se colectaron 233 individuos (Altos de Patios=115; Beltrán=118) y se analizaron en total 212 individuos luego de aplicar la prueba de Mahalanobis (Altos de Patios = 111; Beltrán = 101). De los rasgos morfométricos las variables que presentaron mayor coeficiente de variación por localidad (cv) fueron: masa seca (Altos de Patios=0,16; Beltrán=0,13) y ancho máximo de cabeza (Altos de Patios=0,10; Beltrán=0,04). Del grupo total de individuos se evaluó un subgrupo (Altos de Patios = 31; Beltrán = 30) para las variables sensoriales (Tabla 1). La variable que presentó mayor coeficiente de variación fue la densidad del número de sensilas (Altos de Patios = 0,10; Beltrán = 0,15), seguido del área del tercer segmento (Altos de Patios = 0,10; Beltrán = 0,12). Por último, las variaciones de todos los rasgos evaluados presentaron diferencias significativas entre localidades ($p < 0,001$) a partir del resultado del análisis multivariado de varianza (MANOVA).

Tabla 1. Estadísticos descriptivos por localidad

Variable	Altos de Patios		Beltrán	
	Media	Desviación estándar	Media	Desviación estándar
Ancho cabeza (mm)	4,03	0,41	2,77	0,13
Área de la alas (mm ²)	22,97	1,61	19,01	1,09
Masa seca (mg)	19,85	3,3	15,22	2
Longitud del flagelo (mm)	3,03	0,08	2,64	0,13
Número de sensilas	309,19	14,88	229	15,2
Área del tercer segmento (mm ²)	0,19	0,01	0,17	0,02
Densidad del número de sensilas (mm ² ⁽⁻¹⁾)	1624,85	162,91	1332,05	208,2

Tabla 2. Criterio de selección de Akaike para el modelo lineal. Donde el número de sensilas (S) está en función de las demás variables: masa seca (M), ancho máximo de cabeza (C), área de las alas (A) y longitud total del flagelo (FL).

Función	AIC
S~M+C+A+FL	376,89
S~M+C+FL	373,56
S~C+FL	371,59

Las variables morfométricas y sensoriales por localidad explican en total un 85,1% de la variabilidad de los datos en ambas localidades (Fig.1), según el resultado del PCA con biplot. Dentro de este porcentaje se destacan las variables: ancho máximo de cabeza, área de las alas, longitud del flagelo y número de sensilas, estas variables tienen un poder explicativo del 68,3% de variabilidad representado en el primer componente. La relación entre las variables sensoriales y morfométricas se evaluó con un modelo lineal bajo los parámetros de la distribución normal. El número de sensilas presentó una relación significativa en función de la longitud del flagelo ($p < 0,001$), ambas variables clasificadas como rasgos sensoriales. También se registró una relación significativa entre el número de sensilas en función del ancho máximo de cabeza ($p < 0,001$), representando la relación entre rasgos sensoriales y morfométricos. Ambos modelos se analizaron teniendo en cuenta el criterio de selección de Akaike con un resultado de 371,59 (Tabla 2).

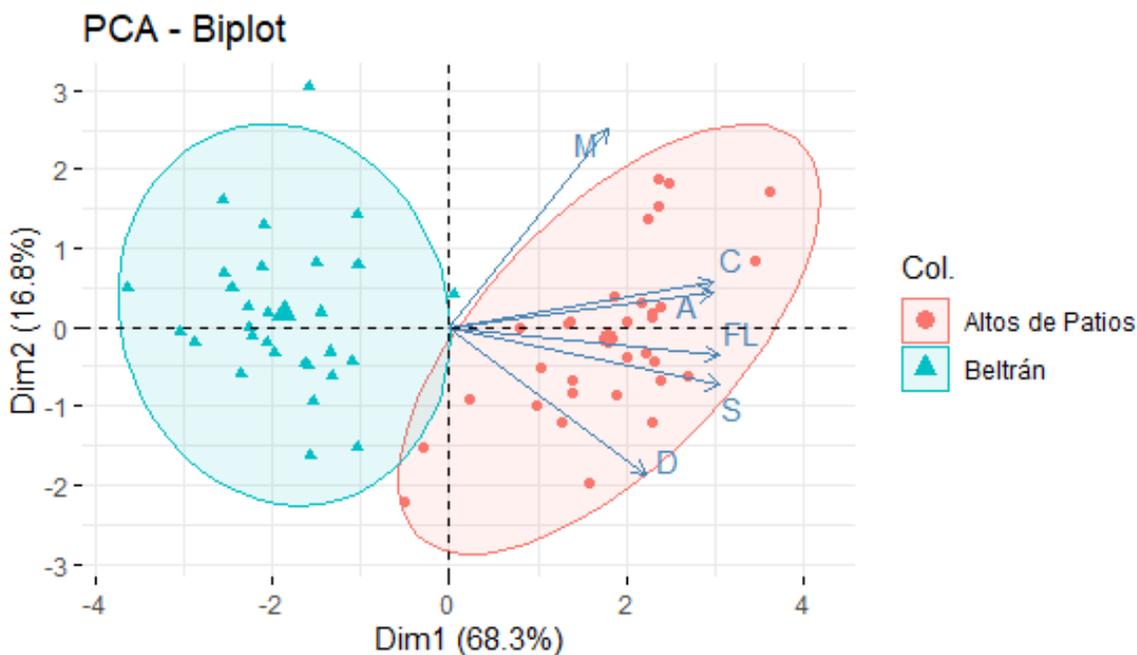


Figura 1. Análisis de componentes principales con biplot para las variables evaluadas. M: masa seca, C: ancho máximo de cabeza, A: área de las alas, FL: longitud del flagelo, S: número de sensilas y D: densidad del número de sensilas.

En promedio las abejas de Altos de Patios presentaban mayores magnitudes absolutas para los rasgos evaluados en comparación con las abejas de Beltrán (Fig.2). El ancho máximo de cabeza en promedio era más grande en las abejas de Altos de Patios (Fig. 2B) a diferencia de las abejas de Beltrán ($t=12,128$; $gl= 36$; $p<0,001$), del mismo modo se registró en promedio mayor área de las alas para las abejas de Altos de Patios (Fig. 2A) en comparación con las abejas de Beltrán ($t=9,574$; $gl=58,99$; $p<0,001$). Las abejas de Altos de Patios presentaron mayor magnitud en cuanto a la relación entre variables morfológicas donde se evaluó la relación entre el ancho máximo de cabeza con el área de las alas ($t=5,11$; $gl=54,28$; $p<0,001$) (Fig. 3A). En cuanto a los rasgos sensoriales, las abejas de Altos de Patios presentaron la misma tendencia registrada para los rasgos morfométricos en sus medidas absolutas y relativas. En promedio el número de sensilas (Fig. 2C; $t=20,59$; $gl=58,82$ $p<0,001$) y la longitud del flagelo (Fig. 2D; $t=13,65$; $gl=48,44$; $p<0,001$) era mayor en las Abejas de Altos de Patios. Las abejas de Altos de Patios presentaron mayor magnitud relativa entre las variables: número de sensilas y longitud del flagelo (Fig. 3B; $t=10,59$; $gl=44,97$ $p<0,001$).

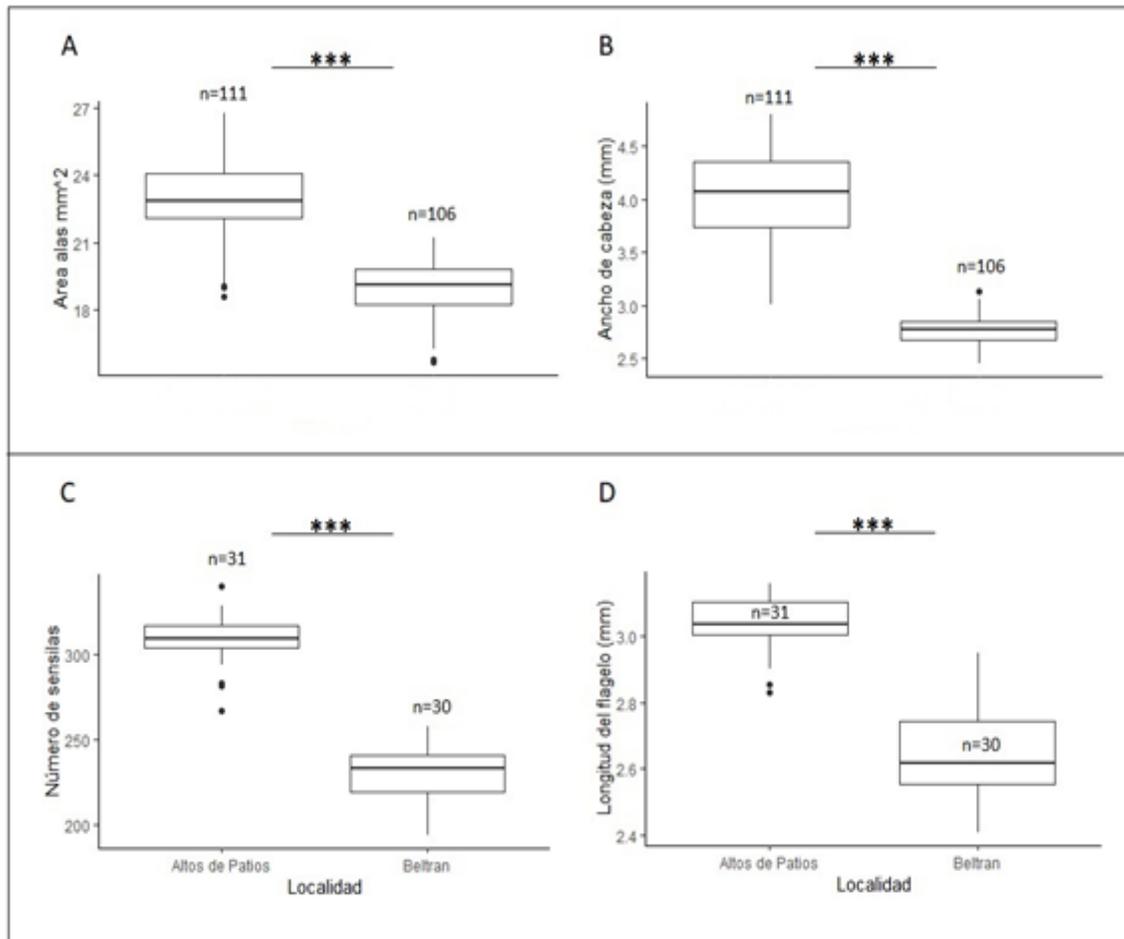


Figura 2. Rasgos morfométricos y sensoriales por localidad donde A y B corresponden a las variables morfométricas y C y D variables sensoriales. El valor de significancia es de 0,001 ***

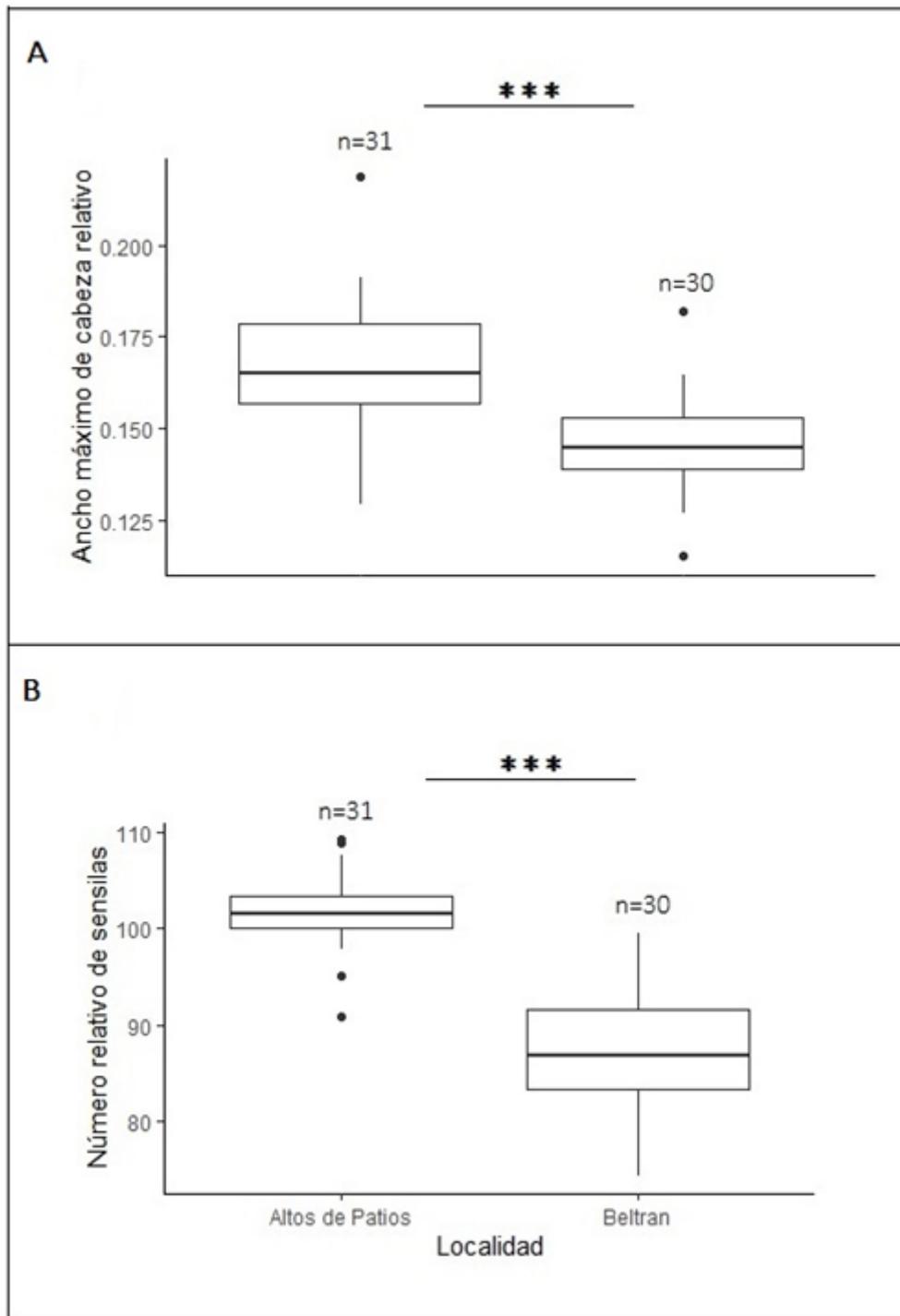


Figura 3. Rasgos morfométricos y sensoriales relativos por localidad donde A corresponde a la relación ancho máximo de cabeza/área de las alas y B a la relación número de sensilas/longitud del flagelo. El valor de significancia menor a 0,001 ***

El número de sensilas presentó una correlación débil para los rasgos morfométricos y sensoriales. Se registró una correlación significativa entre dos rasgos sensoriales (Fig. 4C) únicamente para la localidad de Altos de Patios.

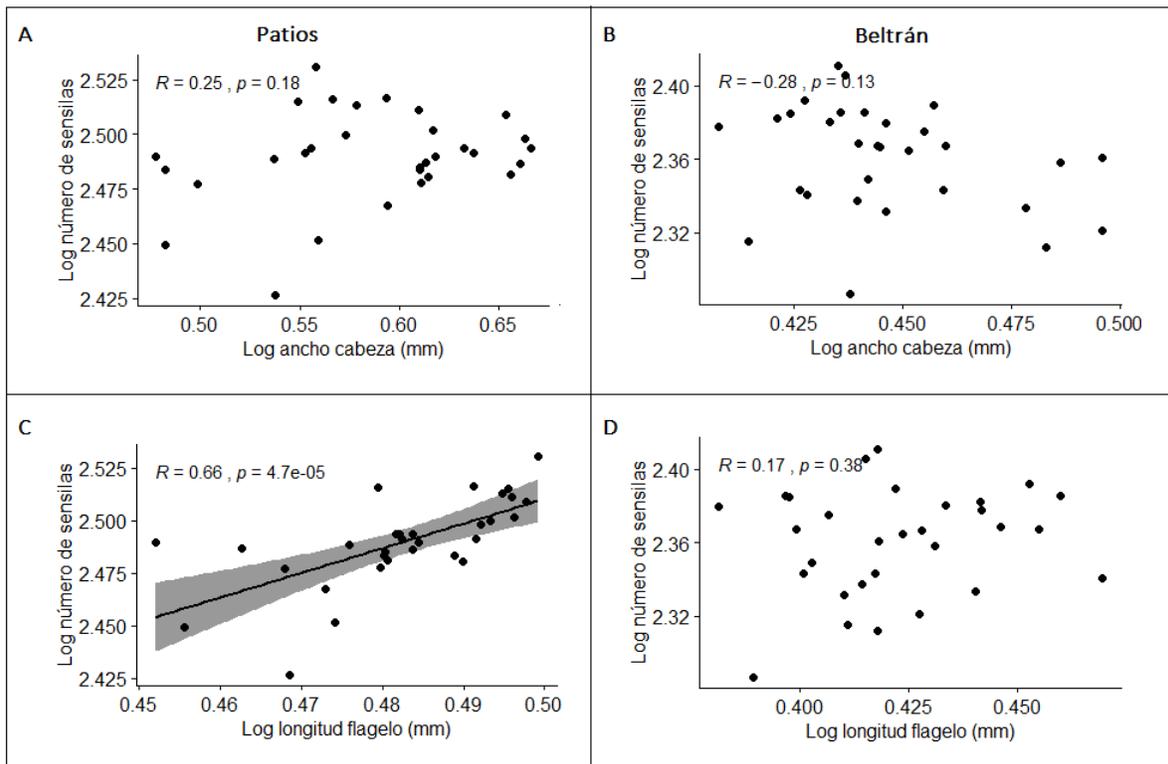


Figura 4. Correlación entre el número de sensilas y el ancho máximo de cabeza por localidad, donde A: Altos de Patios (n=31) y B: Beltrán (n=30). Correlación entre el número de sensilas en función de la longitud del flagelo, donde C: Altos de Patios (n=31) y D: Beltrán (n=30).

Discusión

El objetivo del estudio fue evaluar las variaciones alométricas de los rasgos sensoriales y morfométricos en *Apis mellifera*, teniendo en cuenta el principio de Bergmann en una clina altitudinal. En este estudio se encontró que las abejas de menor elevación son pequeñas en sus magnitudes absolutas y relativas, a diferencia de las abejas de mayor altitud que presentaron mayor magnitud absoluta y relativa. En consecuencia, se soporta el principio de Bergmann *sensu lato* a partir de los patrones encontrados en el estudio. Dos elementos apoyan esta afirmación, el primero es la variación observada entre el tamaño, y el segundo la relación tamaño-temperatura en función de la localidad. Sumado a eso, se integran conceptos de ecología sensorial asociada a la percepción de información olfativa a partir de la relación de rasgos morfométricos y sensoriales. Esto con el fin de evaluar la posible magnitud de sensibilidad olfativa de *Apis mellifera* asociado a la explotación de recursos específicos que están determinados por factores abióticos de su distribución.

Nuestros datos sugieren que las variaciones alométricas de rasgos morfométricos en función de la elevación se extiende a comunidades de *Apis mellifera*. Las comunidades de polinizadores aumentan su tamaño en función del incremento en altitud (Malo & Baonza, 2002). Las variaciones del tamaño corporal en función de la altitud se extienden a distintas especies de abejas como es el caso de *A. cerana* (Ken et al, 2003). No obstante, la variación en el tamaño corporal en insectos no se debe exclusivamente a la influencia de factores abióticos, también se presentan variaciones genéticas que interactúan en el tamaño y número de células asociadas a la conformación del tamaño corporal de los insectos adultos (Nijhout, 2003). Ambos mecanismos actúan de manera conjunta; sin embargo, variaciones abióticas pueden influir de manera directa en el tamaño de apéndices específicos del cuerpo como se ha descrito en las alas de *Drosophila melanogaster*, debido a incremento de temperatura en el estado larval (Robertson, 1959). La variación de apéndices específicos en función de factores abióticos refleja las posibles interacciones funcionales determinadas por su entorno.

A mayor elevación se presenta menor temperatura y la vegetación tiende a ser más pequeña (Domic & Capriles, 2009). Estos factores moldean la dinámica de forrajeo de *Apis mellifera* (Peters et al, 2016). A menor temperatura los insectos deben conservar la temperatura endógena contrayendo

los músculos torácicos para mantener el vuelo en sus actividades de forrajeo (Heinrich, 1993). Si la vegetación circundante es pequeña y hay flujo de aire en la zona, las plumas de odorantes en el aire tardarían más tiempo en difundir debido a la baja temperatura, provocando una ruta diferencial para la concentración del odorante en el aire (Reinhard, & Srinivasan, 2009). En consecuencia, las abejas que se distribuyen a mayor elevación pueden presentar dos costos producidos por la temperatura y el flujo de aire. El primer costo es el aumento de la termorregulación endógena ya que estas abejas deben mantener el vuelo en temperaturas bajas. El segundo costo energético está asociado a la detección de plumas odorantes en el aire, las abejas cuando detectan el olor en el aire ubican la fuente volando contra el viento (Wenner et al, 1991). Las abejas que se distribuyen a menor elevación presentarían un costo asociado a la densidad del aire debido a las altas temperaturas, ya que necesitan mayores magnitudes aerodinámicas para sobrepasar la resistencia del aire (Dudley, 2001), para este caso el beneficio energético se daría por la baja capacidad de termorregulación endógena determinada por ser individuos pequeños.

Las actividades de forrajeo varían con la estacionalidad (Ashman & Stanton, 1991). A menor temperatura los individuos más grandes salen de la colmena para polinizar, y a medida que la temperatura incrementa insectos pequeños salen a colectar recursos junto a los insectos de mayor tamaño (Osorio et al, 2016). Cambios en la fenología de las especies vegetales conllevan a variaciones en la fenología de los insectos (Cohen et al, 2018). Retraso entre ambos ciclos fenológicos representan una disminución en la cantidad de recursos (Hegland et al, 2009) que llegan a la colmena y posteriormente afectarán la nutrición de las larvas, que impactará a su vez en el tamaño corporal de los individuos adultos (T'ai & Cane, 2002). En consecuencia, variaciones climáticas afectan el tamaño de la progenie, y este tamaño determinará la dinámica de polinización. El tamaño de la cabeza y los apéndices asociados a ésta representan rasgos de gran importancia para la recolección de recursos. Esto se debe a que rasgos como la cantidad de ocelos, el tamaño de los ojos y de las antenas están asociados en la percepción de la información del medio ambiente (Schwarz et al, 2011; Jander & Jander, 2002; Homberg, 1984).

La información olfativa se percibe en las antenas (Homberg, 1984) estos apéndices presentan variaciones alométricas en función de la altitud (Mattu & Verma, 1983). En consecuencia, dentro de una misma especie se da una percepción diferencial de la información olfativa. A mayor longitud de flagelo aumenta el tamaño de los segmentos que lo componen. Si hay mayor área disponible

entre los segmentos hay mayor distribución de receptores olfativos –sensilas placodeas- que ocuparán ese espacio (Frasnelli et al, 2010). A mayor número de sensilas incrementa la percepción de moléculas odorantes (Apfelbach, 1991) que a su vez afecta la sensibilidad a la sacarosa explicado por el modelo umbral de respuesta. El umbral de respuesta de sacarosa de un individuo es la concentración más baja a la cual la abeja puede distinguir el agua (Page et al, 1998). Este modelo podría explicar la división de labores en abejas en estacionalidad (Jeanson et al, 2008). Por lo tanto, las proporciones de recolectores dentro de una colmena podrían variar en función de la altitud, debido a los factores abióticos que moldean las comunidades de *Apis mellifera* para sus rasgos morfométricos y sensoriales.

La alometría entre los rasgos morfométricos y sensoriales representa una relación modular entre los rasgos. La organización jerárquica de estos rasgos se da en el desarrollo en el estado pupal, ya que en este estado se generan los órganos de la cabeza (Farris et al, 1999). Por lo tanto, se espera una correlación positiva en la alometría estática entre rasgos sensoriales y morfométricos. No obstante, algunos apéndices corporales no siguen esta tendencia de correlación positiva entre rasgos en variaciones altitudinales. Posiblemente esto se deba a otros factores ya sean genéticos o ambientales que están influenciando en el desarrollo de partes específicas del cuerpo (Klingenberg et al, 2001). En la cabeza de una abeja obrera, unas 408.000 neuronas olfativas atraviesan la antena y extienden sus axones a lo largo del nervio antenal hasta el primer centro de procesamiento olfativo, los lóbulos antenales (Kelber. Et al, 2006). Desde los lóbulos antenales, la información olfativa se transmite a los cuerpos pedunculados, que están involucrados en el procesamiento sensorial multimodal (Faber & Menzel, 2001). Cuando una abeja detecta un olor que generalmente es una mezcla de diferentes moléculas odorantes, se conduce a una actividad espacio-temporal en el lóbulo antenal que es específico para un olor en particular (Galizia & Menzel 2000).

Una hipótesis a comprobar es el aumento en el número de sensilas y el área del poro, si estos dos rasgos aumentan de manera conjunta se esperaría una mayor cantidad de neuronas asociadas al poro, y a mayor número de neuronas mayor sensibilidad. En consecuencia, se podría determinar si las abejas que se distribuyen a mayor altitud presentan preferencias en ciertos tipos de odorantes en función de la sensibilidad a la sacarosa bajo la hipótesis del modelo de umbral de respuesta. Sumado a esto, se podría evaluar el área donde convergen estos receptores dentro de los cuerpos pedunculados, esto para confirmar si varía la información olfativa que procesan las abejas en una

clina altitudinal. A modo de sugerencia es necesario ampliar la investigación que relacione la alometría de rasgos morfométricos y sensoriales asociadas a variables abióticas como la temperatura, altitud, latitud, precipitación, presión parcial de oxígeno y densidad del aire. Con el objetivo de evaluar los posibles costos y beneficios energéticos asociados a las relaciones alométricas entre rasgos en función de la distribución de *Apis mellifera*.

En conclusión, los resultados presentados en el estudio se explican por la ley de Bergmann *sensu lato* con la modificación de una clina altitudinal. A mayor elevación los individuos de *A. mellifera* son más grandes, a diferencia de las abejas de menor elevación. En consecuencia, estas comunidades se ven influenciadas por distintas presiones ambientales como la temperatura, la densidad del aire y el flujo de aire. Por lo tanto, se presentan respuestas fisiológicas diferenciales dentro de la especie en función de los factores abióticos. Las variaciones morfométricas tienen un efecto en la alometría sensorial debido a su relación modular, aun así, no todos los rasgos varían de manera conjunta y en el mismo sentido, los datos sugieren que las variaciones dentro de una misma especie no solo se pueden estar dando en función de la altitud. Por último, la relación del número de sensilas con la sensibilidad olfativa en abejas sugiere un patrón de cómo se estaría percibiendo la información olfativa del ambiente y la manera en la que se moldea la comunidad, específicamente en las dinámicas de polinización.

Agradecimientos

A mi familia por acompañarme en este proceso desde que decidí estudiar esta carrera hasta el punto de finalizar mi pregrado. A la Universidad del Rosario por ofrecernos sus instalaciones para la toma de datos. También a la Dirección de Investigación e Innovación de la Universidad del Rosario por la beca de fondos concursables para semilleros (Heidy Natalia Barragán, Laura María Herrera y Miguel Ángel Rendón). Al grupo de investigación CANNON por los recursos económicos otorgados para realizar el proyecto, y las sugerencias para el análisis de datos. A Rafael Orjuela por la colecta de las abejas. Andre J. Riveros, mi director de tesis, quien me guió en mis primeros pasos como investigadora, mostrándome herramientas para llevar a cabo este proyecto de investigación. Sus sugerencias enriquecen la manera en que la historia cobra valor para responder a los interrogantes que me apasionan de la biología. Por último, quiero agradecer a Laura Herrera por su colaboración dentro de todas las etapas del estudio, toma de datos, escritura del manuscrito

y análisis de resultados. Su colaboración estuvo presente más allá del ámbito académico. Por tal motivo, estoy absolutamente agradecida con ella por hacer parte de este proyecto y esta etapa en la que culmino mis estudios de pregrado.

Referencias

Abel, R., Rybak, J., & Menzel, R. (2001). Structure and response patterns of olfactory interneurons in the honeybee, *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Neurology*, 437(3), 363-383

Alloway TM. 1972. Learning and memory in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 17:43–56

Apfelbach R, Russ D, Slotnick BM (1991) Ontogenetic changes in odor sensitivity, olfactory receptor area and olfactory receptor density in the rat. *Chem Sens* 16:209–218

Ashman, T. L., & Stanton, M. (1991). Seasonal variation in pollination dynamics of sexually dimorphic *Sidalcea oregana* ssp. *spicata* (Malvaceae). *Ecology*, 72(3), 993-1003.

Bidau, C. J., & Martí, D. A. (2007). Clinal variation of body size in *Dichroplus pratensis* (Orthoptera: Acrididae): inversion of Bergmann's and Rensch's rules. *Annals of the Entomological Society of America*, 100(6), 850-860

Blackburn, T. M. et al. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Div. Distr.* 5: 165–174.

Blanckenhorn, W. U., & Demont, M. (2004). Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum?. *Integrative and Comparative Biology*, 44(6), 413-424.

Buchmann CM, Schurr FM, Nathan R, Jeltsch F. Habitat loss and fragmentation affecting mammal and bird communities—The role of interspecific competition and individual space use. *Ecological Informatics*. 2013; 14:90–8

Chittka, L., Thomson, J. D., & Waser, N. M. (1999). Flower constancy, insect psychology, and plant evolution. *Naturwissenschaften*, 86(8), 361-377.

Cohen, J. M., Lajeunesse, M. J., & Rohr, J. R. (2018). A global synthesis of animal phenological responses to climate change. *Nature Climate Change*, 8(3), 224-228.

Domic, A. I., & Capriles, J. M. (2009). Allometry and effects of extreme elevation on growth velocity of the Andean tree *Polylepis tarapacana* Philippi (Rosaceae). *Plant ecology*, 205(2), 223-234.

Dudley R (2001) The biomechanics and functional diversity of flight. In: Woiwod IP, Reynolds DR, Thomas CD (eds) *Insect movement: mechanisms and consequences*. CABI, Cambridge

Elekonich, M. M., & Roberts, S. P. (2005). Honey bees as a model for understanding mechanisms of life history transitions. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 141(4), 362-371.

Faber T, Menzel R. (2001). Visualizing mushroom body response to a conditioned odor in honeybees. *Naturwissenschaften* 88:472–76.

Farris, S. M., Robinson, G. E., Davis, R. L., & Fahrbach, S. E. (1999). Larval and pupal development of the mushroom bodies in the honey bee, *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Neurology*, 414(1), 97-113.

Frasnelli, E., Anfora, G., Trona, F., Tessarolo, F., & Vallortigara, G. (2010). Morpho-functional asymmetry of the olfactory receptors of the honeybee (*Apis mellifera*). *Behavioural brain research*, 209(2), 221-225.

Galizia CG, Menzel R. (2000). Odour perception in honeybees: Coding information in glomerular patterns. *Curr Op Neurobiol* 10:504–510.

Greenfield M (2002) *Signalers and receivers*. Oxford University Press. Oxford

Hegland, S. J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknes, A. L., & Totland, Ø. (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions?. *Ecology letters*, 12(2), 184-195.

Heinrich, B. (1993). *The Hot Blooded Insects*. Harvard University Press, Cambridge.

Homberg, U. (1984). Processing of antennal information in extrinsic mushroom body neurons of the bee brain. *Journal of Comparative Physiology A*, 154(6), 825-836.

Jander U, Jander R (2002) Allometry and resolution of bee eyes (Apoidea). *Arthropod Structure and Development*. 30: 179-193

Jeanson, R., Clark, R. M., Holbrook, C. T., Bertram, S. M., Fewell, J. H., & Kukul, P. F. (2008). Division of labour and socially induced changes in response thresholds in associations of solitary halictine bees. *Animal Behaviour*, 76(3), 593-602.

Jin, Y. et al. 2007. Elevational variation in body size of *Phrynocephalus vlangalii* in the North Qinghai-Xizang (Tibetan) Plateau. *Belg. J. Zool.* 137: 197–202.

Kaissling, K. E., & Renner, M. (1968). Specialized chemoreceptors in the pore plates of *Apis*. *Z. Vergl. Physiol*, 59, 357-361.

Kelber C, Rössler W, Kleineidam CJ. (2006). Multiple olfactory receptor neurons and their axonal projections in the antennal lobe of the honeybee *Apis mellifera*. *J Comp Neurol* 496:395–405

Ken, T., Fuchs, S., Koeniger, N., & Ruiguang, Z. (2003). Morphological characterization of *Apis cerana* in the Yunnan Province of China. *Apidologie*, 34(6), 553-561.

Klingenberg, C. P., Badyaev, A. V., Sowry, S. M., & Beckwith, N. J. (2001). Inferring developmental modularity from morphological integration: analysis of individual variation and asymmetry in bumblebee wings. *The American Naturalist*, 157(1), 11-23).

Levinton, J. 1988. *Genetics, paleontology and macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge

Liu X, Cheng Z, Yan L, Yin Z-Y (2009) Elevation dependency of recent and future minimum surface air temperature trends in the Tibetan Plateau and its surroundings. *Glob Planet Chang* 68:164–174

Malo, J. y Baonza, J. 2002. Are there predictable clines in plant–pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) Link in the Sierra de Guadarrama (Central Spain). *Diversity and Distributions* 8, 365–371

- Mattu, V. K., & Verma, L. R. (1983). Comparative morphometric studies on the Indian honeybee of the north-west Himalayas 1. Tongue and antenna. *Journal of Apicultural Research*, 22(2), 79-85.
- Mayr, E. 1956. Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution* 10: 105–108.
- McNab, B. K. 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology* 52: 845–854.
- Meiri, S. et al. 2007. What determines conformity to Bergmann's rule?. *Global Ecol. Biogeogr.* 16: 788–794.
- Menzel R. 1990. Learning, memory and “cognition” in honey bees. In: Kesner RP, Olten DS, editors. *Neurobiology of comparative cognition*. Hillsdale, NJ: Erlbaum Inc. p 237–292
- Nijhout, H. F. (2003). The control of body size in insects. *Developmental biology*, 261(1), 1-9.
- Olalla-Tarraga, M.A. (2011). ‘Nullius in Bergmann’ or the pluralistic approach to ecogeographical rules: a reply to Watt et al. (2010). *Oikos*, 120, 1441–1444
- Osorio-Canadas, S., Arnan, X., Rodrigo, A., Torné-Noguera, A., Molowny, R., & Bosch, J. (2016). Body size phenology in a regional bee fauna: a temporal extension of Bergmann's rule. *Ecology Letters*, 19(12), 1395-1402.
- Page R.E. Jr., Erber J., Fondrk M.K. (1998) The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honey bees (*Apis mellifera* L.), *J. Comp. Physiol. A* 182, 489–500.
- Peters, M.K., Peisker, J., Steffan-Dewenter, I. & Hoiss, B. (2016). Morphological traits are linked to the cold performance and distribution of bees along elevational gradients. *J. Biogeogr.*, doi:10.1111/jbi.12768.
- Reinhard, J., & Srinivasan, M. V. (2009). The role of scents in honey bee foraging and recruitment. *Food exploitation by social insects: ecological, behavioral, and theoretical approaches*, 1, 165-182.

- Riveros, A. J., & Gronenberg, W. (2010). Sensory allometry, foraging task specialization and resource exploitation in honeybees. *Behavioral ecology and sociobiology*, 64(6), 955-966.
- Robertson, F.W., 1959. Studies in quantitative inheritance. XII. Cell size and number in relation to genetic and environmental variation of body size in *Drosophila*. *Genetics* 44, 869–896
- Schlichting, C. D. and Pigliucci, M. (1998). *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sunderland, Mass: Sinauer Associates.
- Schwarz, S., Albert, L., Wystrach, A., & Cheng, K. (2011). Ocelli contribute to the encoding of celestial compass information in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Journal of Experimental Biology*, 214(6), 901-906.
- Searcy, W. A. 1980. Optimum body sizes at different ambient temperatures: an energetics explanation of Bergmann's rule. *J. Theor. Biol.* 83: 579–593.
- Shelomi, M. (2012). Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects. *The American Naturalist*, 180(4), 511-519.
- Shingleton, A. W., Frankino, W. A., Flatt, T., Nijhout, H. F., & Emlen, D. J. (2007). Size and shape: the developmental regulation of static allometry in insects. *BioEssays*, 29(6), 536-548.
- Spaethe J, Brockmann A, Halbig C, Tautz J (2007) Size determines antennal sensitivity and behavioral threshold to odors in bumblebee workers. *Naturwissenschaften* 94:733- 739
- Steudel, K. et al. 1994. The biophysics of Bergmann's rule: a comparison of the effects of pelage and body size variation on metabolic rate. *Can. J. Zool.* 72: 70–77.
- Stevenson, R.D. (1985). The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms. *Am. Nat.*, 126, 362–386.
- T'ai, H. R., & Cane, J. H. (2002). The effect of pollen protein concentration on body size in the sweat bee *Lasioglossum zephyrum* (Hymenoptera: Apiformes). *Evolutionary Ecology*, 16(1), 49-65.

Tilman D. Resource competition and community structure. New Jersey, UK: Princeton University Press; 1982.

Vareschi E (1971) Duftunterscheidung bei der Honigbiene— Einzelzelleitungen und Verhaltensreaktionen. *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie* 75:143–173

Wenner AM, Meade DE, Friesen LJ. (1991). Recruitment, search behavior, and flight ranges of honey bees. *Am Zool* 31:768–82

Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404, 180–183.

Woodward, G., & Hildrew, A. G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, 71(6), 1063-1074.

Yodzis P. Competition for space and the structure of ecological communities. Berlin, Germany: Springer Science & Business Media; 2013