



**UNIVERSIDAD DISTRITAL
FRANCISCO JOSÉ DE CALDAS**

**RESPUESTA FUNCIONAL DE *Heterotermes tenuis* Hagen (INSECTA: BLATTARIA:
ISOPTERA) EN FORESTACIONES DE LA ORINOQUÍA COLOMBIANA.**

AUTOR: LUIS RICARDO SALAZAR SALAZAR

DIRECTORA: OLGA PATRICIA PINZÓN FLORÍAN

**UNIVERSIDAD DISTRITAL FRANCISCO JOSE DE CALDAS
FACULTAD DE MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES
MAESTRÍA EN MANEJO USO Y CONSERVACIÓN DEL BOSQUE**

BOGOTA

2022

Nota de Aceptación

Firma de la Directora

Firma del Jurado

Firma del Jurado

DEDICATORIA

A mis ejemplos de vida, mis padres

A mis hermanos y mi sobrino Emmanuel

**Por la esperanza de un mundo donde el ser humano
aprenda a convivir con cada ser vivo**

TABLA DE CONTENIDO

Respuesta funcional de <i>Heterotermes tenuis</i> Hagen (Insecta: Blattaria: Isoptera) en forestaciones de la Orinoquía colombiana.....	1
RESUMEN	1
ABSTRACT... ..	2
INTRODUCCIÓN.....	2
MATERIALES Y MÉTODOS.....	5
Área de estudio... ..	5
Selección de especímenes.....	8
Medición de rasgos morfológicos funcionales	9
Índices morfológicos.....	11
Análisis de resultados... ..	12
RESULTADOS	14
Selección de rasgos con menor variación	14
Efecto del tipo de cobertura en el tamaño de los rasgos funcionales.....	20
DISCUSIÓN.....	24
CONCLUSIONES.....	30
BIBLIOGRAFÍA... ..	32

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Caracterización de las cuatro edades de <i>Pinus caribaea</i> y relictos de bosques de galería	7
Tabla 2. Coeficiente de variación expresado como porcentaje de los rasgos morfológicos funcionales casta obrera de <i>Heterotermes tenuis</i> en tres colonias de cada tipo de uso del suelo	18
Tabla 3. Coeficiente de variación expresado como porcentaje de los rasgos morfológicos funcionales casta soldado de <i>Heterotermes tenuis</i> en tres colonias de cada tipo de cobertura del suelo.....	19
Tabla 4. Índice Community-Weighted Mean de la casta obrera y soldado en las diferentes coberturas de suelo.....	22
Tabla 5. Modelos multinomiales de la casta obrera y soldado de <i>Heterotermes tenuis</i> usando las colonias y el tipo de cobertura del suelo como factores.....	22

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Rasgos morfológicos funcionales de las castas obrera y soldado	10
Figura 2. Biplot de la contribución de la varianza observada de los rasgos morfológicos de la casta obrera <i>Heterotermes tenuis</i> en las cuatro edades de plantación de <i>Pinus caribaea</i>	14
Figura 3. Biplot de la contribución de la varianza observada de los rasgos morfológicos de la casta soldado <i>Heterotermes tenuis</i> en las cuatro edades de plantación de <i>Pinus caribaea</i>	15
Figura 4. Biplot del análisis de componentes principales de los rasgos morfológicos de la casta obrera de <i>Heterotermes tenuis</i> utilizando el tipo de cobertura del suelo como variable descriptiva.....	16
Figura 5. Biplot del análisis de componentes principales de los rasgos morfológicos de la casta soldado de <i>Heterotermes tenuis</i> utilizando el tipo de cobertura del suelo como variable descriptiva.....	16
Figura 6. Ordenación multidimensionales no métricas del tamaño de los RMF de la casta obrera de <i>Heterotermes tenuis</i> en plantaciones de <i>Pinus caribaea</i> de diferente edades y bosques de galería.....	23
Figura 7. Ordenación multidimensionales no métricas del tamaño de los RMF de la casta soldado de <i>Heterotermes tenuis</i> en plantaciones de <i>Pinus caribaea</i> de diferente edades y bosques de galería.....	23

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Esquema del muestreo a través del método del transecto.....	36
Anexo 2. PERMANOVA de la casta obrera de <i>Heterotermes tenuis</i> en cuatro edades de plantación de <i>Pinus caribaea</i> y relictos de bosques de galería	36
Anexo 3. PERMANOVA de la casta soldado de <i>Heterotermes tenuis</i> en cuatro edades de plantación de <i>Pinus caribaea</i> y relictos de bosques de galería.....	37
Anexo 4. Script R Studio	37

Respuesta funcional de *Heterotermes tenuis* Hagen (Insecta: Blattaria: Isoptera) en forestaciones de la Orinoquía colombiana.

Functional response of *Heterotermes tenuis* Hagen (Insecta: Blattaria: Isoptera) in forests of the Colombian Orinoquía.

LUIS RICARDO SALAZAR-SALAZAR¹, OLGA PATRICIA PINZÓN-FLORIAN²

Resumen: La especie xilófaga *Heterotermes tenuis* está ampliamente distribuida en la altillanura Colombiana y la frecuencia de sus colonias aumenta en las forestaciones de *Pinus caribaea*. Para estimar la respuesta funcional se comparó el tamaño de los rasgos morfológicos funcionales (RMF) de *H. tenuis* asociados con la alimentación y la defensa de la colonia en las diferentes coberturas del suelo: cuatro edades de plantación y relictos de bosques de galería. Las comparaciones se realizaron mediante análisis de escalonamiento multidimensional no métrico, PERMANOVA y modelos multinomiales. Se observó un mayor efecto del tipo del uso del suelo que de las edades de plantación, siendo de un mayor tamaño los RMF relacionados con la alimentación mientras que en la casta soldado los resultados no fueron concluyentes. Los resultados sugieren homogenización de los RMF de la casta obrera en las plantaciones de pino, relacionados principalmente con el aumento de la oferta alimenticia de maderas blandas de *P. caribaea*.

Palabras clave: Diversidad funcional, rasgos funcionales, homogenización, filtro ambiental

¹ MSc. Estudiante. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Cr 5 Este 15-85- Bogotá. luisricardosalazar2@gmail.com. Autor para correspondencia

² Ph.D. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. opatriciap@udistrital.edu.co

Abstract: The xylophagous species *Heterotermes tenuis* is widely distributed in the Colombian East plains, and the frequency of its colonies increases in *Pinus caribaea* forestations. The functional response of the size of the functional morphological traits (FMT) associated with feeding and colony defense was compared among four plantation ages and gallery forest relicts. Comparisons among forest relicts and plantations were made using non-metric multidimensional scaling analysis, PERMANOVA, and multinomial models. A more significant effect of the type of land use than the plantation ages was observed in the larger size of the workers, while the results were not conclusive in the soldier caste. The results suggested homogenization of the FMT of the worker caste of *H. tenuis* in pine plantations, most likely but not only related to an increase in the food supply of softwoods of *P. caribaea*.

Keywords: functional diversity, traits functional, homogenization, environmental filters

Introducción

Los artrópodos epigeos y subterráneos son considerados como indicadores de la calidad del suelo debido a su gran diversidad, participación en los diversos procesos ecosistémicos y sensibilidad a los cambios del uso del suelo (Bignell *et al.*, 2008; Doran & Zeiss, 2000). Sin embargo, la mayor parte de los estudios de monitoreo se enfocan en los índices de diversidad taxonómica, pero los procesos de los ecosistemas dependen de la relación de un conjunto específico de especies (Levrel, 2007; Vandewalle *et al.*, 2010) y de su diversidad funcional (Moretti *et al.*, 2016). Por lo tanto, incluir el análisis de los rasgos funcionales morfológicos facilita la comprensión de la respuesta de los organismos al cambio de uso del suelo y generar predicciones referentes a los servicios ecosistémicos (Vandewalle *et al.*, 2010).

En el caso de los insectos, los rasgos funcionales más estudiados son el nivel trófico, la capacidad de dispersión del organismo, el voltinismo y el tamaño del cuerpo (Brousseau *et al.*, 2018). En el caso particular de las termitas, se reconocen cuatro o cinco grupos funcionales tróficos (Bignell *et al.*, 2008; Donovan *et al.*, 2001, Inward *et al.*, 2007; Jones & Eggleton, 2010), teniendo en cuenta el tipo (madera, suelo, materia orgánica y hongos) y el grado de humificación del sustrato alimenticio.

Los métodos para estudiar los rasgos funcionales de los insectos aún están en desarrollo y cambian entre los diferentes grupos taxonómicos: carábidos (Torma *et al.*, 2019), colémbolos (Winck *et al.*, 2017) y termitas (Liu *et al.*, 2019). Existen algunas bases de datos de rasgos funcionales para carábidos y arácnidos; sin embargo, el alcance es limitado y se centran en rasgos funcionales incomparables entre taxas (Simons *et al.*, 2015). Los rasgos funcionales morfológicos de las termitas han sido poco estudiados e incluyen aquellos relacionados con las tareas de adquisición del alimento, de la digestión y de anidación, entre otras (Bignell *et al.*, 2008).

Los estudios ecológicos enfocados en el análisis de los rasgos funcionales utilizan los valores promedio de los rasgos y generalmente asumen o no tienen en cuenta la variabilidad intraespecífica (VI). El desconocimiento de dicha variabilidad puede enmascarar o sobre dimensionar los efectos interespecíficos e inducir a falsas conclusiones en relación con los mecanismos que determinan los patrones de la diversidad, la filtración del hábitat y la diferenciación del hábitat entre otras (Gaugard *et al.*, 2019). Estudios recientes han estimado la VI en varias especies de hormigas (Gaugard *et al.*, 2019) y coleópteros coprófagos (Griffiths *et al.*, 2016), que son organismos ampliamente utilizados como bioindicadores. La estimación de rasgos morfológicos y su variación es común en termitas con fines

taxonómicos así como para caracterizar o separar especies y poblaciones (Ferrigno *et al.*, 1997), pero pocos estudios hacen referencia a las implicaciones ecológicas de la variación de dichos rasgos (Liu *et al.*, 2019).

La respuesta morfológica funcional de las termitas ante el cambio de uso del suelo ha sido poco estudiada y referida a efectos de la reforestación de áreas previamente deforestadas (Liu *et al.*, 2019). En las termitas, la casta de soldados realiza funciones defensivas y/o exploratorias, pero no se alimenta por sí mismo, por ello, es de esperar que las modificaciones relacionadas con la cantidad y calidad del alimento disponible impacten directamente sobre los rasgos funcionales de la casta de las obreras. Así mismo, se esperan modificaciones morfológicas en la casta de soldados; ya que estas actúan en respuesta a diversos depredadores, especialmente las hormigas.

En forestaciones de la altillanura colombiana, por ejemplo, se reporta el incremento de la frecuencia de la especie xilófaga *Heterotermes tenuis* (Hagen, 1858) en áreas forestadas en comparación con el uso anterior del suelo, y en parte se atribuye a la mayor cantidad de alimento disponible en las forestaciones (Beltrán & Pinzón, 2018). Sin embargo, se desconocen las respuestas funcionales morfológicas de esta especie que le permiten adaptarse a las condiciones cambiantes del medio, como se ha observado en otros estudios recientes (Liu *et al.*, 2019). De tal manera que respuestas a cambios en la cantidad y el tipo de alimento pueden expresarse en el tamaño de las piezas bucales de las obreras, mientras aspectos relacionados con la defensa (por ejemplo, ante cambios en la abundancia de depredadores) puede reflejarse en los rasgos de los soldados.

El objetivo de este trabajo consistió en comparar los rasgos funcionales relacionados con el forrajeo, alimentación y defensa en la especie *H. tenuis* entre diferentes usos del suelo en un

núcleo forestal de la altillanura en la Orinoquia Colombiana, previa estimación de la variación intraespecífica de dichos rasgos. Para ello, en este trabajo se reportan las comparaciones del tamaño de varios rasgos funcionales morfológicos de las castas obrera y soldado en diferentes edades de plantación de *Pinus caribaea* (Morelet, 1851) y relictos de bosques de galería. Se espera contribuir a la perspectiva funcional de la ecología de esta especie y a comprender mejor los mecanismos de respuesta adaptativa ante la alteración de la fuente alimenticia, como base para predecir cambios en los servicios ecosistémicos derivados de la actividad de estos insectos, tales como la tasa de descomposición de madera, regulación de nutrientes y formación del suelo.

Materiales y métodos

Área de estudio

La investigación empleó especímenes de *H. tenuis* provenientes de plantaciones de *P. caribaea* y relictos de bosques de galería de la meseta de San Pedro, Villanueva, Casanare, Colombia (4° 36' 0" N, 72° 55' 1" O); recolectados y reportados por Pinzón *et al.* (2017) y Beltrán & Pinzón (2018). La localidad se caracteriza por presentar un régimen monomodal, con una temperatura y precipitación media anual de 25,7 °C y 2911 mm, respectivamente. Además, presenta un periodo marcado de lluvias entre los meses de abril a noviembre y un periodo seco entre diciembre a marzo. En cuanto a la humedad relativa, el promedio es de 76 %, siendo mayo a septiembre los meses más húmedos (hasta 85%), mientras que los menos húmedos entre diciembre y marzo (REFOCOSTA, 2013). El área de estudio está constituida por paisajes de sabanas inundables de la llanura eólica y las áreas rurales intervenidas no diferenciadas (REFOCOSTA, 2013). Particularmente, la Meseta de San Pedro corresponde a una terraza alta que está conformada de suelos arenosos a franco arenosos de naturaleza

cuarzosa y de baja fertilidad pertenecientes a los órdenes entisol e inceptisol (REFOCOSTA, 2013).

Plantaciones de *Pinus caribaea*

Las plantaciones de *P. caribaea* en donde se realizaron las recolecciones tenían una extensión de 1500 has al momento del estudio y fueron establecidas a 358 m de altitud. Dichas plantaciones se encuentran divididas en varias edades: 1 a 2 años, 6 a 7 años, 7 a 8 años y 19 a 23 años. Según Beltrán & Pinzón (2018) los dos últimos rangos de edades (7 a 8 años; 19 a 23 años) presentaron entresacas y podas (Tabla 1). La entresaca consistió en calcular el área basal del rodal (m^2/ha) y si este cumplía con las condiciones requeridas es intervenido (REFOCOSTA, 2013). En el caso de la poda, está consistió en eliminar ramas del fuste hasta una edad adecuada, con el fin de aprovechar la madera para procesos industriales (REFOCOSTA, 2013). En cada edad de plantación se midió la altura total de los árboles de los transectos con un hipsómetro Haglof Vertx IV y el DAP (diámetro a la altura al pecho) utilizando cinta diamétrica. En cuanto a la apertura del dosel, esta se estimó mediante el procesamiento de fotografías tomadas con una cámara réflex digital adaptada con un lente ojo de pescado de 5.6 mm instalada en un trípode, con el programa WinCAM V.2012a (Regent Instruments Canadá Inc. 2012). Además, se analizó el contenido del porcentaje de carbono orgánico y pH, mediante la extracción de muestras de suelo. Los valores de pH se mantuvieron relativamente constantes entre las edades de plantación; mientras que el porcentaje de luz disminuyó con la edad de la plantación.

Relictos de bosques de galería

Los relictos de bosques de galería se encontraban rodeando los lotes de la plantación a una distancia entre 2 y 5 km (Pinzón *et al.*, 2017). Estos relictos bordean las quebradas Huerta la Grande, Claro y los Micos de la cuenca del río Upía. La diversidad de la vegetación y la estructura de los sitios de muestreo fueron caracterizados por Fernández *et al.* (2012). En cada relicto, se midió el pH por el método de suspensión de suelo y el contenido de carbono orgánico por el método de Walkley Black (Beltrán & Pinzón, 2018). Para determinar la altura y el diámetro de los árboles de los bosques se utilizó un Vertex (Haglof Vertex IV) y una cinta diamétrica respectivamente. Además, la cobertura del dosel se estimó a partir de fotografías tomadas con un lente ojo de pez adaptada a una cámara compatible con Winscanopy software; mientras que por medio de una muestra de suelo por sitio se determinó el contenido de humedad, el pH y el contenido de carbono orgánico (Pinzón *et al.*, 2017).

Tabla 1. Caracterización de las cuatro edades de *Pinus caribaea* y relictos de bosques de galería, modificado a partir de Beltrán & Pinzón (2018) y Pinzón *et al.* (2017).

Cobertura	Manejo silvicultural	DAP promedio (cm)	Altura promedio (m)	pH	Carbono orgánico (%)	Luminosidad promedio (%)
<i>Pinus caribaea</i> 1-2 años	Sin entresaca	7,2 ± 0,9	4,2 ± 0,7	4,4	1,3	74,6 ± 6,2
<i>Pinus caribaea</i> 6-7 años	Sin entresaca, con poda	18,7 ± 2,8	13,5 ± 2,7	4,3	1,1	71,7 ± 3,5
<i>Pinus caribaea</i> 7-8 años	Con entresaca, con poda	21,7 ± 5,0	14,8 ± 3,3	4,4	1,4	71,0 ± 2,7
<i>Pinus caribaea</i> 19-23 años	Con entresaca, con poda	24,5 ± 16,5	20,2 ± 10	4,1	1,2	68,4 ± 2,8
		11,7 ± 6,3	11,1 ± 2,5	4,3	4,3	15,8 ± 6,0
Bosque de galería	Sin manejo	13,6 ± 3,4	10,2 ± 4,7	4,5	1,2	16,0 ± 5,3
		24,2 ± 8,4	15,3 ± 3,3	4,4	3,0	13,7 ± 5,6

Selección de especímenes

Las muestras de las termitas obreras y soldados de *H. tenuis* fueron recolectadas siguiendo el método del transecto (Jones *et al.*, 2005) con modificaciones (Pinzón *et al.*, 2017; Beltrán & Pinzón, 2018; Anexo1), en cuatro edades de plantación de *P. caribaea*: 1-2 años, 6-7 años, 7-8 años, 19-23 años y en tres relictos de bosque de galería circundantes a las plantaciones. La identificación del género y la especie se realizó con las claves de Constantino (2000; 2002). Los especímenes reposan en la Colección Entomológica Forestal de la Universidad Distrital Francisco José de Caldas (CEFUD, RNC 045). Para establecer posibles cambios en el tamaño de rasgos morfológicos funcionales asociados con el forrajeo de alimento y defensa de la colonia, se midieron siete obreras y siete soldados de tres colonias representativas por cobertura (cuatro edades de plantación de *P. caribaea* y relictos de bosques de galería), de acuerdo a lo recomendado por Gaudard *et al.* (2019). Cada colonia estuvo representada por catorce individuos (siete obreras y siete soldados), es decir que se midieron 210 individuos en total (105 obreras y 105 soldados). Teniendo en cuenta que la casta soldado de *H. tenuis* es dimórfica (Constantino, 2000), se seleccionó el soldado menor debido a su mayor abundancia en las muestras. Aun cuando no se conoce el área que puede ocupar un nido de *H. tenuis*, en este trabajo se utilizó máximo una muestra por cada uno de los subtransectos del muestreo, para asegurar una distancia mínima, de al menos 10 m entre muestras, las cuales para este trabajo se consideraron como colonias diferentes. Se asumió dicha distancia, de acuerdo a la distancia promedio de alimentación de otras especies de este género (Haverty & Nutting, 1975). Por lo anterior, las muestras analizadas fueron obtenidas de aquellas que mantenían una separación en campo entre 10 y 40 m de distancia de acuerdo a la disponibilidad de los individuo recolectados, los cuales pueden provenir de subtransectos adyacentes, caso en el cual estarían separados 10 m y hasta 40 cuando corresponden a los

subtransectos de los extremos del transecto.

Medición de rasgos morfológicos funcionales de las termitas

Se seleccionaron y midieron los rasgos funcionales morfológicos (RFM) relacionados con la actividad de alimentación de la casta de las obreras y de defensa en los soldados de *H. tenuis*, (Liu *et al.*, 2019). Los RFM incluyeron partes de la cabeza y el aparato bucal y locomotor de cada casta y se midieron en el costado dorsal derecho. Las mediciones de los RFM se realizaron de acuerdo con las definiciones estandarizadas para termitas (Roonwal, 1969).

Rasgos morfológicos funcionales casta obrera y soldado

Se seleccionaron 14 rasgos morfológicos del tórax y la cabeza de la obrera. En el tórax, se midió el ancho y largo máximo del pronoto, longitud de la tibia y fémur de la pata protorácica derecha. En la cabeza se incluyó el ancho y largo máximo de la cabeza y las siguientes características del aparato bucal: en la mandíbula izquierda se midió la distancia entre el primer diente apical y el primer diente marginal (La), distancia entre el primer y segundo diente marginal (L1), distancia entre el segundo y tercer diente marginal (L2), distancia entre el tercer diente marginal y la prominencia molar (MPr). En la mandíbula derecha se midió la distancia entre el primer diente apical y el primer diente marginal (Ra), distancia entre el primer y segundo diente marginal (R1), distancia entre el segundo diente marginal y la placa molar (R2), y la extensión de la placa molar (MP; Figura 1).

Los RFM medidos para la casta del soldado incluyeron (Figura 1): longitud de la mandíbula izquierda (LMI) y derecha (LMD), ancho y largo máximo de la cabeza (ANC y LCA

respectivamente), longitud y ancho máximo del pronoto (LPRO y APR respectivamente), profundidad de la muesca pronotal anterior (MAP), profundidad de la muesca pronotal posterior (MPP) y longitud de la tibia y fémur de la pata protorácica derecha.

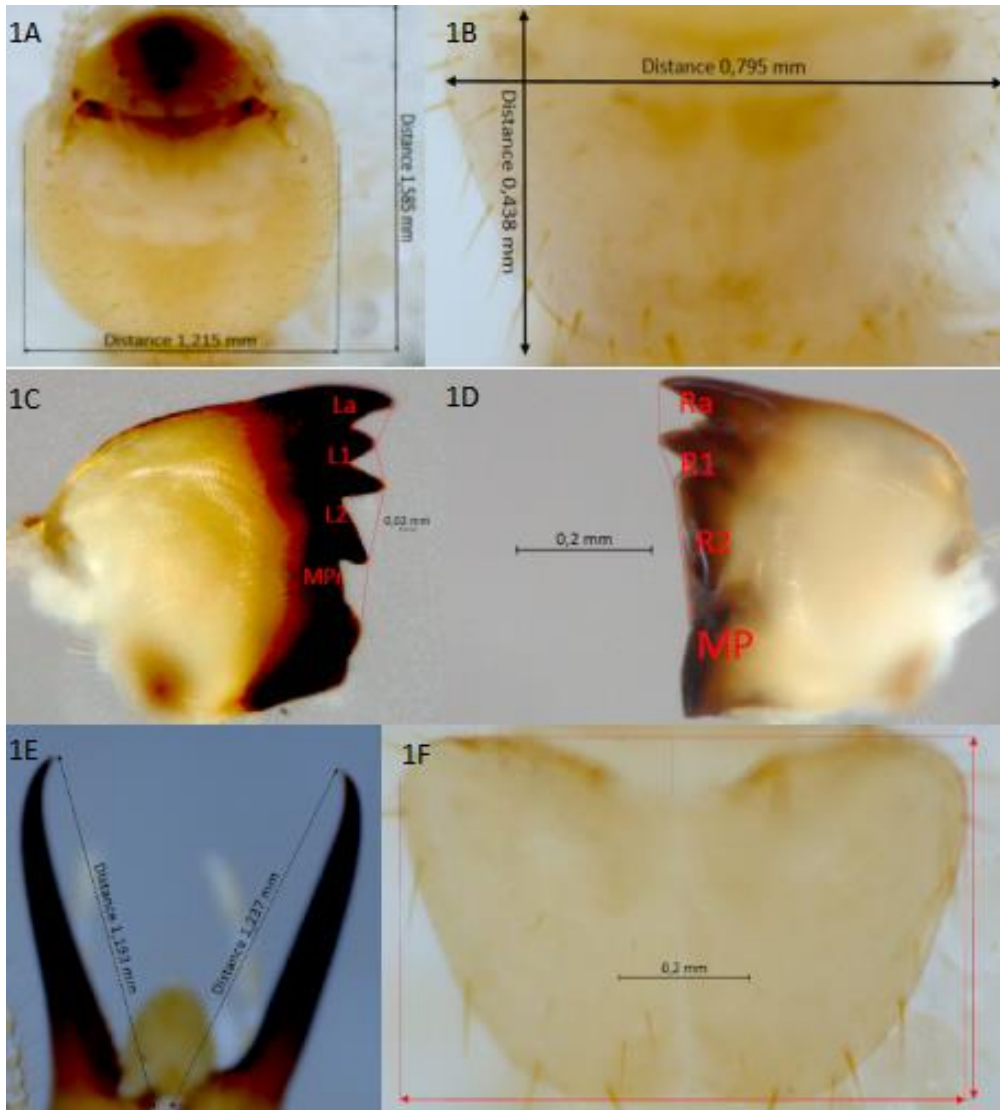


Figura 1. Vista dorsal de la cabeza a 50x (1A), tórax (1B), mandíbula izquierda (1C) y derecha(1D) a 60x de una obrera de *Heterotermes tenuis*. Vista dorsal mandíbulas a 20x (1E), muescas del pronoto 60x (1F) de una soldado de *Heterotermes tenuis*. Tomadas por Pinzón, O.P y Salazar, L.R.

Índices morfológicos

Adicionalmente, se calcularon los siguientes índices morfológicos de acuerdo a Roonwal (1969) con el fin de estimar proporciones entre los RFM de ambas castas.

Casta obrera

- a. Índice 1: Máximo ancho de la cabeza/largo capsula cefálica: Forma capsula cefálica
- b. Índice 2: Máximo largo pronoto/ máximo ancho pronoto: Forma del pronoto
- c. Índice 3: Máximo ancho pronoto/ máximo ancho cabeza: Proporción cabeza-pronoto

Casta soldado

- a. Índice 1: Máximo ancho de la cabeza/largo cabeza a la línea lateral de las mandíbulas:
Forma capsula cefálica
- b. Índice 2I: Máximo largo mandíbula izquierda/ máximo ancho cabeza: Proporción mandíbula izquierda y cabeza
- c. Índice 2D: Máximo largo mandíbula derecha/ máximo ancho cabeza: Proporción mandíbula derecha y cabeza
- d. Índice 3: Máximo largo del pronoto/ máximo ancho del pronoto: Forma del pronoto

Los RFM fueron medidos en milímetros (mm), a partir de fotografías de alta resolución, magnificadas y tomadas con una cámara Axiocam 506 color adaptada a un estereomicroscopio Discovery V8, marca Zeiss y el uso del software de fotografía y medición marca ZEN (versión 2.6).

Análisis de datos

Selección de los rasgos morfológicos funcionales con menor variación intraespecífica

Para realizar una exploración de los patrones de agrupación de los RFM medidos en cada casta e identificar aquellos con mayor contribución a la varianza observada, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) para las cuatro edades de plantación y otro correspondiente a los relictos de bosque de galería. Adicionalmente, mediante un análisis de componentes principales (PCA) con el tipo de cobertura como variable ilustrativa se exploró la agrupación de los individuos de cada casta. Para dicha agrupación, se categorizaron las muestras en cinco subgrupos: 1-2 años, 6-7 años, 8-9 años, 19-23 años y bosques de galería.

Con el fin de seleccionar los RFM que presentan menor variación intraespecífica de la casta obrera y soldado, para su posterior uso en comparaciones del efecto de la edad de la plantación/tipo de cobertura, se estimó el Coeficiente de Variación (CV) de cada RFM en cada colonia de las coberturas comparadas. Los valores usados para estimar el CV no fueron transformados. El porcentaje de CV se calculó mediante la fórmula: $(DS/X) * 100$. Adicionalmente, se realizó una comparación univariada entre los valores de los RFM de ambas castas por colonia de las plantaciones y bosques de galería, mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (KW); debido a que los datos no cumplieron con los supuestos necesarios de normalidad (Shapiro-Wilk) para implementar un análisis de varianza (ANOVA). Posteriormente, mediante ambas herramientas (CV y KW) se seleccionaron los RFM con menor variación intraespecífica para la casta obrera y soldado.

Efecto de la edad de plantación/cobertura en el tamaño de los Rasgos morfológicos funcionales

Con el fin de estimar cambios en los RFM, por los posibles efectos del cambio de cobertura, se estimó y comparó el valor del índice Community-WeightedMean (CWM) que corresponde a la media ponderada de cada rasgo (Ricotta & Moretti, 2011). Para los efectos del presente estudio, se asumieron las colonias de cada uno de las coberturas como especies diferentes con la misma abundancia. Las comparaciones entre las edades de plantación/cobertura, se realizaron mediante un análisis de PERMANOVA con 999 permutaciones y con un p -valor igual o menor de 0,05. Adicionalmente, con el fin de complementar los resultados obtenidos por el PERMANOVA, se evaluó las diferencias entre los individuos de ambas colonias en las diferentes coberturas utilizando escalas multidimensionales no métricas (NMDS) con distancia Manhattan. Para tal efecto, solo se tuvieron en cuenta los RFM con menor porcentaje de CV. Luego, con el objeto de estimar el efecto del tipo de cobertura y las colonias en la casta obrera y soldado, se implementaron modelos multinomiales para ambos casos. Para todos los modelos, solo se usaron los RFM con menor %CV con el fin de depurarlos. Para cada modelo se incluyeron las siguientes variables adicionales: DAP, altura promedio, porcentaje de carbono orgánico, pH y porcentaje de luminosidad. Para el primer modelo se usó el tipo de cobertura como factor; mientras que para el segundo se usó la colonia como factor. En cada modelo se estimó el valor de Akaikey tres valores de Pseudo R^2 (CoxSnel, Nagelkerke y McFadden), con el fin de estimar cual modelo presentó mejor calidad predictiva y cual modelo explica mejor la variación encontrada en ambas castas. Estos análisis fueron calculados usando los paquetes de R- Project V 1.4.1717 (R Core Team, 2020; Anexo 4).

Resultados

Selección de los rasgos morfológicos funcionales con menor variación intraespecífica

La longitud del fémur (FE) y la tibia (TI), así como la distancia entre el primer diente apical y el primer diente marginal (Ra, Figura 2), fueron los RMF de la casta obrera que más aportaron a la varianza observada (72,4%), en el PCA que incluyó las cuatro edades de plantación de *P. caribaea*. Mientras el ancho y largo del pronoto (APR y LPRO respectivamente, Figura 2) fueron los rasgos que más aportaron a la varianza (59,2%) en el PCA de los bosques de galería. Por otro lado, los rasgos de la casta soldado que más aportaron a la varianza observada de las plantaciones (56,8%) entre las cuatro edades de plantación de *P. caribaea* fueron el ancho del pronoto y el índice de la mandíbula derecha (APRO y Ind2D, Figura 3). Mientras los RMF que más aportaron a la varianza (50,4%) en el caso de los soldados provenientes de los relictos de bosques de galería, fue el ancho de la cabeza (ANC, Figura 3).

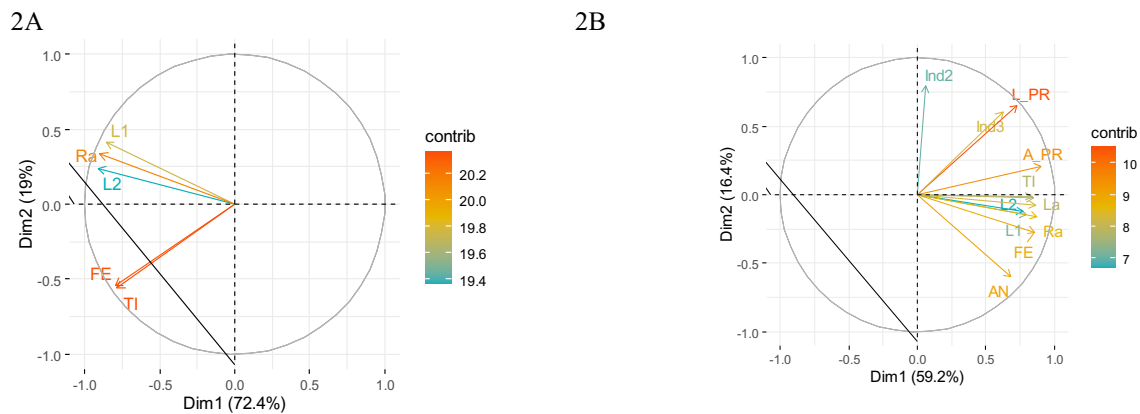
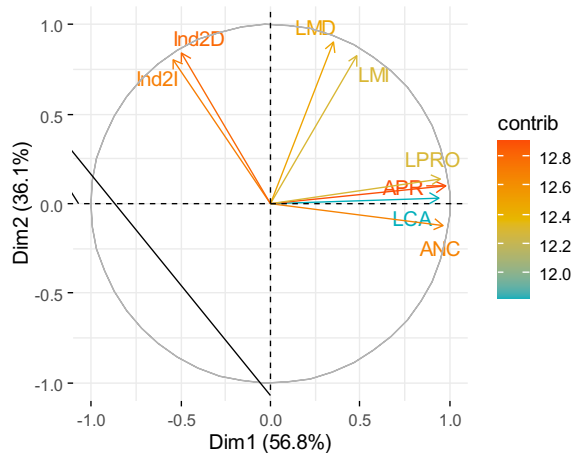


Figura 2. Biplot de la contribución de la varianza observada de los rasgos morfológicos de la casta obrera *Heterotermes tenuis* en las cuatro edades de plantación de *Pinus caribaea* (2A.) y de la casta obrera de los relictos de bosques de galería (2B.) AN: Ancho cabeza, A_PR: Ancho pronoto, L_PR: Largo del pronoto, L1, L2 (Mandíbula izquierda): distancia entre el primer diente apical y el primer diente marginal (La), distancia

entre el primer y segundo diente marginal (L1), distancia entre el segundo y tercer diente marginal (L2), Ra (Mandíbula derecha): distancia entre el primer diente apical y el primer diente marginal (Ra), FE: Longitud del fémur de la pata protorácica derecha, TI: Longitud de la pata protorácica derecha, Ind2 e Ind3: Índice 2 y 3 respectivamente.

2A



2B

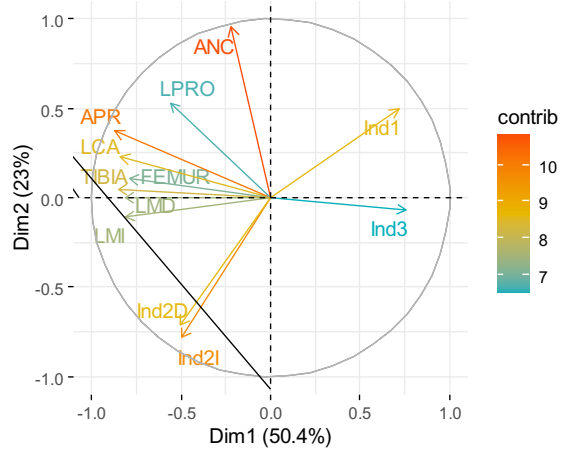


Figura 3. Biplot de la contribución de los rasgos morfológicos de la casta soldado *Heterotermes tenuis* en las cuatro edades de plantación de *Pinus caribaea* (3A) y de la casta obrera de los relictos de bosques de galería (3B) ANC: Ancho cabeza, LCA: Largo cabeza, APR: Ancho cabeza, APR: Ancho pronoto, LPRO: Largo del pronoto, LMI: Longitud mandíbula izquierda, LMD: Longitud mandíbula derecha, Ind2I e Ind2D: Índice 2 mandíbula izquierda y derecha respectivamente.

El tamaño de los rasgos morfológicos de las obreras, permitió separar las colonias provenientes de bosques naturales y de los bosques de galería (Figura 4). Los RMF de los dos primeros ejes del análisis del PCA explicaron el 83.3% de la variación observada. Mientras el primer eje diferenció las obreras propias del bosque de galería de los tratamientos de las plantaciones de pino, el segundo eje sugirió una separación entre los individuos de las plantaciones intermedias y las plantaciones más jóvenes y maduras (Figura 4).

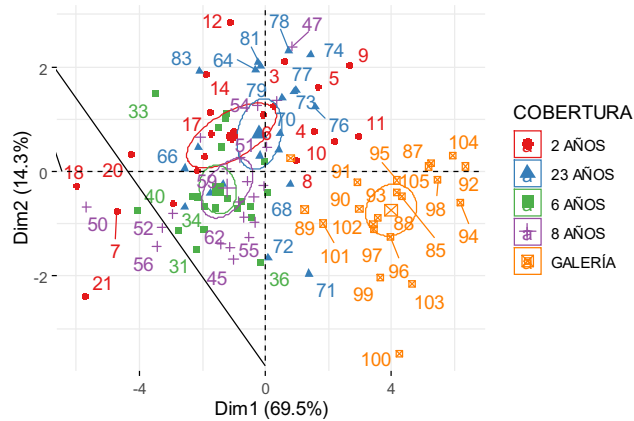


Figura 4. Biplot del análisis de componentes principales de los rasgos morfológicos de la casta obrera de *Heterotermes tenuis* utilizando el tipo de cobertura del suelo como variable descriptiva

El análisis del tamaño de los rasgos de la casta soldado no permite separar completamente los individuos de cada cobertura (Figura 5). El PCA explicó el 71.6 % de la variación observada, pero en este caso, los individuos de los bosques de galería y de las plantaciones de 8 años concentraron los individuos de mayor tamaño.

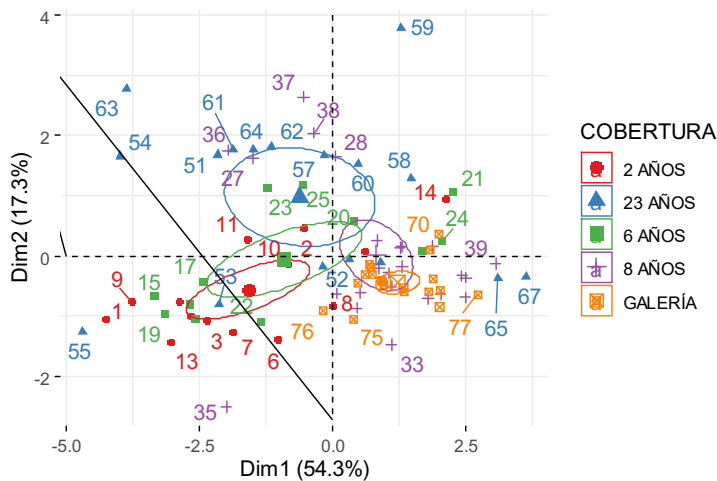


Figura 5. Biplot de análisis de componentes principales de los rasgos morfológicos de la casta soldado de *Heterotermes tenuis* utilizando el tipo de cobertura del suelo como variable descriptiva

La variación intraespecífica de los RMF de *H. tenuis* estuvo dentro del rango 0,15 % a 50,56%. En la casta obrera los RMF presentaron un CV entre 0,15% y 18,5% a nivel de colonia y cobertura del suelo (Tabla 2), en donde el rasgo con mayor porcentaje de CV fue el largo de la cabeza, mientras que el rasgo mandibular L1 presentó el menor valor. En el caso de la casta soldado, el CV% fluctuó entre 0,14% y 50,56% (Tabla 3) y el rasgo con mayor porcentaje de CV fue la muesca posterior del pronoto y el del menor porcentaje de CV, la longitud de la tibia.

Los RMF con menor variación para la casta obrera fueron: L1, L2, MPr, Ra, R1, R2, MP y el Índice 2 (gl:2, p-valor: 0,05) los cuales se presentan en la Tabla 2 y están relacionados con la actividad de alimentación de la casta obrera. En el caso de la casta soldado, los RMF con menor variación fueron: ancho y largo de la cabeza, ancho del pronoto, longitud máxima de las mandíbulas, longitud de la tibia, el Índice 2 mandíbula izquierda e Índice 3 (Tabla 3), los cuales están relacionados con la defensa de la colonia (gl:2, p-valor: 0,05).

Tabla 2. Coeficiente de variación (CV) expresado en % de los rasgos morfológicos funcionales de la casta obrera de *Heterotermes tenuis*, en tres colonias de cada tipo de cobertura del suelo. Las colonias están organizadas por edad de plantación: 1.1 a 1.3 (1-2años), 2.1-2.3 (6-7 años), 3.1-3.3 (7-8 años), 4.1-4.3 (19-23 años), 5.1-5.3 (bosques de galería). La-Mpr (Mandíbula izquierda): distancia entre el primer diente apical y el primer diente marginal (La), distancia entre el primer y segundo diente marginal (L1), distancia entre el segundo y tercer diente marginal (L2), distancia entre el tercer diente marginal y la prominencia molar (MPr).Ra-MP(Mandíbula derecha): distancia entre el primer diente apical y el primer diente marginal (Ra), distancia KW entre el primer y segundo diente marginal (R1), distancia entre el segundo diente marginal y la placa molar (R2), y la extensión de la placa molar (MP).* KW rasgos que presentan diferencias estadísticamente significativamente colonias de la misma edad de plantación/bosque de galería con un p-valor 0,05. Gl:2 N=7 individuos medidos por colonia. Se resaltan los valores extremos del porcentaje del CV.

COLONIA	L1	La	L2	MPr	Ra	R1	R2	MP	Índice 2	Índice 3	Índice 1	Largo pronoto	Fémur	Ancho cabeza	Ancho pronoto	Tibia	Largo cabeza
1.1	0,48	0,49*	0,68*	0,63*	0,73*	0,74	1,68*	1,45	2,61	5,14*	4,88*	4,14*	4,41*	5,07*	6,08*	6,70*	8,56*
1.2	0,54	0,64*	0,67*	0,62*	0,95*	0,51	1,18*	1,09	3,14	3,29*	3,28*	3,31*	2,52*	2,79*	3,24*	8,23*	4,83*
1.3	0,44	0,49*	0,76*	0,82*	0,74*	0,29	1,06*	1,62	3,65	3,29*	3,63*	2,83*	4,67*	3,80*	4,01*	4,33*	6,29*
2.1	0,26	0,28	0,22	0,44	0,33	0,28	0,52*	0,72*	1,49	2,22*	4,89	1,67	2,68*	1,25*	2,09*	4,18*	6,13
2.2	0,24	0,32	0,44	0,17	0,35	0,45	0,69*	1,19*	5,40	2,80*	3,82	2,24	3,21*	3,29*	4,27*	6,27*	7,07
2.3	0,45	0,51	0,65	0,56	0,49	0,48	1,52*	1,68*	3,14	2,15*	6,71	1,89	3,60*	2,28*	1,34*	2,90*	7,43
3.1	0,15	0,33	0,26*	0,33*	0,38*	0,40	0,94	0,83	5,64	1,33	2,02	4,18	2,11*	1,89*	1,18*	1,59	3,00*
3.2	0,51	0,71	0,63*	0,65*	0,64*	0,71	1,60	1,66	3,67	3,05	2,74	4,43	4,33*	4,98*	5,51*	6,57	9,55*
3.3	0,23	0,27	0,38*	0,32*	0,34*	0,64	1,07	1,52	4,10	2,75	4,38	2,41	5,77*	2,67*	2,29*	5,74	5,27*
4.1	0,35	0,61	0,48*	0,62	0,70	0,43	1,18*	0,72*	2,97	4,37	6,81	3,39	4,21	2,94	4,32*	3,50	18,52
4.2	0,32	0,23	0,32*	0,64	0,29	0,24	0,89*	0,98*	7,55	3,02	2,79	7,43	7,10	5,52	5,28*	5,79	8,65
4.3	0,30	0,27	0,49*	0,71	0,44	0,22	0,86*	1,34*	3,10	3,00	3,11	2,56	3,45	2,89	3,32*	3,49	5,87
5.1	0,41*	0,55	0,66	0,49	0,50	0,45	1,36	1,03*	1,70	1,68	5,05*	2,47	4,83*	5,15*	3,89*	7,54*	10,59
5.2	0,47*	0,33	0,51	0,71	0,55	0,32	1,44	0,94*	1,35	5,65	4,63*	3,96	3,13*	2,05*	6,89*	4,09*	10,48
5.3	0,48*	0,56	0,56	0,55	0,62	0,62	0,49	0,86*	5,80	3,15	3,06*	5,35	3,90*	4,84*	2,69*	5,41*	6,48

Tabla 3. Coeficiente de variación (CV) expresado en % de los rasgos morfológicos funcionales de la casta soldado de *Heterotermes tenuis*, en tres colonias de cada tipo de cobertura del suelo. Las colonias están organizadas por edad de plantación: 1.1 a 1.3 (1-2años), 2.1-2.3 (6-7 años), 3.1-3.3 (7-8 años), 4.1-4.3 (19-23 años), 5.1-5.3 (bosques de galería). Índ=Índice. KW rasgos que presentan diferencias estadísticamente significativas entre colonias de la misma edad de plantación/bosque de galería con p-valor de 0,05. Gl:2 N= 7 individuos medidos por colonia. Se resaltan los valores extremos del porcentaje del CV.

COLONIAS	Longitud Tibia	Índ. 3	Largo mandíbula izq.	Índ. 1	Largo mandíbula der.	Índ. 2 izq.	Ancho cabeza	Ancho pronoto	Largo cabeza	Índ. 2 der.	Longitud Fémur	Largo pronoto	Muesca anterior pronoto	Muesca posterior pronoto
1.1	5,15	8,71	10,49	6,97	12,7	6,37	8,97	9,91	14,71	8,07	9,36	18,74	17,82	41,98
1.2	7,49	3,77	4,94	2,71	6,06	1,32	6,27	3,84	3,53	1,24	5,39	6,72	11,82	24,25
1.3	14,99	7,58	13,15	5,29	13,87	6,21	9,68	11,62	11,91	5,02	15,37	15,19	13,12	24,65
2.1	13,84	4,52	12,13	6,13	13,94	8,73	5,03	9,86	10,45	9,86	15,52	13,50	36,41	35,85
2.2	8,92	11,36	6,63	6,64	15,57	11,33	14,42	11,86	19,14	22,45	9,18	22,65	25,21	37,88
2.3	0,14	5,10	2,39	14,00	1,11	10,68	13,06	9,2	0,95	14,16	9,58	14,27	14,54	26,94
3.1	9,27	1,47	5,42	4,12	5,13	13,60	9,52	8,71	9,27	13,48	2,80*	9,43	16,62	50,56
3.2	8,80	6,33	10,02	3,29	11,55	19,47	14,28	12,3	13,27	23,86	10,28*	15,81	18,40	37,55
3.3	4,41	4,31	3,21	10,05	2,33	3,51	3,4	1,89	8,76	4,63	1,16*	4,04	16,06	31,81
4.1	12,48*	12,19	11,16	8,38*	11,65	13,46	11,12	13,81	14,62	13,51	11,53*	20,63	32,47	27,72
4.2	4,57*	2,32	1,88	5,39*	14,55	2,51	0,73	1,06	5,65	14,69	5,71*	2,69	38,92	14,29
4.3	6,19*	5,64	5,75	44,33*	5,05	14,29	17,4	17,88	20,46	15,36	5,25*	22,07	20,16	47,69
5.1	2,56	3,67*	4,65	4,05*	2,81	5,83	3,09	3,64	3,93	5,16	4,20*	1,84	8,96	32,67
5.2	5,01	3,33*	4,78	3,00*	4,72	2,98	4,13	7,64	5,27	2,41	4,47*	5,02	14,46	39,73
5.3	2,91	3,52*	1,54	3,48*	1,01	4,19	3,85	4,09	4,08	3,11	3,23*	3,08	11,70	36,12

Efecto del tipo de cobertura de suelo y edad de la plantación en el tamaño de los rasgos morfológicos funcionales

Los individuos de la casta obrera y soldados de *H. tenuis* de los bosques de galería presentaron un mayor tamaño en comparación con los de las plantaciones de pino. En particular, para la casta obrera los rasgos específicos de la mandíbula izquierda (La, L1, L2, Mpr) y la mandíbula derecha (Ra, R1, R2, MP) aumentaron en las plantaciones maduras (19-23 años) y en los relictos de bosques de galería; mientras que el índice 2 fue mayor en las plantaciones más jóvenes y maduras (1-2 años, 19-23 años; Tabla 4). Para la casta soldado, los rasgos relacionados con el tamaño de la cabeza, pronoto, longitud de ambas mandíbulas y tibia, e índices 2I y 3, aumentaron de tamaño en los bosques de galería y en las plantaciones de 7 a 8 años (Tabla 4).

Las obreras provenientes de los bosques de galería presentaron RMF de mayor tamaño en comparación con las plantaciones de pino, para la mayoría de los valores de CWM (Tabla 4). Los resultados del PERMANOVA ($g1=4$, $p=0,05$) evidencian que existen diferencias entre el tamaño medio de los RMF seleccionados de las obreras de plantaciones de pino en comparación con los bosques de galería. Igualmente se evidenciaron diferencias entre los tamaños medios de los individuos de las plantaciones de edad intermedia (6-8 años) y las plantaciones maduras (19-23 años; Anexo 2). El análisis de ordenación, permitió evidenciar como el tamaño de los RMF de las obreras está fuertemente correlacionado con el tipo de hábitat (Figura 6). Se observó la conformación de dos subgrupos dentro de la casta de las obreras. El primer grupo correspondió a las colonias de las edades de plantación de pino, cuyos RMF fueron significativamente menores a las obreras del grupo dos, que corresponde

a los relictos de los boques de galería. Los rasgos de la prominencia y placa molar, R2, L2 y la forma del pronoto definieron el grupo uno; mientras que el grupo dos estuvo más relacionado con los rasgos Ra, La, R1 y L1 (Figura 6).

Para la casta soldado, los valores de los RFM la CWM se comportaron de forma diferente a en comparación con la casta obrera, formando dos patrones (Tabla 4). Los individuos provenientes de las plantaciones de 6-8 años y los bosques de galería presentaron RMF de mayor tamaño en comparación con el resto de las edades de plantación para la mayoría de los valores de CWM (Tabla 4). Los resultados del PERMANOVA ($gl=4$, $p=0,05$) evidencian que existen diferencias entre las plantaciones más jóvenes (1-2 años) con las plantaciones intermedias (7-8 años). Así mismo, se observaron diferencias entre las plantaciones de 1-2 años, 6-7 años y de 19-23 años con los bosques de galería (Anexo 3). Además, el análisis de ordenación permitió evidenciar como el tamaño de los RMF de la casta soldado está fuertemente correlacionado con el tipo de hábitat (Figura 7) y se observó la conformación de dos subgrupos. El primer grupo correspondió a las colonias de las edades de plantación de pino más jóvenes (1-2 años; 6-7 años) y más maduras (19 a 23 años), cuyos RMF fueron significativamente menores a los soldados del grupo dos, que corresponde a los relictos de los boques de galería. El grupo uno está definido por la longitud de ambas mandíbulas, la longitud de la tibia y el Índice 3; mientras que el grupo dos estuvo más relacionado con el ancho y largo de la cabeza, así como el largo del pronoto (Figura 7).

Los modelos multinomiales de la casta obrera y soldado presentaron una tendencia similar. Con respecto al valor de calidad predictiva Akaike, este valor fue menor cuando se usó la edad de plantación/cobertura como factor, en contraste al valor obtenido al usar la colonia como factor. Así mismo, los modelos obtenidos para ambas castas explicaron gran parte de

variación observada, por el tipo de cobertura y la colonia, mostrando valores de los tres Pseudo R2 iguales o cercanos a 1. Los modelos obtenidos de la casta soldado, fueron ligeramente menos robustos en comparación a la casta obrera (Tabla 5).

Tabla 4. Índice CWM de la casta obrera y soldado de *Heterotermes tenuis* en las diferentes coberturas del suelo. *Pc*: *Pinus caribaea*. La= distancia entre el primer diente apical y el primer diente marginal, L1= distancia entre el primer y segundo diente marginal, L2= distancia entre el segundo y tercer diente marginal, MPR=Prominencia molar, Ra= distancia entre el primer diente apical y el primer diente marginal, R1= distancia entre el primer y segundo diente marginal, R2= distancia entre el segundo diente marginal y la placa molar, MP=Placa molar. Ind.2=Índice 2. ANC=Ancho de la cabeza, LCA=Largo de la cabeza, LMI= Longitud máxima mandíbula izquierda, LMD=Longitud máxima mandíbula derecha, APR= Ancho pronoto

Casta	Tipos de cobertura	Rasgos morfológicos funcionales								
		La	L1	L2	MPr	Ra	R1	R2	MP	Ind2
Obrera	<i>P.c</i> 1-2 años	0,05	0,04	0,08	0,08	0,06	0,05	0,16	0,14	0,57
	<i>P.c</i> 6-7 años	0,05	0,04	0,08	0,08	0,06	0,05	0,16	0,14	0,54
	<i>P.c</i> 7-8 años	0,05	0,04	0,08	0,08	0,06	0,05	0,16	0,14	0,53
	<i>P.c</i> 19-23 años	0,05	0,05	0,09	0,08	0,07	0,05	0,17	0,14	0,58
	Galería	0,06	0,06	0,1	0,1	0,08	0,06	0,21	0,18	0,52
		ANC	LCA	LMI	LMD	APR	TIBIA	Ind2I	Ind3	
Soldado	<i>P.c</i> 1-2 años	0,969	1,5	1,17	1,19	0,7	0,81	1,21	0,63	
	<i>P.c</i> 6-7 años	1,01	1,55	1,25	1,26	0,71	0,89	1,25	0,62	
	<i>P.c</i> 7-8 años	1,12	1,65	1,33	1,35	0,78	0,92	1,2	0,65	
	<i>P.c</i> 19-23 años	0,994	1,5	1,33	1,35	0,71	0,91	1,36	0,64	
	Galería	1,17	1,71	1,32	1,33	0,8	0,94	1,12	0,65	

Tabla 5. Modelos multinomiales de la casta obrera y soldado de *Heterotermes tenuis* usando las colonias y el tipo de uso del suelo como factores. CV: Coeficiente de variación

Casta	Respuesta	AIC	Pseudo R2			Predictor
Obrera	Cobertura	112	0,96	1	0,99	RMF con menor CV, DAP, C orgánico, altura promedio, %luminosidad, pH
	Colonia	392	0,99	1	0,99	
Soldado	Cobertura	112	0,96	0,99	0,99	RMF con menor CV, DAP, % C orgánico, altura promedio, % luminosidad, pH
	Colonia	392	0,95	0,99	0,99	

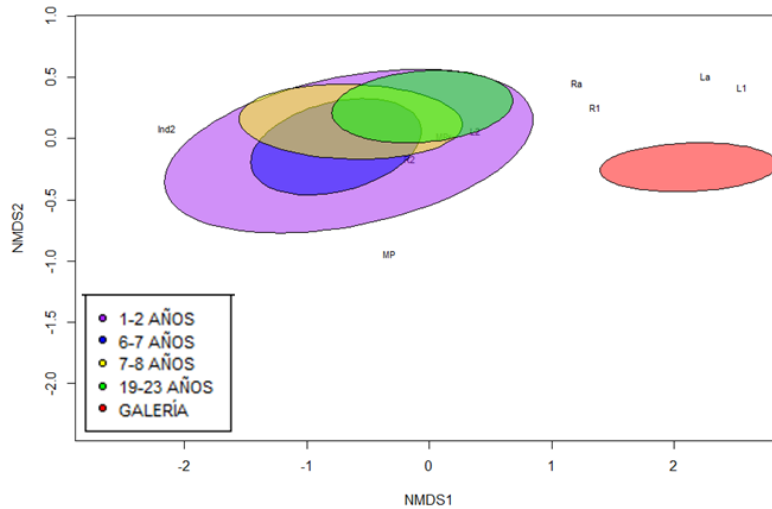


Figura 6. Ordenación multidimensional no métrica (NMDS) del tamaño de los RMF de la casta obrera de *Heterotermes tenuis* en plantaciones de pino de diferentes edades y bosques de galería. La= distancia entre el primer diente apical y el primer diente marginal, L1= distancia entre el primer y segundo diente marginal, L2= distancia entre el segundo y tercer diente marginal, MPR=Prominencia molar, Ra= distancia entre el primer diente apical y el primer diente marginal, R1= distancia entre el primer y segundo diente marginal, R2= distancia entre el segundo diente marginal y la placa molar, MP=Placa molar. Ind.2=Índice 2

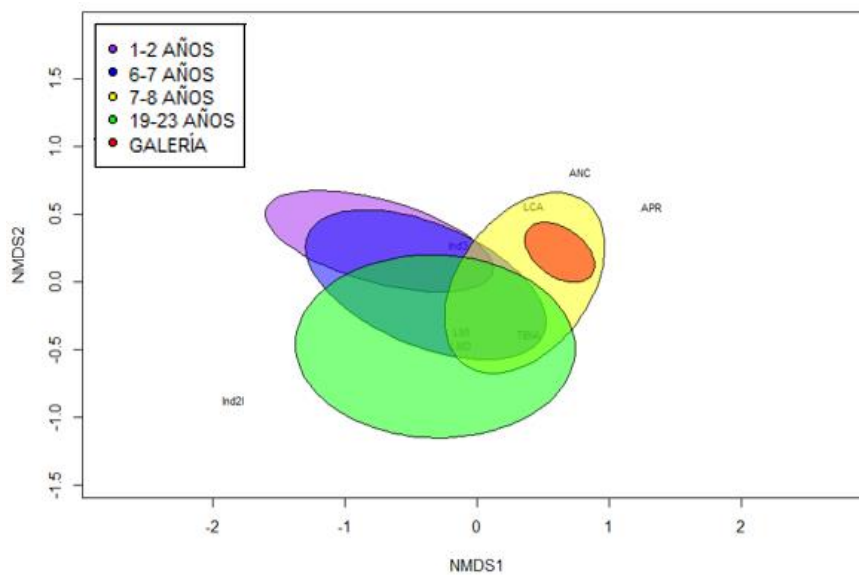


Figura 7. Ordenación multidimensional no métrica (NMDS) de la casta soldado de *Heterotermes tenuis* en plantaciones de pino de diferentes edades y bosques de galería. ANC=Ancho de la cabeza, LCA=Largo de la cabeza, LMI= Longitud máxima mandíbula izquierda, LMD=Longitud máxima mandíbula derecha, APR=Ancho pronoto, Ind2I=Índice 2 mandíbula izquierda, Ind3=índice 3.

Discusión

El tamaño de los rasgos morfológicos funcionales de las castas obrera y soldado menor de *H. tenuis* estuvo influenciado principalmente por el tipo de cobertura y en menor proporción por las edades de plantaciones de pino. Asimismo, la variación intraespecífica de 16 rasgos de los 38 estudiados presentaron menores valores de CV, tanto en plantaciones como en los bosques de galería y permitieron su utilización para comparar el efecto del cambio del tipo de cobertura, minimizando el efecto de la variabilidad intraespecífica.

Variación de los rasgos morfológicos funcionales

Los RMF con mayor variabilidad en la casta obrera de *H. tenuis*, en las cuatro edades de plantación y los bosques de galería, estuvieron relacionadas con el tamaño general del cuerpo (cabeza, tórax y extremidades), es decir con la búsqueda del alimento; mientras que los RFM con menor variabilidad fueron los caracteres específicos del aparato bucal, es decir los que inciden en el forrajeo del alimento. Lo observado coincide con estudios previos en insectos sociales, en donde la variación intraespecífica es significativamente alta en actividades relacionadas con el tiempo y la búsqueda activa del alimento, entre poblaciones y dentro de ellas (Bockoven *et al.*, 2015; Jandt & Gordon, 2016), de tal forma rasgos muy variables pueden mejorar la aptitud de la colonia al extender el rango del comportamiento (por ejemplo el forrajeo) y permitir una mejor y más rápida respuesta a los cambios (Bockoven *et al.*, 2015).

Los RMF con mayor variación en la casta soldado fueron el tamaño general del cuerpo insecto (tórax y extremidades), la forma de la cabeza y la relación tamaño de la cabeza/mandíbula derecha; mientras que el tamaño de la cabeza, tamaño del pronoto la longitud de ambas mandíbulas fueron los caracteres menos variables. Lo observado, concuerda con lo reportado en otra xilófaga *Cryptotermes secundus* (Hill, 1925), donde el

tamaño de los rasgos relacionados con la defensa mecánica fue más estable que los rasgos morfológicos no defensivos (Roux *et al.*, 2009). Otra explicación obedece a que la casta soldado de Rhinotermitidae inicia la exploración del recurso, como una posible respuesta a disminuir la depredación (Reinhard *et al.*, 1997) y entre colonias el tiempo de forrajeo y el tiempo de exposición de las obreras a la depredación es variable (Bockoven *et al.*, 2015). Debido a que en el presente estudio se seleccionó la forma más común de soldado en las muestras, es decir el soldado menor, es posible que los especímenes estén más relacionados con la actividad de acompañamiento en la exploración de alimento de las obreras que en la función de defensa (Traniello & Leuthold, 2000), y por lo tanto podría haber una mayor variación intraespecífica relacionada con los caracteres de desplazamiento para exploración que los defensivos. Por lo anterior, se sugiere desarrollar investigaciones en torno a la variación funcional y comportamental de los soldados mayores y menores de este género.

Los RMF de la casta soldado *de H. tenuis* fueron más variables que en la casta obrera. En las termitas la diferencia en el CV del tamaño de rasgos morfológicos entre las castas se atribuye a varios orígenes (Eggleton, 2010). Primero, la casta soldado de las termitas puede derivar de todos los estadios de las obreras y ápteros inmaduros, lo que puede causar diferencias en el tamaño final del individuo polimorfismos en varias especies (Roisin *et al.*, 2000). Además, el tamaño de las obreras de las cuales se derivan los soldados es menor en colonias incipientes (Crosland *et al.*, 2006; Noirot, 1985) y por ello se espera que su tamaño final sea parcialmente dependiente de la vía de desarrollo (Pinzón 2007). Por ende, es posible que las obreras de plantaciones más jóvenes generen soldados de menor tamaño. Además, el polimorfismo en la casta soldado de las termitas está relacionado con el polietismo (división del trabajo) y tiene diferentes patrones en el género *Heterotermes* (Noirot & Darlington, 2000).

Por lo anterior, los rasgos que presentaron menor CV intraespecífica, se consideraron los más

apropiados para estimar el efecto del tipo de cobertura en la respuesta funcional de la especie. Los rasgos con menor CV permiten minimizar el posible solapamiento o sobredimensionamiento de la respuesta funcional debida a alta variación (Gaudard *et al.*, 2019). Los rasgos que se consideran más apropiados para la comparación incluyendo la casta obrera fueron: los rasgos mandibulares (La, L1, L2, MPr, Ra, R1, R2, MP) e índice 2 y la casta soldado: el ancho y largo de la cabeza, ancho del pronoto, longitud de la tibia y ambas mandíbulas y los índices 2I y 3.

Relación del tamaño de los rasgos morfológicos con el tipo de cobertura del suelo

Las obreras de *H. tenuis* de los bosques de galería evaluados fueron más grandes que las de las plantaciones de pino, independientemente de la edad de la plantación. Este resultado coincide con la reducción de los RFM reportada en monocultivos de *Hevea brasiliensis*, en comparación con áreas de bosque natural deforestadas, y atribuida a la mayor variedad de recursos alimenticios, microhábitats y microclimas en este último (Liu *et al.*, 2019). Pero también se debe tener en cuenta la calidad y cantidad del recurso alimenticio y las condiciones ambientales, ya que, aunque la frecuencia de las termitas consumidoras de madera aumenta con una mayor disponibilidad de alimentos en áreas deforestadas (Eggleton *et al.*, 2015).

El tamaño de las termitas obreras se relaciona con factores fisiológicos, como la nutrición y el gasto energético y con la cantidad y calidad del alimento principalmente, aunque los resultados son contrastantes. El mayor tamaño de las termitas obreras puede afectar la capacidad de absorción de nutrientes (Dahlsjö *et al.*, 2015), pero a la vez puede favorecer una tasa de gasto energético menor que las termitas de tamaños pequeños y medianos (Dahlsjö *et al.*, 2015). Adicionalmente, termitas grandes pueden tener un tiempo de retención del

alimento mayor al tener intestinos más grandes lo cual es beneficioso, teniendo en cuenta que la madera es un sustrato nutricionalmente pobre (Dahlsjö *et al.*, 2015). Sin embargo, las obreras más grandes de la especie de Rhinotermitidae, conocida como termita subterránea de Formosa (*Coptotermes formosanus* Shiraki, 1909), consumen menor cantidad de madera y por ende sufren de mayor mortalidad que las obreras pequeñas, especialmente en colonias en declive las cuales producen termitas más grandes y menos vigorosas (Su & Fage, 1984). Por otra parte, las obreras de las termitas consumidoras de madera se pueden ver beneficiadas al tener tamaños más pequeños, debido a que las mandíbulas más pequeñas pueden triturar el alimento en trozos más finos mejorando la absorción de nutrientes (Eggleton *et al.*, 1998).

En el área de estudio se conoce que la frecuencia *Heterotermes tenuis*, aumenta a medida que los cultivos de *P. caribaea* tienen mayor edad (Beltrán & Pinzón, 2018), en comparación con los bosques naturales circundantes (Pinzón *et al.*, 2017). Adicionalmente, en el área de estudio se conoce una respuesta positiva de la frecuencia de esta especie al grado de descomposición y el tamaño de las piezas de madera de pino producto de podas (Beltrán y Pinzón, 2017). Es ampliamente conocido que la frecuencia de las termitas xilófagas subterráneas responde positivamente a la disponibilidad de recursos de madera, los cuales requieren tanto para alimento como para hábitat y también se conoce que las termitas Rhinotermitidae prefieren alimentarse de maderas blandas como la madera de *Pinus* (Santos *et al.*, 2010) y pueden alimentarse de acículas de este género (Pinzón *et al.*, 2006). Los RMF de *H. tenuis* que presentaron menor tamaño en las plantaciones se concentran en el aparato bucal posiblemente como respuesta a una menor resistencia de la madera de pino, mientras en los bosques de galería el alimento consiste en heterogeneidad de maderas (Fernández *et al.*, 2012), de tal manera que un tamaño menor de piezas bucales puede resultar efectivo e implicar ahorro energético. Alternativamente, el menor tamaño de las obreras podría obedecer

a que la oferta nutritiva de la madera del pino no permita un desarrollo corporal óptimo, pero en este estudio se comparó la biomasa individual entre usos del suelo (Pinzón *et al.*, 2006).

Por otro lado, se debe tener en cuenta la influencia de la competencia interespecífica entre termitas xilófagas, en el tamaño de los individuos. La competencia influye en el tamaño de la descendencia, debido a que entornos competitivos promueven a que la colonia invierta en individuos más grandes, pero en menor cantidad (Cronin *et al.*, 2011). Además, la competencia es relevante en organismos que tienden a saturar su entorno (Cronin *et al.*, 2011), como las hormigas y termitas. Las obreras de *H. tenuis* de las cuatro edades de plantación tendrían una menor competencia interespecífica en comparación con las obreras de los relictos de bosques de galería porque la composición de especies xilófagas fue de un 24% en las plantaciones de pino (Beltrán & Pinzón, 2018) y de 42,7 % en los relictos de bosque de galería (Pinzón *et al.*, 2012). Por lo tanto, es posible que las obreras de los bosques de galería de *H. tenuis* aumenten el tamaño de sus RMF y disminuyan su abundancia, mientras que las plantaciones presenten RMF más pequeños, pero una mayor cantidad de individuos.

Los RMF de los soldados contrario a las obreras no se diferenciaron entre las diferentes coberturas, aunque se observó que tienden a ser de menor tamaño en las plantaciones más jóvenes y maduras en comparación con las plantaciones intermedias y los bosques de galería. La variación del tamaño de la casta soldado de las termitas es principalmente en respuesta de su depredador (Eggleton, 2010) y como ocurre también en otros insectos sociales, los rasgos asociados a la defensa del nido y locomoción aumentan de forma proporcional a la abundancia de depredadores, debido a que un mayor tamaño puede ser una mejor defensa (Hattori *et al.*, 2016). Así mismo, se ha reportado que las hormigas son los depredadores más importantes de los invertebrados (Sheppe, 1970) y pueden disminuir las densidades de las

termitas, incluso si no se especializan en su depredación (Lima & Pantoja, 2012). Es posible que la diferencia del tamaño de los rasgos del soldado menor de *H. tenuis* este influenciada por la frecuencia de los depredadores, pero esta variable no se incluyó en el estudio. Por otro lado, se sugiere realizar investigaciones referentes al efecto directo de los depredadores sobre el tamaño de las mandíbulas de los soldados de las termitas. Lo anterior teniendo en cuenta que en el área de estudio se ha reportado la presencia de carábidos (Baquero, 2016) y osos hormigueros gigantes (REFOCOSTA 2013), que pueden moldear dichos rasgos. Otros factores que pueden influenciar las diferencias observadas en el tamaño de los rasgos funcionales de las obreras y los soldados, fueron el sexo y la edad de la colonia (Roux *et al.*, 2009).

Homogeneidad de la diversidad funcional

La variación intraespecífica de los RMF de *H. tenuis* fue significativamente mayor entre las colonias que entre los tipos de cobertura. Los modelos multinomiales mejoraron su calidad predictiva y el ajuste del Pseudo R^2 , cuando se usó el tipo de cobertura como factor. Por lo tanto, se espera que exista una mayor variación entre las colonias que entre los tipos de cobertura. Esta variación entre colonias se puede deber a que la gama de fenotipos individuales en una colonia difiere del rango de otra (Jandt & Gordon, 2016). Sin embargo, a pesar de alta variación entre colonias, su importancia es relegada por el efecto del tipo de cobertura sobre el cuerpo del insecto. Por ende, es posible que las plantaciones de *P. caribaea* actúen como un filtro de la diversidad funcional de *H. tenuis*. Los resultados obtenidos estiman que no hay diferencias relevantes entre las edades de plantación, presentando RMF homogéneos especialmente en la casta obrera. Dicha homogenización consiste en un aumento de la similitud de la composición funcional (Rousseau *et al.*, 2019). Esta

homogenización puede alterar algunos procesos ecosistémicos como la descomposición de desechos y el ciclado de nutrientes (Rousseau *et al.*, 2019), alterar las redes tróficas (Simons *et al.*, 2015) y generar pérdidas en la diversidad taxonómica (Liu *et al.*, 2016; Salas *et al.*, 2017). Aunque las áreas plantadas de pino no corresponden a bosques de galería transformados, los resultados observados fueron similares a los reportados por la conversión de bosques primario a plantaciones de caucho (Liu *et al.*, 2019; Liu *et al.*, 2016). Se encontró que las plantaciones de caucho redujeron la diversidad funcional de hormigas y termitas, debido a una pérdida de microhábitats, en comparación al bosque primario. Los bosques primarios tienen mayor complejidad estructural, variedad de recursos y de microclimas, lo que facilita la coexistencia de más rasgos funcionales; mientras que las plantaciones limitan un conjunto específico de los rasgos. Adicionalmente, se ha encontrado que la diversidad funcional disminuye con mayores niveles de perturbación (March, 2013; Olden & Rooney, 2006); por lo que se podría esperar que las plantaciones de pino al presentar mayor perturbación que los relictos de bosques de galería, una disminución de la diversidad funcional de ambas castas. Por lo tanto, es muy posible que las plantaciones de pino restrinjan la variabilidad de funcional de *H. tenuis* a unos rasgos específicos, con una mayor incidencia en la casta obrera.

Conclusiones

La respuesta morfológica funcional de *H. tenuis* en las diferentes coberturas se expresó en un menor tamaño de las obreras en las plantaciones en comparación con los bosques de galería, mientras en la casta de soldados efecto no fue tan contrastante. Lo anterior sugiere un efecto de filtro ambiental de las plantaciones que produce el efecto de homogenización de los rasgos funcionales de las obreras *H. tenuis* en respuesta a la mayor oferta de recursos

alimenticios de madera blanda, favoreciendo el establecimiento de rasgos funcionales de menor tamaño.

Los rasgos morfológicos funcionales de la casta obrera y soldado relacionados con el tamaño general del insecto exhibieron los mayores porcentajes de coeficiente de variación, por lo tanto, no se consideran útiles para evaluar la respuesta funcional de las termitas ante cambios de coberturas.

Se recomienda realizar investigaciones en torno a cómo los cambios en la variación intraespecífica se ven afectados por las interacciones ecológicas, tales como la competencia y la depredación, de las termitas. También se recomienda investigar los posibles efectos del uso de insecticidas sobre la diversidad funcional de los insectos del suelo, debido a que en estas forestaciones se usan tratamientos insecticidas para tratar hormigas del género *Atta*, lo que puede afectar a las termitas directa o indirectamente. Así mismo, se recomienda profundizar en estudios referentes a los procesos de descomposición de madera y formación del suelo, en respuesta a los rasgos funcionales.

REFERENCIAS

- Baquero, L. (2016). Composición de carábidos del suelo (Coleoptera: Carabidae) en plantaciones forestales y ecosistemas de la Orinoquía Colombiana. (Tesis de pregrado). Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá.
- Beltrán, M., & Pinzón, O. (2017). Influencia de la disponibilidad y descomposición de madera en la composición de grupos tróficos de termitas (Isoptera: Termitidae, Rhinotermitidae) en plantaciones de *Pinus caribaea* de la Orinoquía Colombiana. Tesis de Maestría. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Bogotá
- Beltrán, M., & Pinzón, O. (2018). Termitofauna (Isoptera: Termitidae, Rhinotermitidae) en plantaciones *Pinus caribaea* en sabanas de la Orinoquia Colombiana. *Revista Colombiana de Entomología*, 61-71.
- Bignell, D. C. (2008). Macrofauna, pp.: 43-83. En: F. H. Moreira, *A Handbook of Tropical Soil Biology: Sampling and Characterization of Below-ground Biodiversity*. Primera Edición. London.
- Bockoven, A. A, Wilder, S. M & Eubanks, M.D. (2015) Intraspecific variation among social insect colonies: persistent regional and colony-level differences in fire ant foraging behavior. *PLoS ONE* 10(7): e0133868. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133868>
- Brousseau, P., Gravel, D., & Handa, I. (2018). On the development of a predictive functional trait approach. *Journal of Animal Ecology*, 87(5), 1209–1220. doi:10.1111/1365-2656.12834 .
- Constantino, R. (2002). The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. *Journal of Applied Entomology*, 126 (7-8), 355–365.
- Constantino, R. (2000). Key to the soldiers of South American *Heterotermes* with a new species from Brazil (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insect Systematics & Evolution*, 31(4), 463–472.
- Crosland, M. W. J., Su, N.-Y., and Scheibe, J. S. 2006. Soldier production strategy in lower termites: a simpler alternative hypothesis. *Journal of Theoretical Biology. Biol.* 239, 123–127
- Cronin, A. L., Fédérici, P., Doums, C., & Monnin, T. (2011). The influence of intraspecific competition on resource allocation during dependent colony foundation in a social insect. *Oecologia*, 168(2), 361–369. doi:10.1007/s00442-011-2098-6
- Dahlsjö, C. A., Parr, C. L., Malhi, Y., Meir, P., Rahman, H., & Eggleton, P. (2015). Density-body mass relationships: Inconsistent intercontinental patterns among termite feeding-groups. *Acta Oecologica*, 63, 16–21. doi:10.1016/j.actao.2015.01.003.
- Donovan, S., Eggleton, P., & Bignell, D. (2001). Gut content analysis and a new feeding group classification of termites (Isoptera). *Ecological Entomology*, 26, 356-366.
- Doran, J. W., & Zeiss, M. R. (2000). Soil health and sustainability: managing the biotic component of soil quality. *Applied Soil Ecology*, 15(1), 3–11. doi:10.1016/s0929-1393(00)00067-6.
- Eggleton, P. (2010). An Introduction to Termites: Biology, Taxonomy and Functional Morphology. *Biology of Termites: a Modern Synthesis*, 1–26. doi:10.1007/978-90-481-3977-4_1
- Eggleton, P., Bignell, D. E., Hauser, S., Dibog, L., Norgrove, L., & Madong, B. (2015). Termite diversity across an anthropogenic disturbance gradient in the humid forest zone of West Africa. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 90(July), 189– 202. <https://doi.org/10.1016/S0167->

- Eggleton, P., Davies, R. G., & Bignell, D. E. (1998). Body size and energy use in termites (Isoptera): The responses of soil feeders and wood feeders differ in a tropical forest Assemblage. *Oikos*, 81(3), 525. doi:10.2307/3546772.
- Ferrigno, F., Torales, G., Godoy, M., & Porcel, E. (1997). Variaciones morfológicas en soldados de *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae Nasutitermitinae). *Natura neotropicalis*, 28 (1), 15-21
- Fernández, F., Martínez, Y. K., & Sarmiento, M. B. (2012). Biodiversidad vegetal asociada a plantaciones forestales de *Pinus caribaea* Morelet y *Eucalyptus pellita* F. Muell. establecidas en Villanueva, Casanare, Colombia. *Revista de la Facultad Nacional de Agronomía*, 65: 6749-6764.
- Gaudard, C., Robertson, M., & Bishop, T. (2019). Low levels of intraspecific trait variation in a keystone invertebrate group. *Oecologia*, 190:725–735.
- Griffiths HM, Louzada J, Bardgett RD, Barlow J (2016) Assessing the importance of intraspecific variability in dung beetle functional traits. *PLoS One* 11:e0145598. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145598>
- Hattori, M., Kishida, O., & Itino, T. (2016). Soldiers with large weapons behave aggressively against predators: correlated morphological and behavioral defensive traits. *Insectes Sociaux*, 64(1), 39–44. doi:10.1007/s00040-016-0509-8
- Haverty, M. I., & Nutting, W. (1975). Natural wood preferences of desert termites. *Annals, Entomological Society* 65: 533-536.
- Inward, D. J., Vogler, A. P., & Eggleton, P. (2007). A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44(3), 953–967. doi:10.1016/j.ympev.2007.05.014.
- Jandt, J., & Gordon, D. (2016). The behavioral ecology of variation in social insects. *Current Opinion in Insect Science* 15:40–44.
- Jones, D. T., Verkert, R. H., & Eggleton, P. (2005). Methods for sampling termites. *Insect sampling in forest ecosystems*. pp. 221-247 Leather, S. (Ed.). Victoria, Australia
- Jones, D., & Eggleton, P. (2010). Global Biogeography of Termites: A compilation of sources. In: Bignell, D., Roisin, Y., Lo, N. (eds) *Biology of termites: a modern synthesis*. Dordrecht.: Springer.
- Levrel H (2007) Selecting indicators for the management of biodiversity. Les Cahiers de l'IFB, IFB Edition, Paris
- Lima, P., & Pantoja, P. (2012). Negative Effects of Azteca ants on the distribution of the termite *Neocapritermes braziliensis* in Central Amazonia. *Sociobiology*, 59, 1-1110.13102/sociobiology.v59i3.555.
- Liu, C., Guénard, B., Blanchard, B., Peng, Y., & Economo, E. (2016). Reorganization of taxonomic, functional, and phylogenetic and biodiversity after conversion to rubber plantation. *Ecological Monographs*, 86(2), 2016, pp. 215-227. .
- Liu, S., Lin, X., Behm, J. E., Yuan, H., Stiblik, P., & Šobotník, J. (2019). Comparative responses of termite functional and taxonomic diversity to land-use change. *Ecological Entomology*. (2019), 44, 762–770 doi:10.1111/een.12755
- March, J. (2013). Termite (Blattodea: Termitoidea) functional diversity across a forest disturbance gradient in Sabah, Malaysia. (Master of Science Thesis). Imperial College of London and the Diploma of Imperial College London
- Moretti, M. D. (2016). Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31(3), 558–567.

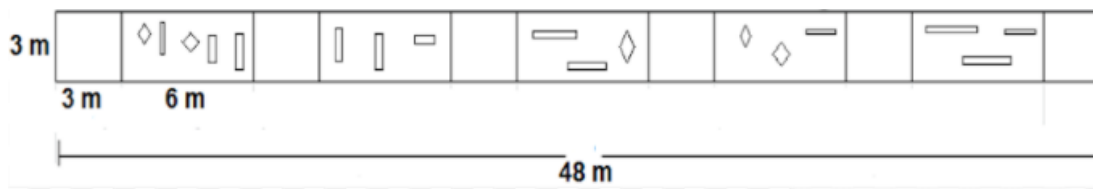
doi:10.1111/1365-2435.12776

- Noirot, C. (1985). Pathways of caste development in the lower termites. In J.A. L. Watson, B. M. Okot-Kotber, and C. Noirot (eds.). *Caste Differentiation in Social Insects*. Pergamon Press, Oxford, pp. 41–57.
- Noirot, C., & Darlington, J. P. (2000). Termite nests: architecture, regulation and defence. *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses*. *Ecology* 121–139.
- Olden, J. D., & Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15, 113–120.
- Pinzón O., Houseman R., Starbuck (2006) Feeding, weight change, survival, and aggregation of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae) in seven varieties of differentially-aged mulch. *Journal of Environmental Horticulture*. 24(1):1–5
- Pinzón, O. (2007). Morphometric variation in the soldier caste of *Reticulitermes* populations from Missouri. University of Missouri-Columbia , 83-87.
- Pinzón, O., Baquero, B., & Beltrán, M. (2017). Termite (Isoptera) diversity in a gallery forest relict in the Colombian Eastern Plains. *Sociobiology*, 92-100.
- Pinzón, O., Hernández, A., & Malagón, H. (2012). Diversidad de termitas (Isoptera: Termitidae, Rhinotermitidae) en plantaciones de caucho en Puerto López (Meta, Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*, 38 (2): 291-298.
- R Core Team, 2020. R: A Language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- REFOCOSTA. (2013). Resumen plan forestal 2013 - 2020. Bogotá D. C.
- Reinhard, J., Hertel, H., & Kaib, M. (1997). Systematic search for food in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux*, 44: 147-158.
- Ricotta, C., & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167(1), 181–188. doi:10.1007/s00442-011-1965-5.
- Roisin, Y. (2000). Diversity and Evolution of Caste Patterns. *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*, 95–119. doi:10.1007/978-94-017-3223-9_5
- Roonwal, M. (1969). Measurements of termites (Isoptera) for taxonomic purposes. *Journal of the Zoological Society of India*. 21(1); 9-66.
- Rousseau, L., Venierc, L., Aubinc, I., Gendreau-Berthiaume, B., & Morettie, M. T. (2019). Woody biomass removal in harvested boreal forest leads to a partial functional homogenization of soil mesofaunal communities relative to unharvested forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 133, 129-136.
- Roux, A., Roux, M., & Korb, J. (2009). Selection on defensive traits in a sterile caste – caste evolution: a mechanism to overcome life-history trade-offs? *Evolution & development*, 11:1, 80–87 (2009).
- Salas-Lopez, A., Violle, C., Mallia, L., & Orivel, J. (2017). Land-use change effects on the taxonomic and morphological trait composition of ant communities in French Guiana. *Insect Conservation and Diversity*, 11(2), 162–173. doi:10.1111/icad.12248.
- Santos, M., Teixeira, M., Pereira, M., & Menezes, E. (2010). Environmental factors influencing the foraging and feeding. *Sociobiology*, Vol. 55, No. 3, 763-777.
- Sheppe, W. (1970). *Invertebrate predation on termites of the African Savanna*. *Insectes Sociaux*, 17(3), 205–218. doi:10.1007/bf02226194

- Simons, N. K., Weisser, W. W., & Gossner, M. M. (2015). Multi-taxa approach shows consistent shifts in arthropod functional traits along grassland land-use intensity gradient. *Ecology*, 97(3):754-64. PMID: 27197401.
- Su, N.-Y., & Fage, J. P. (1984). Differences in survival and feeding activity among colonies of the Formosan subterranean termite (Isoptera, Rhinotermitidae). *Zeitschrift Für Angewandte Entomologie*, 97(1-5), 134–138. doi:10.1111/j.1439-0418.1984.tb03728.x.
- Torma, A. C. (2019). Species and functional diversity of arthropod assemblages (Araneae, Carabidae, Heteroptera and Orthoptera) in grazed and mown salt grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 273, 70–79. doi:10.1016/j.agee.2018.12.004 .
- Traniello, J. F., & Leuthold, R. H. (2000). Behavior and Ecology of Foraging in Termites. Termites: Evolution, Sociality, Symbioses. *Ecology*, 141–168.
- Vandewalle, M. d. (2010). Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, 19(10), 2921–2947. doi:10.1007/s10531-010-9798-9.
- Winck, B. R., Saccol de Sá, E. L., Rigotti, V. M., & Chauvat, M. (2017). Relationship between land-use types and functional diversity of epigeic Collembola in Southern Brazil. *Applied Soil Ecology*, 109, 49–59. doi:10.1016/j.apsoil.2016.09.021

Anexos

Anexo 1. Esquema del muestreo a través del método del transecto (Jones *et al.*, 2005) modificado (Pinzón *et al.*, 2017; Beltrán *et al.*, 2018).



Anexo 2. PERMANOVA de la casta obrera de *Heterotermes tenuis* en cuatro edades de plantación de *Pinus caribaea* y relictos de bosques de galería. $P:0,05$, $gl:4$, 999 permutaciones

Grupos contraste	OBRERAS	
	F	P
PC 1-2 AÑOS-GALERIA	51,98	0,002
PC 6-7 AÑOS-GALERÍA	68,1	0,002
PC 7-8 AÑOS-PC 19-23 AÑOS	59,59	0,002
PC 19-23 AÑOS-GALERÍA	59,28	0,002

Anexo 3. PERMANOVA de la casta soldado de *Heterotermes tenuis* en cuatro edades de plantación de *Pinuscaribaea* y relictos de bosques de galería. $P:0,05$, $gl:4$, 999 permutaciones

Grupos contraste	SOLDADOS	
	F	P
PC 1-2 AÑOS-PC 7-8 AÑOS	11,7	0,002
PC 1-2 AÑOS-GALERIA	28,35	0,002
PC 6-7 AÑOS-GALERÍA	12,01	0,002
PC 19-23 AÑOS-GALERÍA	12,55	0,002

Anexo 4. Scripts R Studio utilizados para los diferentes análisis de datos

```
###LIBRERÍAS###
library(readxl)
require(factoextra)
require(FactoMineR)
library(rcompanion)
library(multcompView)
library(tidyr)
library(dplyr)
library(vegan)

###PCA###
res.pca <- prcomp(JG1, scale = TRUE)
res.pca$rotation
res.pca$center
res.pca$scale
res.pca$x
fviz_eig(res.pca,main="",ylab="Porcentaje de varianza explicada",xlab="Dimensiones")
fviz_pca_ind(res.pca,
col.ind = "cos2", # Color by the quality of representation
gradient.cols = c("#00AFBB", "#E7B800", "#FC4E07"),
repel = TRUE # Avoid text overlapping
) + ggtitle("OBRERAS")
fviz_pca_var(res.pca,axes = c(1, 2),
col.var = "contrib", # Color by contributions to the PC
gradient.cols = c("#00AFBB", "#E7B800", "#FC4E07"),
repel = TRUE # Avoid text overlapping
)+ ggtitle("OBRERAS")

###KW###
kruskal.test(AN~COLONIA, cvc1)
PT = pairwise.wilcox.test(cvc1$AN,cvc1$COLONIA,
p.adjust.method="none")
```

```

PT = PT$p.value
PT1 = fullPTable(PT)
PT1

multcompLetters(PT1,
compare="<",
threshold=0.05,
Letters=letters,
reversed = F)

###CWM###
CWM1<-CWM_OBRERAS_2022
CWM1%>%
group_by(EDAD) %>%
summarise(La=weighted.mean(La, wts),
L1=weighted.mean(L1, wts),
L2=weighted.mean(L2, wts),
MPr=weighted.mean(MPr, wts),
Ra=weighted.mean(Ra, wts),
R1=weighted.mean(R1, wts),
R2=weighted.mean(R2, wts),
MP=weighted.mean(MP, wts),
Ind2=weighted.mean(Ind2, wts))

###PERMANOVA###
esp=vegdist(amb1,"manhattan")
adonis(esp~TRATAMIENTO,permutations = 999, amb1)
mod <- with(amb1, betadisper(esp,TRATAMIENTO))
permutest(mod)
source("parwise.adonis.txt")
pairwise.adonis(x = amb1, factors = ST$TRATAMIENTO,
sim.method = 'manhattan', p.adjust.m = 'BH')

###NMDS###
windows()
plot(especies.nms2d, type="n", xlim=c(-0.5,0.5))
text(especies.nms2d$species, labels=row.names(especies.nms2d$species), cex=0.7)

ordiellipse(especies.nms2d,DS$TRATAMIENTO, scaling = "symmetric", col = "purple",
draw="polygon", show.groups = "2 AÑOS")

ordiellipse(especies.nms2d,DS$TRATAMIENTO, scaling = "symmetric", col = "blue",
draw="polygon", show.groups = "6 AÑOS")

ordiellipse(especies.nms2d,DS$TRATAMIENTO, scaling = "symmetric", col = "yellow",
draw="polygon", show.groups = "8 AÑOS")

ordiellipse(especies.nms2d,DS$TRATAMIENTO, scaling = "symmetric", col = "green",
draw="polygon", show.groups = "23 AÑOS")

ordiellipse(especies.nms2d,DS$TRATAMIENTO, scaling = "symmetric", col = "red",
draw="polygon", show.groups = "GALERÍA")

legend("topleft", legend=c("1-2 AÑOS","6-7 AÑOS","7-8 AÑOS","19-23 AÑOS","GALERÍA"), pch=c(21,21),
pt.bg=c("purple", "blue", "yellow","green","red"), cex=0.7)

```