



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

COMPORTAMIENTO, FISIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DE LOS ODONATOS
(INSECTA: ODONATA) EN UN GRADIENTE TÉRMICO ALTITUDINAL

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

Miguel Alejandro Rivas Soto

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Alejandro Córdoba Aguilar
Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Enrique Martínez Meyer
Instituto de Biología, UNAM

Dr. Fausto Méndez de la Cruz
Instituto de Biología, UNAM

CD. DE MÉXICO

FEBRERO, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

COMPORTAMIENTO, FISIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DE LOS ODONATOS
(INSECTA: ODONATA) EN UN GRADIENTE TÉRMICO ALTITUDINAL

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR(A) EN CIENCIAS

PRESENTA:

Miguel Alejandro Rivas Soto

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Alejandro Córdoba Aguilar
Instituto de Ecología, UNAM

COMITÉ TUTOR: Dr. Enrique Martínez Meyer
Instituto de Biología, UNAM

Dr. Fausto Méndez de la Cruz
Instituto de Biología, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

FEBRERO, 2017



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina en su sesión ordinaria del día 14 de noviembre de 2016., aprobó el jurado para la presentación de su examen para obtener el grado de **DOCTOR EN CIENCIAS**, del Posgrado en Ciencias Biológicas, del alumno **RIVAS SOTO MIGUEL ALEJANDRO** con número de cuenta **510450940**, con la tesis titulada: **COMPORTAMIENTO, FISIOLÓGIA Y DISTRIBUCIÓN DE LOS ODONATOS (INSECTA: ODONATA) EN UN GRADIENTE TÉRMICO ALTITUDINAL.**, bajo la dirección del **DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR:**

Presidente:	DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS
Vocal:	DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES
Secretario:	DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ
Suplente:	DR. JORGE ALBERTO CONTRERAS GARDUÑO
Suplente	DR. ANDRÉS GARCÍA AGUAYO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 23 de enero de 2017


DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por permitirme realizar mis estudios de doctorado en tan prestigiosa casa de estudios.

Al consejo Nacional de Ciencia y tecnología (CONACYT) por otorgarme la beca que permitió la realización de mis estudios de posgrado (329971/233822).

Al proyecto PAPIIT IN203115 con el cual se obtuvieron los fondos necesarios para realizar el tercer capítulo de esta tesis.

Al Dr. Alejandro Córdoba Aguilar por invitarme a formar parte de su laboratorio, contribuir a mi formación profesional y guiarme en el camino de la academia para fortalecer mi aprendizaje y ser productivo durante el desarrollo de mi doctorado.

Al Dr. Enrique Martínez Meyer por su contribución en mi formación académica, sus aportaciones en los manuscritos presentados y por contribuir a mi crecimiento personal y profesional.

Al Dr. Fausto Méndez de la Cruz por sus valiosos comentarios y contribuciones para el desarrollo de los manuscritos presentados en esta tesis y por su apoyo durante el proceso de candidatura.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A los compañeros del Laboratorio de Análisis espaciales del instituto de Biología (UNAM): Constantino, Julián, Edith, Saúl, Armando, Any y todos quienes colaboraron con entusiasmo con observaciones y comentarios en la presentación previa de este proyecto de tesis.

A los compañeros del laboratorio de Ecología de la conducta de artrópodos del instituto de Ecología: Karina, Angelita, Robert, Adriana, David, Aldo, Jhony y todos quienes colaboraron en este manuscrito y tuvieron su tiempo para compartir un consejo y/o observación sobre el trabajo. Aprendí de todos Uds.

A Raúl Iván Martínez Becerril técnico del laboratorio quien siempre tuvo la mayor de las disposiciones para que el trabajo siempre se hiciera de la mejor forma posible y que me enseñó sobre fotografía.

Al Dr. Martín Serrano-Meneses quien siempre fue un gran guía y amigo durante todo mi posgrado y de quien aprendí mucho.

A todos los investigadores que me dieron clases y me enseñaron algo más allá que las lecciones de la biología misma. A quienes tuvieron el tiempo de revisar corregir y aportar a este manuscrito.

A Catalina Díaz por siempre estar en todo momento y soportarme durante la irritabilidad del periodo de candidatura.

A mi familia y todos quienes dejé a miles de kilómetros para alcanzar mi sueño.

Finalmente y no por ello menos importante, ¡Gracias México! Gracias a todos los mexicanos por hacer esto posible por su infinita fraternidad, por ser un hermoso pueblo y por hacerme sentir como en casa.

DEDICATORIA

*Dedicada al Ranguerino más grande de todos
Aunque físicamente ya no estás nunca olvidaré que siempre creíste en mí.
Nos vemos pronto Rodrigo Mendoza*

ÍNDICE

Resumen.....	1
Abstract.....	2
Introducción General.....	3
Capítulo I: Ecología Térmica en caballitos del diablo (Odonata: Zygoptera).....	7
Capítulo II: Body temperature regulation is associated with climatic and geographical variables but not wing pigmentation in two rubyspot damselflies (Odonata: Calopterygidae).....	22
Capítulo III: Is condition of Rubyspot damselflies a good indicator of water quality?.....	34
Capítulo IV: Gradiente altitudinal de riqueza y regla de Bergmann en la comunidad de caballitos del diablo (Odonata: Zygoptera) en un gradiente de altitud.....	51
Discusión General.....	74
Literatura citada general.....	77
ANEXO: Capítulo de Libro: Influencia de la fisiología en la distribución, supervivencia y extinción en insectos: el caso de la tasa metabólica y algunas perspectivas sobre cambio climático.....	82

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Capítulo II

Figura 1. Gráfica de cajas y bigotes sobre la temperatura ganada en alas modificadas experimentalmente en color y tamaño en <i>Hetaerina</i>	27
Figura 2. Grafica de cajas y bigotes sobre la relación entre estacionalidad y tamaño de la mancha alar en <i>Hetaerina</i>	27
Figura 3. Gráfica de cajas y bigotes sobre la relación entre la altitud y el tamaño de la mancha alar en <i>Hetaerina</i>	28
Figura 4. Gráfica de cajas y bigotes sobre la relación entre la temperatura y el tiempo necesario para alcanzar el vuelo en <i>Hetaerina</i>	28
Figura 5. Cluster de distancias Euclidianas entre las localidades de muestreo para <i>Hetaerina</i> usando 19 variables bioclimáticas de WorldClim.....	29
Figura 6. Área potencial de ocupación geográfica para cada especie de <i>Hetaerina</i>	30

Capítulo III

Figura 1. Gráfica de cajas y bigotes sobre la relación entre reservas de grasa antes y después de la estación de lluvias.....	47
Figura 2. Gráfica de cajas y bigotes sobre la relación entre masa muscular antes y después de la estación de lluvias.....	48
Figura 3. Gráfica de dispersión de puntos entre la relación de la conductividad del agua y la masa muscular de los individuos.....	49

Capítulo IV

Figura 1. Tamaño de mandíbula de los organismos a o largo del gradiente de altitud.....	70
Figura 2. Dominio medio después de 50 mil repeticiones.....	71
Figura 3. Curva de acumulación de especies por localidad.....	72
Figura 4. Rango de altitud de las especies.....	73

Tablas

Capítulo III

Tabla 1. Comparación de grasa y musculo en la población *Hetaerinas* antes y después de la estación de lluvias.....50

Capítulo IV

Tabla 1. Localidades de muestreo y coordenadas geográficas.....69

Tabla 2. Lista de especies encontradas en el gradiente altitudinal analizado.....69

RESUMEN

Las condiciones ambientales son fundamentales para explicar la distribución geográfica y la evolución de las especies. Es en los gradientes de altitud donde se pueden encontrar una gran diversidad de ambientes en una pequeña fracción de terreno debido a cambios de temperatura y humedad.

Los animales mayormente vulnerables a los cambios en la temperatura son aquellos denominados ectotermos ya que sus funciones, que derivan de su fisiología (e.g. locomoción, crecimiento y reproducción), son influenciadas por la temperatura ambiental. En los siguientes capítulos analizo la influencia de los gradientes de altitud en las condiciones morfológicas, fisiológicas y conductuales de los caballitos del diablo. En una revisión general describo cómo los cambios de temperatura influyen en los animales ectotermos con énfasis en los odonatos (Capítulo 1), y cómo la forma de regular la temperatura determina la distribución geográfica disminuyendo la competencia entre especies emparentadas (Capítulo 2). Por otra parte, indico cómo los gradientes de temperatura ofrecen cambios en los cursos de agua producto de la pendiente altitudinal y determinan cambios fisiológicos y morfológicos (Capítulo 3). Finalmente exploro cómo las diferencias de temperatura a lo largo de un gradiente de altitud podrían afectar aspectos morfológicos en algunas especies de caballitos del diablo y su riqueza específica (capítulo 4).

Los odonatos han mostrado ser un modelo ideal de estudio en cuestiones de termorregulación permitiendo diferencias distribucionales, morfológicas y afectan características derivadas de la fisiología de los organismos en gradientes térmicos de altitud.

ABSTRACT

Environmental conditions are critical to explain the geographical distribution and evolution of species. In gradients of altitude where one can find a wide variety of environments in a small fraction of land by changes in temperature and humidity.

One group that is highly vulnerable to changes in temperature are ectotherms as their physiological functions (e.g. locomotion, growth and reproduction) are strongly influenced by ambient temperature. In the following manuscripts of this work I have analyzed the influence of gradients of altitude on morphological, physiological and behavioral conditions in damselflies. In a first overview, we analyze how temperature changes affect the ectotherms animals having as a study system Odonata insects (Chapter 1). and discuss how thermoregulation determines species' geographical distribution decreasing competition among related species (Chapter 2). Moreover, I investigated how exposure to a human settlement negatively change physiological and morphological condition-indicating traits (Chapter 3).

Finally, I tested whether temperature differences along an altitudinal gradient could determine some morphological aspects in some species of damselflies (Odonata) and affect aspects such as body size and species richness of the community along the gradient (chapter 4). My results indicate effects on body size.

Odonates are an ideal model of study in thermoregulation and evidenced that this variable has allowed the distributional differences in odonates species and how the morphological features are related to this variable to affect characteristics derived from the physiology of the organisms in gradients of altitude thermal.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La relación de las especies con su ambiente se refleja en su distribución, tanto en el tiempo como en el espacio (Brown et al., 1995). De acuerdo con Grinell (1917) las condiciones ambientales son fundamentales para explicar la distribución geográfica y la evolución de las especies. Las variaciones ambientales locales como la temperatura y humedad explican el centro de distribución de cualquier animal, puesto que existe una correlación importante entre la ocurrencia de las especies con ciertas peculiaridades climáticas topográficas y florales del territorio (Grinell, 1927).

Por lo anterior recientes estudios, que aclaran el rol de la temperatura en la biología de las especies, se han vuelto fundamental para comprender cómo los individuos, poblaciones o comunidades podrían adaptarse a los cambios ambientales. Un ejemplo claro de las inquietudes científicas en este tema es conocer el impacto de los aumentos de 0.6°C en la temperatura global durante el último siglo (Hughes, 2000) y los que ocurrirán en años venideros (IPCC, 2007). Sin embargo, estos cambios son globales y muchas tendencias locales son desconocidas, pudiendo ser mayor el aumento de la temperatura en algunos sitios y no en otros. Ante tal escenario las especies se encuentran en la disyuntiva de adaptarse a las nuevas circunstancias ecológicas de su entorno, o bien de movilizarse hacia sitios en donde encuentren las condiciones adecuadas como únicas alternativas a la extinción. En tal caso, se ha probado que algunas especies con amplia capacidad de dispersión persiguen el nicho ecológico de las condiciones que les son óptimas, desplazándose hacia sitios ubicados en altitudes más elevadas o a latitudes más cercanas a los polos (Parmesan, 1996; Peterson, 2003).

Dentro de los animales vulnerables a los cambios en la temperatura se destacan los ectotermos, que son la mayoría de la biodiversidad terrestre (Wilson, 1992) y cuyas funciones fisiológicas (e.g. locomoción, crecimiento y reproducción) son fuertemente

influenciadas por la temperatura ambiental (Deutsch et al. 2008). Sin embargo, la mayoría de los estudios relacionados con las respuestas biológicas asociadas a los cambios de temperatura se han realizado utilizando vertebrados como modelo de estudio, específicamente lagartijas y otros reptiles, y poco se conoce acerca de otros grupos de ectotermos, como los insectos (Dillon et al. 2009, Adamo y Lovett 2011).

Uno de los grupos de insectos que ha cambiado sus patrones de distribución y fenología, en respuesta a los cambios de temperatura del planeta, es el orden Odonata (Hickling et al., 2005; Hassall et al., 2007; Goffart, 2010; Hoffman, 2010). Estos insectos pueden ser considerados buenos modelos de estudio debido a que la temperatura afecta variados aspectos de su biología, que afectan su desarrollo desde huevo, ya sea en desarrollo de las diapausas (Sawchyn y Church, 1973) o en la eclosión (Sawchyn y Gillot, 1974a,b). En el estado de larva, afecta la muda larval (Corbet, 1957; Lutz, 1974), las tasas de alimentación (Thompson, 1978), el tiempo de desarrollo (Pritchard, 1989) así como también cambios en la coloración (Sternberg, 1996) y los periodos de vuelo (Hilfert-Rüppell, 1998).

Diversos estudios realizados en Europa (ver Ott, 2010) han indicado que algunas especies de odonatos han mostrado una mayor tendencia a la expansión de su distribución hacia latitudes más boreales y con mayor altitud, cambios en la composición de la fauna en determinados lugares, alteración de su fenología y un desarrollo larvario más rápido. Estos cambios ambientales pueden ser considerados como un filtro donde algunas especies son capaces de adaptarse y otras son eliminadas al no poder enfrentarse las nuevas condiciones (Ott, 2010).

Los gradientes de altitud se caracterizan porque en ellos se pueden encontrar una gran diversidad de ambientes en una pequeña fracción de terreno. En ellos la riqueza y la composición de las especies puede cambiar bajo dos patrones generales. El primero es la

disminución monotónica de la riqueza de especies hacia mayores elevaciones (MacArthur, 1972 y Stevens, 1992) y en el segundo se observa que la mayor diversidad de especies se da hacia altitudes medias (Sanders, 2002). Ambos patrones se han documentado en una gran variedad de hábitats y de taxones (Terborgh 1977, Stevens 1992, Brown 1995, Rahbek 1995, Rosenzweig 1995, Brown y Lomolino 1998).

Por otro lado, la interacción entre el desarrollo dependiente de la temperatura y las condiciones microclimáticas son fundamentales en las historias de vida de los insectos, llevando al mantenimiento de la variación genética en las poblaciones (Bradshaw y Holzapfel, 1990; Roff, 1990). Estos gradientes microclimáticos tienen efectos sobre la emergencia fenológica de los insectos termófilos, por lo que sería posible medir cómo la fenología de las especies y su distribución responden a la estacionalidad y la elevación.

En relación con los estudios de odonatos sobre gradientes altitudinales de distribución destacan los de Samways (1989) quien relacionó el recambio de familias de Odonata en un gradiente de 3000mts determinado principalmente por tendencias climáticas observando una disminución en la riqueza específica conforme se incrementa la altitud. Hawking y New (1999) estudiaron la distribución de náyades en un gradiente altitudinal en Australia, mientras que Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya (2009) evaluaron la diversidad de Odonata en un gradiente altitudinal en la Sierra de Coalcomán en el estado de Michoacán, México, ambos concluyeron que los análisis altitudinales pueden utilizarse con fines de conservación. Cuevas (2010) realizó un análisis de los ensamblajes de odonatos presentes en un gradiente de altitud en el suroeste del Estado de México, estudiando la diversidad alfa, beta y gamma para 9 sitios. En ellos encontró correlación negativa entre el número de especies colectadas y la altitud e identificó cuáles localidades de altitudes intermedias (700-900 m) poseen mayor riqueza. Del total de especies encontradas el 30.6 % fueron colectadas en una única localidad mientras que ninguna especie fue observada en

todos los sitios y algunas especies mostraron una distribución intermitente a lo largo del gradiente.

El presente trabajo pretende conocer cuál es la influencia de la temperatura en la distribución y aspectos derivados de la fisiología como la capacidad de vuelo en adultos de odonatos y conocer cómo la regulación de esta variable determina la conducta de estos organismos en su hábitat natural. He examinado estas inquietudes a dos escalas: en la primera, he utilizado un par de especies para conocer sus capacidades termorregulatorias y cómo éstas afectan su distribución y posible competencia entre ellas; en la segunda escala, hago un análisis de la estructura y variación de una comunidad, y conducta de caballitos del diablo a lo largo de un gradiente altitudinal como un indicador natural de la variación en la temperatura.

CAPÍTULO I

ARTÍCULO DE REVISIÓN: Ecología térmica en caballitos del diablo (Odonata: Zygoptera)

Introducción

Generalmente los insectos se consideran animales ectotermos, es decir, tienen dependencia de las temperaturas ambientales. Sin embargo, en algunos casos se demostró el desarrollo de mecanismos que les permiten no ser pasivos ante los cambios de temperatura. Estos mecanismos tienen un rol adaptativo de termorregulación en estos animales (Heinrich y Casey, 1978). Algunos insectos a pesar de no producir su propio calor, pueden mantener su temperatura en ciertos grados de independencia de la temperatura ambiental. Por esta razón, requieren de mecanismos de termorregulación que permitan la producción de calor o el intercambio de este con el ambiente (Heinrich, 1981; Heinrich, 1993). Sin embargo, el fenómeno de termorregulación en insectos es un proceso que, aunque se conoce, requiere de un desarrollo conceptual y metodológico que permita comprender la variación en las diferentes especies (May, 1979).

Termorregulación

La termorregulación permite a los animales mantener la temperatura corporal estable o en ciertos rangos (Kürt, 2005). En los insectos, la temperatura no sólo afecta su funcionamiento interno, sino que también las actividades que permiten su supervivencia y éxito reproductivo: fenología, diapausas e hibernación. Generalmente, los insectos dependen de fuentes externas de calor (comúnmente el sol) que les permitan alcanzar sus óptimos de temperatura. Sin embargo, algunas especies están provistas de mecanismos de

producción de calor a través de la contracción muscular que plantea desafíos para la pérdida del exceso de calor (May, 1979, 1985).

La termorregulación no es un proceso continuo, algunos insectos realizan esta actividad sólo cuando están expuestos directamente a los rayos del sol y de esta forma pueden calentar sus cuerpos. Otros insectos termorregulan durante cortos periodos durante el vuelo. No obstante, cualquiera que sea el caso, los insectos regulan la temperatura a través de diferentes mecanismos físicos de intercambio de calor a través de fenómenos de conducción, convección, radiación y evaporación. Los primeros tres fenómenos dependen de la diferencia entre la temperatura superficial del organismo y su entorno (Bakken y Gates, 1975; Birkeback, 1966); mientras que el intercambio de calor por evaporación es independiente de esta diferencia y el individuo puede intercambiar calor aún si la temperatura ambiental excede la temperatura corporal.

La convección es el mecanismo más común por el cual el cuerpo de los organismos pierde calor, pues al entrar en contacto con una superficie de menor temperatura se produce un intercambio directo con el cuerpo del animal hasta equiparar las temperaturas. Así mismo, la radiación solar es la fuente de calor más común para elevar la temperatura corporal producto de la insolación (Curch, 1960). Morfológicamente, en los insectos, el calor se pierde directamente del tórax y usualmente también del abdomen. Sin embargo, la manera en la que este calor se gana y se pierde depende de factores como la forma, el tamaño, e incluso el color de los organismos (Heinrich y Esch, 1994).

Los pioneros de los estudios termorregulatorios, August Krogh y Eric Zeuthen (1941), investigaron en la fisiología de los insectos, la ecología energética y la termorregulación. Trabajaron con mariposas, abejorros y escarabajos; y concluyeron que en los insectos voladores la temperatura de los músculos es fundamental para el vuelo, por lo que necesitan ser calentados previamente. Este fue un descubrimiento novedoso en su tiempo y

desencadenó una serie de trabajos que hasta la actualidad, intentan conocer la morfología, fisiología y comportamiento de la termorregulación (Heinrich, 2007). Desde entonces, el mecanismo termorregulatorio se ha evaluado en diversos insectos, predominantemente en insectos sociales como hormigas (Hafez, 1964; Gamboa, 1976)), abejas (1979a, 1979b, 1981, 1993), termitas (Collins et al., 1973)), así como también en polillas (Heinrich 1970, 1971)), libélulas (May, 1976) y escarabajos (Thiele, 1977; Bartholomew, 1977; Saeki et al. 2005)). Todos estos ejemplos tienen la necesidad de ganar calor o perder el exceso de este, y para ello emplean las más diversas estrategias. Las abejas de la miel y los abejorros, por ejemplo, fueron estudiados extensamente por Heinrich (1979a, 1979b, 1981, 1993) y colaboradores (Goller y Esch, 1990; Esch y Holler, 1991; Esch, Goller y Heinrich, 1991), quienes describieron mecanismos de termorregulación individual en términos adaptativos. Uno de los grupos de insectos cuyos mecanismos de termorregulación están mejor conocidos, son las abejas y abejorros. Uno de los factores cruciales en la termorregulación de las abejas es su sistema circulatorio, el cual ayuda a retener el calor en el tórax mediante un sistema de contracorriente que posibilita el intercambio de calor con el abdomen (Heinrich, 1993). Esto les permite volar aún en altas temperaturas generando un calor interno de hasta 15°C por encima del rango de temperatura ambiente de 17 a 15°C (Heinrich, 1993). Heinrich también descubrió que las abejas pueden termorregular al regurgitar sobre su cara el néctar que cosechan, cuando la temperatura torácica supera los 46°C, lo que faculta bajar la temperatura corporal mediante la evaporación de este líquido. Este procedimiento también ha sido identificado en abejorros, cuyo sistema circulatorio está regulado por el diafragma que regula el paso de la sangre a través del peciolo desde el abdomen hacia el tórax. Sin embargo, su sistema vascular de contracorriente no es tan eficiente como el de las abejas, por esta razón sus vuelos de forrajeo se llevan a cabo a temperaturas menores que en abejas de la miel (Heinrich y Esch, 1994).

Otro caso de sujetos de estudio sobre la termorregulación son los coleópteros, particularmente la familia Scarabaeidae. Desde los estudios pioneros de Krogh y Zeuthen en 1941, se describió la producción de calor interno en la especie *Geotrupes stercorarius*. Desde entonces, sucesivos trabajos (Bartholomew y Casey, 1977; Bartholomew y Heinrich, 1978; Caveney et al., 1995; Chappell, 1984; Chown & Sholtz, 1993; Heinrich & Bartholomew, 1979; Leston et al., 1965; Morgan, 1987; Ybarrondo & Heinrich, 1996; Mena, 2003, Verdú et al. 2012) evidenciaron el uso de la endotermia en especies de coleópteros para desarrollar actividades más allá de la sola actividad del vuelo, por ejemplo, construcción y alimentación, transportación terrestre, competencia por el alimento, segregación del nicho térmico o como respuesta a las bajas temperaturas del entorno.

En el caso de los insectos predominantemente voladores, estos requieren de gran cantidad de energía para desplazarse por el aire, lo que trae consigo una alta generación de calor durante el vuelo e implica tanto una ganancia de calor por trabajo muscular, como también una pérdida por convección en el aire. Por esta razón, los insectos voladores necesitan mantener un equilibrio que permita equiparar las temperaturas torácicas y ambientales durante el vuelo (Heinrich, 1993). En este sentido, los odonatos son animales voladores por excelencia, algunas especies pasan la mayor parte del tiempo volando para realizar sus actividades de alimentación, búsqueda de pareja, defensa de territorio, ovoposición, entre otras y requieren de mecanismos eficientes de termorregulación para realizar estas actividades.

Termorregulación en Odonata

Desde 1962, Corbet reconoció una relación entre la termorregulación y las diferentes posturas de los odonatos en campo. Reconoció dos tipos de libélulas, aquellas que se mantienen continuamente en el aire al mover sus alas llamadas “voladoras” y aquellas que realizan vuelos cortos y pasan la mayor parte del tiempo sobre una percha llamadas “perchadoras”. May (1976) presentó las primeras evidencias de que ambas, perchadoras y voladoras, regulaban su temperatura torácica. En una primera instancia, evaluó el papel de la postura de las perchadoras en la incidencia de radiación solar y luego utilizando la especie *Anax junius* demostró que las voladoras transfieren el exceso de calor del tórax al abdomen mediante un sistema de circulación de contracorriente (May, 1976). Aquellas especies denominadas voladoras, tienden a calentar el tórax producto del movimiento de los músculos implicados en el vuelo. Por otro lado, las perchadoras tienden a calentar su abdomen por radiación mientras perchan al sol. Posteriormente, Heinrich y Casey (1978) examinaron los mecanismos fisiológicos del intercambio de calor entre tórax y abdomen utilizando otra especie perchadora, *Libellula saturata*, y dos voladoras, *Anax junius* y *Aeshna multicolor*, confirmando que existen mecanismos de termorregulación implicados en la fisiología de estos insectos. Estos estudios demostraron que cuando la temperatura es alta en el ambiente, un vaso dorsal permite la distribución de hemolinfa caliente (producto del movimiento de los músculos torácicos) para conceder la pérdida de calor. Sin embargo, cuando las temperaturas son bajas en el ambiente, se eleva la temperatura corporal mediante la contracción de los músculos de las alas y el cierre del vaso dorsal. De esta manera el calor se conserva en el tórax y otorga las temperaturas óptimas para el vuelo.

En el caso de las libélulas perchadoras la orientación hacia el sol es relevante para la termorregulación. Hardy (1966) y May (1976) demostraron que la orientación del cuerpo

en una libélula paralela al sol puede influir en la temperatura corporal, evitando sobrecalentamiento. Por otro parte, la selección de micro hábitats permite tener un mecanismo de control de las temperaturas corporales. Esto fue demostrado en especies del género *Micrathyria* (Odonata: Libellulidae) midiendo la proporción de tiempo en que estas especies estaban en la sombra conforme aumentaba la temperatura ambiental (May, 1978). Finalmente, los horarios de actividad cumplen un rol termorregulatorio en odonatos perchadores (May, 1980; De Marco y Resende, 2002). En estas especies la temperatura del aire determina las actividades que pueden realizar, las cuales se ven afectadas por las temperaturas más altas que existen cercanas al mediodía, producto del recalentamiento de los músculos torácicos (May, 1991). Esto supone que el comportamiento termorregulatorio es más diverso en perchadores y considera tanto la postura corporal como ¿la forma y postura alar? o ¿solamente la postura? alar. Esto fue demostrado por May (1976) quien plantea que la postura de las alas y el cuerpo podrían variar la temperatura corporal. En el caso de las alas, al ser expuestas al sol funcionan como paneles que atrapan calor por aumento de la radiación solar. En el caso del cuerpo, la posición de “obelisco” (se eleva el abdomen en un ángulo de aproximadamente 90°) se adquiere cuando las temperaturas son altas lo que disminuye la incidencia de la radiación solar sobre el cuerpo. Más allá de estas posturas, el tamaño también es relevante. Esto quedó demostrado en varios trabajos que exploran una mayor eficiencia en perchadores de mayor tamaño, que ocupan una mayor cantidad de tiempo en actividades como la defensa del territorio o la búsqueda de pareja (May 1979, 1991; Bartholomew 1981; De Marco et al. 2005).

Los caballitos del diablo son perchadores por excelencia (Suborden Zygoptera) y mantienen un repertorio conductual que les permite la termorregulación. Por esta razón se espera que sean termoconformistas, es decir, que su temperatura corporal dependa directamente de la temperatura del ambiente (May 1976; De Marco y Resende 2002). No

obstante, poco se conoce de los mecanismos fisiológicos que permiten a estos animales mantener estable su temperatura en condiciones desfavorables.

Termorregulación en caballitos del diablo

La termorregulación, en el caso del orden Odonata, se ha estudiado principalmente en Anisoptera y es menos conocida en Zygoptera (también conocidos como caballitos del diablo; Loilola y De Marco, 2011). Los estudios de Zygoptera se enfocan principalmente en el rol de la pigmentación en la termorregulación, con el propósito de entender la relación costo-beneficio que podría tener la pigmentación alar en estos animales.

El rasgo morfológico de la pigmentación alar se ha utilizado para entender la competencia territorial, sexual mecanismos de termorregulación en caballitos del diablo. Watanabe (1991) comparó machos de la especie del genero *Mnais*, encontrando diferencias termorregulatorias entre machos hialinos y machos pigmentados de color anaranjado, siendo estos últimos más eficientes en su termorregulación en condiciones de radiación lumínica experimental. Otomuro y Ocharán (2011) llevaron esto más allá y estudiaron la relación entre la variación interpoblacional en el grado de pigmentación de dos especies estrechamente *Calopteryx xanthostoma* y *C. virgo meridionalis* llegando a la conclusión de que la termorregulación no es una presión de selección para la segregación de estas dos especies, pero asignándole un rol adaptativo a nivel de las especies; puesto que encontraron diferencias entre machos y hembras de ambas especies y su correlación con la temperatura corporal al exponerlas a radiación experimental.

Usando imágenes termográficas, Tsubaki y colaboradores (2011) demostraron que la termorregulación tiene efectos sobre la intensidad del cortejo en la especie *Mnais costalis*, ya que los machos con mayor temperatura tenían cópulas más largas con las hembras. Según los autores, esto se debe a que los machos poseen un mayor territorio y pueden

asolearse más. De esta forma, las hembras logran acceder a lugares donde la termorregulación por radiación solar es mejor y permite un desarrollo más rápido de los huevos.

A pesar de estos esfuerzos se conoce poco sobre los mecanismos fisiológicos implicados en la termorregulación y la relación costo-beneficio en las especies de Zygoptera (Heinrich y Case, 1978). En este suborden las especies son consideradas termotolerantes y la endotermia no se ha comprobado como en otros insectos mencionados anteriormente en este manuscrito. Por esta razón se hace patente la realización de estudios que impliquen a estos animales y permitan entender el desarrollo de las comunidades de Zygoptera considerando su nicho térmico y las relaciones inter específicas de la termorregulación (Otomuro, 2011).

El cambio climático global presenta nuevos escenarios para las especies donde las temperaturas se vuelven extremas. Es por ello que aparte de generar este conocimiento básico, existen otras implicaciones como las respuestas de estos organismos ante los escenarios térmicos emergentes productos del cambio climático global.

Termorregulación y cambio climático

La termorregulación es adaptativa y, como tal, tiene costos para quienes la realizan (May, 1979). Los costos y los beneficios de la termorregulación pueden ser altos. Hanegan y Heat (1970), demostraron que la actividad termorregulatoria es más frecuente cuando menor es la temperatura ambiental. En la polilla *Hyalophora cecropia*, ellos descubrieron que cuando se requiere mayor calentamiento para el vuelo se produce un mayor gasto cardíaco y la producción de feromonas se reduce, como costo en pequeñas especies voladoras. En escarabajos se estudió que la termorregulación evidencia un gasto energético en el proceso (Bartolomew y Casey, 1977), mientras que en la libélula *Micrathyria atra*, consume más de

un tercio de la energía diaria en realizar los procesos de termorregulación (May, 1977) y aunque la vasoconstricción en individuos voladores permite la conservación o liberación del calor, no existe un cálculo del gasto energético específico para estos animales (Heinrich y Casey, 1978).

La adaptación a las condiciones climáticas adversas podría implicar respuestas fisiológicas como la diapausa, estivación o latencia. Sin embargo, los pequeños cambios térmicos como el aumento de la temperatura en el tórax, tienen respuestas conductuales que se hacen evidentes de estudiar (Chown y Nicholson, 2004). Las respuestas conductuales son a menudo la forma en la que los animales responden a los cambios ambientales (Bennet, 1987). Hamilton (1973) propuso la teoría de la “Maxitermia” la cual sugiere que algunas especies ven limitados sus procesos biológicos, como el vuelo, cuando la temperatura incrementa entre los 40 y 50°C. Esto trae como consecuencia aumentos de temperatura corporal en los insectos, quienes podrían limitar sus actividades en lugares donde las temperaturas estén aumentando considerablemente producto del cambio climático global. Este cambio en el clima altera la composición de la atmósfera mundial y que se suma a la variabilidad natural del clima observada durante períodos de tiempo comparable *sensu* Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMCC).

En el caso de las libélulas, los individuos más oscuros pueden tener ventajas en lugares fríos, mientras que aquellos más claros tienen una ventaja en lugares calientes al evitar las temperaturas letales (Watt, 1968; Clusella-Trullas et al., 2007). De esta forma el grado de melanización cambia entre poblaciones o especies muy relacionadas (ver Ellers y Boggs, 2004; Clusella-Trullas et al., 2007), y se podría esperar que los cambios de temperatura ambiental produzcan cambios en las proporciones de las poblaciones o comunidades, como resultado de la interacción térmica con el ambiente.

Una gran gama de conductas podría verse modificada como resultado del cambio climático, las cuales a su vez pueden influir en interacciones primarias del sistema acuático, como por ejemplo las relaciones tróficas (Hassall y Thompson, 2008). Por esta razón, estudios que ayuden a comprender los comportamientos termorregulatorios y los mecanismos fisiológicos en Zygoptera permitirán comprender cómo este grupo – zygoptera- podría responder a los cambios climáticos globales que se expresan de diferente manera en pequeñas escalas locales (Ver Ott, 2010), Pues sabemos que la temperatura puede influir en las distribuciones geográficas de las especies, a través del desplazamiento del nicho fundamental o como una fuerte presión selectiva hacia la adaptación que implicará inevitablemente, la pérdida de algunas poblaciones o especies.

Literatura citada

Bakken, G. S. y D. M. Gates. 1975. Heat Transfer analyses of animals; some implications for field ecology, physiology and evolution. In: D. M. Gates y R. B. Schemerl. Eds.

Perspective of Biophysical Ecology: 225-290. Springer. Berlin 609p.

Bartholomew, G. y T. Casey. 1977. Endothermy during terrestrial activity in large beetles. Science 195: 882-883.

Bartholomew, G. y B. Heinrich. 1978. Endothermy in African dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. J. Exp. Biol., 73: 65-83.

Bartholomew, G.A. 1981. A matter of size: An examination of endothermy in insects and terrestrial vertebrates: 46-78. In B. Heinrich (ed.), Insect thermoregulation. New York, John Wiley & Sons, 328p.

Bartholomew, G.A. 1977. Body temperature and oxygen consumption during rest and activity in relation to body size in some tropical beetles. Journal of Thermal Biology 2(4):

173-176.

Bennet, A. F. 1987. The accomplishments of ecological physiology: 1-8pp In: Feder A. M., A. F. Bennet, W. W. Burggren y R. B. Huey (eds.) New directions in ecological physiology. Cambridge University Press.

Birkebak, R. C. 1966. Heat transfer in biological systems. *Int. Rev. Gen. Exp. Biol.* 2: 269-344.

Caveney, S., C. Scholtz y P. McIntyre 1995. Patterns of daily flight activity in onitine dung beetles (Scarabaeinae: Onitini). *Oecologia*, 103: 444-452.

Chappell, M. 1984. Thermoregulation and energetics of the green fig beetle (*Cotinus texana*) during flight and foraging behavior. *Physiol. Zool.*, 57: 581-589.

Chown, L. S. y S. W. Nicholson. 2004. Insect physiological ecology. Mechanisms and patterns. Oxford University Press.

Chown, S. L. y C. H. Scholtz 1993. Temperature regulation in the nocturnal melolonthine *Sparrmannia flava*. *J. Therm. Biol.*, 18: 25-33.

Clusella-Trullas S, van Wyk JH, Spotila JR. 2007. Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 32: 235–245.

Collins, M. S., M. J. Haverty, P. LaFarge, J. W. L. Nutting. 1973. High-temperature tolerance of two species of subterranean termites from the Sonoran Desert in Arizona. *Environ. Entomol.* 2:1122-1123.

Corbet, P. S. 1962. A biology of Dragonflies. Chicago: Quadrangle Books.

- Curch, N. S. 1960. Heat loss and the body temperature of flying insects I. Heat loss by evaporation of water from the body. *Journal of Experimental Biology* 7: 16-26.
- De Marco Jr., P. y D.C. Resende. 2002. Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica* 31: 129-138.
- De Marco Jr., P.; A. O. Latini y D. C. Resende. 2005. Thermoregulatory Constraints on Behavior: Patterns in a Neotropical Dragonfly Assemblage. *Neotropical Entomology* 34(2): 155-162.
- Ellers J, Boggs CL. 2004. Functional ecological implications of intraspecific differences in wing melanization in *Colias* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 79–87.
- Esch, H y F. Goller. 1991. Neuronal control of honeybee fibrillar muscle during shivering and flight. *Journal of Experimental Biology* 159: 419-431.
- Esch, H; F. Goller y B. Heinrich. 1991. How do bees shiver? *Naturwissenschaften* 78: 325-328.
- Gamboa, G.J. 1976. Effects of temperatura on the Surface activity of the desert leaf-cutter ant, *Cromyrmex versicolor versicolor* (Pergande). *Am. Midl. Nat.* 95: 485-491.
- Goller, F. y H. Esch. 1990. Oxygen consumption and flight muscle activity during warm up and free flight. *Journal of comparative physiology* 96: 155-166.
- Hafez, M., M. M. Ibrahim. 1964. Studies on the behaviour of the desert grasshopper, *Sphingonotus carinatus* Sauss., toward humidity and temperature. *Bull Soc. Entomol Egypte* 48: 22943-22976.
- Hamilton, W. J. 1973. *Life's color code*. New York: McGraw-Hill. 238pp.
- Hanegan, J. L., J. E. Heath. 1970. Activity patterns and energetics of the moth. *Hyalophora cecropia*. *Journal of experimental biology* 53: 611-627.

Hardy, H. T. 1966. The effect of temperature and sunlight on the posture of *Perithemis tenera*. *Proc. Okla. Acad. Sci.* 46: 41-45

Hassall, C y D. Thompson. 2008. The effects of environmental warming on Odonata: a review. *International Journal of Odonatology* 11(2): 131:154.

Heinrich, B. 2007. The Origin of Insect thermoregulatory studies. *Journal of Experimental Biology Classics* 18(1): 177-179.

Heinrich, B. 1993. *The Hot-Blooded Insects. Strategies and Mechanisms of Thermoregulation.* Springer, Germany.

Heinrich, B. 1981. *Insect Thermoregulation.* Wiley, Nueva York. Nueva York

Heinrich, B. 1979a. *Bumblebee Economics.* Cambridge, MA: Harvard University Press.

Heinrich, B. 1979b. Keeping a cool head: honeybee thermoregulation. *Science* 205: 1269-1271.

Heinrich, B. 1971. Temperature Regulation of the Sphinx Moth, *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology* 54: 141-152

Heinrich, B. 1970. Nervous Control of the Heart during Thoracic Temperature Regulation in a Sphinx Moth. *Science* 169: 606-607.

Heinrich, B. y T. M. Casey. 1978. Heat transfer in Dragonflies: “fliers” and “Perchers”. *Journal of Experimental Biology* 74: 17-36.

Heinrich, B. y G. A. Bartholomew. 1979. Roles of endothermy and size in inter intraspecific competition for Elephant dung in an African dung beetle, *Scarabaeus laevistriatus*. *Physiological Zoology* 52: 484-496.

Heinrich, B y H. Esch. 1994. Thermoregulation in bees. *American Scientist* 82: 164-170.

Krogh, A. y E. Zeuthen. 1941. The mecanism of fligh preparation in some insects. *J. exp. Biol.* 18: 1-9.

Leston, D., J. W. S. Pringle y D. C. S. White 1965. Muscular activity during preparation for flight in a beetle. *J. Exp. Biol.* 42: 409-414.

Lee, R. 1989. Insect Cold-hardiness: To freeze or not to freeze, How insects survive low temperatures. *Bioscience* 39(5):308-313.

Loiola, G. R. y P. De Marco. 2011. Behavioral ecology of *Heteragrion consors* Hagen (Odonata, Megapodagrionidae): a shade-seek Atlantic forest damselfly. *Revista Brasileira de Entomología* 55(3): 373-380.

May, M. 1976. Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera) *Ecol. Monogr.* 46: 1-32.

May, M. 1977. Thermoregulation and reproductive activity in tropical dragonflies of the genus *Micrathyria*. *Ecology* 58: 787-798.

May, M. 1978. Thermal adaptations of Dragonflies. *Odonatologica* 7: 27-47

May, M. 1979. Insect Thermoregulations. *Annual Reviews* 24: 313-349.

May, M.L. 1980. Temporal activity patterns of *Micrathyria* in Central America (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 9: 57-74.

May, M. 1985. Thermoregulation. In: Kerkut G. A., Gilbert L. I., eds. *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology* Pergamon Press, Oxford. Pp 507-552.

May, M.L. 1991. Thermal adaptations of dragonflies, revisited. *Adv. Odonat.* 5: 71-88.

Mena, J. 2003. Biología Térmica de *Bubas bubalus* (Olivier 1811) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bol S.E.A.* 32: 21-28.

Morgan, K. R. 1987. Temperature regulation, energy metabolism and mate-searching in rain beetles (*Pleocoma* spp.), winter- active, endothermic scarabs (Coleoptera). *J. Exp. Biol.*, 128: 107-122.

- Ott, J. 2010. Dragonflies and climatic change - recent trends in Germany and Europe. *BioRisk* 5: 253-286.
- Outomuro, D. Y F. J. Ocharan. 2011. Wing pigmentation in *Calopteryx* damselflies: a role in thermoregulation? *The Linnean Society of London, Biological Journal of the Linnean Society* 103, 36–44.
- Saeki, Y., Kruse, K. C. and Switzer, P. V. 2005. Physiological Costs of Mate Guarding in the Japanese Beetle (*Popillia japonica* Newman). *Ethology*, 111: 863–877.
- Thiele, H. N. 1977. *Carabid Beetles in Their Environments*. Berlin: Springer. 369 pp. 217.
- Tsubaki, Y., Y. Samejima y M. T. Siva-Jothy. 2010. Damselfly females prefer hot males: higher courtship success in males in sunspots. *Behav Ecol Sociobiol* 64:1547–1554.
- Verdú, J., J. Alba-Tercedor y M- Jiménez-Manrique. 2012. Evidence of different thermoregulatory mechanisms between two sympatric *Scarabaeus* species using infrared thermography and Micro-Computer tomography. *PlosOne* 7(3): 1:9.
- Watanabe, M. 1991. Thermoregulation and Habitat Preference in Two Wing Color Forms of *Mnais* Damselflies (Odonata: Calopterygidae) (Behavior Biology). *Zoological Science* 8: 983-989.
- Watt WD. 1968. Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. *Evolution* 22: 437–458.
- Ybarrondo, B. A. y B. Heinrich. 1996. Thermoregulation and response to competition in the African dung beetle *Kheper nigroaeneus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Physiol. Zool.*, 69: 35-48.

CAPÍTULO II

Physiological Entomology (2016), DOI: 10.1111/phen.12137

RESUMEN

En los Calopterygidae se ha propuesto que la pigmentación de las alas cumple una función de regulación de la temperatura. Usando dos especies de *Hetaerina*: *H. americana* (Fabricius) y *H. vulnerata* (Hagen en Selys) se investigó si (1) la pigmentación de las alas y modificaciones en el color de la misma pueden predecir la temperatura ganada después de eventos extremos de enfriamiento, (2) si el color de las alas está relacionado con la temperatura necesaria para alcanzar el vuelo y (3) si la pigmentación de las alas está relacionada con la estacionalidad y la altitud. Los resultados obtenidos no mostraron relación con los objetivos propuestos. Los resultados nos indican que *H. vulnerata* puede alcanzar el vuelo con una diferencia de 8°C menos que *H. americana*.

Se analizó si ambas especies difieren en su distribución geográfica y responden diferentes a variables bioclimáticas. Los resultados obtenidos sustentan que *H. vulnerata* habite en altas altitudes y es más tolerante a variables climáticas frías que *H. americana*. Las manchas alares para las dos especies de *Hetaerina* no muestran una participación en la termorregulación aunque ambas especies tienen diferencias en su habilidad para controlar esta variable. Estas diferencias en la habilidad termorregulatoria podrían establecer la causa de que las especies colonicen diferentes ambientes y reduce la competencia entre ellas.

Body temperature regulation is associated with climatic and geographical variables but not wing pigmentation in two rubyspot damselflies (Odonata: Calopterygidae)

MIGUEL RIVAS¹, ENRIQUE MARTÍNEZ-MEYER²,
JESÚS MUÑOZ³ and ALEX CÓRDOBA-AGUILAR¹

¹Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, México,

²Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, México and ³Real Jardín Botánico, Madrid, Spain

Abstract. It has been proposed that wing pigmented spots function in temperature control in male calopterygids. Using two rubyspot species *Hetaerina americana* Fabricius and *Hetaerina vulnerata* Hagen in Selys, the present study investigated whether (i) wing spot size and colour-modified aspect can predict temperature gain after a cooling event; (ii) wing spot size is related to the temperature needed to fly and how long it takes to initiate flight; and (iii) wing spot size is related to seasonality and altitude. The results obtained do not support any of these relationships. The results also indicate that *H. vulnerata* can achieve flight at 8 °C less than *H. americana*. The present study further investigates whether the species differ in their latitudinal and geographical distribution, and respond differently to bioclimatic variables. The results obtained provide support for this particular hypothesis, showing that *H. vulnerata* inhabits higher altitudes, and is able to tolerate colder environments compared with *H. americana*. Wing spots in the two *Hetaerina* species do not help in thermoregulation, although both species show different temperature control abilities. This difference in thermoregulatory ability may enable the species to colonize different environments and reduce interspecific competition.

Key words. Climatic variables, distribution, *Hetaerina*, interspecific competition, thermoregulation, wing spots.

Introduction

Sexual selection, the competition for mates, is recognized as the main evolutionary driver of many conspicuous traits (Gowaty, 2015). Despite the pervasiveness of sexual selection, natural selection can also shape sexually selected traits. A few examples of adaptive alternatives for conspicuous traits are the selection of ecological sex differences, a conspicuous bearer being an unprofitable prey and species recognition (Andersson, 1994).

Correspondence: Dr Alex Córdoba-Aguilar, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. P. 70-275, Ciudad Universitaria 04510, México, DF, México. Tel.: +52 55 56229003; e-mail: acordoba@ieecologia.unam.mx

Indeed, consideration of a variety of different selective pressures on conspicuous traits would help us better understand the influence of both sexual and natural selection on the evolution of such traits.

The conspicuous nature of wing pigmentation patterns in insects is frequently labelled as a consequence of sexual selection. One classical example is that of adult male calopterygid damselflies, which show striking pigmented wing spots for which variation in size is linked to mating opportunities: the larger the spots, the more likely to mate. In these animals, wing pigmentation spots are used by males to convey information concerning: territory possession (González-Santoyo *et al.*, 2014) and/or fighting ability over territory ownership (Grether, 1996; Contreras-Garduño *et al.*, 2007) to other males; the ability to

resist pathogens (Siva-Jothy, 1999; Rantala *et al.*, 2000); and mate guarding ability (Siva-Jothy, 2000) to females. Despite support for a sexual selection advantage, there are limited studies testing whether calopterygid pigmentation is also explained by two alternative hypotheses: species recognition (Waage, 1979; Svensson *et al.*, 2007; Tynkkynen *et al.*, 2008; Hassall, 2014) and temperature gain (Outomuro & Ocharan, 2011; Svensson & Waller, 2013).

The rationale for conspicuous characters providing a thermal advantage is that coloured traits may allow faster heating compared with the lack of such colours (Punzalan *et al.*, 2008). For example, individuals with darker body patterns have a higher mate-searching success in low ambient temperatures in ambush bugs (Punzalan *et al.*, 2008). In addition, where there are different degrees of melanism, male alternative mating tactics (i.e. male dimorphic phenotypes) may be evolutionarily maintained based on their different thermoregulatory performance (O'Neill & Evans, 1983; Van Dyck *et al.* 1997). In the case of calopterygid damselflies, a heating ability linked to conspicuous characters implies that males with larger wing pigmentation spots would be better at reaching a body temperature that allows them to secure key activities such as mating (but see also Tsubaki *et al.*, 2010) and/or escaping from competitors/predators. In general, the wings of the Odonata may transfer heat to the thorax by one of two mechanisms: (i) solar radiation may heat the air contained inside wing veins, which is then transferred via conduction and radiation to the body (Corbet, 1963) or (ii) wing pigmentation may facilitate better heating via convection or conduction from wing to air to body once the wing bases have been heated after solar exposure (Corbet, 1963; Kammer & Bracchi, 1973; May, 1976). In addition, there is evidence to support temperature gain also being facilitated by wing pigmentation spots. First, the size of wing spots predicts the ability to reach higher thoracic temperatures at low temperatures (but not heat gain rates) at the species level (Svensson & Waller, 2013). Second, geographical analyses linking ambient temperature with wing pigmentation spots at the multispecies level show a negative relationship (larger pigmentation spots at lower temperatures) (Outomuro & Ocharan, 2011; Wellenreuther *et al.*, 2012; Svensson & Waller, 2013). In accordance with such evidence, which is mainly reported for *Calopteryx* species, the present study tests whether temperature gain can be enhanced by spot expression using two calopterygid damselflies, *Hetaerina americana* Fabricius and *Hetaerina vulnerata* Hagen in Selys, and also whether temperature control ability can explain their geographical distribution. *Hetaerina* spp. comprise good study models for addressing the question of a thermoregulatory function for male wing pigmentation because, in structural terms, the spot in *Hetaerina* is composed of a first layer of melanin and a subsequent layer of ommochrome (M. Rivas, E. Martínez-Meyer, J. Muñoz, A. Córdoba-Aguilar, unpublished observations). Given that melanin is the pigment of the black spots of *Calopteryx* (Siva-Jothy, 1999), its dark nature is implicated in thermoregulatory function in this genus (Svensson & Waller, 2013). Despite the fact that the genus *Hetaerina* has a mainly tropical distribution (Garrison, 1990), at least three species, *H. americana*, *Hetaerina titia* and *H. vulnerata*, differ from this pattern (Collins, 2014). Indeed, *H. americana* and *H. vulnerata* have a distinctly

nontropical distribution (Collins, 2014). These characteristics raise the question of whether calopterygid spots function in temperature control in *Hetaerina*. Answering this would validate or invalidate the generalization that wing spots are also maintained via a body temperature function.

For the wing spots of *Hetaerina* to have a thermal function, the general hypothesis is that the wing spots will allow males to gain temperature in the thoracic region (i.e. this is the place with the highest metabolic rate as a result of its involvement with flight; May, 1976; Marden *et al.*, 1996; for a similar rationale in other insects, see Stabentheiner *et al.*, 2010). The use of *H. americana* and *H. vulnerata* ensures that, given their nontropical distribution, they are more likely to show thermoregulatory adaptations. First, when the spot size and the colour intensity and hue are experimentally manipulated it is expected that males having shorter and/or non-red spots will show different heating ability compared with non-manipulated males. The redness of the *Hetaerina* spot signals territory ownership (González-Santoyo *et al.*, 2014) but not age, social status (territorial versus nonterritorial) or condition (poorly fed versus well fed, and immune challenged versus non-immune challenged) (Contreras-Garduño *et al.*, 2007). Other than this, the red aspect remains to be investigated in terms of its potential relationship with temperature gain. Second, it is expected that a larger spot size should contribute to a greater thermal gain and reduce the time it takes to fly after a cooling event. Third, to deal with cool environments, it is expected that larger spot sizes should occur at higher altitudes and in cooler times of the year. However, the results obtained indicate not only that spot size is a poor predictor of temperature control, but also there is a remarkable interspecific difference in this ability. Based on these findings, a two-species comparison is made to determine whether such differences may explain the climatic requirements and geographical distribution of the two species. It is expected that geographical distribution should be different for the species that achieves flight at a lower temperature, being able to occupy cooler environments. For the same reason, ambient temperature would better explain the distribution of both species, with the species having an ability to increase its body temperature faster, being able to exploit cooler environments.

Materials and methods

Effect of manipulated spot size and colour aspect on temperature gain

For both experiments, males of *H. americana* and *H. vulnerata* were collected from Xochitepec, Morelos, Mexico (18.76805 N, 99.23805 W) and San Tadeo Huiloapan, Tlaxcala, Mexico (19.39111 N, 98.25805 W), respectively, between March and April, 2014. Only middle-aged adults were used. The nominal age was assigned based on the three categories and associated morphological differences: (i) teneral (i.e. animals that have recently emerged and have not developed a full body and spot colouration); (ii) middle-aged (i.e. animals that have developed intense body and spot colouration); and (iii) old (i.e.

animals whose body and spot colouration are less intense than middle-aged and have tended to fade) (for a similar rationale of age categories in *H. americana*, see González-Santoyo *et al.*, 2014).

For the effect of spot size on temperature gain, three groups of males were used: (i) animals with a simulated half 'enlarged' wing spot in which the size of the spots were increased to the half that of the wing area using red ink; (ii) animals whose wings were fully covered with a red ink; and (iii) control animals whose wing markings were not manipulated. The manipulations to the wings increased the spot areas considerably beyond their natural limits because the spots of *H. americana* and *H. vulnerata* cover no more than one-third of the wing (Garrison, 1990). The sample sizes for each group were: *H. americana*, half-enlarged, $n = 135$; fully-covered, $n = 135$; control, $n = 143$; *H. vulnerata*, half-enlarged, $n = 145$; fully-covered, $n = 140$; control = 193. It was expected that either of the two spot manipulated groups would increase their temperature faster than the non-manipulated group. For both colour manipulations, a red colour, Prismacolor Marker-3® (Berol, U.K.) was used, given its spectroradiometry similarities with the natural colour and its successful use for similar manipulations in *H. americana* (Grether, 1996).

For the effect of wing spot colour aspect on temperature gain, three groups were also used: (i) males whose red spot was covered with blue ink (Mark-It®, colour deep sea blue; Société Bic, France). Blue was chosen because its wavelength differs strikingly from the natural red colour (González-Santoyo *et al.*, 2014), which would modify heat transfer from its source; (ii) males whose red colour spot was covered with a transparent marker (COPIC Sketch®, colourless blender 0; Imagination International, Inc., Springfield, Oregon); and (iii) control males, which were manipulated exactly as the other two, although their spots were left intact. The sample sizes for each group were: *H. americana*, blue, $n = 138$; transparent, $n = 125$; control, $n = 133$; *H. vulnerata*, blue, $n = 144$; transparent, $n = 169$; control, $n = 165$. It was expected that males of the blue group would increase their body temperature substantially more than the other two groups, given that blue colouration may absorb more heat from the environment.

After manipulation in both experiments, animals were left individually in a cooled incubator for 12 h at 15 °C. During this period, each animal was placed inside a 5-mL microcentrifuge tube that contained a toothpick to be used as a perch. The tubes were not covered, so that the temperature inside the tube was similar to that of the cooler. After 12 h, the insects were then exposed to a heat lamp (House of Troy brand; <http://www.pegasuslighting.com/halogen-desk-lamp-pharmacy-generation-adjustable-integral-dimmer.html#tabtop>) of white, halogen-produced light for 5 min and body temperature was measured. It is acknowledged that such a heat source cannot be considered as a true proxy for actual sun exposure (nor can any lamp), although it provides a standardized approach to heat all individuals consistently. The most likely outcome of using such an artificial heat source is that time to reach an optimum body temperature is affected (De Keyser *et al.*, 2015).

Effect of spot size on temperature gain and time to achieve flight

As before, 30 middle-aged adult *H. americana* that were collected from Xochitepec, Morelos and 30 middle-aged adult *H. vulnerata* from San Tadeo Huiloapan, Tlaxcala, Mexico (collected between March and April, 2014) were placed in microcentrifuge tubes, and stored in a cooler at 5 °C for 30 min. Then, each animal was released in a room with a controlled temperature of 25 °C, which had the same heat lamp light source as described earlier. Within 5 s after the animal took flight, it was captured and both the temperature and the time that it took to fly were recorded. Two issues have to be recognized. First, by releasing and thus inducing the animal to fly, this does not necessarily mean that it flew voluntarily. Thus, it may not be the ability to fly that is being measured but rather the tendency to fly. Second, several animals were unable to be captured as a result of this 5-s limit, such that final samples sizes were smaller for each species ($n = 24$ for *H. americana*; $n = 14$ for *H. vulnerata*). At the end of the experiment, the spot size of captured animals was measured. For this, spots were photographed by placing the animals in a dorsal position, with their wings completely separated and flattened, over a paper piece and next to a 1-mm ruler used as a scale. Subsequently, the spot size of all four wings was measured, and a mean obtained using OPEN SOURCE IMAGEJ, version 1.45 (IH, Bethesda, Maryland).

Temperature recording

A contact thermometer (model 51II; Fluke Corp., Everett, Washington) was used, to which a thermocouple (diameter 0.5 mm) was attached. The internal body temperature of an animal was obtained by inserting the thermocouple fully inside the thorax, between the second and third segment, to reach the thoracic muscles. This insertion was completed 10 s after the animal was restrained after exposure to the heat lamp captured. Readings were taken 5 s after insertion, which is the time when the contact thermometer screen showed no further temperature fluctuation. To avoid contact and thus transfer of heat during insect manipulation, the temperature was recorded by placing the animal on a polyethylene plate, thereby avoiding direct contact with each individual.

Relationships between altitude and seasonality and spot size

Middle-aged males of both species, *H. americana* and *H. vulnerata*, were collected along an altitude gradient of 1912 m between the Mexico and Guerrero states, Mexico. Eight localities were selected that had permanent water bodies at all times. These were: Tequisquiapan (Tq), Real de Arriba (RA), Avándaro (Av), Río Chileros (RCh), Río San Felipe (RF) and Acamuchitlán in Mexico state, and Río Bejucos (RB) and Cutzamala (Ct) in the Guerrero state (for the geographical location data of these localities, see Supporting information, Table S1). The presence of water bodies led to the assumption that animals from these areas were likely to have permanent

populations and that these populations are locally adapted to their ambient temperatures. Note that, although the distribution of both species was known to be along the gradient, the exact location of each species was not known. Thus, the sample collections were made 'blind' for the implied relationship between seasonality, altitude and spot size. Given that there is seasonal variation in ambient temperature in these locations, three collections were taken at three different times of the year: dry season (May; $21 \pm 6^\circ\text{C}$), rainy season (September; $24 \pm 5^\circ\text{C}$) and cold season (December; $19 \pm 5^\circ\text{C}$). These two variables, altitude and season, were then analyzed with respect to spot size. Spot size was measured as described above.

Interspecific differences in the temperature and the time needed to fly

Using the same data recorded above for the effect of spot size to explain temperature increases and the time needed before flight, the two species were compared aiming to determine whether they differed in these two variables. Body temperature was measured as described above.

Interspecific differences in distribution according to altitude

Bioclimatic variables for the same eight localities used to test for the effects of altitude and season (see Supporting information, Table S1) were extracted from Worldclim (www.worldclim.org) using the ARCMAP application of ARCGIS, version 9.3 (www.esri.com). These variables were classified hierarchically with a cluster analysis using the minimum variance method with squared Euclidean distance as the similarity coefficient.

Interspecific differences in ecological niche

A database was compiled with all records available in the literature for both species, and then ecological niche models were run using a maximum entropy approach implemented in MAXENT (Phillips *et al.*, 2006). To generate the models, environmental variables with a relatively low correlation coefficients to each other (e.g. less than 0.75) were selected first. Then, 10 replicates were run using different combinations of calibration and validation data in an 80:20 proportion in each run, and the model with the lowest omission error was selected. Niche similarity of the two species was compared in accordance with Warren *et al.* (2008), in which the *D* and *I* parameters are traditionally estimated to compare models geographically (Meng *et al.*, 2015). These parameters are based on the degree of similarity (*D*) and the Schoener's statistic, which is an index indicating whether the two species have completely discordant (value = 0) or identical (value = 1) ecological niches. To identify the most informative variables related to the distribution of species, a principal component analysis was performed with the 19 bioclimatic variables (for these variables, see Supporting information, Table S2) extracted from 10 000 random points within the potential distribution area of each species. This analysis was made using PAST (Hammer *et al.*, 2001).

Statistical analysis

It was confirmed that all variables followed a normal distribution so that parametric tests were used unless stated otherwise. Two analyses of variance (ANOVA) tests were used to determine whether temperature gain is explained by spot size (three levels: half-enlarged, fully coloured and control) and colour aspect (three levels: blue, transparent and control). To analyze the effect of spot size on the temperature needed to achieve flight and how long it takes to fly, a regression analysis was used for each species in which spot size was entered as the predicting variable and the temperature needed to achieve flight and the time at which flight took place as the response variables. For the analysis of the relationship between seasonality and altitude on spot size, an ANOVA was carried out for each species in which season (three levels: dry, rainy and cold) and altitude (four locations) were entered as factors, and spot size as the response variable. Tukey's tests were used for post-hoc comparisons. For the interspecific comparison of both responses (i.e. temperature needed to fly and time to achieve flight), Mann-Whitney tests were used because the data were not amenable to normal distribution.

The data were analyzed using SPSS, version 12.0.1. Data are reported as the mean \pm SD unless stated otherwise.

Results

Effect of manipulated spot size and colour aspect on temperature gain

For both species, males started with their temperature at 15°C , which is similar to the temperature in the cooled incubator. For *H. americana*, spot size could explain temperature gain ($F = 10.395$, d.f. = 2, $P = 0.001$) (Fig. 1a) but colour aspect could not ($F = 3.049$, d.f. = 2, $P = 0.918$) (Fig. 1b). However, a larger spot size did not correspond with a higher temperature, because males with half-enlarged spots ended with the lowest temperature compared with the other two groups (both comparisons Tukey's honestly significant difference $P = 0.001$) and full-covered wing and control groups showed no differences (Tukey's test, $P = 0.463$). For *H. vulnerata*, spot size ($F = 0.374$, d.f. = 2, $P = 0.688$) (Fig. 1c) and colour aspect ($F = 1.191$, d.f. = 2, $P = 0.337$) (Fig. 1d) were not correlated with temperature gain.

Effect of spot size on temperature and time to achieve flight

Spot size was not related to the temperature needed to fly in each species (*H. americana*: $r^2 = 0.001$, d.f. = 24, $P = 0.863$; *H. vulnerata*: $r^2 = 0.173$, d.f. = 14, $P = 0.109$), nor how long it took them to achieve flight (*H. americana*: $r^2 = 0.062$, d.f. = 24, $P = 0.532$; *H. vulnerata*: $r^2 = 0.028$, d.f. = 14, $P = 0.893$ for *H. vulnerata*).

Relationship between altitude, season and spot size

For *H. americana*, both season ($F = 100.617$, d.f. = 2, $P = 0.018$) and altitude ($F = 23.539$, d.f. = 2, $P = 0.011$) but

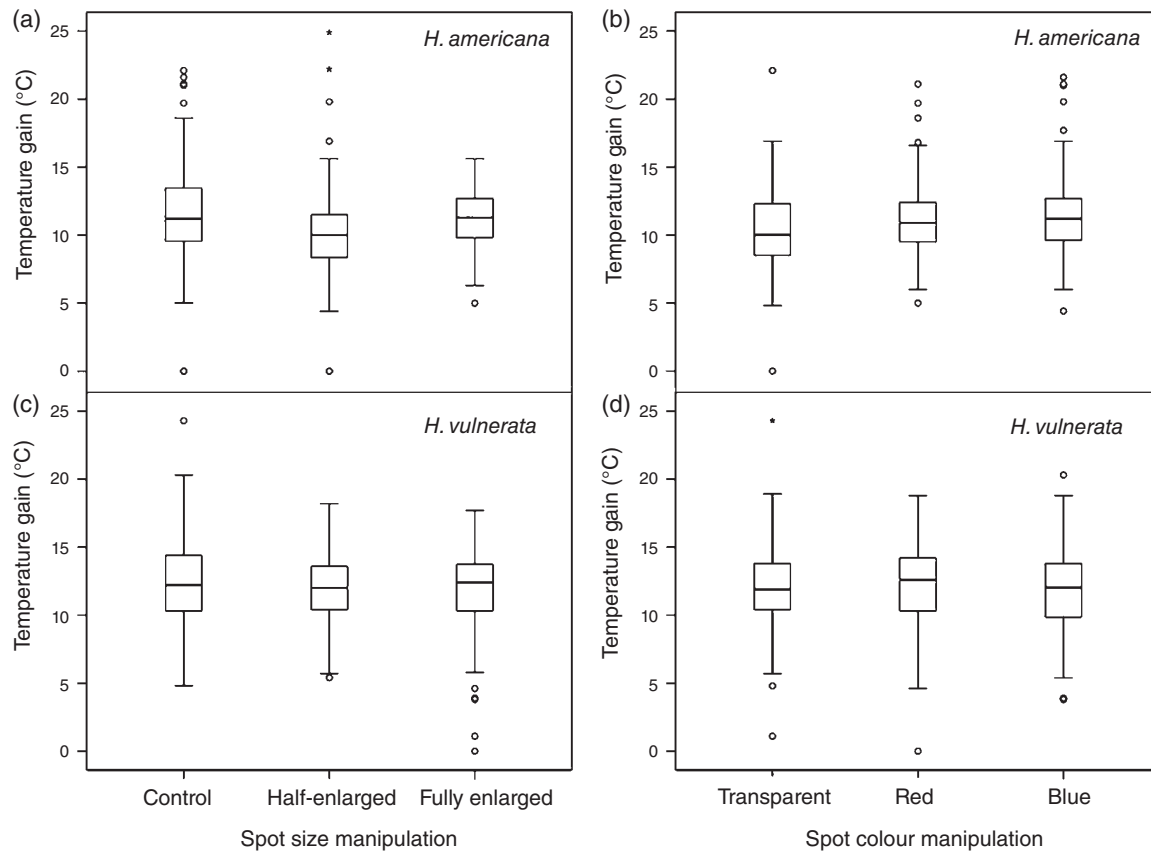


Fig. 1. Temperature gain according to experimentally-modified wing spot size and colour aspect in the rubyspot damselflies, *Hetaerina americana* (a, b, respectively) and *Hetaerina vulnerata* (c, d, respectively). Mean \pm SD values, outliers (○) and extreme outliers (*) are shown.

not their interaction ($F = 4.51$, d.f. = 6, $P = 0.211$) were related to spot size. However, in contrast to the prediction, males with the smallest spots were found in the cold season (Fig. 2), whereas neither of the two locations with the lowest altitudes had males with the largest spots (Fig. 3). For *H. vulnerata*, neither season ($F = 0.496$, d.f. = 2, $P = 0.611$), nor altitude ($F = 3.788$, d.f. = 3, $P = 0.121$) explained spot size.

Interspecific differences in temperature needed and time needed to fly

Temperature to achieve flight was different for both species: *H. americana* flew at 33.76 ± 2.26 °C ($n = 16$), whereas *H. vulnerata* flew at 25.75 ± 1.20 °C ($n = 26$; Mann–Whitney U -test = $P < 0.0001$, $P = 0.016$) (Fig. 4). However, the time to achieve flight for *H. americana* (46.5 ± 25.0 s) was shorter than for *H. vulnerata* (350 ± 286 s) (Mann–Whitney U -test = 22.5, $P = 0.013$) (Fig. 4).

Interspecific differences according to altitude and ecological niche

Climatic differences were found between the eight sampled localities. A first cluster grouped the four sites located at higher

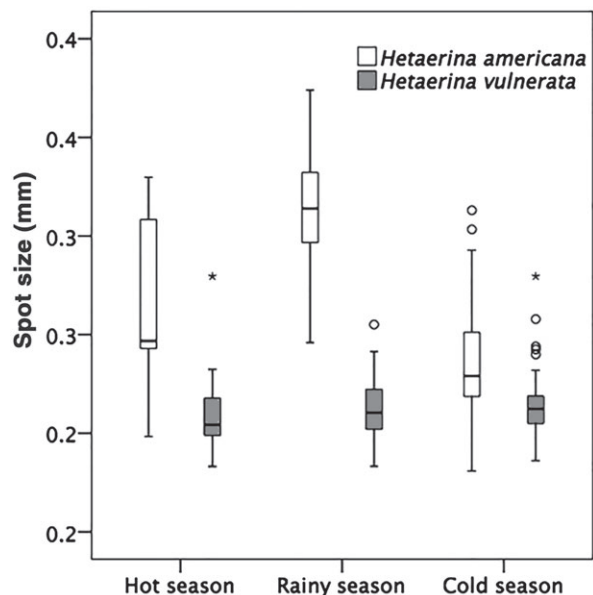


Fig. 2. Box plots of the relation between seasonality and spot size for the rubyspot damselfly species, *Hetaerina americana* and *Hetaerina vulnerata*. Mean \pm SD values, outliers (○) and extreme outliers (*) are shown.

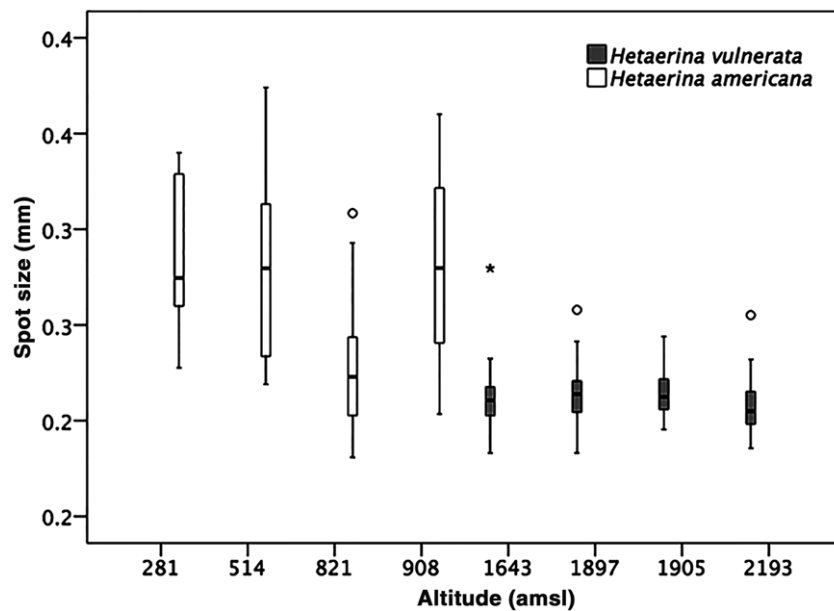


Fig. 3. Box plots of the relation between altitude and spot size in each damselfly species, *Hetaerina americana* and *Hetaerina vulnerata*. Mean \pm SD values, outliers (○) and extreme outliers (*) are shown.

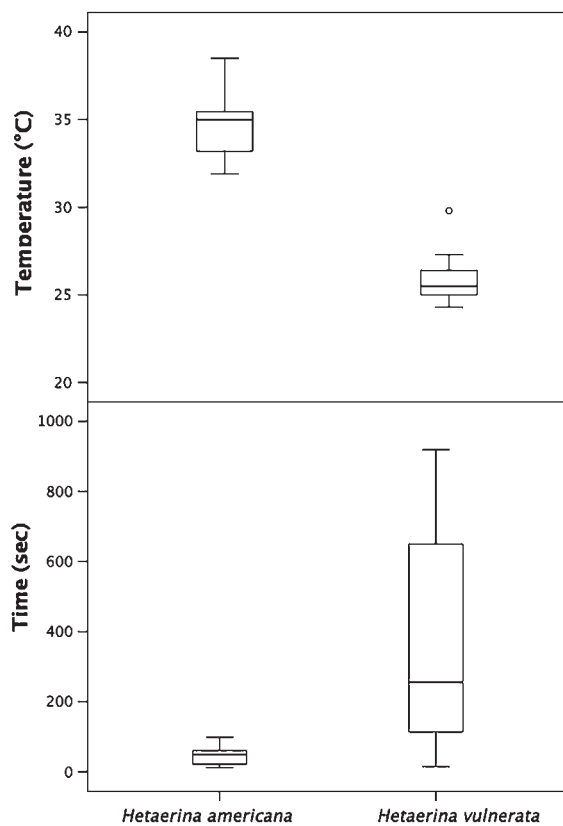


Fig. 4. Box plots of the relationship between temperature and time to achieve flight in each damselfly species, *Hetaerina americana* and *Hetaerina vulnerata*. Mean \pm SD values, outliers (○) and extreme outliers (*) are shown.

altitudes, which corresponded to all *H. americana* sites. A second cluster grouped the remaining four sites at lower altitudes that included all *H. vulnerata* sites (Fig. 5).

Distribution models were highly accurate for discriminating presence and absence, according to the area under the curve of the receiver operating characteristic curve values: 0.940 for *H. americana* and 0.947 for *H. vulnerata*. The two species differed in the variables that explained their distributions: for *H. americana*, model performance was determined by (i) annual mean temperature; (ii) maximum temperature of the warmest month; and (iii) precipitation of warmest quarter (Fig. 6); whereas, for *H. vulnerata*, performance was explained by (i) mean temperature of wettest quarter; (ii) precipitation of coldest quarter; and (iii) seasonal temperature (Fig. 6). The climatic niche of each species indicated some differences according to the principal component analysis: *H. vulnerata* showed a positive tendency to principal component 1, whereas *H. americana* showed a negative tendency to this component. Component 1 was represented mostly by the climatic variables: (i) mean temperature of the coldest quarter and (ii) minimum temperature of the coldest month.

Schoener's statistic suggested that the niches of both species were geographically similar in (*D*) 0.458 and (*I*) 0.766 parameters. When the two models were compared against the background of the opposite species, the background of *H. vulnerata* and the niche of *H. americana* were similar in terms of both the *D* and *I* tests (Fig. 1). However, this was not the case when the background of *H. americana* was compared with the niche of *H. vulnerata* (see Supporting information, Figure S1).

Discussion

The findings of previous studies lend some support to the concept that, along with sexual selection, wing pigmentation

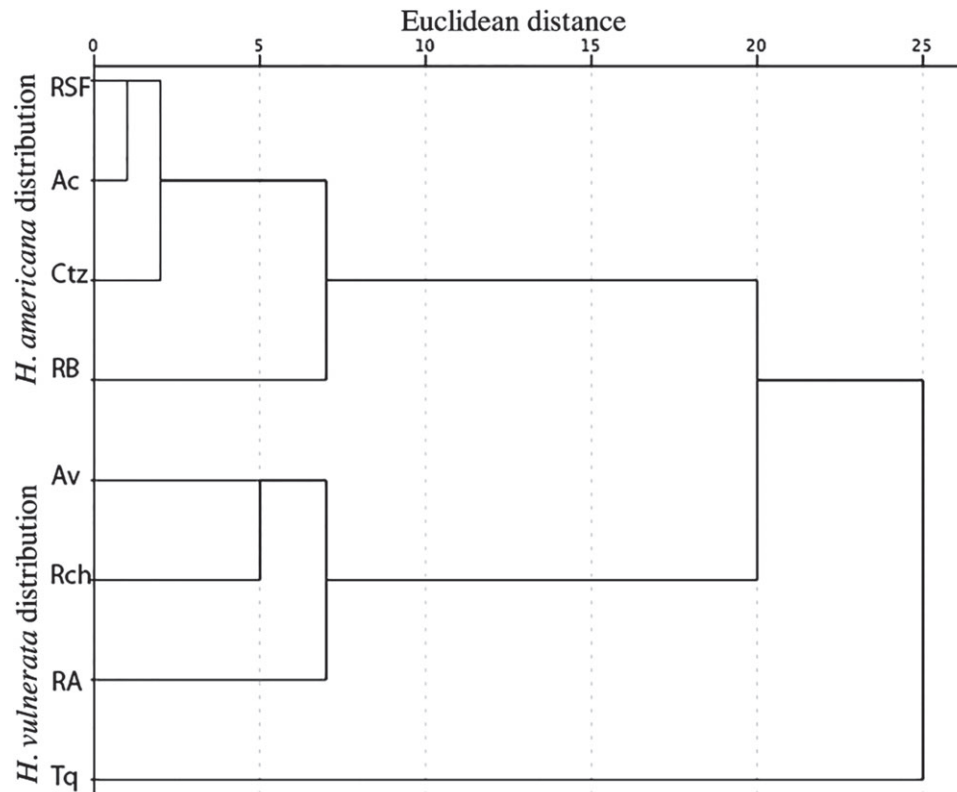


Fig. 5. Clustering of Euclidean distances among sampled localities in Mexico for the rubyspot damselfly species *Hetaerina americana* and *Hetaerina vulnerata* using 19 Worldclim variables. Tq, Tequisquiapan; RA, Real de Arriba; Av, Avándaro; RCh, Río Chileros; RSF, Río San Felipe; Ac, Acamuchitlán; RB, Río Bejucos; Ct, Cutzamala.

spots in calopterygids can be naturally selected via an increasing body temperature (Outumuro & Ocharan, 2011; Svensson & Waller, 2013; but see also Hassall, 2014). By contrast, the results of the present study for the two *Hetaerina* species indicate that spot colour aspect does not explain temperature changes and that spot size does not lead to increases in body temperature, the temperature needed to fly, or how long it takes to achieve flight, and is not related to seasonality and altitude.

Several explanations may underlie the differences between the present work and previous studies. On the one hand, the present study uses a calopterygid genus with spot characteristics differing from those in previous studies, which used mostly *Calopteryx* species. In structural terms, a key difference between *Calopteryx* and *Hetaerina* species is that the spot in *Hetaerina* is made not only of melanin (as occurs with *Calopteryx*; Siva-Jothy, 2000), but also ommochrome (M. Rivas, E. Martínez-Meyer, J. Muñoz, A. Córdoba-Aguilar, unpublished observations). Thus, the thermal potential for *Hetaerina* wing spots would appear to be lower because they would be less light absorptive in the visible light range than the black spots of *Calopteryx*. Indeed, in the Asian calopterygid genus *Mnais*, whose male wings also show non-black pigmented patterns, wing and abdominal temperatures do not differ, suggesting that the pigmented wings do not serve to transfer heat to the thorax (Tsubaki *et al.*, 2010). On the other hand, unlike *Calopteryx* (Stavenga *et al.*, 2012), the wing spots of *H. americana* have

a high surface roughness, a nonstructural-pigment nature, low light absorption and a high refractive index (Stavenga *et al.*, 2013). This implies that the membrane is relatively ineffective in transferring incident radiant energy to the body. Indeed, it is suggested that the wings of odonates are not involved during thoracic heating because wings and their veins are likely too thin for the thorax to derive heat gain from them (May, 1976). Aside from these reasons, sexual selection pressures are different for *Calopteryx* and *Hetaerina* wing spots. In *Hetaerina* spp., spot size is selected only via male–male competition (Grether, 1996; Córdoba-Aguilar *et al.*, 2009) and not from female choice, as occurs in *Calopteryx* (Siva-Jothy, 1999, 2000). In such a context, the red spot is similar to other red coloured traits that have evolved, and which are maintained mainly in aggressive contexts (Maynard-Smith & Harper, 2003).

Despite both species being induced to fly in the experiments described here, the results suggest different strategies for coping with cold ambient temperatures in the two species. Although *H. vulnerata* requires a lower temperature to achieve flight than *H. americana*, the latter species takes less time to fly than *H. vulnerata*. Perhaps in the relatively high altitudes where *H. vulnerata* are found, where temperatures can drop substantially (M. Rivas, E. Martínez-Meyer, J. Muñoz, A. Córdoba-Aguilar, unpublished observations), an increasing body temperature may be more important for its effects on physiological processes other than achieving flight. Note that the temperature difference

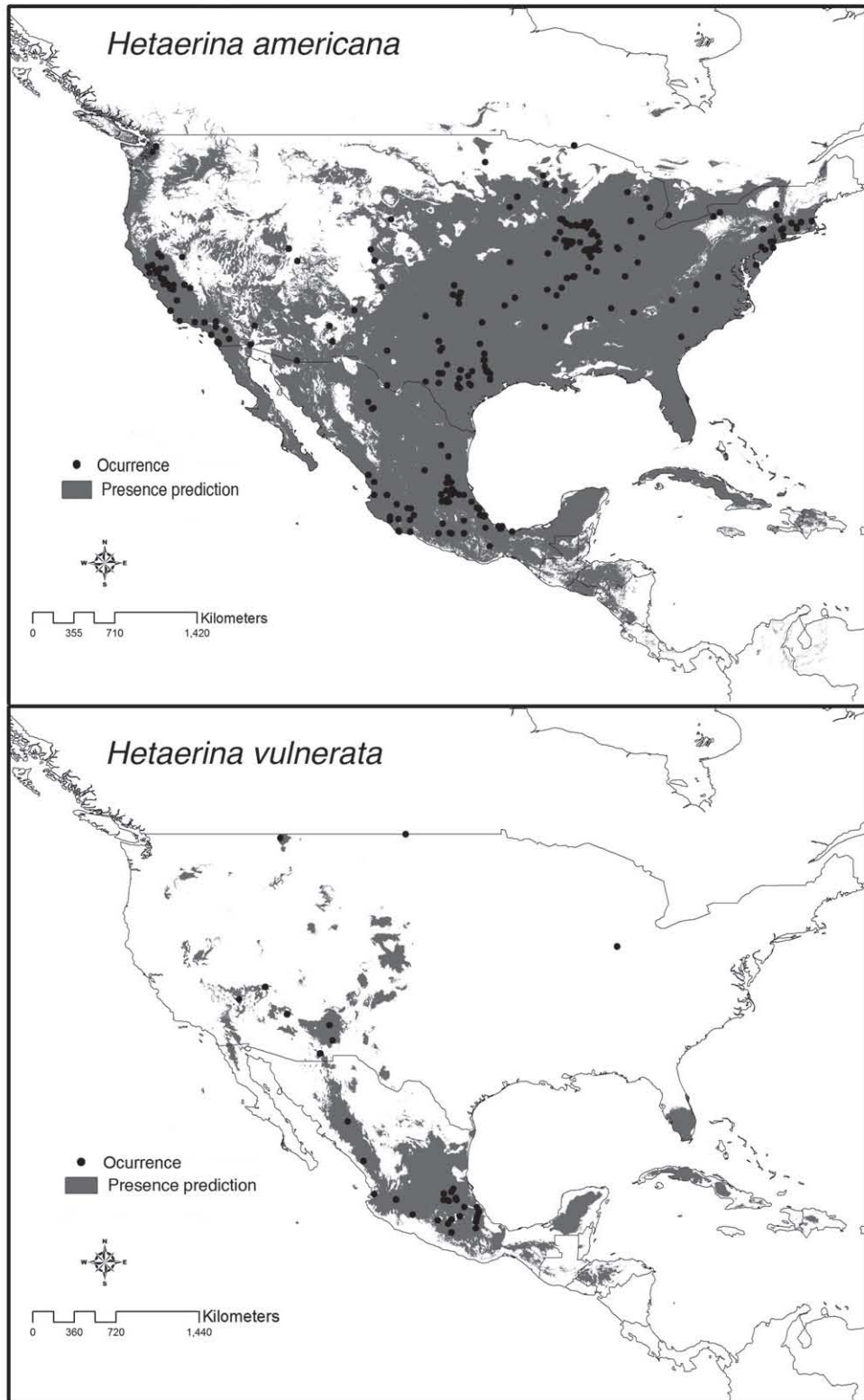


Fig. 6. Potential geographical areas of occupancy for each of the two rubyspot damselfly species, *Hetaerina americana* and *Hetaerina vulnerata*.

between the species to achieve flight is 8 °C, whereas the time difference is less than 300 s. With such a temperature difference, for example, enzymatic reactions can proceed sufficiently fast to deal successfully with pathogen clearance. One illustrative case is that of the beetle *Tenebrio molitor* in which a 10 °C difference in ambient temperature results in substantially faster immune responses at higher temperatures in the form of antibacterial and phenoloxidase activity (Catalán *et al.*, 2012), which are two key traits in insect immunity. Note also that, for such a small ectothermic organism, there may be a large heat loss cost as a result of forced convection when the animal takes off (May, 1979). This means that a small insect such as *Hetaerina* may risk losing body heat if the air is too cool and so it may be better off staying still when perched. This reasoning may well apply to *H. vulnerata* when explaining why it takes longer to fly. On the other hand, interspecific competition is reported between the species investigated in the present study (Anderson & Grether, 2010; Drury *et al.*, 2015), with fitness consequences for both (Drury & Grether, 2014). Given the thermoregulatory differences documented in the present study, these may be adaptive in the context of interspecific competition. For example, by commencing flying activity sooner, *H. americana* can gain territories before *H. vulnerata*. A similar rationale is proposed to explain interspecific differences and geographical distribution among species of tiger beetle (Pearson & Lederhouse, 1987).

The interspecific difference in temperature control may explain the current distribution of both *Hetaerina* species. First, the species that takes longer to fly but does so at a lower temperature; *H. vulnerata*, is found at higher altitudes, whereas the species with the faster ability or tendency to fly, *H. americana*, is found at lower altitudes. A major caveat, however, is that the number of collecting sites is likely to have been too low for each species. Similar interspecific thermoregulatory differences are shown in other ectotherms that correlate with different altitudinal gradients (Osojnik *et al.*, 2013). When two species differ in altitudinal gradients, interspecific competition for sites with more illuminated areas may take place in zones of sympatric occurrence (Zagar *et al.*, 2015). Although sympatric areas are not sampled in the present study, such interspecific competition applies for *Hetaerina* species considering the robust evidence for such competition (Anderson & Grether, 2010; Drury *et al.*, 2015). Second, the distribution of both species is predicted by distinct climatic variables: fairly hot and humid seasonality for *H. americana* and mild to cold temperatures for *H. vulnerata*. These characteristics imply niche properties congruent with the physiological traits of both species, possibly including the ability to reach optimal temperatures. Note that, although it is apparent that temperature and humidity are key factors for odonate distribution (Sánchez-Guillén *et al.*, 2013), the authors are unaware of any prior correlation between bioclimatic variables for odonate species that differ in their tendency to fly based on different ambient temperatures. Thus, if the present results do indeed indicate that body temperature control affects species distribution for *Hetaerina* species, then different altitudinal patterns and bioclimatic variables can be predicted for other *Hetaerina* and odonate species. Third, and finally, both species differ only partly in their ecological niches, with *H. americana*

having a much larger distribution that includes more of the ecological niche of *H. vulnerata* than the reverse. Indeed, *H. americana* has one of the largest distributions of all *Hetaerina* species (Garrison, 1990), which can be partly attributed to its ability to colonize relatively dry and hot areas where an increase of body temperature is not as strongly selected for at higher altitudes, as observed in other insects (Chown & Nicolson, 2004). In any case, one explanation for the two study species differing in their temperature control ability is an avoidance of the interspecific interference that is common among members of this genus, including *H. americana* (Anderson & Grether, 2010; Drury *et al.*, 2015). This question deserves further research.

Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article under the DOI reference: DOI: 10.1111/phen.12137

Figure S1. Ecological niche comparison of *Hetaerina americana* and *Hetaerina vulnerata* with the background of the opposite species using *D* and *I* parameters (Warren *et al.*, 2008). A grey bar represents the frequency of the background model, whereas the species niche is represented by a red line.

Table S1. Geographical data of sampled localities.

Table S2. Bioclimatic variable used to predict both species' distribution.

Acknowledgements

Miguel Rivas received a student grant provided by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) (329971/233822), Universidad Nacional Autónoma de México. Financial support for field and laboratory work came from PAPIIT projects IN222312 and IN203115 granted to AC-A. J. Muñoz received a visiting grant from the Coordinación de la Investigación Científica (UNAM). We thank R. I. Martínez Becerril for key logistic support, as well as two reviewers for their comments. The present study constitutes a partial requirement to obtain a doctoral degree by the Graduate Program in Biological Sciences (Posgrado en Ciencias Biológicas) of The National Autonomous University of Mexico (UNAM) for Miguel Rivas.

References

- Anderson, M. (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Anderson, C.N. & Grether, G.F. (2010) Interspecific aggression and character displacement of competitor recognition in *Hetaerina* damselflies. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **277**, 549–555.
- Catalán, T.P., Wozniak, A., Niemeier, H.M. *et al.* (2012) Interplay between thermal and immune ecology: effect of environmental temperature on insect immune response and energetic costs after an immune challenge. *Journal of Insect Physiology*, **58**, 310–317.

- Chown, S.L. & Nicolson, S.W. (2004) *Insect Physiological Ecology*. Oxford University Press, U.K.
- Collins, S.D. (2014) *Fine-scale modeling of riverine Odonata distributions in the northeastern United States*. PhD Thesis, Texas Tech University.
- Contreras-Garduño, J., Lanz-Mendoza, H. & Córdoba-Aguilar, A. (2007) The expression of a sexually selected trait correlates with different immune defense components and survival in males of the American rubyspot. *Journal of Insect Physiology*, **53**, 612–621.
- Corbet, P.S. (1963) *A Biology of Dragonflies*. Quadrangle Books, Chicago, Illinois.
- Córdoba-Aguilar, A., Jiménez-Cortés, J.G. & Lanz-Mendoza, H. (2009) Seasonal variation in ornament expression, body size, energetic reserves, immune response, and survival in males of a territorial insect. *Ecological Entomology*, **34**, 228–239.
- Drury, J.P. & Grether, G.F. (2014) Interspecific aggression, not interspecific mating, drives character displacement in the wing coloration of male rubyspot damselflies (*Hetaerina*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **281**, 20141737.
- Drury, J.P., Okamoto, K.W., Anderson, C.N. & Grether, G.F. (2015) Reproductive interference explains persistence of aggression between species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **282**, 20142256.
- De Keyser, R., Breuker, C.J., Hails, R.S. et al. (2015) Why small is beautiful: wing colour is free from thermoregulatory constraint in the small lycaenid butterfly, *Polyommatus icarus*. *PLoS ONE*, **10**, e0122623.
- Garrison, R.W. (1990) A synopsis of the genus *Hetaerina* with descriptions of four new species (Odonata: Calopterygidae). *Transactions of the American Entomological Society*, **116**, 175–259.
- González-Santoyo, I., González-Tokman, D.M., Munguía-Steyer, R.E. & Córdoba-Aguilar, A. (2014) A mismatch between the perceived fighting signal and fighting ability reveals survival and physiological costs for bearers. *PLoS ONE*, **9**, e84571.
- Gowaty, P.A. (2015) Standing on Darwin's shoulders: the nature of selection hypotheses. *Current Perspectives on Sexual Selection – History, Philosophy and Theory of Life Sciences*, Vol. **9** (ed. by T. Hoquet), pp. 103–118. Springer, U.K.
- Grether, G.F. (1996) Intrasexual competition alone favors a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution*, **50**, 1949–1957.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001) PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4** [WWW document]. URL http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm [accessed on 12 May 2015].
- Hassall, C. (2014) Continental variation in wing pigmentation in *Calopteryx* damselflies is related to the presence of heterospecifics. *PeerJ*, **2**, e438.
- Kammer, A.E. & Bracchi, J. (1973) Role of wings in the absorption of radiant energy by a butterfly. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Physiology*, **45**, 1057–1063.
- Marden, J., Kramer, M. & Frisch, J. (1996) Age-related variation in body temperature, thermoregulation and activity in a thermally polymorphic dragonfly. *Journal of Experimental Biology*, **199**, 529–535.
- May, M.L. (1976) Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs*, **46**, 1–32.
- May, M.L. (1979) Insect thermoregulation. *Annual Review of Entomology*, **24**, 313–349.
- Maynard-Smith, J. & Harper, D. (2003) *Animal Signals*. Oxford University Press, U.K.
- Meng, L., Chen, G., Li, Z., Yang, Y., Wang, Z. & Wang, L. (2015) Refugial isolation and range expansions drive the genetic structure of *Oxyria sinensis* (Polygonaceae) in the Himalaya-Hengduan Mountains. *Scientific Reports*, **5**, 10396.
- O'Neill, K.M. & Evans, H.E. (1983) Alternative mating tactics in *Bembecinus quinquespinosus* (Hymenoptera: Sphecidae): correlation with size and color variation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **14**, 39–46.
- Osojnik, N., Žagar, A., Carretero, M.A. et al. (2013) Ecophysiological dissimilarities of two sympatric lizards. *Herpetologica*, **69**, 445–454.
- Outomuro, D. & Ocharan, F.J. (2011) Wing pigmentation in *Calopteryx* damselflies: a role in thermoregulation? *Biological Journal of the Linnean Society*, **103**, 36–44.
- Pearson, D.L. & Lederhouse, R.C. (1987) Thermal ecology and the structure of adult tiger beetle species (Cicindelidae). *Oikos*, **50**, 274–255.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, **190**, 231–259.
- Punzalan, D., Rodd, F.H. & Rowe, L. (2008) Sexual selection mediated by the thermoregulatory effects of male colour pattern in the ambush bug *Phymata americana*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **275**, 483–492.
- Rantala, M.J., Koskimäki, J., Taskinen, J. et al. (2000) Immunocompetence, developmental stability and wing spot size in the damselfly *Calopteryx splendens* L. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **267**, 2453–2457.
- Sánchez-Guillén, R.A., Muñoz, J., Rodríguez-Tapia, G. et al. (2013) Climate-induced range shifts and possible hybridisation consequences in insects. *PLoS ONE*, **8**, e80531.
- Siva-Jothy, M.T. (1999) Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera). *Behaviour*, **136**, 1365–1377.
- Siva-Jothy, M.T. (2000) A mechanistic link between parasite resistance and expression of a sexually selected trait in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **267**, 2523–2527.
- Stabentheiner, A., Kovac, H. & Brodschneider, R. (2010) Honeybee colony thermoregulation – regulatory mechanisms and contribution of individuals in dependence on age, location and thermal stress. *PLoS ONE*, **5**, e8967.
- Stavenga, D.G., Leertouwer, H.L., Hariyama, T. et al. (2012) Sexual dichromatism of the damselfly *Calopteryx japonica* caused by a melanin-chitin multilayer in the male wing veins. *PLoS ONE*, **7**, e49743.
- Stavenga, D.G., Leertouwer, H.L. & Wilts, B.D. (2013) Quantifying the refractive index dispersion of a pigmented biological tissue using Jamin–Lebedeff interference microscopy. *Light: Science & Applications*, **2**, e100.
- Svensson, E.I. & Waller, J.T. (2013) Ecology and sexual selection: evolution of wing pigmentation in calopterygid damselflies in relation to latitude, sexual dimorphism, and speciation. *American Naturalist*, **182**, E174–E195.
- Svensson, E.I., Karlsson, K., Friberg, M. & Eroukhmanoff, F. (2007) Gender differences in species recognition and the evolution of asymmetric sexual isolation. *Current Biology*, **17**, 1943–1947.
- Tsubaki, Y., Samejima, Y. & Siva-Jothy, M.T. (2010) Damselfly females prefer hot males: higher courtship success in males in sunspots. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **64**, 1547–1554.
- Tynkkynen, K., Kotiaho, J. & Svensson, E. (2008) Interspecific interactions and premating reproductive isolation. In: *Dragonflies and Damselflies. Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*, (ed. by A. Córdoba-Aguilar), pp. 139–152. Oxford University Press, Oxford, U.K.

- Van Dyck, H., Matthysen, E. & Dhondt, A.A. (1997) The effect of wing colour on male behavioural strategies in the specked wood butterfly. *Animal Behaviour*, **53**, 39–51.
- Waage, J.K. (1979) Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science*, **203**, 916–918.
- Warren, D.L., Glor, R.E. & Turelli, M. (2008) Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution*, **62**, 2868–2883.
- Wellenreuther, M., Larson, K.W. & Svensson, E.I. (2012) Climatic niche divergence or conservatism? Environmental niches and range limits in ecologically similar damselflies. *Ecology*, **93**, 1353–1366.
- Žagar, A., Carretero, M., Osojnik, N. *et al.* (2015) A place in the sun: interspecific interference affects thermoregulation in coexisting lizards. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **69**, 1127–1137.

Accepted 9 February 2016

**IS CONDITION OF RUBYSPOOT DAMSELFLIES A GOOD INDICATOR OF
WATER QUALITY?**

Miguel Rivas¹, Marco Antonio Tapia-Palacios², Luis E. Rodríguez-Atriano², Enrique
Martínez-Meyer³, Alex Córdoba-Aguilar¹.

1. Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria s/n, 04510 México, D. F.
2. Laboratorio Nacional de Ciencias de la Sostenibilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM.
3. Laboratorio de Análisis Espaciales, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM.

Corresponding author: acordoba@iecologia.unam.mx

RESUMEN

Los caracteres sexuales son frecuentemente dependiente de la condición a partir de experiencias estresantes negativas. En el caso del género *Hetaerina*, los machos adultos llevan una mancha roja en la base de las alas que está relacionada con la alimentación durante la etapa larval. También las reservas de grasas y masa muscular están relacionadas negativamente con el estrés. A partir de esto, una hipótesis es que el tamaño de la mancha, las reservas de grasas y masa muscular pueden ser indicadores de estrés ambiental. Nosotros probamos esta hipótesis comparando estos rasgos en machos de *Hetaerina* de zonas ribereñas antes y después de que el río atravesara asentamientos humanos para tres sitios en el estado de Jalisco, México. Esperábamos que estos rasgos decrecieran después

de que los cursos de agua atravesaran los pueblos. También relacionamos estos rasgos con distintos parámetros fisicoquímicos del agua como una causal de la expresión de los caracteres corporales. Nuestros resultados mostraron que la masa muscular y la expresión de la mancha decrecen después de que los cuerpos de agua pasaron a través de los poblados lo que puede ser un indicador de la calidad del agua. Sin embargo, solo la conductividad fue negativamente relacionada con la masa muscular de los machos de *Hetaerina*, la que es difícil de explicar. Sugerimos que la mancha podría ser un mejor indicador del estrés ambiental aunque deben realizarse otros enfoques experimentales para corroborar esto.

Palabras claves:

Rasgos sexuales, mancha alar, reservas de grasa, masa muscular, calidad del agua, *Hetaerina*, Jalisco.

ABSTRACT

Sexual characters are frequently condition-dependent meaning that stressful experiences negatively affect their expression. In *Hetaerina* damselflies, adult males bear a wing-based red spot whose size is related to access to food during the larval stage. Also, lipidic reserves and muscle mass have been negatively linked to stress. Thus, a working hypothesis is that spot size, lipidic reserves and muscle mass can all be taken as indicators of environmental stress. We tested whether this is the case by comparing these traits in sampled males from riverine areas prior and after village contact in three sites in Jalisco, Mexico. Here, it was expected that these traits would decrease after village contact. Also, we related these traits to a number of water quality parameters. Our results indicated that muscle mass and spot expression decreased after village contact which can be taken as indicators of water quality. However, only water conductivity was negatively related to muscle mass which is hard to explain. We suggest that spot may be a better reflector of environmental stress but that further experimental approaches should be carried out to corroborate this.

KEY WORDS:

Sexual traits, spot size, lipid reserves, muscle mass, water quality, *Hetaerina*, Jalisco

INTRODUCTION

Damselflies are animals whose condition relies substantially on the quality of watercourse they use (Chang et al., 2007). This aquatic environment implies a number of abiotic and biotic variables whose quality and, therefore, effects may differ in their effect on damselfly condition (e.g. Hornung and Rice, 2003; Azrina et al., 2006). Not surprisingly, a number of studies have used damselflies as study subjects when assessing water quality (e.g. Krueger and Waters, 1983; Powney et al., 2015; Berquier et al., 2016). This practice has been widely used for a variety of purposes, such as conservation biology (e.g. Bried and Samways, 2015), water quality assessment (Berquier et al., 2016) and invertebrate community structure (Keitzka et al., 2015).

Rubyspot damselflies belong to the American genus *Hetaerina* whose distinctive morphological feature in adult males is a red spot located at the basis of four wings. These animals spend both their larval and adult life in narrow rivers and streams. The size of the red spot has been positively associated with animal condition defined as the relative capacity to maintain optimal functionality of vital systems within the body (Hill, 2011), reflected as lipid-based fat reserves, muscle mass and immune ability (Contreras-Garduño et al., 2008, 2007, 2006). Such positive relationship is in turn related to fitness as the larger the spot, the higher the survival and mating success (Córdoba-Aguilar and González-Tokman, 2014). Recent research has further shown that food availability experienced during the larval period drives the physiological traits indicated above: the more prey a larvae consumes, the better the condition (Jiménez-Cortés et al., 2012). In fact, a non-experimental approach found that food availability in different environments was related to spot size (Contreras-Garduño et al., 2009). Given this, it is logical to assume that river water quality may affect adult condition via the amount/diversity of prey present in such

water body. To our knowledge, this link has not been looked for in *Hetaerina* damselflies, although there is indeed related information in other animals. However, in case such relation operates in *Hetaerina*, it can pave the way for more applied issues such as rapid water quality assessment studies. Thus, in this paper we investigated if the condition of males, as assessed by spot size, lipid reserves and muscle mass, correlate with river water quality (define a qué te refieres con calidad del agua). As a source of stress we used the rationale of exposure to an urban settlement in which prior to this (1km away from the control site), more benign riverine conditions should prevail, which would not be the case after urban exposure. Also, in the search of potential stressful variables, we measured the following physical and chemical values: pH, electric conductivity ($\mu\text{S}/\text{cm}$), total dissolved solid (TDS mg/L), dissolved oxygen (mg/L), turbidity (NTU), and temperature ($^{\circ}\text{C}$). These parameters are commonly used in studies on biodiversity and conservation of aquatic insects (Silk & Ciruna, 2005).

MATERIALS AND METHODS

Sampling locations

We sampled during May and September 2014. Five different sites of the Cuitzmala river basin in Jalisco State, Mexico, were collected. We located three specific sites where we collected both water samples and adult individuals before and after the anthropogenic effect. We also performed our samplings before and after rain began. Six localities met our requirements of accessibility, security damselflies availability: La Eca, village before the river runs through the village ($19^{\circ} 47' 52.3''$ N; $104^{\circ} 43' 17.2''$ W), and after the river through the village ($19^{\circ} 48' 4.4''$ N; $104^{\circ} 43' 9.3''$ W). El Chino, village before the river runs through the village ($19^{\circ} 41' 53.8''$ N; $104^{\circ} 46' 14.1''$ W) and after the river through

the village (19° 40' 39.2'' N; 104° 45' 53.6'' W). Finally El Tempisque, before the river runs through the village (19° 34' 35.1'' N; 104° 48' 4.4'' W).

Quality water Parameters

For each sampling locality, we recorded a number of physical-chemical water parameters: pH, electric conductivity ($\mu\text{S}/\text{cm}$), total dissolved solid (TDS mg/L), dissolved oxygen (mg/L), turbidity (NTU), and temperature ($^{\circ}\text{C}$). All measurements were made using a Multiparameter Water Quality Sonde YSI 6600-M[®] (Yellow Springs, OH, USA). For each site, we took 20 recordings each separated by at least 2 meters. We had to wait at least two minutes after inserting the device probe as suggested by the manufacturer to have a more stabilized reading.

Damselfly sampling

In each locality we sampled male individuals using an entomological net. Thus, a total of 270 individuals were collected belonging to three species: *Hetaerina americana*, *H. occisa* and *H. titia*. 124 specimens were collected previous to the rainy season whereas that 146 after rainy season.

Soon after collection, head was removed to reduce energy expenditure which would affect further measures of lipid content (otherwise the animals would keep moving until energetic exhaustion; all authors' unpub. obs.). Each individual was dorsally placed with its wing flattened and open, on a millimetrical paper and a picture was taken at a constant distance. From these pictures, we later measured wing and red spot area using the image analyses software ImageJ [®] (<http://imagej.net/>). Each measure was taken four times (to reduce observer's bias) but an average of the four was used for statistical analyses (see below). We then removed wing and legs and each individual was weighed using a digital scale

(Scintech SA120) Samples were immersed in chloroform for fat extraction while being in a dryer glass (with silica gel) for 24 hours, and a second weight recording was gathered. The same procedure was applied for extract muscle mass but using a solution of KOH to 8M during 24 hours. The resulting subtraction of the first weight minus the second weight was interpreted as lipid content and body mass respectively (see for example, González-Santoyo et al. 2014).

Statistical analysis

Before any formal statistical comparison, we carried out normality tests for all variables using Kolmogorov-Smirnov test. These tests indicated that all variables fulfilled assumptions for the use of parametrical tests. Both lipid and mass content between sites (prior and after exposure to villages) were compared using an analysis of variance (ANOVA). For water quality components, we tested whether there was an autocorrelation between them using principal components analysis (PCA). Moreover, we compare the conditions of individuals between localities using a Multivariate analysis of variance (MANOVA) between the samples of each site, using as the response variable fat mass, muscle mass and spot size. Finally, we used lineal regression to link the animal conditions with physical-chemistry parameter of water using SPSS program.

RESULTS

Male condition, rain and village exposure

Prior to the rainy season, animals had a lower fat content in sites prior to village exposure than after village exposure (ANOVA d.f. =4, $F= 7.336$ $p < 0.05$; Figure 1). There was no difference after rains (ANOVA d.f. =4, $F= 2.028$ $p > 0.05$; Figure 1). Conversely for muscle mass, animal samples prior to village exposure had higher values than those after

village exposure before the rainy season however this differences were not significant when using a multivariate model (MANOVA $F = 3,504$, $p = 0.001$; Wilk's $\Lambda = 0.9$, $n = 270$, HSD Tukey $p > 0.05$; Figure 2). This difference was not found after the rainy season (ANOVA d.f. =4, $F = 0.141$ $p > 0.05$; Figure 2). Similar to muscle mass, spot size was also larger before village exposure than after this (MANOVA $F = 3,504$, $p = 0.001$; Wilk's $\Lambda = 0.9$, $n = 270$, HSD Tukey $p > 0.05$)

Quality water parameters

Considering the most important variables that explained variance as derived from our PCA, we compared the relation between such water variables and body condition traits across seasons. The only significant relationship was a negative one between conductivity and muscle mass prior to the rainy season ($R^2 = 0.260$, $p = 0.02$; Figure 5).

DISCUSSION

Having exposure to village as a source of stress that may negatively impact body condition, we obtained results that indicated that exposure to village rather than raining patterns is a driving mechanism. The fact that for fat reserves, muscle mass and spot size, exposure to a human settlement implies that this is a source of stress. This confirms previous results which have found that these three variables usually show similar trends, and are highly correlated in *H. americana* (Córdoba-Aguilar & González-Tokman, 2014). Interestingly, some other results have shown that muscle mass is a more sensitive measure after some stressful conditions than fat reserves and spot size (e.g. González-Tokman et al. 2011; González-Santoyo et al. 2014). For example, when animals were exposed to an unusually high level of fighting, they showed reductions in muscle mass but not necessarily lipid

reserves (González-Santoyo et al. 2014). Unlike this, lipid content reduced substantially after an infection, which was not the case of muscle mass (González-Tokman et al. 2011). These varying results may reflect the different function and resource allocation trade-offs these two traits serve to. For example, fat is more linked to infection than muscle mass (Córdoba-Aguilar & González-Tokman, 2014), but when it comes to flying activities, this affects both traits (Serrano-Meneses et al. 2007). Our result actually mirrors an inter-population comparison using also *H. americana* where those populations with access to more dietary resources in time and space, end up with a larger spot size (Contreras-Garduño et al. 2009). Thus, it could be said that spot size may be a better reflector of environmental stress, as occurs similarly for other sexually selected traits in other animals (reviewed by Leary and Allendorf, 1989). Of course, our findings need to be revised using an experimental approach.

In terms of our study, it is hard to say what specific conditions affected the three traits. It is known that rains may bring more food but they may also imply a riskier source of mortality for damselflies (Corbet, 1999). Actually, in *H. americana*, there is seasonal variation in spot size and other physiological traits (Córdoba-Aguilar et al. 2009). However, to our knowledge, the effect of exposure to human settlements by damselflies has not been explored and so is open to speculation. The most obvious consequence is the pollution that the village may pose for its riverine confluence. Future results should look for what in particular would negatively affect damselfly condition.

It is unlikely that water quality parameters reflect the traits given our results. In fact, the only significant relation is hard to understand: electric conductivity and muscle mass. Water conductivity may be related to a number of components such as dissolved salts which in turn may affect prey availability or dissolved oxygen (Gorham & Vodopich, 1992). However, these relationships do not make much sense as such related parameters

(e.g. dissolved oxygen) were not related to muscle mass. Given this, one further explanation is that our water quality assessment does not reflect stressful conditions for the collected *Hetaerina*. This is not at all surprising as not all odonate species can be used as indirect biological models to assess water quality (e.g. Azrina et al. 2006).

ACKNOWLEDGEMENTS

A PAPIIT grant No. 203115 to AC-A provided financial support. Miguel Rivas received a student grant provided by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) (329971/233822), Universidad Nacional Autónoma de México. The present study constitutes a partial requirement to obtain a doctoral degree by the Graduate Program in Biological Sciences (Posgrado en Ciencias Biológicas) of The National Autonomous University of Mexico (UNAM) for Miguel Rivas.

REFERENCES

- Azrina, M. Z., C. K. Yap, A. R. Ismail, A. Ismail & S. G. Tan. 2006. Anthropogenic impacts on the distribution and biodiversity of benthic macroinvertebrates and water quality of the Langat River, Peninsular Malaysia. *Ecotoxicology and environmental safety* 64(3): 337-347.
- Berquier, C., A. Orsini, L. Ferrat, & M. C. Andrei-Ruiz. 2016. "Odonata Community Index–Corsica"(OCIC): A new biological index based on adult odonate populations for assessment of the ecological status of watercourses in Corsica. *Ecological Indicators* 66: 163-172.
- Bried, J. T., & M. J. Samways. 2015. A review of odonatology in freshwater applied ecology and conservation science. *Freshwater Science* 34(3): 1023-1031.

Chang, X., B. Zhai, M. Wang, & B. Wang. (2007). Relationship between exposure to an insecticide and fluctuating asymmetry in a damselfly (Odonata, Coenagriidae). *Hydrobiologia* 586(1): 213-220.

Contreras-Garduño, J., J. Canales-Lazcano, & A. Córdoba-Aguilar. 2006. Wing pigmentation, immune ability and fat reserves in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. *Journal of Ethology* 24: 165-173.

Contreras-Garduño, J., H. Lanz-Mendoza, & A. Córdoba-Aguilar. 2007. The expression of a sexually selected trait correlates with different immune defense components and survival in males of the American rubyspot. *Journal of Insect Physiology* 53: 612-621.

Contreras-Garduño, J., B. Buzatto, M. A. Serrano-Meneses, K. Nájera-Cordero, & A. Córdoba-Aguilar. 2008. The size of the wing red spot as a heightened condition dependent trait in the American rubyspot. *Behavioral Ecology*: 19: 724-732.

Contreras-Garduño, J., J. Canales-Lazcano, J. G. Jiménez-Cortés, N. Juárez-Valdez, H. Lanz-Mendoza, & A. Córdoba-Aguilar. 2009. Spatial and temporal population differences in male density and condition in the American rubyspot, *Hetaerina americana* (Insecta: Calopterygidae). *Ecological Research* 24: 21-29.

Corbet, P.1999. *Dragonflies: behavior and ecology of odonata*. Comstock Publishing Associates Cornell University Press, New York

Córdoba-Aguilar, A. 1993. Cambios de coloración en adultos de *Hetaerina cruentata* (Rambur) (Odonata: Calopterygidae). *Brenesia* 39-40: 181-183.

Córdoba-Aguilar, A., J. G. Jiménez-Valdés, & H. Lanz-Mendoza. 2009. Seasonal variation in ornament expression, body size, energetic reserves, immune response and survival in males of a territorial insect. *Ecological Entomology* 34: 228-239.

- Córdoba-Aguilar, A. & D. González-Tokman. 2014. The behavioral and physiological ecology of adult rubyspot damselflies (*Hetaerina*, Calopterygidae, Odonata). *Advances in the Study of Behavior* 46: 311-341.
- González-Santoyo, I., D. M. González-Tokman, R. E. Munguía-Steyer, & A. Córdoba-Aguilar. 2014. A mismatch between the perceived fighting signal and fighting ability reveals survival and physiological costs for bearers. *Plos One* 9 (1): e84571. doi: 10.1371/journal.pone.0084571
- Gorham, C.T. & D. S. Vodopich. 1992. Effects of acidic pH on predation rates and survivorship of damselfly nymphs. *Hydrobiologia* 242: 51-62.
- González-Tokman, D. M., A. Córdoba-Aguilar, I. González-Santoyo, & H. Lanz-Mendoza. 2011. Infection effects on feeding and territorial behaviour in a predatory insect in the wild. *Animal Behaviour* 81: 1185-1194.
- Hill, G. E. 2011. Condition- dependent traits as signals of the functionality of vital cellular processes. *Ecology Letters* 14(7): 625-634.
- Hornung, J. P., & C. L. Rice. 2003. Odonata and wetland quality in southern Alberta, Canada: a preliminary study. *Odonatologica* 32(2): 119-129.
- Jiménez-Cortés, J. G., M. A. Serrano-Meneses, & A. Córdoba-Aguilar. 2012. The effects of food shortage during larval development on adult body size, body mass, physiology and developmental time in a tropical damselfly. *Journal of Insect Physiology* 58: 318-326
- Kietzka, G. J., J. S. Pryke, & M. J. Samways. 2015. Landscape ecological networks are successful in supporting a diverse dragonfly assemblage. *Insect Conservation and Diversity* 8(3): 229-237.
- Krueger, C. C., & T. F. Waters. 1983. Annual production of macroinvertebrates in three streams of different water quality. *Ecology* 64(4) 840-850.

Leary, R. F., & F. W. Allendorf. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution* 4(7): 214-217.

Powney, G. D., S. S. Cham, D. Smallshire, & N. J. Isaac. 2015. Trait correlates of distribution trends in the Odonata of Britain and Ireland. *PeerJ PeerJ* 3:e1410; DOI 10.7717/peerj.1410

Serrano-Meneses, M. A., A. Córdoba-Aguilar, V. Méndez, S. J. Layen, & T. Székely. 2007. Sexual size dimorphism in the American Rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour* 73: 987-997.

Silk, N., K. Ciruna, eds. 2005. *A practitioner's Guide to Freshwaters Biodiversity Conservation*. Washington, D.C.: Island Press. 379 Pp.

Figure 1. Relationship between fat reserves across populations and pre- and post-rainy seasons.

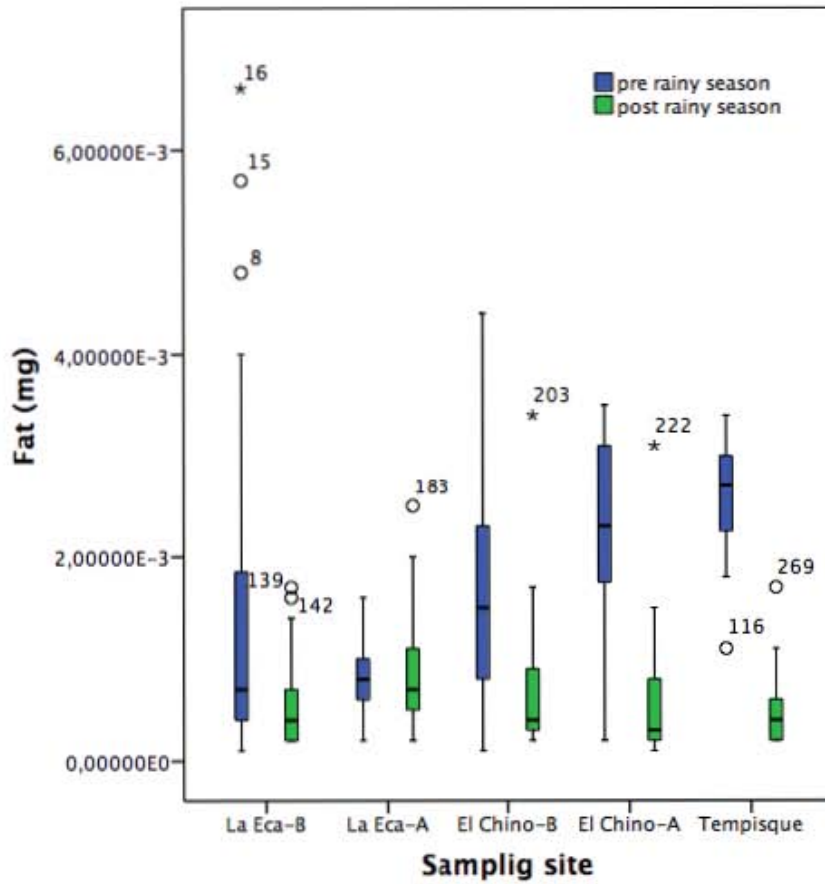


Figure 2. Relationship between muscle mass across populations and pre- and post-rainy seasons.

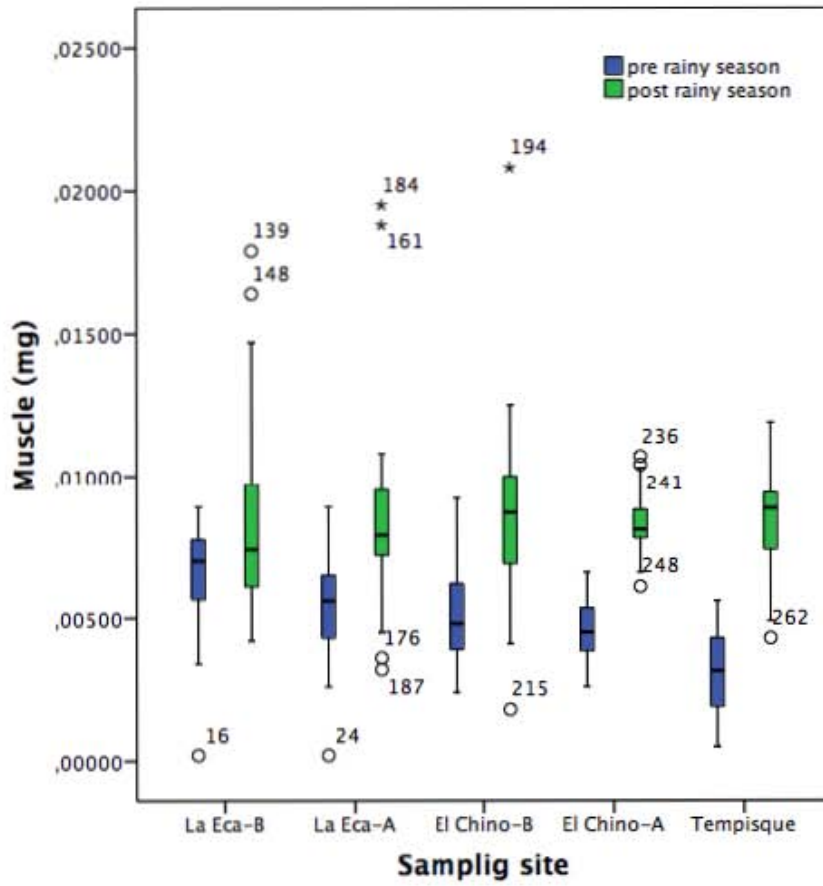


Figure 3. Relationship between water conductivity and muscle mass.

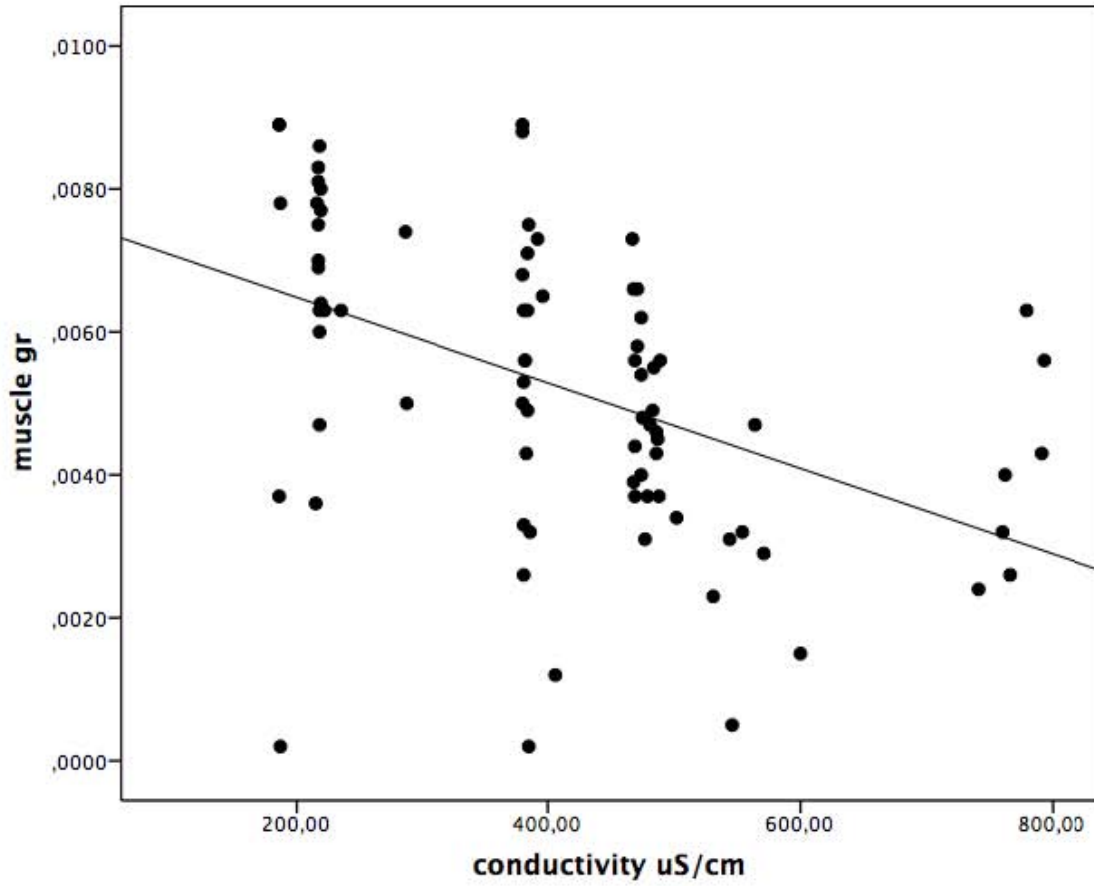


Table 1. Comparisons between fat and muscle across populations.

	Site	Species assemblage	Fat	Muscle
Pre-Rainy season	La Eca- B	H. americana/H. occisa	0.0011 +- 1.2E-3	0.0059 +- 1.9E-3
	La Eca- A	H. americana/H. occisa	0.0008 +- 0.3E-3	0.0055 +- 1.8E-3
	El Chino- B	H. americana/H. occisa	0.0015 +- 1.1E-3	0.0053 +- 1.6E-3
	El Chino- A	H. americana/H. occisa	0.0021 +- 1.1E-3	0.0048 +- 1.3E-3
	Tempisque	H. americana/H. titia	0.0026 +- 0.6E-3	0.0031 +- 1.5E-3
Post-Rainy season	La Eca- B	H. americana/H. occisa	0.0006 +- 4E-4	0.0083 +- 3.3E-3
	La Eca- A	H. americana/H. occisa	0.0008 +- 5E-4	0.0085 +- 3.2E-3
	El Chino- B	H. americana/H. occisa	0.0007 +- 7E-4	0.0088 +- 3.2E-3
	El Chino- A	H. americana/H. occisa	0.0005 +- 6E-4	0.0084 +- 1.1E-3
	Tempisque	H. americana/H. titia	0.0005 +- 4E-4	0.0084 +- 1.9E-3

CAPÍTULO IV

Gradiente altitudinal de riqueza y regla de Bergmann en una comunidad de caballitos del diablo (Odonata: Zygoptera) en un gradiente de altitud

Miguel Rivas, Karina Cuevas-Yañez y Alex Córdoba-Aguilar.

Laboratorio de ecología de la conducta de artrópodos. Departamento de Biología Evolutiva.

Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México.

Autor de correspondencia: acordoba@ieciologia.unam.mx

RESUMEN

Los gradientes de altitud actúan como laboratorios naturales donde algunas variables como la temperatura y la presión atmosférica pueden ser analizadas en un gradiente. Los cambios de altitud afectan la composición de las especies por lo que patrones como la riqueza o el tamaño de los organismos han sido ligados a esta variable en diferentes taxones.

En este manuscrito analizamos la presencia de patrones de riqueza de especies, distribución y tamaño de los organismos y su vinculación con la altitud en un gradiente entre los estados de México y Guerrero, México. Se encontró que los animales cumplen con la regla de Bergmann que menciona que los animales son más grandes a mayores altitudes. Sin embargo, los patrones de riqueza relacionados con la altitud no fueron confirmados quizás por una escasez de muestreos.

PALABRAS CLAVES: Dominio medio, riqueza de especies, patrones de altitud, tamaño, odonatos, caballitos del diablo

ABSTRACT

Altitude gradients act as natural laboratories where some variables such as temperature can be analyzed along a gradient. Altitude changes affect species composition patterns, thus richness or the size of organism have been linked to altitude in different taxa. In this manuscript we analyze patterns of species richness, distribution and size of organism and its relationship with altitude along a gradient localized between Mexico and Guerrero states in México. We found that body size seems to follow Bergmann's rule: the higher the altitude, the larger the animal. However, patterns of richness associated with altitude were not confirmed possibly due to a sampling intensity problem.

KEY WORDS: mid domain, species richness, altitude patterns body size, odonata, damselflies.

INTRODUCCIÓN

Los cambios ecológicos que ocurren a lo largo de un gradiente de altitud determinan la distribución de los organismos (Lomolino, 2001). En algunos casos tales cambios lleva a que las comunidades solapen sus distribuciones, permitiendo que las zonas geográficas que se encuentran a mitad del gradiente altitudinal, sean aquellas que poseen una mayor riqueza de especies (Fu et al., 2006). Dada esta relación entre los cambios altitudinales y los cambios en la composición, el impacto en la diversidad de las especies en un área es enorme. De hecho, una hipótesis clásica en ecología indica que la riqueza de especies está inversamente ligada a la altitud presentándose mayor riqueza en altitudes más bajas (Fleishman et al 1998, Stevens 1992, Sanders 2002). Sin embargo, esto no siempre es así ya que frecuentemente los sitios de mayor riqueza suelen encontrarse en las partes medias de un gradiente de altitud, como es el caso de los insectos (Sanders, 2002; Brehm et al., 2007). Otra regla clásica en ecología es la Regla de Rapoport, que establece que el tamaño del área de distribución de las especies está positivamente ligado a la altitud, es decir, tienden a ser menores conforme aumenta la altitud. Este patrón está interconectado con el del gradiente altitudinal de riqueza, y se ha postulado que puede haber una explicación común a ambos patrones (Stevens, 1992; Rohde, 1996).

Las barreras geográficas limitan la diversidad de especies permitiendo que se forme superposición ecológica de las comunidades, creando picos de riqueza, que en el caso de los gradientes de altitud, generalmente se sitúan a altitudes medias (Colwell & Lees, 2000; McCain & Sanders, 2010; McCain, 2004). Esto podría deberse a que en estos gradientes existe una autocorrelación ambiental, que se explica al hecho de que ambientes alejados altitudinalmente son más diferentes que aquellos que están más cercanos entre sí (Rahbek 1995, Lomolino 2001). Recientes hipótesis plantean que las limitaciones geográficas que ofrecen los gradientes de altitud permiten contrastar la riqueza en zonas medias al utilizar

modelos nulos de predicción e investigar como algunos factores biológicos específicos producen sesgos, picos o depresiones en la riqueza de la comunidad a lo largo del gradiente. De esta manera y gracias a estas hipótesis, podemos conocer áreas importantes para la diversidad biológica dentro de los gradientes (McCain 2003).

Ciertos patrones de riqueza pueden ser consecuencia de un régimen climático o de la historia biogeográfica de un taxón impulsados por sus limitaciones ecológicas (McCain 2005). Esto sugiere un mecanismo climático que implica una compleja interacción entre la distribución de las especies y la precipitación, temperatura y la nubosidad (McCain 2005). Los modelos nulos cuantitativos permiten examinar la influencia de las limitaciones espaciales en gradientes de elevación en la riqueza de determinados grupos taxonómicos o conjuntos de especies (Gotelli, 1983). Este efecto denominado dominio medio, predice picos de riqueza sobre la base de las limitaciones espaciales del rango de distribución (McCain 2004). Esto da lugar a un pico de riqueza de especies en un nivel medio de su gradiente de elevación (Colwell et al, 2004, 2005; Hawkins et al, 2005; Zapata et al, 2005).

El tamaño de los organismos es en sí mismo una respuesta a las condiciones del ambiente (Olalla-Tárraga et al. 2009). Los gradientes de altitud pueden considerarse zonas controladas experimentalmente donde se pueden ver cambios de tamaño dentro un taxón o grupo en función de la temperatura. Por ejemplo La regla de Bergmann (1847) indica que el tamaño de los organismos está determinado por la temperatura media de su hábitat y como resultado se tiene que los individuos que viven en zonas bajas y de mayor temperatura son más pequeños que aquellos que viven en temperaturas más bajas y por ende en zonas de mayor altitud, esto implica que la selección natural en bajas temperaturas podría favorecer tamaños de cuerpos más grandes con pequeños radios de superficie que podrían reducir la

perdida de calor (Atkinson y Sibly 1997). Esto depende directamente de la capacidad de los organismos para regular la temperatura

Importantes estudios realizados en diferentes taxones han apoyado la regla de Bergmann en relación con los mecanismos de conservación del calor de organismos endotérmicos (Olalla-Tárraga et al. 2009). De hecho, en animales ectotermos también se ha probado una relación en el tamaño asociado a la regla de Bergmann. Sin embargo esta regla aplica en animales con termorregulación activa como es el caso de algunos anuros y lagartijas quienes regulan su temperatura asoleándose o seleccionando microhábitats apropiados para termorregular (Brattstrom 1963, Huey 1982, Hutchinson y Dupré 1992, ver Navas 2003). Por otro lado, los animales ectotermos termoconformistas muestran un patrón inverso a la regla de Bergmann. En estos animales, observamos que los individuos son más pequeños en regiones frías y viceversa. Esto está asociado a las tasas metabólicas de los organismos ectotermos sin mecanismos eficientes de regulación de su temperatura (Makarieva et al. 2005; Winterhalter y Mousseau 2008).

Ambos patrones biogeográficos, el gradiente altitudinal de riqueza y la regla de Bergmann, han sido poco explorados en insectos, siendo asociados a vertebrados en su mayoría (Angilletta y Sears 2004). Por lo tanto, nuestro objetivo en este trabajo es conocer si una comunidad de caballitos del diablo en un gradiente térmico de altitud muestra evidencias que apoyen un gradiente altitudinal de riqueza en la distribución de las especies y la regla de Bergmann o su inverso.

MATERIALES Y MÉTODOS

En un gradiente de 270 a 1912 metros de altitud en el estado de México y una parte del estado de Guerrero (México), se eligieron ocho localidades como estaciones de muestreo que presentaran cursos de agua perennes durante todo el año (Tabla 1). El gradiente abarca

climas cálidos en las localidades con menor altitud, semicálidos y templados en las localidades más altas, como se puede apreciar en el resumen de la Tabla 1. La vegetación en el área del gradiente es bosque tropical caducifolio en las zonas más bajas, bosque de pino encino y bosque de pino en las localidades de mayor altitud (Tabla 1). En ellos muestreamos adultos de distintas especies de caballitos del diablo (Odonata: Zygoptera), en transectos de 300 metros ida y vuelta durante un día de 10:00 a 17:00 hrs (Tabla 1). Se realizaron dos réplicas estacionales durante Septiembre, 2014 y Febrero, 2015. Para cada localidad la altitud fue registrada utilizando un GPS marca Garmín (modelo eTrex). Cada ejemplar fue capturado utilizando una red entomológica de 30 cm de diámetro para su posterior determinación, sexado, medición mediante con un vernier 8" blue v8, marcaje y liberación en el mismo sitio. Se tomaron dos medidas: largo corporal y ancho de la mandíbula. Estas medidas fueron usadas como indicadoras de tamaño en estos animales.

Análisis de datos

Para cada una de las ocho estaciones de muestreo se calcularon los índices de riqueza utilizando un estimador no paramétrico Chao1 y Chao2 para evaluar el esfuerzo de muestreo para cada elevación con el programa EstimateS v. 9.1.0 (Colwell 2000). Para determinar el modelo nulo de distribución se utilizó el propuesto por McCain 2004 escrito en Visual Basic y provisto en Excel, el cual es un modelo nulo con una simulación de Monte Carlo. Este programa simula las curvas de riqueza de especies basado en la gama de tamaños o puntos medios de rango empírico dentro de un dominio acotado que considera los modelos analíticos-estocásticos de Colwell (1999) y Colwell y Hurtt (1994). El dominio medio es un modelo nulo que describe el patrón geométrico que resulta de tamaños de rango aleatorios entre los puntos extremos de dos límites que son compartidos por las especies en el análisis (McCain, 2003, 2004). Todos los rangos de las especies deben estar

completamente dentro del dominio acotado y los rangos grandes deben estar centrados cerca del punto medio del dominio. Estas restricciones dan como resultado el aumento de la riqueza de especies hacia el centro del dominio (Colwell y Hurtt, 1994; Willig y Lyons, 1998; Lees et al, 1999; Colwell y Lees, 2000; McCain, 2003, 2004).

El modelo nulo de Dominio medio simula las curvas de riqueza reemplazando los datos obtenidos empíricamente, ya sea para los rangos de punto medio o el tamaño del rango total y reemplaza los datos al azar de acuerdo a una modificación uniforme de la distribución cambiando los valores que sean factibles dentro de los puntos de contorno para producir curvas de riqueza de especies. Se permiten las tomas de muestras con o sin reemplazo de los tamaños de rango empíricos o de los puntos medios. Además, el programa permite correr miles de simulaciones de Montecarlo en una única sesión para así ofrecer variados puntos de salida incluyendo curvas de riqueza de especies.

Las comparaciones de tamaño por localidad se hicieron usando comparación de medias ANOVA y prueba post hoc Tukey en el programa SPSS 20.0

RESULTADOS

Riqueza de especies

Se recolectó un total de 635 ejemplares de 20 especies de caballitos del diablo, pertenecientes a 12 géneros y 3 familias (Tabla 2). Ninguna especie se distribuyó a lo largo del gradiente de altitud. Sin embargo, dos géneros (*Hetaerina* y *Argia*) sí tuvieron presencia con diferentes especies a lo largo del gradiente. El género *Argia* tuvo mayor riqueza a lo largo del gradiente con 11 especies, muchas de ellas en simpatría; esto a diferencia del género *Hetaerina* cuya distribución fue enteramente alopátrica.

Las zonas con mayor riqueza específica estuvieron en la cota altitudinal intermedia (RCh) y en la zona más baja del gradiente (Ctz). El sitio con menor riqueza coincidió con la localidad de mayor altitud (Tq) (Tabla 2 y3).

Considerando el tamaño de los animales y su relación con el gradiente de altitud, los animales grandes estuvieron en las dos localidades más altas del gradiente (Tq y RA) y las dos localidades con menor altitud (RB y Ctz) mientras que el resto de las localidades no guardó gran diferencia entre ellas (ANOVA $gl = 7$ $F = 24,772$ $p = 0.00$; Tukey $p = 0.001$).

Estas dos localidades diferentes en los extremos del gradiente de altitud influyen hacia una tendencia de la regla de Bergmann (Figura 1).

La especie *Argia lugens* fue la más grande (2.24 mm promedio) encontrada en el gradiente. Sin embargo, esto ocurrió en una única localidad durante una única estación (secas) y elevó el promedio del tamaño de los animales de la localidad de RSF. La localidad con las especies más pequeñas fue Ac, influenciado por especies como *Protoneura cara* y *Telebasis salva*, especies pequeñas (0.7mm promedio) (Tabla 2, Figura 1)

El modelo nulo arrojó que los picos de distribución de las especies están entre los 900 y 1000 metros y otro entre los 1700 y 2100 metros. Para este modelo se corrieron 50,000 simulaciones del dominio medio demostrando un ajuste de predicción al modelo nulo pero con dos importantes desviaciones. Estas desviaciones ocurrieron en los puntos bajos a 200 metros, luego a los 1100 y finalmente a los 2100 metros (Figura 2). El ajuste de la predicción del modelo nulo fue evidenciado por el valor de R^2 que fue 0.6748 aunque los valores mostraron ser significativos (valor $P = 0.001$).

DISCUSIÓN

Riqueza y abundancia

En varios estudios se observó que los picos de riqueza de especies se encuentran en altitudes medias o, bien en altitudes bajas (Lomolino, 2001). En odonatos, existen pocos trabajos que aborden la riqueza en gradientes altitudinales. Por ejemplo, Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya (2009) y Gómez-Anaya et al. (2011) encontraron que el pico de riqueza de odonatos en un gradiente de altitud en el estado de Michoacán se ubicó en la zona más baja. Cuevas-Yañez (2010) observó que el pico de riqueza de odonatos en un gradiente similar al que se presenta en esta investigación, estuvo en altitudes intermedias y otro pico en la cota más baja. En nuestro estudio, advertimos que el pico de la riqueza se encontró en la localidad de altitud intermedia y otro pico en el sitio más bajo, aunque también se observó un pico de riqueza alto en la parte más alta del gradiente.

En este trabajo, al igual como lo hace notar Cuevas-Yañez (2010) se observa un hueco entre los 1100 y 1600 metros de altitud. La falta de muestreo en esta altitud se debió a que no se encontraron cuerpos de agua perennes. Sería interesante hipotetizar que la tendencia en estos sitios podría ser una disminución en la riqueza de especies como lo muestra el estudio antes citado. Sin embargo, en este trabajo se encontró que en la localidad de Avándaro, la cantidad de especies de zigópteros se observa un repunte (un ligero pico en la riqueza). Algunos de los factores que pueden influir en este pequeño repunte es la presencia de vegetación riparia en este sitio y que las condiciones a nivel microambiental favorezcan el establecimiento de más especies. Particularmente este sitio, presenta varios microambientes que pueden favorecer la presencia de más especies (Cuevas-Yañez, 2010). Se muestrearon varios sitios con cierto grado de perturbación antropogénica (cerca de zonas urbanas, con alto grado de deforestación, o cerca de áreas de cultivos); sin

embargo, es difícil evaluar los efectos antropogénicos sobre la riqueza y diversidad de especies en los gradientes en este tipo de estudios.

Novelo y Gómez Anaya (2009) obtuvieron en su gradiente que el pico de riqueza de libélulas estuvo en las zonas más bajas. Cuevas-Yañez (2010) observó que en el gradiente analizado, el pico de riqueza se encontró en una zona intermedia y baja. Por tanto, puede presumirse que los picos de riqueza en libélula podrían estar en altitudes bajas-medias. En otros estudios con otros insectos, los picos de riqueza se observan en altitudes intermedias (Sanders 2002; Sanders et al. 2003).

El clima es uno de los principales factores que influyen en los patrones de riqueza de especies. Se conoce que en odonatos, los sitios con climas tropicales poseen mayor riqueza en comparación con las zonas templadas (Clausnitzer et al., 2009). En este estudio, podemos observar que, al igual que lo encontrado en el estudio de Cuevas-Yañez (2010), el pico de riqueza en esa zona coincide en elevaciones medias y bajas, que coincide con sitios con clima cálido y semicálido; y una disminución en la riqueza en sitios con climas templados. Los índices de riqueza no observaron asíntotas (Fig. 3), por lo que los inventarios en el gradiente son incompletos, es decir, pueden existir más especies de las encontradas en el estudio.

La regla de Bergmann

Los caballitos del diablo muestreados en el estado de México y Guerrero mostraron una afinidad con la regla de Bergmann. Estos animales mostraron ser más grandes a mayor altitud. Esto a pesar que los animales ectotermos, en general los invertebrados, suelen ajustarse al inverso de la regla de Bergmann. Una de las explicaciones que se propone es que los ambientes con mayores temperaturas son más estresantes, particularmente por la competencia por los recursos que conduciría a una mayor cantidad de especies presente en

tales zonas cálidas (Atkinson y Sibly 1997). Esta condición de constante estrés por los recursos estaría ausente a temperaturas más bajas, por lo que permitiría un mayor crecimiento de los animales, esto fue testado en otras especies de insectos como artrópodos, libélulas, mariposas y palomillas en Gran Bretaña (sensu Blackburn et al. 1999). Algunos estudios sugieren que los grandes tamaños a bajas temperaturas de los ectotermos que viven en altas altitudes y latitudes podría atribuirse a una respuesta evolutiva a la temperatura que se expresaría durante el desarrollo de los organismos (Bale 2002, Hassal y Thompson 2008, Angilleta 2009).

En los animales ectotermos la temperatura corporal fluctúa rápidamente como lo hace la temperatura ambiental, por lo que para conocer las causas de esto se hace necesario conocer los aspectos fisiológicos que regulan la temperatura en estas especies, específicamente las tasas de anabolismo y catabolismo. En este caso el desarrollo acuático de los caballitos del diablo está influenciado por las temperaturas del agua, que debido a las propiedades del agua cambian lentamente pero son menos factibles de seleccionar a diferencia de los organismos adultos (Hassal y Thompson 2008). Algunos experimentos en ambientes acuáticos han mostrado que cuando aumentan los niveles de oxígeno disuelto se reduce la habilidad de estos ambientes para incrementar la temperatura que podría afectar el crecimiento y tamaño en la edad adulta de los organismos que los habitan (Atkinson y Sibly 1996).

La regla de Bergmann ha demostrado ser muy eficaz en cuanto a la variación intra específica del tamaño en los animales que ocupan mayores latitudes (Blackburn et al. 1999). Sin embargo, la poca cantidad de localidades que se utilizaron en este muestreo altitudinal no es útil para una comparación entre las especies. Esto debido a que no todas las especies ocupan todas las localidades del gradiente, algunas incluso aparecen en una única localidad durante una única estación del año. Más estudios en cuanto a la relación

específica del tamaño con la altitud podrían ser necesarios para aclarar este aspecto de la regla de Bergmann. En este estudio sólo dos géneros se distribuyeron a lo largo del gradiente, *Hetaerina* y *Argia*. En ambos casos las localidades de mayor altitud sugirieron los individuos de mayor tamaño. Sin embargo, un análisis comparado podría contribuir a dar mayor poder explicativo a estos patrones interespecíficos si consideráramos más gradientes y un mayor número de especies por género para comparar

Hay quienes han refutado la aplicabilidad de la regla de Bergmann para organismos ectotermos pues muchas veces estos patrones podrían obedecer a cambios estacionales de la variabilidad climática de la temperatura media anual a lo largo de periodos más extensos que los que se realizan este tipo de estudios, pero esto aplicaría más en animales migratorios o que pueden moverse constantemente de lugar (Mousseau y Roff 1989, Mousseau 2013). Otros estudios sugieren que estas diferencias geográficas del tamaño se deben a la plasticidad fenotípica y poseen un determinismo genético sesgado a la geografía (Mousseau, 2013), por lo que sería un patrón esperado y predecible como consecuencia de la interacción entre la duración de las estaciones a una determinada altitud y/o latitud, y el tiempo disponible para el desarrollo fisiológico de los organismos ectotermos. Estudios de jardín común o transplante de localidades podrían ser aplicados a este estudio para determinar si esta respuesta a la regla de Bergmann podría ser el resultado de una adaptación de los caballitos del diablo a la temperatura (Partridge y Coyne 1997).

Dominio medio

El 95% de la predicción de la curva de 50 mil simulaciones del modelo de dominio medio nulo mostró un ajuste casi total a la predicción del modelo. Sin embargo se identificaron tres desviaciones. Se debe aclarar que el efecto del dominio medio es una consecuencia inevitable de las diversidades gamas y constituye un modelo nulo que traza la línea base

contra la que las especies obtenidas empíricamente deben compararse (Colwell et al. 2004). De acuerdo a McCain 2003, las desviaciones que se producen fuera del ajuste del modelo nulo son áreas de particular interés puesto que indican la necesidad de analizar la distribución de los recursos abióticos, la interacción de especies y la historia evolutiva y ecológica de las especies encontradas (Colwell et al. 2003; McCain 2003). En este caso la riqueza a los 250, 1100 y 2100 msnm fue menor a la esperada por el modelo.

Existe una depresión de la riqueza entre los 1100 y 1700 msnm lo que parece separar dos ambientes completamente diferentes entre estas dos altitudes. Esto fue evidenciado para las mismas localidades utilizando variables climáticas (Rivas et al. 2016), lo que hace que observemos dos picos de riqueza en la zona: uno asignado a las localidades de la parte baja del gradiente, y otro asociado a la parte alta del gradiente. De acuerdo a McCain (2007) en México la temperatura suele variar 0.57°C conforme la altitud se eleva 100msnm y la precipitación suele ser muy baja y con condiciones áridas en la base de las montañas de climas templados, así como la precipitación suele ser mayor en elevaciones superiores con altas tasas de evapotranspiración. Sin embargo, la riqueza no parece estar asociada a este patrón de temperatura y/o precipitación. Más bien en esta zona es donde ocurre la transición abrupta entre el bosque de pino encino predominante en las localidades de altitud mayor (Tq, RA, Av, RCh) y las localidades de baja altitud (RS, Ac, RB, Qtz) en las que predomina el bosque tropical subcaducifolio y el pastizal. Este mismo cambio ocurre en el clima de la zona donde pasamos de un clima semicálido subhúmedo con lluvias en verano de la parte alta a un clima cálido subhúmedo con lluvias en verano de humedad media en la zona inferior a los 1000 metros de altitud (INEGI 2001).

LITERATURA CITADA

Angilletta, M.J. 2009. Thermal Adaptation. A Theoretical and Empirical Synthesis, Oxford University Press, New York.

Angilletta, M. J., Jr., y M. W. Sears. 2004. Evolution of thermal reaction norms for growth rate and body size in ectotherms: an introduction to the symposium. *Integrative and Comparative Biology* 44:401–402.

Atkinson, D., y R. M. Sibly. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends Ecol. Evol.* 12(6): 235–239.

Bergmann, C. 1847. Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Gottinger studien* 3: 595–708.

Bale, J.S. 2002. Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 357(1423): 849–62.

Blackburn, T.M., K. J. Gaston, y N. Loder. 1999. Geographic gradients in body size: A clarification of Bergmann's rule. *Divers. Distrib.* 5(4): 165–174.

Brattstrom, B. H. 1963. Preliminary review of the thermal requirements of amphibians. *Ecology* 44: 238-255.

Brehm, G., R. K. Colwell, y J. Kluge. 2007. The role of environment and mid-domain effect on moth species richness along a tropical elevational gradient. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 16(2): 205–219.

Calvert, P. P., y A. E. Eaton. 1908. *Biologia Centrali-Americana. Neuroptera. Odonata.* Dulau.

Clausnitzer, V., K. D. B. Dijkstra, y J. Kipping, J. 2011. Globally Threatened Dragonflies (Odonata) in Eastern Africa and Implications for Conservation. *J. East African Nat. Hist.* 100: 89–111.

- Colwell, R.K. 1999. RangeModel: a Monte Carlo simulation tool for assessing geometric constraints on species richness, Ver. 2. User's guide and application published at <http://www.viceroy.eeb.uconn.edu/RangeModel>
- Colwell, R.K., C. Rahbek, y N. J. Gotelli. 2005. The mid- domain effect: there's a baby in the bathwater. *The American Naturalist*, 166: E149–E154.
- Colwell, R.K., C. Rahbek, y N. J. Gotelli. 2004. The mid-domain effect and species richness patterns: what have we learned so far? *Am. Nat.* 163(3): E1-23.
- Colwell, R. K., y D. C. Lees. 2000. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 70–76.
- Colwell, R. K. y G. C. Hurtt. 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *Am. Nat.* 144: 570–595.
- Cuevas-Yañez, K. 2010. Diversidad de Odonata (Insecta) en un gradiente de altitud del suroeste del Estado de México. Tesis Maestría. Universidad Nacional Autónoma del Estado de México. 89 pp.
- Fleishman, E., A. G. Austin, y A. D. Weiss. 1998. An empirical test of Rapoport's rule: elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology* 79: 2482–2493.
- Fu, Cuizhang; Hua X., J. Li, Z. Chang, Z. Pu, J. Chen. 2006. Elevational of frog and endemic in richness patterns species richness the Hengduan Mountains, China: geometric constraints, area and climate effects. *Ecography* 29: 919-927.
- Gómez-Anaya, J.A., R. Novelo-Gutiérrez, y B. W. Campbell. 2011. Diversity and distribution of Odonata (Insecta) larvae along an altitudinal gradient in Coalcomán mountains, Michoacán, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 59(4): 1559-1577.
- Gotelli, N.J., and Graves, G.R. 1983. Null models in ecology. *Rev. Ecol.* 112: 752–754.
- Hassall, C., y D. J. Thompson. 2008. The effects of environmental warming on Odonata: a review. *Int. J. Odonatol.* 11(2): 131–153.

Hawkins, B. A., J. A. F. Diniz-Filho, y A. E. Weis. 2005. The mid-domain effect and diversity gradients: is there anything to learn? *Am. Nat.* 166(5): E140-143.

Huey, R. B. 1982. Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: Gans, C. and Pough, F. H. (eds), *Biology of the Reptilia*, Vol. 12. Academic Press, pp. 25-67.

Hutchinson, V. H. y R. K. Dupré. 1992. Thermoregulation. In: Feder, M. E. and Burggren, W. W. (eds), *Environmental physiology of the amphibians*. Univ. Chicago Press, pp. 206-249.

INEGI, 2001. Síntesis de información geográfica del Estado de México. 139 pp

Lomolino, Mark. 2001. Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography* 10: 3-13.

Makarieva, A. M., V. G. Gorshkov, y B. L. Li. 2005. Temperature-associated upper limits to body size in terrestrial poikilotherms. *Oikos* 111: 425–436.

McCain, C. M., y N. J. Sanders. 2010. Metabolic theory and elevational diversity of vertebrate ectotherms. *Ecology* 91(2): 601–9.

McCain, C. M. 2005. Elevational gradients in diversity of small mammals. *Ecology* 86: 366–372.

McCain, C. M. 2004. The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *J. Biogeogr.* 31(1): 19–31.

McCain, C. M. 2003. North American desert rodents: a test of the mid-domain effect in species richness. *Journal of Mammalogy* 84: 967–980.

Mousseau, T. A. 2013 Ectotherms Follow the Converse to Bergmann's Rule Author (s): Timothy A. Mousseau Published by: Society for the Study of Evolution Stable ectotherms follow the converse to bergmann's rule. *51(2): 630–632.*

Mousseau, T. A., y D. A. Roff. 1989. Adaptation to seasonality in a cricket: Patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in

season length. *Evolution* 43: 1483-1496.

Navas, C. A. 2003. Herpetological diversity along Andean elevational gradients: links with physiological ecology and evolutionary physiology. *Comp. Biochem. Physiol.* 133: 469-485.

Novelo-Gutiérrez, R., y J. A. Gómez-Anaya. 2009. A comparative study of Odonata (Insecta) assemblages along an altitudinal gradient in the Sierra de Coalcomán Mountains, Michoacán, Mexico. *Biodiversity and conservation* 18(3): 679-698.

Olalla-Tárraga, M. Á., J. A. F. Diniz-Filho, R. P. Bastos, y M. Á. Rodríguez. 2009. Geographic body size gradients in tropical regions: Water deficit and anuran body size in the Brazilian Cerrado. *Ecography (Cop.)* 32(4): 581–590.

Partridge, L. y J. A. Coyne. 1997. Bergmann's rule in ectotherms: is adaptive? *Evolution*, 51: 632-635.

Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography (Cop.)*. 18(2): 200-205.

Rivas, M., E. Martínez-Meyer, J. Muñoz, y A. Córdoba-Aguilar. 2016. Body temperature regulation is associated with climatic and geographical variables but not wing pigmentation in two rubyspot damselflies (Odonata: Calopterygidae). *Physiol. Entomol.* 41(2): 132-142.

Rohde, K. 1996. Rapoport's Rule is a Local Phenomenon and Cannot Explain Latitudinal Gradients in Species Diversity. *Biodiversity Letters* 3(1): 10-13.

Sanders, N.J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography (Cop.)*. 25 (1): 25–32.

Sanders, N.J., J. Moss, y D. Wagner. 2003. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid eco- system. *Global Ecology and Biogeography* 12: 93–102.

- Stevens, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *The American Naturalist* 140: 893–911.
- Westfall, M.J. y M. Y. May. 2006. *Damselflies of North America*. Scientific Publishers. U.S.A. 502 pp.
- Willig, M. R. y S. K. Lyons. 1998. An analytical model of latitudinal gradients of species richness with an empirical test for marsupials and bats in the New World. *Oikos* 81: 93–98.
- Winterhalter, W. E., y T. A. Mousseau. 2008. The strength of temperature-mediated selection on body size in a wild insect population. *Journal of Orthoptera Research* 17: 347–351.
- Zapata, F.A., K. J. Gaston, y S. L. Chown. 2005. The mid-domain effect revisited. *The American Naturalist* 166: E144–E148.

Tablas

Tabla 1. Localidades de muestreo.

Site	Latitude	Longitude	Altitude (m)	Abreviatura
Tequisquiapan	19.94968 N	-99.94968 W	2193	Tq
Real de Arriba	19.94968 N	-99.94968 W	1905	RA
Avándaro	19.16194 N	-100.14250 W	1897	Av
Río Chileros	18.98268 N	-100.06454 W	1643	RCh
Río San Felipe	18.78148 N	-100.43607 W	908	RSF
Acamuchitlán	18.82972 N	-100.16361 W	821	Ac
Río Bejucos	18.78286 N	-100.43805 W	514	RB
Cutzamala	18.46826 N	-100.59649 W	281	Ctz

Tabla 2. Lista de especies encontradas en el gradiente altitudinal analizado. Se detallan abundancias por especie y por localidad.

Familia	Especie	Localidad							
		Tq	RA	Av	RCh	RSF	Ac	RB	Ctz
Calopterygidae	<i>Heaterina americana</i>					1	1	1	1
	<i>Heaterina vulnerata</i>	1	1	1	1				
Coenagrionidae	<i>Apanisagrion lais</i>		1	1	1				
	<i>Argia anceps</i>		1	1	1	1			1
	<i>Argia carlcooki</i>								1
	<i>Argia extranea</i>		1	1	1				
	<i>Argia harknessi</i>					1		1	
	<i>Argia lacrimans</i>		1	1					
	<i>Argia lugens*funcki</i>					1		1	
	<i>Argia oculata</i>				1				
	<i>Argia oenea</i>				1	1	1		
	<i>Argia plana</i>	1	1	1					
	<i>Argia pulla</i>						1	1	1
	<i>Argia tarascana</i>				1				
	<i>Argia tezpi</i>				1	1	1	1	1
	<i>Enallagma novaehispaniae</i>					1		1	1
	<i>Ischnura sp</i>								1
<i>Protoneura cara</i>						1	1	1	
<i>Telebasis salva</i>				1		1		1	
Lestidae	<i>Archilestes grandis</i>		1		1				
Total especies									
Localidad		2	7	6	10	7	6	7	9

Figuras

Figura 1: Tamaño de mandíbula de los organismos a lo largo del gradiente de altitud.

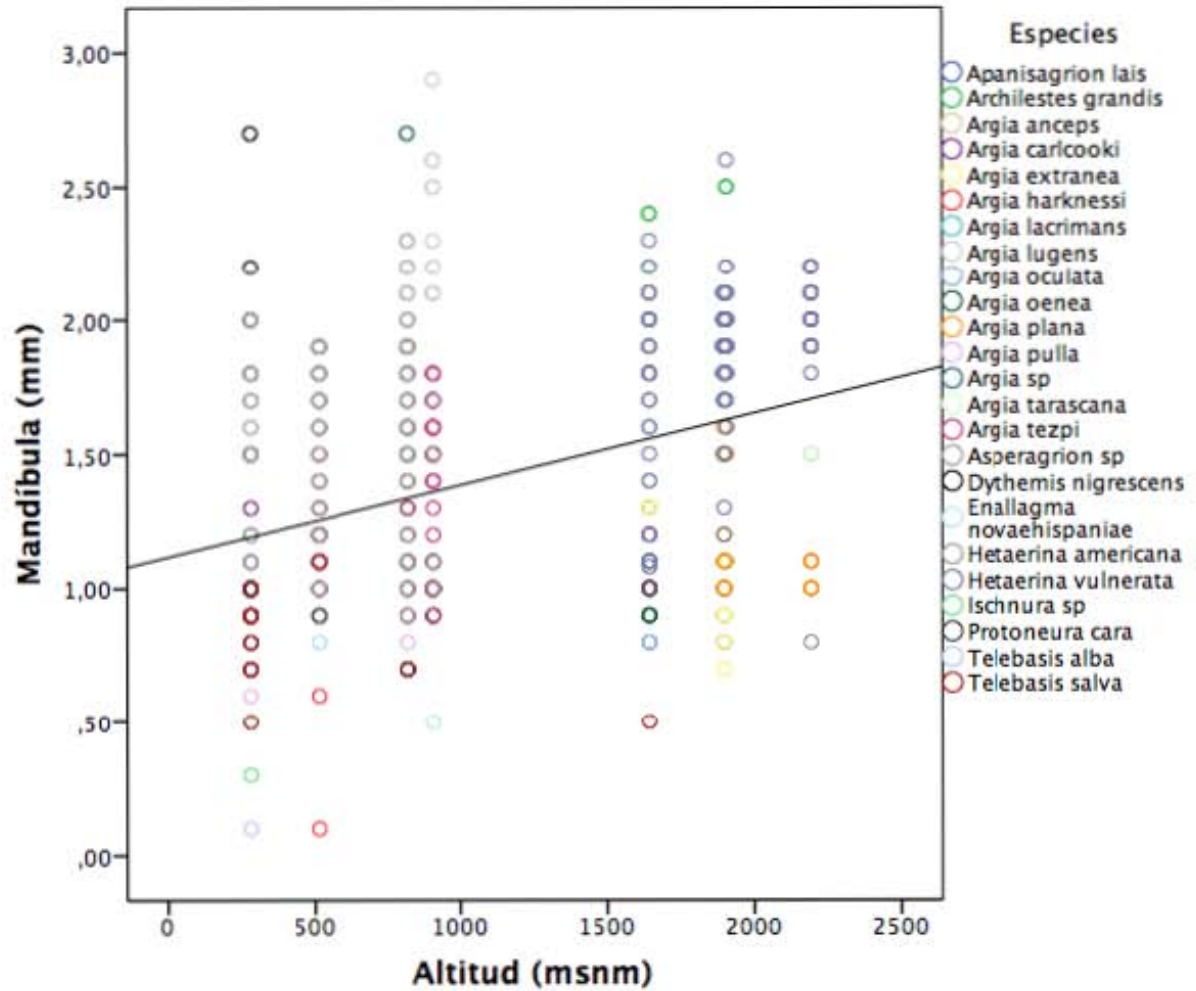


Figura 2: dominio medio después de 50mil repeticiones.

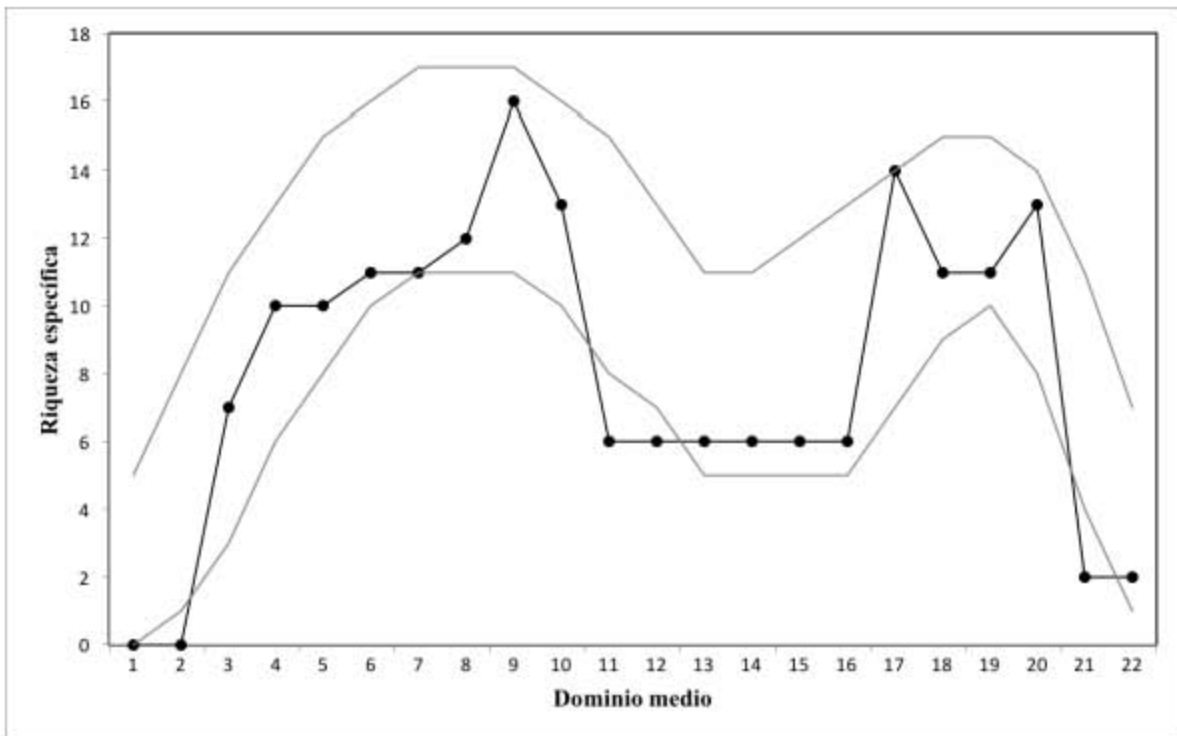


Figura 3: Curvas de acumulación de especies por localidad. Se muestran las curvas de acumulación de especies con los índices Chao1. En ningún caso se observaron asíntotas, lo que indicaría la posibilidad de encontrar más especies en las localidades muestreadas.

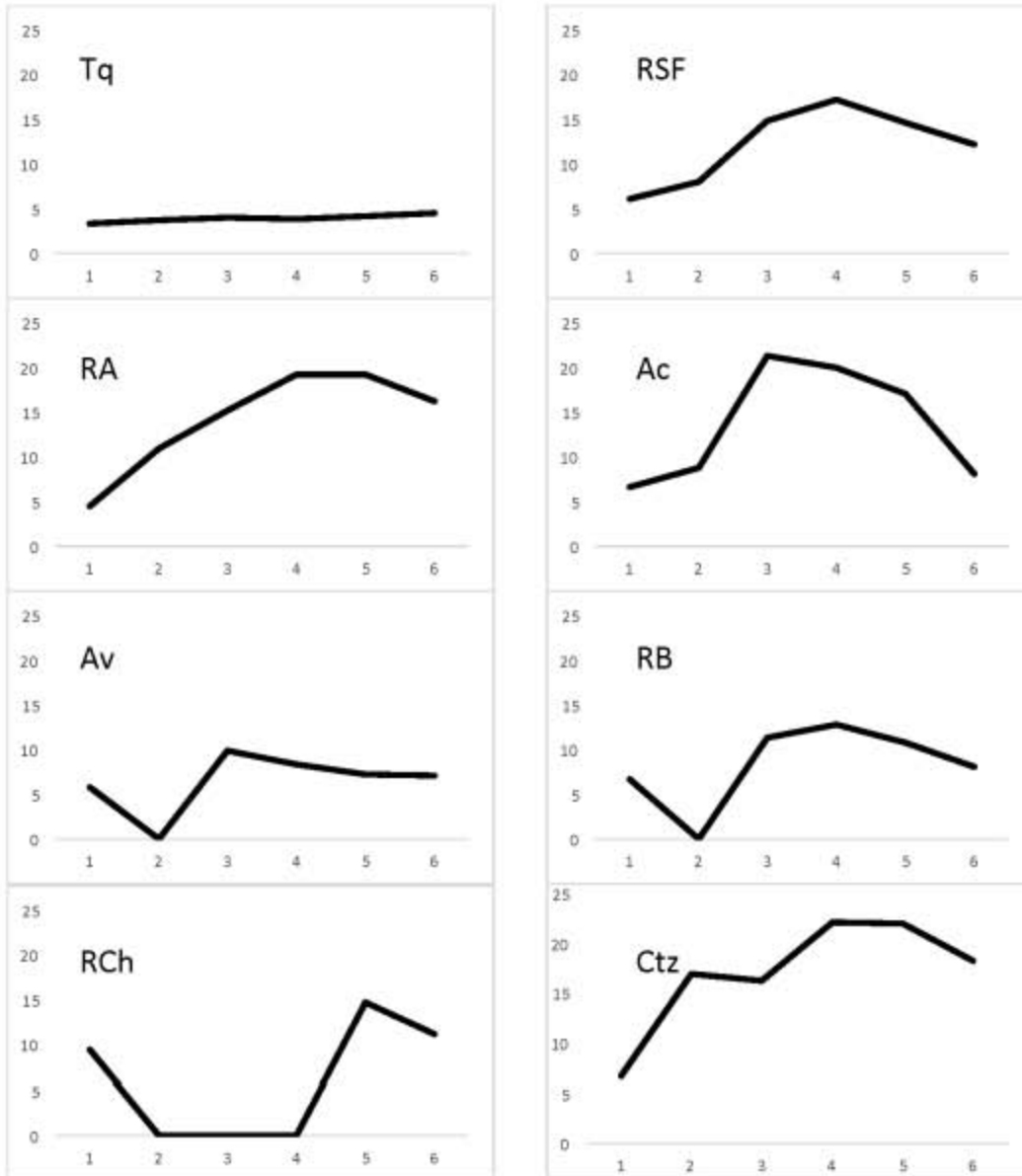
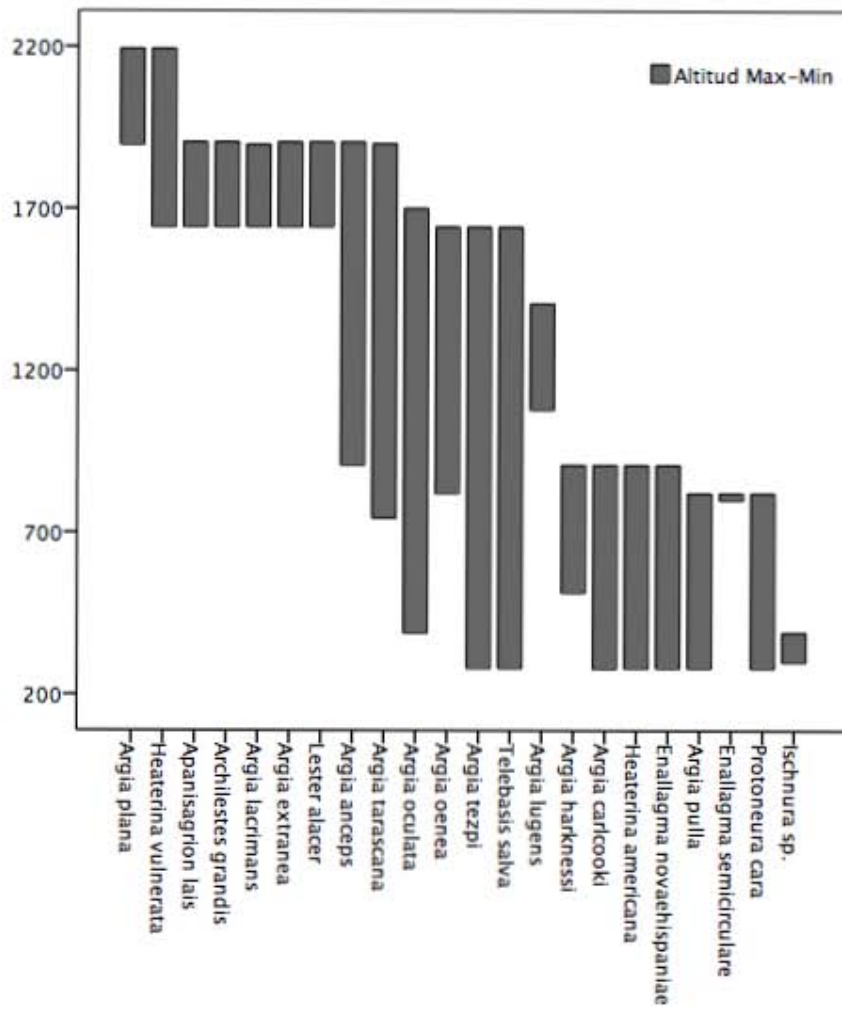


Figura 4: Rango de altitud de las especies



DISCUSIÓN GENERAL

Los gradientes de altitud actúan como un laboratorio natural que permite evaluar diferentes condiciones ambientales como la temperatura o la calidad del agua, los que pueden determinar diferentes aspectos de las especies como la coloración, el tamaño y el comportamiento (Atkinson y Sibly 1997).

Nosotros encontramos que algunas características morfológicas, como el tamaño, podrían estar determinadas por los efectos de las variables encontradas a lo largo del gradiente de altitud. Sin embargo, otras características no necesariamente se explican por esta condición.

En el caso del tamaño, los caballitos del diablo muestreados en el estado de México y Guerrero mostraron una afinidad con la regla de Bergmann (1847) y mostraron ser más grandes a mayor altitud. Esto a pesar que los animales ectotermos, en general los invertebrados, suelen ajustarse al inverso de la regla de Bergmann.

Sin embargo, no todos los animales muestreados en el gradiente de altitud del Estado de México y Guerrero mostraron ser ectotermos completamente. En el caso de los Calopterygidos, *Hetaerina vulnerata* mostró condiciones que muestran que existe una regulación fisiológica de su temperatura y esto precisamente podría estar siendo una evidencia de que estos animales se ajustan de mejor manera a la regla de bergmann.

Cuando analizamos el gradiente con ambas especies de Calopterygidos distribuidos en el Gradiente Estado de México-Guerrero encontramos diferencias con las temperaturas operativas en campo y las temperaturas necesarias para realizar el velo, en hasta 8°C. En ninguna de estas especies el tamaño de la mancha fue relevante para alcanzar esta temperatura.

Cuando analizamos la mancha como característica morfológica de importancia para la termorregulación nosotros encontramos que no hay diferencias en el color o el tamaño de la

mancha, cuando se comparan con individuos experimentales cuyo tamaño y color de la mancha ha sido modificado y puede que esto tenga más sentido en la pigmentación corporal que en la pigmentación alar (Corbet y May, 2008, ver Bots et al., 2008). Algunos de los mecanismos de regulación de la temperatura podrían estar vinculados más a posturas corporales y a mecanismos internos de la regulación de la hemolinfa (May 1976, 1995). Estas diferencias en la regulación de la temperatura podrían estar explicando las diferencias distribucionales de ambas especies, tanto a lo largo del gradiente, como cuando se modelan sus distribuciones utilizando nichos ecológicos puesto que no encontramos áreas simpátricas donde la competencia esté actuando en estas especies de *Hetaerina* (Zagar et al., 2015).

Por otro lado, nuestros resultados pueden estar relacionados con el origen de *Hetaerina* puesto que este género ha radiado hace 61 millones de años atrás (Dumont et al., 2005) y por lo tanto sus mecanismos de regulación son anteriores a la última era glaciár. Estas diferencias en la habilidad para termorregular no necesariamente surgieron para adaptarse a regiones frías y la colonización estas áreas con menor temperatura, latitudinales o altitudinales, se debieron a estas diferencia en la forma de regulación interna de la temperatura, lo que ha permitido a los Calopterigydos colonizar nuevos ambientes, en este caso a mayores altitudes (Outomuro y Ocharan, 2011).

Los cambios a nivel de gradientes altitudinales no solo cambia las condiciones climáticas a la que se enfrentan los organismos, también lo hacen con los cauces de agua donde estos animales se desarrollan. Nuestros resultados muestran que las condiciones del agua no son iguales a lo largo del río dependiendo de la altitud pero esto no necesariamente determina cambios en las condiciones y comportamientos de los machos territoriales de *Hetaerina*. Estas condiciones cambiantes podrían estar sometiendo a los individuos a diferentes situaciones de estrés e impactando en sus condiciones corporales, por ejemplo en el tamaño

de las manchas alares (Contreras-Garduño et al. 2009). Sin embargo nosotros no encontramos relación entre las variables fisicoquímicas que medimos en el agua y diferencias entre las manchas de machos territoriales de *Hetaerina*. Por esta razón creemos que en realidad la calidad del agua no necesariamente refleja las condiciones de estrés a las que están sometidos estos animales. Esto explica que no todos los odonatos sean realmente buenos modelos como indicadores de la calidad de las aguas a lo largo de un río o gradiente (por ejemplo Azrina et al. 2006).

Los caballitos del diablo como modelo de estudio muestran una relación con los gradientes de altitud en algunas características morfológicas como el tamaño y características fisiológicas como la termorregulación esta última determinante para la distribución de los animales. Sin embargo nuestros resultados no mostraron relaciones de características morfológicas como la mancha alar en *Hetaerina* o cambios provocados por el estrés a lo largo del curso de agua.

Se hacen necesario más estudios sobre los mecanismos fisiológicos de termorregulación para comprender completamente cómo estos animales enfrentan los cambios de temperatura desde hace más de 300 millones de años en el planeta y los cambios eventuales que tendrían escenarios de cambio climático, el que observamos en la actualidad.

LITERATURA CITADA GENERAL

- Adamo, S. A. y M. M. E. Lovett. 2011. Some like it hot: the effects of climate change on reproduction, immune function and disease resistance in the cricket *Gryllus texensis*. *Journal of Experimental Biology* 214: 1997-2004.
- Barnosky, A. D., E. A. Hadly, y C. J. Bell. 2003. Mammalian response to global warming on varied temporal scales. *Journal of Mammalogy* 84: 354-368.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. Univ. of Chicago Press.
- Brown, J. H. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology* 76(7): 2028-2043.
- Brown, J. H., y M. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer, Sunderland.
- Corbet, P. S. 1957. The life-histories of two summer species of dragonfly (Odonata: Coenagriidae). *Proceedings of the zoological Society of London* 128: 403-418.
- Cuevas, K. 2010. Diversidad de Odonata (Insecta) en un gradiente de altitud del suroeste del Estado de México. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Posgrado en Ciencias Biológicas. UNAM, México D. F.
- Davis, O. K. 1990. Caves as sources of biotic remains in arid western North America. *Paleogeography, Paleoclimatology & Paleoecology*. 76: 331-348.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak y P. R. Martin. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105(18): 6668-6672.
- Dillon, M. E., G. Wang, P. A. Garrity y R. B. Huey. Thermal preference in *Drosophila*. 2009. *Journal of Thermal Biology* 34: 109-119.

- Goffart, P. 2010. Southern dragonflies expanding in Wallonia (south Belgium): a consequence of global warming?. *BioRisk* 5: 109-126.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- Grinnell, J. 1927. The designation of birds' ranges. *Auk* 44: 322-325.
- Hassall, C., D. J. Thompson, G. C. French y I. Harvey. 2007. Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate.
- Hawking, J. H. y T. R. New. 1999. The distribution pattern of Dragonflies (Insecta: Odonata) along Kiewa River, Australia, and their relevance in conservation assessment. *Hydrobiologia* 392: 249-260.
- Hertz, P. E., y R. D. Huey. 1993. Stevenson. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: The fallacy of the inappropriate question. *The American Naturalist* 142(5): 796-818.
- Hickling, R., D. B. Roy, J. K. Hill y C. D. Thomas. 2005. A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology* 11: 502-506.
- Hilfert-Rüppell, D. 1998. Temperature dependence of flight activity of Odonata by ponds. *Odonatologica* 27: 45-59.
- Hoffman, J. 2010. Do climate changes influence dispersal and population dynamics of dragonflies in the western Peruvian Andes? *BioRisk* 5: 47-72.
- Holt, R. D. 1990. The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology and Evolution*. 5: 311-315.
- Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 56-61.

- INEGI. 2001. Síntesis de información geográfica del Estado de México. 139pp.
- Intergovernmental Panel on Climate Change. 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, edited by S. Solomon et al., Cambridge Univ. Press, Cambridge, U. K.
- Lutz, P. E. 1974. Environmental factors controlling duration of larval instars in *Tetragoneuria cynosura* (Odonata). *Ecology* 55: 630-637.
- MacArthur, R. H. 1972. Geographical ecology. Princeton University Press.
- MacArthur, R. H. 1972. Geographical Ecology. Patterns in the distribution of species. Harper and Row. New York.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza, 84 p.
- Novelo-Gutiérrez, R. 2007. El Estudio de los odonatos (insecta: Odonata) en México. Enfoques y perspectivas. In Novelo-Gutiérrez y Alonso_Eguía (Eds.) Simposio Internacional Entomología acuática mexicana: Estado actual de conocimiento y aplicación 104p.
- Novelo-Gutiérrez, R. y J. A. Gómez-Anaya. 2009. A comparative study of Odonata (Insecta) assemblages along an altitudinal gradient in the Sierra de Coalcomán Mountains, Michoacán, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 18: 679-698.
- Ott, J. 2010. Dragonflies and climatic change - recent trends in Germany and Europe. *BioRisk* 5: 253-286.
- Parmesan, C. 1996. Climate and specie's range. *Nature* 382: 765-766.

- Pearson, R. G. y T. P. Dawson. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*. 12: 361-371.
- Peterson y Cohoon. 1999. Sensitivity of distributional prediction algorithms to geographic data completeness. *Ecological Modelling*, 117: 159-164.
- Peterson, A. T., J. Soberón, y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- Pritchard G. 1989. The roles of temperature and diapause in the life of a temperate-zone dragonfly: *Argia vivida* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology* 14: 99-108.
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? – *Ecography* 18: 200 –205.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge Univ. Press.
- Rzedowski, J. 1998. *Vegetación de México*. Limusa-Noriega Editores. México. 432p.
- Samways, M. J. 1989. Taxon turnover in Odonata across a 3000m altitudinal gradient in Southern Africa. *Odonatologica*, 18(3): 263-274.
- Sanders, N. J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* 25: 25–32.
- Sawchyn, W. W. y C. Gillott. 1974a. The life histories of three species of *Lestes* (Odonata: Zygoptera). *Canadian Entomologist* 106: 1283-1293.
- Sawchyn, W. W. y C. Gillott. 1974b. The life history of *Lestes* congener (Odonata: Zygoptera). *Canadian Entomologist* 106: 367-376.

- Sawchyn, W. W. y N. S. Church. 1973. The effects of temperature and photoperiod on diapause development in the eggs of four species of *Lestes* (Odonata: Zygoptera). *Canadian Journal of Zoology* 51: 1257-1265.
- Soberon, J. y A. T. Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and specie's distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10
- Sternberg, K., 1996. Colours, colour change, colour patterns and "cuticular windows" at light traps – their thermoregulatory and ecological significance in some *Aeshna* species. *Zoologischer Anzeiger* 235: 77-88.
- Stevens, G. C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: an extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Am. Nat.* 140: 893 –91.
- Stockwell, D. R. B. y D. Peters. 1999. The GARP modeling system: problems and solutions to automated special prediction. *International Journal of Geographic Information Science.* 13: 143-158.
- Terborgh, J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology* 58: 1007-1019.
- Thompson, D. J. 1978. Towards a realistic predator-prey model: the effect of temperature on the functional response and life history of larvae of the damselfly, *Ischnura elegans*. *Journal of Animal Ecology* 47: 757-767.
- Wilson, E. O. 1992. *The diversity of life*. Harvard University press, Cambridge, M. A.
- Woodward, F. I. 1987. *Climate and plant distribution* Cambridge University Press, Cambridge.

ANEXO

**Influencia de la fisiología en la distribución, supervivencia y
extinción en insectos: el caso de la tasa metabólica y algunas
perspectivas sobre cambio climático**

Miguel Rivas & Alex Córdoba-Aguilar

Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 40-579,
04510, Circuito Exterior, Coyoacán, Ciudad de México

acordoba@ieciologia.unam.mx



**Departamento de Ecología Funcional
Laboratorio Interacción Planta-Atmósfera**



Ciudad Universitaria, a 11 de mayo del 2016
Asunto: Aceptación de manuscrito

**Dr. Alejandro Córdoba Aguilar
Instituto de Ecología
P R E S E N T E**

Estimado Dr. Córdoba

Por este medio me es grato informarle que el manuscrito intitulado "**Influencia de la fisiología en la distribución, supervivencia y extinción en insectos: el caso de la tasa metabólica y algunas perspectivas sobre cambio climático.**" de Miguel Rivas y Alejandro Córdoba-Aguilar ha sido aceptado para formar parte del proyecto Entendiendo la interrelación de los seres vivos y la atmósfera: bioclimatología una opción de aprendizaje ya que precisamente son estas ideas en las que se abordan nuevas fronteras en el paradigma del cambio climático y que muestran la interdisciplinariedad de la ciencia objeto central de este proyecto.

Sin más provecho la ocasión para enviarle un cordial saludo y quedo de usted

ATENTAMENTE

**Dr. Víctor Luis Barradas Miranda
Responsable del proyecto**

**APARTADO POSTAL 70-275, CIRCUITO EXTERIOR, CIUDAD UNIVERSITARIA,
UNAM., 04510 MEXICO, D.F., MÉXICO. TEL: +52 (55) 5622-9016, FAX: +52 (55) 5622-8995,
5616-1976. EMAIL: vlbarradas@ecologia.unam.mx**

Resumen

La teoría metabólica en ecología (TME), propone que las relaciones ecológicas de los organismos, desde el nivel individual al ecosistémico, responden a las variables que influyen en el metabolismo –tamaño corporal y temperatura- independiente del nivel taxonómico. Recientemente, se ha propuesto que esta teoría podría explicar patrones biogeográficos globales, por ejemplo el gradiente de riqueza específica con la latitud. Sin embargo, sus proponentes no explican la influencia de esta teoría en las áreas de distribución. En este capítulo se discute la TME desde la visión fisiológica de los organismos más diversos del planeta, los insectos, y se relaciona esta teoría con los factores que modifican las áreas de distribución de los organismos. Así mismo, se dan ideas de cómo la TME podría afectar la distribución, supervivencia y extinción de los insectos en el contexto de cambio climático.

Introducción

La teoría metabólica en ecología (TME), es un intento por construir un marco conceptual que explique la diversidad de la vida -desde el nivel de genes hasta biosfera - y que tiene como sustento la cinética enzimática, que rige las reacciones químicas individuales de los procesos metabólicos de los organismos (Brown et al. 2004). La TME supone que la suma de las reacciones químicas individuales, a nivel molecular, determinan la tasa metabólica del organismo, de la misma forma que la suma de los metabolismos individuales controla los procesos ecológicos para todos los seres vivos del planeta.

La tasa metabólica es la principal función biológica de los individuos y determina la cantidad de energía consumida y transformada, a través de procesos bioquímicos, en relación con los recursos consumidos del ambiente y la asignación de recursos para la supervivencia, crecimiento y reproducción (Brown et al. 2004). La TME supone que de igual manera que las reacciones enzimáticas dependen de la concentración del reactante, el flujo del reactante y la energía cinética del sistema, la TME también predice que las relaciones ecológicas dependerán de la cantidad de recursos tomados del ambiente y el flujo de energía entre los organismos. Todo esto según la siguiente ecuación general:

$$B = b_0 M^b e^{-E/KT}$$

Donde B es la tasa metabólica, M es la masa corporal, b es un exponente de ajuste universal propuesto bajo la ley del $\frac{3}{4}$ que supone que tres cuartos de la masa corporal determinan el metabolismo basal, b_0 es una constante específica de cada taxón correspondiente a la ley del poder del $\frac{3}{4}$ (Brown y West 2000; Savage et al. 2004, Glazier 2005), E es la energía de activación del complejo respiratorio, K es la constante de Boltzman (8.617×10^{-5} eV/K) y T es la temperatura absoluta en grados Kelvin (Irlich et al. 2009).

La ecuación anterior calcula la tasa metabólica basal (o en reposo) de un organismo y es utilizada por la TME, a través de otras ecuaciones relacionadas, para vincular el metabolismo con diferentes aspectos de la historia de vida de los organismos, la ecología de poblaciones, comunidades y ecosistemas. Aunque cada individuo metaboliza de una forma particular y única, la variación fenotípica es integrada a través de tres mecanismos que afectan el metabolismo y están presentes en la ecuación principal: el tamaño del cuerpo, la temperatura y la estequiometría (Brown, et al 2004).

Bajo el supuesto que estos tres componentes afectan todas las tasas biológicas de los organismos (tasa calórica, tasa de frecuencia cardíaca, entre otras) de un ecosistema; la TME predice a su vez cuánto las estructuras ecológicas podrían explicarse en términos del tamaño corporal, la cinética enzimática y la tasa de suministro de recurso vinculando el desempeño metabólico individual de cualquier organismo a su rol en el ecosistema (Allen et al. 2002; Brown et al. 2004). Aunque la teoría metabólica aplicada a la ecología es reciente y su marco teórico está en pleno debate, la TME podría también explicar los patrones biogeográficos (Allen et al. 2002). Estos patrones, que se deben a una distribución heterogénea de los organismos sobre la geografía, son analizados en función de la relación entre los patrones de riqueza a gran escala y las variables ambientales que influyen en el metabolismo. Además, ofrece la posibilidad de evaluar empíricamente sus predicciones (Hawkins et al. 2007). Estos planteamientos han resultado controversiales y se han discutido ampliamente desde diferentes perspectivas, teóricas y empíricas (Hawkins et al. 2007).

Los insectos ofrecen una oportunidad única de evaluar las predicciones de la TME, porque: a) su diversidad de forma y función; y, b) su naturaleza ectotérmica, lo que los hace muy sensibles a la variación de la temperatura. Si la teoría es planteada desde la universalidad organísmica y geográfica, entonces estos animales son un buen modelo para evaluarla. De

aquí en adelante discutiremos cómo la TME se aplica en un contexto ecológico y cómo los componentes de la ecuación del metabolismo basal (tamaño corporal y temperatura), influyen en la fisiología de los insectos. Además, proponemos una relación entre la TME y los aspectos que modifican el área de distribución de las especies – denominador común de cualquier patrón biogeográfico- y finalmente hacemos una breve discusión del papel de la TME en la distribución de los insectos en contextos de cambio climático. Es este último inciso, el que nos acerca a la razón del presente libro.

De la cinética enzimática a la macroecología

El metabolismo es el conjunto de reacciones bioquímicas que permiten a los organismos intercambiar materia y energía con su ambiente. Esta energía es asignada a los diferentes componentes de la historia de vida de los organismos: desarrollo, supervivencia y reproducción. La velocidad con la que los organismos intercambian recursos con el ambiente se calcula a través de su tasa metabólica, la que escala con el poder de $3/4$ de su masa corporal e incrementa exponencialmente con la temperatura (Gillooly et al. 2001a). La tasa metabólica basal o en estado de reposo de un organismo está determinada por la siguiente ecuación:

$$B \sim M^{3/4} e^{-E_i/KT}$$

Donde B es la tasa metabólica, M es el tamaño corporal representado por la masa con un exponente de $3/4$ y $e^{-E/kT}$ es el factor de Boltzman que rige la cinética enzimática. Esta ecuación es común a la bioquímica de los organismos aeróbicos y es sensible a la variación de la masa y de la temperatura. Esto sugiere que la tasa metabólica de cada organismo es única y se establece en función de su tamaño y de la temperatura corporal. Al normalizar la masa y “corregirla” con la tasa metabólica podemos establecer una relación lineal entre ambas variables y la pendiente de esta relación informa sobre la energía de activación

necesaria para el metabolismo y muestra que los procesos biológicos muestran una temperatura dependencia universal (TDU) (Gillooly et al. 2001b, Allen et al. 2002). Debido a que todos los organismos aeróbicos, desde unicelulares eucarióticos hasta plantas y vertebrados, se rigen por procesos bioquímicos similares, otras tasas como la frecuencia cardíaca, la tasa de desarrollo, o la tasa de evolución molecular varían con la masa y la temperatura. Mientras que la energía de activación a 0.65 eV (1eV=96.49kJ/mol) en un rango entre 0.06 y 0.7 eV independiente del grupo taxonómico o funcional de los organismos, el estado de desarrollo o metabolismo térmico (Brown et al. 2004, Gillooly et al. 2001a,b, 2002, 2004, 2007; West et al. 2001).

Esta simplificación de los procesos biológicos permite comparar entre diferentes especies e inferir que la tasa metabólica no solo influye sobre la historia de vida de los organismos, sino que escala hacia otros niveles de organización más amplios. Por lo tanto, la TME plantea que el metabolismo – y los mecanismos que lo afectan- explicarían las dinámicas poblacionales, ecosistémicas y macroecológicas de la biodiversidad.

A nivel individual, la TME plantea que la producción de biomasa y la tasa de crecimiento muestran la TDU. Organismos que poseen la misma masa corporal producen nueva biomasa en las mismas proporciones cuando operan a las mismas temperaturas corporales. Mientras que organismos a mayores temperaturas se desarrollan más rápido.

Consecuentemente, la suma de los desempeños individuales tiene un efecto sobre el crecimiento de la población, a través de la tasa de natalidad y mortalidad. Savage et al. (2004) propuso un modelo en el que el crecimiento exponencial (r_{max}) y la capacidad de carga (k) dependen de la tasa metabólica. Tanto la tasa de desarrollo –asociada a la natalidad- como la tasa de mortalidad mostraron pendientes entre los 0-60 y 0-70 que predice la TME (Savage et al. 2004). Estas relaciones explicarían porque la TME en organismos pequeños que operan a altas temperaturas muestran elevados valores de r_{max} y

a su vez tienen dinámicas ecológicas más rápidas que aquellos organismos grandes o que viven en lugares más fríos.

La materia y la energía fluyen estequiometricamente en los sistemas biológicos por lo que la relación entre la energía cinética y la energía química potencial tienen una influencia sobre la biodiversidad a través de la tasa metabólica. A este respecto, se podría especular sobre la relación de la tasa metabólica con la evolución de la vida. Las tasas de mutaciones y especiación muestran la misma temperatura dependencia que la tasa metabólica y si la riqueza está positivamente correlacionada con la especiación, entonces probablemente la TME sea relevante para explicar los patrones macroecológicos que muestra la biodiversidad (Allen et al. 2002, 2006 Gillooly et al. 2005, 2007)

La fisiología ecológica, la base de la TME

La TME es una teoría reduccionista que, basada en los principios de la cinética bioquímica y la agometría, propone que la temperatura y el tamaño corporal restringen la tasa metabólica de todos los organismos de forma similar (Gillooly et al., 2001b) y repercute sobre los patrones globales de biodiversidad. A diferencia de otras teorías propuestas sobre el tema, la TME ofrece una refutabilidad empírica, basada en el conocimiento de la fisiología de los organismos y su relación con la ecología. Por lo tanto, podemos esperar que el grupo de mayor diversidad conocida –los insectos- demuestre empíricamente las predicciones propuestas por la TME. Este objetivo se puede lograr conociendo cómo la masa y la temperatura, los factores primarios de la ecuación de la TME, afectan la fisiología ecológica de este grupo taxonómico.

Tras más de 100 años de investigación sobre la fisiología de los insectos, podemos generalizar sobre pocos grupos que están bien conocidos y entender porqué estos animales han logrado colonizar los más diversos ambientes, pues casi no existe lugar donde estos

animales no estén presentes. No obstante, la mayoría de las especies tiene áreas de distribución pequeñas -a escalas continentales- lo que podría indicar que los rangos de distribución geográfica están limitados a las interacciones específicas y los factores ambientales. Cabe señalar que para algunas especies, quizás los factores ambientales sean la variable que mejor explique su distribución (Chown y Nicolson 2004).

Dentro de los factores ambientales, la humedad y la temperatura ambiental, son factores ambientales muy importantes en la fisiología de los insectos. Ambos factores interactúan entre sí y siempre es necesario considerarlos juntos, para analizar la influencia del ambiente sobre los rasgos fisiológicos (Wigglesworth 1972). En su mayor parte, los insectos son animales ectotermos y su temperatura corporal es muy similar a la temperatura del ambiente. Por esta razón, la mayoría de las tasas fisiológicas dependen de la temperatura corporal –sin olvidar la humedad- y están relacionados con el ambiente donde se desarrollan (Heinrich 2011).

A pesar de ello, la evolución ha favorecido las más diversas estrategias fisiológicas en los insectos y aunque, no todos los repertorios son conocidos, los insectos presentan una plasticidad fenotípica y diferentes adaptaciones a las más adversas condiciones ambientales. En algunos insectos, los ambientes fríos favorecen la tasa metabólica y se piensa que un aumento en la temperatura podría favorecer el efecto contrario (Addo-Bediako, et al., 2003). En el mismo sentido, la capacidad de volar ha demostrado responder a una tasa metabólica diferente. En insectos voladores se cumple la ley de los $\frac{3}{4}$ de la masa corporal poniendo en entredicho la universalidad de este parámetro (Lighton et al. 2001, Addo-Bediako et al. 2002, Nivel y Scharlemann 2005).

Sobre este contexto, los insectos parecen contradecir cualquier universalidad sobre la fisiología del metabolismo. Sin embargo, el desarrollo de una visión a escalas macroecológicas de la fisiología nos permitiría evidenciar patrones comunes para un grupo

de organismos tan diverso que se base en todo el conocimiento adquirido en el campo durante el último siglo. Esto no significa que todo esté conocido, al contrario, plantea nuevos desafíos para intentar conocer la fisiología de la mayor cantidad de organismos posibles y así no hacer interpolaciones a partir del conocimiento de unos pocos (Chown y Nicolson 2004). Este conocimiento fisiológico podría ayudar a entender los patrones macroecológicos y las consecuencias de los cambios ambientales.

Hasta hace un par de décadas, la fisiología ha sido abordada desde un punto de vista evolutivo. Los efectos sobre la adecuación biológica han centrado la discusión de los rasgos fisiológicos en condiciones de laboratorio, estudios comparativos, fisiología molecular, flexibilidad fisiológica y las condiciones favorables para la selección natural (ver discusión de Addo-Bediako et al. 2003). Con respecto a la TME, se requiere conocer la fisiología de los organismos, si el punto es explicar la relación entre la tasa metabólica y la UTD y en los insectos aún queda mucho trabajo por hacer. Quizás las incongruencias que el grupo de los insectos plantea para respaldar o refutar la TME se deben al desconocimiento que aún tenemos sobre la biología individual de muchos grupos taxonómicos.

El origen de los patrones macroecológicos: TME y área de distribución.

Las áreas de distribución son la materia prima que permite reconocer patrones de la biodiversidad a escalas globales. La TME plantea que aquellos patrones se deben a la cinética enzimática y la estiquimetría, que establecen la relación entre masa corporal-temperatura de la tasa metabólica. Esta relación predice, por una correlación lineal, la energía de activación dentro de un rango de 0.60 y 0.07 eV. Esta energía es universal y tiene un efecto sobre diferentes niveles de organización: desde molecular hasta ecosistémico.

Aunque las dinámicas de las poblaciones y comunidades fueron discutidas por Brown et al. (2004) en función de la TME, la relación que se hace la teoría sobre los patrones globales de biodiversidad, supone que las distribuciones de los organismos son constantes y no cambian en el tiempo (Gillooly et al. 2007). Dicho esto, el supuesto de que la TME se relaciona con los patrones globales desconoce la relación de la fisiología y dinámicas ecológicas sobre el área de distribución.

La interacción entre el espacio geográfico que pertenece a la n-dimensionalidad de variables que moldean el nicho de una especie (*sensu* Hutchinson), determinan los límites impuestos por las barreras geográficas y el poder de dispersión de los organismos en su rango de distribución (Peterson et al. 2011) aunado a la TME. Tanto el espacio geográfico como el ecológico son dinámicos. El espacio ecológico está cambiando todo el tiempo de acuerdo a las dinámicas de la geografía local, el clima y el ambiente físico, y viceversa; aunque este último ocurre a escalas temporales mucho mayores (Jackson y Overpeck 2000). Consecuentemente, las especies responden moviéndose, en función de su plasticidad fenotípica o la adaptación, afectando la dinámica de la distribución en el tiempo y en el espacio de forma constante (Brown et al. 1996, Davis y Shaw 2001, Gaston 2003).

La distribución actual es el resultado de la respuesta de los organismos a los cambios del ambiente y de las capacidades de dispersión en espacio geográfico y ecológico (Chown y Nicolson, 2004). En este contexto, la TME podría explicar la distribución de los organismos pues, como hemos discutido, el metabolismo tendría un efecto sobre los patrones macroecológicos de riqueza y abundancia.

Si la TME muestra efectos sobre la ecología de las poblaciones como consecuencia de los desempeños individuales de los organismos, idealmente podríamos explicar las distribuciones y su vínculo con la tasa metabólica. La plasticidad fenotípica de las respuestas al ambiente ocurren cuando restringimos la tasa metabólica en cualquiera de los

factores primarios que la determinan: el tamaño corporal, la temperatura y la estequiometria (Brown et al. 2004).

Las poblaciones, o especies, aumentan o contraen sus distribuciones todo el tiempo, probablemente siguiendo su nicho ambiental, como respuesta a las condiciones cambiantes del ambiente (Davis y Shaw 2001, Pease et al. 1989). Sin embargo, los límites del área ocupada por una especie estarán restringidos por las condiciones ambientales en las cuales la especie logre adaptarse (Sexton et al 2009). Por esta razón, en los límites del rango geográfico, algunas especies presentan una baja adecuación e incluso, un crecimiento poblacional negativo (Griffith y Watson 2006). Si el crecimiento de una población y la tasa máxima de crecimiento exponencial (r_{max}) muestran una relación de dependencia con la masa y la temperatura (Brown et al., 2004), entonces la tasa metabólica es un factor relevante en la distribución de una especie, en ausencia de barreras geográficas.

Los factores ambientales, son el argumento más socorrido por la literatura para explicar los límites del rango geográfico (Sexton 2009). Sin embargo, algunos autores, han planteado que interferencia entre especies podría ser la causa que explique la distribución parapátrica en algunas especies con baja tasa de hibridación. Esto se explica porque una especie no logra invadir el espacio geográfico ocupado previamente por su competidor. De la misma forma, algunos competidores que se dispersan dentro de un mismo rango geográfico homogéneo ambientalmente, podrían alcanzar el equilibrio, no invadiendo las zonas ocupadas por su competidor (Levin 1974; Case et al. 2005, Goldberg y Lande 2006). Sin embargo, sabemos que el ambiente no es homogéneo y desde los experimentos clásicos de Park (1954) con escarabajos de la harina (*Tribolium confusum* y *T. castaneum*), la temperatura puede cambiar las condiciones de la competencia entre las especies. Es aquí donde la TME podría modificar el rango geográfico.

Otras relaciones ecológicas, como la tasa de parasitismo, tasa de ataques de los depredadores y la tasa de forrajeo, también muestran una relación con la temperatura. Por lo tanto, la teoría metabólica podría predecir el ritmo en el que estas relaciones ocurren y crecimiento de la población en función del metabolismo individual.

Por otra parte, la tasa metabólica individual es un determinante primario de la tasa evolutiva. Esta relación demostrada a través de cambios en la tasa de sustitución de nucleótidos en el genoma mitocondrial y nuclear (Gillooly, et al., 2004; Allen et al., 2006), y de las tasas de mutación que controlan la evolución de las proteínas (Gillooly et al. 2007) resultan en altas tasas de especiación que, parafraseando a Brown et al. (2004), infiere que “la Reina Roja corre rápido en ambientes calientes y organismos pequeños”, refiriéndose a la hipótesis de Van Valen (1973), donde las especies están en constante evolución para mantener su status en el ecosistema.

Bajo condiciones de una alta tasa de especiación, en una determinada zona geográfica, la competencia por los recursos aumenta (Case y Taper 2000, Case et al. 2005). Bajo el supuesto del conservadurismo de nicho, que plantea que especies filogenéticamente relacionadas también lo están en su nicho ecológico (Martínez-Meyer et al. 2004) y en algunos casos podría fragmentar el área de distribución. Las dinámicas poblacionales se vuelven más complejas entre mayor cantidad de especies exista y llevaría a desequilibrios en los límites de los rangos de distribución (Filin et al. 2008).

El destino de las especies, tras la especiación, es otro aspecto donde la TME podría explicar los patrones de biodiversidad global. Debido a que –en su forma más básica- las especies se dispersan desde su lugar de origen para colonizar nuevos lugares. Algunos grupos de organismo con una mejor capacidad de dispersión deberían tener una tasa metabólica débilmente relacionada con la temperatura, que aquellas pobremente dispersas (Latimer

2007). De esta forma, las especies podrían migrar al azar y explorar nuevas zonas para establecerse, dentro del rango de movilidad (Barve, 2011; Peterson et al. 2011), con la posibilidad de establecerse o extinguirse -Efecto Allen-. De la TME dependería la capacidad que estas nuevas poblaciones prosperen en las nuevas regiones conquistadas (Lewis y Kareiva 1993).

En resumen, la TME podría ser importante para determinar el área geográfica que ocupa una población o especie. Desde un hipotético centro de origen, hasta el ensamble de especies en que vive en una misma zona geográfica. Sin embargo, estos no son los únicos factores que afectan la distribución de los organismos y menos su historia biogeográfica. Los aspectos históricos, como el rol de la vicarianza en la especiación no podrían explicarse considerando las relaciones de la teoría metabólica en la ecología.

La TME, puesta a prueba por los insectos

Aunque el marco teórico y experimental es contradictorio en cuanto a la universalidad de la TME –incluso desde sus mismos proponentes (ver Hawkins et al., 2007 y Gillooly y Allen 2007)-, los datos que evalúan la teoría comprenden una amplia oferta de organismos a nivel global, tanto en ambientes acuáticos como terrestres. Estos datos permiten fundamentar la idea de que los patrones macroecológicos de la biodiversidad y las dinámicas evolutivas están ligados cinética enzimática y estequiometría y dependen de los mismos factores –la masa corporal y la temperatura (Allen et al. 2002, Brown et al. 2004, Gillooly y Allen 2007). Si esto es así, entonces podríamos esperar que el grupo de los insectos –grupo de animales que comprende el 70% de las especies conocidas (Hawksworth y Kalin-Arroyo 1995)- sea un exponente fidedigno de las predicciones que sustenta la TME (Irlich et al. 2009).

La TME propone que todos los organismos dependen de energías de activación similares – luego de ajustar por el tamaño del cuerpo y la temperatura- y podrían tener tasas de producción de biomasa similares, es decir, que organismos con la misma masa corporal y que operan a la misma temperatura, producen nueva biomasa a través de similares tasas de reproducción y crecimiento. Gillooly et al. (2001, 2005) utilizó insectos en su modelo que relaciona la masa corporal –corregida por la tasa metabólica en reposo- con la temperatura, observando que se ajustan a tasas de crecimiento y de evolución molecular similares. Por otra parte, Allen et al. (2002) sustentó que la teoría metabólica aplicada a los patrones globales de biodiversidad utilizando insectos dentro de un grupo de análisis que incluía otros invertebrados. Complementariamente, Brown et al. (2004) demostraron que la relación alométrica entre masa y temperatura para la producción de biomasa, se cumple para organismos desde eucariotas hasta vertebrados, entre ellos los insectos y está determinada por la temperatura y masa dependencia de la tasa metabólica.

Recientemente, la biología de los insectos sociales ha sido considerada dentro de la TME. Hou et al. 2010 y Gillooly et al. (2010) observaron que todo el metabolismo de las colonias de insectos sociales es similar a la dependencia de $M^{3/4}$ de los metabolismos individuales de los organismos que la componen. De la misma forma, los metabolismos individuales responden a la masa dependencia de toda la colonia. Incluso la supervivencia de la colonia –medida como un aproximado de la supervivencia de la reina- escala dependiente de la masa de la colonia en la misma proporción que la supervivencia individual lo hace en un único insecto.

Todo este respaldo a la TME que ofrecen los insectos demuestra que son un buen modelo para sustentar las predicciones de la TME –por el conocimiento que existe sobre su fisiología y las variables que componen la base de la ecuación de la TME. No obstante, existen quienes discrepan de la universalidad de esta teoría y contrastan los datos bajo el

amparo del mismo grupo de organismos. Por ejemplo, Irlich et al. (2009), analizaron la pendiente de la relación entre la temperatura-tasa metabólica y la relación temperatura-tasa de desarrollo en 506 especies de 101 familias de insectos. Ellos encontraron que el promedio de la energía de activación es de 0.62eV para la tasa metabólica –similar a la TME (0.65eV). Pero sólo el 31% de las especies cae dentro del rango propuesto de 0.6-0.7eV. Por otro lado, para la relación temperatura-tasa de desarrollo, la media de la energía de activación se ubicó en 0.68 eV, estadísticamente diferente a la TME. Además, sólo el 21% de los valores cayó dentro del rango de 0.6-0.7eV. Irlich et al (2009) también encontraron que las relaciones de las tasas metabólica y de desarrollo con la temperatura mostraron correlación con la latitud. Adicionalmente la relación entre la tasa de desarrollo con la temperatura, mostró estar influida por la estacionalidad de esta última variable. Este trabajo ofrece un pobre sustento a la TME y los autores consideran que se requiere más investigación para entender la relación de las tasas biológicas con la temperatura y así explicar los gradientes de biodiversidad.

Uno de los mayores críticos de la TME, Hawkins et al. (2007), demostraron que las pendientes de la relación entre riqueza y temperatura anual para una gran diversidad de organismos -entre ellos especies de Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Orthoptera- ofrece un soporte muy limitado para las predicciones de la TME. Él plantea que la teoría es un pobre predictor de los gradientes de diversidad. Aunque sí se sugiere que quizás a escalas más pequeñas, como los gradientes de montaña, podría existir una mayor relación entre riqueza-temperatura (Hawkins et al., 2007; Latimer 2007). Este efecto a menores escalas fue descartado –al menos en reptiles y anfibios- por McCain y Sanders (2010), quienes encontraron que solo el 6% y el 25% de sus datos -usando gradientes individuales y el total de gradientes, respectivamente- logran sustentar la relación entre los gradientes altitudinales y la temperatura ambiental. Incluso, en algunas regiones, donde las

temperaturas son elevadas, otros recursos, como la disponibilidad de agua, podrían controlar la riqueza (Latimer 2007; Irlich et al. 2009). Ellos plantean que la relación entre tasas biológicas-temperatura podría estar influenciada por la latitud y la variación estacional de la temperatura, aspectos que según hemos discutido, serían fundamentales en la fisiología de los insectos.

Hasta ahora, el carácter reduccionista de la TME está limitado a ciertos grupos de organismos, en contextos muy específicos. Esto lleva a cuestionar la universalidad del poder predictivo de la TME y de la temperatura como primera fuerza modeladora de los patrones macroecológicos. Se plantea que los proponentes de esta teoría desconocen la varianza en los diferentes grupos taxonómicos y la relación de los organismos con su ambiente, el comportamiento y la distribución e historia evolutiva (Niven y Scharlemann 2004; Clarke 2006; Hawkins 2007, Latimer 2007, Isaac y Carbone 2010, McCain y Sander 2010).

No obstante, la relación entre la temperatura y la tasa metabólica ofrece la oportunidad única de relacionar los aspectos ecológicos con el desempeño individual de los organismos y generan la necesidad de realizar, con una visión macrofisiológica, donde se investigue la variación de los rasgos fisiológicos sobre escalas temporales y geográficas mucho mayores.

La TME y el cambio climático: algunas ideas para terminar

El mundo se enfrenta a un ascenso rápido e inusual de temperatura. Este cambio afectará de forma inherente a todos los organismos, incluyendo (y quizás por mucho) a los organismos ectotermos. A este respecto las noticias para los insectos, no serán muy halagadoras ya que se cree muchas especies están en los umbrales superiores de tolerancia a las temperaturas. Esto supone que la tendencia hacia mayores temperaturas, dejará irremediamente a muchas especies a extinguirse. Parte la explicación puede radicar en que las TME de las

especies actuales no permita flexibilidad suficiente de adaptación a temperaturas más altas. Una noción importante es que incluso en las especies que toleren ambientes más cálidos, tendrán que competir con especies igualmente resistentes. Un ejemplo parece ocurrir en las libélulas *Hetaerina americana* y *H. vulnerata*, dos especies que usan los mismos sitios de apareamiento aunque a distintas altitudes (Rivas et al. 2016). Al parecer, la capacidad de tolerar ambientes fríos por *H. vulnerata* la pueden hacer restringirse a las zonas más frías porque en las cálidas, no es buena competidora contra *H. americana*. Conforme el planeta se vaya calentando, es probable que la distribución de *H. vulnerata* se restrinja quizás por su incapacidad a nivel de TME así como por la invasión de *H. americana* (Rivas et al. 2016). Cabe señalar que, hablando de áreas de distribución, las especies con áreas mayores serán menos impactadas (Bale et al. 2002) lo cual parece ser el caso de estas dos especies. También hay que señalar que incluso en aquellas especies con mayores capacidades termoregulatorias, esta capacidad se ve comprometida en cuanto se incrementa la altitud aun cuando la pérdida de calor a grandes altitudes es menor (Dillon et al. 2006). Esto sugiere que no necesariamente las zonas altas servirán de refugio a las especies que toleren el frío por mecanismos termoreguladores.

Existe un desconcierto de cómo los organismos de talla pequeña (es decir, los insectos) verán afectadas sus áreas de distribución en situaciones de cambio climático parte porque los modelos de distribución están terriblemente sesgados hacia animales de talla grande (Potter et al. 2013). Los animales de talla pequeña sufren más los microambientes, un aspecto que se deja de soslayo en los modelos de distribución. A este respecto tenemos muy poca información de las características y fluctuaciones de esos microclimas y, como se decía páginas antes, de la fisiología y TME de prácticamente todas las especies de insectos. Sin embargo, se tiene que admitir que al ritmo en que cambia el mundo, difícilmente entenderemos la fisiología térmica de los insectos y que los modelos siguen siendo una

herramienta para acercarse a modelar y/o predecir la supervivencia de estos animales. Por ejemplo, el caso más urgente es el de las especies en peligro de extinción (e.g. Cuevas-Yáñez et al. 2015). Estas especies a menudo tienen distribuciones restringidas y requieren conocer las áreas de distribución de forma urgente. Además, con tamaños poblacionales tan bajos, es prácticamente imposible plantearse estudios sobre TME o fisiología de la termorregulación.

Agradecimientos.

A los proyectos PAPIIT IN203115 y CONACyT “Nuevos e inesperados híbridos producto del cambio climático”. M. Rivas tuvo una beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Este escrito es parte de su tesis doctoral, como parte del Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Literatura citada

- Addo-Bediako, A., S. L. Chown y K. J. Gaston. 2003. Metabolic cold adaptation in arthropods: a smaller-scale perspective. *Functional Ecology* 17:562-572
- Addo-Bediako, A., S. L. Chown, y K. J. Gaston. 2002 Metabolic cold adaptation in insects: a large-scale perspective. *Functional Ecology* 16, 332-338.
- Allen, A. P., J. F. Gillooly, V. M. Savage, and J. H. Brown. 2006. Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 103:9130–9135.
- Allen, A. P., J. H. Brown, and J. F. Gillooly. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science* 297:1545–1548.
- Bale, J. S., Masters, G. J., Hodkinson, I. D., Awmack, C., Martjin Bezemer T., Brown, V. K., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J., Good, J. E. G., Harrington,

- R., Hartley, S., Jones, T. H., Lindroth, R. L., Press, M. C., Symrnidous, I., Watt, A. D., Whittaker, J. B. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8:1-16.
- Barve, N., V. Barve, A. Jiménez-Valverde, A. Lira-Noriega, S. P. Maher, A. T. Peterson, J. Soberón, and F. Villalobos. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222:1810-1819
- Brown, J. H., G. C. Stevens, D. M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:597–623
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage, and G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.
- Brown, J. H. y G. B. West. 2000. *Scaling in Biology*. Oxford University Press. Oxford.
- Case, T. J., R. D. Holt, M. A. McPeck, T. H. Keitt. 2005. The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos* 108:28–46.
- Case, T. J. y M. L. Taper. 2000. Interspecific competition, environmental gradients, gene flow, and the coevolution of species' borders. *Am. Nat.* 155:583–605
- Chown, S. L. y S. W. Nicolson. 2004a. *Insect Physiological Ecology, Mechanisms and Patterns*. Oxford University Press. Oxford.
- Cuevas-Yáñez, K., Rivas, M., Muñoz, J. y Córdoba-Aguilar, A. 2015. Conservation status assessment of *Paraphlebia* damselflies in Mexico. *Insect Conservation and Diversity* 8: 517-524.
- Davis, M. B. y R. S. Shaw. 2001. Range shifts and adaptive responses to quaternary climate change. *Science* 292:673–79.
- Dillon, M. E., Frazier, M. R., Dudley, R. 2006. Into thin air: physiology and evolution of alpine insects. *Integr. Comp. Biol.* 46: 49-61

- Filin, I., R. D. Holt, M. Barfield. 2008. The relation of density regulation to habitat specialization, evolution of a species' range, and the dynamics of biological invasions. *Am. Nat.* 172:233–47
- Gaston, K. J. 2003. *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford Univ. Press. 280 pp.
- Gillooly, J. F. C. Hou, M. Kaspari. 2010. Eusocial insects as superorganisms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 107:3634-3638
- Gillooly, J. F. y A. P. Allen. 2007. Linking global patterns in biodiversity to evolutionary dynamics using Metabolic Theory. *Ecology* 88(8):1980-1894.
- Gillooly, J. F., G. B. West, J. H. Brown. 2004. The rate of DNA evolution. Effects of body size and temperature on the molecular clock. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102:140-145.
- Gillooly, J. F., J. H. Brown, G. B. West, V. M. Savage y e. L. Charnov. 2002. Effects of size and temperatura on metabolic rate. *Science* 293:2248-2251.
- Gillooly, J. F., J. H. Brown, G. B. West, V. M. Savage, and E. L. Charnov. 2001a Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* 417:70-73.
- Gillooly, J. F., J. H. Brown, G. B. West, V. M. Savage y E. L. Charnov. 2001b. Effects of size and temperature on Metabolic rate. *Science* 293:2248-2251.
- Glazier, D. S. 2005. Beyond the '3/4-power law': variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals. *Biol. Rev.* 80:611-662.
- Goldberg, E. E. y R. Lande. 2006. Ecological and reproductive character displacement on an environmental gradient. *Evolution* 60:1344–57
- Griffith, T. M., Watson MA. 2006. Is evolution necessary for range expansion? Manipulating reproductive timing of a weedy annual transplanted beyond its range. *Am. Nat.* 167:153–64

- Hawkins, B. A., F. S. Alburquenque, M. B. Araújo, et al. 2007. A global evaluation of metabolic theory as an explanation for terrestrial species richness gradients. *Ecology* 88:1877–1888.
- Hawksworth, D. L., y M. T. Kalin-Arroyo. 1995. Magnitude and distribution of biodiversity. Pages 107–191 in V. H. Heywood and R. T. Watson, eds. *Global biodiversity assessment*. Cambridge University Press, New York.
- Heinrich, B. 2011. In Wolfgang Wieser (Ed.). 2010. *Effects of Temperature on Ectothermic Organisms*. Springer. Berlín.
- Hou, C., M. Kaspari, H. B. Vander Zanden, J. F. Gillooly. Energetic basis of colonial living in social insects. *Proc Natl Acad Sci USA* 2010; 107:3634-8.
- Irlich, U. M., J. S. Terblanche, T. M. Blackburn y L. Chown. 2009. Insect Rate-Temperature Relationships: Environmental variation and the Metabolic Theory of Ecology. *The American Naturalist* 174:819-835.
- Isaac, N. J. B. y C. Carbone. 2010. Why are metabolic scaling exponents so controversial? Quantifying variance and testing hypotheses. *Ecology Letters* 13:728-735.
- Jackson, S. T., and J. T. Overpeck. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* 26:194–220.
- Latimer, A. M. 2007. Geography and resource limitation complicate metabolism-based predictions of species richness. *Ecology* 88:1895–1898.
- Levin, S. A. 1974. Dispersion and population interactions. *Am. Nat.* 108:207–28
- Lewis, M.A. y P. Kareiva. 1993. Allee dynamics and the spread of invading organisms. *Theor. Popul. Biol.* 43:141–58.
- Lighton, J. R. B., P. H. Brownell, B. Joos y R. J. Turner. 2001 Low metabolic rate in scorpions: implications for population biomass and cannibalism. *J. Exp. Biol.* 204,

607–613.

- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson y W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography* 13:305–314.
- McCain, C. M., N. J. Sanders. 2010. Metabolic theory and elevational diversity of vertebrate ectotherms. *Ecology* 91(2):601-609.
- Nivel, J. E. y J. P. W. Scharlemann. Do insect metabolic rates at rest and during flight scale with body mass?. *Biology Letters* 1:346-349.
- Park, T. 1954. Experimental studies of interspecific competition II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Physiological zoology* 27:177-238.
- Peterson, A. T., J. Soberón, R. G. Pearson, et al. 2011. *Ecological Niches and Geographic Distribution*. Princeton University Press. Oxford.
- Potter, K. A., Woods, H. A., Pincebourde, S. 2013. Microclimatic challenges in global change biology. *Global Change Biology* 19: 2932-2939.
- Rivas, M., Martínez-Meyer, E., Muñoz, J. y Córdoba-Aguilar, A. 2016. Body temperature regulation is associated with climatic and geographical variables but not wing pigmentation in two rubyspot damselflies (Odonata: Calopterygidae). *Physiological Entomology* 41: 132-142.
- Savage, V. M., J. F. Gillooly, J. H. Brown, G. B. West, y E. L. Charnov. 2004. Effects of body size and temperature on population growth. *American Naturalist* 163: E429–E441.
- Sexton, J. P., P. J. McIntyre, A. L. Angert y K. J. Rice. 2009. Evolution and Ecology of Species Range Limits. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40:415–36
- Van Valen, L. M. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1:1-30.

West, G. B., J. H. Brown y B. J. Enquist The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organism. *Science* 284:1677-1679.

Wigglesworth V. B. 1972. *The principles of Insect Physiology*. Chapman and Hall. Londres.