



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**INSTITUTO DE ECOLOGÍA**  
**ECOLOGÍA**

**LÍMITES TÉRMICOS EN LIBÉLULAS EN HÁBITATS PERTURBADOS**

**TESIS**

**POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**

**How hot is deadly? Insect thermal limits in warm perturbed habitats**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**BIÓL. EDUARDO ULISES CASTILLO PÉREZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR**  
**INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. DANIEL MATIAS GONZÁLEZ TOKMAN**  
**INSTITUTO DE ECOLOGÍA AC.**

**DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDWOLD**  
**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS**  
**Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**CD. MX. , MAYO, 2021**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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**

**LÍMITES TÉRMICOS EN LIBÉLULAS EN HÁBITATS PERTURBADOS**

**TESIS**

**POR ARTÍCULO CIENTÍFICO**

**How hot is deadly? Insect thermal limits in warm perturbed habitats**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**BIÓL. EDUARDO ULISES CASTILLO PÉREZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR**  
**INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. DANIEL MATIAS GONZÁLEZ TOKMAN**  
**INSTITUTO DE ECOLOGÍA AC.**

**DR. JORGE ERNESTO SCHONDUBE FRIEDWOLD**  
**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS**  
**Y SUSTENTABILIDAD, UNAM**

**MÉXICO, CD. MX.**

**2021**

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA  
OFICIO CPCB/402/2021  
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C Ivonne Ramírez Wence  
Directora General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Biología Evolutiva del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de febrero de 2021 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de (Ecología) del estudiante CASTILLO PÉREZ EDUARDO ULISES con número de cuenta 310063115, por la modalidad de graduación de tesis por artículo científico titulado: "How hot is deadly? Insect thermal limits in warm perturbed habitats", que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título "LÍMITES TÉRMICOS EN LIBÉLULAS EN HÁBITATS PERTURBADOS", ambos realizados bajo la dirección del DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. FAUSTO ROBERTO MÉNDEZ DE LA CRUZ  
Vocal: DR. RODOLFO NOVELO GUTIÉRREZ  
Vocal: DRA. EK DEL VAL DE GORTARI  
Vocal: DR. ZENÓN CANO SANTANA  
Secretario: DR. DANIEL MATÍAS GONZÁLEZ TOKMAN

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

ATENTAMENTE  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 04 de mayo de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



## **Agradecimientos**

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM
- Al CONACYT por la beca otorgada para realizar mis estudios de maestría en el periodo 2019-2 —2021-1(CVU: 884064).
- Al proyecto PAPIIT-DGAPA IN206618 “Insectos mexicanos en peligro de extinción: patrones, causas y consecuencias”.
- A los miembros del comité tutor: Dr. Alejandro Córdoba Aguilar, Dr. Daniel Matías González Tokman, Dr. Jorge Ernesto Schondube Friedewold.

## **Agradecimientos a título personal**

- A la Universidad Nacional Autónoma de México, por ser mi segunda casa desde hace 11 años y la cual me ha permitido aprender y conocer a gente muy valiosa.
- Al Instituto de Ecología por ser un espacio donde he aprendido el valor de la investigación.
- A mi asesor Dr. Alex Córdoba por ser estar siempre al pendiente de mi formación como científico, por resolver mis dudas y por inspirarme a ser una mejor persona. Por apoyarme desde la primera vez que pisé el laboratorio.
- A los miembros de mi comité tutor Dr. Daniel González Tokman y Dr. Jorge Schondube por sus valiosas aportaciones a mi trabajo de investigación y por apoyarme con el equipo necesario para realizar mis experimentos.
- A los miembros del jurado Dr. Fausto Méndez de la Cruz, Dra. Ek del Val de Gortari, Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez, Dr. Daniel González Tokman y Dr. Zenón Cano Santa por sus valiosos comentarios y aportaciones al manuscrito.
- A Erika Rodríguez, por su apoyo en los trámites de titulación y por resolver las dudas surgidas durante mi estancia en el posgrado.
- A todo el personal del Posgrado de la UNAM por su apoyo en los trámites de obtención de beca, constancia de estudios y en el proceso de titulación.
- Al M. en C. Raúl Iván y al personal administrativo del Instituto de Ecología por su apoyo logístico.
- A todo el personal de la Estación de Biología de Chamela por su apoyo logístico y por estar siempre en la mejor disposición de ayudar.
- A mamá Lupe por los consejos, los chismes y por preparar la mejor comida de todo Chamela.
- A Maya Rocha, Edday Farfán, Elí Coronel y Monse San Miguel por apoyarme en mi primera salida de campo.
- A Catalina Suárez y Adri Carrasco por todo el apoyo en campo durante un mes, por ser mis amigas y por permitirme vivir tantas buenas aventuras durante nuestra estancia en Chamela. Sin ustedes este trabajo no hubiera podido lograrse, gracias por aguantarme.
- Al LECA por ser tan buenos biólogos, amigos y fuente infinita de chismes: Cata, Edday, Xavier, Monse, Iván, Angie, Alice, Anita y David.

- A Angela Nava, quien a pesar del tiempo y la distancia sigue enseñándome. Gracias por hacer que me enamorara de las libélulas.
- A Cornelio Bota y Juli Sandoval por recibirme en mi estancia en Xalapa. También a Andrea Ballén por acompañarme en el INECOL.
- A los PPs: Moyers, Drake, Angel, Vane, Yuli, Ana Karen y al Dany Baby por ser tan bohemios, perreadores y buenos amigos.
- A “La Familia”: Gabs, Maru, Vero y Nahui por brindarme su amistad después de tantos años, por su cariño y las múltiples risas.
- A la familia Almeida-Sarabia por hacerme sentir como un miembro más de su familia.
- A Ray, Brenda y Marina por ser tan buenos amigos y compañeros de muchas aventuras.
- A mi amiga Abril, por ser tan buena amiga y con quien siempre tengo carcajadas aseguradas. Por su cariño y confianza.
- A Lidia, por ser fuente de inspiración, por todo el apoyo, el amor y las risas. Por escucharme en todo momento y por hacerme feliz.
- A mis ex compañeros de la Facultad de Ciencias quienes aún después de no verlos los tengo siempre presentes “Las Divinas”, Sam, Santi y “Los Isras”.
- A Nisei por su amistad, sus consejos y los ratos de chisme.
- A mis ex compañeros de CCH quienes recuerdo con mucho cariño y de vez en cuando seguimos en contacto “Las Casbelitas”, Pichus y Uva.
- Al Colectivo Alebrijoso por tantos años de buenos ratos haciendo arte.
- A mis papás Lalo y Rocío por su amor, por siempre apoyarme, por ser mi mayor inspiración y por confiar en mí. Gracias a ustedes pude lograr ser esta persona.
- A mi hermano Atzin por su cariño y apoyo, por las risas y por ser la mejor compañía desde hace veinte años.
- A Karen, por ser como mi hermana, por su confianza, cariño y por escucharme siempre.
- A los tíos y primos Pérez por todo su apoyo desde que llegué a vivir solo a la CDMX.
- A mi abuelita Jovita, te recuerdo con mucho cariño.



***A mi abuelita Francisca por todo el cariño que nos dio. Todo tu trabajo rindió frutos,  
siempre te vamos a recordar.***

## Contenido

Resumen .....	1
Abstract .....	2
Introducción .....	3
Artículo científico “ <i>How hot is deadly? Insect thermal limits in warm perturbed habitats</i> ” ..	7
Abstract .....	7
Introduction.....	9
Materials and methods.....	11
Study site.....	11
Vegetation cover.....	12
Records of body and air temperatures.....	12
Analysis of thermographic photographs.....	13
Body mass.....	14
Statistical analyses .....	14
Results .....	15
Sites and air temperature .....	15
Thoracic temperature.....	15
Critical thermal maximum ( $CT_{max}$ ).....	15
Activity at ambient temperature according to site.....	16
Discussion .....	16
References .....	20
Tables and figures .....	29
Discusión .....	36
Conclusiones .....	41
Literatura citada .....	41

## Resumen

La perturbación ambiental por pérdida de la cobertura vegetal debida al cambio de uso de suelo conduce a aumentos de la temperatura ambiental que pueden ser letales para animales ectotermos. En el presente estudio, se compararon las temperaturas corporales de 26 especies de odonatos en función de: el tamaño corporal, el estado de conservación del hábitat ("conservado" y más frío vs "perturbado" y más cálido) y el suborden (Anisoptera vs Zygoptera), así como los límites térmicos en función del estado de conservación del hábitat en dos especies: *Argia pulla* y *Orthemis ferruginea*. Se predijo que las temperaturas corporales difieren entre los dos subórdenes basados en sus diferencias en el tamaño corporal y el estado de conservación del hábitat que ocupan. Asimismo, se predice que las poblaciones en sitios perturbados tienen un límite térmico crítico máximo ( $CT_{máx}$ ) más alto en comparación con las poblaciones de los sitios conservados. Este estudio se realizó en la costa oeste de México en una región tropical con altas temperaturas ambientales. Los anisópteros presentaron una temperatura corporal más alta que los zigópteros, pero no hubo diferencias entre los sitios. La temperatura corporal se relacionó positivamente con la temperatura ambiental. Esta relación también indicó que la temperatura corporal es más alta que la temperatura ambiental. *Argia pulla* (Zygoptera) tuvo límites térmicos más altos en el sitio perturbado, mientras que *O. ferruginea* (Anisoptera) mostró la tendencia opuesta. Los cambios microambientales aumentan la temperatura ambiental, quizás filtrando especies de insectos. Esto podría haber llevado a la extinción a varias especies de odonatos en el sitio de estudio, dejando solo las especies que pudieron aclimatarse. La aparente resiliencia de los odonatos al cambio de uso de suelo debe examinarse con más detalle, especialmente en especies pequeñas como las de los zigópteros, que parecen verse más fuertemente afectadas por cambios en la temperatura ambiental.

## Abstract

Disturbance (e.g. loss of plant cover) increases ambient temperature which can be lethal for ectotherm insects. We compared the thorax temperatures of 26 Odonate insects as a function of body size, habitat quality (“conserved” and cooler vs “perturbed” and warmer) and suborder (Anisoptera vs Zygoptera), as well as critical thermal maximum (*CT<sub>max</sub>*) and as a function of habitat quality in two species (*Argia pulla* (Zygoptera) and *Orthemis ferruginea* (Anisoptera)). We expected thorax temperatures to differ between suborders based on their differences in body size and habitat quality status, and that populations in perturbed sites would have higher critical thermal maximum compared to those in conserved sites. This study was done in a tropical region with high ambient temperatures. Anisopterans had a higher body temperature than zygopterans, with no difference between habitats. Thoracic and air temperature were positively related, yet body temperatures were higher than the ambient temperature. *Argia pulla* had higher *CT<sub>max</sub>* in the perturbed sites, while *O. ferruginea* showed the opposite trend. Microenvironmental changes increase the ambient temperature, perhaps filtering insect species. The apparent resilience of odonates to disturbance should be examined more closely, especially in small species like the zygopterans, which appear to be more strongly affected by ambient temperature.

## Introducción

Los disturbios son eventos que ocurren de manera discreta en el tiempo ya sea por causas naturales y/o humanas (Manson y Jardel, 2009), y modifican el estado, el ambiente físico o la estructura de un ecosistema, comunidad o población (White y Pickett, 1985). Dentro de los disturbios causados por los humanos, la del cambio de uso de suelo para la agricultura, ganadería, plantaciones e infraestructura, son la principal causa de la degradación ambiental actual de los ecosistemas terrestres y acuáticos (Allan et al., 2015; Castro et al., 2018; Rocha-Ortega et al., 2019).

Los disturbios alteran las condiciones abióticas en diversos grados dependiendo de la frecuencia, intensidad, extensión y tipo (Rykiel, 1985; Schowalter, 2012; White y Pickett, 1985). Un ejemplo de ello es la pérdida de cubierta vegetal. Uno de los efectos más inmediatos y documentados de este tipo de perturbaciones, es el aumento de la radiación solar directa y difusa en los bordes recién creados. Esto a menudo da lugar a microclimas más cálidos, más secos y más variables dentro de los parches remanentes (Laurance et al., 2002; Murcia, 1995; Tuff et al., 2016). Los cambios microclimáticos causados por la pérdida de cubierta vegetal tienen consecuencias para una multitud de organismos debido a que la temperatura es una de las condiciones ambientales más cruciales que moldean su adecuación (Angilletta, 2009). Por ejemplo, en el coleóptero *Ceroglossus chilensi* se ha registrado que la temperatura en los parches donde hubo pérdida de cubierta vegetal es superior a su temperatura corporal preferencial y de rendimiento fisiológico, medido como el tiempo que un escarabajo puede volver a su posición vertical normal después de ser colocado con las patas hacia arriba (Barahona-Segovia et al., 2019). Así, los efectos del cambio del paisaje pueden afectar la fisiología térmica de una gran cantidad de ectotermos como los insectos (e.g., Andrew et al., 2019; Piessens 2009; Ping et al., 2014).

En la actualidad, se ha registrado una disminución en la abundancia de muchas especies de ectotermos tales como los insectos (e.g., Wagner 2020). Se han propuesto diversas causas para explicar el declive en las poblaciones de los insectos entre las que destacan la pérdida de hábitat y el cambio climático (Hallmann et al., 2017; Loboda et al., 2018; van Klink et al., 2020). Sin embargo, una explicación poco explorada es la modificación de variables microclimáticas como responsables del aumento de la temperatura en sitios perturbados (González-Tokman et al., 2020). Esto tiene sentido ya que los insectos son altamente sensibles a la pérdida de cubierta vegetal (May, 1976; Remsburg et al., 2008) dada su limitada habilidad de regular su temperatura corporal por

encima y por debajo de la temperatura del ambiente (Alemu et al., 2017; González-Tokman et al., 2020; Schowalter, 2012). Así, evaluar el desempeño y las respuestas fisiológicas de los insectos ante temperaturas altas es clave para comprender sus respuestas individuales al estrés térmico (Andrew et al., 2013; Barahona-Segovia et al., 2019; Vasseur et al., 2014) y sus consecuencias poblacionales (González-Tokman et al., 2020).

La diferenciación de la biología térmica entre poblaciones puede ser debido a presiones selectivas divergentes en ambientes locales (Sinclair et al., 2012). Las curvas de desempeño térmico permiten identificar cómo la temperatura corporal influye en el desempeño o adecuación de un ectotermo (Sinclair et al., 2016). Por ejemplo, Liefting et al. (2009) encontraron que las poblaciones de *Drosophila serrata* de un sitio donde la temperatura es altamente variable, muestran una tasa de desarrollo más estable sobre un gradiente térmico que las poblaciones de un clima tropical estable.

Una forma de entender la respuesta al estrés térmico dado por las curvas de desempeño térmico son los límites térmicos críticos máximos ( $CT_{máx}$ ) y mínimos ( $CT_{mín}$ ) de supervivencia. Estos límites son los extremos térmicos que un organismo puede tolerar para sobrevivir (Lighton y Turner, 2004; Rezende et al., 2011). Los límites térmicos son tan determinantes en la vida de un animal, que pueden restringir los climas en los que las poblaciones pueden persistir (Calosi et al., 2010). Sin embargo, la tolerancia al calor se puede lograr por diferentes medios como la plasticidad fenotípica y la adaptación genética (Denlinger y Yocum, 1998; González-Tokman et al., 2020). La aclimatación térmica, un tipo de plasticidad fenotípica, puede ocurrir cuando la exposición prolongada a un aumento de temperatura provoca un cambio fisiológico en un organismo que aumenta el límite térmico máximo ( $CT_{máx}$ ) o la temperatura óptima de rendimiento (Rohr et al., 2018). La adaptación genética involucrada en la tolerancia al calor puede resultar potencialmente de mutaciones *de novo* o de variación genética permanente (Hoffmann y Willi, 2008) y puede ocurrir relativamente rápido, como en mosquitos *Chironomus riparius* criados a diferentes temperaturas (Foucault et al., 2018). Además, los resultados de Diamond et al. (2017) y Angilletta et al. (2007) sugieren que puede existir una rápida aclimatación térmica a ambientes modificados por urbanización, al encontrar que poblaciones de hormigas que habitan en zonas urbanas poseen mayores límites térmicos que las poblaciones que habitan en zonas rurales. Sin embargo, en la mayoría de las especies de insectos se desconoce su capacidad para aclimatarse o adaptarse a nuevas condiciones microclimáticas generadas por perturbaciones como la pérdida de cubierta vegetal.

Los límites térmicos de los insectos están relacionados con sus características fenotípicas como son el tamaño corporal (Rohr et al., 2018). El tamaño del cuerpo es una variable determinante porque el intercambio de calor es una función de la relación superficie/ volumen del cuerpo (Corbet y May, 2008). Por otro lado, la masa corporal tiene un fuerte efecto en el desempeño de los ectotermos en distintos climas (Sformo y Doak 2006) ya que una mayor masa se ha relacionado a una mayor tolerancia a las altas temperaturas (Bouchebti et al. 2014; Klockmann et al., 2017; Nielsen y Papaj 2015) y a una mayor habilidad de termorregulación (May, 1976; Sformo y Doak, 2006).

Los odonatos son un grupo de insectos con ciclo de vida complejo ideal para evaluar los efectos producidos por la pérdida de cubierta vegetal debido a que ellos dependen ampliamente de la temperatura Ambiental para realizar sus actividades diarias, y se han observado efectos de las altas temperaturas en su tamaño corporal, distribución y fenología (Hassall, 2015; Hassall et al., 2008). Por otra parte, entre sus dos subórdenes principales (Zygoptera y Anisoptera), existen rasgos conductuales y ecofisiológicos diferentes, lo cual puede determinar la respuesta de cada grupo ante cambios ambientales. Por ejemplo, los anisópteros se asocian a sitios soleados abiertos debido a su mayor tamaño y mayor eficiencia termorregulatoria (May 1976), mientras que los zigópteros (caballitos del diablo), están restringidos a áreas con cobertura y sombreado extenso del dosel, un tamaño corporal más pequeño y poco control sobre su temperatura corporal (Carvalho et al., 2013; da Silva Monteiro Júnior et al., 2013). Aun cuando se admite que los odonatos son relativamente resilientes ante grandes cambios en su hábitat (Rocha-Ortega et al., 2019), su supervivencia podría verse comprometida si el animal supera ciertos niveles térmicos (Rocha-Ortega et al., 2020). Sin embargo, se tienen muy pocos estudios experimentales sobre la relación entre cambios ambientales, temperatura y límites térmicos en odonatos. El estudio de estas variables puede aclarar la respuesta de los odonatos ante los profundos cambios ambientales inducidos por el hombre, y estos resultados pueden extrapolarse para entender las causas del declive de insectos en general.

En este estudio se evaluaron las temperaturas corporales y los límites térmicos máximos ( $CT_{máx}$ ) de forma experimental en comunidades de odonatos que habitan en sitios perturbados y conservados, en una localidad ambiente muy calurosa. Esta localidad se ubica en la costa del Pacífico en México y, al igual que muchas áreas del planeta, la vegetación original ha sufrido grandes cambios primordialmente por huracanes y cambio de uso de suelo (Lazos-Chavero et al., 2018). En primer lugar, se predice que habrá

diferencias en las temperaturas corporales entre ambos subórdenes a partir de sus diferencias en tamaño corporal y el tipo de sitio (“conservado” o “perturbado”). En segundo lugar, se predice que aquellas poblaciones de odonatos que habitan en sitios más cálidos a causa de la pérdida de cubierta vegetal tendrán mayores límites térmicos máximos ( $CT_{máx}$ ) y mayor actividad a altas temperaturas en comparación con sitios conservados.



## **Texto del artículo científico**

### **How hot is deadly? Insect thermal limits in warm perturbed habitats**

E. Ulises Castillo-Pérez<sup>1,2</sup>, Catalina M. Suárez-Tovar<sup>1,2</sup>, Daniel González-Tokman<sup>3</sup>, Jorge E. Schondube<sup>4</sup> & Alex Córdoba-Aguilar<sup>2\*</sup>

<sup>1</sup> Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, Coyoacán, 04510 México City, México

<sup>2</sup> Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-275, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 México City, México

<sup>3</sup> CONACyT, Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A.C, Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya, 91073 Xalapa, Veracruz, México

<sup>4</sup> Laboratorio de Ecología Funcional IIES, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia.

[\\*Correspondence to: acordoba@ieciologia.unam.mx](mailto:acordoba@ieciologia.unam.mx)

#### ABSTRACT

Disturbance (e.g. loss of plant cover) increases ambient temperature which can be lethal for ectotherm insects especially in hot places. We compared the thorax temperatures of 26 odonate insects as a function of body size, habitat quality (“conserved” and cooler vs “perturbed” and warmer) and suborder (Anisoptera vs Zygoptera), as well as critical thermal maximum (*CT<sub>max</sub>*) and as a function of habitat quality in *Argia pulla* (Zygoptera) and *Orthemis ferruginea* (Anisoptera). We expected thorax temperatures to differ between suborders based on their differences in body size and habitat quality status, and that populations in perturbed sites would have higher critical thermal maximum compared to those in conserved sites. This study was done in a tropical region with high ambient temperatures. Anisopterans had a higher body temperature than zygopterans, with no difference between habitats. Thoracic and air temperature were positively related, yet body temperatures were higher than the ambient temperature. *A. pulla* had higher *CT<sub>max</sub>* in the perturbed sites, while *O. ferruginea* showed the opposite trend. Microenvironmental changes increase the ambient temperature, perhaps filtering insect species. The apparent resilience of odonates to disturbance should be examined more closely, especially in small

species like the zygopterans, which appear to be more strongly affected by ambient temperature.

**Key words:** Disturbance, critical thermal maximum, tropics, survival, Odonata

**Data accessibility statement:** authors agree upon archiving the data after the manuscript is accepted

## Introduction

Disturbances are events that occur at a discrete moment due to natural and/or human causes that modify the state, physical environment, or structure of an ecosystem, community or population (White and Pickett, 1985; Manson and Jardel, 2009). Among disturbances caused by humans, land use change for agriculture or infrastructure is currently the main driver of environmental degradation in terrestrial and aquatic ecosystems (Allan et al., 2015; Castro et al., 2018). This type of disturbance alters abiotic conditions to differing degrees depending on the frequency, intensity and affected area (Rykiel, 1985; Schowalter, 2012; White and Pickett, 1985), being the loss of vegetation cover one example.

One of the most immediate and well-documented effects of loss of vegetation cover is the increase in direct and diffuse solar radiation at the newly generated edges (Royer et al., 2011). This environmental change often leads to warmer, drier, and more variable microclimates within the remaining patches (Laurance et al., 2002; Murcia, 1995; Tuff et al., 2016). A loss of vegetation cover also brings about a number of consequences for a variety of organisms given that temperature is one of the most crucial environmental conditions shaping organisms' fitness (Angilletta, 2009). Examples of such affected organisms are insects (May, 1976; Remsburg et al., 2008; Samways and Sharratt, 2010) due to its limited ability to shift their body temperature above or below the ambient temperature (Alemu et al., 2017; González-Tokman et al., 2020; Schowalter, 2012). One case is that of the coleopteran *Ceroglossus chilensi*. The temperatures recorded in patches where vegetation cover has been removed, are above this species' physiological performance temperature (Barahona-Segovia et al., 2019).

Divergent selective pressures in local environments can result in the differentiation of thermal biology among populations (Sinclair et al., 2012). One way to illustrate such differentiation, the thermal performance curves show how body temperature influences an ectotherm's performance or fitness (Sinclair et al., 2016). For example, Liefting et al. (2009) found that populations of *Drosophila serrata* from a temperate climate where temperature is highly variable, had a more stable development rate over a thermal gradient than populations from a stable tropical climate. One way of understanding the thermal stress response given by thermal performance curves are the critical thermal maximum ( $CT_{max}$ ) and minimum ( $CT_{min}$ ). These limits are the thermal extremes that an organism can tolerate (Lighton and Turner, 2004; Rezende et al., 2011). Thermal limits are so determinant in animals' lives that they limit the climates in which populations can persist (Calosi et al.,

2010). Even so, mechanisms such as phenotypic plasticity and genetic adaptation can allow heat tolerance (Denlinger and Yocum, 1998; González-Tokman et al., 2020). Thermal acclimation, a type of phenotypic plasticity, can occur when prolonged exposure to increasing temperatures leads to a physiological change in an organism that increases its  $CT_{max}$  or performance optima (Rohr et al., 2018). Moreover, results from different studies have indicated that there can be rapid thermal acclimation by insects to human-driven environments (Diamond et al. 2017; Angilletta et al. 2007).

A decrease in insect abundance and/or richness has been recorded in recent decades (e.g., van Klink et al., 2020). Different explanations have been proposed for such phenomenon, from which habitat loss and climate change emerge prominently (Hallmann et al., 2017; Loboda et al., 2018; van Klink et al., 2020). However, a less explored explanation is that of modification of microclimatic variables particularly increased temperatures in disturbed sites following loss of vegetation cover (González-Tokman et al., 2020). Evaluating insects' performance and physiological responses to high temperatures is key to understanding their individual responses to thermal stress (Andrew et al., 2013; Barahona-Segovia et al., 2019; Vasseur et al., 2014) and population consequences (González-Tokman et al., 2020). However, the ability/inability to acclimate or adapt to new microclimate conditions generated by disturbance like loss of vegetative cover of most insects is unknown.

Odonate insects are an ideal system to evaluate the effects of high temperatures produced by loss of vegetation cover since they depend strongly on ambient temperature to carry out their daily activities, and there are observed effects of high temperatures on their body size, distribution, and phenology (Hassall, 2015; Hassall et al., 2008). Odonates are top predators in both aquatic and terrestrial ecosystems. In these insects, there are behavioral and ecophysiological differences between the two main suborders, Anisoptera (dragonflies) and Zygoptera (damselflies), that may determine a distinct response of each group to environmental changes. For example, while anisopterans are associated with open, sunny sites due to their larger body size and mass, and better thermoregulatory ability (May, 1976), zygopterans are restricted to areas with extensive vegetation cover and canopy shade, due to their smaller body size and mass, and reduced control over their body temperature (Carvalho et al., 2013; da Silva Monteiro Júnior et al., 2013). The link between body size and mass, and thermoregulation ability in these two suborders is not surprising as the thermal limits are related to body size and mass in insects in general (Rohr et al., 2018).

This is because while heat exchange is a function of the surface area-to-volume ratio of the body (Corbet and May, 2008), body mass is positively related to increased tolerance to high temperatures (Bouchebti et al., 2014; Klockmann et al., 2017; Nielsen and Papaj, 2015) and, thus, better thermoregulatory ability (May, 1976; Sformo and Doak, 2006). Although odonates have been considered relatively resilient to dramatic habitat modifications, for example, land use change (Rocha-Ortega et al., 2019), their survival could be compromised if their thermal thresholds are surpassed (Rocha-Ortega et al., 2020). However, there are no experimental studies of a direct link between human-driven environmental changes, temperature, and thermal limits in these animals. Disentangling these relations could clarify not just the responses of odonates to human-induced environmental change but one can also learn about the causes of declines in abundance and/or richness of insects in general.

In this study, we experimentally evaluated the body temperatures and  $CT_{max}$  of odonates inhabiting perturbed and conserved sites in a very hot environment. This environment is located on the Pacific coast of Mexico, and as many areas on the planet, the original vegetation has undergone drastic changes, mostly due to hurricanes and land use change (Lazos-Chavero et al., 2018). First, we predicted that body temperature would differ between the two suborders due to their differences in body size and mass and between the type of site (“conserved” or “perturbed”). And secondly, we predicted that the populations of odonates inhabiting hotter sites due to the loss of vegetation cover would have a higher  $CT_{max}$  and be more active at higher daily ambient temperatures than those in conserved sites. While for the first prediction we used data from an entire odonate community, for the second prediction our data were gathered from one anisopteran and one zygopteran population.

## **Materials and methods**

### *Study site*

We carried out this study in the Chamela-Cuixmala region. Land use in this area has been transformed by human activity, mainly agricultural and livestock production (Villa-Galaviz et al., 2012). Consequently, the region is currently a mosaic of intact original vegetation, agricultural fields, and secondary forest in varying stages of succession (Sánchez-Azofeifa et al., 2009). The vegetation in the region is tropical deciduous forest, and the climate is subhumid warm tropical, with a marked dry season from November through June (Martínez-Ibarra et al., 2010). The average annual rainfall is 748 mm, though

there is wide variation from year to year (from 453 to 1393mm). The maximum temperature in the region is 37°C (Flores-Casas and Ortega-Huerta, 2019; IBUNAM, 2019).

Our work was carried out at eight sites with different percentages of vegetative cover due to anthropogenic disturbance located in the municipalities of La Huerta, Villa Purificación and Tomatlán, Jalisco, Mexico (see table 1). Sites that had an apparent anthropogenic forest cover modification (e.g. houses and livestock and agricultural plots) were categorized as perturbed.

### *Vegetation cover*

To estimate the percent of vegetation cover at the study sites, we used a Landsat 8 satellite image downloaded from the USGS online server (United States Geological Survey; <https://earthexplorer.usgs.gov>). The image location was path 30, row 46 and was June 2019 (the beginning of the rainy season in the region) with  $\leq 10\%$  cloud cover to ensure a high-quality image. We did a semi-automated classification procedure with the program CLASlite 3.3®, assigning two classes: forest cover and non-forest cover. When we had masked data, that is, spatial data that could not be determined due to clouds or terrain relief, we analyzed the image visually in QGIS 3.14®. We processed the image obtained from CLASlite 3.3® in QGIS 3.14® to obtain the percentages of forest versus non-forest cover. We were then able to differentiate sites as “conserved” and “perturbed” (six for each category) whereby the perturbed sites had a vegetation cover of  $\leq 40\%$ .

### *Records of body and air temperatures*

Between September 6 and October 5, 2019, we recorded the body temperature of 390 adult individuals of 26 species of odonates in the conserved and perturbed sites (Table 2). We did this between 09 00 and 14 00 h, which corresponds to the hours of maximum activity in these animals (all authors, personal observations). To determine the individuals' body temperature, we captured them using an entomological net while they were perched or in flight. After capture, we held individuals by the wings with a set of metal forceps and took three thermographic photographs with a FLIR® model E6 camera. The resolution was of 160 x 120 pixels with a spectral range of 7.5 -13  $\mu\text{m}$  and a thermal sensitivity of  $<60$  mK at 30°C. To ensure accuracy, the camera was calibrated using the standard calibration service provided by FLIR®. To avoid heat exchange between the observer and the

organism, we took the photographs within 5 seconds of gripping the wings with the forceps, while avoiding exposing individuals to direct solar radiation when the photo was taken. We also recorded air temperature at the time of capture using a Fluke® thermometer. Once these data were stored in the memory of the thermographic camera, individuals were marked on the right forewing with a fin tip marker to avoid multiple measurements of the same individual and were released to the same site where they were captured. We measured total body length (from tip of head to tip of abdomen) as a measure of body size (Johansson et al., 2005) using a Lion Tools® digital caliper ( $\pm 0.05$  mm).

#### *Analysis of thermographic photographs*

Because the thorax is the warmest tagma of odonates (Polcyn, 1994), we used FLIR Tools® software to obtain the temperatures of the synthorax (1 mm of perimeter) from three thermographic photographs of each individual. The average of these three temperatures were used as the thoracic temperature.

#### *Recording of $CT_{max}$*

Between September 6 and October 5, 2019, between 1200 and 1400 h, we collected 107 young adult odonates, distinguishing teneral (recently emerged) individuals, of 12 species (Table 3) in accordance with collection license established by Mexican laws (SEMARNAT collection license: 09/K4-0514/02/14). Each animal was placed individually in a 5–15 mL centrifuge tube, depending on the size of the individual. Then, they were transported to the Chamela Biological Station premises to measure their heat tolerance. For this measure we used a MyBlock™ mini dry bath that was programmed with an initial temperature of 35 °C and an increasing temperature of 1°C every 30 min. We recorded the survival of individuals every 30 min until they reached their  $CT_{max}$ . Our criterion to determine that an individual had reached its thermal limit was that it no longer moved in response to carefully applying a tactile stimulus using fine forceps for 10 seconds. All observations were carried out by the same person, who was blind to the origin of the individuals (perturbed or conserved site). Transportation time between the collection site and the experiment onset was between 30 and 60 min. After dead, individuals were preserved in 70% alcohol. Note, however, that given that most recorded animals were from *Orthemis ferruginea* (Anisoptera) and *Argia pulla* (Zygoptera), these were the only two species we used for the analysis. The

use of these two species was also due to them being the most common and abundant in both site types.

### *Body mass*

We obtained the dry mass of individuals used in the critical thermal maximum experiment. To measure dry mass, the samples were dried in a BG™ incubation oven at 43°C for 4 days. Once dehydrated, their mass ( $\pm 0.0002$  g) was measured with a Scientech™ balance.

### *Activity in *O. ferruginea* and *A. pulla* according to ambient temperature and site*

From September 6 and October 5, 2019, and between 09 00 and 14 00 h, we recorded the probability that either *O. ferruginea* and *A. pulla* were active according to the ambient temperature and site (conserved or perturbed). We walked along the shoreline of all aquatic bodies and whenever we found a flying individual of either species, we captured it using an entomological net. We recorded the frequency of either species being caught, the air temperature at the time of capture using a Fluke® thermometer, and the type of site. After each animal was recorded, it was marked (placing a black ink dot on the left, forewing) to avoid using the same animal for later recordings.

### **Statistical analyses**

We analyzed thoracic temperature of individuals in the field using a mixed model (GLMM). The model initially included the effect of habitat type, ambient temperature, suborder, and body size, as well as second- and third-degree interactions among habitat type, suborder, and ambient temperature. In that model, collection site and species were included as random effects. The global model was reduced using likelihood ratio tests, eliminating terms that did not increase model fit. At the end, only effects that increased the support for the model were included (Table 4). To analyze air temperature, we constructed a mixed model. The model considered the effect of habitat type (“perturbed” or “conserved”) on the air temperature. The collection site was included as a random effect. To analyze  $CT_{max}$  from both sites and species (*O. ferruginea* and *A. pulla*), we constructed a mixed model. Initially, the model considered the effect of species, habitat type, mass, air temperature, and thoracic temperature and the second- and third-degree interactions among species, habitat type, and mass. In these analyses, collection site was included as a random



effect. The global model was reduced using likelihood ratio tests. The final model included only effects that increased the model support. Prior analyses verified the homogeneity of variance using Fligner-Killen tests. To determine the relationship between flying activity and daily ambient temperatures in *O. ferruginea* and *A. pulla*, according to conserved and perturbed sites, we used generalized additive models (GAMs) by setting a Poisson distribution. In these models, we used the frequency of flying activities as the response variable, while temperature and type of site (conserved or perturbed) were set as predictor variables. All models were validated visually using graphs of theoretical quantiles versus standardized residuals (Normal Q-Q plot) and residuals versus fitted values.

All analyses were carried out in R version 3.2.2 (R Core Team, 2018). The R package *nlme* (Pinheiro et al., 2020) was used in GLMM models in accordance with Zuur et al. (2009). The package *mgcv* (Wood, 2017) was used in GAM models in accordance with (Wood et al., 2016).

## Results

### *Sites and air temperature*

The perturbed sites had air temperatures that were significantly higher than conserved sites ( $t = 2.00$ ,  $df = 381$ ,  $p = 0.046$ ; Figure 1).

### *Thoracic temperature*

We found significant effects of air temperature and suborder on thoracic temperature, while body size had a marginally significant effect (Table 3). As we predicted, anisopterans had a higher thoracic temperature than zygopterans (Figure 2). However, there were no differences in thoracic temperature between perturbed and conserved sites. The positive relationship between air temperature and thoracic temperature for both suborders is shown in Figure 3.

### *Critical thermal maximum ( $CT_{max}$ )*

We found a significant effect of the interaction between species and habitat type and habitat type and body mass on  $CT_{max}$  for *O. ferruginea* and *A. pulla* (Table 5). Individuals'  $CT_{max}$  of the species that were not included in this analysis are summarized in Table 3. As predicted, *A. pulla* had higher thermal limits in perturbed sites. However, we found the opposite effect for *O. ferruginea* (Figure 4).

The interaction between habitat type and mass had a marginally significant effect on individuals'  $CT_{max}$  (Figure 5). In conserved sites, there was a negative relationship, while in perturbed sites, this relationship was positive for both species (Figure 5). Body temperature, ambient temperature, and mass did not affect  $CT_{max}$  in either species.

#### *Activity at ambient temperature according to site*

GAMs showed for *O. ferruginea*, there were differences in flying activity across temperatures in perturbed sites ( $\chi^2 = 14.92$ ,  $p < 0.001$ ) but not in conserved sites ( $\chi^2 = 12.82$ ,  $p = 0.09$ ). Yet for both sites, individuals showed no differences at higher temperatures ( $z = 1.46$ ,  $p = 0.14$ ). For *A. pulla* there were differences in flying activity across temperatures in perturbed sites ( $\chi^2 = 18.02$ ,  $p < 0.001$ ), but not in conserved sites ( $\chi^2 = 7.22$ ,  $p = 0.20$ ). According to this, individuals from perturbed sites were more likely to be active at higher temperatures ( $z = 3.82$ ,  $p < 0.001$ ). Conversely, beyond 35 °C *A. pulla* showed no activity while *O. ferruginea* still did.

## **Discussion**

Thoracic temperature differs between suborders and one of the species analyzed, *A. pulla*, fulfilled our prediction of higher  $CT_{max}$  and activity in warmer perturbed sites. In addition, we found a strong relationship between thoracic temperature and air temperature, which is consistent with studies in other odonates (Corbet, 1999; Corbet and May, 2008). The differences in thoracic temperature between suborders could be explained by the physiological thermoregulation properties of each suborder. Depending on the type of thermoregulation that odonates use and how much they spend their time flying, they can be categorized as “fliers” or “perchers”. Following this rationale, while anisopterans can use either of these strategies, zygopterans are mostly perchers (Corbet, 1980). Flight plays an important role in generating thoracic heat. In this case, anisopterans are constantly flying while zygopterans are not (Corbet and May, 2008). In this latter suborder, heat gained from flight is considered trivial (Tsubaki et al., 2010) so that their body temperature depends strongly on ambient temperature. Also, the fact that zygopterans have a small size which implies a high surface area-to-volume ratio, means that they are relatively poorly insulated (Sformo and Doak, 2006), and from here their labelling of being thermal conformers (Corbet and May, 2008; Júnior et al., 2015; May, 1976). Accordingly, we found a marginally significant relationship between body size and thoracic temperature. However, air

temperature and suborder were better predictors of thoracic temperature in our model, meaning that larger odonates did not necessarily have higher temperatures.

Loss of vegetation cover leads to changes in microclimatic conditions (Laurance et al., 2002; Tuff et al., 2016; reviewed by Oliveira-Junior and Juen, 2019) including the intensity of light, humidity and wind speed. Consistent with this, we found that average air temperature is about 1°C higher in perturbed than conserved sites. Although we did not find an effect of perturbation on thoracic temperature, thoracic temperatures in both suborders were generally higher and never lower than air temperature (figure 4). This could indicate that odonates have a reduced ability to maintain their temperature below ambient temperature. Thus, higher temperatures in sites with loss of vegetation cover could have negative consequences for odonates, especially those that have been described to have lower tolerance, like the zygopteran (da Silva Monteiro Júnior et al., 2013; Remsburg et al., 2008; Samways and Sharratt, 2010). Moreover, it has been demonstrated that ectothermic insects can also acclimatize to temperature, such that previous exposure to high temperature can increase their  $CT_{max}$  (Coutts et al., 2016; Diamond et al., 2017; Hoffmann et al., 2013; Rohr et al., 2018). Regarding this and opposite to our predictions, in the anisopteran *O. ferruginea*,  $CT_{max}$  was slightly lower in disturbed habitats and individuals from disturbed and conserved sites showed the same flying activity at higher temperatures. In contrast, in the zygopteran *A. pulla*,  $CT_{max}$  was higher in perturbed sites and individuals from disturbed sites had higher activity at higher temperatures. We have two explanations for the contrasting results of both species: 1)  $CT_{max}$  is only a plastic trait for small zygopterans given their low dispersal and thermoregulation capacity, 2) the differences in  $CT_{max}$  are affected by patterns of activity characteristic to each suborder in perturbed sites. A study including more species and at a larger scale is necessary to determine whether odonates' ability to acclimate to new conditions (e.g. by modifying their  $CT_{max}$ ), is related to their suborder and/or behavior (e.g. flier/percher, territorial/non-territorial).

Our study zone has been subject to intense management and land use change over the past 50 years, as well as meteorological disasters. In relation to this, while zygopteran diversity decreases with habitat disturbance, anisopteran show the opposite pattern, which has been explained by the ability to tolerate high ambient temperatures in open areas by the latter animals (Carvalho et al., 2013; Corbet, 1999; Oliveira-Junior and Juen, 2019). Possibly this anisopteran "property" can actually apply to *A. pulla*, in perturbed sites: being able to tolerate high temperatures in open, disturbed areas. As a matter of fact, such link between

small size and thermal properties has been described for dung beetles, whereby small diurnal species with very low endothermy are able to exploit open deforested habitats (Giménez-Gómez et al., 2020). Also, a higher thermal tolerance could allow individuals of *A. pulla* living in disturbed sites to be active at high temperatures, as we found in our study. An alternative explanation of our results is the climate variability hypothesis, which predicts that species in habitats with more variable temperatures could inhabit wider geographic ranges than tropical organisms, which suggests a positive relationship between thermal tolerance range and the degree of climate variability experienced by taxa with increasing latitude (Gutiérrez-Pesquera et al., 2016). Regarding this, *O. ferruginea* and *A. pulla* are distributed over much of the American continent (Esquivel, 2006; Paulson, 1998), such that the climate variability prediction is fulfilled by *A. pulla* which is not the case for *O. ferruginea*.

Tolerance to high temperatures is dependent on body size in some insects (eg., Baudier et al. 2015; Klockmann et al. 2017), which we corroborated marginally for both species in perturbed sites. It has been suggested that the reduced surface area-to-volume ratio in larger animals reduces water loss, which could be key to withstand high temperatures, since dehydration is an important determinant in the survival of heat stress in very warm sites (Addo-Bediako et al., 2001; Chown et al., 2011; Klockmann et al., 2017). There is little empirical evidence of the effect of mass on thermal tolerance among anisopterans and zygopterans, although May (1976) did not find evidence of a relation between body size and heat tolerance among members of the family Libellulidae, to which *O. ferruginea* belongs. Rohr et al. (2018) have hypothesized that acclimation capacity increases with body size among small ectotherms which could be the case for *A. pulla*.

As mentioned before, our study site is located in a region with extreme conditions: high temperatures, long periods of drought, and some perturbed areas (García-Oliva et al., 2002). These abiotic and biotic conditions generate, among other sources of stress, an enormous thermal challenge for odonates and other ectothermic organisms. In relation to this, Polcyn (1994) suggested that desert anisopterans are adapted to high temperatures, such that they have higher  $CT_{max}$  than populations that inhabit cooler climates. This could suggest some plasticity of species in very warm climates to tolerate perturbed habitats. This could be tested by comparing ranges of tolerance to high temperatures between species from warm environments versus those from temperate or cold climates. An interesting situation in our study site is the marked seasonality with respect to water availability and ambient temperature (García and Cabrera-Reyes, 2008). We thus hypothesize that there

may be differences in thermal limits between seasons, as occurs in other insects, such as the ant *Solenopsis invicta*, in which individuals evaluated in the end of summer had higher  $CT_{max}$  compared to those evaluated in March and December (Bujan et al., 2020). Actually, *Hetaerina americana*, a zygopteran species present in our study site, varies in its thermal limits between seasons (L., Isarrarás-Hernández, *unpublished data*). It has also been documented that traits that may be related to tolerance to high temperatures at the individual level, such as body size and condition, levels of proteins, carbohydrates, and glycogen can be affected by season in odonates (Castaños et al., 2017; Wonglersak et al., 2020). These relations are worth being investigated in the future.

Finally, there has been much recent attention to the decreasing patterns of insect abundance and richness, being anthropogenic perturbation the main cause (Forister et al., 2019; Grubisic et al., 2018; Leather, 2018; Wagner, 2020). Although in general odonates are resilient to disturbances such as land use change (e.g., Rocha-Ortega et al., 2020, 2019), the new microclimate conditions generated by disturbance can have consequences for these and other insects. Thus, determining the thermal limits of insects could be key to understanding which insects are most vulnerable to environmental change (González-Tokman et al. 2020). Conversely, such information could also help to explain the survival of insect species that, rather than reducing in number, colonize new habitats created by anthropogenic disturbance.

## **Acknowledgements**

This article is a requirement to obtain the master's degree in Biological Sciences, in the field of Ecology of the Posgrado en Ciencias Biológicas at Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Authors thank the Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM) as well as CONACYT for scholarship to EUC-P. We thank to A. Carrasco-Salgado, E. Farfán-Beltrán, M. San Miguel-Rodríguez, M. Rocha-Ortega, H. Coronel-Arellano and Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve administrative staff and workers for the technical assistance. All authors state that there is no conflict of interests.

## **Funding**

This work was possible thanks to financing from the grant PAPIIT IN206618.

## Authors' contributions

AC-A, EUC-P, DG-T and JES conceived the ideas and designed methodology; EUC-P and CMS-T collected the data; EUC-P and DG-T analyzed the data; EUC-P, JES, AC-A and DG-T led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

## References

- Addo-Bediako, A., Chown, S.L., Gaston, K.J., 2001. Revisiting water loss in insects: a large scale view. *J Insect Physiol* 47, 1377–1388.  
[https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00128-7](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00128-7)
- Alemu, T., Alemneh, T., Pertoldi, C., Ambelu, A., Bahrndorff, S., 2017. Costs and benefits of heat and cold hardening in a soil arthropod. *Biol J Linn Soc* 122, 765–773.  
<https://doi.org/10.1093/biolinnean/blx092>
- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., Böhm, S., Grassein, F., Hölzel, N., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Morris, E.K., Oelmann, Y., Prati, D., Renner, S.C., Rillig, M.C., Schaefer, M., Schloter, M., Schmitt, B., Schöning, I., Schrupf, M., Solly, E., Sorkau, E., Steckel, J., Steffen-Dewenter, I., Stempfhuber, B., Tschapka, M., Weiner, C.N., Weisser, W.W., Werner, M., Westphal, C., Wilcke, W., Fischer, M., 2015. Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecol Lett* 18, 834–843.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12469>
- Andrew, N.R., Hart, R.A., Jung, M.-P., Hemmings, Z., Terblanche, J.S., 2013. Can temperate insects take the heat? A case study of the physiological and behavioural responses in a common ant, *Iridomyrmex purpureus* (Formicidae), with potential climate change. *J Insect Physiol* 59, 870–880.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2013.06.003>
- Andrew, N.R., Miller, C., Hall, G., Hemmings, Z., Oliver, I., 2019. Aridity and land use negatively influence a dominant species' upper critical thermal limits. *PeerJ* 2019, 1–20. <https://doi.org/10.7717/peerj.6252>
- Angilletta, M.J., 2009. Thermal adaptation: A theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press, New York. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198570875.001.1>

- Angilletta, M.J., Wilson, R.S., Niehaus, A.C., Sears, M.W., Navas, C.A., Ribeiro, P.L., 2007. Urban physiology: City ants possess high heat tolerance. *PLoS One* 2. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000258>
- Barahona-Segovia, R.M., Crespin, S.J., Grez, A.A., Veloso, C., 2019. Anthropogenic thermal gradient in managed landscapes determines physiological performance and explains the edge-biased distribution of ectothermic arthropods. *For Ecol Manage* 440, 147–157. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.03.018>
- Baudier, K.M., Mudd, A.E., Erickson, S.C., O'Donnell, S., 2015. Microhabitat and body size effects on heat tolerance: Implications for responses to climate change (army ants: Formicidae, Ecitoninae). *J Anim Ecol* 84, 1322–1330. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12388>
- Bouchebti, S., Jost, C., Caldato, N., Forti, L.C., Fourcassié, V., 2014. Comparative study of resistance to heat in two species of leaf-cutting ants. *Insectes Soc* 62, 97–99. <https://doi.org/10.1007/s00040-014-0378-y>
- Bujan, J., Roeder, K.A., Yanoviak, S.P., Kaspari, M., 2020. Seasonal plasticity of thermal tolerance in ants. *Ecology* 101, 1–6. <https://doi.org/10.1002/ecy.3051>
- Calosi, P., Bilton, D.T., Spicer, J.I., Votier, S.C., Atfield, A., 2010. What determines a species' geographical range? Thermal biology and latitudinal range size relationships in European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *J Anim Ecol* 79, 194–204. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01611.x>
- Carvalho, F.G. de, Pinto, N.S., Oliveira Júnior, J.M.B. de, Juen, L., 2013. Effects of marginal vegetation removal on Odonata communities. *Acta Limnol Bras* 25, 10–18. <https://doi.org/10.1590/s2179-975x2013005000013>
- Castaños, C.E., Córdoba-Aguilar, A., Munguía-Steyer, R., 2017. Physiological condition and wing pigmentation expression in a damselfly with seasonal polyphenism. *Physiol Entomol* 42, 346–354. <https://doi.org/10.1111/phen.12203>
- Castro, D.M.P. de, Dolédec, S., Callisto, M., 2018. Land cover disturbance homogenizes aquatic insect functional structure in neotropical savanna streams. *Ecol Indic* 84, 573–582. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.09.030>
- Chown, S.L., Sørensen, J.G., Terblanche, J.S., 2011. Water loss in insects: An environmental change perspective. *J Insect Physiol* 57, 1070–1084.

- <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.05.004>
- Corbet, P.S., 1999. Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. Colchester, UK.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2001.00664.x>
- Corbet, P.S., 1980. Biology of Odonata. *Annu Rev Entomol* 25, 189–217.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.en.25.010180.001201>
- Corbet, P.S., May, M.L., 2008. Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *Int J Odonatol* 11, 155–171.  
<https://doi.org/10.1080/13887890.2008.9748320>
- Coutts, A.M., White, E.C., Tapper, N.J., Beringer, J., Livesley, S.J., 2016. Temperature and human thermal comfort effects of street trees across three contrasting street canyon environments. *Theor Appl Climatol* 124, 55–68.  
<https://doi.org/10.1007/s00704-015-1409-y>
- da Silva Monteiro Júnior, C., Couceiro, S.R.M., Hamada, N., Juen, L., 2013. Effect of vegetation removal for road building on richness and composition of Odonata communities in Amazonia, Brazil. *Int J Odonatol* 16, 135–144.  
<https://doi.org/10.1080/13887890.2013.764798>
- Denlinger, D., Yocum, G., 1998. Physiology of heat sensitivity, in: Hallman, G., Denlinger, D.L. (Eds.), *Temperature sensitivity in insects and application in integrated pest management*. Westview Press, Boulder, Colorado, pp. 7–53.
- Diamond, S.E., Chick, L., Perez, A., Strickler, S.A., Martin, R.A., 2017. Rapid evolution of ant thermal tolerance across an urban-rural temperature cline. *Biol J Linn Soc* 121, 248–257. <https://doi.org/10.1093/BIOLINNEAN/BLW047>
- Esquivel, C., 2006. *Dragonflies and Damselflies of Middle America and the Caribbean*. INBio Costa Rica.
- Flores-Casas, R., Ortega-Huerta, M.A., 2019. Modelling land cover changes in the tropical dry forest surrounding the Chamela-Cuixmala biosphere reserve, Mexico. *Int J Remote Sens* 40, 6948–6974. <https://doi.org/10.1080/01431161.2019.1597305>
- Forister, M.L., Pelton, E.M., Black, S.H., 2019. Declines in insect abundance and diversity: We know enough to act now. *Conserv Sci Pract* 1, 1–8.  
<https://doi.org/10.1111/csp2.80>
- García-Oliva, F., Camou, A., Maass, J.M., 2002. El clima de la región central de la costa



- del pacífico mexicano, in: Noguera-Alderte, A.N., Vega-Rivera, J., García-Aldrete, A.N., Quesada, M. (Eds.), *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología, UNAM, México, pp. 3–10.
- García, A., Cabrera-Reyes, A., 2008. Seasonality and structure of vegetation in the amphibian and reptile community of Chamela, Jalisco, Mexico (Estacionalidad y estructura de la vegetación en la comunidad de anfibios y reptiles de Chamela, Jalisco, México). *Acta Zoológica Mex* 24, 91–115.
- Giménez Gómez, V.C., Verdú, J.R., Zurita, G.A., 2020. Thermal niche helps to explain the ability of dung beetles to exploit disturbed habitats. *Sci Rep* 10, 1–14.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-70284-8>
- González-Tokman, D., Córdoba-Aguilar, A., Dáttilo, W., Lira-Noriega, A., Sánchez-Guillén, R.A., Villalobos, F., 2020. Insect responses to heat: physiological mechanisms, evolution and ecological implications in a warming world. *Biol Rev* 95, 802–821.  
<https://doi.org/10.1111/brv.12588>
- Grubisic, M., van Grunsven, R.H.A., Kyba, C.C.M., Manfrin, A., Hölker, F., 2018. Insect declines and agroecosystems: does light pollution matter? *Ann Appl Biol* 173, 180–189. <https://doi.org/10.1111/aab.12440>
- Gutiérrez-Pesquera, L.M., Tejedo, M., Olalla-Tárraga, M.Á., Duarte, H., Nicieza, A., Solé, M., 2016. Testing the climate variability hypothesis in thermal tolerance limits of tropical and temperate tadpoles. *J Biogeogr* 43, 1166–1178.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.12700>
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrén, T., Goulson, D., de Kroon, H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One* 12, e0185809.
- Hassall, C., 2015. Odonata as candidate macroecological barometers for global climate change. *Freshw Sci* 34, 1040–1049. <https://doi.org/10.1086/682210>
- Hassall, C., Thompson, D.J., Harvey, I.F., 2008. Latitudinal variation in morphology in two sympatric damselfly species with contrasting range dynamics (Odonata: Coenagrionidae). *Eur J Entomol* 105, 939–944. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.120>
- Hoffmann, A.A., Chown, S.L., Clusella-Trullas, S., 2013. Upper thermal limits in terrestrial

- ectotherms: how constrained are they? *Funct Ecol* 27, 934–949.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02036.x>
- Huang, S.P., Porter, W.P., Tu, M.C., Chiou, C.R., 2014. Forest cover reduces thermally suitable habitats and affects responses to a warmer climate predicted in a high-elevation lizard. *Oecologia* 175, 25–35. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2882-1>
- IBUNAM, 2019. Datos climáticos Estación Chamela [WWW Document]. URL <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/www/clima.html> (accessed 11.2.19).
- Johansson, F., Crowley, P.H., Brodin, T., 2005. Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biol J Linn Soc* 86, 507–513. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00549.x>
- Júnior, P.D.M., Batista, J.D., Soares, H., Cabette, R., 2015. Community assembly of adult Odonates in Tropical streams : An ecophysiological hypothesis.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123023>
- Klockmann, M., Günter, F., Fischer, K., 2017. Heat resistance throughout ontogeny: body size constrains thermal tolerance. *Glob Chang Biol* 23, 686–696.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.13407>
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., Gascon, C., Bierregaard, R.O., Laurance, S.G., Sampaio, E., 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conserv Biol* 16, 605–618. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01025.x>
- Lazos-Chavero, E., Mwampamba, T.H., García-Frapolli, E., 2018. Uncovering links between livelihoods, land-use practices, vulnerability and forests after hurricane Jova in Jalisco, Mexico. *For Ecol Manage* 426, 27–38.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.10.009>
- Leather, S.R., 2018. “Ecological Armageddon” – more evidence for the drastic decline in insect numbers. *Ann Appl Biol* 172, 1–3. <https://doi.org/10.1111/aab.12410>
- Liefting, M., Hoffmann, A.A., Ellers, J., 2009. Plasticity versus environmental canalization: Population differences in thermal responses along a latitudinal gradient in *Drosophila serrata*. *Evolution (N Y)* 63, 1954–1963. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00683.x>
- Lighton, J.R.B., Turner, R.J., 2004. Thermolimit respirometry: an objective assessment of

- critical thermal maxima in two sympatric desert harvester ants, *Pogonomyrmex rugosus* and *P. californicus*. *J Exp Biol* 207, 1903 LP – 1913.  
<https://doi.org/10.1242/jeb.00970>
- Loboda, S., Savage, J., Buddle, C.M., Schmidt, N.M., Høye, T.T., 2018. Declining diversity and abundance of High Arctic fly assemblages over two decades of rapid climate warming. *Ecography (Cop)* 41, 265–277. <https://doi.org/10.1111/ecog.02747>
- Manson, R., Jardel, P.E., 2009. Perturbaciones y desastres naturales: impactos sobre las ecorregiones, la biodiversidad y el bienestar socioeconómico, in: *Capital Natural de México. Síntesis: Conocimiento Actual, Evaluación y Perspectivas de Sustentabilidad*. CONABIO, pp. 131–184.
- Martínez-Ibarra, J.A., Martínez-Hernández, F., Villalobos, G., Vences-Blanco, M.O., Salazar-Schettino, P.M., 2010. Update on the distribution of *Triatoma bolivari* and *Triatoma brailovskyi* (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in western Mexico. *J Vector Ecol* 35, 432–434. <https://doi.org/10.1111/j.1948-7134.2010.00103.x>
- May, M.L., 1976. Thermoregulation and adaptation to temperature in Dragonflies (Odonata : Anisoptera). *Ecol Monogr* 46, 1–32.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.2307/1942392>
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol Evol* 10, 58–62. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88977-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88977-6)
- Nielsen, M.E., Papaj, D.R., 2015. Effects of developmental change in body size on ectotherm body temperature and behavioral thermoregulation: caterpillars in a heat-stressed environment. *Oecologia* 177, 171–179. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3123-3>
- Oliveira-Junior, J.M.B., Juen, L., 2019. The Zygoptera/Anisoptera ratio (Insecta: Odonata): a new tool for habitat alterations assessment in Amazonian streams. *Neotrop Entomol* 48, 552–560. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00672-x>
- Paulson, D.R., 1998. The distribution and relative abundance of the sibling species *Orthemis ferruginea* (Fabricius, 1775) and *O. discolor* (Burmeister, 1839) in north and middle america (anisoptera: Libellulidae). *Int J Odonatol* 1, 89–93.  
<https://doi.org/10.1080/13887890.1998.9748094>
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team, 2020. nlme: Linear and

nonlinear mixed effects models.

Polcyn, D.M., 1994. Thermoregulation during summer activity in Mojave desert Dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Funct Ecol* 8, 441–449. <https://doi.org/10.2307/2390067>

R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing.

Remsburg, A.J., Olson, A.C., Samways, M.J., 2008. Shade alone reduces adult dragonfly (Odonata: Libellulidae) abundance. *J Insect Behav* 21, 460–468. <https://doi.org/10.1007/s10905-008-9138-z>

Rezende, E.L., Tejedo, M., Santos, M., 2011. Estimating the adaptive potential of critical thermal limits: methodological problems and evolutionary implications. *Funct Ecol* 25, 111–121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01778.x>

Rocha-Ortega, M., Rodríguez, P., Bried, J., Abbott, J., Córdoba-Aguilar, A., 2020. Why do bugs perish? Range size and local vulnerability traits as surrogates of Odonata extinction risk. *Proc R Soc B Biol Sci* 287, 20192645. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2645>

Rocha-Ortega, M., Rodríguez, P., Córdoba-Aguilar, A., 2019. Can dragonfly and damselfly communities be used as bioindicators of land use intensification? *Ecol Indic* 107. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105553>

Rohr, J.R., Civitello, D.J., Cohen, J.M., Roznik, E.A., Sinervo, B., Dell, A.I., 2018. The complex drivers of thermal acclimation and breadth in ectotherms. *Ecol Lett* 21, 1425–1439. <https://doi.org/10.1111/ele.13107>

Royer, P.D., Cobb, N.S., Clifford, M.J., Huang, C.-Y., Breshears, D.D., Adams, H.D., Villegas, J.C., 2011. Extreme climatic event-triggered overstorey vegetation loss increases understorey solar input regionally: primary and secondary ecological implications. *J Ecol* 99, 714–723. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01804.x>

Rykiel, E.J., 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Aust J Ecol* 10, 361–365. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1985.tb00897.x>

Samways, M.J., Sharratt, N.J., 2010. Recovery of endemic dragonflies after removal of invasive alien trees: Contributed paper. *Conserv Biol* 24, 267–277. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01427.x>

Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Cuevas-Reyes, P., Castillo, A., Sánchez-Montoya,

- G., 2009. Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *For Ecol Manage* 258, 907–912.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.030>
- Schowalter, T.D., 2012. Insect responses to major landscape-level disturbance. *Annu Rev Entomol* 57, 1–20. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120710-100610>
- Sformo, T., Doak, P., 2006. Thermal ecology of interior Alaska Dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Funct Ecol* 20, 114–123. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01064.x>
- Sinclair, B.J., Marshall, K.E., Sewell, M.A., Levesque, D.L., Willett, C.S., Slotsbo, S., Dong, Y., Harley, C.D.G., Marshall, D.J., Helmuth, B.S., Huey, R.B., 2016. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecol Lett* 19, 1372–1385. <https://doi.org/10.1111/ele.12686>
- Sinclair, B.J., Williams, C.M., Terblanche, J.S., 2012. Variation in thermal performance among insect populations. *Physiol Biochem Zool* 85, 594–606.  
<https://doi.org/10.1086/665388>
- Tsubaki, Y., Samejima, Y., Siva-Jothy, M.T., 2010. Damselfly females prefer hot males: Higher courtship success in males in sunspots. *Behav Ecol Sociobiol* 64, 1547–1554.  
<https://doi.org/10.1007/s00265-010-0968-2>
- Tuff, K.T., Tuff, T., Davies, K.F., 2016. A framework for integrating thermal biology into fragmentation research. *Ecol Lett* 19, 361–374. <https://doi.org/10.1111/ele.12579>
- van Klink, R., Bowler, D.E., Gongalsky, K.B., Swengel, A.B., Gentile, A., Chase, J.M., 2020. Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. *Science* (80- ) 368, 417 LP – 420.  
<https://doi.org/10.1126/science.aax9931>
- Vasseur, D.A., DeLong, J.P., Gilbert, B., Greig, H.S., Harley, C.D.G., McCann, K.S., Savage, V., Tunney, T.D., O'Connor, M.I., 2014. Increased temperature variation poses a greater risk to species than climate warming. *Proc R Soc B Biol Sci* 281, 20132612. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2612>
- Villa-Galaviz, E., Boege, K., Del-Val, E., 2012. Resilience in plant-herbivore networks during secondary succession. *PLoS One* 7.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053009>

- Wagner, D.L., 2020. Insect Declines in the Anthropocene. *Annu Rev Entomol* 65, 457–480. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025151>
- White, P.S., Pickett, S.T.A., 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. Academic Press, Orlando. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-050495-7.50006-5>
- Wonglersak, R., Fenberg, P.B., Langdon, P.G., Brooks, S.J., Price, B.W., 2020. Temperature-body size responses in insects: a case study of British Odonata. *Ecol Entomol* 45, 795–805. <https://doi.org/10.1111/een.12853>
- Wood, S.N., 2017. *Generalized Additive Models: An Introduction with R*, Second. ed. Florida.
- Wood, S.N., Pya, N., Säfken, B., 2016. Smoothing parameter and model selection for general smooth models. *J Am Stat Assoc* 111, 1548–1563. <https://doi.org/10.1080/01621459.2016.1180986>
- Zuur, A., Ieno, N.E., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. *Mixed effects models and extensions in Ecology with R*. Springer-Verlag, New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>

## Tables and figures

Table 1. Names, habitat type, description, location, and air temperature (mean  $\pm$  standard deviation) of the study sites.

Site	Habitat type	Type of water body	Coordinates	Air temperature (°C)
Chamela Biological Station, UNAM	Conserved	Seasonal river	19°29'47.4"N 105°02'18.6"W	30.86 $\pm$ 2.8
San Miguel	Conserved	Permanent river	19°36'00.3"N, 104°53'25.6"W	31.77 $\pm$ 2.39
Puente Chamela	Perturbed	Seasonal river	19°31'38.7"N 105°04'16.8"W	32.28 $\pm$ 2.48
Francisco Villa	Perturbed	Permanent river	19°22'57.4"N 104°58'46.1"W	31.39 $\pm$ 2.27
Agua Caliente	Perturbed	Permanent river	19°21'00.0"N 104°53'25.0"W	32.48 $\pm$ 2.37
Villa Purificación	Perturbed	Permanent river	19°40'01.0"N 104°46'54.9"W	33.54 $\pm$ 1.92
El Tabaco	Perturbed	Seasonal pond	19°40'21.5"N 105°09'04.3"W	34.23 $\pm$ 1.02
José María Morelos	Perturbed	Seasonal river	19°40'17.7"N 105°10'53.7"W	33.33 $\pm$ 2.74

Table 2. Species included in the study sites. \*Species included in CTmax analysis

Conserved (N=2 sites)	Perturbed (N=6 sites)
<p><b>Aeschnidae</b>  <i>Gynacantha nervosa</i></p> <p><b>Libellulidae</b>  <i>Erythrodiplax funerea</i>  <i>Macrothemis inacuta</i>  <i>Orthemis ferruginea*</i>  <i>Dythemis nigrescens</i>  <i>Erythemis plebeja</i>  <i>Orthemis discolor</i>  <i>Orthemis ferruginea*</i>  <i>Perithemis intensa</i>  <i>Pseudoleon superbus</i>  <i>Tramea onusta</i></p> <p><b>Protoneuridae</b>  <i>Protoneura cara</i></p> <p><b>Lestidae</b>  <i>Archilestes grandis</i></p> <p><b>Coenagrionidae</b>  <i>Argia oculata</i>  <i>Argia oenea</i>  <i>Argia pulla*</i>  <i>Argia tezpi</i>  <i>Enallagma novaehispaniae</i>  <i>Leptobasis vacillans</i>  <i>Telebasis salva</i></p> <p><b>Calopterygidae</b>  <i>Hetaerina occisa</i></p> <p>N=21</p>	<p><b>Aeschnidae</b>  <i>Gynacantha nervosa</i></p> <p><b>Libellulidae</b>  <i>Erythrodiplax funerea</i>  <i>Macrothemis pseudimitans</i>  <i>Micrathyria ocellata</i>  <i>Macrothemis inacuta</i>  <i>Dythemis sterilis</i>  <i>Orthemis discolor</i>  <i>Orthemis ferruginea*</i>  <i>Pantala flavescens</i>  <i>Perithemis intensa</i>  <i>Tramea onusta</i></p> <p><b>Protoneuridae</b>  <i>Protoneura cara</i></p> <p><b>Coenagrionidae</b>  <i>Argia oculata</i>  <i>Argia oenea</i>  <i>Argia pulla*</i>  <i>Argia tezpi</i>  <i>Ischnura ramburii</i>  <i>Telebasis filiola</i>  <i>Telebasis salva</i></p> <p><b>Calopterygidae</b>  <i>Hetaerina occisa</i>  <i>Hetaerina americana</i>  <i>Hetaerina titia</i></p> <p>N= 22</p>



Table 3. Critical thermal maximum of odonate species found in study sites by suborder and site.

Species	Suborder	Site	N	CT <sub>max</sub> range (°C)	Mean CT <sub>max</sub> (°C)
<i>Archilestes grandis</i>	Zygoptera	Conserved	4	35-41	38 ± 3.46
		Perturbed	-	-	-
<i>Argia oenea</i>	Zygoptera	Conserved	-	-	-
		Perturbed	1	37°	37 ± 0
<i>Argia pulla</i>	Zygoptera	Conserved	19	37-41	40.89 ± 1.41
		Perturbed	23	39-43	42 ± 1.08
<i>Argia tezpi</i>	Zygoptera	Conserved	6	39-42	41.16 ± 1.41
		Perturbed	2	41	41 ± 0
<i>Dythemis nigrescens</i>	Anisoptera	Conserved	2	43	43 ± 0
		Perturbed	-	-	-
<i>Enallagma novaehispanie</i>	Zygoptera	Conserved	3	41-42	41. ± 0.57
		Perturbed	-	-	-
<i>Erythemis plebeja</i>	Anisoptera	Conserved	1	43	43 ± 0
		Perturbed	-	-	-
<i>Erythrodiplax funerea</i>	Anisoptera	Conserved	1	43	43 ± 0
		Perturbed	3	43-44	43.33 ± 0.57
<i>Gynacantha nervosa</i>	Anisoptera	Conserved	1	43	43 ± 0
		Perturbed	-	-	-
<i>Hetaerina titia</i>	Zygoptera	Conserved	-	-	-
		Perturbed	1	35	37 ± 0
<i>Macrothemis pseudimitans</i>	Anisoptera	Conserved	7	41-42	41 ± 0.37
		Perturbed	-	-	-
<i>Orthemis ferruginea</i>	Anisoptera	Conserved	16	39-44	43.06 ± 1.34
		Perturbed	17	39-45	43.17 ± 1.66
<i>Pseudoleon superbus</i>	Anisoptera	Conserved	1	43	43 ± 0
		Perturbed	-	-	-

Table 4. Effect of variables on thoracic temperature in the mixed model. T = test value, p = significance value, NSe=variable not selected based on the AIC criterion.

Variable	t	p
Air temperature	<b>14.50</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Suborder	<b>-11.37</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Habitat type	NSe	
Body size	<b>1.93</b>	<b>0.052</b>
Suborder*Body size	NSe	-
Habitat type*Ambient temperature	NSe	-
Habitat type*Body size	NSe	-
Suborder*Body size	NSe	-
Habitat type*Suborder*Ambient temperature	NSe	-

Table 5. Effect of variables on CTmax in the mixed model. t = test value, p = significance value, NSe=variable not selected based on the AIC criterion.

Variable	t	P
Species	1.41	0.162
Habitat type	1.9	0.129
Mass	-0.49	0.623
Air temperature	NSe	-
Thorax temperature	NSe	-
Species*Habitat type	<b>-2.13</b>	<b>0.036</b>
Species*Mass	NSe	-
Habitat type*Mass	<b>1.94</b>	<b>0.055</b>
Species*Habitat type*Mass	NSe	-

Figure 1. Average air temperature depending on habitat type. Error bars show 95% confidence intervals.

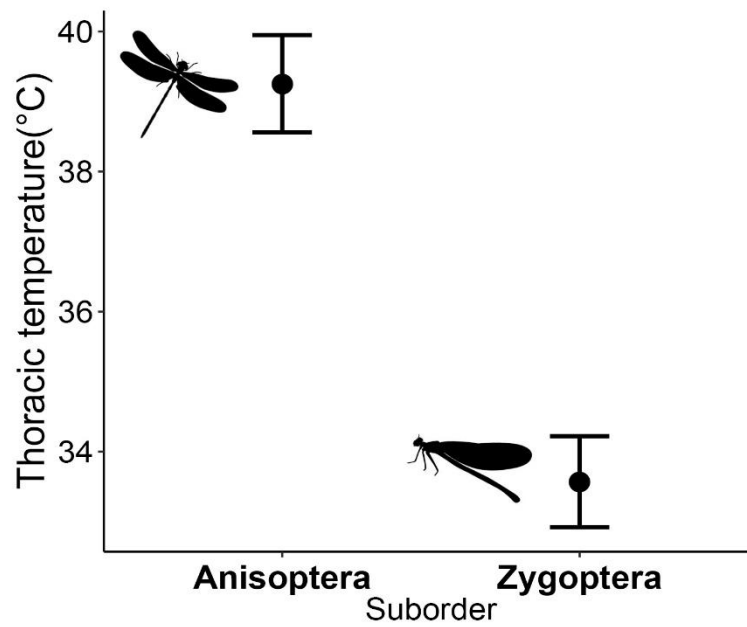


Figure 2. Average thoracic temperature of the suborders Zygoptera and Anisoptera pooled data. Error bars show 95% confidence intervals.

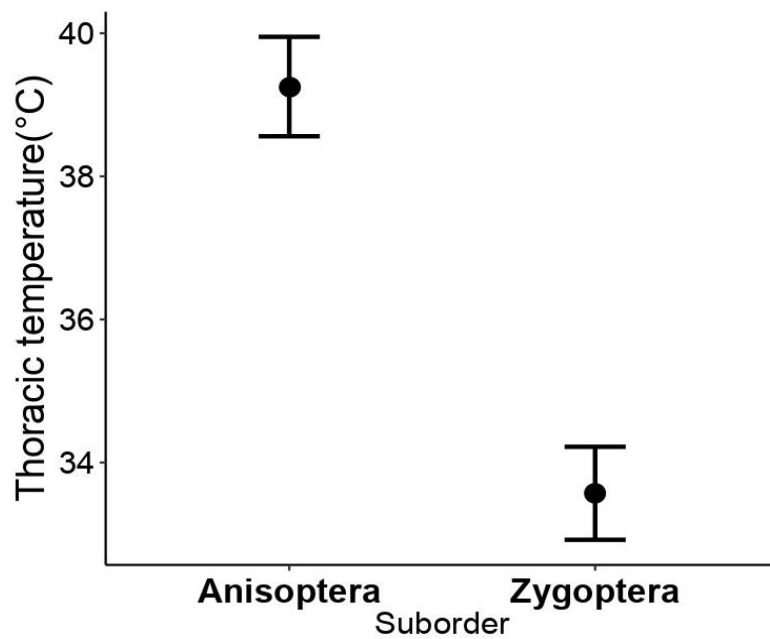


Figure 3. Relationship between thoracic temperature and air temperature in 26 species of Odonata: Zygoptera (N=228) and Anisoptera (N=162). The linear least squares regression line (solid line) and isotherm line (equal thoracic and air temperature; dashed line) are shown.

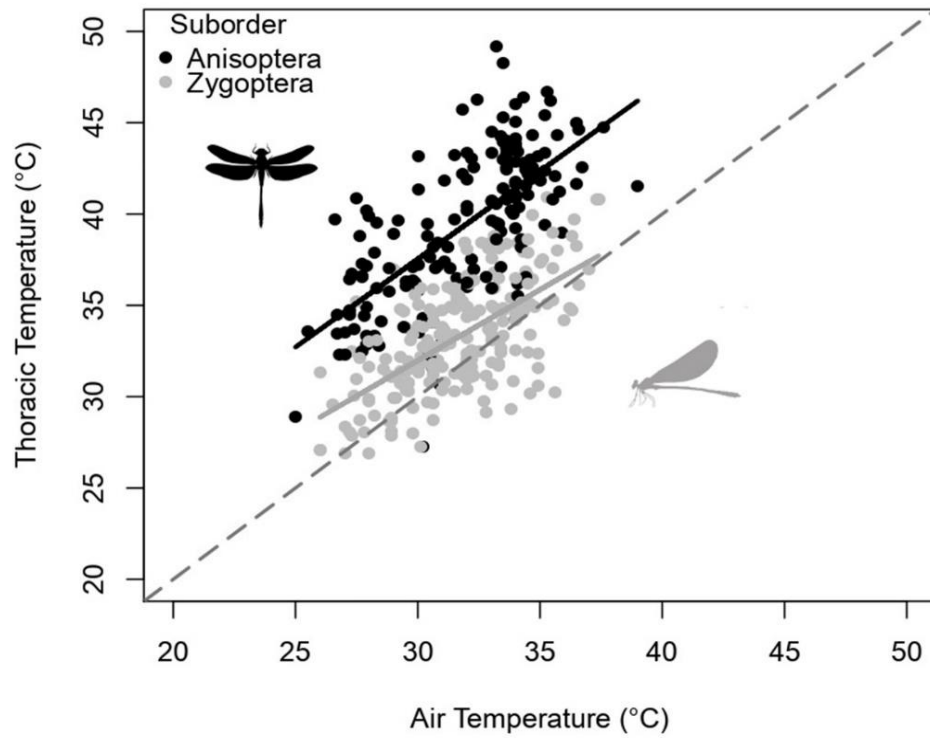


Figure 4.  $CT_{max}$  of *Argia pulla* (Zigoptera) and *Orthemis ferruginea* (Anisoptera) in different habitat types. Error bars show 95% confidence intervals.

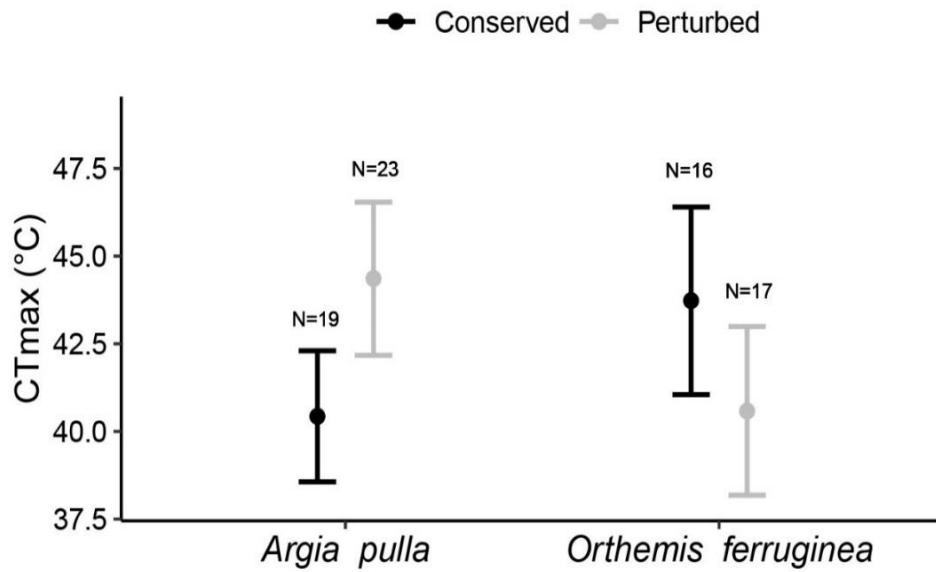
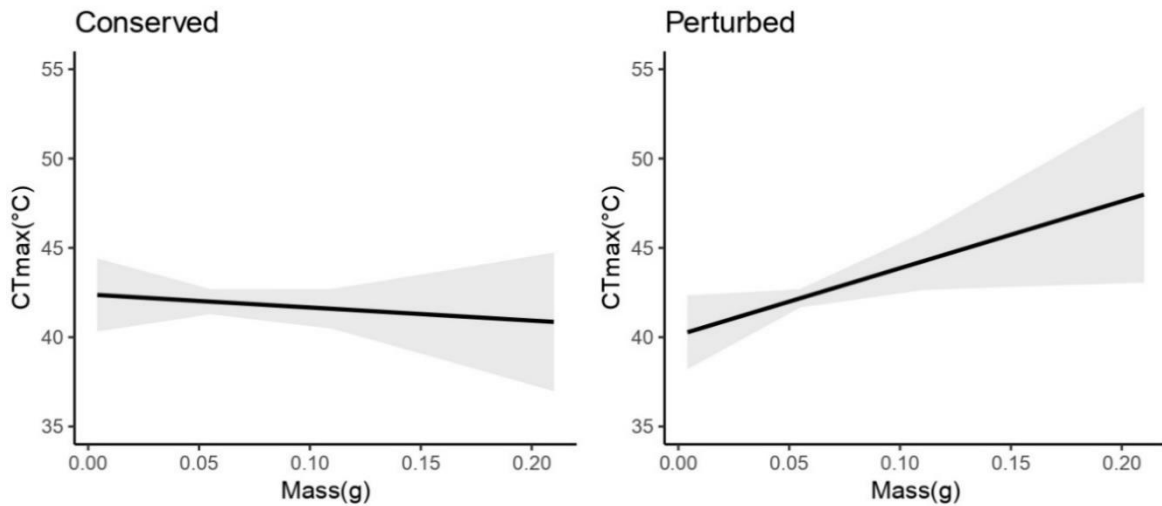


Figure 5. Effect of the interaction of habitat type and mass on  $CT_{max}$  according to study sites in both species (*Orthemis ferruginea* (Anisoptera) and *Argia pulla* (Zygoptera)). 95% confidence intervals appearing as shaded areas.



## Discusión

Los resultados indican que la temperatura torácica es diferente entre subórdenes y en una de las dos especies analizadas, *A. pulla*, se cumplió la predicción de mayor  $CT_{m\acute{a}x}$  en sitios perturbados. También, encontramos una fuerte relación entre temperatura torácica y temperatura del aire lo cual es coherente con lo encontrado en otros odonatos (Corbet, 1999; Corbet & May, 2008). Las diferencias en la temperatura torácica entre subórdenes pueden estar causadas principalmente por los medios de termorregulación fisiológica que los odonatos de ambos subórdenes poseen, así como de procesos evolutivos. De acuerdo con el tipo de termorregulación empleada y la conducta que los odonatos presentan, se han categorizado como “voladores” o “perchadores”; mientras que los anisópteros pueden ser de ambos tipos, los zigópteros son perchadores por excelencia (Corbet, 1980). Corbet y May (2008) señalan que los odonatos voladores son “endotermos intermitentes”, ya que poseen mecanismos fisiológicos y adoptan diferentes posturas para ganar o perder calor. La conducta de vuelo puede jugar un rol importante en la generación de calor torácico ya que los anisópteros están constantemente volando, mientras que en zigópteros, la ganancia de calor debido al vuelo se considera insignificante (Tsubaki et al., 2010). La temperatura corporal de los pequeños odonatos perchadores, como es el caso de los zigópteros, depende sobre todo de la temperatura ambiental porque, al ser pequeños, tienen una alta relación superficie/ volumen y están relativamente poco aislados por lo que se sugiere que estos organismos son termoconformistas (Corbet & May, 2008; Júnior, Batista, Soares, & Cabette, 2015; May, 1976).

Sformo and Doak (2006) sugieren que la capacidad de termorregulación en odonatos aumenta con el tamaño corporal. Se encontró una relación positiva marginalmente significativa entre tamaño corporal y temperatura torácica. Sin embargo, la temperatura ambiental y el suborden fueron los mejores predictores de la temperatura torácica en nuestro modelo, por lo que no necesariamente un odonato más grande tendrá mayor temperatura corporal. Para ambos subórdenes, se propone que los individuos más oscuros habitan en climas más fríos debido a que absorben mayor radiación solar mientras que los de coloración más clara habitan en sitios más cálidos ya que reflejan la radiación solar y evitan sobrecalentamiento (Pinkert et al., 2017), tal como lo establece la hipótesis de melanismo térmico (Clusella Trullas et al., 2007). Por lo anterior, es probable que la coloración de los individuos tenga un efecto en la ganancia de calor torácico y en la regulación de la temperatura corporal y que, además sea diferente entre organismos de

sitios conservados y sitios perturbados con poca cubierta vegetal. Esto requiere evaluarse a más detalle en futuros estudios con nuestros organismos de estudio.

La pérdida de cubierta vegetal da lugar a cambios en las condiciones microclimáticas (Laurance et al. 2002; Nowakowski et al. 2018; revisada por Tuff, et al., 2016), incluida la intensidad de la luz, la humedad, la velocidad del viento y la presión del aire (Chen et al. 1999; Laurance et al. 2002; Murcia 1995). Coherente con esto, se encontró que la temperatura promedio del aire es mayor en sitios perturbados que en sitios conservados en poco más de 1 °C. Aunque no se encontró un efecto de la perturbación sobre la temperatura torácica de los odonatos, en ambos subórdenes las temperaturas torácicas son generalmente más altas y nunca más bajas que las del aire, lo cual podría indicar que estos organismos tienen poca capacidad para mantener temperaturas corporales por debajo de la temperatura del ambiente, por lo tanto, mayores temperaturas en sitios con pérdida de cubierta vegetal podrían tener una consecuencia importante en los odonatos, sobre todo en aquellas especies donde se ha descrito menor tolerancia como son los zigópteros (da Silva Monteiro Júnior et al., 2013; Remsburg et al., 2008; Samways and Sharratt, 2010). Sin embargo, se ha demostrado que los insectos ectotermos pueden tener una aclimatación a la temperatura, de modo que la exposición previa a las altas temperatura provoca que su  $CT_{m\acute{a}x}$  aumente (Coutts et al. 2016; Diamond et al. 2017; Hoffmann, Chown, and Clusella-Trullas 2013; Rohr et al. 2018). En odonatos, la  $CT_{m\acute{a}x}$  puede ser un rasgo plástico ya que se ha encontrado que los adultos presentan tolerancia muy variable a las altas temperaturas, asociado con las variaciones locales y estacionales en la temperatura ambiental (Isarrarás-Hernández, 2020). Contrario a las predicciones, en el único anisóptero que pudimos analizar, *O. ferruginea*, la  $CT_{m\acute{a}x}$  fue ligeramente más baja en hábitats perturbados. En contraste, en *A. pulla*, el único miembro del suborden Zygoptera que fue analizado, la  $CT_{m\acute{a}x}$  fue mayor en sitios perturbados. Se proponen dos posibles explicaciones para los resultados contrastantes en ambas especies: 1) que la  $CT_{m\acute{a}x}$  solo sea un rasgo plástico para pequeños zigópteros dado su poca capacidad de dispersión y termorregulación. 2) que las diferencias en la  $CT_{m\acute{a}x}$  estén afectadas por los patrones de actividad característicos de cada suborden en los sitios perturbados. Es necesario un estudio con más especies y a mayor escala para determinar si la capacidad de los odonatos a aclimatarse (e.g. modificando  $CT_{m\acute{a}x}$ ) a las nuevas condiciones creadas por las perturbaciones está relacionada con el suborden y/o conducta (e.g., volador/perchador, territorial/no territorial).

Los límites térmicos encontrados en las especies analizadas pueden estar relacionados con los cambios inducidos por el hombre, así como los fenómenos climáticos del área de estudio. La zona de estudio ha estado sujeta tanto a un intenso manejo con cambio de uso de suelo durante los últimos 50 años, así como a desastres meteorológicos. Se ha señalado que perturbaciones tales como el cambio de uso de suelo difiere entre regiones pero, en general, en regiones con recientes eventos de perturbación las especies menos tolerantes pueden extinguirse localmente, mientras que las especies más tolerantes responden positivamente dada la creación de nuevas condiciones de hábitat o recursos (Palma et al., 2016; Schowalter, 2012). Relacionado con esto, se ha descrito que la diversidad de Zygoptera disminuye con la perturbación del hábitat, mientras que la diversidad de Anisoptera aumenta con la perturbación del hábitat dado que la acentuada luminosidad resultante de remoción de la vegetación ribereña favorece a este suborden que requiere altas temperaturas ambientales para iniciar sus actividades (Carvalho et al., 2013; Corbet, 1999; Oliveira-Junior & Juen, 2019). Una mayor tolerancia térmica, podría ser clave del éxito de muchas especies, entre ellas *A. pulla*, en sitios perturbados, como sucede en escarabajos del estiércol, en donde se ha encontrado que especies pequeñas y diurnas con muy baja endotermia (diferencia entre la temperatura ambiental y temperatura corporal) son capaces de explotar hábitats abiertos deforestados (Giménez Gómez et al., 2020). Otra explicación alternativa a nuestros resultados es la hipótesis de variabilidad climática, la cual predice que las especies de hábitats con temperaturas más variables podrían habitar rangos geográficos más amplios que los tropicales, lo que sugiere una relación positiva entre el rango de tolerancia térmica y el nivel de variabilidad climática experimentado por taxones con latitud creciente (Gutiérrez-Pesquera et al., 2016). Tanto *A. pulla* como *O. ferruginea* se distribuyen en gran parte de América (Esquivel, 2006; Paulson, 1998), por lo que esto se cumple para *A. pulla*, mientras que *O. ferruginea*, a pesar de tener una amplia distribución, se sale del patrón esperado.

Es importante tener en cuenta la conducta de los adultos de *A. pulla* y *O. ferruginea* para comprender sus diferencias en  $CT_{m\acute{a}x}$ . Mientras que los machos de la primera son perchadores, no territoriales y suelen no ser tan activos (observación personal), los machos de *O. ferruginea* continuamente se encuentran volando, son territoriales y agresivos contra heteroespecíficos y conoespecíficos (Harvey y Hubbard, 1987). En un ambiente perturbado, quizás defender un territorio implique un mayor gasto energético para machos de *O. ferruginea* debido a la escasez de recursos como el alimento y menos hembras (Christensen y Radford, 2018) y tal como sugieren los resultados de este estudio, por estar



expuestos a mayores temperaturas, mientras que *A. pulla*, al no ser territorial, pueda pagar estos costos. Ante estas situaciones, los machos de *O. ferruginea* bien podrían abandonar el lugar cuando la temperatura corporal sea demasiado alta o temerregular modificando sus posturas corporales para reducir la exposición al sol (usando la típica postura de obelisco; Corbet, 1980). Sin embargo, May (2017) sugiere que mantener altas temperaturas corporales aún cerca de los límites dañinos, puede ser esencial en la obtención de pareja ya que una temperatura torácica más alta permite mayor potencia y velocidad de vuelo. Dado que la territorialidad y alcanzar una  $CT_{m\acute{a}x}$  mayor son costosos metabólicamente (Rezende et al., 2011; Suhonen et al., 2008), se esperaría que aquellos individuos con comportamiento territorial tengan menor  $CT_{m\acute{a}x}$  en comparación de aquellos que no presenten dicha conducta. En este estudio, no pudimos evaluar el efecto la  $CT_{m\acute{a}x}$  de las hembras, debido a que la mayor parte del tiempo están ocultas y únicamente es posible verlas en un periodo muy corto de tiempo, pero no descartamos que exista una diferencia entre sexos, ya que en las especies evaluadas existe dimorfismo sexual y diferencia en conducta, por lo cual, probablemente su tolerancia térmica sea distinta. Esto podría evaluarse en un futuro con las especies presentes en el sitio de estudio.

La tolerancia a las temperaturas altas es dependiente del tamaño corporal en algunas especies de animales ectotermos (e.g., Kaspari et al. 2015; Klockmann, Günter, and Fischer 2017), lo cual se corroboró en este estudio para ambas especies estudiadas en sitios perturbados. Se ha sugerido que una reducida relación superficie/volumen en animales más grandes que reduzca la pérdida de agua podría ser de crucial importancia para soportar altas temperaturas, ya que la deshidratación parece ser un determinante importante en la supervivencia por estrés por calor en sitios muy cálidos (Addo-Bediako et al., 2001; Chown et al., 2011; Klockmann et al., 2017). Existe poca evidencia empírica sobre el efecto de la masa en la tolerancia térmica en zigópteros aunque algunos estudios sugieren que los zigópteros son más pequeños en climas más cálidos (Hassall et al., 2008; Johansson, 2003). May (1976), sin embargo, no encontró evidencia de una correlación entre tamaño corporal y tolerancia al calor en miembros de la familia Libellulidae, a la cual pertenece *O. ferruginea*. Rohr et al. (2018), por su parte, hipotetizan que la capacidad de aclimatación incrementa con el tamaño del cuerpo para ectotermos pequeños, aunque aquí la masa parece no tener un efecto determinante en la  $CT_{m\acute{a}x}$  dado que ambas especies presentan masa muy diferente entre ellos, pero una  $CT_{m\acute{a}x}$  muy parecida. Se ha sugerido que un mayor tamaño representa mayor éxito reproductivo en algunos odonatos (Serrano-Meneses et al., 2008, 2007; Sokolovska et al., 2000), por lo que una posibilidad es que en

ambas especies el tamaño corporal sea un rasgo que esté bajo selección sexual y sea mayor en sitios perturbados. Otra hipótesis es que los individuos de las especies evaluadas presentan mayor masa en sitios perturbados debido a que existe mayor disponibilidad de recursos al haber menor competencia, tal como se encontró en el escarabajo *Onthophagus rhinolophus* (Portela Salomão et al., 2018), donde la abundancia de esta especie en sitios perturbados fue menor pero los individuos presentaron mayor masa corporal y mejor condición.

Este estudio se llevó a cabo en una región con condiciones extremas: altas temperaturas, largos periodos de sequía y áreas perturbadas (García-Oliva et al., 2002). Estas condiciones abióticas y bióticas implican, entre otras fuentes de estrés, un enorme reto térmico para los odonatos y otros organismos ectotermos. Aunque se ha sugerido que los límites térmicos superiores ( $CT_{m\acute{a}x}$ ) son menos variables comparados con los inferiores ( $CT_{m\acute{i}n}$ ) (Diamond et al., 2017), es conocido que la exposición a la temperatura ambiental influye en esos límites (Hoffmann et al., 2013). Relacionado con esto, Polcyn (1994) sugiere que los anisópteros desérticos se han adaptado a la exposición a altas temperaturas, por lo que muestran mayor  $CT_{m\acute{a}x}$ , en comparación con aquellas poblaciones que habitan en climas más fríos. Esto podría suponer cierta plasticidad por parte de las especies de ambientes muy cálidos, para tolerar los hábitats perturbados. Esto podría ponerse a prueba comparando los rangos de tolerancia a altas temperaturas entre especies de ambientes cálidos vs. templados o fríos. Una situación interesante del sitio de estudio es la marcada estacionalidad relacionada con la disponibilidad de agua y la temperatura ambiental (García and Cabrera-Reyes, 2008). Es probable que existan diferencias en los límites térmicos entre temporadas, como sucede en otros insectos como en la hormiga *Solenopsis invicta*, en donde los individuos evaluados al final del verano muestran mayor  $CT_{m\acute{a}x}$  en comparación con los de marzo y diciembre (Bujan et al., 2020). En apoyo a esta idea, en odonatos se tiene el caso de *Hetaerina americana*, una especie presente en el sitio de estudio, y cuyos límites térmicos efectivamente varían entre temporadas (L., Isarrarás-Hernández, 2020). También, se ha documentado que rasgos que pueden estar relacionados con la tolerancia a las altas temperaturas como el tamaño corporal y la condición de los individuos a nivel de proteínas, carbohidratos y glucógeno se ven afectados por la temporada en odonatos (Castaños et al., 2017; Wonglersak et al., 2020).

Por último, recientemente se ha prestado mucha atención a la disminución de las poblaciones y riqueza de insectos, siendo los disturbios antropogénicos los principales

causales (Forister et al., 2019; Grubisic et al., 2018; Leather, 2018; Wagner, 2020). Aunque en general los odonatos son resilientes a los disturbios como el cambio de uso de suelo (e.g., Rocha-Ortega et al. 2020, 2019), nuevas condiciones microclimáticas generadas por la pérdida de cubierta vegetal, además del cambio climático, podrían traer consecuencias para ellos y para una gran cantidad de insectos. Determinar los límites térmicos de los insectos puede ser clave para entender cuáles de ellos son más vulnerables a los cambios ambientales y, además, pueden explicar la prevalencia de las especies que colonizan hábitats con nuevas condiciones microclimáticas creadas por los disturbios antropogénicos.

## Conclusiones

Con base en los resultados obtenidos y la discusión de estos, se puede concluir lo siguiente:

1. La temperatura ambiental en sitios perturbados es mayor que en sitios conservados.
2. Existen diferencias en las temperaturas torácicas entre subórdenes, aunque no se encontró una relación con la perturbación.
3. Existe una relación positiva entre la temperatura torácica y el tamaño corporal.
4. Las perturbaciones tienen un efecto diferente en la  $CT_{m\acute{a}x}$  de dos de las especies más abundantes de la región: *Argia pulla* tuvo mayores límites térmicos en sitios perturbados, mientras que en *Orthemis ferruginea* hubo un efecto contrario.
5. La masa no parece estar relacionada con la  $CT_{m\acute{a}x}$  de las especies analizadas.

## Literatura citada

- Chen, J., Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman, R.J., Brososke, K.D., Mroz, G.D., Brookshire, B.L., Franklin, J.F., J, W.I.R., Franklin, J.F., 1999. Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology: Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *Bioscience* 49, 288–297.
- Christensen, C., Radford, A.N., 2018. Dear enemies or nasty neighbors? Causes and consequences of variation in the responses of group-living species to territorial intrusions. *Behav Ecol* 29, 1004–1013. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary010>
- Clusella-Trullas, S., van Wyk, J.H., Spotila, J.R., 2007. Thermal melanism in ectotherms. *J Therm Biol* 32, 235–245. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.01.013>
- Harvey, I.F., Hubbard, S.F., 1987. Observations on the reproductive behaviour of *Orthemis ferruginea* (Fabricius) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 16, 1–8.

- Hassall, C., 2015. Odonata as candidate macroecological barometers for global climate change. *Freshw Sci* 34, 1040–1049. <https://doi.org/10.1086/682210>
- Hassall, C., Thompson, D.J., Harvey, I.F., 2008. Latitudinal variation in morphology in two sympatric damselfly species with contrasting range dynamics (Odonata: Coenagrionidae). *Eur J Entomol* 105, 939–944. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.120>
- Isarrarás-Hernández, L., 2020. Efectos de la temperatura ambiental en los rangos de tolerancia térmica de *Hetaerina americana* (Odonata: Calopterygidae). Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Kaspari, M., Clay, N.A., Lucas, J., Yanoviak, S.P., Kay, A., 2015. Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Glob Chang Biol* 21, 1092–1102. <https://doi.org/10.1111/gcb.12750>
- Nowakowski, A.J., Watling, J.I., Thompson, M.E., Bruschi, G.A., Catenazzi, A., Whitfield, S.M., Kurz, D.J., Suárez-Mayorga, Á., Aponte-Gutiérrez, A., Donnelly, M.A., Todd, B.D., 2018. Thermal biology mediates responses of amphibians and reptiles to habitat modification. *Ecol Lett* 21, 345–355. <https://doi.org/10.1111/ele.12901>
- Palma, A. De, Abrahamczyk, S., Aizen, M.A., Albrecht, M., Basset, Y., Bates, A., Blake, R.J., Boutin, C., Bugter, R., Connop, S., 2016. Predicting bee community responses to land-use changes : Effects of geographic and taxonomic biases 1–14. <https://doi.org/10.1038/srep31153>
- Pinkert, S., Brandl, R., Zeuss, D., 2017. Colour lightness of dragonfly assemblages across North America and Europe. *Ecography (Cop)* 40, 1110–1117. <https://doi.org/10.1111/ecog.02578>
- Portela Salomão, R., González-Tokman, D., Dáttilo, W., López-Acosta, J.C., Favila, M.E., 2018. Landscape structure and composition define the body condition of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rainforest. *Ecol Indic* 88, 144–151. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.01.033>
- Rohr, J.R., Civitello, D.J., Cohen, J.M., Roznik, E.A., Sinervo, B., Dell, A.I., 2018. The complex drivers of thermal acclimation and breadth in ectotherms. *Ecol Lett* 21, 1425–1439. <https://doi.org/10.1111/ele.13107>
- Serrano-Meneses, M.A., Córdoba-Aguilar, A., Azpilicueta-Amorín, M., González-Soriano, E., Székely, T., 2008. Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch's rule in Odonata. *J Evol Biol* 21, 1259–1273. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2008.01567.x>
- Serrano-Meneses, M.A., Córdoba-Aguilar, A., Méndez, V., Layen, S.J., Székely, T., 2007.

Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Anim Behav.*

<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.08.012>

Sokolovska, N., Rowe, L., Johansson, F., 2000. Fitness and body size in mature odonates.

*Ecol Entomol* 25, 239–248. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2000.00251.x>

Suhonen, J., Rantala, M.J., Honkavaara, J., 2008. Territoriality in odonates, in: Córdoba-Aguilar, A. (Ed.), *Dragonflies & Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press, pp. 203–218.