



---

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Efecto de los ambientes transformados y sus temperaturas en la condición de la especie *Orthemis ferruginea* (Libellulidae, Odonata) habitante del bosque tropical caducifolio

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

MAYAB XEL-HA MARTÍNEZ CASTANEIRA

TUTOR

DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR

Ciudad Universitaria, CDMX 2023





Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

1. Datos del alumno

Martínez  
Castaneira  
Mayab Xel-ha  
55 43 69 02 98  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
316204446

2. Datos del tutor

Dr.  
Alejandro  
Córdoba  
Aguilar

3. Datos del sinodal 1

Dr.  
Atilano  
Contreras  
Ramos

4. Datos del sinodal 2

Dr.  
Jesús Guillermo  
Jiménez  
Cortés

5. Datos del sinodal 3

Dr.  
Fausto Roberto  
Méndez  
De la Cruz

6. Datos del sinodal 4

Biol.  
Rafael Enrique  
Barba  
Álvarez

7. Datos del trabajo escrito

Efecto de los ambientes transformados y sus temperaturas en la condición de la especie  
*Orthemis ferruginea* (Libellulidae, Odonata) habitante del bosque tropical caducifolio  
33p.  
2023

“El amor por todas las criaturas vivientes es el más noble atributo del hombre”

-Charles Darwin

“No tendremos una sociedad si destruimos el medio ambiente”

-Margaret Mead

A mi madre, mi abuela y mi tía,  
sin ellas no podría lograr tantas cosas.

A Luna, Mili y Tusky,  
quienes sin saberlo son mi mayor apoyo emocional

## **Agradecimientos**

A la Estación de Biología Chamela, UNAM, la Dra. Katherine Renton directora de la estación y los trabajadores de la estación por su apoyo para poder realizar este proyecto en sus instalaciones.

Al Dr. Alex Córdoba por permitirme trabajar con él y todo el apoyo y conocimiento que he recibido de su parte durante todo este proceso.

A Daniel Rivera, por su paciencia, apoyo y enseñanzas. Parte de este trabajo es logrado gracias a él.

A mis sinodales: Dr. Jesús Guillermo Jiménez Correa, Dr. Atilano Contreras Ramos, Dr. Fausto Méndez de la Cruz por sus comentarios y correcciones que no sólo enriquecieron este trabajo, sino que también me sirvieron como aprendizaje. Y al Biol. Rafael Barba Álvarez por lo anterior y por todo el apoyo que me brindó desde antes de ser mi sinodal.

A mi equipo de campo (Alain, Luis, Paola y Ulises) por su arduo trabajo y compañía en campo.

A los chicos LECA (Edday, Cata, Michelle, Valentina, Angélica, Renato, Fanny y Ulises) por su apoyo, enseñanzas, consejos y comentarios que me han sido muy útiles y me han salvado al realizar este trabajo.

A todas las personas en Chamela que me permitieron coleccionar en sus tierras y que me brindaron su apoyo durante el tiempo en campo.

A las *Orthemis*, espero que este trabajo vaya más allá de una publicación y permita crear un cambio para proteger su hábitat.

A mi familia por apoyarme durante toda la carrera y en la vida en general de diferentes formas, sin ellas nada de lo que he logrado sería posible.

A Mili, Luna y Tusky por ser los perros más maravillosos del mundo

A mis amigos de la carrera Mariana, Susana y el Dream Team (Jaz, Liz y Kat) por todos esos momentos increíbles durante la carrera y después de ella. Gracias por su apoyo siempre.

A Marisol, Rich, Ángel, Axel, Amanda y Jacki, por el interés y apoyo hacia lo que hago. Y porque verlos siempre me hace muy feliz

A Cami y Atxiri, por siempre estar ahí cuando las necesito, gracias por su apoyo.

A todas aquellas personas que me han ayudado durante la carrera, porque sin ustedes llegar hasta aquí hubiera sido más difícil.

A todas las personas que han mostrado interés por este proyecto y por lo que hago, aunque no estén familiarizados con esto. Gracias por recordarme que la ciencia debe ser accesible y entendible para todos y que va más allá de hacer investigación para publicar.

A todas aquellas personas que me han enseñado algo dentro y fuera de lo académico.

A los apoyos financieros del proyecto PAPIIT IN204921 (UNAM-DGAPA) “Insectos en ambientes urbanizados: examinación de algunos estresores y sus consecuencias ecológicas y evolutivas” a cargo del Doctor Alejandro Córdoba Aguilar.

# ÍNDICE

## Contenido

|                                                                            |           |
|----------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>RESUMEN</b>                                                             | <b>7</b>  |
| <b>I.INTRODUCCIÓN</b>                                                      | <b>8</b>  |
| 1.1 EL CALENTAMIENTO GLOBAL                                                | 8         |
| 1.1.1 <i>Perturbación y pérdida de biodiversidad</i>                       | 8         |
| 1.2 LA PERTURBACIÓN Y LA EXTINCIÓN DE LOS INSECTOS                         | 9         |
| 1.3 EL PAPEL DE LOS ODONATOS ANTE LA PERTURBACIÓN                          | 9         |
| <b>II.OBJETIVOS</b>                                                        | <b>11</b> |
| 2.1 OBJETIVO GENERAL                                                       | 12        |
| 2.2 OBJETIVOS PARTICULARES                                                 | 12        |
| <b>III.HIPÓTESIS Y PREDICCIONES</b>                                        | <b>12</b> |
| 3.1 HIPÓTESIS                                                              | 12        |
| 3.2 PREDICCIONES                                                           | 12        |
| <b>VI.MATERIALES Y MÉTODOS</b>                                             | <b>13</b> |
| 4.1 SITIO DE ESTUDIO.                                                      | 13        |
| 4.2 MEDICIÓN DE LA TEMPERATURA CORPORAL Y AÉREA.                           | 14        |
| 4.3 EVALUACIÓN DEL SISTEMA INMUNE                                          | 14        |
| 4.3.1 <i>Habilidad de melanización</i>                                     | 15        |
| 4.3.2 <i>Presencia o ausencia de parásitos</i>                             | 15        |
| 4.4 ESTIMACIÓN DE LAS RESERVAS ENERGÉTICAS.                                | 15        |
| 4.4.1 <i>Estimación de la grasa corporal</i>                               | 15        |
| 4.4.2 <i>Estimación de la masa muscular.</i>                               | 15        |
| 4.5 TAMAÑO CORPORAL E INTENSIDAD DE PIGMENTACIÓN DEL PTEROSTIGMA           | 16        |
| 4.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS                                                  | 16        |
| <b>V.RESULTADOS</b>                                                        | <b>16</b> |
| 5.1 TEMPERATURA CORPORAL Y AÉREA                                           | 16        |
| 5.2 EVALUACIÓN DEL SISTEMA INMUNE                                          | 17        |
| 5.3 ESTIMACIÓN DE LAS RESERVAS ENERGÉTICAS                                 | 18        |
| 5.4 MEDICIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL E INTENSIDAD DEL PIGMENTO DEL PTEROSTIGMA | 19        |
| <b>VI.DISCUSIÓN</b>                                                        | <b>20</b> |
| 6.1 EFECTO DE LA PERTURBACIÓN EN LA TEMPERATURA CORPORAL                   | 20        |
| 6.2 EFECTO DE LA PERTURBACIÓN EN EL SISTEMA INMUNE                         | 21        |
| 6.3 EFECTO DE LA PERTURBACIÓN EN LAS RESERVAS ENERGÉTICAS                  | 23        |
| 6.4 EFECTO DE LA PERTURBACIÓN EN EL TAMAÑO CORPORAL                        | 24        |
| 6.5 EFECTO DE LA PERTURBACIÓN EN EL PIGMENTO DEL PTEROSTIGMA               | 25        |
| <b>VII.CONCLUSIONES</b>                                                    | <b>26</b> |
| <b>REFERECIAS</b>                                                          | <b>27</b> |

## RESUMEN

Las respuestas de los seres vivos ante el cambio climático y la antropización han sido de gran interés para los investigadores ya que dan un panorama del posible futuro de las especies. Aunque los insectos representan el mayor componente de biodiversidad de los animales en el planeta, se ha sugerido que estos son más sensibles ante estos cambios puesto que han experimentado históricamente menos variabilidad climática. En especial las libélulas y los caballitos del diablo que conforman el orden Odonata, muchas veces se han caracterizado como resilientes, sin embargo, han registrado una considerable pérdida de especies. Se ha hipotetizado que los odonatos que habitan en sitios perturbados podrían verse afectados en su condición fisiológica, debido a las altas temperaturas causadas por la falta de vegetación. Este estudio evaluó los posibles efectos de las altas temperaturas relacionadas con la perturbación del hábitat sobre la condición energética, respuesta inmune y pigmentación de la especie *Orthemis ferruginea*, una especie de anisóptero del bosque tropical caducifolio. Se midieron diferentes parámetros como la temperatura corporal, la cantidad de reservas energéticas y masa muscular, la respuesta inmune y la cantidad de parásitos, así como el tamaño corporal y la pigmentación del pterostigma, comparados entre individuos de ambientes que se categorizaron como conservados o perturbados. Aunque existió una diferencia significativa entre la temperatura ambiental y corporal promedio de ambos grupos, los resultados no mostraron diferencias significativas en la cantidad de reservas y masa muscular, en la cantidad de parásitos presentes e individuos parasitados, ni en el tamaño corporal de los insectos. Por otro lado, se observó una mayor respuesta inmune en los individuos de sitios perturbados y una mayor intensidad de pigmento en el pterostigma de individuos de sitios conservados, lo que lleva a suponer que existe un compromiso en la cascada de la fenoloxidasa encargada de la producción de melanina, la cual tiene un papel fundamental tanto para la respuesta inmune, como para la pigmentación de los insectos. Los resultados de este estudio muestran que los efectos de la temperatura pueden ser dependientes de las especies, en el caso de *O. ferruginea* no parece haber evidencia que muestre que la modificación del hábitat y la temperatura estén afectando las respuestas fisiológicas de los organismos. Además, este trabajo abre una puerta para el estudio del posible papel del pterostigma en la termorregulación de las libélulas y el funcionamiento de la cadena de la fenoloxidasa.

## I. INTRODUCCIÓN

### **1.1 El calentamiento global**

Todos los escenarios de cambio climático predicen un incremento en la media de la temperatura global y en la magnitud de la variación en la temperatura estacional y del aire (Colinet et al., 2015). Además, existen señales de cambios en la naturaleza impulsados por el clima, afectando los rangos geográficos de las especies, teniendo como resultado la contracción o expansión de estos, así como los ciclos de vida, el desarrollo de nuevos rasgos morfológicos y la abundancia de las especies (Habibullah et al., 2022; Lovejoy, 2008; Rosset & Oertli, 2011). Por lo tanto, aunque las condiciones climáticas han sido variables durante la historia de la Tierra, el cambio climático acelerado puede afectar la capacidad de las especies para adaptarse a nuevas condiciones climáticas, resultando en una pérdida de la biodiversidad (Kumar et al., 2021). En este caso, es de particular interés conocer cómo los insectos responden al cambio climático actual tanto por ser el linaje de animales más diverso de organismos multicelulares en el planeta, como por su importancia para el funcionamiento de los ecosistemas terrestres (Halsch et al., 2021). En general, las especies deben producir respuestas adaptativas para persistir, alterando su nicho climático a lo largo de tres ejes no exclusivos: tiempo (e.g. fenología y voltinismo), espacio (e.g. rangos, abundancia y estructura) y el organismo en sí mismo (e.g. morfología, fisiología y conducta). Además, las respuestas de los insectos varían según sus rasgos ecológicos, ciclos de vida, ciclos estacionales, asociaciones tróficas, óptimos fisiológicos, límites de tolerancia, entre otros (Bellard et al., 2012; Musolin & Saulich, 2012). Evaluar estas respuestas en insectos tropicales es importante puesto que son más sensibles a las condiciones de calentamiento al haber experimentado históricamente menos variabilidad climática (Halsch et al., 2021). Por lo tanto, los insectos en regiones tropicales ya están cerca de sus máximos térmicos perjudiciales (Deutsch et al., 2008; Halsch et al., 2021).

#### **1.1.1 Perturbación y pérdida de biodiversidad**

Vivimos en medio de una ola global de pérdida de biodiversidad impulsada principalmente por la humanidad (Dirzo et al., 2014) debido a que las actividades antrópicas continúan alterando el ambiente a escalas locales y globales, llevando a cambios dramáticos en la estructura y composición de comunidades ecológicas (Hooper et al., 2005). Estos cambios o alteraciones en las condiciones de un lugar que tienen efecto en sus características es lo que se considera perturbación. De esta manera, surgen nuevas amenazas para la biodiversidad, siendo la destrucción de los hábitats una de las más importantes, la cual está procediendo a una tasa sin precedentes a lo largo del mundo (Moore, 1997). Entre la destrucción de los hábitats, el avance de la frontera agrícola es uno de los estresores antropogénicos que más afecta la biota del mundo (Hassall, 2015). El Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC por sus siglas en inglés) predijo que 20-30% de las especies de animales y plantas están en riesgo de extinción producto del cambio climático (Kumar et al., 2021). En México se han registrado desde el siglo XVII, por lo menos 778 especies animales y 124 especies vegetales como extintas (CONABIO, 2020). Si incluimos las extinciones causadas por el ser humano antes de 1600, el número se eleva a más de 2,000 especies (CONABIO, 2020). Según la NOM-059-SEMARNAT-2010 (documento oficial que enlista las especies nacionales en peligro de extinción), se estima que un

total de 2,606 especies se encuentran en riesgo de extinción, de las cuales 895 se categorizan como amenazadas (A), 476 se encuentran en la categoría de peligro de extinción (P), 1186 en la categoría de sujetas a protección especial (Pr) y 49 en la categoría de probablemente extinta en el medio silvestre (E) (PROFEPA,2010).

### **1.2 La perturbación y la extinción de los insectos**

De acuerdo con la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), los insectos representan el mayor componente de biodiversidad en México, con casi 48,000 especies registradas (i.e., 66% de la fauna documentada) (Falcón-Brindis et al., 2021). Reportes recientes sugieren que varias especies de insectos están experimentando una crisis global evidente en pérdidas de abundancia, diversidad y biomasa (Forister et al., 2019). Se estima que cerca del 40% de las especies de insectos del mundo están amenazadas de extinción (van der Sluijs, 2020) y, aunque las causas son diversas, una gran proporción de estudios (49.7%) apunta a la modificación del hábitat (i.e., urbanización, agricultura e industrialización) como el mayor promotor; le sigue la contaminación (25.8%) mediante el uso de fertilizantes y pesticidas sintéticos, desechos y químicos industriales; después factores biológicos (17.6%) como patógenos, parásitos y especies introducidas y, finalmente, el cambio climático (6.9%) (Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). El conocimiento sobre el estatus actual de los insectos y sus respuestas a los cambios en su ambiente es importante, ya que son parte integral de todas las cadenas y redes alimenticias terrestres y acuáticas. Por lo tanto, el declive de este grupo podría suponer un riesgo global para los servicios y funciones ecosistémicas clave que proporcionan, como el reciclado de nutrientes, la formación de suelo, la descomposición de la materia orgánica, la purificación del agua, el control biológico de plagas, servicios de polinización y el soporte de la red de alimentos (Goulson, 2019; van der Sluijs, 2020). Como ejemplo de la pérdida de abundancia de las poblaciones tenemos a las comunidades de mariposa monarca (*Danaus plexippus plexippus*), las cuales mostraron números peligrosamente bajos en sus sitios de hibernación en México entre los años 2010 a 2014. En la actualidad enfrentan diversas amenazas incluyendo climas extremos, pesticidas y pérdida de hábitat (Agrawal & Inamine, 2018). Y, aunque los análisis de Crossley et al., (2022) muestran que por el momento, las abundancias en verano en Estados Unidos parecen ser suficientes para amortiguar los declives en invierno, existe un punto de inflexión en el cual las poblaciones sobrevivientes serán muy pocas como para provocar de forma fiable un resurgimiento en verano.

### **1.3 El papel de los odonatos ante la perturbación**

Los Odonata son insectos hemimetábolos (i.e., no tienen un estadio de pupa), poseen un ciclo de vida con un estado larval acuático (aunque existen algunas larvas que son terrestres) y un estado adulto volador terrestre. El desarrollo de los huevos en su mayoría es acuático, pero también puede ocurrir en o sobre suelo mojado o en tejidos de plantas (Suhling et al., 2015). El orden Odonata se encuentra dividido en dos subórdenes, Zygoptera o caballitos del diablo y Anisoptera o verdaderas libélulas. Los anisópteros son en promedio más grandes y robustos que los zigópteros, sus ojos se tocan en la parte superior de la cabeza mientras los de los zigópteros se encuentran ampliamente separados. Las alas traseras de los anisópteros son claramente más anchas en su base que las delanteras y la mayoría de las familias descansan con sus

alas extendidas, mientras que las alas de los zigópteros son similares en forma y descansan con ellas cerradas (Kalkman et al., 2008; Suhling et al., 2015). Así mismo, ambos grupos presentan usualmente un pterostigma, el cual consiste en una célula alar gruesa y pigmentada que puede reducir las vibraciones autoexcitadas del ala en el margen anterior (Kalkman et al., 2008). En México se tienen 355 especies registradas, de las cuales 49 son endémicas dentro del territorio nacional y, no existen especies mexicanas señaladas en la Nom-059-Semarnat-2010 aunque dentro del libro rojo de especies amenazadas de la IUCN existen 6 especies señaladas como en peligro y otras 3 son consideradas como vulnerables (González-Soriano & Novelo-Gutiérrez, 2014).

Se conoce que entre los principales elementos ambientales que afectan a los Odonata se encuentran la fragmentación del paisaje, la pérdida o modificación de la vegetación natural, la descarga de aguas residuales y/o escorrentía de aguas pluviales, el cambio climático antropogénico, la eutrofización y la contaminación (Assandri, 2021; Cuevas-Yáñez et al., 2017). La fragmentación del paisaje y la pérdida o modificación de la vegetación son los factores cuyos efectos han sido más estudiados en los odonata (i.e., Foote & Rice Hornung, 2005; Monteiro-Júnior et al., 2014; Rocha-Ortega et al., 2019b, 2019a; Sakai et al., 2017; Veras et al., 2020), conduciendo comúnmente al decremento de la abundancia y riqueza de especies, al cambio en la composición y distribución de sus comunidades y, a la modificación de su biología reproductiva. La reducción de la cubierta vegetal implica un número de efectos negativos para los odonatos como: menos refugios de pecha para descanso y protección a depredación, menos comida disponible, un incremento a la exposición al sol y menos humedad (Cuevas-Yáñez et al., 2017). Además, el cambio climático impulsado por las acciones humanas tiene repercusiones en las comunidades de estos organismos, alterando su distribución y fenología y, provocando eclosiones más tempranas. Lo anterior conduce a un desarrollo larval más rápido derivado de cambios en el voltinismo (número de generaciones producidas), y filtrando ensambles locales con base en la habilidad de dispersión de las especies (Assandri, 2021; Hassall et al., 2007; Ott, 2010). Por ejemplo, Córdoba-Aguilar & Rocha-Ortega (2019) detectaron una reducción en la abundancia de larvas y adultos de *Hetaerina americana* (zygoptera) al comparar los años 2016 y 2022 debido a un decremento en la calidad del hábitat, destacando el impacto de la reducción de la cobertura de vegetación y la contaminación del agua en los caballitos del diablo.

A pesar de vivir bajo estos factores estresantes, muchas especies de odonatos parecen ser resilientes al persistir en áreas transformadas. De acuerdo con Rocha-Ortega et al. (2019) esta resiliencia parece ser facilitada por tres atributos ecológicos y de historias de vida: 1) los cambios suelen llevarse a cabo en la abundancia-ocupación más que en la riqueza de especies en los odonatos adultos; 2) los odonatos adultos son generalistas en términos de hábitat y alimento, por lo que cambios en el uso de suelo podrían no ser relevantes para el uso de hábitat; 3) muchas especies tienen una alta capacidad de dispersión, por lo que podrían evitar ambientes desfavorables. Se ha documentado que, en el caso específico de los anisópteros, parecen tener una mayor cantidad de especies resilientes debido a que la mayoría de ellos son generalistas con una alta habilidad de dispersión (Monteiro-Júnior et al., 2014). Sin embargo, aunque los zigópteros parecen ser especies más sensibles debido a sus hábitos especialistas y la baja capacidad de dispersión, se han registrado especies como *Argia plana* resilientes a la urbanización (Suárez-Tovar et al., 2022)

La vulnerabilidad o resiliencia de los individuos ante estos cambios en su hábitat puede ser estimada a través de la medición de diferentes rasgos fisiológicos y de historias de vida como la respuesta inmune y carga parasitaria, el tamaño corporal, la pigmentación y las reservas energéticas (Córdoba-Aguilar et al., 2009; Hassall & Thompson, 2008; Plaistow & Siva-Jothy, 1996; Suárez-Tovar et al., 2022). Con respecto a la respuesta inmune, se ha observado que los diferentes componentes del sistema inmune y los diferentes patógenos responden de formas distintas a los cambios de temperatura, lo cual tiene consecuencias tanto en la infección del patógeno, como en la supervivencia del hospedero y en su habilidad para resistir o tolerar las infecciones y la virulencia del patógeno (Laughton et al., 2017). Lo anterior se debe a que, mantener el sistema inmune es costoso y los recursos se pueden encontrar en competencia con otros rasgos de historias de vida (Laughton et al., 2017; Rolff & Siva-Jothy, 2003). En el caso de los odonatos, existen tres grupos de parásitos que se han estudiado extensivamente: los ácaros, las gregarinas (protozoarios intestinales) y los tremátodos (Forbes & Robb, 2008; Hasik et al., 2022). Por otro lado, el tamaño corporal y los rasgos relacionados a este también podrían ser un buen indicador de la vulnerabilidad de las especies en insectos. Se ha observado que especies con mayores tamaños presentan mayor vulnerabilidad a la extinción (Suárez-Tovar et al., 2019) ya que el tamaño corporal está relacionado con el riesgo de extinción mediante tres variables correlacionadas: abundancia, fluctuación de poblaciones y tasa de crecimiento poblacional (Davies et al., 2000). Sin embargo, en la literatura se reportan relaciones positivas, negativas o la ausencia de relación, indicando que este es un parámetro muy variable en odonatos (i.e., Davies et al., 2000; Sokolovska et al., 2000; Suárez-Tovar et al., 2019). Otro parámetro variable es la pigmentación alar, en los odonatos se ha registrado una función de señalización sexual y de reconocimiento entre especies. Además de estas funciones, existen evidencias de una función de regulación de la temperatura corporal (Svensson & Waller, 2013). Aunque no todos los odonatos cuentan con pigmentación alar, sí poseen un pterostigma pigmentado, al cual se le adjudican principalmente las funciones de unir las venas del margen anterior (Arnold, 1963) y como regulador del vuelo (Åke Norberg, 1972). También, se sugiere que pterostigmas con pigmentación más intensa podrían tener funciones conductuales en la defensa del territorio y en el cortejo (Machado, 2012). Guillermo-Ferreira & Gorb, (2021) encontraron que las alas anteriores y posteriores del anisóptero *Zeithoptera lanei*, se encontraban más frías hacia el pterostigma y la punta del ala al estar cerradas, mostrando que el calor del tórax se distribuye a través de las venas y tráqueas del ala. Por otro lado, las temperaturas del pterostigma y la base del ala fueron mayores respecto al resto del ala cuando las alas se encontraban abiertas, sugiriendo que esta región podría tener una función termorreguladora. Finalmente, puesto que las condiciones ambientales pueden afectar el balance de la asignación de recursos en un gran rango de rasgos en los individuos, es necesario tener un enfoque integrador del efecto de estas condiciones en la tasa metabólica y el comportamiento vinculado a la adquisición de recursos energéticos y la asignación de recursos a diferentes rasgos para desarrollar teorías que permitan predecir las respuestas de los individuos (Denis et al., 2013; Lann et al., 2011).

## II.OBJETIVOS

### **2.1 Objetivo general**

Evaluar los efectos de las temperaturas relacionadas con la perturbación del hábitat en la condición fisiológica y pigmentación de los adultos macho de la especie *Orthemis ferruginea*, habitante del bosque tropical caducifolio.

### **2.2 Objetivos particulares**

- Comparar la temperatura corporal entre individuos que habitan ambientes perturbados y con mayor temperatura de aquellos en ambientes conservados y con menor temperatura y evaluar si hay diferencias significativas.
- Comparar la cantidad de reserva energética y musculatura presentes en individuos que habitan ambientes perturbados respecto a los de ambientes conservados.
- Comparar la respuesta inmune en individuos que habitan ambientes perturbados respecto a aquellos de ambientes conservados.
- Comparar la carga de parásitos presentes en individuos que habitan ambientes perturbados respecto a aquellos de ambientes conservados.
- Comparar el tamaño corporal en individuos que habitan ambientes perturbados respecto a aquellos de ambientes conservados.
- Comparar la intensidad de pigmentación del pterostigma en individuos que habitan ambientes perturbados respecto a aquellos de ambientes conservados.

## **III. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES**

### **3.1 Hipótesis**

Los individuos adultos de la especie *Orthemis ferruginea* de sitios perturbados se verán afectados en su condición fisiológica y pigmentación debido al estrés provocado por las altas temperaturas en sitios con poca o nula cobertura vegetal

### **3.2 Predicciones**

- Debido a las altas temperaturas derivadas de un ambiente con poca vegetación los individuos de sitios perturbados tendrán una mayor temperatura corporal.
- Debido a las altas temperaturas y al estrés provocado por estas, los individuos de sitios perturbados tendrán una menor cantidad de reservas energéticas y un sistema inmune menos eficiente.
- Debido a que individuos más grandes están en mayor riesgo frente a altas temperaturas, los individuos de sitios perturbados serán más pequeños que los de sitios conservados.
- El pterostigma de los individuos en los sitios perturbados será más claro en comparación al de aquellos sitios perturbados debido a su función termorreguladora
- Es posible que exista un compromiso entre la cantidad de reservas energéticas presentes en las libélulas de sitios perturbados, y algún otro de los parámetros medidos (i.e., sistema inmune, tamaño, pigmentación), debido a las condiciones estresantes y a la necesidad de priorizar ciertos rasgos importantes para su adecuación.

## VI. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1 Sitio de estudio.

El estudio se llevó a cabo dentro del municipio de La Huerta, en el estado de Jalisco, México (19°20'30" y 19°45'50" N, 104°31'50" y 105°13'20" O a 310 msnm). Esta región cuenta con dos temporadas climáticas diferentes, la temporada de secas se da en los meses de noviembre a marzo, siendo este último el que presenta la menor precipitación; mientras que la de lluvias se da en los meses de junio a octubre (Gobierno del Estado de Jalisco, 2022). El proyecto fue realizado en los meses de agosto-septiembre correspondiente al periodo de lluvias.

En este municipio se encuentra ubicada la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (RBCHC) entre el margen norte del Río Cuitzmala y el arroyo Chamela. El área se divide en secciones por la Carretera Federal 200, Melaque-Puerto Vallarta, en donde al este de esta carretera predomina el bosque tropical caducifolio y al oeste el bosque subtropical caducifolio y los humedales (Instituto de Biología, UNAM, 2022).

Mientras que no existen asentamientos humanos en los límites de la reserva, en su zona aledaña se encuentran ejidos, dividiéndose el resto de la tierra en propietarios privados, empresas turísticas y personas "avecindadas", es decir, que viven dentro de la zona urbana de algún ejido, pero que no poseen tierras para la producción. Las actividades productivas del sector ejidal son la ganadería extensiva, la agricultura de temporal y en algunos casos la agricultura comercial de riego, así como la extracción forestal de maderas y postes. (Castillo et al., 2007). Estas actividades, al igual que el incremento de asentamientos humanos han sido objeto de una intensa transformación del paisaje circundante a la Reserva durante la segunda mitad del siglo pasado llevando a una deforestación del 16-17% de la zona de amortiguamiento (Maass et al., 2018; Sánchez-Azofeifa et al., 2009; Villa-Galaviz & Boege, 2012).

Para fines de este trabajo se tomaron muestras de 5 sitios diferentes (2 sitios conservados y 3 perturbados) en zonas dentro y aledañas a la Reserva. Los sitios se categorizaron como "conservados" y "perturbados" con base en la clasificación hecha por Castillo-Pérez et al., (2022) (Tabla 1). Los hábitats perturbados fueron aquellos con una aparente modificación antropogénica de la cubierta forestal (e.g., casas, ganado o modificación antropogénica de la cubierta forestal (Figura 1), mientras que los conservados carecían de estas modificaciones.

*Tabla 1- Ubicación y categorización de los sitios muestreados.*

| Sitio                                | Tipo de Hábitat | Coordenadas     |
|--------------------------------------|-----------------|-----------------|
| Estación de Biología Chamela         | Conservado      | 19°30'05.01" N  |
|                                      |                 | 105°02'53.02" O |
| Carretera Villa Purificación-Chamela | Perturbado      | 19°30'11.31" N  |
|                                      |                 | 105°02'18.07" O |
|                                      |                 | 19°34'53.89" N  |
|                                      |                 | 105°01'48.22" O |

|           |            |                                   |
|-----------|------------|-----------------------------------|
| La Huerta | Perturbado | 19°36'17.95" N<br>104°52'41.59" O |
| La Huerta | Perturbado | 19°35'45.85" N<br>105°06'22.78" O |



**Figura 1-** (A) Aspecto de un sitio categorizado como perturbado; (B) Aspecto de un sitio categorizado como conservado

#### ***4.2 Medición de la temperatura corporal y aérea.***

Los odonatos fueron capturados con una red entomológica aérea, sujetándolos por las alas con pinzas entomológicas al momento de la captura, para evitar interferir con la temperatura corporal. Estos fueron fotografiados con una cámara termográfica FLIR modelo E5 (resolución 160 x 120 píxeles, con un rango espectral de 7.5-13  $\mu\text{m}$  y una sensibilidad térmica de <60 mK a 30°C). Posteriormente, las imágenes fueron analizadas con el programa FLIR tools y se tomó en cuenta la temperatura máxima de cada uno de los tórax de los individuos capturados.

La temperatura aérea promedio fue estimada utilizando un data logger HOBO® (modelo MX2201, con precisión  $\pm 0.5^\circ\text{C}$ ), el cual fue colocado a aproximadamente metro y medio del suelo, en las ramas expuestas de los árboles durante los días de muestreo. Para el análisis se tomaron en cuenta las temperaturas registradas desde una hora antes del muestreo hasta una hora después de haber realizado el muestreo.

#### ***4.3 Evaluación del Sistema Inmune***

#### **4.3.1 Habilidad de melanización**

Se siguió el protocolo de inducir una respuesta inmune celular al hospedero a través de un reto artificial con nailon (e.g., Córdoba-Aguilar et al., 2009; Rantala & Roff, 2007) debido a que la respuesta de melanización a los filamentos de nailon está correlacionada con la respuesta mostrada a los parásitos de ácaros naturales (Nagel et al., 2011). Al momento de la captura, después de tomar la fotografía térmica, se insertó una pieza de nailon de aproximadamente 5mm de largo y 0.1mm de ancho, previamente desinfectada en alcohol al 96%, en el segundo segmento abdominal en una muestra de los individuos capturados (n=45). Los individuos fueron transportados en tubos de ensayo con un trozo de madera, simulando una percha, y un pedazo de algodón humedecido para mantenerlos hidratados en una hielera hasta la Estación de Biología Chamela. Una vez en la estación, los tubos con los organismos fueron colocados en un bote completamente negro dentro de un cuarto a temperatura ambiente. Después de 14 horas, las piezas de nailon fueron retiradas y puestas cada una en tubos de microcentrífuga (Eppendorf®) con alcohol al 70%. Posteriormente, estas se colocaron en agua destilada por 24 horas para su rehidratación. Una vez hidratadas, se observaron en un microscopio estereoscópico VELAB VE-S5 y posteriormente se fotografiaron entre 6 y 8 veces desde diferentes ángulos utilizando una cámara de iPhone 11 ajustado al microscopio. Las imágenes fueron analizadas mediante el programa Image J (versión 1.53e) donde se obtuvo el área melanizada en cada pieza de nailon. Una vez obtenidos los datos, se sacó el promedio de las áreas medidas de cada nailon.

#### **4.3.2 Presencia o ausencia de parásitos**

Para contar el número de gregarinas presentes en los organismos se extrajo el intestino de los individuos de la misma muestra, cortando el último segmento abdominal y decapitándolos. Una vez extraído, el intestino se colocó en una caja Petri con un buffer fosfato salino (PBS, 0.05M, pH 7.0) y se observó en el microscopio estereoscópico. Posteriormente, el resto del cuerpo se observó en el microscopio para realizar el conteo de ácaros presentes en el tórax y/o abdomen.

### **4.4 Estimación de las Reservas Energéticas.**

#### **4.4.1 Estimación de la grasa corporal**

Para estimar la cantidad de lípidos totales en los organismos se siguió el protocolo de Marden, (1989). Los organismos fueron decapitados, y una vez con el intestino extraído, los cuerpos se colocaron en contenedores con deshumificador ambiental para su traslado al laboratorio, donde se colocaron dentro de sobres de papel filtro y permanecieron en un desecador por 48 horas. Pasado este tiempo se pesaron en una báscula analítica VELAB VE-20 y fueron colocados en tubos de microcentrífuga (Eppendorf®) con cloroformo grado

ACS durante 5 días. Posteriormente, los cuerpos se regresaron a los sobres de papel filtro previos y a la secadora por 48 horas. Una vez secos se volvieron a pesar y la cantidad de grasa corporal de cada uno fue obtenida de la diferencia entre el peso inicial y el peso final.

#### **4.4.2 Estimación de la masa muscular.**

Para estimar la cantidad de masa muscular presente en el tórax de los organismos se siguió el protocolo de Plaistow & SivaJothy, (1996). El tórax de los cuerpos usados para estimar la grasa corporal fue separado del abdomen y pesado. Posteriormente, se colocaron en

tubos de microcentrífuga (Eppendorf®) con hidróxido de potasio (KOH) al 0.2 M durante 5 días. Pasado este tiempo, los tórax se colocaron en nuevos sobres de papel filtro y se dejaron en la secadora durante 10 días. Una vez transcurrido este tiempo, los tórax se pesaron nuevamente y la cantidad de masa muscular se estimó de la diferencia de ambos pesos.

#### **4.5 Tamaño corporal e intensidad de pigmentación del pterostigma**

Para calcular el tamaño corporal de los organismos se extrajo el ala derecha del primer par de alas y se pegó en un papel acetato. Posteriormente este fue escaneado mediante un multifuncional HP Deskjet 1510 series. El tamaño corporal fue tomado como la distancia que había desde el punto de inserción del ala en el tórax hasta la punta del margen posterior del ala (Wonglersak et al., 2020). Las mediciones fueron realizadas a través del programa Image J (versión 1.53 e).

La misma ala se usó para medir la intensidad de pigmentación del pterostigma. Se utilizó el valor medio de grises como medida de intensidad usando el programa Image J, el cual mide el valor promedio de grises en los píxeles del área seleccionada y los divide entre el número de píxeles en dicha área.

#### **4.6 Análisis estadísticos**

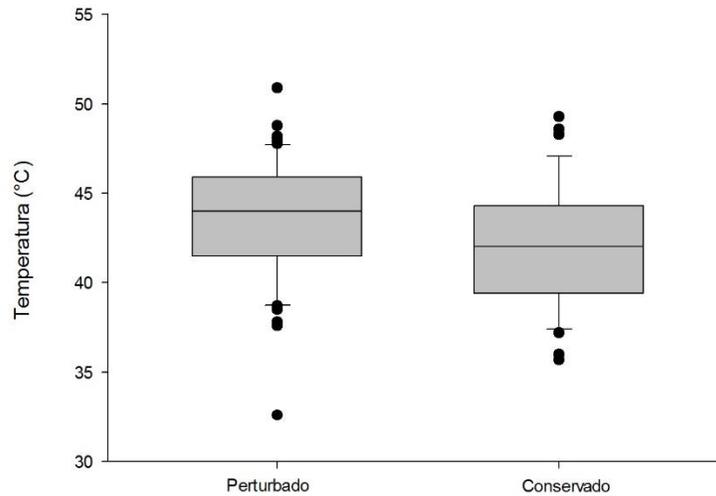
Para determinar si existían diferencias significativas en los valores obtenidos de la temperatura corporal, la masa muscular y el tamaño corporal de los organismos de ambientes perturbados y conservados, se llevó a cabo una prueba estadística T de Student de dos colas para muestras independientes a 95% de confianza. Además, se realizó una prueba no paramétrica de U de Mann-Whitney-Wilcoxon para analizar las diferencias en la temperatura aérea, el área melanizada, la cantidad de lípidos y la intensidad de pigmento del pterostigma. Para realizar los análisis estadísticos se ocupó el Software R (v. 4.1.2 (R Core Team, 2021)).

## V. RESULTADOS

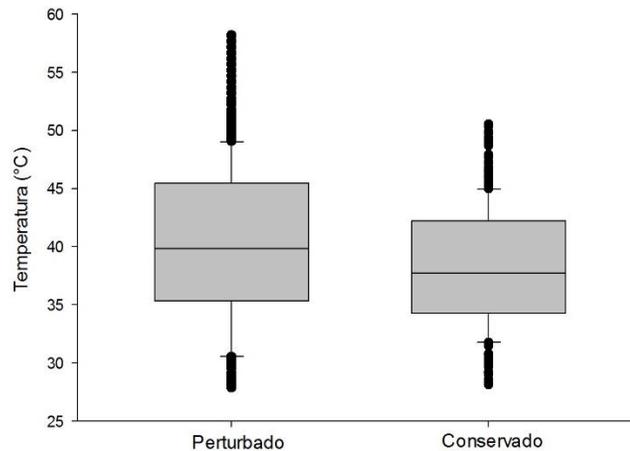
### **5.1 Temperatura corporal y aérea**

Se encontraron diferencias significativas en la temperatura del tórax entre los 60 individuos macho en hábitats perturbados y 34 en hábitats conservados ( $t=-2.29$ ,  $gl=92$ ,  $p=0.03$ ) (Figura 2).

Los individuos de hábitats perturbados mostraron una temperatura torácica media mayor ( $\bar{X}=43.50^{\circ}\text{C}$ ,  $ee=0.42$ ) que los individuos de los hábitats conservados ( $\bar{X}=41.90^{\circ}\text{C}$ ,  $ee=0.58$ ).



**Figura 2-** Temperaturas corporales de los adultos de *O. ferrugínea* según tipo de hábitat

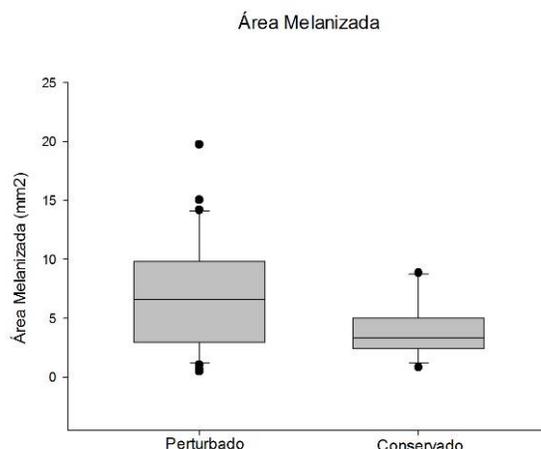


**Figura 3-** Temperatura aérea según tipo de hábitat

La temperatura aérea de ambos sitios fue significativamente distinta ( $W=478$ ,  $p=0.002$ ) (Figura 3). Los sitios perturbados mostraron una temperatura aérea ligeramente mayor ( $\bar{X}=40.19$ ,  $ee=0.31$ ) que los sitios conservados ( $\bar{X}=38.41$   $ee=0.38$ ).

## 5.2 Evaluación del sistema inmune

Se realizaron un total de 45 mediciones correspondientes a 30 organismos macho de hábitats perturbados y 15 organismos de hábitats conservados, existiendo diferencias en la cantidad de área melanizada del nailon al enfrentar el reto inmune ( $W=138$ ,  $p=0.04$ ) (Figura 4). Los organismos de hábitats perturbados mostraron un área media de melanización mayor ( $\bar{X}=7.05$ ,  $ee=0.85$ ) que la de los organismos de los hábitats conservados ( $\bar{X}=4.12$ ,  $ee=0.65$ ).



**Figura 4-**Área melanizada por los adultos de *O. ferruginea* según tipo de hábitat tras un reto inmune

No se observaron gregarinas en ninguno de los ejemplares de ambos hábitats. Se encontró la misma cantidad de individuos con ácaros en ambos tipos hábitat (Tabla 2). Para el caso de los hábitats conservados, se encontraron organismos con parásitos en ambos sitios muestreados mientras que, en el caso de los hábitats perturbados, sólo se encontraron organismos con ácaros en un sitio de muestreo. Dado el bajo número de ácaros observados en los individuos, no se realizaron pruebas estadísticas. Sin embargo, lo valores obtenidos parecen indicar que no hay diferencias entre la cantidad de parásitos presentes entre individuos de sitios perturbados y conservados.

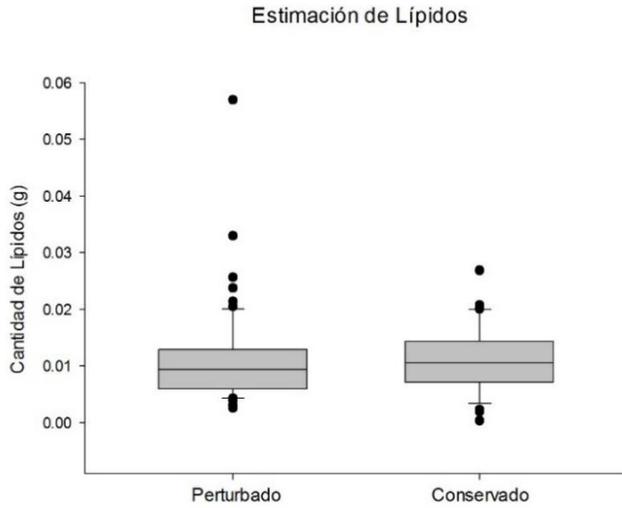
**Tabla 2-**Parásitos presentes en los adultos de *O. ferruginea* según tipo de hábitat

| Sitio                                | Tipo de Hábitat | Número de Ácaros | Organismos con ácaros |
|--------------------------------------|-----------------|------------------|-----------------------|
| Estación de Biología Chamela         | Conservado      | 3                | 2                     |
|                                      | Conservado      | 2                | 2                     |
| La Huerta                            | Perturbado      | 0                | 0                     |
| La Huerta                            | Perturbado      | 6                | 4                     |
| Carretera Villa Purificación-Chamela | Perturbado      | 0                | 0                     |

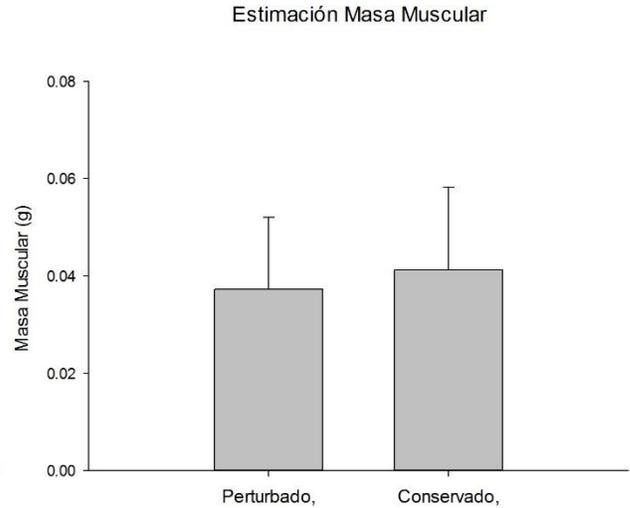
### 5.3 Estimación de las reservas energéticas

La cantidad de reservas energéticas (lípidos y masa muscular) en los organismos de ambos tipos de hábitat, se obtuvo de 94 organismos macho, 60 pertenecientes a los hábitats perturbados y 34 pertenecientes a los hábitats conservados.

No se encontraron diferencias significativas ( $W=886.5$ ,  $p=0.30$ ) entre la cantidad de lípidos presente en los organismos de ambos hábitats (Figura 5). Lo mismo ocurrió para la masa muscular (Figura 6) ( $t=1.17$ ,  $gl=92$ ,  $p=0.24$ ).



**Figura 5-**Cantidad de lípidos presentes en los adultos de *O. ferruginea* según tipo de hábitat

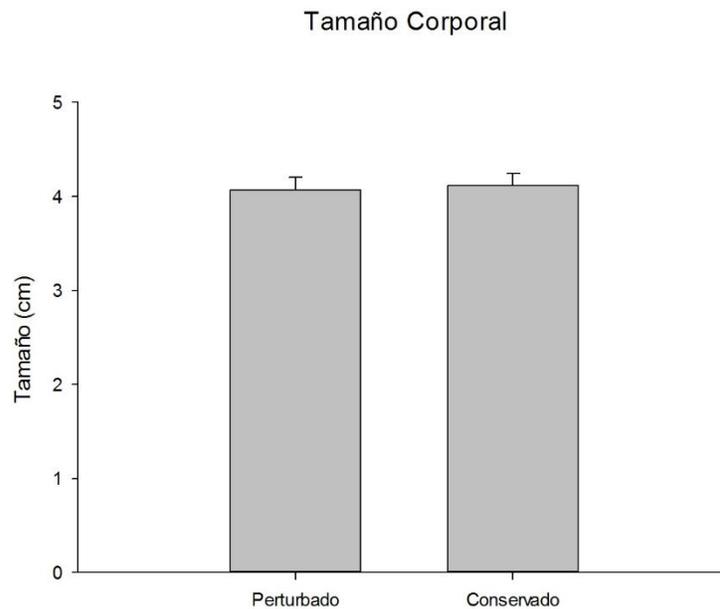


**Figura 6-**Masas musculares de los adultos de *O. ferruginea* según tipo de hábitat.

#### 5.4 Medición del tamaño corporal e intensidad del pigmento del pterostigma

El tamaño corporal y la intensidad de pigmento en el pterostigma fueron medidos en 94 individuos macho, 34 pertenecientes a hábitats conservados y 60 a hábitats perturbados.

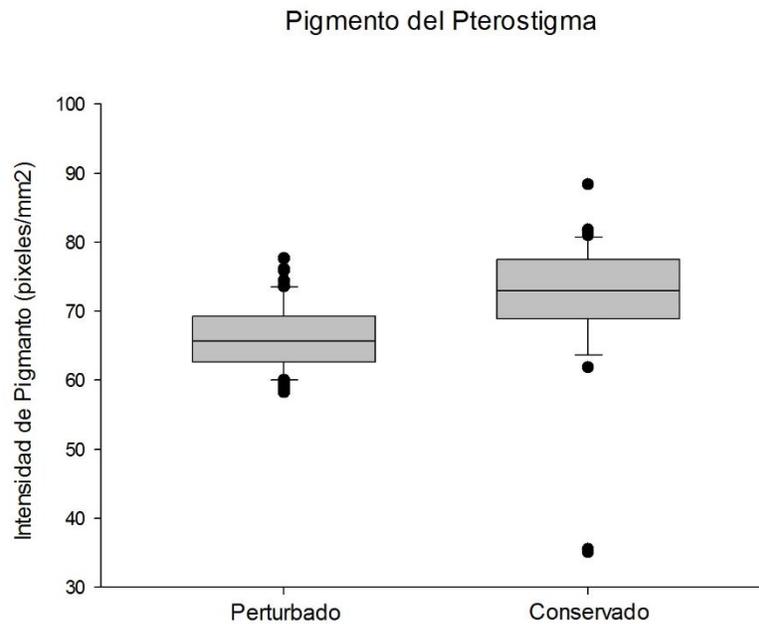
No se encontraron diferencias significativas ( $t=1.76$ ,  $gl=92$ ,  $p=0.08$ ) entre el tamaño corporal de los organismos en ambos tipos de hábitat (Figura 7).



**Figura 7-**Tamaños corporales de los adultos de *O. ferruginea* según tipo de hábitat

Se observaron diferencias significativas en la intensidad de pigmento presente en el pterostigma de los organismos evaluados ( $W=1598$ ,  $p=0.005$ ) (Figura 8). Se encontró que

los organismos de hábitats conservados mostraron una mayor intensidad promedio de pigmento en el pterostigma ( $\bar{X}=71.26$ ,  $ee=1.83$ ) que aquellos que habitan en lugares perturbados ( $\bar{X}=66.23$ ,  $ee=0.62$ )



*Figura 8*-Intensidad del pigmento del pterostigma de los adultos de *O. ferruginea* según tipo de hábitat

## VI. DISCUSIÓN

### **6.1 Efecto de la perturbación en la temperatura corporal**

Los cambios en la cobertura vegetal pueden alterar la humedad y el flujo del calor en el paisaje de manera negativa, por lo que la fragmentación del paisaje está ligada a climas más calientes y secos (Hong et al., 1995). Estos cambios en las condiciones térmicas influyen en la morfología, fisiología, distribución, comportamiento y patrones de actividad de los organismos (Tuff et al., 2016), sobre todo en los ectotérmicos o poiquilotérmicos. Los resultados de la medición de la temperatura aérea mostraron una mayor temperatura promedio en los sitios perturbados ( $40.19\text{ °C} \pm 0.31$ ) respecto a la de los sitios conservados ( $38.41\text{ °C} \pm 0.38$ ). Esta diferencia de temperatura está relacionada con el total del área deforestada, pues a mayor deforestación mayor apertura del dosel, provocando que zonas más desprovistas de vegetación excedan los rangos de temperaturas experimentadas en las regiones forestales no modificadas (Zeppetello et al., 2020). Además, se encontró mayor temperatura torácica en los individuos de hábitats perturbados ( $43.5\text{ °C} \pm 0.42$ ) con una diferencia de  $1.6\text{ °C}$  respecto a la temperatura promedio de los individuos de sitios conservados ( $41.9\text{ °C} \pm 0.58$ ). Para ambos tipos de hábitat, los organismos presentaron una temperatura torácica promedio mayor que la temperatura promedio del aire. Castillo-Pérez et al. (2022) encontraron un patrón similar, en el que la temperatura torácica de zigópteros y anisópteros fue mayor (y nunca menor) que la temperatura del aire, mostrando una relación positiva entre la temperatura aérea y torácica y una dependencia de la temperatura corporal a la temperatura ambiental. En el caso de insectos grandes, se ha

observado que la temperatura torácica se encuentra inevitablemente elevada sobre la temperatura ambiental durante el vuelo sostenido, permitiéndoles llevar a cabo una regulación endotérmica de la temperatura (May, 1978). Además, los individuos ectotermos generalmente tienen una limitada habilidad para regular su temperatura corporal por debajo y por encima de la temperatura ambiente (Alemu et al., 2017). Lo anterior sugiere que organismos ectotérmicos que experimenten temperaturas corporales aproximadamente 2-5 °C más altas y que tengan la capacidad de tolerarlas podrían persistir en ambientes perturbados (Tuff et al., 2016) como podría ser el caso de la especie *O. ferruginea*.

A diferencia de las libélulas que habitan lugares más fríos, aquellas que se encuentran bajo mayores temperaturas deben dedicar mayor tiempo y recursos en su termorregulación para mantener sus márgenes de seguridad (May, 1978). De acuerdo con los límites térmicos estimados por Castillo-Pérez et al. (2022) para la especie *O. ferruginea*, la mayoría de los individuos se encuentra dentro de sus límites térmicos tanto en los sitios conservados (39 °C a 44°C) como en los perturbados (39°C a 45°C) lo que podría sugerir que en ninguno de los sitios exista un estrés térmico detectable para los individuos. Sin embargo, en ambos casos existen individuos que se encuentran por encima de sus límites térmicos con temperaturas máximas de 50.49°C para individuos de sitios conservados y 58.13°C para individuos de sitios perturbados. Estos individuos fuera de sus límites térmicos podrían estar experimentando efectos negativos en su adecuación al invertir más tiempo y energía termorregulando, sobre todo porque se ha estimado que la temperatura óptima de reproducción para los ectotermos va de los 25°C a los 30°C (Deutsch et al., 2008; Svensson & Waller, 2013; Tsubaki et al., 2010). Aunque existen diferentes mecanismos como la plasticidad fenotípica y la adaptación genética que les permite a los organismos responder a la variabilidad de la temperatura (González-Tokman et al., 2020). Se ha observado que los límites térmicos de los insectos se puede mejorar a través de la aclimatación, dando como resultado una plasticidad en estos (Weaving et al., 2022). La plasticidad de los límites térmicos a su vez podría proveer un mecanismo importante para que las poblaciones mejoren su tolerancia, y copulen con temperaturas cada vez más variables e intensas (Angilletta Jr & Angilletta, 2009). Sin embargo, aunque los cambios plásticos tienden a incrementar los límites térmicos en muchos ectotermos terrestres, su efecto suele ser menor en los límites superiores que en los inferiores (Hoffmann et al., 2013). En este caso, puede que los individuos de la especie *O. ferruginea* presenten cambios adaptativos que les ayuden a incrementar la resistencia al calor en cierto punto permitiéndoles permanecer en sitios perturbados a pesar de encontrarse fuera de sus límites térmicos. Por otro lado, es importante considerar que, en ausencia de adaptaciones fisiológicas a condiciones estresantes, el efecto de los extremos térmicos en los individuos depende de la forma en la cual los ectotermos son capaces de hacer ajustes mediante el comportamiento, el movimiento, los patrones de actividad y la sincronización estacional para evadir temperaturas que exceden sus límites de rendimiento proveyéndoles de un respiro y soportar condiciones estresantes (Hoffmann et al., 2013). Finalmente, sería importante realizar investigaciones tanto moleculares, como de comportamiento para descubrir los mecanismos que le permiten a esta especie sobrevivir en sitios perturbados.

## **6.2 Efecto de la perturbación en el sistema inmune**

Los odonatos son hospederos de una gran variedad de endo y ectoparásitos, siendo los ácaros acuáticos y las gregarinas los principales y más estudiados (e.g., Åbro, 1971; Zawal & Buczyński, 2013). En este estudio, se encontraron pocos individuos con parásitos en ambos hábitats (4 en ambos casos). Así mismo, el número de parásitos presentes en los individuos parasitados fue bajo (5 en conservados y 6 en perturbados), encontrándose solamente ácaros. A nivel de suborden, los anisópteros muestran tener una menor prevalencia de parásitos, posiblemente debido a que son organismos más grandes con una cutícula más gruesa ayudándoles a resistir a los ácaros y, se alimentan generalmente de presas más grandes las cuales pocas veces contienen gregarinas (Ilvonen & Suhonen, 2016). Además, organismos que viven en una alta densidad poblacional (zigópteros) son más susceptibles a ser parasitados que aquellos que viven en poblaciones de menor densidad (anisópteros) o que son localmente raras (Ilvonen et al., 2018). Nuestros resultados sugieren que esta especie es posiblemente poco susceptible a ser parasitada y sólo aquellos machos que tienen una pobre inmunocompetencia se infectan. Por otro lado, debido a que estos parásitos muestran un patrón estacional es posible que el periodo de muestreo influenciara la estimación de prevalencia de los parásitos, tal como sugiere da Silva et al. (2021).

Aunque no se encontró diferencia en la cantidad de parásitos (ácaros o gregarinas) en los individuos de ambos sitios, ni en la cantidad de individuos parasitados, los resultados sí mostraron una diferencia significativa en la cantidad de área melanizada tras haber realizado el reto inmune, obteniendo que los individuos de sitios perturbados melanizaron un área mayor del nailon que los de sitios conservados. La melanización juega roles importantes en diversos procesos fisiológicos de los insectos incluyendo la curación de heridas, la pigmentación de la cutícula y la inmunidad. Esta respuesta se desencadena localmente cuando hay un daño en la cutícula o sistemáticamente cuando existe una invasión microbiana en el hemocele (Nakhleh et al., 2017). Varios investigadores han mostrado que esta respuesta se encuentra influenciada por la temperatura ambiental de manera que a mayor temperatura mayor es la cantidad de melanización. Ejemplo de esto es el experimento llevado a cabo por Robb & Forbes, (2005) en el caballito del diablo *Lestes forcipatus*, cuyos resultados mostraron una fuerte correlación positiva entre la temperatura y el porcentaje promedio de cobertura de melanina del tubo digestivo del ácaro acuático *Arrenurus planus*. En este caso, tanto los machos como las hembras de *L. forcipatus* melanizaron proporcionalmente más tubos digestivos a una temperatura de 22°C que a 15°C. Por otra parte, Tüzün & Stoks, (2021) observaron que al simular una ola de calor en la especie *Coenagrion puella* la respuesta inmune incrementó y la respuesta de encapsulación fue ~16% más fuerte en comparación con el control. En el caso de *O. ferruginea* se puede observar este mismo patrón, en donde los individuos que se encuentran en hábitats más calientes presentan una encapsulación más eficiente. Esto probablemente debido a que la cascada enzimática encargada de esta respuesta (pro-fenoloxidasas) es dependiente de la temperatura (Gillespie et al., 1997; Robb & Forbes, 2005), incrementando su actividad conforme incrementa la temperatura, por lo que se espera que individuos en climas más calientes con altos niveles de fenoloxidasas tengan mejores defensas contra un gran aspecto de parásitos (Mlynarek et al., 2015). Es importante tomar en cuenta que a temperaturas muy altas la actividad de la enzima y la tasa de reacción decrecen (Taleh et al., 2014), por lo que es importante saber el rango de temperaturas óptimas en el que hay una mayor actividad de esta enzima en cada organismo. En este caso, los organismos en ambos sitios se encuentran dentro de sus

límites térmicos, por lo que la temperatura es óptima para desencadenar estas reacciones de defensa.

### **6.3 Efecto de la perturbación en las reservas energéticas**

El tamaño de las reservas energéticas en un animal tiene implicaciones potencialmente importantes para sus habilidades de supervivencia, crecimiento y reproducción (Lease & Wolf, 2011). Es por ello que, cuando los estresores reducen los presupuestos energéticos e incrementa el consumo de energía, los componentes de la adecuación se pueden ver afectados (Tüzün & Stoks, 2021). En este caso se esperaba observar una diferencia en las reservas energéticas en alguno de los grupos debido a que los mecanismos de tolerancia al calor son costosos (González-Tokman et al., 2020). Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en la cantidad de lípidos presentes entre ambos hábitats. Se ha observado que muchas especies de insectos son casi completamente dependientes de los lípidos para sus necesidades metabólicas, a pesar de que esto es usualmente una función de su estado de desarrollo y puede variar de acuerdo al estado fisiológico y de historia de vida (Gilbert & Chino, 1974; Lease & Wolf, 2011). En los odonatos, se ha reportado que aquellos en estadios tempranos pre-territoriales (recién emergidos) tienen una mayor inversión en el almacenamiento de lípidos y, por lo tanto, una mayor cantidad de lípidos que los estadios adultos territoriales cuyo nivel de grasa disminuye conforme a la edad (Lease & Wolf, 2011; Plaistow & Siva-Jothy, 1996). Dado que en este trabajo solamente se utilizaron individuos adultos, es difícil encontrar diferencias en el contenido de lípidos de acuerdo con lo mencionado previamente. Se sugiere que las reservas energéticas están más asociadas a la capacidad de obtención de alimento de los organismos en etapas más juveniles que a las condiciones del ambiente en las que se desarrollan. Además, debido a que *O. ferruginea* es una especie de dieta generalista, la obtención de alimento no resulta un problema en ninguno de los ambientes, siendo eso una posible explicación del resultado obtenido.

No se encontró una diferencia significativa de masa muscular entre los individuos de *O. ferruginea* de ambos grupos. La musculatura ocupa más del 60% de la masa corporal de los odonatos, debido a que estos doblan su masa corporal durante la maduración adulta para el crecimiento primario de los músculos del vuelo, siendo los libelúlidos macho el grupo que tiene la mayor inversión (Marden, 1989). Los resultados indican que, probablemente al igual que con la cantidad de lípidos, los odonatos hagan una única inversión de recursos durante una etapa de su vida y, un posible cambio en la cantidad de músculo pueda deberse al desgaste debido a cuestiones de comportamiento (eg., defensa de territorio, defensa de pareja, forrajeo) y a la edad, más que a su uso en otros aspectos fisiológicos (Matsubara et al., 2005). Aunque es posible que el comportamiento de los individuos esté influenciado por las condiciones ambientales, por lo que sería necesario evaluar si el comportamiento en ambos sitios es igual, o si los individuos de algún grupo poseen un mecanismo de compensación en estadios tempranos para el desgaste muscular en el futuro.

Dado que la respuesta inmune y defensa ante parásitos, el tamaño y la pigmentación alar son rasgos energéticamente costosos para llevar a cabo por los organismos (Córdoba-Aguilar et al., 2009; Koskimäki et al., 2004), se esperaba observar un compromiso entre las reservas energéticas y alguno de los otros atributos medidos. Los resultados no mostraron compromisos o relación alguna entre estos. En el caso del estudio realizado por Córdoba-Aguilar et al., (2009) se encontró que en el zigóptero *Haeterina americana* no existía una

relación entre las reservas de grasa y la melanización, y que el tamaño de la mancha alar que posee esta especie parecía no comprometer los recursos, existiendo un acoplamiento energético entre la pigmentación alar y la respuesta inmune. Otras investigaciones han mostrado que existe una relación entre la cantidad de reservas y otras características del organismo, ya que el contenido energético es reflejo de su condición, como en el caso del estudio realizado por Koskimäki et al. (2004) en el cual se observa que existe una relación positiva entre la tasa de encapsulación y el contenido de grasa en *Calopteryx virgo*. Debido a que las observaciones sobre la relación entre las reservas energéticas y otros aspectos fisiológicos de los organismos son variadas, es probable que aspectos conductuales como la territorialidad y/o búsqueda de pareja tengan una mayor influencia en las respuestas de los organismos, dependiendo también de la especie.

#### **6.4 Efecto de la perturbación en el tamaño corporal**

El tamaño corporal es potencialmente el parámetro más importante cuando se considera la ecología de un organismo (Hassall & Thompson, 2008) pues tiene implicaciones en la historia de vida, adecuación, uso de recursos, interacciones tróficas y rasgos fisiológicos (incluyendo la termorregulación) (Johansson, 2003; May, 1978; Wonglersak et al., 2020). Este parámetro puede diferir debido a una combinación de factores bióticos y abióticos, incluyendo a la temperatura (Johansson, 2003). En este caso, los resultados no mostraron una diferencia significativa entre el tamaño corporal de individuos de ambientes conservados y perturbados como esperaba encontrarse, puesto que se ha sugerido que una de las “respuestas ecológicas universales al cambio climático” es la reducción del tamaño corporal debido a las temperaturas más altas (Lee et al., 2022; Wonglersak et al., 2020). Según la regla temperatura-tamaño, la tasa de desarrollo es más rápida a temperaturas más calientes, resultado en individuos más pequeños que aquellos desarrollándose en condiciones frías (Lee et al., 2022). Una posible explicación de los resultados es que la temperatura en los sitios perturbados no es lo suficientemente alta como para tener un efecto en el desarrollo de los individuos. Además, se ha observado que las respuestas de los individuos respecto a la relación tamaño-temperatura varían considerablemente entre especies de acuerdo con su habilidad de dispersión/recolonización, por lo que no es una regla general para todos los odonatos (Acquah-Lampthey et al., 2020).

Otro factor que está relacionado con el tamaño corporal es la alimentación, la cual depende de la cantidad de comida disponible durante el desarrollo del individuo (Dmitriew et al., 2007) y de la tasa de actividad y captura de presas (Johansson & Suhling, 2004). Jiménez-Cortés et al., (2012) muestra esta relación tamaño-alimentación al comparar el tamaño y peso de individuos de la especie *Hetaerina americana* bajo diferentes regímenes alimenticios, en donde aquellos bajo el régimen rico en comida fueron más grandes, tuvieron un mayor tamaño alar y fueron más pesados, corroborando la idea de que el tamaño en odonatos adultos está determinado por la cantidad de recursos alimenticios consumidos en la etapa larvaria. Por lo tanto, es probable que las nulas diferencias en el tamaño corporal entre los individuos de ambos tipos de hábitat sea explicada por las condiciones en las que se desarrollaron los adultos colectados durante su etapa larvarias, las cuales sugieren ser similares. Los odonatos son depredadores generalistas y oportunistas (Corbet, 1980; Tennessen, 2009; Van Buskirk, 1992), por lo que mientras no exista una diferencia en la disponibilidad de presas entre ambos sitios el tamaño corporal no se verá afectado.

### **6.5 Efecto de la perturbación en el pigmento del pterostigma**

Uno de los determinantes importantes de la temperatura corporal en los insectos ectotérmicos es el color, ya que colores más oscuros absorben el calor de manera más eficiente, de forma que individuos más oscuros pueden volverse activos más rápido a bajas temperaturas que individuos más claros, los cuales son más activos en condiciones más calientes (Clusella et al., 2007; Alex; Córdoba-Aguilar & González-Tokamn, 2018; Laakso et al., 2021).

Aunque existen pocos estudios sobre la función termorreguladora del pterostigma en los odonatos, se ha mostrado que algunos libelúlidos tienen un patrón alar de absorción de rayos UV, probablemente debido a los pigmentos alares involucrados en parches alares, amarillos, naranjas o cafés. La melanina es uno de estos pigmentos encontrados en las venas de las alas de los machos maduros y, entre sus funciones se encuentra producir colores negros y/o cafés principalmente, en diferentes partes del cuerpo de los odonatos (Suárez-Tovar et al., 2022), así como producir la característica del efecto de reflectancia y absorberencia de las alas (Hooper et al., 1999) teniendo efecto en la termorregulación de los organismos (Laakso et al., 2021). De manera que, se podría inferir que el pterostigma podría tener también una función termorreguladora. El análisis de la intensidad de pigmento presente en el pterostigma mostró que aquellos individuos encontrados en hábitats conservados tenían una mayor intensidad de pigmento que aquellos en sitios perturbados. Es decir, el pterostigma de los primeros es más oscuro que el de los segundos. Los resultados obtenidos podrían verse explicados por la hipótesis del melanismo térmico (HMT), la cual establece que individuos oscuros están en ventaja bajo condiciones de baja temperatura calentándose más rápido y alcanzando un mayor equilibrio térmico, que aquellos más claros (Clusella et al., 2007). Por lo que, no sorprende ver organismos más oscuros en sitios menos calientes para probablemente evitar un sobrecalentamiento, cumpliendo con los supuestos de que 1) los organismos tienen el mismo tamaño corporal y 2) la temperatura corporal es ecológicamente relevante. Además, es posible que la melanización del pterostigma presente una plasticidad de la melanización la cual según, la HMT puede evolucionar debido a la imprevisibilidad de la variación climática y a las raras temperaturas extremas para las cuales la fisiología térmica no puede ser suficiente, cambiando entre gradientes ambientales de radiación solar y/o temperatura ambiental como en este caso (Clusella et al., 2007; Outomuro & Ocharan, 2011).

Aunque no se realizó un análisis específico para detectar un posible compromiso entre la función de la melanización en el sistema inmune y la pigmentación del pterostigma, se puede relacionar que los individuos de sitios perturbados mostraron una mayor respuesta inmune y una menor intensidad de pigmento, mientras que aquellos de sitios conservados mostraron una menor respuesta inmune y una mayor intensidad de pigmento. Este compromiso puede darse debido a que tanto la pigmentación como la respuesta inmune usan sustratos de la cadena de la fenoloxidasa (FO) aunque los precursores son diferentes (Outomuro & Ocharan, 2011). La melanogénesis relacionada con la inmunidad es facilitada por PO solubles (o-difenoloxidasa) en la hemolinfa, mientras que la pigmentación depende de aminoácidos particulares (e.g., tirosina, cisteína, aspartato) y la plétora de enzimas involucrada en su procesamiento (Sugumaran, 2002; Whitten & Coates, 2017). Además, es costoso mantener los niveles de fenoloxidasa entre dos compartimientos fisiológicos, ya que la inversión en un compartimiento se ve afectado por la inversión y evento en el otro, al menos a un corto término (Siva-Jothy et al., 2001). Siva-Jothy, (2000) propone que

machos con una resistencia a patógenos heredable pobre tendrían que invertir más en la inmunidad y no tanto en otras señales. Sin embargo, parte de los resultados de la respuesta inmune muestran que en ambos casos los organismos son poco propensos a ser parasitados, por lo que es probable que la temperatura afecte el modo de actuar de la cadena de señalización lo cual debería ser estudiado en un futuro.

## VII. CONCLUSIONES

Los individuos adultos de la especie *Orthemis ferruginea* en ambos sitios presentaron respuestas fisiológicas similares en los parámetros medidos, lo que podría indicar que los individuos de esta especie toleran las modificaciones de su hábitat y parecen no verse afectados por las condiciones ambientales a pesar de que unas tienen mayores temperaturas. Se encontró que tanto la cantidad de lípidos y masa muscular, como el tamaño corporal, no se ven afectados por la temperatura corporal de los individuos ni por la falta de cobertura vegetal. Sin embargo, es posible que estos parámetros estén más asociados a las condiciones en las que se desarrolla la larva y, por lo tanto, los adultos no se vean afectados, por lo que es necesario investigar también las condiciones del ambiente en el que se desarrollan las larvas. Por otro lado, los resultados de las mediciones del pigmento del pterostigma, aportan evidencia acerca de que esta parte del ala de los odonatos podría tener una función termorreguladora, aunque aún deben hacerse más investigaciones al respecto. Finalmente, aunque no se realizó un análisis específico, con los resultados de la intensidad de pigmento del pterostigma y la respuesta inmune, se podría sugerir la existencia de un compromiso dentro de la cadena de la fenoloxidasa, responsable de la producción de melanina, tanto para la respuesta inmune como para la producción de pigmento. Este trabajo, apoya la idea de que las libélulas son especies resilientes a los cambios en su ambiente al menos en su fase adulta, esta idea se ve reforzada por la presencia de los individuos en ambos tipos de hábitat. Se sugiere que en próximos estudios no sólo se tomen en cuenta las respuestas observadas en la fase adulta (terrestre), puesto que como se observó, muchas de sus respuestas fisiológicas son dependientes de su etapa juvenil (acuática).

## REFERENCIAS

- Åbro, A. (1971). Gregarines: their effects on damselflies (Odonata: Zygoptera). *Insect Systematics & Evolution*, 2(4), 294–300. <https://doi.org/10.1163/187631271X00301>
- Acquah-Lamprey, D., Brändle, M., Brandl, R., & Pinkert, S. (2020). Temperature-driven color lightness and body size variation scale to local assemblages of European Odonata but are modified by propensity for dispersal. *Ecology and Evolution*, 10(16), 8936–8948. <https://doi.org/10.1002/ece3.6596>
- Agrawal, A. A., & Inamine, H. (2018). Mechanisms behind the monarch's decline. *Science*, 360(6395), 1294–1296. <https://doi.org/10.1126/science.aat5066>
- Åke Norberg, R. (1972). The pterostigma of insect wings an inertial regulator of wing pitch. *Journal of Comparative Physiology*, 81(1), 9–22. <https://doi.org/10.1007/BF00693547>
- Alemu, T., Alemneh, T., Pertoldi, C., Ambelu, A., & Bahrndorff, S. (2017). Costs and benefits of heat and cold hardening in a soil arthropod. *Biological Journal of the Linnean Society*, 122, 765–773.
- Angilletta Jr, M. J., & Angilletta, M. J. (2009). *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press.
- Arnold, J. W. (1963). A note on the terostigma in insects. *The Canadian Entomologist*, 95(1), 13–16. <https://doi.org/10.4039/Ent9513-1>
- Assandri, G. (2021). Anthropogenic-driven transformations of dragonfly (Insecta: Odonata) communities of low elevation mountain wetlands during the last century. *Insect Conservation and Diversity*, 14(1), 26–39. <https://doi.org/10.1111/icad.12439>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Castillo-Pérez, E. U., Suárez-Tovar, C. M., González-Tokman, D., Schondube, J. E., & Córdoba-Aguilar, A. (2022). *Insect thermal limits in warm and perturbed habitats : Dragonflies and damselflies as study cases*. 103(May 2021). <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.103164>
- Castillo, A., Pujadas Botey, A., & Schroeder, N. M. (2007). La Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, México: perspectivas de los pobladores rurales sobre el bosque tropical seco y la conservación de ecosistemas. *Hacia Una Cultura de Conservación de La Diversidad Biológica*, 245–254.
- Clusella, S., Wyk, J. H. Van, & Spotila, J. R. (2007). Thermal melanism in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, 32, 235–245. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.01.013>
- Colinet, H., Sinclair, B. J., Vernon, P., & Renault, D. (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Biology Publications*, 67, 123–140. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-021017>
- Corbet, P. S. (1980). BIOLOGY OF ODONATA. *Annual Review of Entomology*, 25, 189–217.
- Córdoba-Aguilar, A., Jiménez-Cortés, J. G., & Lanz-Mendoza, H. (2009). Seasonal variation in ornament expression, body size, energetic reserves, immune response, and survival in males of a territorial insect. *Ecological Entomology*, 34(2), 228–239. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01061.x>
- Córdoba-Aguilar, Alex., & González-Tokamn, D. G.-S. I. (2018). *INSECT BEHAVIOR: from Mechanisms to Ecological an Evolutionary Consequences* (D. & G.-S. I. Córdoba-Aguilar, Alex; González-Tokamn (ed.); First Edit). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198797500.001.0001>
- Córdoba-Aguilar, Alex, & Rocha-Ortega, M. (2019). Damselfly (Odonata: Calopterygidae) population decline in an urbanizing watershed. *Journal of Insect Science*, 19(3), 1–6. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iez063>
- Crossley, M. S., Meehan, T. D., Moran, M. D., Glassberg, J., Snyder, W. E., & Davis, A. K. (2022). Opposing global change drivers counterbalance trends in breeding North American monarch

- butterflies. *Global Change Biology*, 28(15), 4726–4735. <https://doi.org/10.1111/gcb.16282>
- Cuevas-Yáñez, K., Benítez, M., Rocha, M., & Córdoba-Aguilar, A. (2017). Large-scale human environmental intervention is related to a richness reduction in Mexican odonates. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(3), 664–673. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.06.008>
- da Silva, G. G., Poulin, R., & Guillermo-Ferreira, R. (2021). Do latitudinal and bioclimatic gradients drive parasitism in Odonata? *International Journal for Parasitology*, 51(6), 463–470. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.11.008>
- Davies, K. F., Margules, C. R., & Lawrence, J. F. (2000). Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecological Society of America*, 81(5), 1450–1461.
- Denis, D., van Baaren, J., Pierre, J.-S., & Wajnberg, E. (2013). Evolution of a physiological trade-off in a parasitoid wasp : how best to manage lipid reserves in a warming environment. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 148(1), 1–12. <https://doi.org/10.1111/eea.12075>
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(18), 6668–6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Dmitriew, C., Cooray, M., & Rowe, L. (2007). Effects of early resource-limiting conditions on patterns of growth , growth efficiency , and immune function at emergence in a damselfly ( Odonata : Coenagrionidae ). *Canadian Journal of Zoology*, 85, 310–318. <https://doi.org/10.1139/Z07-004>
- Falcón-Brindis, A., León-Cortés, J. L., & Montañez-Reyna, M. (2021). How effective are conservation areas to preserve biodiversity in Mexico? *Perspectives in Ecology and Conservation*, 19(4), 399–410. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2021.07.007>
- Foot, A. L., & Rice Hornung, C. L. (2005). Odonates as biological indicators of grazing effects on Canadian prairie wetlands. *Ecological Entomology*, 30(3), 273–283. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00701.x>
- Forbes, M. R., & Robb, T. (2008). Testing hypotheses about parasite-mediated selection using odonate hosts. In Alex Córdoba-Aguilar (Ed.), *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research* (pp. 175–188). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199230693.003.0014>
- Forister, M. L., Pelton, E. M., & Black, S. H. (2019). Declines in insect abundance and diversity: We know enough to act now. *Conservation Science and Practice*, 1(8), 1–8. <https://doi.org/10.1111/csp2.80>
- Gilbert, L. I., & Chino, H. (1974). Transport of lipids in insects. *Journal of Lipid Research*, 15(5), 439–456. [https://doi.org/10.1016/s0022-2275\(20\)36764-x](https://doi.org/10.1016/s0022-2275(20)36764-x)
- Gillespie, J. P., Kanost, M. R., & Trenczek, T. (1997). Biological Mediators of Insect Immunity. *Annual Reviews Entomology*, 42, 611–643.
- González-Soriano, E., & Novelo-Gutiérrez, R. (2014). Biodiversity of Odonata in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 243–251. <https://doi.org/10.7550/rmb.34716>
- 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. *Biological Reviews*, 95(3), 802–821. <https://doi.org/10.1111/brv.12588>
- Goulson, D. (2019). The insect apocalypse, and why it matters. *Current Biology*, 29(19), R967–R971. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.069>
- Guillermo-Ferreira, R., & Gorb, S. N. (2021). Heat-distribution in the body and wings of the morpho dragonfly *Zenithoptera lanei* (Anisoptera: Libellulidae) and a possible mechanism of thermoregulation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 133(1), 179–186. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa216>

- Habibullah, M. S., Din, B. H., Tan, S. H., & Zahid, H. (2022). Impact of climate change on biodiversity loss: global evidence. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(1), 1073–1086. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-15702-8>
- Halsch, C. A., Shapiro, A. M., Fordyce, J. A., Nice, C. C., Thorne, J. H., Waetjen, D. P., & Forister, M. L. (2021). Insects and recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(2), 1–9. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002543117>
- Hasik, A. Z., Ilvonen, J. J., Siepielski, A. M., & Murray, R. L. (2022). Odonata immunity, pathogens, and parasites. In A. Cordoba-Aguilar, C. Beatty, & J. Bried (Eds.), *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research* (pp. 73–84). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/oso/9780192898623.003.0006>
- Hassall, C. (2015). Odonata as candidate macroecological barometers for global climate change. *Freshwater Science*, 34(3), 1040–1049. <https://doi.org/10.1086/682210>
- Hassall, C., & Thompson, D. J. (2008). The effects of environmental warming on odonata: A review. *International Journal of Odonatology*, 11(2), 131–153. <https://doi.org/10.1080/13887890.2008.9748319>
- Hassall, C., Thompson, D. J., French, G. C., & Harvey, I. F. (2007). Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Global Change Biology*, 13, 933–941. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01318.x>
- Hoffmann, A. A., Chown, S. L., & Clusella-trullas, S. (2013). Upper thermal limits in terrestrial ectotherms : how constrained are they ? *Functional Ecology*, 27, 934–949. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02036.x>
- Hong, X., Leach, M. J., & Raman, S. (1995). Role of vegetation in generation of mesoscale circulation. *Atmospheric Environment*, 29(16), 2163–2176. [https://doi.org/10.1016/1352-2310\(94\)00241-C](https://doi.org/10.1016/1352-2310(94)00241-C)
- Hooper, D. U., Chapin, III, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., & Lawton, J. H. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75(1), 3–35. <https://doi.org/10.1126/science.305.5687.1101>
- Hooper, R. E., Tsubaki, Y., & Siva-Jothy, M. T. (1999). Expression of a costly, plastic secondary sexual trait is correlated with age and condition in a damselfly two male morphs. *Physiological Entomology*, 24, 364–369.
- Ilvonen, J. J., Kaunisto, K. M., & Suhonen, J. (2018). Odonates, gregarines and water mites: why are the same host species infected by both parasites? *Ecological Entomology*, 43(5), 591–600. <https://doi.org/10.1111/een.12634>
- Ilvonen, J. J., & Suhonen, J. (2016). Phylogeny affects host’s weight, immune response and parasitism in damselflies and dragonflies. *Royal Society Open Science*, 3(11), 1–9. <https://doi.org/10.1098/rsos.160421>
- Jiménez-Cortés, J. G., Serrano-Meneses, M. A., & Córdoba-Aguilar, A. (2012). The effects of food shortage during larval development on adult body size, body mass, physiology and developmental time in a tropical damselfly. *Journal of Insect Physiology*, 58(3), 318–326. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.11.004>
- Johansson, F. (2003). Latitudinal shifts in body size of *Enallagma cyathigerum* ( Odonata ). *Journal of Biogeography*, 30, 29–34.
- Johansson, F., & Suhling, F. (2004). Behaviour and growth of dragonfly larvae along a permanent to temporary water habitat gradient. *Ecological Entomology*, 29(2), 196–202. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2004.00592.x>
- Kalkman, V. J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K. D. B., Orr, A. G., Paulson, D. R., & Van Tol, J. (2008). Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 351–363. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9029-x>
- Koskimäki, J., Rantala, M. J., Taskinen, J., Tynkkynen, K., & Suhonen, J. (2004). Immunocompetence and resource holding potential in the damselfly, *Calopteryx virgo* L. *Behavioral Ecology*, 15(1), 169–173. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg088>

- Kumar, N. K. H., Murali, M., Girish, H. V., Chandrashekar, S., Amruthesh, K. N., Sreenivasa, M. Y., & Jagannath, S. (2021). Impact of climate change on biodiversity and shift in major biomes. In S. Singh, P. Singh, S. Rangabhashiyam, & K. K. Srivastava (Eds.), *Global Climate Change* (pp. 33–44). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822928-6.00007-1>
- Laakso, L. K., Ilvonen, J. J., & Suhonen, J. (2021). Phenotypic variation in male *Calopteryx splendens* damselflies: The role of wing pigmentation and body size in thermoregulation. *Biological Journal of the Linnean Society*, *134*(3), 685–696. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab102>
- Lann, L., Wardziak, T., Baaren, J. Van, & Alphen, J. J. M. Van. (2011). Thermal plasticity of metabolic rates linked to life-history traits and foraging behaviour in a parasitic wasp. *Functional Ecology*, *25*, 641–651. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01813.x>
- Laughton, A. M., O'Connor, C. O., & Knell, R. J. (2017). Responses to a warming world : Integrating life history , immune investment , and pathogen resistance in a model insect species. *Ecology and Evolution*, *7*(June), 9699–9710. <https://doi.org/10.1002/ece3.3506>
- Lease, H. M., & Wolf, B. O. (2011). Lipid content of terrestrial arthropods in relation to body size , phylogeny , ontogeny and sex. *Physiological Entomology*, *36*, 29–38. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2010.00767.x>
- Lee, C. Y., Kim, M. K., & Kim, D.-G. (2022). Ecological Responses of *Nannophya koreana* (Odonata: Libellulidae) to Temperature: Following Converse Bergmann's Rule (Odonata: Libellulidae) to Temperature: Following Converse Bergmann's Rule. *Biology*, *11*(6), 830.
- Lovejoy, T. (2008). Climate change and biodiversity. *Revue Scientifique et Technique (International Office of Epizootics)*, *27*(2), 1–8.
- Maass, M., Ahedo-Hernández, R., Araiza, S., Verduzco, A., Martínez-Yrizar, A., Jaramillo, V. J., Parker, G., Pascual, F., García-Méndez, G., & Sarukhán, J. (2018). Long-term (33 years) rainfall and runoff dynamics in a tropical dry forest ecosystem in western Mexico: Management implications under extreme hydrometeorological events. *Forest Ecology and Management*, *426*, 7–17. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2017.09.040>
- Machado, A. B. M. (2012). *Leptagrion cyanostigma* sp. nov. from Brazil with a study of blue pterostigma in zygoptera (odonata: Coenagrionidae). *International Journal of Odonatology*, *15*(2), 81–86. <https://doi.org/10.1080/13887890.2012.685837>
- Marden, J. H. (1989). Costs and Benefits of Bodybuilding Dragonflies : Muscle Maximizing. *Physiological Zoology*, *62*(2), 505–521.
- Matsubara, K., Tojo, S., & Nobuhiko, S. (2005). Age-Related Changes in Flight Muscle Mass , Lipid Reserves and Flight Capacity during Adult Maturation in Males of the Territorial Damselfly *Calopteryx atrata* ( Odonata : Calopterygidae ) Age-Related Changes in Flight Muscle Mass , Lipid Reserves and Flig. *Zoological Society of Japan*, *22*(5), 587–592.
- May, M. L. (1978). Thermal adaptations of dragonflies. *Odonatologica*, *7*(1), 27–47.
- Mlynarek, J. J., Iserbyt, A., Nagel, L., & Forbes, M. R. (2015). Differential water mite parasitism, phenoloxidase activity, and resistance to mites are unrelated across pairs of related damselfly species. *PLoS ONE*, *10*(2), 1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0115539>
- Monteiro-Júnior, C. S., Juen, L., & Hamada, N. (2014). Effects of urbanization on stream habitats and associated adult dragonfly and damselfly communities in central Brazilian Amazonia. *Landscape and Urban Planning*, *127*(1), 28–40. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.03.006>
- Moore, N. W. (1997). Dragonflies - Status Survey and Conservation Action Plan. In *Journal of Insect Science*. <http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Status+Survey+and+Conservation+Action+Plan+Dragonflies#1>
- Musolin, D. L., & Saulich, A. K. (2012). Responses of Insects to the Current Climate Changes : from Physiology and Behavior to Range Shifts. *Entomological Review*, *92*(7), 715–740. <https://doi.org/10.1134/S0013873812070019>

- Nagel, L., Mlynarek, J. J., & Forbes, M. R. (2011). Immune response to nylon filaments in two damselfly species that differ in their resistance to ectoparasitic. *Ecological Entomology*, *36*, 736–743. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2011.01323.x>
- Nakhleh, J., Moussawi, L. El, & Osta, M. A. (2017). The Melanization Response in Insect Immunity. In *Insect Immunity* (1st ed., Vol. 52, pp. 83–109). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/bs.aip.2016.11.002>
- Ott, J. (2010). Dragonflies and climatic change - recent trends in Germany and Europe. *BioRisk*, *5*(February), 253–286. <https://doi.org/10.3897/biorisk.5.857>
- Otomuro, D., & Ocharan, F. J. (2011). Wing pigmentation in Calopteryx damselflies: A role in thermoregulation? *Biological Journal of the Linnean Society*, *103*(1), 36–44. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01641.x>
- Plaistow, S., & Siva-Jothy, M. T. (1996). Energetic Constraints and Male Mate-Securing Tactics in the Damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *263*, 1233–1239. <https://doi.org/10.1098/rspb.1996.0181>
- Rantala, M. J., & Roff, D. A. (2007). Inbreeding and extreme outbreeding cause sex differences in immune defence and life history traits in *Epirrita autumnata*. *Heredity*, *98*(5), 329–336. <https://doi.org/10.1038/SJ.HDY.6800945>
- Robb, T., & Forbes, M. R. (2005). On understanding seasonal increases in damselfly defence and resistance against ectoparasitic mites. *Ecological Entomology*, *30*(3), 334–341. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2005.00689.x>
- Rocha-Ortega, M., Rodríguez, P., & Córdoba-Aguilar, A. (2019a). Can dragonfly and damselfly communities be used as bioindicators of land use intensification? *Ecological Indicators*, *107*. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105553>
- Rocha-Ortega, M., Rodríguez, P., & Córdoba-Aguilar, A. (2019b). Spatial and temporal effects of land use change as potential drivers of odonate community composition but not species richness. *Biodiversity and Conservation*, *28*(2), 451–466. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1671-2>
- Rolff, J., & Siva-Jothy, M. T. (2003). Invertebrate Ecological Immunology. *Science*, *301*, 472–475. <https://doi.org/10.1126/science.1080623>
- Rosset, V., & Oertli, B. (2011). Freshwater biodiversity under climate warming pressure : Identifying the winners and losers in temperate standing waterbodies. *Biological Conservation*, *144*, 2311–2319. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.06.009>
- Sakai, M., Suda, S. ichi, Okeda, T., & Washitani, I. (2017). Identifying priority habitats and monitoring species for conservation and restoration of lentic Odonata habitats: assemblage nestedness on Amami-Oshima Island, Japan. *Ecological Research*, *32*(5), 693–702. <https://doi.org/10.1007/s11284-017-1490-z>
- 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. *Forest Ecology and Management*, *258*(6), 907–912. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.030>
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, *232*, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Siva-Jothy, M. T. (2000). A mechanistic link between parasite resistance and expression of a sexually selected trait in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *267*(1461), 2523–2527. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1315>
- Siva-Jothy, Michael T., Tsubaki, Y., Hooper, R. E., & Plaistow, S. J. (2001). Investment in immune function under chronic and acute immune challenge in an insect. *Physiological Entomology*, *26*(1), 1–5. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2001.00206.x>
- Sokolovska, N., Rowe, L., & Johansson, F. (2000). Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology*, *25*, 239–249.

- Suárez-Tovar, C. M., Guillermo-Ferreira, R., Cooper, I. A., Cezário, R. R., & Córdoba-Aguilar, A. (2022). Dragon colors: the nature and function of Odonata (dragonfly and damselfly) coloration. *Journal of Zoology*, *317*, 1–9. <https://doi.org/10.1111/jzo.12963>
- Suárez-Tovar, Catalina M., Ulises Castillo-Pérez, E., Antonio Sandoval-García, I., Schondube, J. E., Cano-Santana, Z., & Córdoba-Aguilar, A. (2022). Resilient dragons: Exploring Odonata communities in an urbanization gradient. *Ecological Indicators*, *141*, 109–134. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109134>
- Suárez-Tovar, Catalina M., Rocha-Ortega, M., González-Voyer, A., González-Tokman, D., & Córdoba-Aguilar, A. (2019). The larger the damselfly, the more likely to be threatened: a sexual selection approach. *Journal of Insect Conservation*, *23*(3), 535–545. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00142-0>
- Sugumaran, M. (2002). Comparative Biochemistry of Eumelanogenesis and the Protective Roles of Phenoloxidase and Melanin in Insects. *Pigment Cell Res*, *15*, 2–9.
- Suhling, F., Sahlén, G., Gorb, S., Kalkman, V. J., Dijkstra, K. D. B., & van Tol, J. (2015). Order Odonata. In *Thorpe and Covich's Freshwater Invertebrates: Ecology and General Biology: Fourth Edition* (Fourth Ed., Vol. 1, pp. 893–932). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385026-3.00035-8>
- Svensson, E. I., & Waller, J. T. (2013). Ecology and sexual selection: Evolution of wing pigmentation in calopterygid damselflies in relation to latitude, sexual dimorphism, and speciation. *American Naturalist*, *182*(5), 563–688. <https://doi.org/10.1086/673206>
- Taleh, M., Saadati, M., Farshbaf, R., & Khakvar, R. (2014). Partial characterization of phenoloxidase enzyme in the hemocytes of *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of King Saud University - Science*, *26*(4), 285–289. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2013.08.005>
- Tennessen, K. J. (2009). Odonata: Dragonflies, damselflies. In *Encyclopedia of Insects* (pp. 721–729). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00194-6>
- Tsubaki, Y., Samejima, Y., & Siva-Jothy, M. T. (2010). Damselfly females prefer hot males: higher courtship success in males in sunspots. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*, 1547–1554. <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. *Ecology Letters*, *19*(4), 361–374. <https://doi.org/10.1111/ele.12579>
- Tüzün, N., & Stoks, R. (2021). Lower bioenergetic costs but similar immune responsiveness under a heatwave in urban compared to rural damselflies. *Evolutionary Applications*, *14*(1), 24–35. <https://doi.org/10.1111/eva.13041>
- Van Buskirk, J. (1992). Competition, Cannibalism, and Size Class Dominance in a Dragonfly. *Oikos*, *65*(3), 455–464.
- van der Sluijs, J. P. (2020). Insect decline, an emerging global environmental risk. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, *46*, 39–42. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2020.08.012>
- Veras, D. S., Lustosa, G. S., Moura, L. P., Ferreira, M. F. R., & Juen, L. (2020). Differences in land use modify odonata assemblages in the cerrado-caatinga ecotone. *Acta Limnologica Brasiliensia*, *32*, 1–11. <https://doi.org/10.1590/S2179-975X7119>
- Villa-Galaviz, E., & Boege, K. (2012). Resilience in Plant-Herbivore Networks during Secondary Succession. *PLoS ONE*, *7*(12), 53009. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053009>
- Weaving, H., Terblanche, J. S., Pottier, P., & English, S. (2022). Meta-analysis reveals weak but pervasive plasticity in insect thermal limits. *Nature Communications*, *13*(1), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-32953-2>
- Whitten, M. ., & Coates, C. J. (2017). Re-evaluation of insect melanogenesis research: Views from the dark side. *Pigment Cell & Melanoma Research*, *30*(4), 386–401. <https://doi.org/10.1111/pcmr.12590>
- 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. *Ecological Entomology*,

45(4), 795–805. <https://doi.org/10.1111/een.12853>

Zawal, A., & Buczyński, P. (2013). Parasitism of Odonata by Arrenurus (Acari: Hydrachnidia) larvae in the Lake Świdwie, nature reserve (NW Poland). *Acta Parasitologica*, 58(4), 486–495. <https://doi.org/doi:10.2478/s11686-013-0162-6>

Zeppetello, L. R. V., Luke's, L. A., Spector, J. T., Naylor, R. L., Battisti, D. S., Masuda, Y. J., & Wolff, N. H. (2020). Large scale tropical deforestation drives extreme warming. *Environmental Research Letters*, 15(8). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ab96d2>