



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA



ESTUDIO DE LAS TENDENCIAS EVOLUTIVAS DEL TAMAÑO CORPORAL DEL GÉNERO *Bombus* (Apidae) ASOCIADO A FACTORES GEOGRÁFICOS Y CLIMÁTICOS.

TESIS

Para Obtener El Grado Académico de
Biólogo

P R E S E N T A

Ramírez Delgado Víctor Hugo

Director de Tesis: Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza

Los Reyes Iztacala, Edo. de México

Marzo, 2014



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.

Agradecimientos:

A la Universidad Nacional Autónoma de México, la máxima casa de estudios, por darme la oportunidad de ser parte de ella.

A la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, por ser un pilar fundamental durante mi formación profesional.

A mis sinodales, Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez, Dra. Leticia Ríos Casanova, Dr. Jorge Ciros Pérez, Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga por su tiempo brindado, y por su ayuda y comentarios en la elaboración de esta tesis.

Debo agradecer de especial manera al Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza por permitirme realizar este trabajo, por compartir su conocimiento, por su paciencia, y su asesoría en la realización de esta tesis.

Contenido

Resumen	5
Introducción	6
Hipótesis	12
Métodos	13
Obtención de parámetros climáticos y morfológicos de las especies de <i>Bombus</i>	13
Construcción de la Filogenia de <i>Bombus</i>	14
Análisis Comparativo	14
Resultados	16
Tamaño corporal-Latitud	16
Tamaño corporal-Temperatura	16
Tamaño corporal Precipitación	16
Discusión	22
Conclusiones	28
Literatura Citada	29

Resumen

El tamaño corporal de los organismos es una de las principales características de historia de vida, ya que está relacionado con su adecuación tasa de desarrollo, supervivencia y fecundidad. Las diferencias geográficas y climáticas afectan el tamaño de los organismos por lo que se han tratado de hacer algunas correlaciones que indiquen patrones en la distribución de las especies en función de la latitud. Entre los patrones más estudiados están la regla de Bergmann (organismos más grandes a mayores latitudes) y su inversa. Con el fin de hacer más claros estos patrones es aconsejable estudiar éstos en conjunto con factores climáticos que influyen en las trayectorias de desarrollo de los organismos y por ende en su tamaño como adultos. Considerando la amplia distribución de los abejorros y características de su historia de vida se realizó este trabajo en el que se pretendía encontrar el patrón de distribución de tamaño corporal de los de las distintas castas de 87 especies respecto a la latitud, temperatura y precipitación. Se realizó un análisis de contrastes independientes donde se consideró el tamaño corporal de las especies, la latitud, temperatura y precipitación. Los resultados mostraron una relación positiva entre la latitud, precipitación y temperatura, quizá por una mayor cantidad de recursos asociado a climas con más precipitación, tasas de desarrollo más altas en sitios más cálidos y periodos de desarrollo más largos en latitudes más bajas. Los machos mostraron una mayor cantidad de relaciones significativas con los parámetros ambientales, probablemente porque la colonia destina menos recursos a machos que a reinas, por lo que son más susceptibles al ambiente, además varias de sus características de vida podrían ser presiones selectivas de tamaños grandes en los trópicos y viceversa.

Introducción

El tamaño corporal de los organismos está estrechamente relacionado con diferentes aspectos de su biología ya que influye su tasa metabólica, su capacidad de termorregulación, su capacidad para competir por recursos o parejas potenciales y en las hembras de especies ectotérmicas, su fecundidad (Peters 1983). El tamaño de un organismo puede estar determinado por factores genéticos y ambientales. La calidad y cantidad del alimento y la temperatura pueden afectar la tasa de desarrollo y el tamaño que alcancen los organismos adultos (Blackenhorn y Demont 2004, Blackenhorn *et al.* 2006).

En diversos grupos de insectos se ha determinado que un incremento en la temperatura durante su desarrollo trae como consecuencia un incremento en su volumen corporal (Reiskind y Zarrabi 2012). Estos patrones se pueden explicar por altas intensidades de selección direccional favoreciendo tamaños grandes, asociados a una mayor capacidad para enfrentar el estrés hídrico (Winterhalter y Mousseau 2008), almacenar recursos o incrementar la tasa de forrajeo (Reiskind y Zarrabi 2012). En contraste existen argumentos para explicar una relación temperatura-tamaño inversa en insectos. Debido a la falta de recursos y tasas metabólicas bajas en sitios fríos, los organismos tienden a tardar más en madurar por lo que alcanzan mayores tallas que organismos con tasas metabólicas más altas. El mayor tamaño de los organismos también está relacionado generalmente con una mayor fecundidad (Arendt 2010).

Las diferencias climáticas y geográficas pueden afectar el tamaño que alcancen los individuos de una especie a lo largo de su área de distribución. A nivel biogeográfico uno de los patrones más estudiados acerca de la variación del tamaño corporal de los

organismos es conocido como la regla de Bergmann (Ashton 2002, Blackenhorn y Demont 2004, Blackenhorn *et al.* 2006, Sadakiyo e Ichihara 2011, Hu *et al.* 2012), la cual describe una relación positiva entre el cambio del tamaño corporal de los organismos y la latitud. Los organismos tienden a ser más grandes a latitudes mayores y por ende en climas más fríos. Este patrón se puede explicar debido a que, asociado a un incremento en el volumen del cuerpo, la superficie corporal expuesta al ambiente se reduce en términos relativos, por lo que se conservará más eficientemente la temperatura (Blackenhorn *et al.* 2006). Este tipo de relaciones se encuentran principalmente en organismos endotérmicos, aunque también se ha encontrado en ectotérmicos como reptiles, anfibios e insectos (Blackenhorn y Demont 2004). No obstante, diferentes especies endotérmicas por ejemplo aves y la mayoría de ectotermos se alejan de la regla de Bergmann (Ashton 2002). Ante estas inconsistencias se han propuesto otros patrones; uno de ellos es la regla inversa de Bergmann la cual plantea que el tamaño corporal que alcanzan los animales es menor a mayores latitudes (Masaki 1967, Brennan y Fairbairn 1995, Blackenhorn y Demont 2004, Blackenhorn *et al.* 2006). Este patrón reflejaría las limitantes que tienen los organismos para crecer debido a la marcada estacionalidad asociada a mayores latitudes, lo cual limita la disponibilidad de recursos y el tiempo de forrajeo en climas fríos (Masaki 1967).

Existen otras relaciones entre el tamaño corporal y la latitud. El anti-gradiente de variación (*counter-gradient variation*) explica que los organismos de poblaciones que viven en latitudes o altitudes más altas tienen tasas de desarrollo más rápidas que los que viven en latitudes o altitudes bajas, provocando que los primeros crezcan más rápidamente, de modo que se compensan la limitante estacional que tienen para crecer.

Esto les permite alcanzar el mismo tamaño que los organismos de las poblaciones donde no existe la limitante estacional. Una sobre compensación del tamaño puede traer como consecuencia que se observe el efecto de la regla de Bergmann. Si esta compensación no es suficiente para alcanzar el tamaño de los organismos que se encuentran en latitudes o altitudes más bajas, entonces observamos la regla inversa de Bergmann (Blackenhorn y Demont 2004).

La regla de patrón dentado (*saw-tooth pattern*) describe un comportamiento similar al de la regla inversa de Bergmann. El tamaño corporal de los organismos disminuye al aumentar la latitud. A partir de un punto latitudinal en el que las condiciones ambientales son desfavorables, los organismos cambian su ciclo de vida, lo que les lleva a postergar su madurez y alcanzar mayores tamaños como consecuencia del mayor tiempo que tienen para desarrollarse antes de llegar a la adultez. A partir del punto donde los organismos alcanzan mayores tamaños, comienza a decaer nuevamente su tamaño respecto a la latitud, dicha relación expresada en una regresión de tamaño corporal contra la latitud puede asemejar a un zigzag o los dientes de una sierra (Hu *et al.* 2012).

Debido a diferencias orográficas, las localidades ubicadas en una misma latitud pueden tener una marcada diferencia en sus condiciones ambientales, por lo que es de esperarse que también encontremos variaciones significativas en el tamaño corporal entre las poblaciones de una especie asociadas a la altitud. Debido a que la selección natural frecuentemente favorece a los organismos de mayor tamaño, se han encontrado relaciones muy estrechas entre la temperatura, la disponibilidad de recursos y el tamaño corporal, que explicarían la formación de clinas asociadas a la regla de Bergmann (Nylin y Gotthard 1998, Blackenhorn y Demont 1998). Con el fin de esclarecer patrones como

el de la regla de Bergmann es necesario analizar de manera conjunta los factores, como la temperatura y la disponibilidad de recursos, que pueden estar relacionados con la precipitación (la precipitación se puede relacionar con la cantidad de flores y néctar de una temporada), en la que viven los organismos e impactar en su tamaño corporal (Yom-Tov y Geffen 2006; Branson 2008).

Los abejorros (*Bombus*) son un grupo ideal para analizar patrones morfológicos asociados a su área de distribución. Estos insectos son mayoritariamente eusociales, aunque existen algunas especies solitarias que parasitan a las especies sociales. Podemos encontrarlos en un amplio margen de latitudes y alturas, desde climas tropicales hasta climas fríos. Su éxito para adaptarse a diversas condiciones de temperatura se debe a sus estrategias de termorregulación. Son generalmente grandes (Longitud del tórax generalmente mayor a dos centímetros), están cubiertos de vello, lo que les proporciona aislamiento de su exterior y poseen una gran capacidad de producir calor mediante el movimiento de los músculos torácicos (Goulson 2009). Se ha sugerido que los patrones de coloración les ayudan a mantener las condiciones de temperatura óptimas (Williams 2007) y su comportamiento al interior de la colonia cambia de acuerdo con las condiciones de temperatura (Gardner *et al.* 2007). El tamaño que alcanzan los abejorros está determinado por factores genéticos y ambientales, entre estos últimos se incluyen su alimentación (Couvillion y Dornhaus 2009) y la temperatura en la que se desarrollan (Chown y Gaston 2009). Los organismos reproductivos tienen los requerimientos energéticos más altos durante su desarrollo, mientras que las obreras requieren menos recursos. Su ciclo de vida se inicia cuando una reina ya inseminada emerge de su hibernación en los últimos meses del invierno o los primeros meses de

primavera y busca un sitio para anidar. Los abejorros generalmente establecen sus nidos en huecos o madrigueras abandonadas en la tierra, huecos en los árboles o nidos de aves abandonados. Durante esta fase la reina reúne recursos alimenticios (polen y néctar) suficientes para incubar y mantener a la primera generación de obreras (Goulson 2009). Una vez que las obreras han alcanzado la etapa adulta la reina se dedica a producir huevos, mientras que las obreras forrajean y cuidan a las siguientes generaciones de abejorros. La reina sesga la producción de su progenie hacia reinas jóvenes (*gynes*) y machos una vez que la colonia ha concluido su fase inicial de crecimiento, generalmente a mediados del verano. Una vez que los machos alcanzan la etapa adulta abandonan la colonia y se valen de sus medios para sobrevivir y aparearse con las *gynes*, para eventualmente morir a finales del otoño. A diferencia de los machos, las *gynes* una vez que alcanzan la etapa adulta salen a forrajear, momento que pueden aparearse, pero regresan a la colonia, beneficiándose de sus recursos. Eventualmente abandonan la colonia en busca de un sitio para hibernar y formar una colonia el siguiente año, mientras que la reina fundadora y las obreras mueren. En sitios donde no hay una marcada estacionalidad, cerca de los trópicos, el ciclo de vida se puede alterar y puede haber más de una generación de reinas dentro de una temporada de forrajeo e incluso las colonias llegan a ser perennes donde existen las mejores condiciones de forrajeo (Goulson 2009).

Cuando se analizan la direccionalidad de los cambios evolutivos de un grupo de organismos es necesario considerar que, en mayor o menor medida, los taxones comparten un origen evolutivo común. Por esto, parte de sus características fenotípicas se pueden explicar por su adaptación a las condiciones ambientales en las que habitan.

Sin embargo, parte de estas características pueden ser resultadas de compartir un ancestro común y estar asociadas a la filogenia del grupo. El método comparativo nos permite controlar los elementos históricos asociados a un linaje y analizar los factores ambientales que han moldeado su diversificación. (Garland et al. 1999). El Método comparativo de contrastes independientes tiene como supuesto establecer una hipótesis de relación filogenética y un cambio evolutivo gradual de carácter normal, con media cero y varianza proporcional a la longitud de las ramas. Se basa en que los contrastes ramas adyacentes de la misma longitud y son independientes entre sí y realizando sucesivos contrastes es posible compara un gran grupo de taxones que divergieron en distintos momentos (Felsenstein 1985).

Objetivos

Determinar si las especies del género *Bombus* tienen una clina en su tamaño corporal asociada a la latitud, temperatura y precipitación

Analizar si los la latitud, latitud temperatura y precipitación afectan diferencialmente a las distintas castas.

Hipótesis

Debido a que se ha documentado que los abejorros alcanzan mayores tamaños en altas temperaturas y cuando tienen una gran disponibilidad de alimento a otros abejorros, se esperaría:

i) Encontrar una relación negativa entre el tamaño corporal y la latitud (Regla Inversa de Bergmann) en especies del género *Bombus*.

ii) encontrar una relación positiva entre el tamaño corporal y temperatura y precipitación (la precipitación está estrechamente relacionada con la disponibilidad de alimento)

Debido a que las reinas y los machos tienen una mayor demanda energética para su desarrollo se esperaría:

iii) La relación tamaño corporal-longitud y tamaño corporal-factores climaticos fuera más estrecha en los organismos reproductivos que en la casta de obreras.

Métodos

Obtención de parámetros climáticos y morfológicos de las especies de *Bombus*

Empleando el módulo de Google Earth (<http://www.google.com/earth/>) se obtuvieron las coordenadas geográficas de los puntos de colecta de ejemplares de *Bombus* procedentes de las colecciones biológicas de los Museos de entomología de la Universidad de California en Riverside y Berkeley, del Museo de Historia Natural de Los Ángeles (NHM-LA), de La Academia de Ciencias de California (CAS) y la colección del Museo Nacional de Historia Natural de París. Esta información, asociada a las coordenadas de puntos de colecta de datos ya publicados (Inoue y Yokohama 2006, Cueva del Castillo y Fairbairn 2012), se empleó para obtener las condiciones climáticas de las zonas donde fueron capturados los organismos la base de datos Worldclim (<http://www.worldclim.org/current>; véase, Hijmans 2005). Se obtuvieron: temperatura media anual, temperatura media del trimestre más cálido, temperatura media del trimestre más húmedo, temperatura máxima del mes más cálido, precipitación anual, precipitación del trimestre más húmedo, precipitación del trimestre más seco, precipitación del trimestre más cálido promedio de los últimos 50 años. Se emplearon estos parámetros climáticos porque están asociados a la fase de crecimiento de los organismos (primavera-verano). Una vez estimados los parámetros climáticos asociados a cada organismo, se estimó el promedio de los parámetros climáticos para cada especie de *Bombus*. Asimismo, se estimó el tamaño promedio del ancho del tórax y la cabeza de las hembras reproductivas (reinas y hembras de las especies solitarias es decir parasíticas.), las obreras y los machos. La medición se realizó con micrómetros de

precisión en la distancia intertegular (tórax) y la máxima distancia entre los ojos (cabeza), los detalles asociados a la medición de los especímenes, así como parte de los datos empleados en este estudio se encuentran en Cueva del Castillo y Fairbairn (2012). Se calculó el logaritmo natural tanto de los datos de los parámetros climáticos como de los morfológicos para mejorar su ajuste a un modelo lineal. Posteriormente, las variables morfológicas de reinas, machos y obreras fueron resumidas empleando un análisis de componentes principales. Se utilizó el Componente Principal 1 (CP1) como un índice del tamaño general de los organismos (véanse Resultados).

Construcción de la filogenia de *Bombus*

Para 87 especies de abejorros se construyeron dos filogenias considerando como punto de partida la topología de una filogenia molecular construida a partir de 251 especies por Cameron *et al.* (2007). Las relaciones entre las especies se establecieron empleando el software Mesquite versión 1.07 (Fig. 1) (véase Maddison y Maddison 2004). Una de estas filogenias consideró especies sociales y solitarias, mientras que otra se construyó considerando únicamente especies sociales.

Análisis comparativos

En base a las filogenias previamente construidas y considerando la información morfológica (tamaño corporal) y los factores climáticos (los ocho parámetros climáticos obtenidos de *Worldclim*) se empleó el programa COMPARE 4.6b se realizaron análisis de contrastes independientes (Martins 2004) para establecer la relación entre los parámetros latitudinales y climáticos con el CP1 (i. e., tamaño corporal de las especies de abejorros). Los contrastes independientes se utilizaron con la finalidad de remover el efecto de los factores históricos en el tamaño de las especies del efecto que ejercen las

condiciones ecológicas en las que habitan. En los casos en que para un mismo parámetro ambiental la relación fue significativa para más de una casta de hembras y/o de la casta de machos, se determinó si las pendientes diferían significativamente entre sí mediante una prueba de t para comparar pendientes (Zar 2009). Esto con el fin de establecer si las presiones selectivas asociadas a las condiciones geográficas o climáticas han tenido un efecto diferencial en sobre los tamaños corporales de las distintas castas de abejorros.

Resultados

Tamaño corporal-Latitud

Los análisis muestran que todas las castas incluidas hembras reproductivas (HR; reinas y hembras de especies parásitas) tuvieron una relación inversa significativa de tamaño corporal con respecto a la latitud. (Fig. 2)

Tamaño corporal-Temperatura

El tamaño corporal de machos se relacionó positivamente con todos los parámetros de temperatura (Figs. 3 A, C y G) excepto con la temperatura del mes más cálido ($p = 0.1373$) Las reinas y HR se relacionaron positivamente con la temperatura media anual (Fig. 3 B y D) y las HR y obreras tuvieron una relación positiva y significativa entre tamaño corporal y temperatura media del trimestre más húmedo (Figs. 3 E y F), mientras que el resto de los parámetros de temperatura no resultaron significativos.

Tamaño corporal-Precipitación

Todos los parámetros de precipitación, con la excepción de precipitación del trimestre más seco, se relacionaron positivamente con el tamaño de los machos (Figs. 4 A, C y F). Por otro lado, el tamaño corporal de las HR y de las obreras sólo mostró una relación positiva y significativa con la precipitación del trimestre más húmedo (Figs. 4 B, D y E). No se encontraron diferencias entre las pendientes de los contrastes independientes y los parámetros climáticos que resultaron significativos. En la Tabla 1 se encuentra un resumen de todos los resultados.

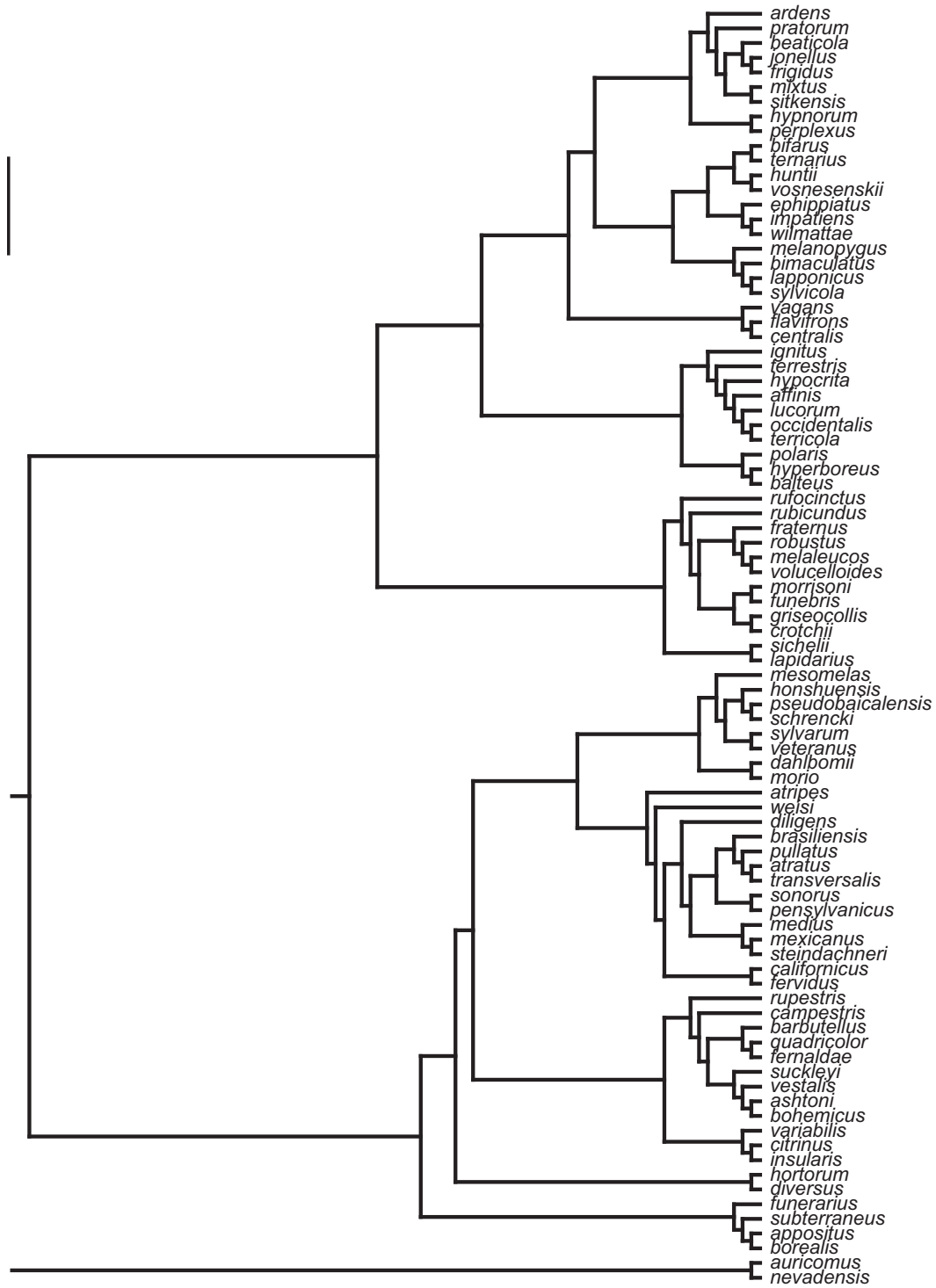


Figura 1. Árbol filogenético para 87 especies de *Bombus* (especies coloniales y solitarias) considerados en los análisis comparativos.

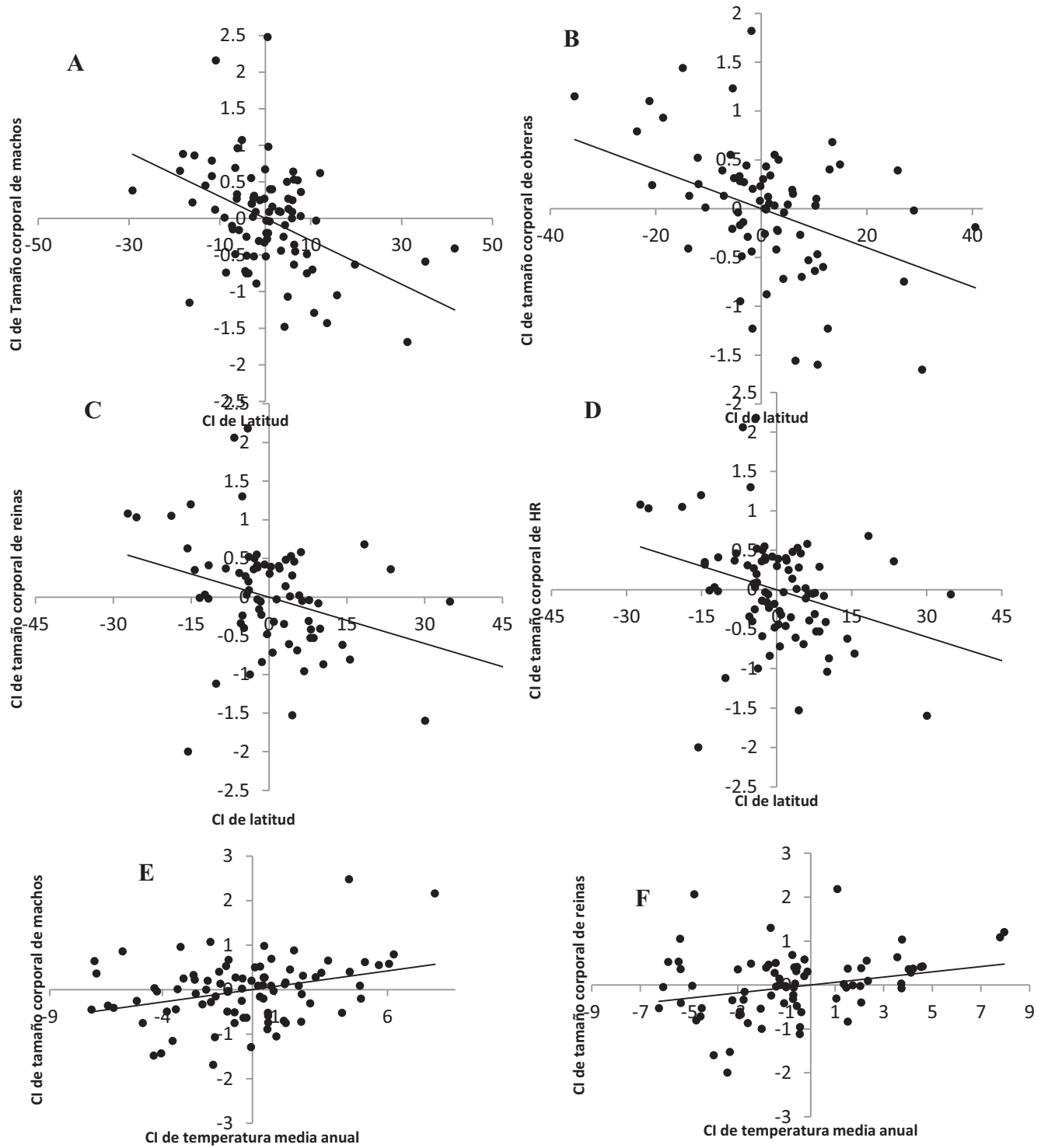


Figura 2. Regresiones de los contraste independientes (CI) del tamaño corporal contra la latitud, cada gráfica tiene en el eje vertical la casta correspondiente. Los puntos representan cada especie.

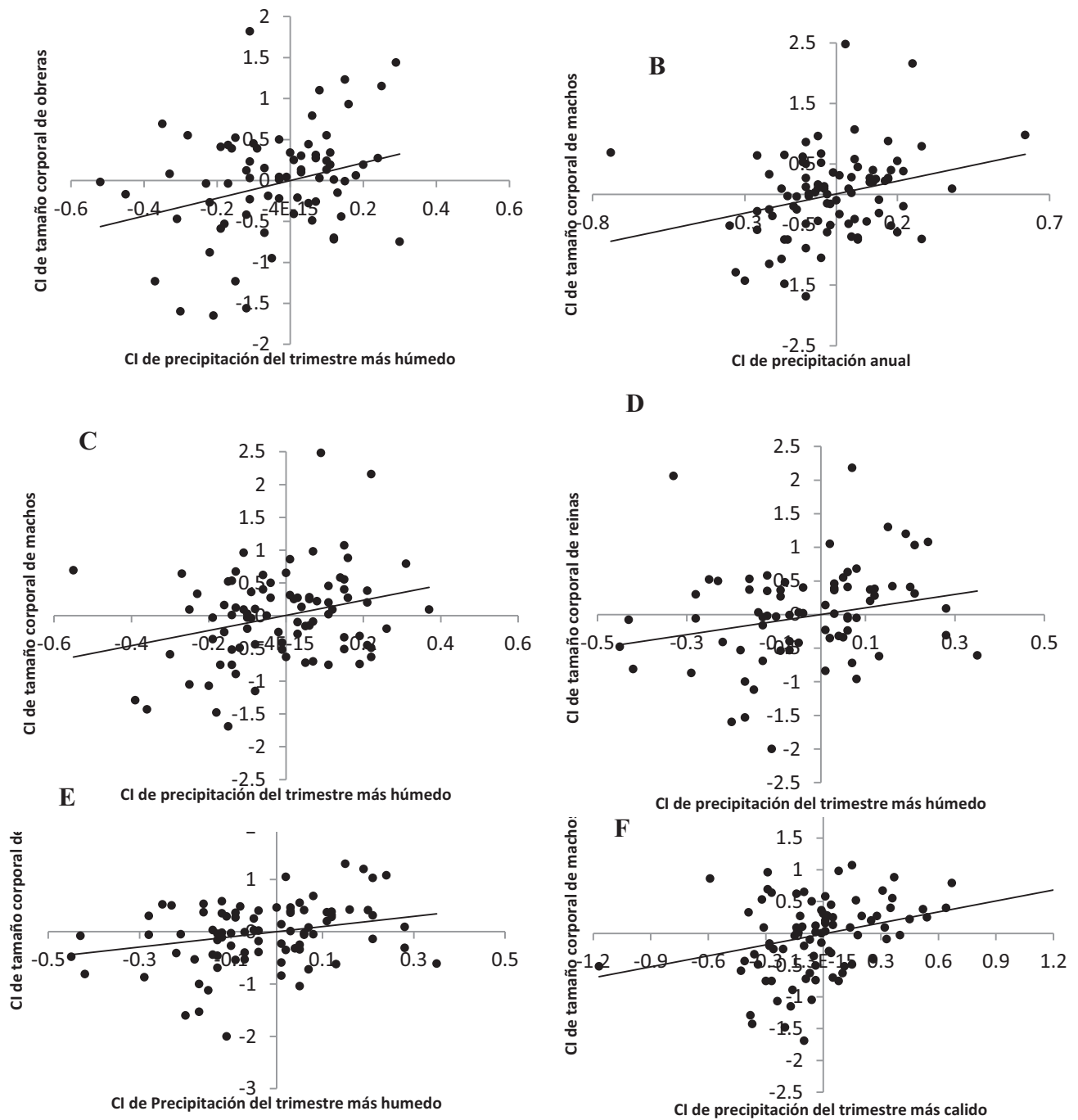


Figura 4. Regresiones de los CI del tamaño corporal y las variables de precipitación. Sólo se muestran las regresiones de aquellos contrastes que fueron significativos.

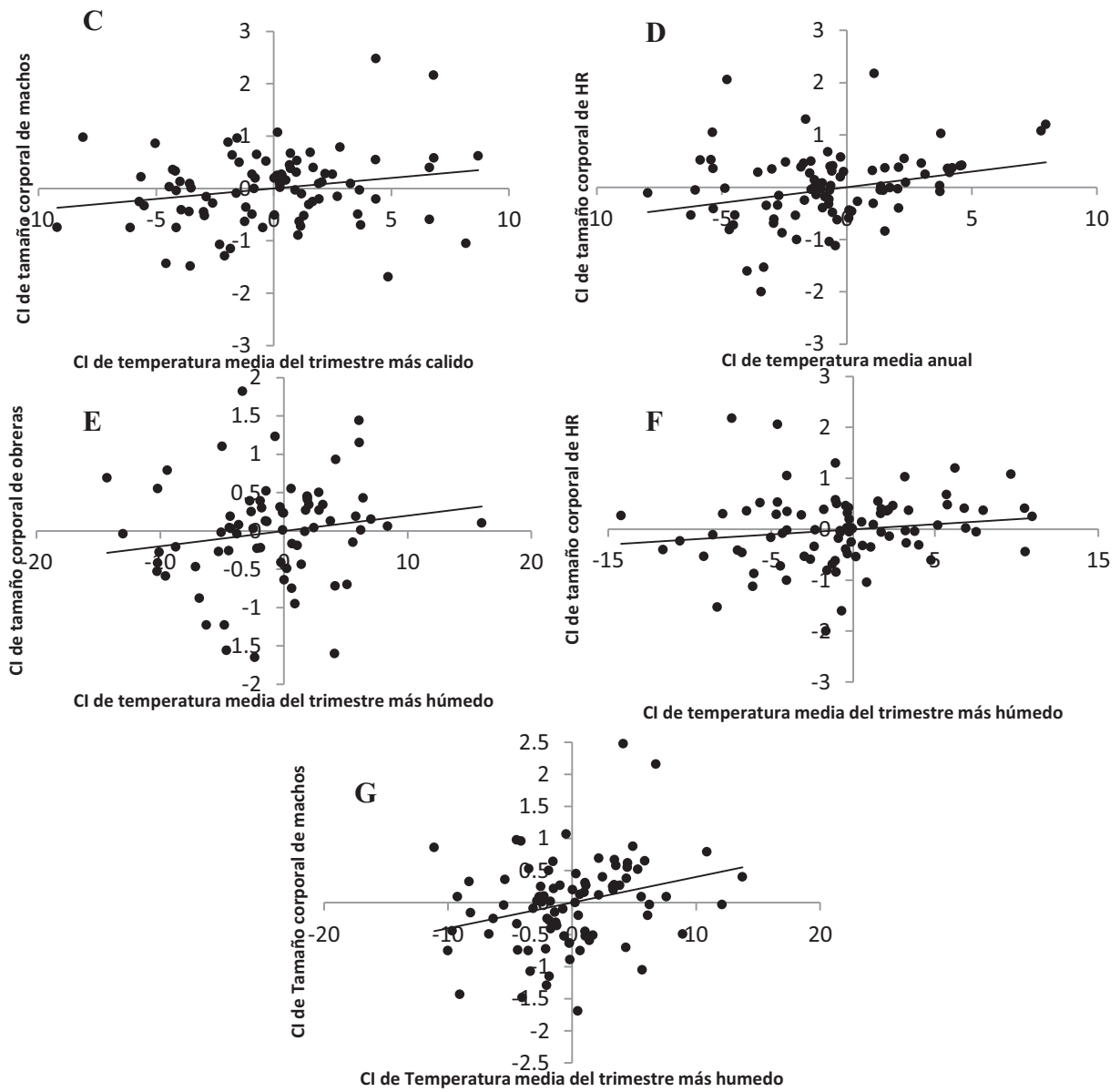


Figura 3. Regresiones de los CI que entre el tamaño corporal y las variables de temperatura. Sólo se muestran las regresiones que resultaron significativas ($p < 0.05$).

Tabla 1. Resultados de los contrastes independientes entre el tamaño corporal de las especies de abejorros, la latitud y las variables climáticas. Se indican los grados de libertad (g.l.), valor de la pendiente (β), valor de t (t de Student) y significancia (p) del análisis comparativo entre tamaño corporal (CP1) y las variables evaluadas. En negritas se muestran las relaciones que resultaron significativas.

Casta	g.l.	Latitud			Temp. media anual			Temp. media del trimestre más cálido			Temp. media del trimestre más húmedo			Temp. máxima del mes más cálido		
		β	t	p	β	t	p	β	t	p	β	t	p	β	t	p
Machos	85	-0.03	3	0.004	0.07	3.5	0.0007	0.04	2	0.048	0.04	4	0.0001	0.03	1.5	0.137
Obreras	72	-0.02	2	0.049	0.02	1	0.320	0.001	0.001	1.0	0.02	2	0.049	0.001	0.001	1.0
Reinas	73	-0.02	2	0.049	0.06	3	0.004	0.02	0.66	0.5	0.03	1.5	0.138	0.001	0.001	1.0
Reproductivas	85	-0.02	2	0.049	0.06	3	0.003	0.02	1	0.3201	0.02	2	0.049	0.001	0.001	1.0

Casta	g.l.	Precipitación anual			Precipitación del trimestre más húmedo			Precipitación del trimestre más seco			Precipitación del trimestre más cálido		
		β	t	p	β	t	p	β	t	p	β	t	p
Machos	85	1.05	2.69	0.009	1.17	2.72	0.008	0.27	1.22	0.226	0.58	2.52	0.014
Obreras	72	0.51	1.37	0.175	1.08	2.63	0.01	0.22	0.84	0.404	0.44	1.69	0.095
Reinas	73	0.66	1.5	0.138	1	2.08	0.041	0.40	1.48	0.143	0.35	1.34	0.184

Reproductivas 85 0.68 1.51 0.135 **0.98** **2.22** **0.039** 0.40 1.6 0.113 0.36 1.5 0.1373

Discusión

De acuerdo con las hipótesis, los resultados muestran que los abejorros se apegan a la regla inversa de Bergmann (Figura 2, Tabla 1). La capacidad de termorregulación de los organismos ectotermos está dada por la conductividad térmica del cuerpo, la cual depende del tamaño corporal: a mayor tamaño, menor conductividad relativa y el aislamiento adicional que pueda tener el organismo para reducir su conductividad (Goulson 2009). Esto podría sugerir que las especies de abejorros más grandes se encontrarían en climas fríos. Sin embargo, la termorregulación de los abejorros tiene un desempeño significativamente mejor al esperado para su volumen corporal (Bishop y Armbruster 1999) y son eficientes tanto en climas cálidos como fríos, por lo que otros factores como la disponibilidad de alimento son lo que pueden limitar un menor o mayor tamaño corporal.

El tamaño corporal de los insectos puede estar restringido por la estacionalidad, la temperatura y la cantidad de alimento que consumen durante su desarrollo (Nylin y Gotthard 1998). En latitudes altas, los fotoperiodos cortos y la marcada estacionalidad reducen el período de crecimiento y el tamaño que podrían alcanzar los organismos, mientras que en bajas latitudes la estación de crecimiento es comparativamente larga y con una mayor cantidad de recursos disponibles (Atkinson 1994).

El tamaño de los abejorros se relacionó positivamente con la temperatura y precipitación congruente con la segunda hipótesis. Sin embargo, las relaciones significativas entre todas las castas y todos los parámetros climáticos evaluados no resultaron significativas en todos los casos (Tabla 1), lo que podría sugerir que las

castas están sometidas a diferentes niveles de selección natural respecto a los parámetros climáticos para otras. En las castas que se relacionaron significativamente para el mismo parámetro, no se puede hablar de diferentes niveles de selección natural, ya que no hubo diferencias significativas entre estas pendientes.

La temperatura media anual (Figura 3 A, B y D; Tabla 1) mostró una relación positiva con el tamaño de machos, reinas y HR; mientras que la temperatura media del trimestre más húmedo se relacionó significativamente con el tamaño de machos, obreras y HR (Figura 3 C, E y F) lo que sugiere que el tamaño corporal de los abejorros aumenta con la temperatura, contrario a lo que se ha observado en algunos organismos ectotermos, como mariposas o escarabajos, donde un aumento en la temperatura y por ende en la tasa de desarrollo trae consigo una reducción en el tamaño corporal del adulto (Arendt 1997). Esta reacción positiva tamaño-temperatura en abejorros podría estar relacionada con una menor cantidad de recursos invertida en la termorregulación de la colonia ya que las obreras utilizan energía para mantener en un clima constante la colonia (Gardner et al. 2007). Otra explicación podría tener que ver con un menor uso de energía para mantener la temperatura adecuada en los músculos que permiten a los abejorros batir las alas, aunque se ha demostrado que la eficiencia del forrajeo no es afectada por la temperatura (Peat y Goulson 2005). Quizá sea posible que los abejorros que forrajean en sitios con mayores temperaturas consuman menos energía que los que forrajean en menores temperaturas, debido a que no necesitan utilizar energía para mantener su temperatura corporal por arriba de la temperatura ambiental (Skandalis

y Darveau 2012). Los recursos ahorrados debido a las condiciones más cálidas, podrían ser destinados a las larvas por lo que sería factible que éstas alcanzaran mayores tamaños al llegar a ser adultos

No obstante, el tamaño de las obreras no mostró una relación significativa con la temperatura media anual, mientras que en las reinas no tuvieron una relación significativa con el trimestre más húmedo (Tabla 1). En las obreras se puede esperar una mayor variación en el tamaño corporal debido a que, a diferencia de los otros miembros de la colonia, sus primeras generaciones tienden a ser más pequeñas que las que son producidas posteriormente (Goulson 2009) En las etapas tempranas de la colonia, el alimento y la termorregulación son provistos únicamente por la reina y posteriormente por las primeras obreras, por lo que la alimentación de las crías en estas etapas y tal vez la termorregulación pueden ser deficientes (Goulson 2009). Que las reinas no se hayan relacionado con el trimestre más húmedo puede deberse a que esté periodo hay abundancia de recursos para todas las castas de abejorros, ya que la humedad se puede relacionar con la disponibilidad (Yom -Tov y Geffen 2006; Branson 2008) y eficiencia de forrajeo (Peat y Goulson 2005). Sin embargo, en el caso de las reinas esto no se refleja quizá porque cuando no hay disponibilidad de recursos aun así la colonia canaliza una mayor cantidad de recursos en ellas, lo que probablemente significa que reciben una cantidad similar de recursos a un en periodos de abundancia como de escasez, si no hay recursos suficiente, simplemente todas las hembras se desarrollaran como obreras (Beekman y van Stratum 1998, Pereboom 2001). Una explicación más sencilla podría ser resultado de un tamaño de muestra pequeño, ya que cuando se

considera la totalidad de hembras reproductivas (reinas + HR) esté parámetro resulta significativo (ver Tabla 1).

En lo que atañe a la precipitación, podemos observar que, durante el trimestre más húmedo, el tamaño corporal de todas las castas se relacionó positivamente con la precipitación (Figura. 4 B-E, Tabla 1). Las especies que se encuentran en ambientes con precipitaciones altas (durante la temporada de lluvias) producen los organismos más grandes. La precipitación se puede relacionar con la disponibilidad de alimento, ya que periodos con mayor precipitación pueden estar relacionados con una mayor cantidad de flores y una mayor cantidad de néctar por flor (Yom-Tov y Geffen 2006; Branson 2008.), por lo que representa un lapso de abundancia de recursos durante el período de desarrollo de las larvas de los abejorros, que, al tener una mayor cantidad de recursos, alcanzan tallas más grandes (Nylin y Gotthard 1998, Chown y Gaston 2009). Bajo esta misma argumentación, las temperaturas y precipitaciones asociadas a los períodos del año más secos no mostraron una relación con el tamaño corporal de los *Bombus*, lo cual estaría acorde con el ciclo de vida anual de la mayoría de las especies del género. Quizás la ventana temporal en el que se alcanza la máxima temperatura no coincide con el periodo de desarrollo de la mayoría de los individuos, o el periodo muy breve, para que este parámetro impacte de forma significativa el tamaño corporal de los abejorros adultos.

El hecho que los machos muestren una mayor cantidad de correlaciones significativas con la mayoría de los parámetros estudiados (véase Tabla 1) sugiere que su tamaño corporal es más sensible a los cambios ambientales, parcialmente

acorde con la tercer hipótesis, ya que esto no se cumplió en general para las reinas. Lo anterior puede deberse a la canalización de recursos en las colonias. Las reinas son más costosas durante su desarrollo y su estancia en la colonia, mientras que los machos son más económicos (Beekman y van Stratum 1998). Existen evidencias que sugieren que no habrá diferencias entre el tamaño de reinas criadas en condiciones de baja o alta cantidad de recursos debido a que las larvas de las hembra que son producidas donde no existen condiciones para que puedan ser criadas como reinas solo se desarrollarán en obreras (Crozier y Pomilo 1993, Pereboom 2001). Si existe el mínimo de recursos para producir reinas, éstas serán criadas en menor cantidad pero suministrando una cantidad de recursos igual por individuo que el que reciben las reinas criadas en condiciones con muchos recursos (Beekman y van Stratum 1998). Las larvas de hembras de colonias en las que no existen condiciones para que puedan ser criadas como reinas sólo se desarrollaran como obreras (Crozier y Pomilo 1993, Pereboom 2001). Una explicación para esto podría ser un mayor tamaño en las reinas es más importante que el tamaño que alcancen los machos para la adecuación de la colonia. Se ha observado que algunas colonias en el campo no producen reinas hasta que alcanzan un número mínimo de obreras (Müller y Schmid-Hempel, 1999 citado por Beekman y van Stratum 1998). En contraste, los machos se producirán siempre, incluso en mayor proporción en condiciones de escasez de recursos ya que en caso de que las larvas de machos sean abandonadas, representarían una menor perdida para la colonia ya que en ellos se invierten menos recursos (Crozier y Pomilo 1993).

Aunado a las condiciones en las que se desarrollan los machos, en la adultez pueden pasar por ciertos eventos selectivos que favorezcan tamaños grandes en regiones del trópico y tamaños más reducidos en regiones frías. Como en la mayoría de las especies, las reinas solo se aparean con un solo macho (Goulson 2009) y hay una marcada mayor proporción de machos que de hembras (Bourke 1997). Es posible correlacionar la eficiencia biológica de los machos con el tiempo que sobreviven fuera de la colonia una vez que alcanzan la adultez. Una mayor supervivencia fuera de la colonia puede estar correlacionada con un tamaño corporal grande y se ha sugerido que el tamaño corporal puede influenciar la eficiencia del forrajeo (Pyke 1978, Peat *et al.* 2005) o puede ser importante en el almacenamiento de agua (Winterhalter y Mousseau 2008), mientras que organismos pequeños pueden sobrevivir y tener más oportunidades de reproducirse en condiciones de limitación porque necesitan menos alimento para mantenerse (Nylin y Gotthard 1998, Couvillon y Dornhaus 2010).

Conclusiones

El tamaño corporal del género *Bombus* tiene una distribución acorde a la regla inversa de Bergmann (Tamaño del cuerpo inversamente relacionado con la latitud). La temperatura y la precipitación mostraron una relación positiva con el tamaño corporal. Estos patrones podrían estar determinados por una mayor cantidad de recursos asociada a sitios con mayor precipitación. Asimismo, las condiciones de sitios cálidos podrían favorecer la asignación de recursos a las larvas de abejorros, aunado a una tasa de desarrollo más alta y más tiempo para desarrollarse en sitios estacionales con estacionalidad menos marcada. El hecho de que algunas castas muestren relaciones significativas con parámetros ambientales mientras que otras castas no, sugiere que la existencia de presiones selectivas que han actuado diferencialmente entre ellas. Los machos fueron más sensibles a las variables ambientales, probablemente debido a que éstos representan una menor inversión; es decir, se producen más machos en sitios con escasez de recursos respecto a reinas y, dado que el tamaño de las hembras suele ser más importante para la adecuación de los abejorros, a éstas se les asigna más recursos aún en sitios con limitación de alimento. Otra causa puede ser que los tamaños grandes de abejorros sean más aptos para sobrevivir y aparearse en los trópicos mientras que los organismos más pequeños sean más aptos en latitudes mayores, con menos recursos, ya que requieren menos energía para sobrevivir comparados con los organismos grandes.

Literatura citada

- Arendt, J D. 1997. Adaptative intrinsic growth rates an integration across taxa. *The Quarterly Review of Biology*, 72: 149–177.
- Arendt, J. D. 2010. Size-fecundity relationships, growth trajectories, and the temperature-size rule for ectotherms. *Evolution*, 65: 43–51
- Ashton, K. G. 2002. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 505–524.
- Atkinson D. 1994. Temperature and organism size—a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 25: 1–58.
- Beekman, M. y van Stratum, P. 1998. Bumblebee sex ratios: why do bumblebees produce so many males? *Proceedings of the Royal Society B*, 265: 1535–1543.
- Bishop, J.W. y Armbruster W. S. 1999: Thermoregulatory Abilities of Alaskan Bees: Effects of Size, Phylogeny and Ecology. *Functional Ecology*, 13: 711-724.
- Blanckenhorn, W. U., Stillwell, R. C., Young, K. A., Fox, C.W. y Ashton, K. G. 2006. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution*, 60: 2004–2011.
- Blanckenhorn, W.U. y Demont, M. 2004. Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integrative and Comparative Biology* 44: 413–424.
- Bourke, A. F. G. 1997. Sex ratios in bumblebees. *Philosophical Transactions of the Royal. Society B*, 352: 1921–1933.

- Branson D. H. 2008. Influence of a large late summer precipitation event on food limitation and grasshopper population dynamics in a northern Great Plains grassland. *Environmental Entomology*, 37: 686–695.
- Brennan, J. M. y Fairbairn, D. J. 1995. Clinal variation in morphology among eastern populations of the waterstrider, *Aquarius remigis* Say (Hemiptera, Gerridae). *Biological Journal of Linnean Society*, 54: 151–171.
- Cameron, S. A., Hines, H. M, y Williams, P. H. 2007. A comprehensive phylogeny of the bumblebees (*Bombus*). *Biological Journal of Linnean Society*, 91: 161–188.
- Chown, S. L. y Gaston, K, J. 2010. Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews*, 85: 139–169.
- Couvillon, M. J. y Dornhaus, A. 2009. Location, location, location: larvae position inside the nest is correlated with adult body size in worker bumble bees (*Bombus impatiens*). *Proceedings of the Royal Society B*, 276: 2411–2418.
- Couvillon, M. J. y Dornhaus, A. 2010. Small worker bumble bees (*Bombus impatiens*) are hardier against starvation than their larger sisters. *Insectes Sociaux*, 57: 193–197.
- Crozier, R. H. y Pamilo, P. 1993 Sex allocation in social insects: problems in prediction and estimation. In *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites* (editores Wrensch, D. L. y Ebbert, M. A.), Chapman & Hall, Nueva York, 369–383.
- Cueva del Castillo, R. y Fairbairn, D. J. 2012. Macroevolutionary patterns of bumblebee body size: detecting the interplay between natural and sexual selection. *Ecology and Evolution*, 2: 46–57.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125: 1-15.

- Gardner, K. E., Foster, R. L. y O'Donnell, S. 2007. Experimental analysis of worker division of labor in bumblebee nest thermoregulation (*Bombus huntii*, Hymenoptera: Apidae) Behavioral Ecology and Sociobiology, 61: 783–792.
- Garland, T., Midford, P. E. y Ives, A. R. 1999. An introduction to phylogenetically based statistical methods, with a new method for confidence intervals on ancestral values. American Zoologist, 39: 374–388.
- Goulson, D. 2009, Bumblebees: Behaviour, Ecology, and Conservation. Oxford University Press, Oxford, 2^a ed. Reino Unido, 330 pp.
- Heinrich, B. y Kammer, A. E. 1973. Activation of the fibrillar muscles in the bumblebee during warm-up, stabilization of thoracic temperature and flight. Journal of Experimental Biology, 58: 677-688.
- Hijmans, R.J., Cameron S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., y Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. International Journal of Climatology, 25: 1965-1978.
- Hu, Y., Zhu, F., Wan, X., Guan, C., An, Y. y Lei, C. 2012. Latitudinal pattern in body size in a cockroach, *Eupolyphaga sinensis*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 144: 223–230.
- Inoue, M. I., y Yokoyama, J. 2006. Morphological variation in relation to flower use in bumblebees. Entomological Science, 9:147–159.
- Maddison, W. P. y Maddison, D. R. 2004. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 1.05. Available at <http://mesquiteproject.org>.
- Martins, E. P. 2004. COMPARE, version 4.6b. Computer programs for the statistical analysis of comparative data. Distributed by the author at <http://compare.bio.indiana.edu/>. Department of Biology, Indiana University, Bloomington, IN.

- Masaki, S. 1967. Geographic variation and climatic adaptation in a field cricket (Orthoptera: Gryllidae). *Evolution*, 21: 725–741.
- Nylin, S y Gotthard, K. 1998. Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology*, 43: 63–83
- Peat, J. y Goulson, D. 2005. Effects of experience and weather on foraging rate and pollen versus nectar collection in the bumblebee, *Bombus terrestris*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58: 153-156.
- Peat, J., Darvill, B., Ellis, J. y Goulson, D. 2005. Effects of climate on intra- and interspecific size variation in bumble-bees. *Functional Ecology*, 19: 145-151.
- Pereboom, J. J. M. 2001. Size dimorphism in bumblebees: a result of caste specific differences in fat body metabolism? *Netherlands Journal of Zoology*, 51: 323–333.
- Peters, H, R. 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press. 329 pp.
- Pyke, G. H. 1978. Optimal Body Size in Bumblebees. *Oecologia*, 34: 255–266.
- Reiskind, M. H. y Zarrabi, A. A. 2012. Is bigger really bigger? Differential Responses to Temperature in Measures of Body Size of the Mosquito, *Aedes albopictus*. *Journal of Insect Physiology*, 58: 911-917.
- Sadakiyo, S. e Ichihara, M. 2011. The role of host seed size in mediating a latitudinal body size cline in an introduced bruchid beetle in Japan. *Oikos*, 121: 1231–1238.
- Skandalis, D. A. y Darveau C. A. 2012. Morphological and physiological idiosyncrasies lead to interindividual variation in flight metabolic rate in worker

bumblebees (*Bombus impatiens*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 86: 657–670.

Stiles, E. W. 1979 Evolution of color pattern and pubescence characteristic in male bumblebees: Automimicry vs. Thermoregulation. *Evolution*, 33: 941-957.

Williams, P. 2007. The distribution of bumblebee colour patterns worldwide: possible significance for thermoregulation, crypsis and warning mimicry. *Biological Journal of Linnean Society*, 92: 97–118.

Winterhalter, W. E. y Mousseau, T. A. 2008. The strength of temperature-mediated selection on body size in a wild insect population. *Journal of Orthoptera Research*, 17: 347–351.

Yom-Tov, Y. y Geffen, E. 2006. Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia*, 148: 213–218.