



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**CARACTERIZACIÓN DE HÁBITAT Y MORFOLOGÍA DE  
ALGUNAS ESPECIES DEL GÉNERO *Perithemis*  
(ODONATA:ANISOPTERA) PRESENTES EN LA  
CORDILLERA ORIENTAL**

**LEONARDO RACHE RODRÍGUEZ**

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias  
Departamento de Biología  
Bogotá, Colombia  
2015



**CARACTERIZACIÓN DE HÁBITAT Y MORFOLOGÍA DE  
ALGUNAS ESPECIES DEL GÉNERO *Perithemis*  
(ODONATA:ANISOPTERA) PRESENTES EN LA  
CORDILLERA ORIENTAL**

**LEONARDO RACHE RODRÍGUEZ**

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

**Magister en Ciencias - Biología**

**Director:**

**MSc., Gabriel Guillot Monroy**

**Línea de Investigación:**

**Ecología**

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias

Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2015





## **Agradecimientos**

A mis padres por su apoyo incondicional durante la maestría y todo mi proceso de formación académica y personal. A Adriana Casallas que siempre estuvo a mi lado para ayudarme y animarme cuando fue necesario. A mis hermanas, por su ayuda e interés en varios aspectos durante el desarrollo de esta investigación.

Al profesor Gabriel Guillot por su mirada crítica acerca de los conceptos y métodos utilizados, por guiarme con su conocimiento durante el desarrollo de esta investigación y por todas sus enseñanzas.

Al profesor Carlos Sarmiento, quien desinteresadamente me asesoró durante la primera fase de análisis morfométricos.

Al profesor, Antonio Gómez Anaya por sus comentarios en una versión temprana de una parte del documento.

A Adriana Casallas, Diego Carantón, Julián Castro y Camilo Rodríguez por su ayuda durante la fase de campo.

A la Universidad Nacional por ofrecer los recursos técnicos necesarios para el desarrollo de este proyecto, a los profesores de la Maestría en Ciencias por contribuir a mi formación académica y al desarrollo de esta investigación.

A Julián Castro por algunas de las fotografías.

Al Banco de la República, por financiar parte de este proyecto.



## Resumen General

Del género *Perithemis* (Libellulidae), se han descrito 14 especies hasta el momento y está compuesto por individuos pequeños con alas color ámbar en los machos que algunas veces presentan manchas oscuras, mientras que en las hembras las alas son completamente hialinas o con manchas color ámbar.

En la presente investigación se buscó determinar cuáles son los factores que pueden condicionar la presencia de *P. lais* y *P. mooma* en una región o un cuerpo de agua determinado. Así como, establecer si existía correlación entre dichas variables y la morfología de las alas en las dos especies.

Teniendo en cuenta que las dos especies muestran distribuciones muy diferentes (amplia en *P. mooma* y restringida en *P. lais*) se estudiaron 30 cuerpos de agua ubicados en un gradiente altitudinal en las dos vertientes de la Cordillera Oriental colombiana. Se llevaron a cabo cuatro muestreos a lo largo de un año en cada uno de los sitios seleccionados, en los que se midieron variables químicas, físicas y biológicas de los cuerpos de agua, así como el uso del suelo en los alrededores. Además, se colectaron individuos adultos y larvas que fueron criadas en laboratorio, con el fin de examinar la morfología de las alas.

Se hicieron análisis de cluster y de componentes principales que mostraron poca variación interna en los cuerpos de agua con respecto a las variables. Se desarrollaron pruebas Manova y teste de Tukey con el fin de determinar si existían diferencias cuantitativas entre las variables medidas en los cuerpos de agua habitados por *P. lais* y *P. mooma* y aquellos en los que no lo hacen. Por medio de regresiones logísticas se logró establecer las variables ambientales más importantes para cada una de las especies.

Por otra parte, el análisis de la morfología de las alas se hizo por medio de morfometría geométrica, método en el que se puede cuantificar la forma de un grupo de organismos separando el efecto del tamaño, con el fin de compararlo con otros. Para *P. mooma* y *P. lais* se utilizaron las alas anteriores y posteriores izquierdas de los machos colectados en los cuerpos de agua seleccionados. Luego de observar los patrones mostrados en el análisis de componentes principales y de cluster se hicieron pruebas de Anova, Manova y Monte Carlo para probar diferencias significativas en la forma y tamaño de las alas entre las poblaciones. Además se utilizaron regresiones múltiples y regresiones múltiples multivariadas para establecer si las variables ambientales de los cuerpos de agua tenían alguna relación con la forma y el tamaño de las alas.

Con referencia al hábitat, se determinó que en el caso de *P. lais* fueron la temperatura del agua, sombra sobre el espejo de agua, continuidad del cinturón de macrófitas y la conductividad son las variables más importantes del hábitat, mientras que para *P. mooma* pH, conductividad, temperatura del agua, espejo de

agua libre, oxígeno, sombra sobre el espejo de agua, ancho y continuidad del cinturón de macrófitas. Además, cuerpos de agua habitados por las especies mostraron diferencias significativas con aquellos en los que no están presentes.

En el caso de la morfología, se encontró muy baja variación interpoblacional en la forma de las alas de las dos especies y poca correlación con las variables ambientales, mientras que el tamaño si mostró fuerte correlación con altitud y temperatura.

Se propone, que la ausencia de variabilidad interpoblacional en las dos especies se debe a que la forma de las alas es un rasgo conservativo en éstas y que existe flujo genético entre las poblaciones mediado por las hembras que presentan algunos rasgos encontrados en especies migratorias, lo que las posibilita para recorrer grandes distancias y permitir intercambio genético.

## Objetivos

- **Objetivo general**

Determinar las características del hábitat que condicionan la distribución de las especies de *Perithemis* en las vertientes de la Cordillera Oriental Colombiana en la latitud de Bogotá D.C.

### Objetivos específicos

- Establecer la influencia de características ambientales sobre la distribución de *Perithemis lais* y *P. mooma* en las vertientes de la Cordillera Oriental colombiana en la latitud de Bogotá D.C.
- Estimar la relación que tienen algunas características ambientales con la morfología de las alas de *Perithemis lais* y *P. mooma* género *Perithemis* en diferentes hábitats y vertientes de la Oriental colombiana en la latitud de Bogotá D.C.

## Hipótesis

### Capítulo I

Si las variables ambientales son las principales condicionantes de la distribución y presencia de *Perithemis lais* y *Perithemis mooma*, entonces existirán diferencias cuantitativas entre dichos parámetros al comparar los cuerpos de agua en los que se encuentran las especies y aquellos en los que no.

### Capítulo II

Durante gran parte de su ciclo vital, los odonatos están expuestos a las características físico-químicas de los sistemas acuáticos que habitan, y éstas pueden afectar rasgos de su historia de vida como tamaño corporal, fenología, tasa de mortalidad, entre otros; por ello se espera que la forma y tamaño de las alas de *Perithemis lais* y *Perithemis mooma* estén relacionados con las variables ambientales de los cuerpos de agua, por lo que mostrarán patrones de variación similares a los exhibidos por estos.

## Contenido

	Pág.
Resumen General .....	VIIIIV
Objetivos .....	XVII
Objetivo general .....	VII
Objetivos específicos .....	X
Hipótesis .....	XI
Capítulo I .....	XI
Capítulo II .....	XI
Lista de figuras .....	XIXXVI
Capítulo I .....	XVI
Capítulo II .....	XVIIIIV
Lista de tablas .....	XX
Capítulo I .....	XX
Capítulo II .....	XXI
Lista de abreviaturas .....	XXIII
Abreviaturas .....	XXIII
<b>1. Capítulo I .....</b>	<b>24</b>
<b>Descripción del hábitat de <i>Perithemis lais</i> (Perty, 1834) Y <i>Perithemis mooma</i> (Kirby, 1889) (Odonata: Anisoptera) .....</b>	<b>24</b>
Resumen .....	24
<b>Abstract</b> .....	24
Introducción .....	25
<b>1.1 Métodos</b> .....	<b>27</b>
1.2 Resultados .....	31
<b>1.3 Discusión</b> .....	<b>40</b>
<b>1.4 Potencial bioindicador de las especies</b> .....	<b>53</b>
<b>1.5 Comentarios ecológicos</b> .....	<b>53</b>

1.7 Conclusiones.....	56
Figuras .....	57
Referencias.....	70
Anexos .....	76
Anexo 1-A. Descripción de los sitios de colecta.....	76
Anexo 1-B. Localidades de colecta de cada especie, la “x” significa presencia.....	80
Anexo 1-C. Análisis de componentes principales (PCA) mostrando los parámetros con mayor variación en los cuerpos de agua donde se colectó a <i>P. lais</i> . En azul se encuentran los sitios donde fue colectada la especie y en naranja aquellos donde no. Bio1. Temperatura del agua, Bio2. Saturación de oxígeno, Bio3. pH, Bio5. Nitritos, Bio6. Turbidez, Bio9. Espejo de agua libre, Bio10. Transparencia, Bio 13. Continuidad del cinturón de macrófitas, Bio14. Sombra sobre el espejo de agua. ....	81
Anexo 1-D. Loadings del ACP con las variables ambientales de todos los sitios muestreados.....	82
Anexo 1-E. Análisis de componentes principales (PCA) mostrando los parámetros con mayor variación en los cuerpos de agua donde se colectó a <i>P. mooma</i> . En azul se encuentran los sitios donde fue colectada la especie y en naranja aquellos donde no. Bio1. Temperatura del agua, Bio2. Saturación de oxígeno, Bio3. pH, Bio5. Nitritos, Bio6. Turbidez Bio9. Espejo de agua libre, Bio10. Transparencia, Bio 13. Continuidad del cinturón de macrófitas, Bio14. Sombra sobre el espejo de agua. ....	83
Anexo 1-F. Sitios donde <i>P. lais</i> y <i>P. mooma</i> fueron encontradas en simpatria mostrando las zonas sombreadas y expuestas donde cada una fue capturada en los sitios Cos1, Cos2, Lgav y Lgar.....	84
Anexo 1-G. Componentes principales de todos los cuerpos de agua. Los polígonos azules corresponden a los sitios en los que fue capturada <i>P. lais</i> y los morados a los sitios en los que no.....	85
Anexo 1-H. Componentes principales de todos los cuerpos de agua. Los polígonos rojos corresponden a los sitios en los que fue capturada <i>P. mooma</i> y los grises a los sitios en los que no.....	86
Anexo 1-I. ACP de sitios de presencia de <i>P. lais</i> y <i>P.mooma</i> con variables ambientales .....	87
Anexo 1-J. Loadings del ACP incluyendo sitios de presencia de las dos especies y variables ambientales .....	88
<b>2. Capítulo II.....</b>	<b>89</b>
<b>RELACIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES Y LA MORFOLOGÍA DE LAS ALAS DE <i>P. lais</i> (Perty, 1834) y <i>P. mooma</i> (Kirby, 1889) .....</b>	<b>89</b>
<b>(Odonata: Anisoptera).....</b>	<b>89</b>

Resumen.....	89
Abstract.....	90
Introducción.....	91
<b>2.1 Métodos.....</b>	<b>92</b>
<b>2.2 Resultados.....</b>	<b>96</b>
<b>2.3 Discusión.....</b>	<b>105</b>
<b>2.4 Conclusiones.....</b>	<b>111</b>
<b>Figuras.....</b>	<b>112</b>
<b>Referencias.....</b>	<b>114</b>
<b>Anexos.....</b>	<b>120</b>
Anexo 2-A. Análisis de componentes principales con variables ambientales de los cuerpos de agua donde se colectó a <i>P. lais</i> . Bio1: Temperatura del agua, Bio2: Saturación de oxígeno, Bio3: pH, Bio11: Espejo de agua ocupado por macrófitas, Bio12: Ancho del cinturón de macrófitas, Bio13: Continuidad del cinturón de macrófitas, Bio14: Sombra sobre el espejo de agua y Bio15: Uso del suelo.....	
Anexo 2-B. Cluster con las variables ambientales de los sitios de colecta de <i>P. lais</i> . .....	123 1214
Anexo 2-C. Loadings del ACP de las variables ambientales asociadas a los cuerpos de agua de <i>P. lais</i> .....	125
Anexo 2-D. Análisis de componentes principales utilizando los Partial warps de alas anteriores de <i>P. lais</i> . Los colores de los polígonos corresponden a cada uno de los sitios de colecta así: Cos2(azul), Lgar(verde) Lgav(café), Lavs (rojo), Rcor (morado). .....	1236
Anexo 2-E. Cluster de los partial warps de alas anteriores de <i>P. lais</i> .....	1247
Anexo 2-F. Análisis de componentes principales utilizando los Partial warps de alas posteriores de <i>P. lais</i> . Los colores de los polígonos corresponden a cada uno de los sitios de colecta así: Cos2(azul), Lgar(verde) Lgav(café), Lavs (rojo), Rcor (morado). .....	1258
Anexo 2-G. Resultados de las pruebas Varsedig entre todas las poblaciones de <i>P. lais</i> .....	126
Anexo 2-H. Análisis de componentes principales con las variables ambientales de los sitios de colecta de <i>P. mooma</i> . Bio2: Saturación de oxígeno, Bio3: pH, Bio9: Espejo de agua libre, Bio13: Continuidad del cinturón de macrófitas y Bio15: Uso del suelo. .....	12730
Anexo 2-I. Cluster con las variables ambientales de los sitios de colecta de <i>P. mooma</i> .....	12831

Anexo 2-J. Loadings del ACP de las variables ambientales de los sitios de colecta de <i>P. mooma</i> .....	132
Anexo 2-K. Análisis de componentes principales utilizando los Partial warps de alas anteriores de <i>P. mooma</i> . Los colores de los polígonos corresponden a cada uno de los sitios de colecta así: azul (Toc2), rojo (Cos1), violeta (Vich), verde (Cbm1), morado (Lgju), Negro (Maca), azul claro (Samo), marrón (Chi1) gris (Lgar).....	1303
Anexo 2-L. Análisis de componentes principales utilizando los Partial warps de alas posteriores de <i>P. mooma</i> . Los colores de los polígonos corresponden a cada uno de los sitios de colecta así: azul (Toc2), rojo (Cos1), violeta (Vich), verde (Cbm1), morado (Lgju), Negro (Maca), azul claro (Samo), marrón (Chi1) gris (Lgar).....	1314
Anexo 2-M. Resultados del Varsedig en el que se muestran las comparaciones entre todas las poblaciones evaluadas. ....	1325
Anexo 2-N. Formas consenso de las alas anteriores de <i>P. lais</i> .....	1336
Anexo 2-O. Formas consenso de las alas posteriores de <i>P. lais</i> .....	1347
Anexo 2-P. Formas consenso de las alas anteriores de <i>P. mooma</i> .....	1369
Anexo 2-Q. Formas consenso de las alas posteriores de <i>P. mooma</i> .....	13841

## Lista de figuras

### Capítulo I

Figura 1-1. Mapa sitios de colecta de <i>P.lais</i> .....	32
Figura 1-2. Medidas de temperatura del agua en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> . .....	5757
Figura 1-3. Medidas de saturación de oxígeno en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> . .....	5757
Figura 1-4. Medidas de pH en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> .....	5858
Figura 1-5. Medidas de conductividad en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> . ....	5858
Figura 1-6. Medidas de nitritos en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> . ....	5959
Fig. 1-7. Medidas de turbidez en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> .....	59
Fig. 1-8. Medidas de sólidos disueltos en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> .....	60
Figura 1-9. Medidas de transparencia del agua en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> .....	6060
Figura 1-10. Medidas de espejo de agua libre en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> . .....	61
Figura 1-11. Medidas de espejo de agua ocupado por macrófitas en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> . ....	6161
Figura 1-12. Medidas del ancho del cinturón de macrófitas en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> . ....	6262
Figura 1-13. Medidas de sombra sobre el espejo de agua en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> . ....	6262
Figura 1-14. Medidas de uso del suelo en sitios de presencia/ausencia de <i>P. lais</i> .....	6363
Figura 1-16. Medidas de temperatura del agua en sitios de presencia/ausencia de <i>P.</i> <i>mooma</i> . ....	6363
Figura 1-17. Medidas de saturación de oxígeno en sitios de presencia/ausencia de <i>P.</i> <i>mooma</i> . ....	6464
Figura 1-18. Medidas de pH en sitio de presencia/ausencia de <i>P. mooma</i> .....	64
Figura 1-19. Medidas de conductividad en sitios de presencia/ausencia de <i>P. mooma</i> ....	65
Figura 1-20. Medidas de nitritos en sitios de presencia/ausencia de <i>P. mooma</i> . ....	6565
Figura 1-21. Medidas de turbidez en sitios de presencia/ausencia de <i>P. mooma</i> .....	66
Figura 1-22. Medidas de sólidos disueltos en sitios de presencia/ausencia de <i>P.</i> <i>mooma</i> .....	66
Figura 1-23. Medidas de transparencia del agua en sitios de presencia/ausencia de <i>P.</i> <i>mooma</i> .....	67
Figura 1-24. Medidas de espejo de agua libre en sitios de presencia/ausencia de <i>P.</i> <i>mooma</i> . ....	6767

Figura 1-25. Medidas de espejo de agua ocupado por macrófitas en sitios de presencia/ausencia de <i>P. mooma</i> .....	6868
Figura 1-26. Medidas del ancho del cinturón de macrófitas en sitios de presencia/ausencia de <i>P. mooma</i> .....	6868
Figura 1-27. Medidas de sombra sobre el espejo de agua en sitios de presencia/ausencia de <i>P. mooma</i> .....	6969
Figura 1-28. Medidas de uso del suelo en sitios de presencia/ausencia de <i>P. mooma</i> .....	6969
Figura 1-24. Larva de <i>Perithemis mooma</i> .....	18
Figura 1-25. Cuerpos de agua Cos1, Cos 2 y Cos3 ubicados en el municipio de Restrepo .....	24
Figura 1-26. Espejo de agua disponible en Toc2. A. mayo, B. diciembre.....	27
Figura 1-27. Geografía predominante en la zona de Pipl.....	29
Figura 1-28. Sustrato para oviposición utilizado por hembras de <i>P. mooma</i> . En el círculo se observa uno de los peces que depredan los huevos de esta especie.....	34
Figura 1-29. Hembra de <i>P. mooma</i> ovipositando en una hoja de loto.....	41
Figura 1-30. Cuerpos de agua Cos1, Cos 2 y Cos3 ubicados en el municipio de Restrepo.....	46
Figura 1-31. Espejo de agua disponible en Toc2. A. mayo, B. diciembre.....	49
Figura 1-32. Sustrato para oviposición utilizado por hembras de <i>P. mooma</i> . En el círculo se observa uno de los peces que depredan los huevos de esta especie.....	54
Figura 1-33. Hembra de <i>P. mooma</i> ovipositando en una hoja de loto.....	55

## Capítulo II

Figura 2-1. Ubicación de los landmarks en alas anteriores y posteriores de <i>P. mooma</i> y <i>P. lais</i> .....	96
Figura 2-2. Tamaño del centroide de <i>P. lais</i> . Las poblaciones se encuentran ordenadas de acuerdo a la altitud. A. Alas anteriores. B. Alas posteriores.....	114
Figura 2-3. Tamaño del centroide de <i>P. mooma</i> . Las poblaciones se encuentran ordenadas de acuerdo a la altitud A. Alas anteriores. B. Alas posteriores .....	114
Figura 2-4. Alas de <i>Perithemis mooma</i> . A. Hembra. B. Macho.....	115



## Lista de tablas

### Capítulo I

Tabla 1-1. Sitios de colecta .....	28
Tabla 1-2. Variables medidas en cada sitio de muestreo. ....	29
Tabla 1-3. Valores mínimos y máximos de las variables en sitios de colecta de <i>P. lais</i> y <i>P. mooma</i> . ....	33
Tabla 1-4. Valores P de pruebas T o Kolmogorov-Smirnov de las variables para sitios de presencia/ausencia de las especies. En negrita se resaltan variables con diferencias significativas. ....	34
Tabla 1-5. Resultados de las pruebas de Tukey entre los sitios de colecta de <i>P. lais</i> . ....	35
Tabla 1-6. Coeficientes de las variables seleccionadas por la regresión logística para <i>P. lais</i> . ....	37
Tabla 1-7. Resultados de las pruebas de Tukey entre los sitios de colecta de <i>P. mooma</i> . ....	40
Tabla 1-8. Coeficientes de las variables seleccionadas por la regresión logística para <i>P. mooma</i> . ....	41
Tabla 1-9. Tipo y estado de cuerpo de agua donde fueron colectadas <i>P. lais</i> y <i>P. mooma</i> las especies. ....	53
Tabla 1-10. Clasificación de los parámetros según su variación. ....	53

## Capítulo II

Tabla 2-1. Sitios en los que se realizó el muestreo.....	92
Tabla 2-2. Variables ambientales medidas en cada sitio.....	93
Tabla 2-3. Resultados del test de Tukey entre sitios de colecta de <i>P. lais</i> .....	97
Tabla 2-4. Resultados test de Tukey utilizando el tamaño del centroide de alas anteriores y posteriores de <i>P. lais</i> .....	97
Tabla 2-5. Valores de regresión múltiple entre el tamaño del centroide y las variables ambientales en <i>P.lais</i> .....	99
Tabla 2-6. Resultados del test de Tukey para la forma de las alas de <i>P. lais</i> . Solo se muestran las poblaciones con diferencias significativas. ....	100
Tabla 2-7. Resultados del Varsedig de alas anteriores y posteriores de <i>P. lais</i> los individuos de cada sitio (las comparaciones entre todas las poblaciones se encuentran en el Anexo 2-F) .....	100
Tabla 2-8. Valores de las regresiones lineales utilizando los componentes de forma de las alas en <i>P. lais</i> y <i>P. mooma</i> . Los valores en negrilla indican que la regresión no tuvo valores de normalidad.....	100
Tabla 2-9. Resultados de las regresiones múltiples entre los componentes de la forma de las alas anteriores y posteriores de <i>P. lais</i> y las variables ambientales.....	101
Tabla 2-10. Resultados de las regresiones múltiples entre los componentes de la forma de las alas anteriores y posteriores de <i>P. lais</i> y variables ambientales del muestro inmediatamente anterior .....	101
Tabla 2-11. Resultados del test de Tukey entre sitios de colecta de <i>P. mooma</i> .....	102
Tabla 2-12. Resultados test de Tukey utilizando el tamaño del centroide de alas anteriores de <i>P.mooma</i> .....	103
Tabla 2-13. Resultados test de Tukey utilizando el tamaño del centroide de alas posteriores de <i>P. mooma</i> .....	103
Tabla 2-14. Resultados regresiones múltiples entre tamaño del centroide y variables ambientales en alas anteriores y posteriores en <i>P. mooma</i> .....	104
Tabla 2-15. Resultados de test de Tukey para la forma de las alas entre poblaciones de <i>P. mooma</i> . Sólo se muestran las poblaciones con diferencias significativas.....	105
Tabla 2-16. Resultado del Varsedig de alas anteriores y posteriores de <i>P .mooma</i> comparando los sitios de muestreo .....	105

Tabla 2-13. Resultados de las regresiones múltiples entre los componentes de la forma de las alas anteriores y posteriores de *P. mooma* y las variables ambientales .....106

Tabla 2-14. Resultados de las regresiones múltiples entre los componentes de la forma de las alas anteriores y posteriores de *P. mooma* y las variables ambientales del muestro inmediatamente anterior .....106

## Lista de abreviaturas

### Abreviaturas

<b>Municipio</b>	<b>Sitio</b>	<b>Abreviatura</b>
Puerto López	Laguna Venturosa	Lavs
Puerto López	Caño mosquito	Cmos
Villavicencio	Caño Corpoica	Ccor
Villavicencio	Represa Corpoica	Rcor
Villavicencio	Lago antes Corpoica	Lgac
Villavicencio	Lago Barquitos	Lgbr
Restrepo	Cosmopolitana 1	Cos1
Restrepo	Cosmopolitana 2	Cos2
Restrepo	Cosmopolitana 3	Cos3
Villavicencio	Pipiral	Pipl
Guayabetal	Sitio 1	Gua1
Guayabetal	Sitio 2	Gua2
Guayabetal	Sitio 3	Gua3
Quetame	Sitio 1	Qut1
Quetame	Sitio 2	Qut2
Quetame	Sitio 3	Qut3
Carmen de Apicalá	Lago Arenitas	Lgar
Carmen de Apicalá	Frente arenitas	Lgfa
Carmen de Apicalá	Lago Gavilanes	Lgav
Tocaima	Sitio1	Toc1
Tocaima	Sitio 2	Toc2
Anapoima	Condominio 1	Cbm1
Anapoima	Condominio 2	Cbm2
Anapoima	Vivero La Chica	Vich
El colegio	Laguna la Junca	Lgju
La Mesa	Parque Macadamia	Maca
Cachipay	Salto la Monja	Samo
Cachipay	Laguna Verde	Lgvd
Chinauta	Sitio 1	Chi1
Chinauta	Sitio 2	Chi2

# 1. Capítulo I

## Descripción del hábitat de *Perithemis lais* (Perty, 1834) Y *Perithemis mooma* (Kirby, 1889) (Odonata: Anisoptera)

### Resumen

Se realiza la descripción del hábitat de las especies *Perithemis lais* y *P. mooma* con el fin de establecer la influencia de las variables ambientales sobre la distribución de las dos especies. Se desarrollaron cuatro muestreos en 30 cuerpos de agua ubicados en las vertientes oriental y occidental de la Cordillera Oriental de Colombia. En cada muestreo se incluyeron factores biológicos, físicos y químicos de los sistemas acuáticos, así como el uso del suelo alrededor de los mismos. Se utilizaron análisis de componentes principales como método exploratorio de posibles patrones, pruebas MANOVA y Tukey para establecer diferencias entre los cuerpos de agua en los que habitaban las especies y aquellos en los que no. Finalmente, se recurrió a regresiones logísticas binarias para determinar las variables que condicionan la distribución de las especies a nivel regional y local. Se encontró que la sombra sobre el espejo de agua, temperatura del agua, conductividad, pH, saturación de oxígeno y la vegetación macrófita, son las variables más importantes para las especies abordadas. Además se ofrecen algunos comentarios ecológicos sobre cada una de las especies.

**Palabras clave:** Hábitat, *Perithemis lais*, *Perithemis mooma*, variables ambientales.

### Abstract

A description of the habitats of *Perithemis lais* and *P. mooma* are provided with the purpose of establish the influence of environmental variables on the distribution of both species. Four samplings were developed in 30 water bodies located in the eastern and western slopes of the Cordillera Oriental in Colombia. In each sampling biological, physical, and chemical factors of the water systems were included, as well as, land use around these. Principal components analysis were used as exploratory method of possible patterns, MANOVA and Tukey tests to establish statistical differences between the water bodies in which the species inhabit and those in which they did not. Finally, binary logistic regressions were used to determine the variables that conditions the distribution of the species at regional and local level. It was found that shadow over the open water, water temperature, conductivity, pH, oxygen saturation, macrophytic vegetation and open water are the most important variables for the studied

species. Furthermore, some ecological commentaries on each species were provided.

## Introducción

Los odonatos son un grupo de insectos hemimetábolos (Borror, 1970), dependientes de los cuerpos de agua, en donde desarrollan todo o gran parte de su ciclo de vida y de los que forman una pieza importante, debido a su papel como depredadores y la susceptibilidad de algunas especies al cambio en los sistemas acuáticos que habitan (Corbet, 2004 y Balzan, 2012).

Además, dado que diferentes grupos de organismos de agua dulce sufren de una creciente amenaza a nivel mundial (Butler y Maynadier, 2008), se hace necesario conocer los requerimientos ecológicos de las especies de odonatos de forma precisa, de manera que se pueda establecer claramente cuáles de ellas podrían estar en riesgo de extinción.

Algunas investigaciones han señalado que las características físicas y químicas de los cuerpos de agua tales como, contenido iónico, niveles de oxígeno, temperatura del agua, abundancia de recursos alimenticios, depredadores, y disponibilidad de plantas acuáticas influyen en la supervivencia, crecimiento, desarrollo y fecundidad de los individuos, además de condicionar su riqueza y diversidad (Mabry y Dettman, 2010, Balzan 2012, Fulan *et al* 2008, Bang 2001, Corbet, 2004 y Mcpeek en Córdoba-Aguilar, 2008).

Sin embargo, es una realidad que los estudios ecológicos y taxonómicos para la mayoría de los odonatos tropicales son limitados, prueba de ello es el gran número de especies de las cuales se desconocen sus estadios larvales y ciclos de vida (Garrison *et al.* 2006). Además, se sabe muy poco acerca de los factores que limitan la distribución de las especies en cuerpos de agua determinados (McPeck, en Córdoba-Aguilar, 2008), lo que impide el desarrollo de investigaciones a fondo, acerca de las interacciones, estabilidad y dinámica poblacional de las especies.

Por otra parte, la mayoría de investigaciones relacionadas con estimaciones de factores ecológicos necesarios para los odonatos han sido discutidos cualitativamente, mientras que las aproximaciones estadísticas son raras (Balzan, 2012, Schindler *et al.* 2003 y Fulan, 2008).

En cuanto al género *Perithemis* (Libellulidae), del cual se han descrito 14 especies, y en Colombia se encuentra representado por *P. bella*, *P. domitia*, *P. electra*, *P. lais*, *P. mooma*, *P. tenera* y *P. thais*, se sabe que algunas de ellas tienen distribuciones amplias como *P. mooma* y que los machos de *P. tenera*, *P. mooma* y *P. lais* exhiben comportamiento territorial (Switzer, 1997a, Paulson, 2011 y pers. Obs.).

Los registros de distribución de las siete especies antes mencionadas muestran un límite en lo referente a la altitud en Colombia (máximo de 1600 m.s.n.m.), pero se desconocen los factores que restringen su distribución a lugares más elevados.

Teniendo en cuenta que las especies tienen requerimientos ecológicos particulares (McPeck en Córdoba-Aguilar, 2008), y que es necesario recolectar información de aspectos ecológicos, comportamentales y de historia de vida, especialmente de los odonatos tropicales (Serrano-Meneses *et al* en Córdoba-Aguilar, 2008), se eligió a las especies *P. lais* (Perty, 1834) y *P. mooma* (Kirby, 1889), para realizar una descripción del hábitat de cada una de ellas con el fin de conocer las variables que condicionan su distribución en las vertientes de la Cordillera Oriental colombiana en la latitud de Bogotá D.C.

Se seleccionaron estas especies debido a sus rangos de distribución altitudinal disímiles (amplio en *P. mooma* y restringido en *P. lais*), que podrían ofrecer contrastes interesantes al ser comparados. Además, pueden ser reconocidas fácilmente en campo y son relativamente abundantes. Así mismo, la información que se tiene sobre este género es limitada y se enfoca en el comportamiento reproductivo de *P. tenera* (Switzer, 1997a), Switzer y Walter (1999), Switzer y Eason (2000), Switzer y Schultz (2000) y Switzer (2002a, 2002b). Por estas razones una descripción de los aspectos ecológicos básicos de las especies elegidas será un avance importante para entender los factores que explican su distribución.

Sobre *P. lais* se sabe que esta compuesta por individuos pequeños. Los machos presentan alas color ámbar, mientras que en las hembras son hialinas y en los dos casos poseen manchas oscuras. Su distribución incluye a Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Brasil, Bolivia, Argentina y Paraguay, generalmente se asocia a humedales y zonas boscosas (von Ellenrieder, 2009).

Por su parte *P. mooma* está compuesta por individuos más grandes que *P. lais*. Las alas de los machos son completamente ámbar, mientras que las de las hembras son hialinas con manchas de ese mismo color. Su distribución incluye a Antillas, América Central, Colombia, Venezuela, Brasil, Paraguay y Argentina (Ris, 1930).

En lo referente a los conceptos abordados en esta investigación, es importante aclarar que el hábitat y el nicho son fundamentales en la ecología, sin embargo, frecuentemente son utilizados de manera indistinta, inapropiada y ambigua. Por ello, a continuación se presentarán las definiciones tenidas en cuenta en el desarrollo de esta investigación.

El concepto de hábitat ha sido empleado para explicar los factores y procesos que contribuyen a la historia evolutiva y fitness de las especies, sin embargo, algunas definiciones incluyen cómo las especies se asocian con el paisaje o

descripciones detalladas del ambiente físico utilizado por éstas (Block y Brennan, 1993).

Por ello, la definición adoptada en la presente investigación y de acuerdo con Hall *et al* (1997) y Mitchell (2005), concibe el hábitat como el conjunto de recursos, condiciones y tolerancias ecológicas (temperatura, alimento, refugio, etc) presentes en un área, que producen la ocupación de un organismo, por lo que se considera especie-específico. Esta definición puede ser vista como un subconjunto de factores abióticos, casi exclusivamente, del nicho multidimensional de Hutchinson, ya que no considera relaciones como depredación o competencia de manera explícita, ni la forma en que afectan la dinámica poblacional.

De forma similar, el concepto de nicho ha tenido diferentes interpretaciones. Históricamente se ha dividido en tres componentes, el nicho espacial (el microhábitat exclusivo de una especie) propuesto por Joseph Grinnell en 1924, el nicho funcional (la función de una especie dentro de una comunidad), planteado por Charles Elton en 1927 y el nicho hipervolumétrico (un espacio multidimensional dentro del cual la especie sobrevive de manera indefinida) formulado por Hutchinson en 1957.

De acuerdo a dichos aportes y considerando la propuesta de Chase y Leibold (2003), en esta investigación se denomina nicho a la unión de los recursos que permiten una tasa de crecimiento positiva de una población, incluyendo efectos de depredación, parasitismo, competencia y demás interacciones intra e interespecíficas.

Teniendo en cuenta todos los factores y conceptos hasta aquí explicados, el objetivo de esta investigación fue establecer la influencia de las variables ambientales sobre la distribución de *Perithemis lais* y *P. mooma* en las vertientes de la Cordillera Oriental colombiana, así como generar información necesaria que sirva como línea base para futuras investigaciones.

## 1.1 Métodos

Con el fin de conocer algunas de las variables que componen los hábitats de las especies *Perithemis lais* y *P. mooma*, se seleccionaron 14 localidades dentro de las cuales se evaluaron un total de 30 cuerpos de agua en los que las especies estaban presentes y algunos en los que no, para que sirvieran como comparación.

Dichas localidades estaban ubicadas en las vertientes oriental y occidental de la Cordillera Oriental de Colombia. Los sitios se eligieron teniendo como eje la latitud de Bogotá D.C. en un gradiente altitudinal que va desde los 182 hasta los 1741 m.s.n.m. en la vertiente oriental y desde los 324 hasta los 1790 m.s.n.m. en

la vertiente Occidental (Tabla 1-1). Los sitios seleccionados se encuentran en los municipios de Cundinamarca, Meta y Tolima. Se eligieron cuerpos de agua naturales y artificiales con el fin de caracterizar la variación de los hábitats de las especies.

**Tabla 1-1. Sitios de colecta**

<b>Vertiente Oriental</b>					
<b>Municipio</b>	<b>Sitio</b>	<b>Coordenadas</b>	<b>Altitud (m.s.n.m.)</b>	<b>Cuerpo de agua</b>	
<b>Puerto López</b>	Lavs	04°06'05.1"N 72°57.5'57.6"W	182	Natural	
<b>Puerto López</b>	Cmos	04°05'53.1"N 72°56'38.4"W	180	Artificial	
<b>Villavicencio</b>	Ccor	4° 3'39.25"N 73°28'6.95"W	325	Natural	
<b>Villavicencio</b>	Rcor	04°04'47.3"N 73°27'42.0"W	337	Artificial	
<b>Villavicencio</b>	Lgac	04°03'26.8"N 73°28.5'57.5"W	343	Artificial	
<b>Villavicencio</b>	Lgbr	04°05'51.1"N 73°35.0'51"W	343	Natural	
<b>Restrepo</b>	Cos1	04°13'23.4"N 73°29'31.4"W	380	Artificial	
<b>Restrepo</b>	Cos2	04°13'22.9"N 73°29'32.9"W	383	Artificial	
<b>Restrepo</b>	Cos3	04°13'22.9"N 73°29'32.9"W	383	Natural	
<b>Villavicencio</b>	Pipl	04°09'56.7"N 73°42'17.7"W	812	Artificial	
<b>Guayabetal</b>	Gua1	04°13'44.8"N 73°48'00.3"W	1530	Artificial	
<b>Guayabetal</b>	Gua2	04°14.1'9.4"N 73°47'55.4"W	1609	Artificial	
<b>Guayabetal</b>	Gua3	04°14.1'9.4"N 73°47'55.4"W	1609	Artificial	
<b>Quetame</b>	Qut1	04°18'32.1"N 73°52'07.5"W	1517	Artificial	
<b>Quetame</b>	Qut2	04°20'59.2"N 73°50'58.4"W	1741	Artificial	
<b>Quetame</b>	Qut3	04°20'59.2"N 73°50'58.4"W	1741	Artificial	
<b>Vertiente Occidental</b>					
<b>Carmen de Apicalá</b>	Lgar	04°09'22.7"N 074°42'53.0"W	324	Artificial	
<b>Carmen de Apicalá</b>	Lgfa	04°09'25.4"N 074°43'01.5"W	327	Artificial	
<b>Carmen de Apicalá</b>	Lgav	04°10'02.2"N 074°43'14.6"W	316	Natural	
<b>Tocaima</b>	Toc1	04°27'12.9"N 074°37'56.9"W	366	Artificial	
<b>Tocaima</b>	Toc2	04°27'16.4"N 074°37'30.5"W	380	Artificial	
<b>Anapoima</b>	Cbm1	04°34'11.9"N 074°32'43.0"W	621	Artificial	
<b>Anapoima</b>	Cbm2	04°34'10.6"N 074°32'43.4"W	624	Artificial	
<b>Anapoima</b>	Vich	04°33'38.2"N 074°31'08.9"W	756	Artificial	
<b>El colegio</b>	Lgju	04°36'54.6"N 074°25'05.9"W	763	Artificial	
<b>La Mesa</b>	Maca	04°38'34.5"N 074°27'01.5"W	1258	Artificial	
<b>Cachipay</b>	Samo	04°41'38.0"N 074°26'18.4"W	1147	Natural	
<b>Cachipay</b>	Lgvd	04°43'37.8"N 074°24'54.3"W	1790	Natural	
<b>Chinauta</b>	Chi1	04°18'45.2"N 074°26'26.5"W	1324	Artificial	
<b>Chinauta</b>	Chi2	04°18'45.2"N 074°26'26.5"W	1324	Artificial	

En cada uno de estos puntos se midieron variables físicas, químicas y biológicas (Tabla 1-2) han sido útiles en el estudio de patrones de distribución de odonatos y

otros macroinvertebrados (Moreno y Guillot, 2012, Silva *et al*, 2010, Borisov, 2009, Butler y Maynadier 2008, Nessimian *et al.*, 2008, Solimini *et al.*, 2008 y Arangúren *et al.*, 2002) y que permitieran estimar las generalidades del hábitat de *P. mooma* y *P. lais*.

En el caso de las variables que no fue posible medir *in situ* (nitratos, nitritos y turbidez) se tomaron dos muestras de agua de 400 ml que se analizaron en el laboratorio con un espectrofotómetro marca Hach DR 2800. La descripción de cada cuerpo de agua se encuentra en el anexo 1-A.

Se utilizó una red entomológica para capturar a los individuos adultos presentes en los cuerpos de agua y una red D para la búsqueda de larvas que fueron criadas en laboratorio según Casallas *et al.* (2012).

Se desarrollaron cuatro muestreos teniendo en cuenta las temporadas de picos de lluvias y sequía históricos de cada una de las regiones, en los meses de mayo-junio, agosto-septiembre, octubre-noviembre y diciembre de 2014- enero de 2015.

**Tabla 1-2. Variables medidas en cada sitio de muestreo.**

<b>Variables químicas</b>	- Saturación de oxígeno
	- Conductividad
	- pH
	- Nitratos y Nitritos
	- Turbidez
	- Sólidos disueltos totales
<b>Variables Físicas</b>	- Temperatura del agua
	- Área total del cuerpo de agua
	- Área del espejo de agua/vegetación emergente
	- Velocidad de la corriente
	- Transparencia del agua
<b>Variables Biológicas</b>	- Tipos de macrófitas
	- Presencia/ausencia de peces
	- Ancho y continuidad del cinturón de macrófitas
	- Presencia de algas macroscópicas
<b>Variables externas</b>	- Uso del suelo (30 metros alrededor)
	- Cobertura de plantas sobre el agua

La saturación de oxígeno, conductividad, pH y temperatura del agua fueron medidos con una sonda multiparámetro Hach. Los sólidos disueltos totales se calcularon según Marín *et al* (2002). El área total del cuerpo de agua se midió utilizando un GPS Garmin o mediante Google Earth. El área de espejo de agua y la continuidad del cinturón de macrófitas se estimó visualmente. La velocidad de la corriente se calculó tomando el tiempo que le tomaba a un frasco medio vacío avanzar 5 metros.

La transparencia del agua se midió según recomendaciones de Roldán y Ramírez (2008). La vegetación macrófita fue clasificada en sumergida, flotante y

emergente y se tuvo en cuenta el porcentaje que ocupaba cada biotipo. El ancho del cinturón de macrófitas se midió en cinco puntos alrededor del cuerpo de agua con un metro. Desde estos mismos puntos se clasificó el uso del suelo (en las categorías: vegetación leñosa, pastizal, cultivos, sustrato expuesto otro) en transectos de 30 metros alejándose del cuerpo de agua, para posteriormente construir un índice con valores de 0, cuando el 100% de todos los transectos era suelo expuesto y 5 cuando era vegetación leñosa continua. La cobertura de las plantas sobre el espejo de agua se estimó visualmente proyectando la sombra que ofrecería la vegetación a las 12 del mediodía.

Se hicieron gráficos boxplot de cada variable, con el fin de explorar cuales mostraban comportamientos disímiles entre los sitios en los que las especies fueron capturadas y aquellas en los que no. Así mismo, se utilizaron análisis de componentes principales para conocer las variables que mostraban mayor variación en los cuerpos de agua y determinar cuáles de ellas eran colineales.

Posteriormente, se utilizaron las pruebas t para muestras independientes y Kolmogorov-Smirnov para dos muestras, en busca de diferencias estadísticas dependiendo de la normalidad de los datos.

Con el objetivo de evitar el uso de variables correlacionadas en las pruebas multivariadas se utilizó la función VIF (factor de inflación de varianza) en Rwizard, que permite excluir manualmente dichas variables.

Para determinar si existían diferencias entre los sitios de presencia y ausencia de las especies en torno a las variables medidas se hicieron pruebas Manova y en los casos en los que dichas diferencias existían, se utilizó la prueba de Tukey como post-hoc con corrección de Bonferroni, para establecer cuales de las muestras revelaban diferencias al compararlas por pares.

Finalmente, se utilizó una regresión logística binomial con la función Stepwise que hace construye el modelo por pasos para eliminar las variables que no son significativas, con el fin de conocer las variables más importantes relacionadas con la presencia/ausencia de dos especies.

Todas las variables fueron estandarizadas según Guisande *et al.* (2011). Las pruebas estadísticas se hicieron en R Wizard v 1.1 a excepción de los manovas que se desarrollaron en Past v 2.16.

La muestra correspondiente al sitio Toc1 del mes de octubre fue excluida de los análisis, debido a que los valores extremos mostrados en los parámetros medidos producto de la desecación del cuerpo de agua en el mes de agosto, enmascaraban la organización de los demás cuerpos de agua en los análisis.

## 1.2 Resultados

La caracterización de los sitios muestreados en las dos vertientes de la cordillera oriental permitió establecer algunas de las variables que componen el hábitat de las especies *P. lais* y *P. mooma*, así como proponer cuales parecen restringir su distribución a escala regional y su presencia en cuerpos de agua a escala local.

Debido a que la ecología de las especies es diferente, a continuación se describirá el hábitat de cada una de ellas por separado.

### *El hábitat de Perithemis lais*

Los individuos de *P. lais* fueron observados en cuerpos de agua con corrientes suaves o grandes sistemas lénticos, con cantidad apreciable de vegetación macrófita, especialmente flotante. Los cuerpos de agua donde fue encontrada la especie tienen sustratos principalmente lodosos o arcillosos y con gran cantidad de hojarasca.

Los adultos se posan en la vegetación macrófita contigua al espejo de agua, mientras que las larvas se encuentran asociadas al fondo suave por lo que son difíciles de observar debido a su coloración similar al sustrato y tamaño, que al compararse con larvas F0 de otras especies es reducido.

El intervalo de altitud en el que fue encontrada la especie durante la investigación estuvo entre los 182 y 383 m.s.n.m (incluyendo los dos flancos de la cordillera). Aunque no son raros, los machos de esta especie no se encuentran entre los más numerosos en los cuerpos de agua estudiados. Sus sitios de percha están entre 10 y 30 cm. de altura de la película de agua. Por su parte, las hembras sólo fueron vistas cuando emergían en las horas de la mañana o cuando se acercaban al territorio de un macho en busca de cópula y posterior oviposición.

Esta especie fue encontrada en ocho cuerpos de agua (Anexo 1-B), seis en la vertiente oriental y dos en la occidental (Figura 1-1), todos permanentes.

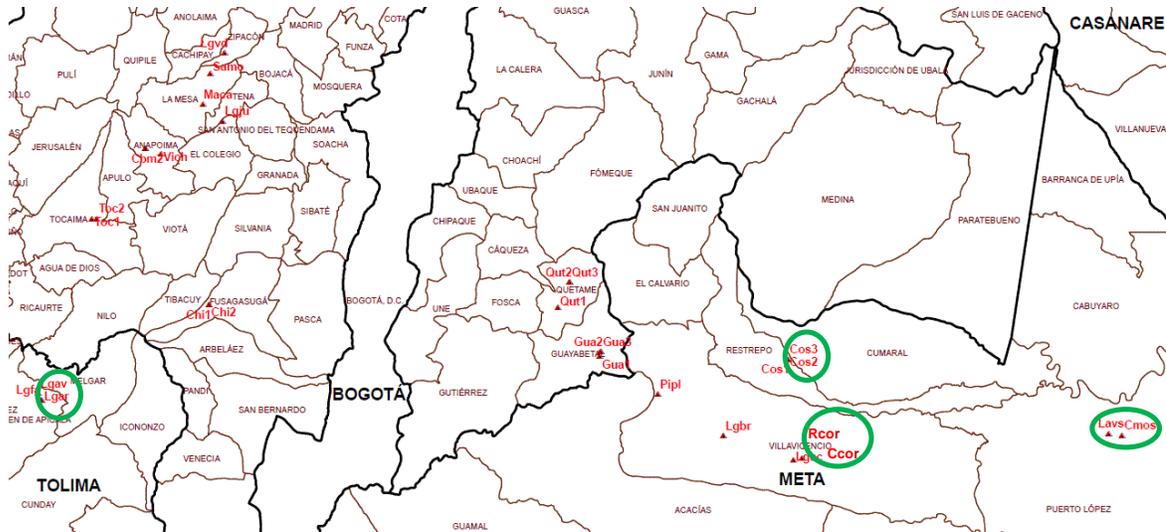


Figura 1-1. Mapa sitios de colecta de *P. lais*.

### Características físico-químicas del hábitat

Con respecto a la temperatura del agua, se observa que en la mayoría de los sitios en los que se encontró a la especie, estuvo alrededor de los 28°C (Figura 1-2), mientras que los sitios en que la especie no fue encontrada presentaron un rango más amplio de temperatura (Gua1 15.9 °C - Toc1 34.3°C).

El porcentaje de saturación de oxígeno en el agua en los sitios en los que se encontró a *P. lais* no sobrepasan el 150%, mientras que aquellos en los que no, llegan a 273% (Figura 1-3). Los cuerpos de agua en los que se encontró a esta especie en la vertiente oriental mostraron valores de pH alrededor de 6, siendo Cos2 y Cos3 los más ácidos (3.98 y 4.07 respectivamente), mientras que en la vertiente occidental los valores para los sitios Lgar y Lgav fueron básicos o cercanos a la neutralidad. En general, los sitios en los que la especie no fue encontrada presentaron valores de pH básicos en las dos vertientes (Figura 1-4).

Por otra parte, los valores de conductividad en los sitios de la vertiente oriental fueron bajos (alrededor de 20  $\mu\text{S}/\text{cm}^2$ ) excepto en el sitio Cmos, el cual mostró valores superiores a los 100  $\mu\text{S}/\text{cm}^2$  en mayo y octubre. Mientras que en los de la vertiente occidental los valores fueron en su mayoría muy superiores a 100  $\mu\text{S}/\text{cm}^2$  en los cuerpos de agua donde no se colectó a la especie y cercanos a ese valor donde si se encontró (Figura1-5).

En cuanto a los nitritos, todos los cuerpos de agua presentaron valores muy bajos (Figura 1-6 y Tabla 1-3) y aquellos en los que no se encontró a la especie fueron menores. Mientras que la mayoría de los sitios mostraron valores cercanos pero inferiores a 1 mg/L de nitratos.

Tabla 1-3. Valores mínimos y máximos de las variables en sitios de colecta de *P. lais* y *P. mooma*.

Variable	<i>P. lais</i>		<i>P. mooma</i>	
	Mínimo	Máximo	Mínimo	Máximo
Temperatura agua (°C)	24.1	31.6	22.8	31.6
Saturación de oxígeno (%)	5.55	149.33	10.75	273.75
pH	3.98	9.35	3.98	10.45
Conductividad $\mu\text{s}/\text{cm}^2$	6.27	160.25	19.855	1152
Nitrato (mg/L)	0.15	1.1	0	1.1
Nitrito (mg/L)	0	0.0085	0	0.0605
Turbidez (FTU)	2	63.5	2	147
Sólidos disueltos	5.12	102.56	15.04	737.28
Área total (m <sup>2</sup> )	694.907	230593	55.6	64941.6
Espejo de agua libre (%)	5	100	5	100
Transparencia del agua (cm)	1	165	1	100
Espejo agua ocupado por macrófitas (%)	10	95	0	95
Ancho cinturón macrófitas (m)	0	29.2	0	6.8
Continuidad cinturón macrófitas (%)	30	100	0	100
Sombra sobre el espejo de agua (%)	15	95	0	50
Uso del suelo	3.2	4.59	1.81	4.46

La mayoría de valores de turbidez fueron más bajos en los sitios con presencia de *P. lais* (Figura 1-7), al igual que los sólidos disueltos que mostraron valores mucho más elevados en los cuerpos de agua donde la especie no fue encontrada (Figura 1-8).

En general las aguas de todos los sitios muestreados fueron claras con la mayoría de las mediciones de distancia de Secchi entre 40 y 60 cm (Figura 1-9). Por su parte, el espejo de agua libre de macrófitas mostró gran variación entre los sitios en los que *P. lais* está presente y aquellos en los que no (Figura 1-10). El sitio Cos2 mostró los valores más bajos para esta variable, por debajo del 10% en todos los muestreos.

Así mismo, la cantidad de macrófitas asociadas al cuerpo de agua (variable correlacionada con la anterior) mostró comportamiento similar entre los sitios habitados y los no habitados por *P. lais* (Figura 1-11). Cabe anotar que la diferencia más relevante en este sentido estriba en el hecho que todos los cuerpos de agua en donde fue encontrada *P. lais* tienen al menos un 10% del espejo de agua ocupado vegetación de este tipo.

En la mayoría de los casos el ancho del cinturón de macrófitas en cuerpos de agua con presencia o ausencia de *P. lais* mostró valores entre los 0-4 m. (Figura 1-12), aunque en sitios como Rcor, esta variable alcanzó valores muy altos (>15 m). Por su parte, la continuidad de vegetación macrófita fue alta (> 80%) en sitios

en los que se colectó a *P. lais*, mientras que los valores en sitios de no colecta fueron más dispersos.

El porcentaje de sombra de la vegetación sobre el espejo de agua más bajo en los sitios en los que se encontró a *P. lais* fue de 15% (Figura 1-13), mientras que la mayoría de los sitios en los que la especie no estaba presente tienen entre 0% y 10%. Además, todos los adultos observados y capturados se encontraban en cuerpos de agua en los que este factor era elevado o en zonas sombreadas dentro de estos.

En cuanto al uso del suelo, se observa que los sitios en los que se presenta *P. lais* nunca alcanzaron valores inferiores a 3.2 (Figura 1-14), es decir que estaban compuestos por una mezcla de pastizal y vegetación leñosa continua, mientras que algunos en los que la especie estaba ausente los valores fueron inferiores a 2, lo que indica un porcentaje alto de suelo expuesto.

En general, los valores de temperatura, oxígeno disuelto, nitratos, nitritos, conductividad, pH, sólidos disueltos y espejo de agua ocupado por macrófitas presentaron valores más altos en la vertiente occidental, mientras que transparencia, área de espejo de agua, ancho del cinturón de macrófitas y sombra sobre el espejo de agua fueron mayores en la vertiente oriental. Por su parte, el uso del suelo y la continuidad del cinturón de macrófitas, no mostraron una tendencia clara a lo largo de los cuatro muestreos.

Once de las variables exploradas con los boxplot, mostraron diferencias significativas entre los sitios de presencia y ausencia de esta especie al evaluarlas con las pruebas T o Kolmogorov-Smirnov (Tabla 1-4).

**Tabla 1-4. Valores P de pruebas T o Kolmogorov-Smirnov de las variables para sitios de presencia/ausencia de las especies. En negrita se resaltan variables con diferencias significativas.**

Variable	<i>P. lais</i>	<i>P. mooma</i>
Temperatura del agua	<b>0.0060</b>	<b>0.0002</b>
Saturación de oxígeno	<b>0.0031</b>	0.0609
pH	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>
Conductividad	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>
Nitritos	0.2380	0.9504
Turbidez	<b>0.0280</b>	<b>0.0003</b>
Sólidos disueltos	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.001</b>
Área total el cuerpo de agua	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.0099</b>
Espejo de agua libre	0.2061	<b>0.0414</b>
Transparencia del agua	0.1086	<b>0.0023</b>
Espejo ocupado por macrófitas	0.0779	<b>0.0101</b>
Ancho de cinturón de macrófitas	<b>0.0050</b>	0.1145
Continuidad del cinturón de macrófitas	<b>&lt;0.001</b>	0.6310
Sombra sobre espejo de agua	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.0132</b>
Uso del suelo	<b>0.0010</b>	<b>0.0533</b>

El análisis de componentes principales en el que se utilizan las variables ambientales de todos los sitios muestreados (Anexo 1-C) muestra que el porcentaje de saturación de oxígeno, pH, espejo de agua libre, continuidad el cinturón de macrófitas, la sombra sobre el espejo de agua, temperatura del agua y transparencia son los parámetros con mayor variabilidad. Además, permiten ver segregación de los sitios en los que se encontró a la especie y aquellos en los que no.

El primer componente explica el 34.5% de la varianza y está influido por la sombra sobre el espejo de agua y la saturación de oxígeno, mientras que el segundo 20.3% la temperatura del agua y la transparencia son las más importantes; el tercer componente explica sólo el 11% de la varianza. Los loadings de cada variable se presentan en el Anexo 1-D

Por su parte, el Manova que comparó los sitios en los que *P. lais* fue colectada y aquellos en los que no, teniendo en cuenta las variables ambientales, mostró que existen diferencias significativas (Wilks' lambda: 0.609, F:23.7, P<0.001- Pillai trace: 0.390, F: 23.7, P<0.001) entre estos. Así mismo, al evaluar sólo los cuerpos de agua en los que la especie fue encontrada también se observaron diferencias (Wilks' lambda: 0.0003, F44.2, P<0.001- Pillai trace: 2.595, F: 21.98, P<0.001). Los sitios Lavs y Cos2 mostraron la mayor cantidad de diferencias con los demás. Todos los resultados de la prueba Tukey se encuentran en la tabla 1-5.

**Tabla 1-5. Resultados de las pruebas de Tukey entre los sitios de colecta de *P. lais*.**

	Lavs	Cmos	Ccor	Rcor	Cos2	Cos3	Lgar	Lgav
Lavs	0	<b>0.0148</b>	<b>0.0229</b>	<b>0.0051</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.0024</b>	<b>0.0275</b>	<b>0.0083</b>
Cmos		0	1	0.8317	<b>0.0064</b>	0.0655	1	0.7605
Ccor			0	0.1459	<b>0.0040</b>	<b>0.0400</b>	0.3916	0.0834
Rcor				0	<b>0.0224</b>	0.4934	0.1148	0.6063
Cos2					0	0.0721	<b>0.0032</b>	<b>0.0082</b>
Cos3						0	<b>0.0177</b>	<b>0.0443</b>
Lgar							0	0.4319
Lgav								0

Por su parte, la regresión logística, clasificó correctamente el 100% de los casos de presencia y ausencia de la especie utilizando la temperatura del agua, sombra sobre el espejo de agua, continuidad del cinturón de macrófitas y conductividad como las variables más relevantes a la hora de explicar la distribución de *P. lais*, con las tres primeras influyendo de manera positiva y la última de manera negativa (Tabla 1-6).

Tabla 1-6. Coeficientes de las variables seleccionadas por la regresión logística para *P. lais*.

Variable	Estimado	Error estándar	Valor P
Sombra sobre el espejo de agua	105.62	0.2782	<0.001
Temperatura del agua	94.98	0.1176	0.0023
Continuidad del cinturón de macrófitas	19.38	0.3345	0.0034
Conductividad	-284.39	0.1229	<0.001

#### *El hábitat de Perithemis mooma*

Los individuos de *P. mooma* fueron encontrados en cuerpos de agua lénticos, con excepción de Cos2, en donde la corriente del agua era superficialmente imperceptible y muy suave a nivel subsuperficial. Las larvas son un poco más grandes que las de *P. lais* y habitan los fondos suaves compuestos por arcilla o lodo y algunas veces por rocas; en todos los casos se encontró una cantidad apreciable de hojarasca. La vegetación macrófita estuvo presente en casi todos los casos (excepto en Cos1, Chi1 y Chi2, donde era muy escasa o inexistente), generalmente flotantes y enraizadas en mayor proporción.

Al igual que *P. lais*, los individuos de *P. mooma* habitan en cuerpos de agua permanentes y se les encuentra posados en los lugares donde finalizan las macrófitas y comienza el espejo de agua. El intervalo de altitud en el que fue encontrada *P. mooma* estuvo entre los 316 y 1324 m.s.n.m.

Aunque Ris (1930) menciona que algunos machos poseen manchas oscuras en las alas, durante el desarrollo de esta investigación no se recolectó ni observó ningún individuo con estas características. Los machos se posan en perchas de 10 a 30 cm. de altura, defendiendo activamente su territorio de otros machos. Esta especie fue encontrada en 13 cuerpos de agua, once en la vertiente occidental y dos en la oriental (Anexo 1-B, Figura 1-15), todos permanentes.

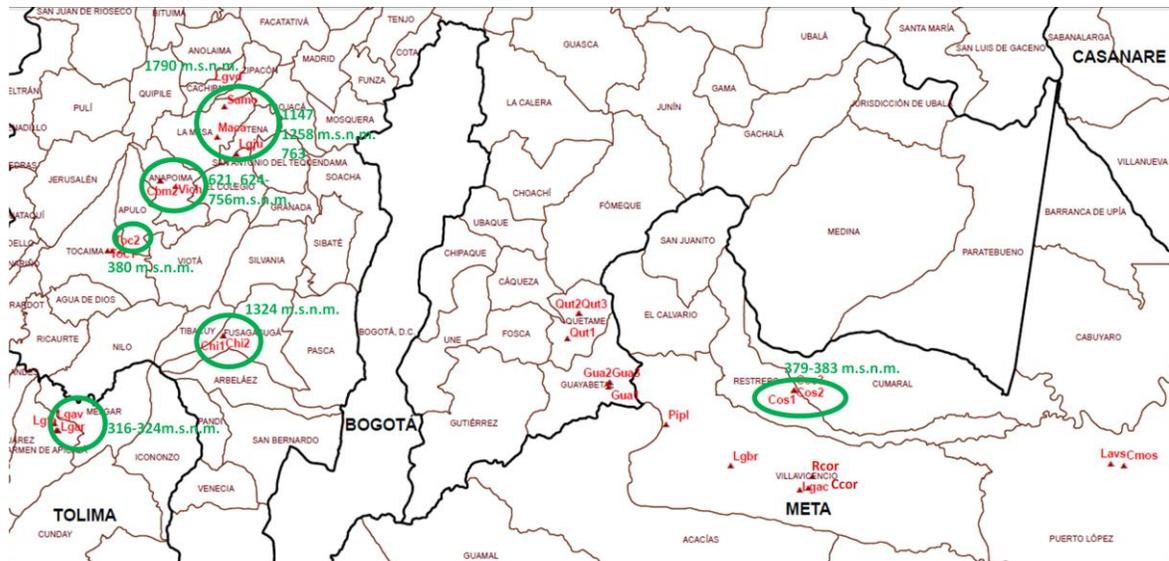


Figura 1-15. Mapa sitios de colecta de *P. mooma*.

### *Características físico-químicas del hábitat*

Al observar los valores de temperatura del agua (Figura 1-16) se puede notar que los sitios en los que la especie fue encontrada tienen un intervalo más reducido (22.8-31.6 °C) que aquellos en los que no se registró (15.9-34.3 °C). En los dos casos, la mayor parte de las mediciones se ubicaron entre los 25°C y 30°C.

Por su parte, el porcentaje de saturación de oxígeno muestra que los sitios en los que fue observada la especie presentan un rango de valores más amplio que aquellos en los que no (Figura 1-17). Además, en estos últimos la mayoría de las mediciones se situaron alrededor del 90%, mientras que en los primeros los valores se repartieron uniformemente entre 10-150%.

El pH, exhibe rangos de valores amplios en sitios en los que se encontró a *P. mooma* y aquellos en los que no (Figura 1-18). Sin embargo, en los sitios en los que la especie fue observada estos valores muestran menos variación.

La conductividad registrada en todos los sitios fue alta, excepto para Cos1 y Cos2 (vertiente oriental) que muestran valores más bajos en agosto y octubre (Figura 1-19). Sin embargo, al considerar el rango de fluctuación de este parámetro (23-1164  $\mu\text{S}/\text{cm}^2$ ), se observa que los sitios en los que la especie fue encontrada, tienen valores más altos que aquellos en los que no, aunque con cierto grado de solapamiento.

Por otra parte, el valor de los nitritos fue muy bajo en todos los cuerpos de agua (Figura 1-20), lo que señala que son oligotróficos. Los valores de nitrato, por otra parte, se encuentran en el límite de la oligotrofia y algunos señalan mesotrofia; además existe solapamiento entre los cuerpos de agua en que la especie está

presente y ausente. Por su parte los valores de turbidez (Figura 1-21) y sólidos disueltos (Figura 1-22), son superiores en los sitios en los que la especie fue colectada.

En cuanto a la transparencia, los sitios de muestreo en la vertiente occidental clasifican como turbios, mientras que los de la vertiente oriental son claros (Roldán, 2008). En general, la mayoría de cuerpos de agua mostraron valores entre 30 y 65 cm. (Figura 1-23), incluidos aquellos en los que se capturó a la especie y en los que no.

El porcentaje de espejo de agua libre muestra menor variación en los sitios con presencia de *P. mooma* que en aquellos en los que está ausente (Figura 1-24). Además, se puede observar que los cuerpos de agua colonizados en su totalidad por macrófitas como Toc1 no son habitados por la especie, siendo Cos2 el cuerpo de agua con valor más bajo para esta variable (5%-10% a lo largo de los muestreos); sin embargo, características particulares de este sitio que propician la presencia de la especie serán abordadas en la discusión.

Al examinar el porcentaje de vegetación macrófita (Figura 1-25), se evidencia que la mayoría de cuerpos de agua en los que la especie se encuentra tienen valores cercanos al 20% y menor variación que aquellos en los que no se encontró. Por su parte, la continuidad del cinturón de macrófitas mostró gran solapamiento en la mayoría de sitios.

El tipo de vegetación macrófita, no parece afectar la presencia de los machos, ya que pueden utilizar incluso ramas de pasto que crecen fuera del espejo de agua, rocas o troncos como sitio de percha. Al igual que el ancho del cinturón de macrófitas que presenta un patrón similar entre los sitios en los que *P. mooma* fue encontrada y los que no (Figura 1-26).

La sombra sobre el espejo de agua mostró que los cuerpos de agua en donde se capturó a *P. mooma* tienen valores bajos, mientras que aquellos en los que no se observó mostraron un porcentaje más elevado (Figura 1-27), aunque en general existió gran solapamiento en las dos situaciones.

Por su parte, el uso del suelo no parece ser restrictivo ya que los sitios en los que se encontró a la *P. mooma* y aquellos en los que no, mostraron valores similares desde 3 hasta 4.5 (Figura 1-28), sin embargo, la variación fue mayor en los primeros. Los valores más bajos fueron los registrados en Chi1 y Cos1, sitios destinados a la cría de peces en los que *P. mooma* es común.

Al igual que para *P. lais*, de las variables exploradas por los boxplot, once presentaron diferencias significativas entre los sitios de presencia y ausencia de *P. mooma* (Tabla 1-4), aunque no son las mismas en todos los casos.

El ACP de variables ambientales (Anexo 1-E), permitió elegir aquellos factores más variables entre los que se encuentran saturación de oxígeno, pH, espejo de agua libre, transparencia del agua, continuidad del cinturón de macrófitas y sombra sobre el espejo de agua.

Al igual que en *P. lais*, los primeros 3 componentes explicaron el 66.6% de la variación. El primer componente reunió en 34.5% de la varianza, influenciado por el porcentaje de saturación de oxígeno en el agua, pH y sombra sobre el espejo de agua. El segundo componente explicó el 20.3% influido principalmente por temperatura del agua y transparencia, mientras que el tercer componente explicó el 11 %. En el Anexo 1-D se muestran los loadings de las variables.

Para *P. mooma*, el Manova con base en las variables, mostró que al compararse en conjunto, los sitios en los que la especie fue encontrada contra aquellos en los que no, existen diferencias significativas (Wilks' lambda:0.804, F:8.982, P<0.001-Pillai trace:0.195, F:8.98,P<0.001). Así mismo, cuando se compararon los sitios donde *P. mooma* estaba presente, se encontró que varios de ellos difieren significativamente (Wilks' lambda:0.0001, F:15.248.345, P<0.001-Pillai trace:3.23, F:5.78,P<0.001). Los resultados del test de Tukey (comparación por pares), se muestran en la tabla 1-7.

Tabla 1-7. Resultados de las pruebas de Tukey entre los sitios de colecta de *P. mooma*.

Sitio	Cos1	Cos2	Lgar	Lgav	Toc2	Cbm1	Cbm2	Vich	Lgju	Maca	Samo	Chi1	Chi2
Cos1	0	<b>0.039</b>	<b>0.008</b>	<b>0.015</b>	<b>0.012</b>	<b>0.016</b>	<b>0.018</b>	<b>0.031</b>	<b>0.007</b>	<b>0.010</b>	0.167	<b>0.055</b>	<b>0.009</b>
Cos2		0	<b>0.018</b>	<b>0.042</b>	<b>0.047</b>	0.066	0.088	0.162	<b>0.015</b>	<b>0.030</b>	0.549	0.252	<b>0.024</b>
Lgar			0	0.120	0.067	0.068	<b>0.046</b>	<b>0.030</b>	0.282	0.127	0.174	<b>0.018</b>	0.170
Lgav				0	0.152	0.390	0.167	0.102	0.064	0.138	0.289	<b>0.044</b>	0.114
Toc2					0	0.325	0.308	0.078	0.064	0.304	0.343	<b>0.038</b>	0.184
Cbm1						0	0.564	0.172	<b>0.049</b>	0.150	0.415	0.061	0.106
Cbm2							0	0.226	<b>0.038</b>	0.113	0.566	0.074	0.076
Vich								0	<b>0.023</b>	<b>0.047</b>	0.574	0.205	<b>0.036</b>
Lgju									0	0.148	0.161	<b>0.014</b>	0.229
Maca										0	0.248	<b>0.026</b>	0.544
Samo											0	0.397	0.212
Chi1												0	<b>0.022</b>
Chi2													0

La regresión logística clasificó correctamente el 82.97% de presencias de la especie utilizando el pH, conductividad, temperatura del agua, espejo de agua libre, saturación de oxígeno y sombra sobre espejo de agua como las más importantes en orden decreciente influyendo de manera positiva en la presencia de la especie, mientras que el ancho y la continuidad del cinturón de macrófitas son las variables más importantes afectándola de manera negativa (Tabla 1-8).

Por otra parte al clasificar las ausencias la regresión alcanzó un 91.04% de aciertos, lo que produjo un 87.71% de clasificación correcta total.

**Tabla 1-8. Coeficientes de las variables seleccionadas por la regresión logística para *P. mooma*.**

Variable	Estimado	Error estándar	Valor P
pH	0.8417	0.2854	0.0031
Temperatura del agua	0.3995	0.0906	<0.001
Espejo de agua libre	0.0141	0.0152	0.035
Sombra sobre el espejo de agua	0.0069	0.0170	0.056
Saturación de oxígeno	0.0038	0.0084	0.5504
Conductividad	0.0027	0.0010	0.0094
Ancho del cinturón de macrófitas	-0.1851	0.1664	0.0266
Continuidad del cinturón de macrófitas	-0.0082	0.0107	0.0443

### 1.3 Discusión

En este apartado se discutirán primero aquellas variables que no mostraron diferencias significativas entre los cuerpos de agua con presencia-ausencia de las especies y que no fueron seleccionadas por las regresiones logísticas, por lo que se considera que no condicionan la distribución de *P. lais* y *P. mooma*. Posteriormente se profundizará en aquellas que se proponen como condicionantes para cada una de las especies.

#### *Variables que no condicionan la distribución de las especies*

Poco se conoce acerca de la ecología del género *Perithemis*. Como se dijo anteriormente, la especie más estudiada es *P. tenera*, por lo que los resultados de la presente investigación se contrastarán principalmente teniendo en cuenta la información sobre dicha especie.

Los valores de turbidez y sólidos disueltos registrados en sitios con presencia y ausencia de cada especie se solaparon. La amplia variación en los valores se debe principalmente a que los suelos del piedemonte son pobres en minerales, mientras que la vertiente occidental de la cordillera oriental son más jóvenes por lo cual poseen una concentración más alta de minerales, lo que se ve reflejado en las aguas de los sitios muestreados.

Los valores obtenidos para nitritos señalan que todos los cuerpos de agua estudiados para *P. lais* y *P. mooma* son oligotróficos. Mientras que los valores de nitratos, se encuentran cerca del límite oligo-mesotrófico para las dos especies (Roldán y Ramírez, 2008).

El solapamiento en los valores de transparencia del agua, es explicado debido a la poca influencia que esta variable puede tener en las larvas de *P. lais* y *P. mooma*, ya que las especies de este género poseen rasgos morfológicos y comportamentales característicos de aquellas que no dependen de su visión para cazar u ocultarse de depredadores. Entre estos se encuentran los ojos pequeños (Figura 1-29), cuerpos provistos de setas y preferencia por sustratos suaves y cubiertos de hojarasca en los que pueden ocultarse fácilmente (Corbet, 2004).



**Figura 1-29. Larva de *Perithemis mooma*.**

Con relación al uso del suelo, se encontró que *P. lais* fue observada regularmente en suelos medianamente preservados, mientras que *P. mooma* estuvo presente en un espectro más amplio de usos del suelo. Resultados similares fueron encontrados por Monteiro *et al.* (2014), para las dos especies, aunque en dicha investigación, *P. mooma* fue encontrada en mayor número en hábitats degradados. Sin embargo, la variación de los valores no permite establecer diferencias claras entre los sitios en los que habitan las especies y en los que no lo hacen.

#### *Variables que condicionan la distribución de las especies*

Teniendo en cuenta que la distribución de las especies no es al azar, sino que es producida por la interacción de éstas con su ambiente biótico y abiótico (Campbell *et al.* 2010) y que se debe tener en cuenta que durante las etapas larvales, los animales están sometidos al estrés de varios factores que repercuten en la supervivencia y establecimiento de una especie en un lugar determinado (Stoks *et al.* en Córdoba-Aguilar, 2008), se propone que las variables explicadas a continuación deben ser consideradas como un conjunto esencial y no como variables independientes, que condicionan la presencia de *P. lais* y *P. mooma*.

## Temperatura

La temperatura del agua fue seleccionada como la segunda en importancia por la regresión logística para *P. lais* y *P. mooma*. Se sabe que esta variable influye en la distribución de las especies debido a su relación directa con el metabolismo, que puede alterar aspectos de la historia de vida de los odonatos como la duración de la fase de huevo y larva, la existencia de diapausas, la tasa de crecimiento y la fenología del vuelo (Pritchard *et al.* 2000, Corbet 2004 y Dingemanse y Kalkman, 2008).

En cuanto al ciclo vital, se han desarrollado estudios como el de Van Doorslaer y Stoks (2005), en el que se encontró que la tasa de crecimiento de las especies *Coenagrion hastulatum* y *C. puella*, varía dependiendo de la temperatura del agua, además de afectar la tasa metabólica y por ende la cantidad de alimento consumido. Por otra parte, un estudio de amplio espectro de tiempo (Dingemanse y Kalkman, 2008) reveló que el aumento en la temperatura provocado por el cambio climático adelantó los periodos de vuelo de los odonatos en zonas templadas.

Los valores máximos y mínimos del agua (Tabla 1-3) no fueron registrados en los sitios habitados por las especies. La temperatura máxima se registró en Toc1 (34.3°), valor cercano al reportado como letal para *Leucorrhinia dubia* (35°C) y mayor al de *Boyeria vinosa* (32.5) y *Ophiogomphus rupinsulensis* (33°C) (Corbet, 2004). Mientras, que el mínimo se presentó en Gua1(15.9°C). Por estas razones se considera que un cuerpo de agua con temperaturas bajas no permitiría un desarrollo adecuado de los huevos y larvas de las dos especies influyendo en la duración de dichas fases y por ende en las tasas de mortalidad.

Por su parte, la temperatura ambiente afecta a los individuos adultos especialmente en la habilidad de volar, ya que, a lo largo de los muestreos, se observó que los machos llegan a las perchas en la mañana, procedentes de la vegetación cercana, cuando la temperatura ambiente se encuentra alrededor de los 28°C, información congruente con lo encontrado por Lutz y Pittman (1970) quienes reportan que el rango térmico de actividad de vuelo para *P. tenera* está entre los 25 a 36°C. Además, se sabe que el arribo de machos y hembras, de *P. tenera* al cuerpo de agua está correlacionado con la temperatura ( $P < 0.0001$ ), ya que en días cálidos los individuos llegan más temprano al cuerpo de agua y se van más tarde (Switzer, 2002).

Las observaciones que respaldan este argumento para *P. mooma* se dieron en lugares como Lgvd (vertiente occidental), Gua1,2 y 3, Qtm1,2 y 3 (vertiente oriental), la mayoría ubicados por encima de los 1600 m.s.n.m. (por encima de la altitud máxima conocida para *P. mooma*) y en donde la especie no está presente.

En el caso de Lgvd, localizado a una distancia de 4.5 km. lineales de Samo (donde sí se encontró a la especie), las temperaturas siempre estuvieron muy por

debajo de 28°C, siendo 21.8°C el valor más alto y 21°C el promedio, por lo que probablemente los individuos de esta especie serían incapaces de levantar vuelo y mucho menos defender un territorio. Además, no se conocen reportes en los que individuos del género *Perithemis* recurran a estrategias como el aleteo que les permita calentar los músculos del tórax antes del vuelo como en algunas especies del género *Aeschna* (Sformo y Doak, 2006). Para los demás sitios antes nombrados, las temperaturas máximas nunca alcanzaron los 25°C. La misma situación se presentó con *P. lais*, aunque la temperatura para ésta estuvo alrededor de los 29°C, lo que explica su distribución restringida a altitudes inferiores.

Estos resultados son respaldados por análisis globales de distribución de odonatos como el desarrollado por Borisov (2009), quien reporta que la temperatura es uno de los factores principales que determinan la distribución de estos organismos así como y Jacobsen y Brodersen (2008) quienes encontraron que este factor estaba muy relacionado con la riqueza de macroinvertebrados a lo largo de un gradiente altitudinal.

Algunas de las explicaciones citadas a este tipo de distribuciones es la existencia de especies termófilas (Ocharan y Torralba 2004), debido a la relación existente entre la altitud y temperatura. Pero otras explicaciones son postuladas por Campbell, *et al* (2010), entre ellas la hipótesis energía-riqueza que relaciona mayor productividad en sitios con elevaciones bajas con la presencia de un número elevado de especies. La segunda explicación ofrecida es el efecto del dominio medio, que expone cómo el solapamiento de la distribución de especies de altitudes extremas propicia picos de riqueza en elevaciones medias.

### *Oxígeno*

Es un factor de gran importancia ecológica para los odonatos, ya que afecta el comportamiento, metabolismo y supervivencia de las larvas (Corbet, 2004) y puede limitar la distribución de las especies (McPeck en Córdoba-Aguilar, 2008). Así mismo se ha reportado que existe gran correlación entre esta variable y la riqueza de odonatos, especialmente en el suborden Zygoptera (Monteiro *et al.* 2014) y que hay un efecto negativo en la supervivencia de los estadios larvales cuando son expuestos a estrés por niveles bajos de oxígeno en los cuerpos de agua.

Sin embargo, esta variable sólo es reportada para *P. mooma* en la regresión logística, probablemente debido a que algunos lugares en los que fue encontrada registran valores superiores al 200% (Tabla 1-3), y el 50% de los valores están por encima del 100% de saturación (Figura 1-17), lo que permite pensar que los cuerpos de agua con baja saturación de oxígeno no son apropiados para la especie.

### *pH*

Esta variable es restrictiva para *P. mooma* pero no para *P. lais*, aunque cabe aclarar que debido a que los valores máximo y mínimo medidos para este factor fluctúan en más de cinco unidades (Tabla 1-3) se les considera euritolerantes ya que, en especies como *Brachytron pratense*, *Cordulia aenea*, *Enallagma cyathigerum*, *Epitheca bimaculata*, *Ischnura elegans*, *Lestes sponsa*, *Libellula quadrimaculata*, *Pyrrhosoma nymphula* y *Orthetrum cancellatum* este parámetro solo varía en una unidad, o aún menos en *Calopteryx virgo* (5.1-5.4), *Somatochlora metallica* (5.1-5.8) y *Cordulegaster boltonii* (5.6-6-1) (Corbet, 2004), al igual que *Williamsonia lintneri*, una especie restringida a ciénagas y pantanos con pH bajo (McPeck en Córdoba-Aguilar, 2008).

Es necesario anotar que la tolerancia a estos rangos de pH no es exclusiva de *P. lais* y *P. mooma*, ya que Corbet (2004) reporta que *Ischnura pumilio* habita cuerpos de agua desde muy ácidos (4.0) a muy alcalinos (8.1).

Aunque se ha reportado una relación positiva entre este parámetro y la riqueza de especies de odonatos (Honkanen *et al.* 2011) se sabe que el pH esta correlacionado con la conductividad, salinidad, acumulación y descomposición lenta de la materia orgánica en los ambientes acuáticos, así como la presencia y ausencia de peces, por lo que la distribución de organismos invertebrados en diferentes cuerpos de agua a menudo no está determinada estrictamente por el pH, sino por uno o más factores bióticos (Corbet 2004).

### *Conductividad*

Esta variable se encuentra ligada con la salinidad de los cuerpos de agua y se sabe que está estrechamente relacionada con la distribución de los organismos acuáticos, en gran medida por las limitaciones que impone a la osmoregulación (Corbet, 2004). Aún así, *Erythrodiplax berenice* (el único odonato conocido habitando aguas saladas) puede ser encontrado en sitios cuyo contenido salino está entre 36% y 48%.

Para especies como *Lestes congener*, *Enallagma boreale*, *Aeschna interrupta* *Lestes disjunctus*, *Enallagma cyathigerum* y *Sympetrum danae* se han registrado tolerancias muy altas para este parámetro en cuerpos de agua con rangos de conductividad entre 4500 y 15524  $\mu\text{S}/\text{cm}^2$  (Corbet, 2004).

Aunque en la presente investigación no se registraron valores de conductividad tan elevados se puede observar un patrón consistente para cada especie respaldado por la regresión logística. Por una parte, a excepción de dos muestras en Cmos, los sitios en los que fue encontrada *P. lais* presentaron valores inferiores a 100  $\mu\text{S}/\text{cm}^2$  en todos los sitios de la vertiente oriental, indicando oligotrofia (Roldán y Ramírez, 2008); mientras que aquellos no habitados por la especie, fueron superiores a 150  $\mu\text{S}/\text{cm}^2$ .

En el caso de *P. mooma* los valores por encima de  $150 \mu\text{S}/\text{cm}^2$  (mesotróficos, Roldán y Ramírez, 2008) fueron comunes en los sitios de colecta de la especie, mientras que en los cuerpos de agua donde no fue encontrada, los valores fueron inferiores a esta medida (Figura 1-19). Estas diferencias pueden relacionarse con la integridad de los ambientes en los que se encontró a cada una de las especies (aspecto que será discutido posteriormente), ya que los valores de conductividad suelen ser menores en sitios no perturbados (Brummett *et al.* en Brooks *et al.* 2011).

Como aspecto sobresaliente se debe anotar que los valores de conductividad en los sitios en los que las especies fueron encontradas en simpatria corresponden a los más bajos registrados para *P. mooma* (Cos2 y Cos3  $<40 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ) y los más altos para *P. lais* (Lgar y Lgav cercanos a  $100 \mu\text{S}/\text{cm}^2$ ).

Debido a estas diferencias de tolerancias, la regresión logística estima que valores altos de conductividad en un cuerpo de agua afectan negativamente la presencia de *P. lais* (Tabla 1-6) y facilitan la de *P. mooma* (Tabla 1-8).

#### *Sombra sobre el espejo de agua*

Al igual que con la temperatura, el modelo logístico indica que la presencia de *P. lais* se ve favorecida cuando la sombra sobre el espejo de agua alcanza valores altos. Este resultado concuerda con lo observado durante el trabajo de campo ya que, los adultos de esta especie siempre fueron capturados en perchas sombreadas y nunca se observó a un individuo en una zona expuesta al sol directo permanentemente.

Este comportamiento no es extraño ya que según Hofmann y Mason (2005), Schindler *et al.* (2003), Corbet (2004), Samways y Steytler (1996) y Clark y Samways (1996), la exposición al sol es una de las variables más importantes en determinar la presencia de odonatos en un cuerpo de agua, además de influenciar los ensamblajes.

En el caso de *P. lais*, tres situaciones apoyan esta propuesta; primero, de cuatro sitios ubicados en Villavicencio, a 12 kilómetros de distancia entre sí (Rcor, Ccor, Lgac y Lgbr), esta especie fue encontrada en Rcor y Ccor que cuentan con alto porcentaje de sombra, mientras que en Lgac y Lgbr, sitios con valores cercanos a cero, la especie no fue observada. Dicho comportamiento ha sido reportado para *Cordulegaster boltoni*, *Orthretrum coerulescens* y *Orthretrum nitidinerve*, especies colectadas exclusivamente en lugares con altos porcentajes de sombra (Fulan *et al.*, 2008).

Segundo, tal vez la situación más evidente, se dio en el municipio de Restrepo, en donde se muestrearon tres cuerpos de agua interconectados y a pocos metros uno del otro. Allí, *P. lais* y *P. mooma* hacen presencia de la siguiente manera: *P. mooma* en Cos1 y Cos 2, *P. lais* en Cos 2 y Cos3 (ver Anexo 1-A para una

caracterización general de cada sitio). Es importante resaltar que Cos1 está completamente expuesto a la luz solar ya que no tiene vegetación de gran porte en sus alrededores, mientras que Cos2 y Cos3, a pocos metros (Figura 1-30), cuentan con alto porcentaje de sombra durante todo el día.



**Figura 1-30. Cuerpos de agua Cos1, Cos 2 y Cos3 ubicados en el municipio de Restrepo**

Tercero, un caso parecido al anterior, esta vez en la vertiente occidental, en el municipio de Cármen de Apicalá, en el que se muestrearon tres sitios (Lgar, Lgfa y Lgav). Al igual que en el caso anterior, en Lgar y Lgav existen zonas sombreadas en las cuales se capturó a *P. lais*, y otras expuestas al sol en las que la especie no fue observada. Por su parte, Lgfa, ubicado muy cerca de los otros sitios, tiene un porcentaje de sombra de cero y nunca se observó ningún individuo de la especie.

Los sitios Cos1 y Lgfa no mostraron diferencias significativas con los cuerpos de agua cercanos (Wilks'lambda  $<0.001$   $F=56.99$ ,  $P<0.001$ , Tukey 0.089 y wilks'lambda  $<0.001$ ,  $F=26.11$ ,  $P <0.001$  Tukey=0.52 respectivamente), lo que se debe a la similitud en aspectos fisicoquímicos ocasionados por el hecho de ser alimentados por las mismas aguas y tener usos de suelo bastante parecidos.

La influencia de esta variable en los odonatos es explicada por Sformo y Doak (2006), quienes proponen que algunas especies son incapaces de regular su temperatura interna por lo que habitan en lugares con bajas temperaturas, sin embargo, dado que los cuerpos de agua en los que *P. lais* fue capturada, tienen

temperaturas altas, los individuos de esta especie necesitan los lugares sombreados para poder regular su temperatura.

Es interesante resaltar que los sitios en los que se encontró a *P. mooma* presentan valores opuestos a los de *P. lais*, y que los individuos de la primera siempre fueron vistos en zonas expuestas a la radiación solar y en sistemas acuáticos en donde la sombra sobre el espejo de agua no superaba el 50%, al igual que lo hacen las especies del género *Trithemis* que muestran menores abundancias en sitios con altos valores de sombra (Fulan *et al*, 2008). Además, los casos en los que se encontró *P. lais* y *P. mooma* en el mismo cuerpo de agua (Lgar, Lgav, Cos2), *P. mooma* fue capturada en la zona expuesta a la radiación solar, mientras que *P. lais* solo fue vista en la sombreada (Anexo 1-F).

Por lo anterior, y teniendo en cuenta lo propuesto por Sformo y Doak (2006), se cree que además de utilizar la temperatura ambiente, *P. lais* es capaz de mantener temperatura de vuelo óptima con ayuda del metabolismo, pero que está imposibilitada para reducir su temperatura corporal eficientemente por lo que no se expone directamente a la radiación solar, mientras que *P. mooma* es evidencia de la situación opuesta por lo que dependería de la radiación directa para iniciar el vuelo, pero puede controlar la tasa de ganancia/pérdida de calor de ser necesario. Sin embargo, estas asunciones deberán ser puestas a prueba en investigaciones posteriores utilizando los métodos propuestos por Sformo y Doak (2006).

#### *Espejo de agua libre y vegetación macrófita*

Sobre estas variables es importante resaltar que *P. lais* no estaba presente en los cuerpos de agua en los que no existía vegetación macrófita, probablemente debido al hecho que los machos de esta especie las utilizan como sitios de percha al igual que *P. tenera* (Switzer, 2006), por lo que un espejo completamente libre o con un porcentaje bajo de estas plantas no sería apto. En el caso de las larvas, este tipo de vegetación les permite ocultarse de depredadores y capturar su alimento (Corbet, 2004).

Por su parte, el ancho del cinturón de macrófitas, no parece condicionar la presencia de los individuos de *P. lais*, ya que los machos de la especie fueron observados regularmente en sitios en los que espejo de agua era muy reducido (Cos2-Cos3) y otros en los que no (Lavs-Lgar-Lgav) defendiendo territorios.

En el caso de *P. mooma*, la cantidad de espejo de agua libre es una variable importante y afecta de manera positiva su presencia en un cuerpo de agua según el modelo de regresión logística. Esta afirmación se fundamenta en los resultados obtenidos por Samways y Stelter (1996) quienes postulan esta variable como una de las más importantes para los odonatos, así como las observaciones producto de la presente investigación.

Relacionadas con esta variable de manera inversa, se encuentran el ancho y la continuidad del cinturón de macrófitas, razón por la cual la regresión logística les otorga un valor negativo (Tabla 1-8), ya que el aumento de estas variables significa disminución en el número de machos en un cuerpo de agua como se explicará a continuación.

En el sitio Toc1 donde el espejo de agua libre fue del 0%, no se observó ningún individuo de *P. mooma* durante los cuatro muestreos, mientras que en Toc2 ubicado a una distancia lineal de 1 kilómetro aproximadamente y que es alimentado por el mismo afluente los machos siempre estuvieron presentes.

Teniendo en cuenta el comportamiento territorial de los machos, que consiste en posarse en la interface macrófitas-espejo de agua (Switzer, 2006 y 2010), se deduce que debido a que en Toc1 las plantas habían colonizado el 100% del espejo de agua, los machos no reconocían dicho lugar como adecuado para la oviposición y por lo tanto no era utilizado como territorio. Situación similar a lo ocurrido en Cos1 y Cos2 donde, el número de machos de *P. mooma* era muy inferior en el segundo cuerpo de agua, en el cual sólo el 5% de la superficie estaba libre de vegetación.

La segunda situación también se evidenció en el sitio Toc2, el cual mostró una progresión notable en el porcentaje de macrófitas que colonizaban el espejo de agua. En el primer muestreo realizado en mayo (Figura 1-31 A), el número de machos observados y capturados fue mayor que en octubre y especialmente en diciembre (Figura 1-31 B), sin embargo, al revisar un estanque interconectado y contiguo a Toc2 en el que el porcentaje de espejo de agua era superior (>60), se observó un número mayor de machos custodiando territorios de manera activa.

Esta situación es lógica, ya que debido a que el espejo de agua se redujo, el espacio para territorios también lo hizo y teniendo en cuenta que el tamaño mínimo de territorio estimado para los machos de *P. tenera* es de tres metros (Jacobs, 1955), se cree que el de *P. mooma* debe ser similar, por lo que un espacio reducido se traduce en menos territorios disponibles y menos machos custodiándolos.



Figura 1-31. Espejo de agua disponible en Toc2. A. mayo, B. diciembre.

### *Comentarios finales*

Teniendo en cuenta las variables propuestas como condicionantes de la distribución de las especies, ahora se busca explicar por qué cada una de ellas está presente solo en un rango altitudinal determinado. Además, se presentan algunas observaciones que no fueron cuantificadas con la misma precisión que las anteriores variables pero que parecen brindar información adicional sobre el hábitat de las especies. En el caso de *P. lais*, la distribución es bastante restringida, mientras que la de *P. mooma* es más amplia en la vertiente occidental pero restringida en la oriental.

Un patrón similar fue encontrado por Ocharan y Torralba (2004) quienes reportan mayor cantidad de odonatos en altitudes inferiores a 150 m.s.n.m. (35 especies) que en elevaciones superiores a 1500 m.s.n.m. (16 especies). Mientras que

Campbell *et al.* (2010) obtuvieron patrones disímiles en diversidad de especies en un gradiente similar, ya que en el costado de barlovento, la riqueza tiene el comportamiento antes nombrado, mientras que en sotavento tiene un pico máximo en altitudes medias (600-800 m.s.n.m.).

Estos patrones de distribución pueden ser explicados si se tiene en cuenta que la distribución de las especies en el ambiente está determinada por la distribución de hábitats adecuados para mantener poblaciones estables (Pulliam en Córdoba-Aguilar, 2008) y que aunque la elección de los adultos ofrece ciertas restricciones a la dispersión de las poblaciones en los odonatos, la distribución está determinada por procesos que actúan principalmente sobre la fase larval entre los que se encuentran los requerimientos físicos, estructurales del hábitat y las interacciones con otras especies (McPeck en Córdoba-Aguilar, 2008).

Cabe aclarar que en las colecciones revisadas, los registros de *P. mooma* y *P. lais* incluyen lugares de elevaciones menores a los registrados en la presente investigación, 16 m.s.n.m. para la primera y 8 m.s.n.m. para la segunda. Mientras que para *P. lais* la máxima altitud en la que fue encontrada durante esta investigación (382 m.s.n.m.) fue menor a la registrada en las colecciones (594 m.s.n.m.).

#### *Naturaleza de los cuerpos de agua*

Por otra parte, a diferencia de lo reportado por Costa y Régis (2005) quienes obtienen larvas de *P. lais* en un sistema acuático temporal, durante esta investigación no se observó ningún individuo de las especies estudiadas en este tipo de sistemas, posiblemente debido al tiempo que le lleva a las larvas alcanzar la fase adulta, ya que en seguimiento en laboratorio con temperatura fluctuante entre 15 y 19°C, el ciclo de vida completo toma más de 11 meses (pers. Obs.), por lo que sólo un sistema acuático permanente puede ofrecer las condiciones adecuadas durante el tiempo necesario para garantizar el desarrollo de los individuos. Por este motivo, es preciso tener en cuenta que el hidropериodo es uno de los factores ecológicos principales que limitan la distribución de especies a lo largo de estanques y lagos (McPeck, en Córdoba-Aguilar, 2008), además de la existencia de cuerpos de agua adecuados para el desarrollo de las fases pre-imaginales (Borisov, 2009).

Así mismo, se debe considerar que las dos especies ovipositan epifíticamente (pers. Obs.) por lo que los huevos no tendrían ninguna protección en caso de desecación de los cuerpos de agua.

Relacionado con este aspecto, se resalta que durante la presente investigación *P. lais* fue encontrada en cuerpos de agua lóticos de corriente suave y lénticos de gran tamaño (Tabla 1-9), lo que al parecer es común para las especies del género ya que *P. domitia* y *P. tenera* también pueden ser encontradas en los dos tipos de sistemas (Eason y Switzer, 2006 y Novelo-Gutierrez, 2002).

Por su parte, *P. mooma* fue observada siempre en cuerpos de agua lénticos, aunque se capturaron algunos individuos en Cos2, sitio con corriente suave. Sin embargo, dado que no se observó ninguna cópula y que el número de machos era mucho menor que en Cos1, que como se dijo antes, estaba muy cerca, se cree que los machos de *P. mooma* observados en Cos2 se encontraban allí presuntamente por no tener la habilidad de defender un territorio adecuado en Cos1 o para evitar encuentros frecuentes con otros machos. Un comportamiento similar ha sido observado en *P. tenera* en la que los individuos ajustan su posición en un cuerpo de agua en respuesta a interacciones positivas y negativas (Switzer, 2006).

Es preciso aclarar que aunque generalmente puede agruparse a los odonatos entre aquellos que se desarrollan en sistemas lénticos o sistemas lóticos (Schindler *et al*, 2003) como *Tigriagrion aurantinigrum* la cual ve condicionada su distribución a la existencia de estos últimos (De Marco y Vital, 2008), algunas especies como *Crocothemis erythraea* y *Trithemis kirbyi* pueden habitar los dos tipos de sistemas (Johansson y Suhling, 2004), por lo que no es extraño lo observado en *P. lais* y *P. mooma*.

Las larvas de las dos especies mostraron ser menos abundantes que los adultos, situación que también se presenta con *P. tenera* (Benke, 1975), en la que los adultos son muy comunes mientras que las larvas no se consideran dominantes en sus ambientes, lo que quizá se relacione con estacionalidad en el desarrollo o con la ocupación preferencial de ciertas zonas de los cuerpo de agua.

#### *Estado trófico del cuerpo de agua*

Debido a que se observó una tendencia en la presencia de las especies a colonizar cuerpos de agua de estado trófico particular, se plantea que este es un factor que puede condicionar su distribución. El estado trófico se estimó teniendo en cuenta los valores de conductividad, nitritos, nitratos y transparencia del agua.

Considerando esto, cinco de los sitios de captura de *P. lais* fueron oligotróficos y los tres restantes mesotróficos, mientras que *P. mooma* se encontró en sistemas de los tres tipos, pero principalmente mesotróficos (Tabla 1-9). Resultados similares fueron reportados por Monteiro-Júnior *et al.* (2014) en Manaus (Brasil), quienes encontraron mayor número de individuos de *P. mooma* en sitios mediana y altamente degradados (22 y 49 ind. respectivamente), mientras que sólo hallaron dos de *P. lais* en sitios medianamente degradados.

**Tabla 1-9. Tipo y estado de cuerpo de agua donde fueron colectadas *P. lais* y *P. mooma* las especies.**

Especie	Estado trófico			Tipo de cuerpo de agua	
	Oligotrófico	Mesotrófico	Eutrófico	Lótico	Léntico
<i>P. lais</i>	5	3		4	4
<i>P. mooma</i>	1	8	4	1	12

Otras investigaciones han descrito comportamiento similar en *Cordulegaster boltonii* y *Coenagrion mercuriale* que son encontradas regularmente en cuerpos de agua pobres en nutrientes y *Calopteryx splendens* que tolera un gradiente más amplio de concentración de nutrientes (Oertli, en Córdoba-Aguilar, 2008). Por esta razón, en ocasiones se ha utilizado a los odonatos como bioindicadores del estado de intervención de los cuerpos de agua.

Los análisis de componentes principales permitieron evidenciar que existe muy poco solapamiento entre sitios en los que se colectó a *P. lais* y en los que no (Anexo 1-G), mientras que para *P. mooma*, dichas diferencias no son tan claras (Anexo 1-H) Pese a lo anterior, se evidenció que las variables abordadas permiten una separación clara entre sitios a lo largo de los cuatro muestreos. Dichas agrupaciones son más claras para los sitios de colecta de *P. lais*, ya que cuatro cuerpos de agua de *P. mooma*, muestran un solapamiento leve debido a su cercanía geográfica que los hace tener características similares.

En el caso de los cuerpos de agua donde se colectó a *P. mooma*, los que mostraron más diferencias (Cos1, Chi1 y Chi2), pertenecen a las dos vertientes y están dedicados a la cría de peces, por lo que sus características son muy similares y probablemente por esta misma razón no muestran diferencias entre ellos.

Por otra parte, al examinar los parámetros seleccionados por el modelo logístico, es claro que pueden ser clasificados en dos categorías (Tabla 1-10), aquellos que varían localmente (entre cuerpos de agua) y los que lo hacen regionalmente.

**Tabla 1-10. Clasificación de los parámetros según su variación.**

Especie	Variables locales	Variables regionales
<i>P. lais</i>	Sombra sobre espejo de agua, continuidad del cinturón de macrófitas.	Temperatura del agua y conductividad.
<i>P. mooma</i>	pH, espejo de agua libre, saturación de oxígeno, ancho y continuidad del cinturón de macrófitas.	Conductividad y temperatura del agua

*Separación del hábitat entre las especies*

Al realizar un ACP incluyendo sólo los sitios de presencia de las dos especies y las variables ambientales, se aprecia cierta segregación entre los cuerpos de agua habitados por *P. lais* y los que ocupa *P. mooma* (Anexo I), lo que sugiere una separación en las tolerancias a las variables del hábitat para estas dos especies. En este caso se observa que la sombra sobre el espejo de agua y la conductividad permiten ordenar los sitios de colecta de *P. lais* y *P. mooma* en grupos diferenciables.

Además, al observar los sitios en los que las dos especies son simpátricas (Lgar, Lgav) se puede evidenciar que éstos están ubicados en medio del espacio creado por las variables ambientales, lo que permite pensar que la ocupación de los cuerpos de agua responde a un gradiente de tolerancia de las dos especies a las variables ambientales.

Así mismo se refuerza la idea que Cos2 no es un cuerpo de agua regular para *P. mooma* ya que se encuentra más cerca de aquellos propios de *P. lais*, por lo que los argumentos que explicaban su presencia en este sitio, cobran más importancia.

La varianza explicada por el primer componente fue del 47.82% donde la saturación de oxígeno, pH y sombra sobre el espejo de agua fueron las variables influyentes. El segundo eje explicó 18.26% influido por conductividad principalmente, mientras que el tercero explicó 11.05% con la transparencia del agua como variable más importante. Los loadings se presentan en el Anexo 1-J.

## 1.4 Potencial bioindicador de las especies

A pesar del hecho que los odonatos son menos sensibles a la contaminación orgánica que los efemerópteros, plecópteros y tricópteros (Oertli, en Córdoba-Aguilar, 2008), en este caso se evidenció que, *P. lais* tiene menor tolerancia en lo referente al estado trófico de los cuerpos de agua (Tabla 1-9), por lo que su presencia puede utilizarse para caracterizar un cuerpo de agua como oligotrófico, mientras que *P. mooma* es útil para predecir mesotrofia. En cuanto a la temperatura, la presencia activa de las dos especies podría servir como indicativo de valores alrededor de los 28°C.

## 1.5 Comentarios ecológicos

A continuación se comentarán brevemente algunos aspectos reproductivos y del desarrollo, fruto de las observaciones sobre las dos especies durante los muestreos.

A lo largo de los muestreos se observó que las dos especies tienen un periodo de actividad diario de siete horas aproximadamente, que inicia a las 0900 y termina a las 1600 horas, rango menor al reportado por Lutz y Pittman (1970) para *P.*

*tenera* (10 horas) en verano, el cual es uno de los más largos en dicho estudio, pero que puede estar relacionado con la diferencia en número de horas de luz y temperatura, asociados a la estacionalidad de la latitud en la que se desarrolló dicha investigación.

El periodo de actividad está fuertemente ligado a la temperatura ambiental, que como se explicó anteriormente debe estar alrededor de 28°C, para que los individuos se acerquen al espejo de agua. En las oportunidades en que el cielo estaba nublado no se observaron individuos activos y aquellos que se encontraban cerca del espejo de agua volaban a la copa de árboles al ser perturbados. En las dos especies, los sitios de percha de los machos adultos son muy similares a los de *P. tenera* (Switzer, 1997).

En lo referente al comportamiento sexual, se pudo observar que los despliegues se hacen con temperaturas cercanas a los 30°C. En sitios como Lgav, se observaron cópulas y oviposición en 29.4 °C. Las cópulas observadas en *P. mooma* y *P. lais* tuvieron duraciones inferiores a un minuto y se daban luego que la hembra se acerba al territorio de un macho y este la recibía en vuelo sostenido por unos pocos segundos, después de lo cual la tomaba en tándem y volaban hacia un árbol cercano.

La oviposición de *P. mooma* se realiza en troncos que sobresalen del agua, sobre los que las hembras dejan caer los huevos para que se adhieran, mientras tanto, generalmente se pueden observar peces alimentándose de dichos huevos (Figura 1-32). Las hembras también pueden utilizar otros sustratos para ovipositar como rocas o lotos (Figura 1-33). Estas observaciones coinciden con lo reportado para *P. tenera* (Jacobs, 1955, Switzer, 1995 y Eason y Switzer, 2006), especie que utiliza cualquier objeto que se encuentre por encima de la superficie del agua, como ramas flotantes, partes macrófitas y masa de algas, para esta actividad.



**Figura 1-32. Sustrato para oviposición utilizado por hembras de *P. mooma*. En el círculo se observa uno de los peces que depredan los huevos de esta especie.**

Por su parte, las hembras de *P. lais* ovipositan sobre tapetes de macrófitas flotantes. Frecuentemente una hembra utiliza un área de 1m<sup>2</sup> para esta actividad y realiza esta actividad entre las 1000 y las 1100 horas cuando la radiación es intensa. Esta actividad puede ser realizada por las hembras en solitario o mientras están aún en tándem con el macho.



Figura 1-33. Hembra de *P. mooma* ovipositando en una hoja de loto.

Dado que se sabe muy poco acerca de la fase de huevo en la mayoría de las especies (McPeck en Córdoba-Aguilar, 2008) algunas hembras capturadas durante la oviposición fueron puestas en recipientes de plástico para obtener sus huevos, los cuales fueron llevados al laboratorio. A partir de estos se pudo establecer el tiempo que lleva la eclosión de los individuos, cuando se encuentran en temperaturas alrededor de los 18°C. En el caso de *P. mooma* fue de 23.14 días (N= 7 oviposiciones) y para *P. lais* fue de 29.6 días (N=3 oviposiciones)

## 1.6 Riqueza del género *Perithemis* en las dos vertientes de la cordillera

A lo largo de la fase de campo se observaron cuatro especies de este género, en la vertiente oriental *P. electra*, *P. lais*, *P. mooma* y *P. thais*, mientras que en la vertiente Occidental se encontró a *P. lais* y *P. mooma* únicamente.

Con respecto a la simpatría de las especies, es necesario decir que es natural encontrar más de una especie del género en un mismo cuerpo de agua o regiones pequeñas (Garrison *et al*, 2006), aspecto observado en la presente investigación, ya que además de *P. mooma*, *P. lais* fue encontrada en compañía de *P. electra* y *P. thais* en la vertiente oriental.

## 1.7 Conclusiones

- Las larvas y adultos de *P. lais* y *P. mooma* se ven sometidos a presiones por variables ambientales que afectan de manera diferencial a cada una de estas fases lo que repercute en su presencia en un cuerpo de agua y distribución a nivel regional.
- La variabilidad interna registrada en los cuerpos de agua donde habitan *P. mooma* y *P. lais*, con respecto a los factores fisicoquímicos medidos en esta investigación, muestra que aunque las variables fluctúan, no lo hacen de manera significativa a nivel temporal o espacial.
- Aunque *P.lais* y *P. mooma* pueden ser útiles predictivas de oligo y mesotrofia respectivamente, la variabilidad registrada para algunos de los factores físico-químicos en los cuerpos de agua donde éstas estaban presentes, hace que el potencial bioindicador de las especies sea difuso.
- Considerando que los cuerpos de agua en los que las especies fueron encontradas y aquellos en los que no, presentan diferencias significativas, es posible afirmar que el conjunto de variables utilizadas en la caracterización de hábitats de *P. mooma* y *P. lais* en la presente investigación fueron apropiadas.

## Figuras

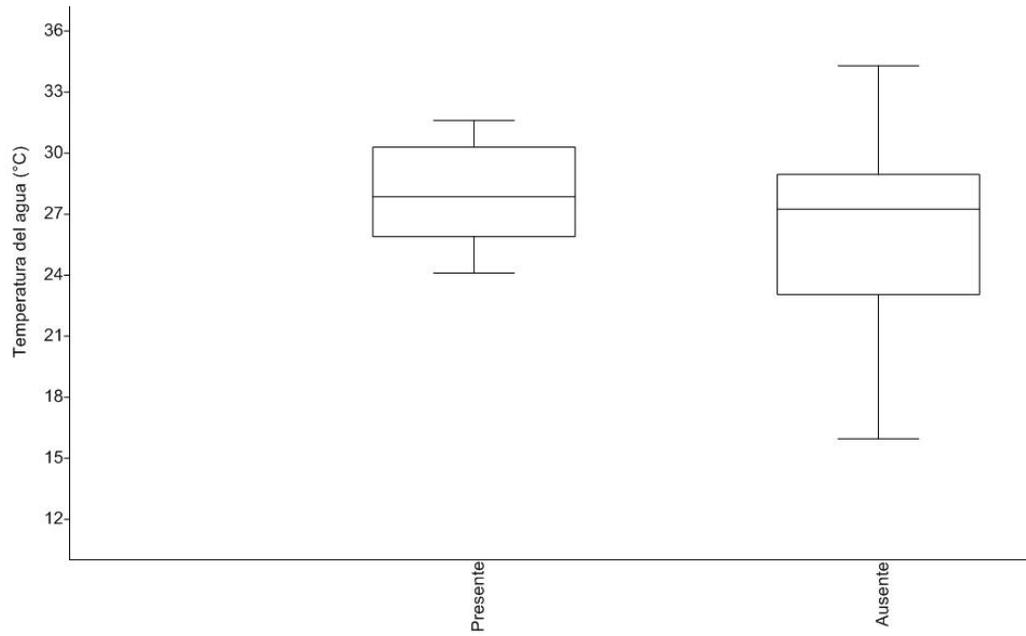


Figura 1-2. Medidas de temperatura del agua en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.

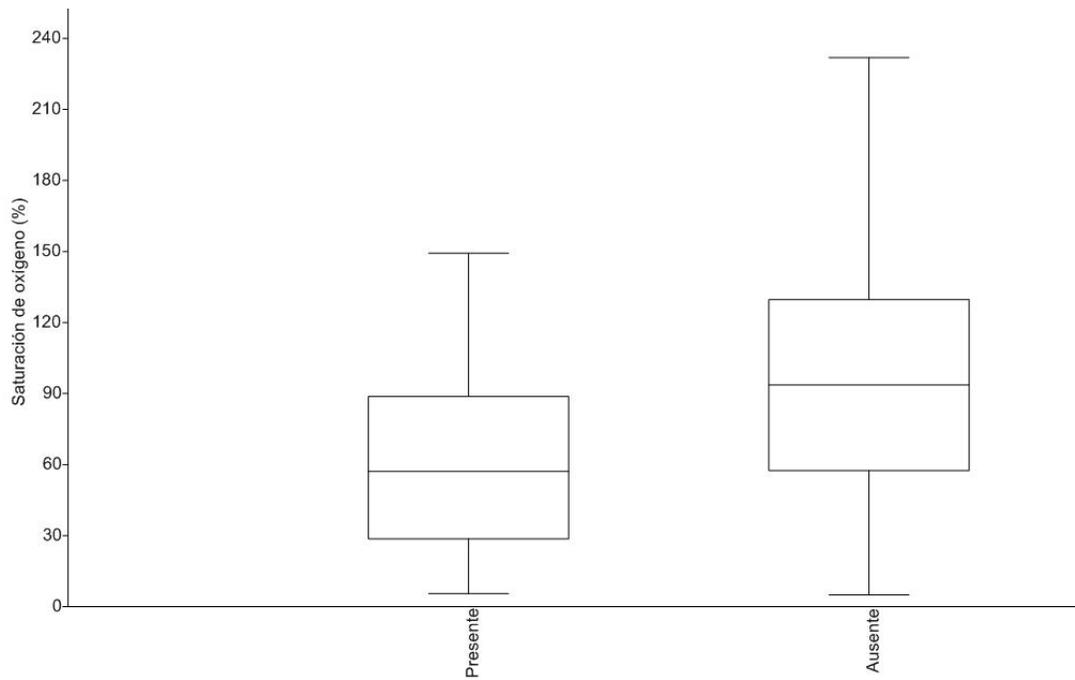


Figura 1-3. Medidas de saturación de oxígeno en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.

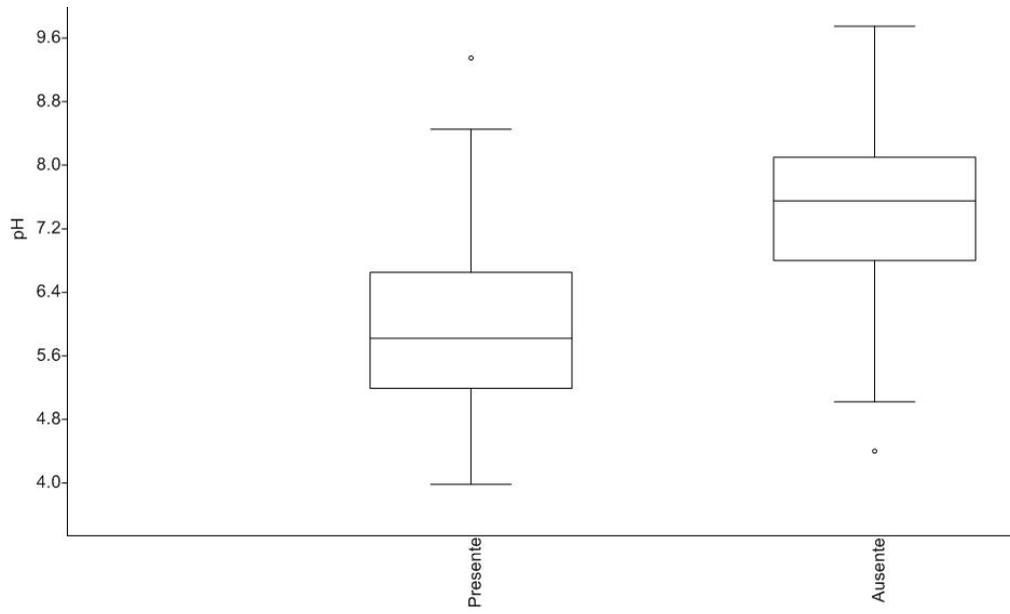


Figura 1-4. Medidas de pH en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.

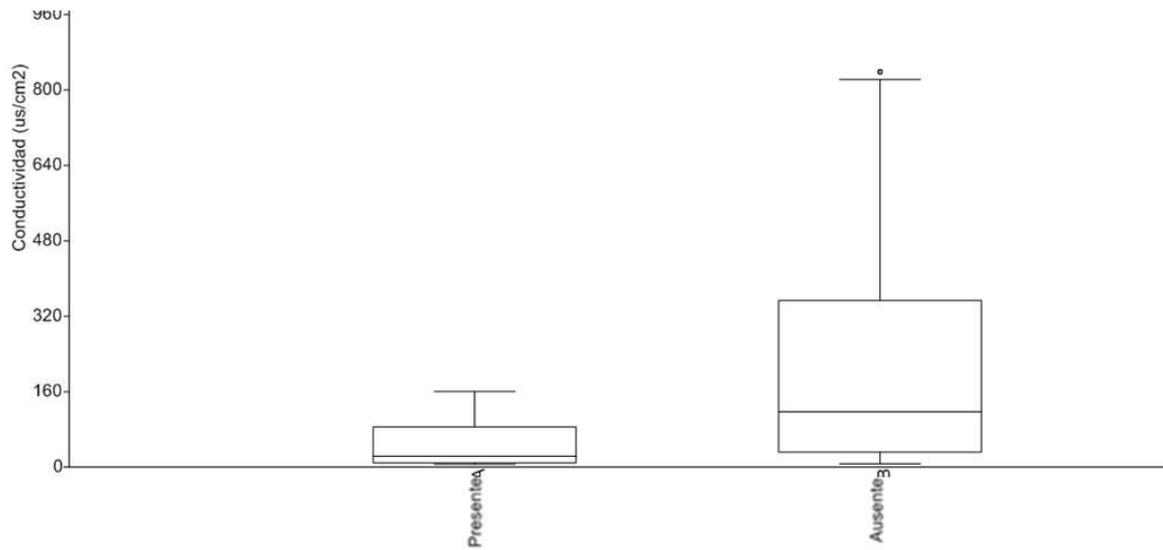


Figura 1-5. Medidas de conductividad en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.

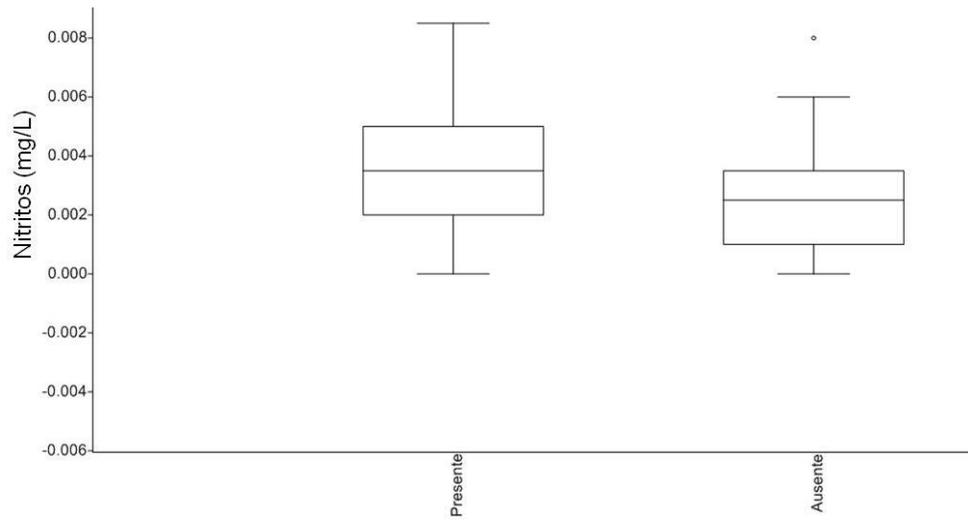


Figura 1-6. Medidas de nitritos en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.

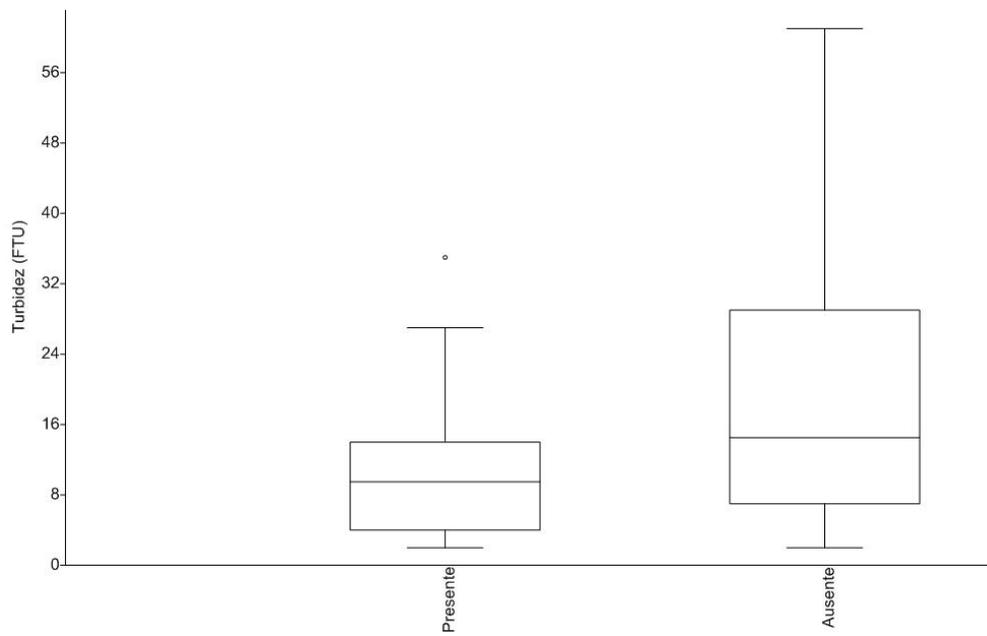
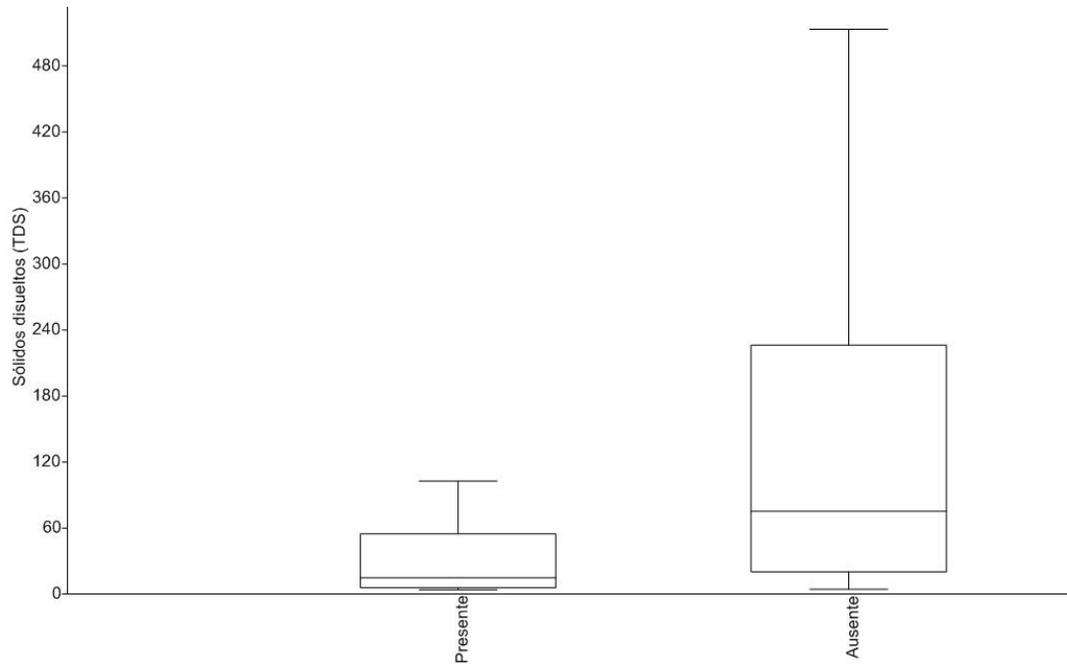
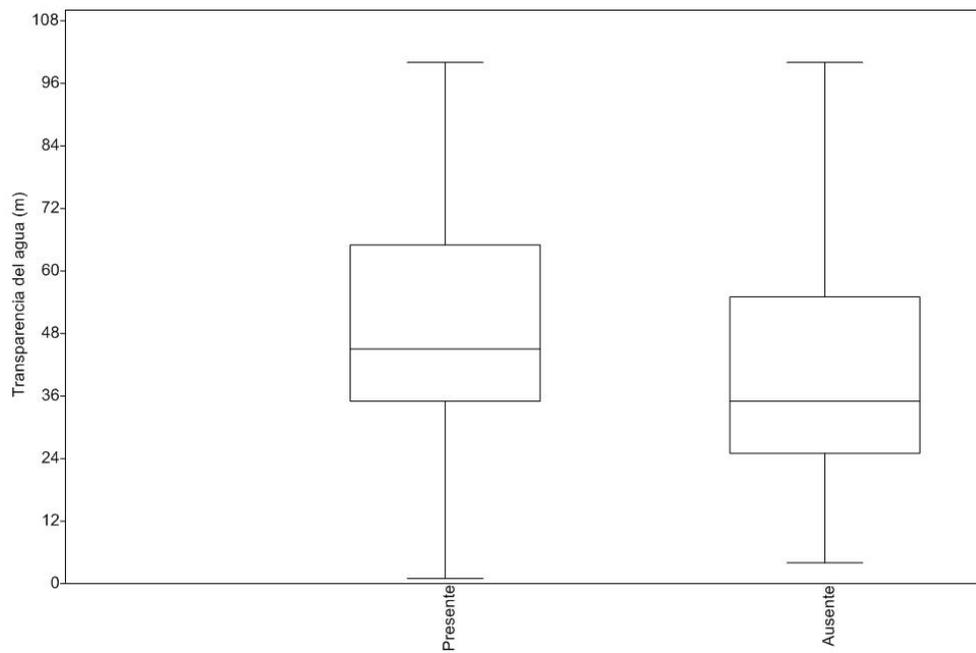


Fig. 1-7. Medidas de turbidez en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.



**Fig. 1-8. Medidas de sólidos disueltos en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.**



**Figura 1-9. Medidas de transparencia del agua en sitios de presencia/ausencia de *P. lais***

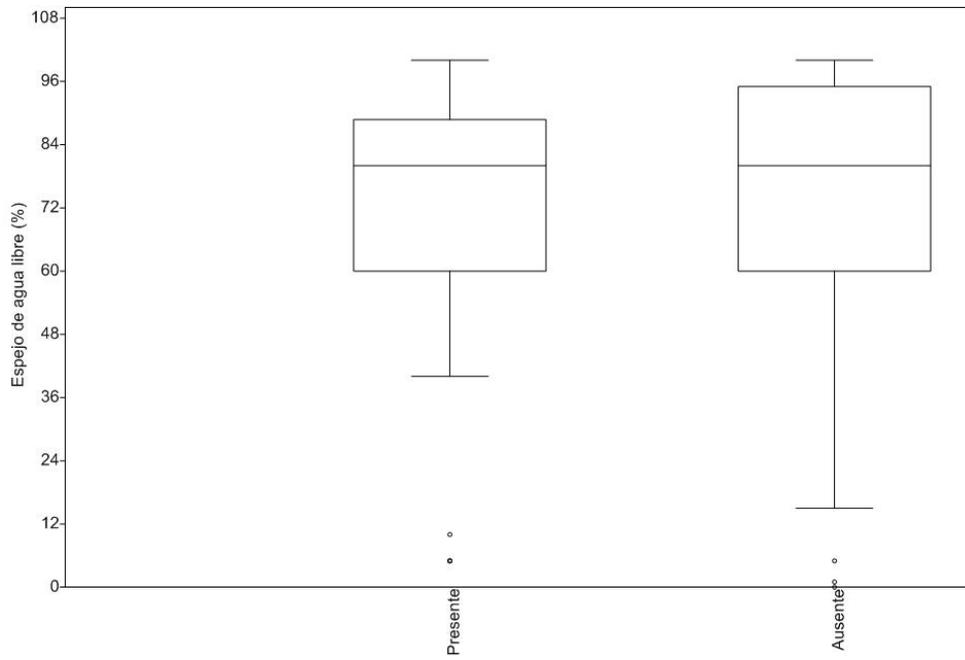


Figura 1-10. Medidas de espejo de agua libre en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.

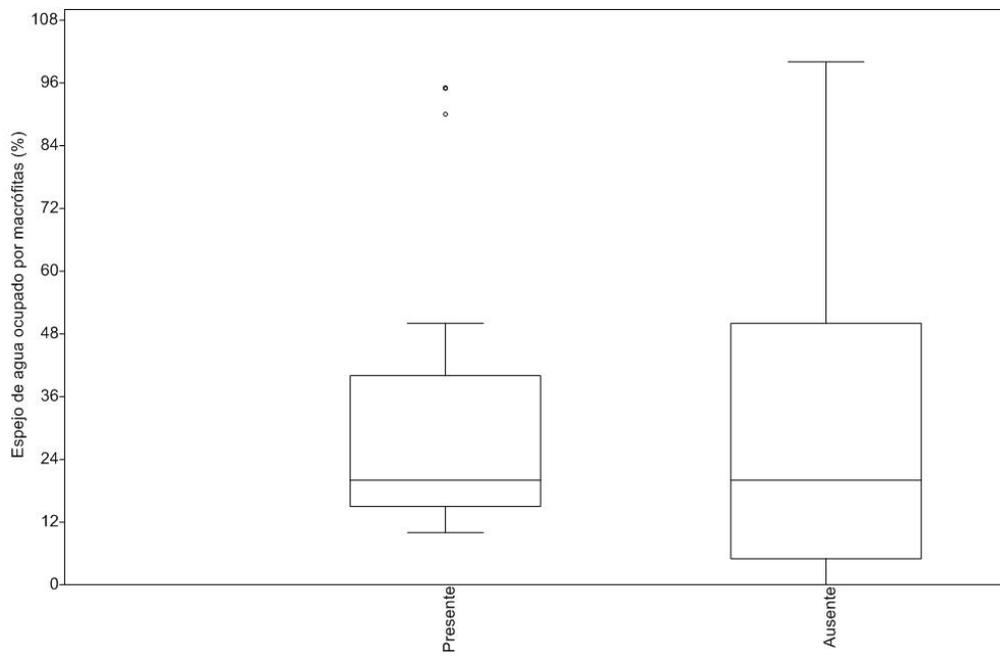
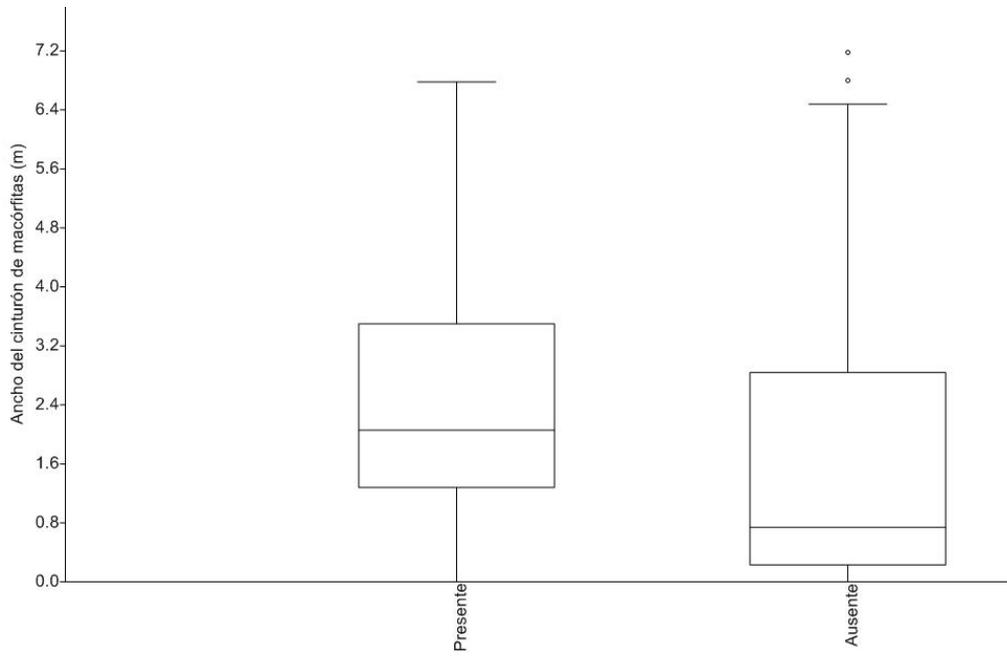
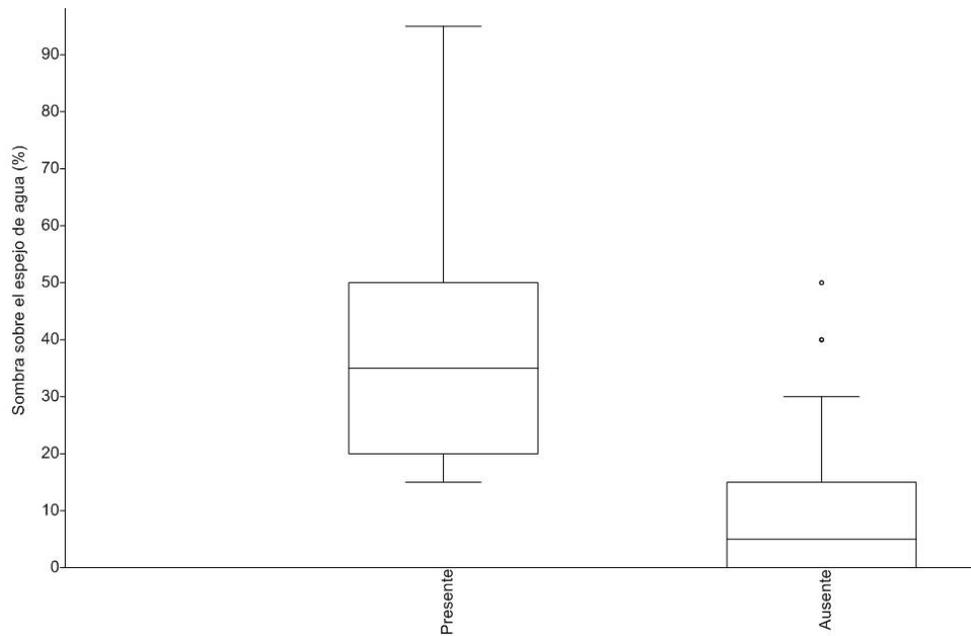


Figura 1-11. Medidas de espejo de agua ocupado por macrófitas en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.



**Figura 1-12. Medidas del ancho del cinturón de macrófitas en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.**



**Figura 1-13. Medidas de sombra sobre el espejo de agua en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.**

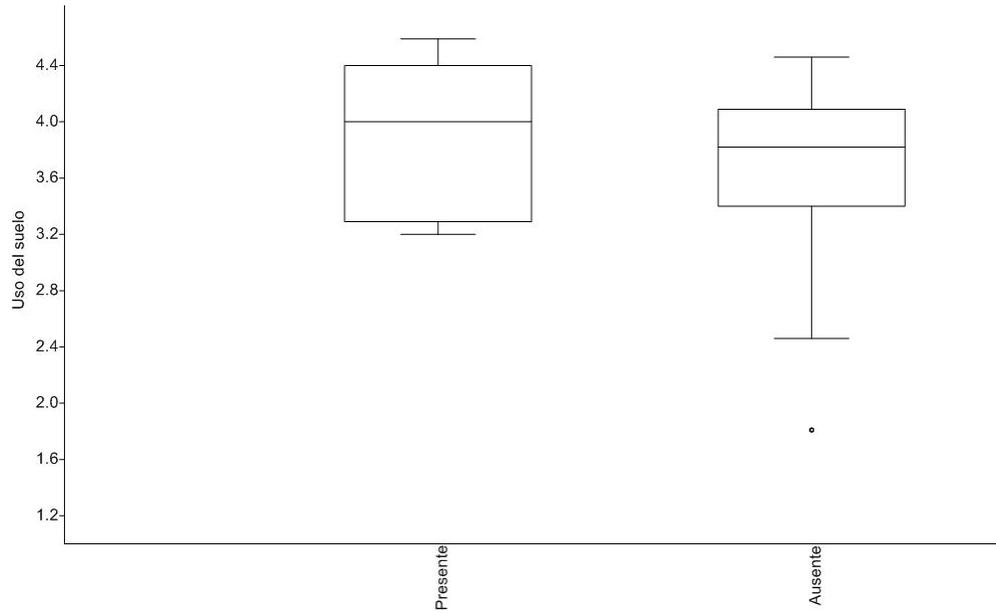


Figura 1-14. Medidas de uso del suelo en sitios de presencia/ausencia de *P. lais*.

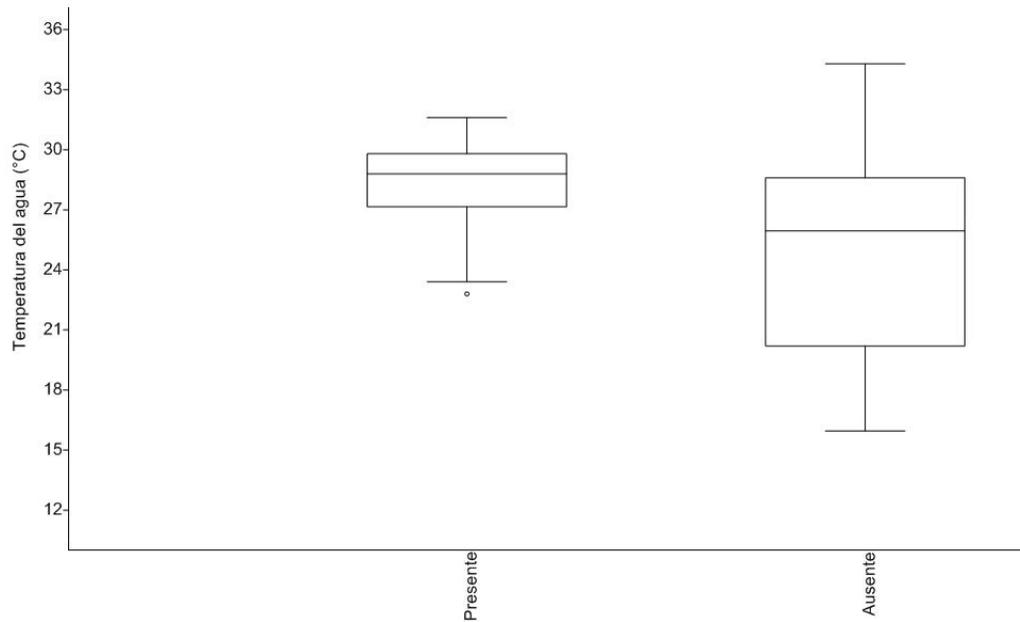
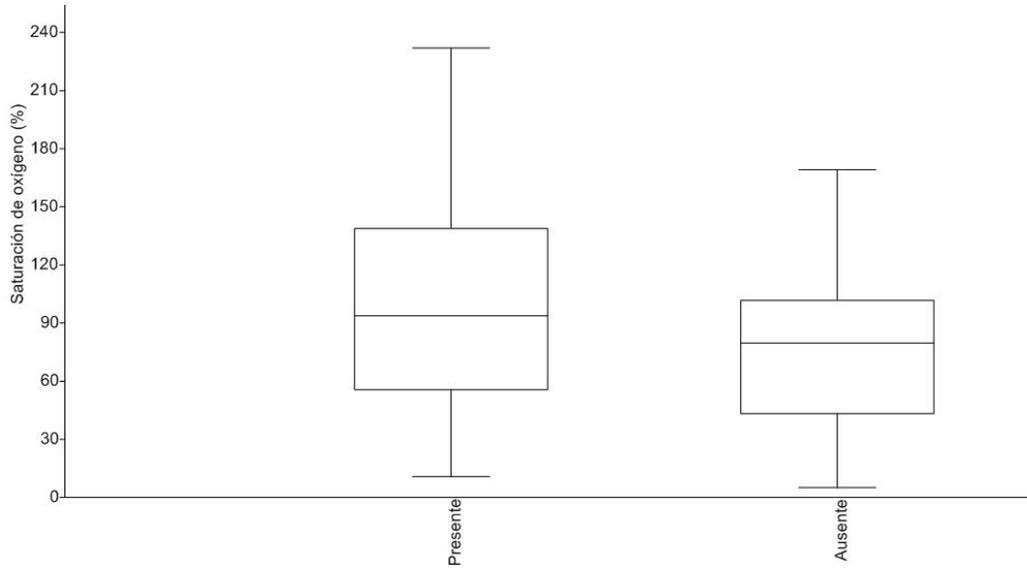
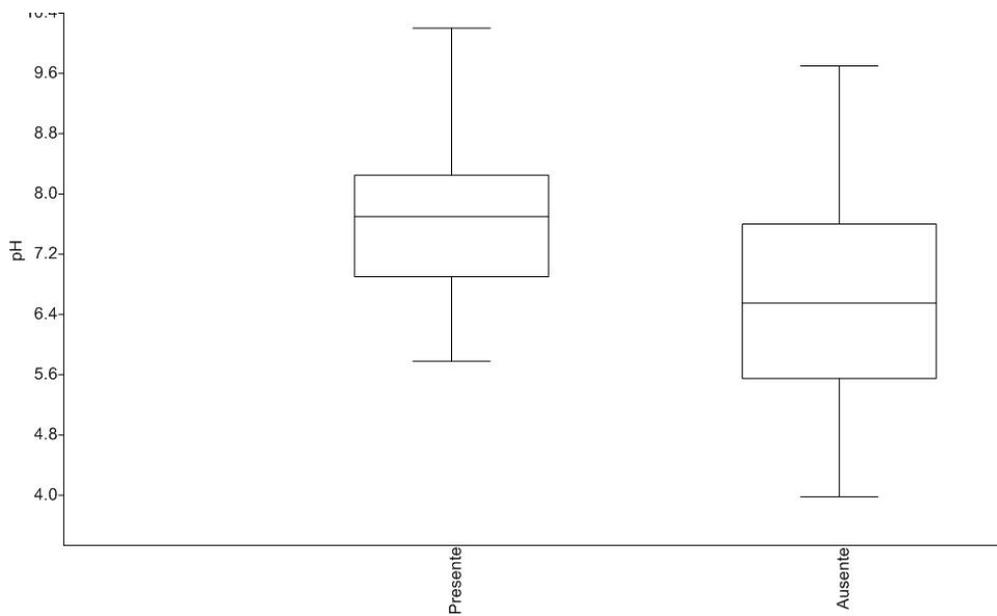


Figura 1-16. Medidas de temperatura del agua en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.



**Figura 1-77. Medidas de saturación de oxígeno en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.**



**Figura 1-88. Medidas de pH en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.**

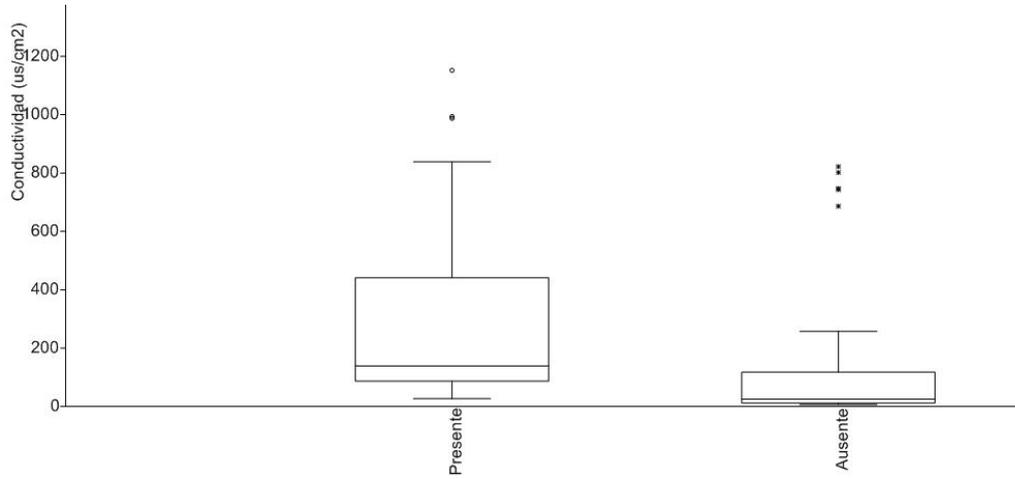


Figura 1-99. Medidas de conductividad en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.

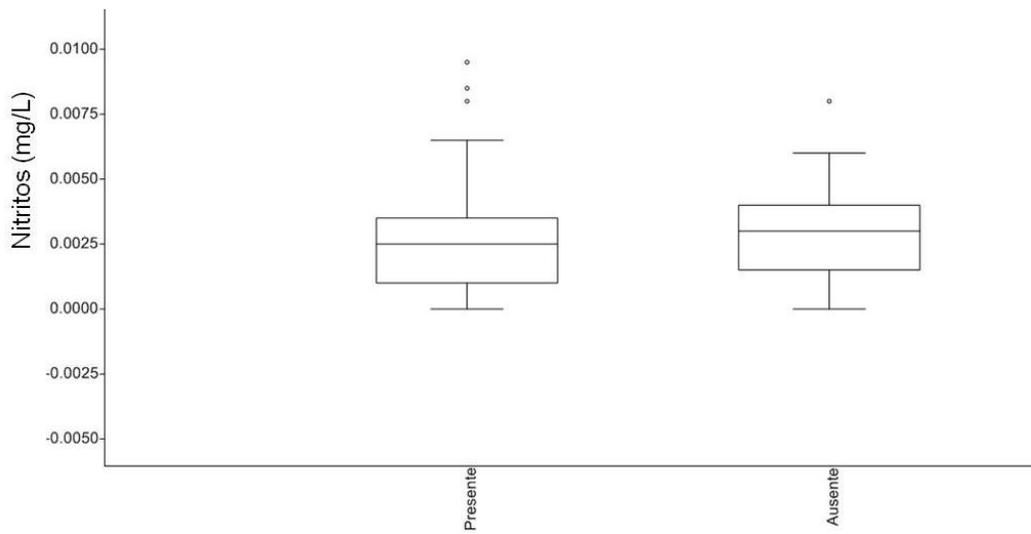


Figura 1-20. Medidas de nitritos en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.

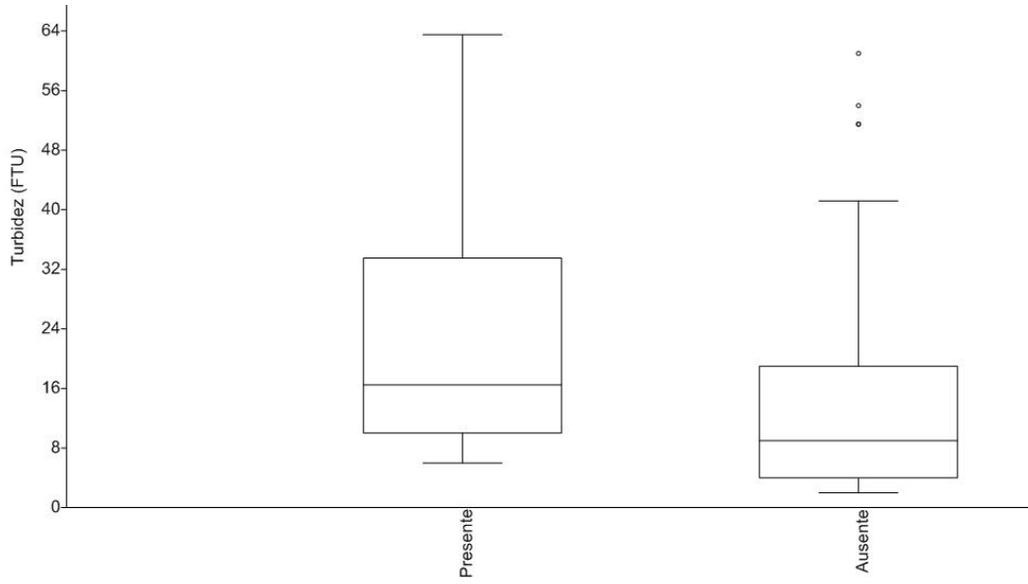


Figura 1-21. Medidas de turbidez en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.

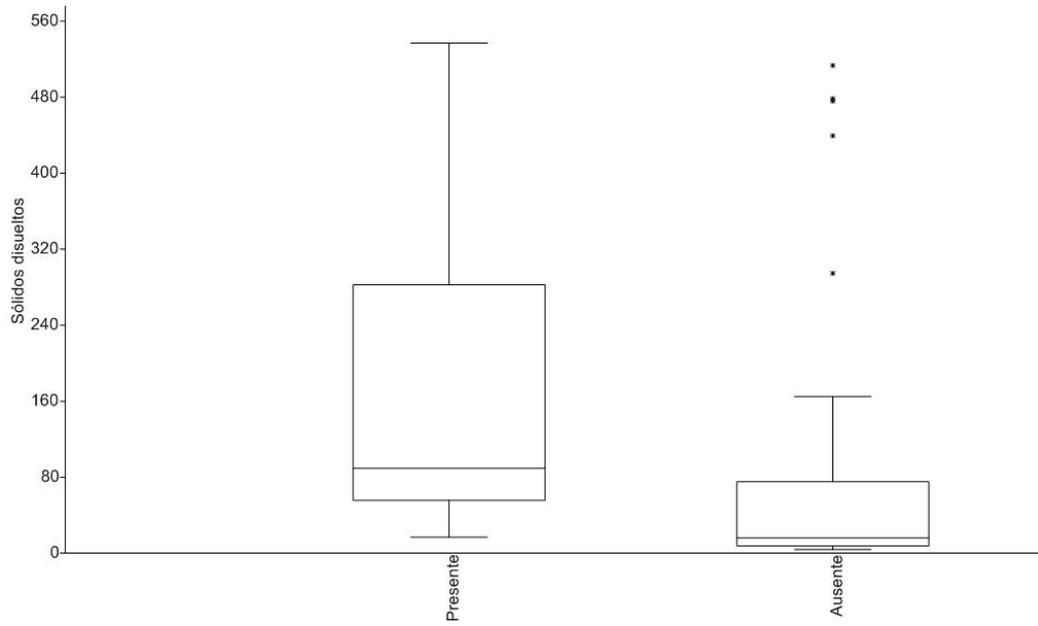
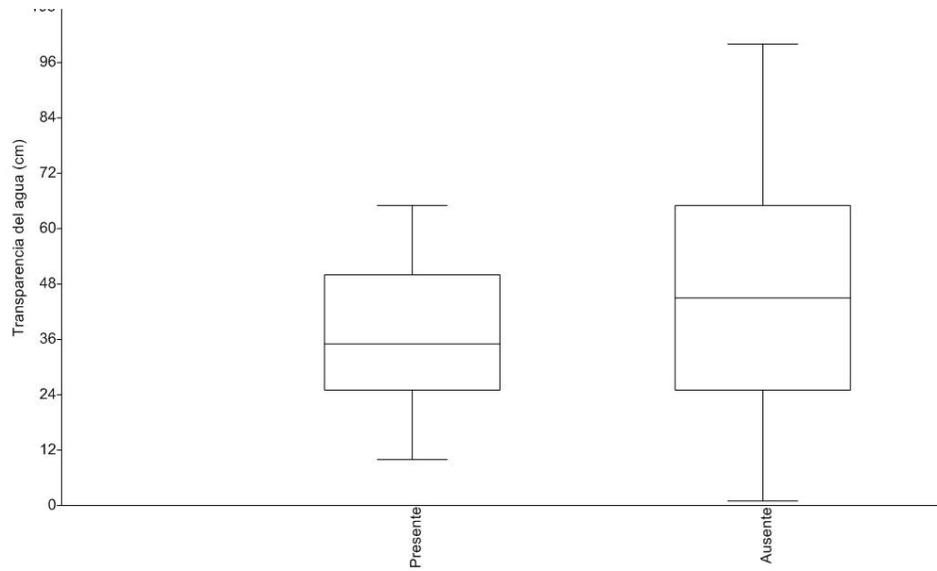
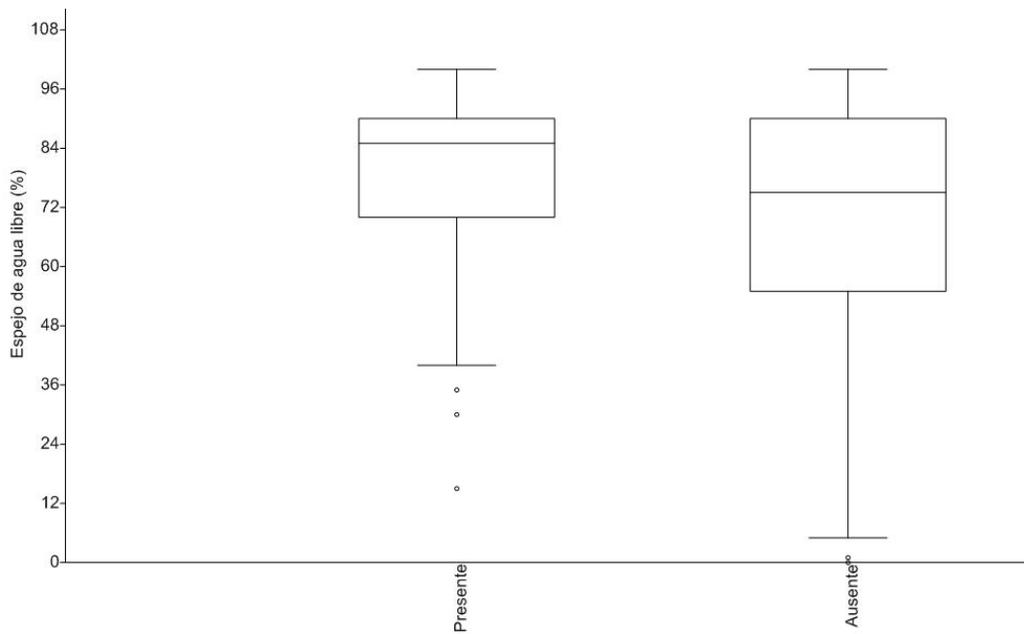


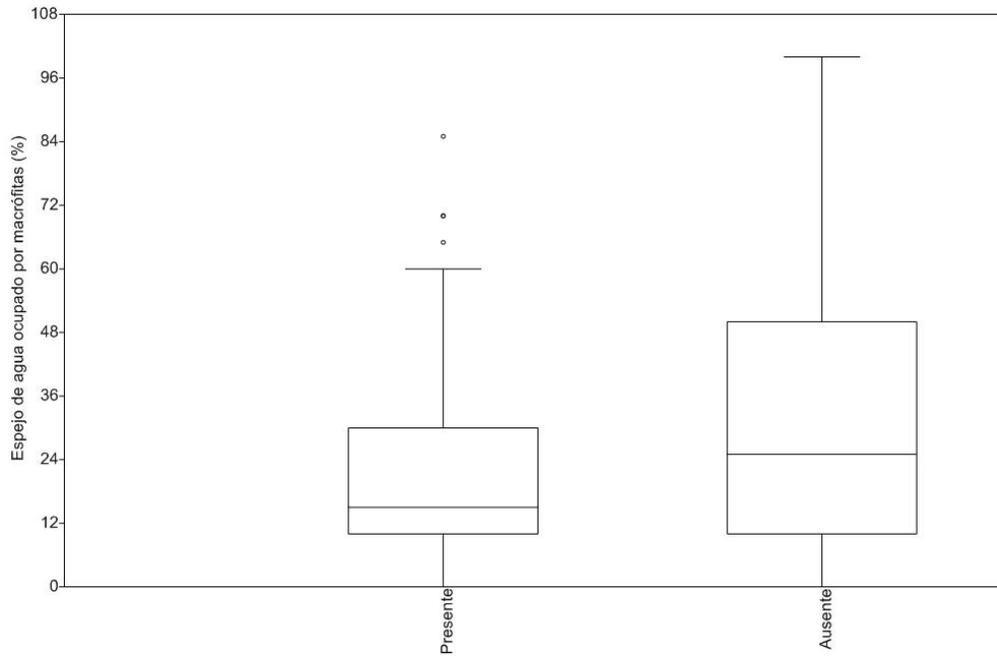
Figura 1-22. Medidas de sólidos disueltos en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.



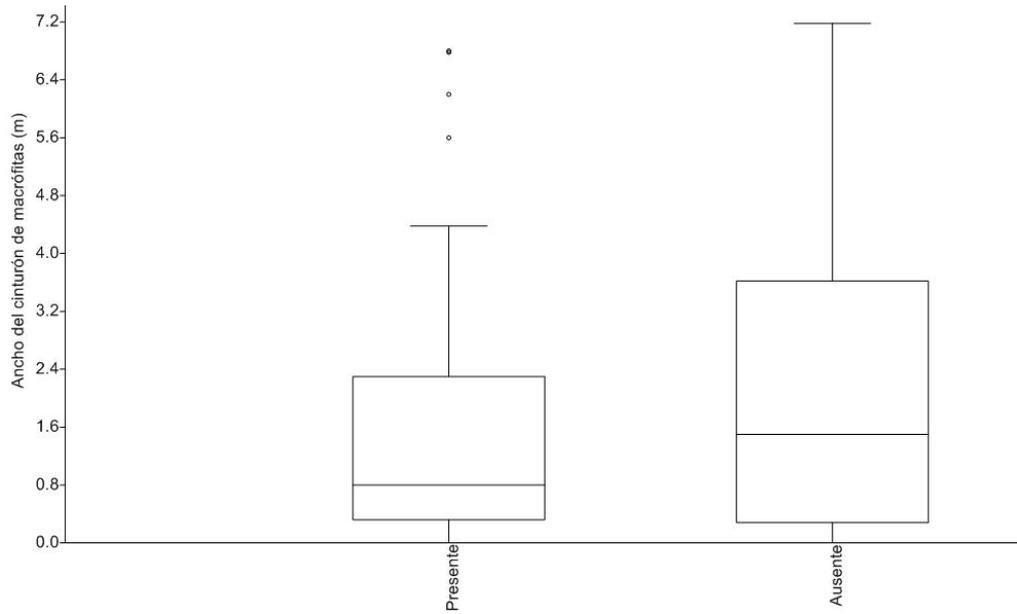
**Figura 1-23. Medidas de transparencia del agua en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma***



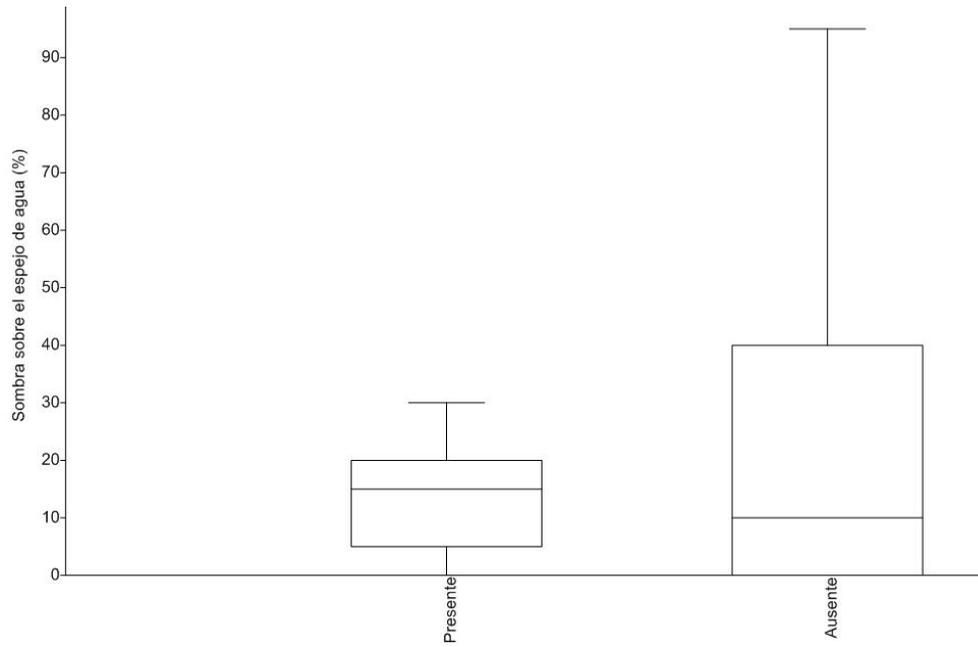
**Figura 1-24. Medidas de espejo de agua libre en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.**



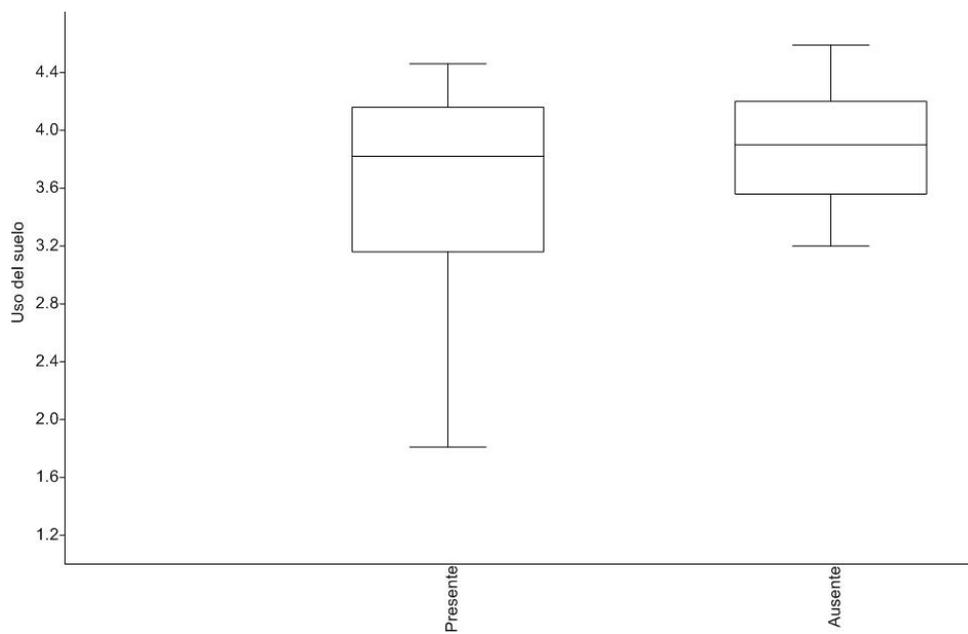
**Figura 1-25. Medidas de espejo de agua ocupado por macrófitas en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.**



**Figura 1-106. Medidas del ancho del cinturón de macrófitas en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.**



**Figura 1-27. Medidas de sombra sobre el espejo de agua en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.**



**Figura 1-11. Medidas de uso del suelo en sitios de presencia/ausencia de *P. mooma*.**

## Referencias

- Arangúren, N., Bolivar, A., Canosa, A., Galvis, G., Mojica, J., Donato, J., Rueda, G., Ruíz, E. y Schmidt-Mumm, U. 2002. Manual de métodos en Limnología. Asociación Colombiana de Limnología. Bogotá, Colombia.
- Balzan, M. V. (2012). Associations of dragonflies ( Odonata ) to habitat variables within the Maltese Islands: A spatio-temporal approach. *Journal of Insect Science*, 12 (87), 1–18.
- Bang, C. 2001. Constructed wetlands: high-quality habitats for Odonata in cultivated landscapes. *International Journal of Odonatology*, 4(1), 1–15.
- Benke, A., and Benke, S. (1975). Comparative Dynamics and Life Histories of Coexisting Dragonfly Populations . *Ecology*, 56(2), 302–317.
- Block, W. y Brenan, L. 1993. The hábitat concept in ornithology: theory and applications. Power, ed. Current ornithology. Vol. 11. Plenum Press, New York.
- Borisov, S. 2009. Distribution patterns of dragonflies (Odonata) in central Asia. *Entomological Review*. Vol 89, No. 1, 26-33.
- Borisov, S. N. (2009). Distribution Patterns of Dragonflies ( Odonata ) in Central Asia. *Entomological Review*, 89(1), 26–33.
- Borror, D y White, R. 1970. A field guide to insects. New York.
- Brummett, R. Stiassny, M. and Harrison, I. en Brooks, E., Allen, D. and Darwall, W. (Ed.). (2011). The StatuS and distribution of freshwater biodiversity in central africa. IUCN, Cambridge, UK and Gland, Switzerland.
- Butler, R. y Maynadier de. P. 2008. The significance of litoral and shoreline habitat integrity to the conservation of lacustrine damselflies (Odonata). *Journal of insect Conservation* 12: 23-36.
- Casallas-Mancipe, A., Rache-Rodríguez, L. and Rincón-Hernández, M. 2012. Postembryonic development of *Ischnura chingaza* Realpe under captivity conditions (Zygoptera:Coenagrionidae). *Odonatologica* 41 (4):327-335.
- Chase, J. y Leibold, M. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press.
- Clark T. and Samways, M. 1996. Dragonflies (Odonata) as indicators of biotope quality in the Kruger National Park, South Africa. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1001–1012.

Colwell, R. and Rangel, T. 2009 Hutchinson's duality: the once and future niche. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America. Vol. 106. Supplement 2.

Corbet, P.2004. Dragonflies. Behavior and Ecology of Odonata. Cornell University Press.

Córdoba-Aguilar, A. 2008. Dragonflies and damselflies Model organisms for ecological and evolutionary research. Oxford University Press.

Costa, J y L. P. Régis, .2005. Description of the last instar of *Perithemis lais* (Perty) and comparison with other species of the genus (Anisoptera:Libellulidae). *Odonatologica* 34(1):51-57.

De Marco, P. y Vital, M.V.C. 2008. Ecology of *Tigriagrion aurantinigrum* Calvert in response to variations in environmental conditions (Zygoptera:Coenagrionidae). *Odonatologica* 37 (1):1-11.

Dingemans, N. and Kalkman, V. (2008). Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands. *Ecological Entomology*, 394–402.

Doorslaer, W. Van, & Stoks, R. (2005). Growth rate plasticity to temperature in two damselfly species differing in latitude : contributions of behaviour and physiology. *OIKOS* (111) 599–605.

Fulan, J., Raimundo, R. y Figueiredo, D. 2008. Habitat characteristics and dragonflies ( Odonata ) diversity and abundance in the Guadiana River , eastern of the Alentejo , Portugal. *Boletín de la asociación española de entomología*, 32, 327–340.

Gonzalez Soriano, E. y Novelo Gutiérrez, R. 2014. Biodiversidad de Odonata en México. *Revista Mexicana de biodiversidad, Suplemento* 85:s243-s251.

Guisande, C., Vaamonde, A. y Barreiro, A. 2011. Tratamiento de datos con R, STATISTICA y SPSS. Ediciones Díaz Santos.España.

Hall, L., Krausman, P. y Morrison, M. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, 25 (1): 173-182.

Harabis, F., y Dolný, A. 2010. Ecological factors determining the density-distribution of Central European dragonflies (Odonata). *Eur. Journal of entomology*. 107:571-577.

Hofmann, T. A., & Mason, C. F. (2005). Habitat characteristics and the distribution of Odonata in a lowland river catchment in eastern England. *Hydrobiologia*, 539: 137–147.

Holt, D. 2009. Bringing the Hutchinsonian Niche into the 21<sup>st</sup> Century: Ecological and Evolutionary perspectives. Proceedings of the national academy of Sciences of the United states of America. Vol. 106, Supplement 2:Biogeography, Changing Climates, and Niche Evolution (Nov. 17)

Jacobs, M. 1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology* 36, 566-586.

Jacobsen, D., & Brodersen, K. P. (2008). Are altitudinal limits of equatorial stream insects reflected in their respiratory performance? *Freshwater Biology*, 53:2295–2308.

Johansson, F. y Suhling, F. 2004. Behavior and growth of dragonfly larvae along a permanent to temporary water habitat gradient. *Ecological Entomology* 29, 196-202.

Johnson, D. 1980. The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology* 61 (1).

Juen, L., Soares, H., De Marco, P., 2007. Odonate assemblage structure in relation to basin and aquatic habitat structure in Pantanal wetlands. *Hydrobiologia*. 579:125-134.

Kricher, J. 2006. Un compañero neotropical. American Birding Association, Colorado Springs.

Lutz, P. y Pittman, A. (1970). Some Ecological Factors Influencing a Community of Adult Odonata. *Ecological Society of America*, 51(2), 279–284.

Mabry, C., y Dettman, C. 2010. Odonata richness and abundance in relation to vegetation structure in restored and native wetlands of the Prairie Pothole region, USA. *Ecological Restoration*. 28:4

Marin, G., Aragón, R. and Gómez, B. 2002. Análisis químico de suelos y aguas. Manual de laboratorio. Editorial Universidad politécnica de Valencia, Valencia España.

Mitchell, S. 2005. How useful is the concept of habitat a critique. *OIKOS* 110:3.

Monteiro-júnior, C. S., Juen, L., & Hamada, N. (2014). Landscape and Urban Planning 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.

Moreno y Guillot, 2012. Distribución espacial y temporal de náyades de odonatos en los humedales La vaca y Santa María del Lago, Bogotá, Colombia. *Acta biológica Colombiana* Vol. 17 No. 2.

Nessimian, J., Venticinque, E., Zuanon, J., De marco, P., Gordo, M., Fidelis, L., Batista, J., Juen, L. 2008. Land use, habitat integrity, and aquatic insect assemblages in Central Amazonian streams. *Hydrobiologia*, 614:117-131.

Novelo-Gutierrez, R. 2002. Descripción de las larvas de *Perithemis intensa* Kirby, 1889 y *P. domitia* (Drury, 1773), con notas sobre otras larvas del género en México (Odonata: Anisoptera: Libellulidae). *Folia entomológica Mexicana*, 41 (3):321-327.

Odum, E. 2006. *Fundamentos de ecología*.

Paulson, D. 2011. *Dragonflies and damselflies of the east*. Princeton field guides. Princeton University press.

Pritchard, G., Harder, L. D., Kortello, A., & Krishnaraj, R. (2000). the Response of Larval Growth Rate To Temperature in Three Species of Coenagrionid Dragonflies With Some Comments on *Lestes Disjunctus* (Odonata: Coenagrionidae, Lestidae). *International Journal of Odonatology*, 3(2), 105–110.

Ris, F. 1930. A revisión of the Libellulinae Genus *Perithemis* (Odonata). *Miscellaneous publications*. Museum of Zoology, University of Michigan(21).

Rissler, L. y Apodaca, J. 2007. Adding More Ecology into Species Delimitation: Ecological Niche Models and Phylogeography Help Define Cryptic Species in the Black Salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Syst. Biol.* 56 (6):924-942.

Roldán, G y Ramírez, J. 2008. *Fundamentos de limnología neotropical*. 2da. Edición. Editorial Universidad de Antioquia.

Samways, M. and Steytler, N. (1996). Dragonfly (odonata) distribution patterns in urban and forest landscapes, and recommendations for riparian management. *Biological Conservation*, 78, 279–288.

Schindler, M., Fesl, C., and Chovanec, A. (2003). Dragonfly associations (Insecta:Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach. *Hydrobiologia*, 497, 169–180.

Schultz, J. y Switzer, P. 2001. Pursuit of heterospecific targets by territorial amberwing dragonflies (*Perithemis tenera*): a case of mistaken identity. *Journal of insect behavior* 14 (5): 607-620.

Sformo, T. y Doak, P. 2006. Thermal ecology of interior Alaska dragonflies (Odonata:Anisoptera).

Silva,K., Cabette, H., Juen, L. y De Marco, P. 2010. The influence of habitat integrity and physical-chemical water variables on the structure of aquatic and semi-aquatic Heteroptera. *Zoologia* 27 (6): 918-930

Soberón, J. and M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106:19644-19650.

Solimini, A., Bazzanti, M., Ruggiero, A. y Carchini,G. 2008. Developing a multimetric index of ecological integrity based on macroinvertebrates of mountain ponds in central Italy. *Hydrobiologia* 597: 109-123.

Suhonen, J., Hilli-Lukkarinen, M., Korkeamäki, E., Kuitunen, M., Kullas, J., Penttinen, J., & Salmela, J. (2010). Local extinction of dragonfly and damselfly populations in low- and high-quality habitat patches. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, 24(4), 1148–53.

Switzer, P. 2002a. Individual variation in the duration of territory occupation by males of the dragonfly *Perithemis tenera* (Odonata:Libellulidae) *Ann. Entomol. Soc. Am.* 95, 628-636.

Switzer, P. 1997a. Factors affecting site fidelity in a territorial animal, *Perithemis tenera*. *Animal Behavior*. 53, 865-877.

Switzer, P. 2002b. Territory quality, habitat selection and competition in the amberwing dragonfly, *Perithemis tenera* (Odonata:Libellulidae): population patterns as a consequence of individual behavior. *J. Kansas Entomol. Soc.* 75, 145-157.

Switzer, P. and Schultz, J. (2000). The male-male tandem: a novel form of mate guarding in *Perithemis tenera* (Say) (Anisoptera:Libellulidae). *Odonatologica*, 29(2), 157–161.

Switzer, P. y Eason, P. 2000. Proximate constraints on intruder detection in the dragonfly *Perithemis tenera* (Odonata:Libellulidae): Effects of angle of approach and background. *Annals of the Entomological Society of America*. 93: 333-339.

Switzer, P. y Eason, P. 2003. Space use in territorial amberwing dragonflies: are residents female maximizers or neighbor minimizers. *Behavior ecology sociobiology*. 54, 321-328.

Switzer, P. y Walters, W. 1999. Choice of lookout posts by territorial amberwing dragonflies (*Perithemis tenera*) (anisoptera: Libellulidae). Journal insect behavior. 12, 385-398.

Tokeshi, M. & Townsend, C.R. (1987). Random patch formation and weak competition: coexistence in an epiphytic chironomid community. Journal of Animal Ecology, 56, 833-845. Whittaker, R., Levin, S. y Root, R. 1973 The American Naturalist Vol. 107, No. 955.

Von Ellenrieder, N. 2009. *Perithemis lais*. The IUCN Red List of Threatened species. Version 2014.3. Downloaded 30 April 2015

## Anexos

### Anexo 1-A. Descripción de los sitios de colecta

#### Vertiente Occidental

Ubicación	Nombre del sitio	Descripción
Carmen de Apicalá	Lago Arenitas (Lgar)	Es un cuerpo de agua artificial que cuenta con un área aproximada de 64941.57 m <sup>2</sup> con sustrato principalmente lodoso en la mayoría de su extensión. Es utilizado para la práctica de deportes acuáticos. Cuenta con senderos que llegan a la orilla del cuerpo de agua desde los cuales pasto de alto talle invade el espejo de agua. En uno de sus extremos cuenta con una zona con bosque no muy amplia. La vegetación macrófita es continua alrededor del lago y está compuesta principalmente por plantas flotantes.
	Lago frente arenitas (Lgfa)	Cuerpo de agua artificial utilizado como reservorio de agua para equinos. El sustrato es principalmente arcilloso con un porcentaje bajo de piedras. Se encuentra rodeado por pastizal y las macrófitas enraizadas emergentes dominan el espejo de agua aunque también se encuentran plantas flotantes.
	Lago gavilanes (Lgav)	Es un cuerpo de agua natural que cuenta con algunas estructuras de concreto (en un costado y la salida del agua), de gran extensión. En ocasiones es utilizado para pesca a pequeña escala por los habitantes cercanos. Se encuentra rodeado por casas y fincas en las que no se practica ganadería. Las macrófitas ocupan una pequeña parte del espejo de agua (10%) y son principalmente flotantes.
Tocaima	Sitio 1 (Toc1)	Cuerpo de agua pequeño utilizado como reservorio de agua para ganado, de sustrato principalmente lodoso y se encuentra rodeado por pastizal y vegetación leñosa discontinua. El espejo de agua fluctuó drásticamente durante el periodo de muestreo, ya que en ocasiones estaba completamente colonizado por plantas, mientras que en otra ocasión el estanque estaba totalmente seco.
	Sitio 2 (Toc2)	Es un cuerpo de agua artificial un poco más grande que el anterior. En este estanque no se observó ningún tipo de uso. A través de los muestreos se evidenció disminución del espejo de agua debido a la proliferación de plantas macrófitas principalmente de <i>Eichornia</i> sp. En los alrededores del mismo existen pastizales y un estanque de mayor tamaño.
	Condominio 1 (Cbm1)	Estanque artificial pequeño con sustrato de arena y piedra colonizado por la macrófitas enraizadas emergentes solo en algunos sectores. Rodeado por construcciones y senderos peatonales.

Anapoima	Condominio 2 (Cbm2)	Cuerpo de agua artificial un poco más grande que el anterior rodeado de pastos, en el que se encuentran algunos juncos de talle alto que ocupan solo una pequeña parte del espejo de agua. Tiene sustrato arcilloso en su mayoría y arenoso en el sector de entrada de agua.
	Vivero (Vich)	Cuerpo de agua artificial utilizado como reservorio de agua para uso del vivero. Aunque se encontraron plantas macrófitas sumergidas, flotantes y emergentes, buena parte del espejo de agua está despejado el sustrato está compuesto por lodo y piedra. Aproximadamente la mitad de la orilla está rodeada por árboles frutales, mientras que la otra mitad por pastizal.
El colegio	Laguna la Junca (Lgju)	Es un cuerpo de agua de gran extensión, rodeado en gran parte por vegetación leñosa de crecimiento secundario y pastizales; cuenta con sustrato rocoso y presenta gran cantidad de conchas de caracol cónicas. No se observó actividad de tipo agrícola aunque si pesca artesanal No cuenta con vegetación macrófita, sin embargo el pasto de la orilla invade sectores del espejo de agua.
La Mesa	Parque macadamia (Maca)	Es un estanque pequeño con sustrato de lodo y piedra, rodeado en su mayoría por pasto, aunque en el parque se puede encontrar un parche de bosque primario. No se encontraron plantas macrófitas, sino pasto invadiendo el espejo de agua desde la orilla. Es utilizado de forma recreativa.
Cachipay	Salto la monja (Samo)	Es un pequeño pozo a un lado de un sendero por el que hay paso habitual de personas. Se encuentra rodeado por pasto en una de las orillas y por cultivos en la otra. El sustrato es lodoso y su espejo de agua regularmente es escaso debido a la gran cantidad de algas macroscópicas y materia orgánica flotante, además cuenta con plantas macrófitas enraizadas y flotantes.
	Laguna verde (Lgvd)	Es un cuerpo de agua natural y extenso. Se encuentra bajo la jurisdicción de la C.A.R. aunque son los habitantes con propiedades cercanas quienes se ocupan de su limpieza. Su espejo de agua se encuentra reducido debido al gran número de macrófitas que incluyen enraizadas emergentes y flotantes. El sustrato está compuesto por lodo en mayor medida además de piedra y arena. En los alrededores, se encuentran viviendas y vegetación leñosa continua de gran tamaño.
Chinauta	Sitio 1 (Chi1)	Es un estanque pequeño dedicado a la cría de peces. Esta elaborado en concreto y rodeado de pasto que invade el espejo de agua desde la orilla. El sustrato predominante es el lodo y no contiene

		macrófitas.
	Sitio 2 (Chi2)	Similar al anterior, pero de mayor tamaño, sombreado y con parches de pasto que sirven como percha para los odonatos.

### Vertiente Oriental

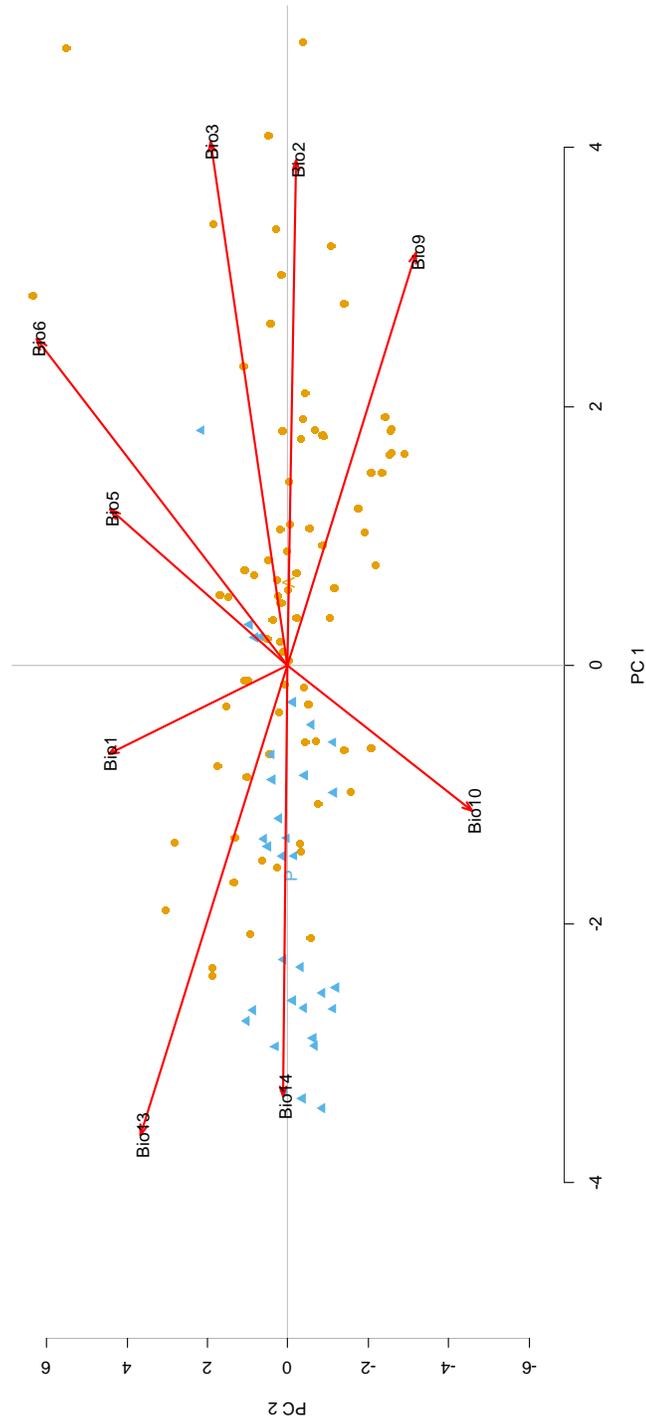
Ubicación	Nombre del sitio	Descripción
Puerto López	Laguna venturosa (Lavs)	Es un cuerpo de agua natural de gran extensión con sustrato compuesto por arcilla y piedra. Es utilizado por los habitantes para recreación y pesca. La mayoría de las macrófitas son enraizadas emergentes, aunque, también hay vegetación leñosa resistente a las inundaciones. En una de sus orillas hay un pequeño parche de bosque.
	Caño moquito (Cmos)	Cuerpo de agua artificial, en el que se canalizan las aguas de inundación del río Metica. Cuenta con corriente muy suave en la superficie y sus orillas tienen una pendiente de casi 90°. El sustrato es lodoso. Cuenta con vegetación ribereña continua seguida de un gran parche de vegetación leñosa continua.
Villavicencio	Caño Corpoica (Ccor)	Es un cuerpo de agua natural por el que cruza un pequeño camino. La corriente es apreciable y se encuentra rodeado por vegetación leñosa de gran porte resistente a las inundaciones, así como vegetación enraizada sumergida. El sustrato es arcilloso y el espejo de agua es amplio.
	Represa Corpoica (Rcor)	Cuerpo de agua artificial de gran extensión, con corriente moderada. Cuenta con una zona expuesta al sol, una sombreada por árboles de gran talla y un morichal. El sustrato está compuesto por arcilla en mayor medida y arena. Cuenta con macrófitas emergentes y flotantes, siendo estas últimas las que ocupan mayor extensión.
	Lago antes Corpoica (Lgac)	Es un cuerpo de agua artificial, de sustrato arcilloso, rodeado por pastizal que en ocasiones es fumigado con glifosato. La mayor parte de las macrófitas son enraizadas sumergidas. Es utilizado con fines recreativos.
	Lago Barquitos (Lgbr)	Cuerpo de agua artificial de uso recreativo que cuenta con área restringida al público. Rodeado en sus cercanías por pastizal y posteriormente por vegetación leñosa en uno de sus costados. El sustrato está compuesto por arena y piedra en porcentaje similar. Y la vegetación macrófita es enraizada emergente.
	Cosmopolitana 1 (Cos1)	Es un estanque utilizado para la cría de peces, cuenta únicamente con pasto corto en sus orillas, aunque a sus alrededores se encuentra un parche de bosque. Gran parte de su espejo de agua está libre y la

Restrepo		mayoría de las macrófitas son enraizadas emergentes, siendo las flotantes una pequeña parte. El sustrato es en gran parte arcilla aunque cuenta con algunas piedras pequeñas.
	Cosmopolitana 2 (Cos2)	Es un cuerpo de agua rodeado de vegetación arbórea que le otorga gran porcentaje de sombra. El espejo de agua es mínimo debido a la gran cantidad de macrófitas que en su mayor parte son flotantes. Cuenta con una corriente suave y el sustrato es arcilloso. No se evidenció ningún tipo de actividad en este.
	Cosmopolitana 3 (Cos3)	Cuerpo de agua natural de corriente moderada, rodeado de vegetación leñosa de gran porte que le otorga un porcentaje alto de sombra. Se encuentra también vegetación de ribera y enraizada sumergida. Al igual que los anteriores, el sustrato es arcilloso.
Villavicencio	Pipiral (Pipl)	Es un cuerpo de agua artificial, dedicado a la cría de peces. Se encuentra rodeado por pastizal y vegetación leñosa delgada de bajo porte. El sustrato está compuesto por arena, piedra y lodo y las macrófitas son principalmente enraizadas sumergidas y emergentes.
Guayabetal	Sitio 1 (Gua1)	Estanque pequeño dedicado a la cría de peces, construido en concreto recubierto en plástico con una profundidad de 60 cm. Se encuentra rodeado de pasto y cultivos. El espejo de agua está completamente.
	Sitio 2 (Gua2)	Estanque de mayor tamaño que el anterior, dedicado a la cría de peces construido en concreto con sustrato arenoso-lodoso. Sin presencia de macrófitas por lo que el espejo de agua está completamente libre.
	Sitio 3 (Gua3)	Es el estanque más pequeño de todos los muestreados. Al igual que los anteriores está construido en concreto y dedicado a la cría de peces. Se encuentra rodeado por suelos expuestos y no presenta macrófitas.
Quetame	Sitio 1 (Qut1)	Es un estanque pequeño rodeado por vegetación arbustiva que le ofrece sombra en uno de sus costados y por pasto en el otro. El sustrato es completamente arcilloso y solo se encuentran algunas macrófitas enraizadas emergentes.
	Sitio 2 (Qut2)	Estanque dedicado a cría de peces rodeado por pastos y cultivos. Con sustrato arcilloso y algunas macrófitas enraizadas emergentes.
	Sitio 3 (Qut3)	Cuerpo de agua dedicado a cría de peces con un nacedero de agua propio. Se encuentra rodeado por pastos y cultivos. Durante el tiempo de muestreo se vio un incremento notorio de las plantas macrófitas, lo que redujo el espejo de agua.

Anexo 1-B. Localidades de colecta de cada especie, la "x" significa presencia.

Sitio	<i>P. lais</i>	<i>P. mooma</i>
Lavs	X	
Cmos	X	
Ccor	X	
Rcor	X	
Lgac		
Lgbr		
Cos1		x
Cos2	X	x
Cos3	X	
Pipl		
Gua1		
Gua2		
Gua3		
Qut1		
Qut2		
Qut3		
Lgar	X	x
Lgfa		
Lgav	X	x
Toc1		
Toc2		x
Cbm1		X
Cbm2		x
Vich		x
Lgju		x
Maca		x
Samo		x
Lgvd		
Chi1		x
Chi2		x

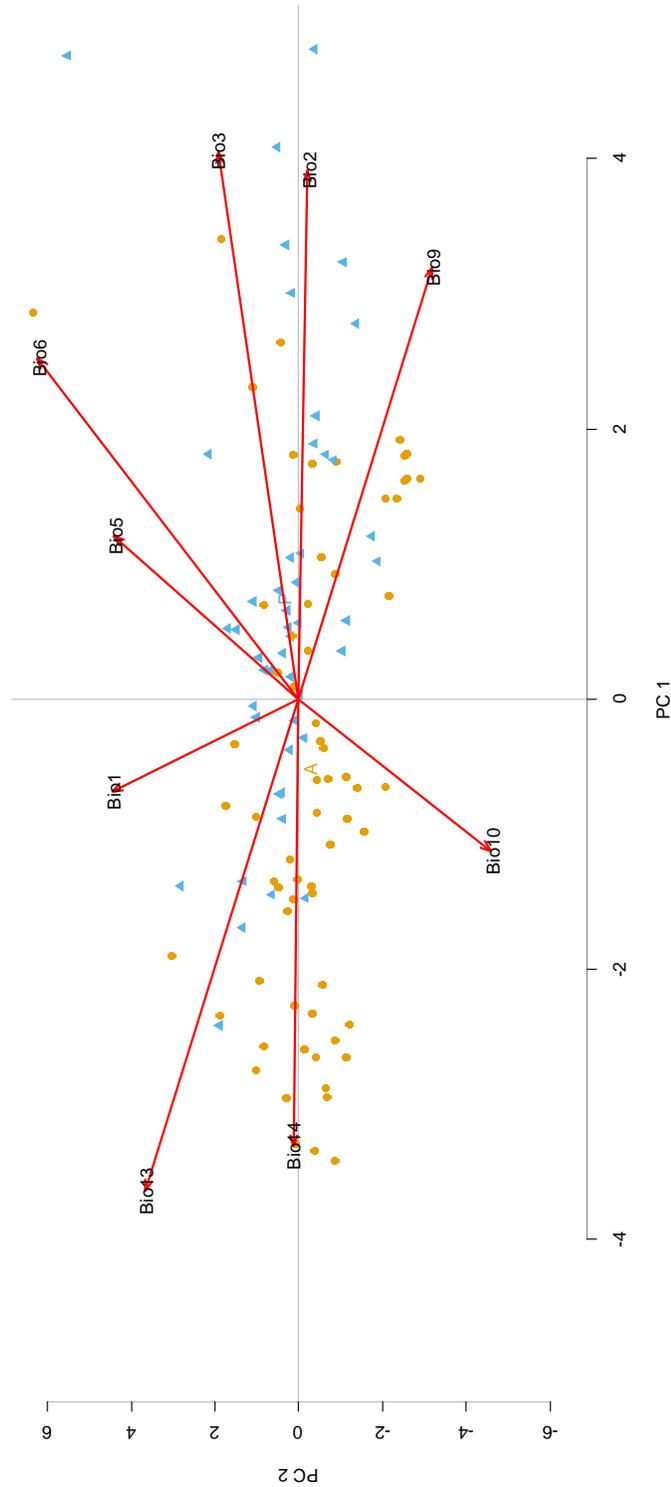
**Anexo 1-C. Análisis de componentes principales (PCA) mostrando los parámetros con mayor variación en los cuerpos de agua donde se colectó a *P. lais*. En azul se encuentran los sitios donde fue colectada la especie y en naranja aquellos donde no. Bio1. Temperatura del agua, Bio2. Saturación de oxígeno, Bio3. pH, Bio5. Nitritos, Bio6. Turbidez, Bio9. Espejo de agua libre, Bio10. Transparencia, Bio 13. Continuidad del cinturón de macrófitas, Bio14. Sombra sobre el espejo de agua.**



**Anexo 1-D. Loadings del ACP con las variables ambientales de todos los sitios muestreados.**

	<b>PC1</b>	<b>PC2</b>	<b>PC3</b>	<b>PC4</b>	<b>PC5</b>	<b>PC6</b>	<b>PC7</b>	<b>PC8</b>	<b>PC9</b>
<b>Bio1</b>	-0,0476	-0,4314	0,3172	-0,7012	0,2573	-0,1257	0,1997	0,2389	-0,2010
<b>Bio2</b>	0,4614	0,0636	0,0702	-0,1727	0,1011	0,4844	0,4808	-0,4829	0,1976
<b>Bio3</b>	0,4670	-0,0601	0,1437	0,0123	-0,1809	0,4744	-0,4522	0,2438	-0,4856
<b>Bio5</b>	0,1557	-0,4306	-0,6839	-0,0434	-0,0554	-0,2124	0,0183	-0,3548	-0,3825
<b>Bio6</b>	0,3112	-0,5339	-0,1730	0,1352	-0,0690	0,0472	-0,0485	0,3978	0,6343
<b>Bio9</b>	0,3553	0,2949	-0,1245	-0,2473	0,5731	-0,2622	-0,5069	-0,1142	0,2074
<b>Bio10</b>	-0,1409	0,3617	-0,4698	-0,5873	-0,3953	0,2164	-0,0288	0,2284	0,1661
<b>Bio13</b>	-0,3975	-0,3379	0,1763	-0,1701	-0,1331	0,2680	-0,5119	-0,5084	0,2402
<b>Bio14</b>	-0,3761	-0,0616	-0,3299	0,1522	0,6169	0,5384	0,0435	0,2063	-0,0887

Anexo 1-E. Análisis de componentes principales (PCA) mostrando los parámetros con mayor variación en los cuerpos de agua donde se colectó a *P. mooma*. En azul se encuentran los sitios donde fue colectada la especie y en naranja aquellos donde no. Bio1. Temperatura del agua, Bio2. Saturación de oxígeno, Bio3. pH, Bio5. Nitritos, Bio6. Turbidez Bio9. Espejo de agua libre, Bio10. Transparencia, Bio 13. Continuidad del cinturón de macrófitas, Bio14. Sombra sobre el espejo de agua.



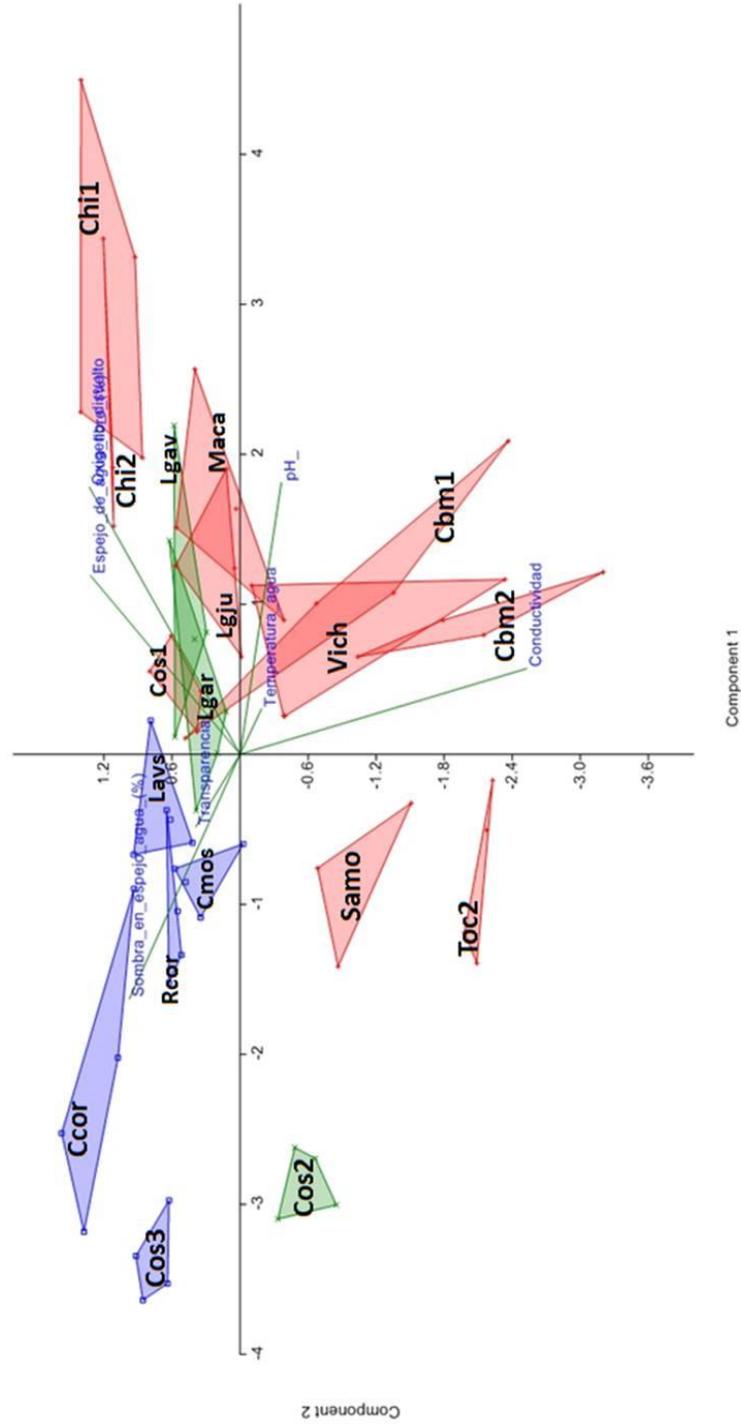
Anexo 1-F. Sitios donde *P. lais* y *P. mooma* fueron encontradas en simpatria mostrando las zonas sombreadas y expuestas donde cada una fue capturada en los sitios Cos1, Cos2, Lgav y Lgar.







Anexo 1-I. ACP de sitios de presencia de *P. lais* y *P. mooma* con variables ambientales.



**Anexo 1-J. Loadings del ACP incluyendo sitios de presencia de las dos especies y variables ambientales.**

<b>Variable</b>	<b>Componente 1</b>	<b>Componente 2</b>	<b>Componente 3</b>
<b>Temperatura agua</b>	0.0906	-0.0566	-0.0232
<b>Oxigeno disuelto</b>	0.5326	0.3978	0.0391
<b>Ph</b>	0.5416	-0.1088	0.2742
<b>Conductividad</b>	0.1707	-0.7564	0.2044
<b>Espejo de agua libre (%)</b>	0.3561	0.3946	0.0312
<b>Transparencia</b>	-0.145	0.1167	0.9239
<b>Sombra en espejo agua (%)</b>	-0.4876	0.2919	0.1626

## 2. Capítulo II

# RELACIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES Y LA MORFOLOGÍA DE LAS ALAS DE *P. lais* (Perty, 1834) y *P. mooma* (Kirby, 1889) (Odonata: Anisoptera)

### Resumen

Se estudió la forma y tamaño de las alas de nueve poblaciones de *P. mooma* y cinco de *P. lais* ubicadas en las dos vertientes de la cordillera oriental de Colombia, a lo largo de un gradiente altitudinal con el fin de establecer si existían diferencias interpoblacionales en dicha estructura y su relación con las variables ambientales de los cuerpos de agua donde fueron capturados los individuos. Para ello, se utilizó morfometría geométrica que permite analizar la forma y el tamaño de las estructuras de manera separada. Se utilizaron análisis de componentes principales (ACP) en busca de patrones de los sitios de colecta de cada especie y para la forma de las alas. Pruebas Manova y test de Tukey fueron usados para evaluar la existencia de diferencias estadísticas entre los sitios de colecta con respecto a las variables ambientales y entre la forma de las alas de las poblaciones. Además se utilizaron test de Montecarlo para corroborar las diferencias en la forma de las alas. El tamaño de las alas fue comparado entre poblaciones por medio de Anovas de una vía. Así mismo, se recurrió a regresiones simples y múltiples para establecer relaciones entre la forma y el tamaño de las alas con las variables ambientales de los cuerpos de agua de donde provenían las poblaciones. El tamaño de las alas anteriores de las dos especies y las posteriores de *P. mooma* se correlacionaron con altitud y temperatura, mientras que las posteriores de *P. lais* no lo hicieron. Por su parte, aunque la forma mostró correlaciones significativas con algunas variables ambientales, en todos los casos fueron bajas por lo que no se consideran relevantes sobre la forma de las alas.

**Palabras clave:** Odonata, *Perithemis lais*, *Perithemis mooma*, forma, tamaño, alas, poblaciones, morfometría geométrica.

## Abstract

The shape and size of the wings of nine populations of *P. mooma* and five of *P. lais* from the two slopes of Cordillera Oriental in Colombia were studied, along an altitudinal gradient in order to establish if there were interpopulation differences in said structure and its relation with the environmental variables of the water bodies where the individuals were captured. To do so, geometric morphometrics was used, which allows to analyze the shape and size of the structures in a separated manner. Principal components analysis (PCA) were used to search for patterns in the sampling sites of each species and for the wing shape. MANOVA and Tukey tests were used to evaluate the existence of statistical differences among the sampling sites regarding the environmental variables and the wings shape between populations. Furthermore, Montecarlo tests were used to corroborate the differences in the shape of the wings. The wings size between populations was compared through One Way ANOVA tests. Likewise, simple and multiple regressions were used to establish relationships between the shape and size of the wings with the environmental variables of the water bodies where the populations were found. The size of the fore wings of both species and the hind wings of *P. mooma* were correlated with altitude and temperature, while the hind wings of *P. lais* did not. Meanwhile, even though the shape showed significant correlations with some environmental variables, in all cases those were low, reason why they were not considered relevant over wings shape.

## Introducción

Existe una relación entre variables ambientales como la temperatura, disponibilidad y cantidad de alimento, tipo de presa, hidroperiodo, riesgo de depredación, relaciones inter e intraespecíficas, exposición a insecticidas y características del paisaje entre otras con la morfología de los odonatos, ya que estos parámetros pueden repercutir en el tamaño de estructuras como las alas en los adultos, cabeza, patas e incluso espinas, así como en la duración de los instar larvales, (Outomuro *et al*, 2013, Stoks *et al* en Córdoba-Aguilar, 2008, Chang *et al*, 2007, Esquivel, 2006, Corbet, 2004 y De Marco *et al*, 1999).

Algunos ejemplos son, la variación en el número de artejos antenales en *Cercion sieboldii* dependiente del desarrollo univoltino o bivoltino (Naraoka 1987), el cambio en coloración de todo el cuerpo como en las larvas de *Ischnura verticalis* e *Indaeschna grubaueri*, lo que les permite camuflarse con el sustrato en el que se desarrollan (Moum y Baker, 1990 y Orr 1994).

Estos rasgos de historia de vida regularmente muestran plasticidad fenotípica, que es expresada debido a las condiciones ambientales. Entre los más estudiados se encuentran el tamaño del adulto y el tiempo de desarrollo de los individuos, que se encuentran estrechamente ligados al fitnes (Stoks *et al* en Córdoba-Aguilar, 2008). Además, los caminos que afectan el crecimiento, desarrollo y finalmente el tamaño de los adultos, pueden diferir incluso entre odonatos cercanos (Serrano Meneses en Córdoba –Aguilar 2008). Así mismo, se sabe que la masa corporal de los adultos maduros tiene una relación lineal con el tamaño, cuando es medida en individuos de una misma población (Sabo *et al*. 2002 y Bried *et al*. 2005), pero que puede variar entre poblaciones separadas espaciotemporalmente (Bried y Ervin 2007).

Entre las estructuras más comúnmente analizadas en los odonatos se encuentran las alas debido a la variedad de rasgos derivados que pueden ser estudiados como la variación en forma, tamaño, color y asimetría fluctuante, variables que se sabe, influyen en la elección de pareja, condición de salud, alternativas reproductivas y comportamiento territorial o migrante (Outomuro, 2014, Beasley *et al*, 2013 y Chang *et al*, 2007). El tamaño corporal es otra de las variables estudiadas, generalmente en busca de dimorfismo, por lo que se conoce que en el caso de los anisópteros lo más común es el monomorfismo, mientras que los zigópteros muestran tendencia hacia machos grandes (Serrano-Meneses *et al*, en Córdoba-Aguilar, 2008).

Así mismo, algunos de estos rasgos han sido relacionados con aspectos de la historia de vida, fitnes, y éxito reproductivo de las especies (Sokolovska *et al*, 2000, Block y Stoks 2007, Hardersen, 2010, Johansson *et al*, 2005). Entre ellos, se ha encontrado que en *Lestes viridis* existen diferencias morfométricas entre machos que han copulado y aquellos que no, lo que sugiere selección sexual

hacia rasgos como menor tamaño, alta relación de masa en tórax y bajos niveles de asimetría fluctuante (De Block y Stoks, 2007), que pueden variar de acuerdo con las condiciones ambientales.

En lo concerniente al género *Perithemis*, la única referencia conocida sobre diferencias morfológicas en individuos de una misma especie es lo reportado por Ris (1930), quien realiza una revisión de este género entre las que se encuentran *P. lais* y *P. mooma*, comentando que la primera presenta sólo una pequeña variación de tamaño, mientras que en la segunda, existe una diferencia mucho más evidente restringida a los machos, por lo que propone la existencia de dos morfotipos. Sin embargo, ningún estudio se ha desarrollado sobre este aspecto o sus implicaciones a nivel reproductivo ya que las dos especies exhiben comportamiento territorial.

El presente capítulo se centró en determinar si existe relación entre las variables ambientales propias de cuerpos de agua ubicados en diferentes altitudes y vertientes de la cordillera oriental colombiana y la morfología de las alas de las poblaciones de *P. lais* y *P. mooma* que habitan dichos sistemas acuáticos.

## 2.1 Métodos

### *Variables ambientales*

Con el fin de establecer si existe relación entre las variables ambientales y la morfología de las especies *P. lais* y *P. mooma*, se seleccionaron 10 localidades ubicadas en las dos vertientes de la cordillera oriental de Colombia dentro de la latitud de Bogotá D.C. Se eligieron 18 cuerpos de agua (naturales y artificiales) en los que se encontró a las especies y que ocupan un gradiente altitudinal que va desde los 182 hasta los 383 m.s.n.m. en la vertiente oriental y desde los 324 hasta los 1324 m.s.n.m. en la vertiente Occidental (Tabla 2-1). Los sitios seleccionados se encuentran en los municipios de Cundinamarca, Meta y Tolima. En cada uno de los cuerpos de agua se midieron variables químicas, físicas y biológicas (Tabla 2-2) que se han relacionado con cambios en historia de vida y morfología de odonatos y otros macroinvertebrados.

**Tabla 2-1. Sitios en los que se realizó el muestreo.**

Vertiente Oriental			
Municipio	Abreviatura	Coordenadas	Altitud (m.s.n.m.)
Puerto López	Lavs	04°06'05.1"N072°57.5'57.6"W	182
Puerto López	Cmos	04°05'53.1"N072°56'38.4"W	180
Villavicencio	Ccor	04°04'25.3"N072°59'16.0"W	195
Villavicencio	Rcor	04°04'47.3"N073°27'42.0"W	337
Restrepo	Cos1	04°13'23.4"N073°29'31.4"W	379
Restrepo	Cos2	04°13'22.9"N073°29'32.9"W	383

Restrepo	Cos3	04°13'22.9"N073°29'32.9"W	383
<b>Vertiente Occidental</b>			
<b>Carmen de Apicalá</b>	Lgar	04°09'22.7"N074°42'53.0"W	324
<b>Carmen de Apicalá</b>	Lgav	04°10'02.2"N074°43'14.6"W	316
<b>Tocaima</b>	Toc2	04°27'16.4"N074°37'30.5"W	380
<b>Anapoima</b>	Cbm1	04°34'11.9"N074°32'43.0"W	621
<b>Anapoima</b>	Cbm2	04°34'10.6"N074°32'43.4"W	624
<b>Anapoima</b>	Vich	04°33'38.2"N074°31'08.9"W	756
<b>El colegio</b>	Lgju	04°36'54.6"N074°25'05.9"W	763
<b>La Mesa</b>	Maca	04°38'34.5"N074°27'01.5"W	1258
<b>Cachipay</b>	Samo	04°41'38.0"N074°26'18.4"W	1147
<b>Chinauta</b>	Chi1	04°18'45.2"N074°26'26.5"W	1324
<b>Chinauta</b>	Chi2	04°18'45.2"N074°26'26.5"W	1324

Se tomaron cuatro muestras a lo largo de un año, en las que se incluyeron los periodos de lluvia y sequía históricos de las regiones. Cada uno de los muestreos consistió en la búsqueda y captura de larvas (F0) y adultos de las dos especies. La búsqueda de larvas se hizo utilizando una red tipo D y un tamiz. Los individuos capturados fueron puestos en recipientes plásticos para su transporte y posterior cría en laboratorio con el fin de obtener imagos. Las condiciones de cría son explicadas en Casallas *et al*, (2012).

La colecta de adultos se hizo con una red entomológica. Los individuos capturados se procesaron según recomendaciones de Paulson (2011). Teniendo en cuenta que en un estudio desarrollado con *P. tenera*, Switzer (1997b), encontró que los machos marcados en un estanque no fueron hallados en otro dentro de un radio de 600 metros, se asumió que los individuos adultos de *P. mooma* y *P. lais* capturados en un cuerpo de agua determinado se desarrollaron en éste, con las siguientes excepciones en las que se unificó la muestra: Para *P. mooma* Cbm1-Cbm2, Cos1-Cos2, Lgar-Lgav y Chi1-Chi2. Para *P. lais* Cos2-Cos3, además para esta última especie, los individuos provenientes de Cmos y Ccor no fueron tenidos en cuenta para ningún análisis debido a la baja cantidad.

**Tabla 2-2. Variables ambientales medidas en cada sitio.**

<b>Variables químicas</b>	- Oxígeno disuelto
	- Nitritos
	- Turbidez
	- pH
	- Sólidos disueltos
	- Conductividad
<b>Variables Físicas</b>	- Área total del cuerpo de agua
	- Área del espejo de agua/vegetación emergente

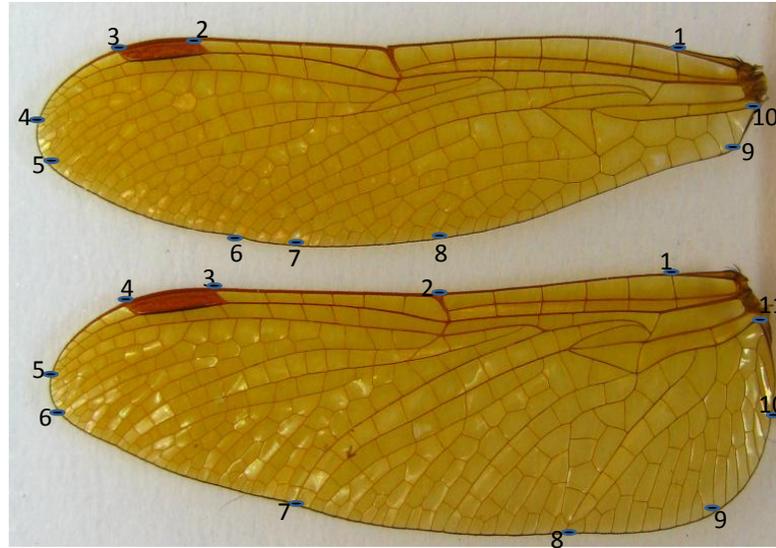
	- Transparencia
	- Sombra sobre el espejo de agua
	- Temperatura ambiente y del agua
<b>Variables Biológicas</b>	- Ancho y continuidad del cinturón de macrófitas
	- Uso del suelo
<b>Variables externas</b>	- Cobertura de plantas sobre el agua

La saturación de oxígeno, conductividad, pH y temperatura del agua fueron medidos con una sonda multiparámetro Hach. Los sólidos disueltos totales se calcularon según Marín *et al* (2002). El área total de cuerpo de agua se midió utilizando un GPS Garmin o mediante Google Earth. El área de espejo de agua y la continuidad del cinturón de macrófitas se estimó visualmente. El ancho del cinturón de macrófitas se midió en cinco puntos alrededor del cuerpo de agua, desde lo que también clasificó el uso del suelo (en las categorías: vegetación leñosa, pastizal, cultivos, sustrato expuesto y otro) en transectos de 30 metros alejándose del cuerpo de agua, para posteriormente construir un índice con valores de 0, cuando el 100% de todos los transectos era suelo expuesto y 5 cuando era vegetación leñosa continua. La cobertura de las plantas sobre el espejo de agua se estimó visualmente proyectando la sombra que ofrecería la vegetación a las 12m.

Posteriormente, se utilizaron análisis de componentes principales para establecer cual de los factores ambientales era el más variable, cluster con el fin de observar patrones de clasificación y Manovas para verificar si existían diferencias significativas entre los sitios.

#### *Análisis morfométrico*

Los adultos colectados y obtenidos a partir de la cría fueron utilizados para evaluar si existían cambios morfológicos en las alas de las dos especies por medio de morfometría geométrica (Bookstein 1991 y Rohlf *et al.* 1993). Para ello, se tomaron fotografías de las alas anteriores y posteriores izquierdas de todos los machos y posteriormente se marcaron 10 landmarks en las alas anteriores y 11 en las posteriores de las dos especies (Figura 2-1). Se utilizaron 99 individuos de *P. lais* y 206 de *P. mooma*. Las imágenes fueron procesadas con el paquete de programas TPS y Morpho J, con los que se digitalizaron los landmarks y se eliminaron los efectos de rotación y traslación de las imágenes por medio de la superimposición de procrustes (Rohlf *et al.* 1993).



**Figura 2-1. Ubicación de los landmarks en alas anteriores y posteriores de *P. mooma* y *P. lais***

Producto de este proceso, se generó una matriz del tamaño del centroide que fue explorada por medio de pruebas Anova de una vía en busca de diferencias significativas en el tamaño de las alas entre poblaciones. Cuando dichas diferencias fueron detectadas se utilizó un test de Tukey para establecer entre que poblaciones se daban.

Además se generó la matriz de partial warps (coordenadas de forma) de alas anteriores y posteriores que fue sometida en primer lugar a análisis de componentes principales y cluster en busca de patrones de variación y clasificación para cada especie. Posteriormente, con el fin de establecer la existencia de diferencias en la forma de las alas entre las poblaciones, se realizaron Manovas como test inicial y se recurrió al análisis de selección de variables para discriminar entre grupos (Varsedig), para comprobar si aquellas diferencias se mantenían. La prueba de Varsedig permite comparar conjuntos de datos en pares utilizando una prueba de Monte Carlo, que la hace muy robusta estadísticamente, por lo que resulta muy confiable.

Este método, además, permite observar el solapamiento de los grupos evaluados por medio de un gráfico de coordenadas polares en el que muestra las variables que más contribuyen a diferenciarlos (en este caso los partial warps). Así mismo, calcula la probabilidad de que un individuo del grupo A pueda pertenecer al grupo B y viceversa otorgando un valor P a cada una de estas situaciones, lo que permite determinar una separación real entre los grupos.

Por otra parte, se eligió una submuestra aleatoria de individuos de cada localidad con los cuales se estimó el área de alas anteriores y posteriores por medio del software Image J. Para *P. mooma* se utilizaron 122 individuos y para *P. lais* 62

con el fin contar con una medición precisa de esta variable a través del gradiente altitudinal.

Finalmente, se buscó relacionar las variables ambientales medidas en los cuerpos de agua con la forma y el tamaño de las alas de cada especie por medio de regresiones múltiples, en las que se evaluó la correlación entre los individuos de cada muestreo con las variables ambientales medidas en dicho periodo. En el caso de la forma, se utilizaron los componentes 1 y 2 del análisis del ACP realizado a los partial warps, para elaborar dichas correlaciones.

Además, dado que se consideró que los adultos capturados en un muestreo determinado estuvieron en fase larval durante el desarrollo del muestreo anterior, también se hicieron regresiones de la siguiente manera: adultos capturados en el muestreo 4 con variables ambientales medidas en muestreo 3, adultos capturados en muestreo 3 con variables ambientales medidas en muestreo 2 y así sucesivamente.

Las pruebas estadísticas fueron realizadas en RWizard 1.1, Past 2.16 y MorphoJ 1.06b.

## 2.2 Resultados

### *P. lais*

Los análisis de componentes principales y de cluster (Anexos 2-A y 2-B) de las variables fisicoquímicas, mostraron que la variación interna de cada cuerpo de agua es baja, por lo que existe solapamiento sólo entre dos de ellos (Lgar-Lgav) ubicados en el mismo municipio.

La varianza explicada por el primer eje fue de 48.89% asociado con el espejo de agua ocupado por macrófitas, sombra sobre el espejo de agua, pH y uso del suelo. El segundo eje aportó 16.98% influido por continuidad del cinturón de macrófitas, sombra sobre espejo de agua, espejo ocupado por macrófitas y pH, mientras que el tercer eje explicó 15.97%, con el ancho del cinturón de macrófitas y el uso del suelo como las variables más importantes. Los loadings se encuentran en el Anexo 2-C.

El Manova que comparó las variables ambientales de los sitios de colecta de *P. lais* mostró que existen diferencias significativas entre varios de estos (Wilks' lambda: 0.0005, F: 61.37,  $P < 0.001$ , Pillai trace: 2.057, F: 10.37,  $P < 0.001$ ). Los resultados del test de Tukey se muestran en la Tabla 2-3.

**Tabla 2-3. Resultados del test de Tukey entre sitios de colecta de *P. lais*.**

Sitio	Lavs	Rcor	Cos2	Lgar	Lgav
Lavs	0	<b>0.0006</b>	<b>0.0041</b>	<b>0.0028</b>	<b>0.0016</b>
Rcor		0	<b>0.0011</b>	<b>0.0307</b>	0.0762
Cos2			0	<b>&lt;0.001</b>	1.2421
Lgar				0	1.0000
Lgav					0

### Tamaño de las alas

Las pruebas de Anova mostraron que existen diferencias significativas entre las poblaciones de *P. lais* en alas anteriores ( $P=0.005$ ) y posteriores ( $P=0.0019$ ). Por su parte, el test de Tukey (Tabla 2-4) reveló que dichas diferencias se dan entre las poblaciones Cos2-Lavs y Lgav-Lavs en alas anteriores y Cos2-Lavs, Lgav-Lavs y Lgav-Lgar en las posteriores.

Tabla 2-4. Resultados test de Tukey utilizando el tamaño del centroide de alas anteriores y posteriores de *P. lais*

Alas anteriores					Alas posteriores						
	Lavs	Cos2	Lgar	Rcor	Lgav		Lavs	Cos2	Lgar	Lgav	Rcor
Lavs	-	<b>0.020</b>	0.3225	0.650	<b>0.012</b>	Lavs	-	<b>0.036</b>	0.91	<b>0.002</b>	0.481
Cos2		-	0.7457	0.410	0.999	Cos2		-	0.24	0.909	0.708
Lgar			-	0.983	0.644	Lgar			-	<b>0.034</b>	0.934
Rcor				-	0.317	Lgav				-	0.213
Lgav					-	Rcor					-

El tamaño de las alas aumenta con la altitud (Figura 2-2), sin embargo, esta relación sólo es significativa en las anteriores ( $P=0.0011$ ) y es muy baja ( $R^2=0.11$ ). Lo mismo ocurre con la temperatura ambiente, con la que presenta baja correlación ( $R^2=0.10$ ,  $P<0.001$ ). En el caso de las alas posteriores, el valor de la relación es baja y no significativa con la altitud ( $P=0.003$ ,  $R^2=0.08$ ) y la temperatura ambiente ( $R^2=0.02$ ,  $P=0.14$ ).

En promedio las alas anteriores miden  $0.58 \text{ cm}^2$ , mientras que las posteriores  $0.72 \text{ cm}^2$  y existe una diferencia del 8% entre los individuos de la altitud menor (182 m.s.n.m. Lavs) y mayor (383 m.s.n.m. Cos1).

Por su parte, las regresiones múltiples mostraron correlaciones significativas entre el tamaño y algunas de las variables ambientales en las alas anteriores y posteriores (Tabla 2-5). En dichas regresiones no se incluyó la altitud o temperatura ambiente, ya que la primera mostró baja relación en el modelo lineal, mientras que la segunda tuvo alta correlación con la temperatura del agua

( $R^2=0.69$  en alas anteriores y  $R^2=0.7$  en alas posteriores,  $P<0.001$  en los dos casos), por lo que sería redundante en el modelo múltiple.

**Tabla 2-5. Valores de regresión múltiple entre el tamaño del centroide y las variables ambientales en *P.lais*.**

Alas anteriores				Alas posteriores			
Variable	Valor P	Relación	R <sup>2</sup>	Variable	Valor P	Relación	R <sup>2</sup>
Continuidad del cinturón de macrófitas	<0.001	+	0.30	Continuidad del cinturón de macrófitas	<0.001	+	0.50
Nitritos	<0.001	-		Nitritos	<0.001	-	
Espejo de agua ocupado por macrófitas	0.031	-		Espejo de agua ocupado por macrófitas	<0.001	-	
pH	0.001	+		Temperatura del agua	0.006	-	
Saturación de oxígeno	0.001	-		Transparencia	0.010	+	
				Saturación de oxígeno	<0.001	-	

#### *Forma de las alas*

Las pruebas de Manova mostraron que existen diferencias significativas en alas anteriores entre algunas de las poblaciones (Wilks'lambda:0.177, F:3.845, P<0.001, Pillai trace: 1.22, F:3.18, P<0.001), al igual que para las posteriores (Wilks'lambda:0.132, F:3.809, P<0.001, Pillai trace: 1.47, F:3.45, P<0.001). Así mismo, se observó que la forma de las alas anteriores y posteriores de la población Lgar resultó ser diferente de todas las poblaciones de la vertiente oriental, mientras que Lgav sólo mostró diferencias con la población Rcor en las alas anteriores (Tabla 2-6).

Sin embargo, el análisis de cluster no muestra agrupaciones claras y lo mismo ocurre con el ACP donde todas las poblaciones aparecen solapadas (Anexos 2-D a 2-F), y cuyos dos primeros componentes explican el 60% de la variación de alas anteriores (PC1=44.73% y PC2=15.40%) y el 42% de las posteriores (PC1=24.62% y PC2=17.60%).

**Tabla 2-6. Resultados del test de Tukey para la forma de las alas de *P. lais*. Solo se muestran las poblaciones con diferencias significativas.**

Alas anteriores		Alas posteriores	
Sitios	Valor p	Sitios	Valor P
Lgar-Lavs	<0.001	Lgar-Lavs	<0.001

<b>Lgar-Cos2</b>	<0.001	<b>Lgar-Cos2</b>	<0.001
<b>Lgar-Rcor</b>	<0.001	<b>Lgar-Rcor</b>	0.059
<b>Lgav-Rcor</b>	0.034	<b>Cos2-Lavs</b>	0.033

Por su parte, las pruebas Varsedig refutaron los resultados del Manova, ya que para el primero no existen diferencias significativas entre las poblaciones evaluadas (Tabla 2-7), lo que concuerda con lo observado en el análisis de componentes principales y el de cluster, en los que se observa solapamiento entre las poblaciones

**Tabla 2-7. Resultados del Varsedig de alas anteriores y posteriores de *P. lais* (las comparaciones entre todas las poblaciones se encuentran en el Anexo 2-F)**

Alas anteriores		Alas posteriores	
Sitios	Valor P	Sitios	Valor P
<b>Lgav-Rcor</b>	0.37-0.48	<b>Cos2-Lavs</b>	0.47-0.16
<b>Lgar-Cos2</b>	0.2-0.41	<b>Lgar-Cos2</b>	0.48-0.29
<b>Lgar-Rcor</b>	0.52-0.44	<b>Lgar-Rcor</b>	0.2-0.37
<b>Lgar-Lavs</b>	0.4-0.38	<b>Lgar-Lavs</b>	0.16-0.41

Así mismo las regresiones lineales efectuadas entre los componentes 1 y 2 de la forma con el tamaño del centroide y altitud mostraron poca relación (Tabla 2-8).

**Tabla 2-8. Valores de las regresiones lineales utilizando los componentes de forma con altitud y tamaño de las alas en *P. lais* y *P. mooma*. Los valores en negrilla indican que la regresión no tuvo valores de normalidad.**

			Alas anteriores		Alas posteriores	
			Valor p	R <sup>2</sup>	Valor p	R <sup>2</sup>
<b><i>P. lais</i></b>	C1	Centroide	0.261	0.0113	0.428	0.0063
	C1	Altitud	0.65	0.004	<0.001	0.0089
	C2	Centroide	0.261	0.013	0.752	0.001
	C2	Altitud	0.84	0.004	0.832	0.002
<b><i>P. mooma</i></b>	C1	Centroide	0.07	<b>0.015</b>	0.001	0.055
	C1	Altitud	0.35	<b>0.01</b>	0.24	0.021
	C2	Centroide	0.0021	0.016	<0.001	0.075
	C2	Altitud	0.002	0.028	0.00048	0.015

Por su parte, la regresión múltiple de los componentes de forma mostró correlaciones significativas con algunas de las variables ambientales, sin embargo en todos los casos fueron bajas (Tabla 2-9).

**Tabla 2-9. Resultados de las regresiones múltiples entre los componentes de la forma de las alas anteriores y posteriores de *P. lais* y las variables ambientales.**

Componente	Alas anteriores			Alas posteriores		
	R <sup>2</sup>	Variables seleccionadas	Valor P	R <sup>2</sup>	Variables seleccionadas	Valor P
1	0.18	Turbidez	0.00012	0.446	Conductividad	<0.001
		Ancho cinturón macrófitas	0.0048		pH	0.023
					Temperatura agua	0.001
					Espejo ocupado por macrófitas	0.015
2	0.152	Turbidez	0.00014	0.135	pH	0.0014
		Continuidad cinturón macrófitas	0.049		Espejo ocupado por macrófitas	0.0093

Incluso al utilizar las variables ambientales del muestro anterior a aquel en que se capturaron a los individuos, el poder explicativo de los modelos de regresión múltiple fueron bajos (Tabla 2-10).

**Tabla 2-10. Resultados de las regresiones múltiples entre los componentes de la forma de las alas anteriores y posteriores de *P. lais* y variables ambientales del muestro inmediatamente anterior.**

Componente	Alas anteriores			Alas posteriores		
	R <sup>2</sup>	Variables seleccionadas	Valor P	R <sup>2</sup>	Variables seleccionadas	Valor P
1	0.11	Transparencia del agua	0.0047	0.13	Conductividad	0.015
		Espejo de agua libre	0.042		Transparencia del agua	0.028
2	0.32	Espejo de agua libre	0.0037	0.11	pH	0.061
		Continuidad cinturón macrófitas	<0.001		Turbidez	0.039

### *P. mooma*

Los análisis de componentes principales y cluster (Anexos 2-H y 2-I) mostraron un solapamiento entre sitios más pronunciado en *P. lais*, aunque incluidos aquellos cuerpos de agua para los que se unificó la muestra de individuos, por lo que es posible observar la cercanía fisicoquímica entre los cuerpos de agua de los que provienen los individuos que fueron mezclados para el análisis morfométrico. El porcentaje de varianza explicado por el primer eje fue 53% influido por continuidad del cinturón de macrófitas, espejo de agua libre y saturación de oxígeno, el segundo explicó el 19.87% y estuvo relacionado con el uso del suelo y el pH, mientras que el tercer componente explicó el 10.54% con la conductividad, el uso del suelo y el espejo de agua libre como las variables más importantes. Los loadings se muestran en el Anexo J.



Por su parte, el tamaño de las alas posteriores, presentó diferencias solo en 9 de las comparaciones siendo Lgar y Chi1 las poblaciones con mayor variación (Tabla 2-13).

**Tabla 2-13. Resultados test de Tukey utilizando el tamaño del centroide de alas posteriores de *P. mooma***

	Cos1	Toc2	Vich	Cbm1	Lgju	Maca	Samo	Chi1	Lgar
Cos1	-	<b>0.001613</b>	0.3733	0.99	0.8342	<b>0.03696</b>	0.5826	<b>6.18E-05</b>	0.9984
Toc2		-	0.6738	<b>0.04833</b>	0.2233	0.9948	0.4608	0.9981	<b>6.65E-02</b>
Vich			-	0.9315	0.9987	0.9899	1	0.2051	0.07179
Cbm1				-	0.9996	0.3719	0.9864	<b>0.00367</b>	0.7614
Lgju					-	0.7732	1	<b>0.03055</b>	0.3594
Maca						-	0.9435	0.8022	<b>0.002777</b>
Samo							-	0.09804	0.1581
Chi1								-	<b>1.12E-02</b>
Lgar									-

Las alas anteriores presentan más diferencias interpoblacionales que las posteriores (19 y 9 respectivamente). Además, se observó que las alas de la población Toc2 son más grandes que las de poblaciones ubicadas a altitudes similares y geográficamente cercanas como Lgar y Cbm1 (Figura 2-3), con las que además mostró diferencias significativas (Tablas 2-9 y 2-10).

El tamaño de las alas anteriores mostró una correlación importante con la altitud y la temperatura ambiente ( $R^2=0.46$ ,  $P<0.001$  y  $R^2=0.42$ ,  $P<0.001$ , respectivamente), mientras que en las posteriores, aunque significativa, fue baja ( $R^2=0.18$ ,  $P<0.001$  y  $R^2=0.15$ ,  $P<0.001$ , respectivamente).

Las regresiones múltiples mostraron relación con algunas variables (Tabla 2-14). Al igual que en *P.lais*, se excluyó a la temperatura ambiente y altitud del análisis debido a que están correlacionadas con la temperatura del agua ( $R^2=0.38$  P y  $R^2=0.30$ ,  $P<0.001$ ).

**Tabla 2-14. Resultados regresiones múltiples entre tamaño del centroide y variables ambientales en alas anteriores y posteriores en *P. mooma*.**

Alas anteriores				Alas posteriores			
Variable	Valor P	Relación	R <sup>2</sup>	Variable	Valor P	Relación	R <sup>2</sup>
Transparencia	<0.001	-		Transparencia	0.005	-	
Temperatura del agua	<0.001	-		Temperatura del agua	<0.001	-	
pH	<0.001	+		Nitritos	<0.001	+	
				pH	<0.001	+	

<b>Continuidad del cinturón de macrófitas</b>	<0.001	-	0.49	<b>Espejo ocupado por macrófitas</b>	<0.001	+	0.43
				<b>Uso del suelo</b>	0.027		

En el caso del área alar, se encontró que en promedio las anteriores miden 0.81cm<sup>2</sup> y las posteriores 1.02 cms<sup>2</sup>; al igual que en *P. lais* también se evidenció incremento en este valor congruente con la altitud, ya que las alas de los individuos capturados en altitudes menores (383 m.s.n.m. en Cos1) son aproximadamente 20% más pequeñas que las de los individuos en el extremo opuesto del gradiente altitudinal (1324 m.s.n.m. en Chi1).

*Forma de las alas*

Los Manovas mostraron diferencias entre poblaciones en alas anteriores (Wilks'lamdba:0.183, F:3.682,P<0.001, Pillai trace:1.408, F:3.363,P<0.001) siendo Cos1 (vertiente oriental), Maca, Chi1 y Cbm1 (vertiente occidental) las más disimiles (Tabla 2-12). Así mismo, las alas posteriores presentaron diferencias (Wilks'lamdba:0.1791, F:3.214,P<0.001, Pillai trace:1.427, F:2.948,P<0.001) en las mismas poblaciones (Tabla 2-15).

Sin embargo, al igual que en *P. lais*, el análisis de cluster no muestra agrupaciones claras, y se observa que la similaridad entre todos los individuos es muy alta (Anexo 2-K); lo mismo ocurre en el análisis de componentes principales (Anexo 2-L), en donde los dos primeros componentes de la forma explican el 64% de la variación (PC1=41.90% y PC2= 22.71%) de alas anteriores y 39.6% de las alas posteriores (PC1=21.80 y PC2=17.8). En los dos casos la forma de las alas (anteriores y posteriores) de las poblaciones se muestra solapada.

**Tabla 2-15. Resultados de test de Tukey para la forma de las alas entre poblaciones de *P. mooma*. Sólo se muestran las poblaciones con diferencias significativas.**

Alas anteriores		Alas posteriores	
Sitios	Valor p	Sitios	Valor P
<b>Cos1-Cbm1</b>	0.0013	<b>Cos1-Cbm1</b>	0.0295
<b>Cos1-Maca</b>	<0.001	<b>Cos1-Maca</b>	0.0050
<b>Cos1-Chi1</b>	<0.001	<b>Cos1-Chi1</b>	<0.001
<b>Maca-Cbm1</b>	<0.001	<b>Maca-Cbm1</b>	0.0036
<b>Maca-Lgju</b>	0.0015	<b>Maca-Lgju</b>	0.021
<b>Chi1-Cbm1</b>	<0.001	<b>Chi1-Cbm1</b>	<0.001
<b>Chi1-Lgju</b>	<0.001	<b>Chi1-Lgju</b>	<0.001
<b>Chi1-Lgar</b>	0.0136		

Los resultados del Varsedig, refutan los encontrados en el Manova, mostrando que dichas poblaciones no son estadísticamente diferentes (Tabla 2-16) y

refuerzan lo observado los análisis de componentes principales. De hecho, el Varsedig permitió establecer que no existen diferencias significativas para ninguna de las poblaciones evaluadas en el presente estudio (Anexo 2-M).

**Tabla 2-16. Resultado del Varsedig de alas anteriores y posteriores de *P. mooma* comparando los sitios de muestreo.**

Alas anteriores		Alas posteriores	
Sitios	Valor P	Sitios	Valor P
Cos1-Cbm1	0.31-0.5	Cos1-Cbm1	0.36-0.34
Cos1-Maca	0.42-0.25	Cos1-Maca	0.5-0.46
Cos1-Chi1	0.47-0.2	Cos1-Chi1	0.5-0.5
Lgju-Maca	0.36-0.48	Lgju-Maca	0.39-0.23
Lgju-Chi1	0.39-0.45	Lgju-Chi1	0.36-0.41
Cbm1-Maca	0.38-0.45	Cbm1-Maca	0.46-0.43
Cbm1-Chi1	0.48-0.42	Cbm1-Chi1	0.40-0.37

Las regresiones lineales realizadas con los componentes 1 y 2 del análisis de componentes principales con los valores del tamaño del centroide y altitud, mostraron valores muy bajos para las alas anteriores y posteriores (Tabla 2-8).

Al igual que en *P. lais*, todas las regresiones múltiples que trataban de correlacionar la forma de las alas y las variables ambientales (del muestreo correspondiente y el anterior) fueron significativas pero bajas (Tablas 2-17 y 2-18) los asteriscos indican que ninguna de las variables ambientales se correlacionó con la forma del ala.

**Tabla 2-17. Resultados de las regresiones múltiples entre los componentes de la forma de las alas anteriores y posteriores de *P. mooma* y las variables ambientales.**

Componente	R <sup>2</sup>	Alas anteriores		R <sup>2</sup>	Alas posteriores	
		Variables seleccionadas	Valor P		Variables seleccionadas	Valor P
1	0.049	pH	0.01	0.066	Transparencia del agua	0.004
		Sólidos disueltos	0.026			
		Ancho cinturón macrófitas	0.016			
2	*		*	0.1	Área total	0.027
					Temperatura ambiente	0.001
					Temperatura agua	0.033
					Nitritos	0.014

					Oxígeno disuelto	0.005
--	--	--	--	--	------------------	-------

**Tabla 2-18. Resultados de las regresiones múltiples entre los componentes de la forma de las alas anteriores y posteriores de *P. mooma* y las variables ambientales del muestro inmediatamente anterior.**

Componente	R <sup>2</sup>	Alas anteriores		R <sup>2</sup>	Alas posteriores	
		Variables seleccionadas	Valor P		Variables seleccionadas	Valor P
1	*	*	*	0.093	Temperatura del agua	0.0001
					Ancho cinturón de macrófitas	0.0018
2	0.058	Sólidos disueltos	0.0026	0.12	Área total cuerpo de agua	0.019
		Sombra sobre espejo de agua	0.0058		Ancho cinturón macrófitas	0.018
		Uso del suelo	0.020		Oxígeno disuelto	0.0017
					Uso del suelo	0.0031

### 2.3 Discusión

La capacidad de un genotipo de exhibir diferentes fenotipos en ambientes variados es conocida como plasticidad fenotípica y en todos los casos está relacionada con la fisiología, pero puede manifestarse como cambios en bioquímica, historia de vida, comportamiento y morfología de los organismos (Whitman y Agrawal en Whitman y Ananthakrishnan, 2009). Respecto a los insectos, se ha reportado que la forma y tamaño de las alas responden a variaciones ambientales de maneras complejas, que pueden afectar la expresión del genoma (Talloen *et al.* 2009, Dinca *et al.* 2011), haciendo parte de una respuesta adaptativa (Thomas & Barker, 1993 y Bitner-Mathe & Klaczko, 1999), lo que permite hacer análisis en torno a rasgos morfológicos de estas estructuras a nivel de especies o subespecies (Bai, 2015).

Teniendo en cuenta que los MANOVAs mostraron diferencias significativas entre varios de los cuerpos de agua de los cuales provenían los individuos de *P. lais* y *P. mooma*, se esperaba que el tamaño y la forma de las alas mostraran una variación análoga, lo que indicaría correspondencia entre las variables ambientales y la morfología de esta estructura. Sin embargo, los resultados que serán discutidos a continuación respaldan una baja relación entre estos dos grupos de variables.

#### *Tamaño de las alas*

Aunque no se conocen investigaciones en las que se evalúe el tamaño de los odonatos a través de un gradiente altitudinal, estudios análogos realizados a lo

largo de la distribución latitudinal de algunas especies sugieren correlaciones positivas, aunque no significativas con el tamaño de las alas como en *Coenagrion puella*, *Pyrrhosoma nymphula* (Hassall *et al.* 2008) y *Calopteryx splendens* (Sadeghi y Dumont, 2014), en donde este cambio es atribuido principalmente a la temperatura.

En el caso de *P. lais*, las diferencias significativas en alas anteriores y posteriores se presentaron entre la población de menor altitud y mayor temperatura (Lavs 182m.s.n.m.) con aquellas del extremo superior y temperaturas inferiores (Cos2 382 m.s.n.m. y Lgav 316 m.s.n.m.) Por otra parte, en los casos en los que no existen diferencias estadísticas (Lavs-Lgar, Rcor-Cos2), se observa un claro incremento en el tamaño de las alas a medida que aumenta la altitud y decrece la temperatura.

En *P. mooma*, se presenta el mismo patrón descrito para *P. lais* en los dos pares de alas, aunque es más claro. Así mismo, las regresiones lineales que correlacionan el tamaño con altitud y temperatura muestran valores más elevados que en la otra especie, presumiblemente debido a que el modelo contaba con un mayor número de poblaciones en un rango altitudinal más amplio.

Esta relación también ha sido observada en otros grupos de insectos, como *Culex theileri* con individuos más grandes en altitudes mayores (Demirci *et al.* 2012) y *Pieris rapae* donde el tamaño de las alas es mayor en poblaciones de áreas montañosas, que en las de planicies bajas (Bai *et al.* 2015).

Por otra parte, la correlación encontrada entre densidad del aire y tamaño de las alas se explica teniendo en cuenta que la primera disminuye a medida que se incrementa la altitud. Por ello, se espera aumento en el tamaño de las alas ya que la cantidad de empuje generado por el aleteo tiene relación positiva con el área de las mismas (Unwin & Corbet 1984, Dudley 2000, Frazier *et al.* 2008 y Bhan, *et al.* 2014).

Considerando los patrones encontrados al evaluar el tamaño de las alas y de acuerdo con Bhan *et al.* (2014) y Whitman & Agrawal (en Whitman & Ananthakrishnan, 2009), se propone que dicha variación es resultado de la plasticidad fenotípica, en este caso mediada principalmente por la temperatura, dado que se ha mostrado que existe correspondencia entre el tamaño de esta estructura y el crecimiento en la fase larval en los insectos (Vargas 2010).

Según Vargas (2010), las temperaturas altas tienden a acelerar el desarrollo en insectos, reduciendo el tiempo que les toma llegar a la adultez, lo que no puede ser compensado por la tasa de crecimiento generándose individuos adultos más pequeños (Harrison *et al.* 2012, Cortese *et al.* 2002). Las correlaciones encontradas por las regresiones múltiples apoyan este argumento, ya que para las dos especies, la temperatura del agua muestra una relación negativa con el tamaño de las alas (Tablas 2-4 y 2-13), lo que implica que las poblaciones con

alas de menor tamaño fueron encontradas en sitios con temperatura más elevada.

El modelo múltiple también mostró alta correlación del tamaño alar con variables asociadas al estado trófico de los cuerpos de agua (Tablas 2-4 y 2-13). Aunque se resalta que en cuatro de estas variables (nitritos, transparencia, espejo ocupado por macrófitas y continuidad del cinturón de macrófitas) la relación es opuesta para las dos especies. Esto puede deberse a las tolerancias que *P. lais* y *P. mooma* muestran a cada uno de estos factores, que como se explicó en el capítulo 1 son disímiles para algunas de las variables aquí exploradas.

El tamaño de las alas de los individuos de Toc2 (superior al de poblaciones ubicadas a la misma altitud), puede ser explicado teniendo en cuenta las variables seleccionadas en la regresión múltiple (Tabla 2-13), ya que al comparar los valores de algunas de éstas de sitios cercanos (Lgar, Lgav, Cbm1, Cbm2), aquellas relacionadas negativamente con el tamaño de las alas (temperatura y transparencia del agua) muestran valores inferiores en Toc2, mientras lo contrario ocurre con las que afectan positivamente el tamaño (espejo de agua ocupado por macrófitas) que es mayor en Toc2 (Tabla 2-13). Por lo anterior, se piensa que en el caso de la población Toc2 el tamaño de las alas, es afectado en mayor medida por variables locales en lugar de las regionales como en las demás poblaciones.

#### *Forma de las alas y variables ambientales*

Teniendo en cuenta que el test de Monte Carlo no encontró diferencias significativas en la forma de las alas anteriores o posteriores entre las poblaciones, que los análisis de cluster, ACP y coordenadas polares muestran que no existe un patrón claro de organización, además, que las formas consenso de cada población (Anexos 2-N a 2-Q) no presentan diferencias apreciables y considerando que en ocasiones las pruebas Manova tienden a maximizar las diferencias de medias entre grupos (Bertacchi, 2012), se determinó que no existe variación interpoblacional substancial en la forma de las alas.

Así mismo, por medio de las regresiones lineales, se pudo establecer que la forma tiene una relación muy baja con el tamaño en las alas anteriores y posteriores de *P. lais* y *P. mooma*, contrario a lo reportado para varias especies del género *Calopteryx* y *Trithemis* (Outomuro y Johansson, 2011, Outomuro *et al.* 2012 y Outomuro *et al.* 2013), en las que estas dos variables muestran una relación alta.

De igual manera, la relación entre la forma de alas anteriores y posteriores en cada una de las especies es baja y no significativa ( $R^2=0.00043$ ,  $p= 0.77$  en *P. mooma* y  $R^2=0.0099$ ,  $p= 0.35$  en *P. lais*), mientras que, como se explicó antes, el tamaño sí muestra fuerte correlación. Estos resultados son respaldados por Outomuro (2013), quien afirma que el tamaño y forma de estas estructuras funcionan como componentes independientes y por Santos *et al.* (2004), quienes

encontraron que la forma y el tamaño de las alas tienen propiedades genéticas diferentes y por ello respuestas disímiles a los factores ambientales en *Drosophila subobscura*.

Dado que se observó un patrón claro de diferenciación entre los cuerpos de agua al considerar las variables ambientales, y que se ha encontrado relación directa de dichas variables con la morfología de algunas especies de odonatos (Chang, 2007 y Outomuro, *et al.* 2013), se esperaba que para *P. lais* y *P. mooma* la forma de las alas mostrara un comportamiento similar (baja variabilidad interna y diferenciación entre las poblaciones), sin embargo, debido a que este rasgo no varía en el mismo sentido que los parámetros ambientales, se piensa que no están estrechamente ligados.

Esta afirmación se soporta teniendo en cuenta que todos los modelos estimados por las regresiones múltiples (incluidos aquellos en los que se utilizaron variables ambientales de muestreos cruzados), son poco explicativos con correlaciones bajas o completa ausencia de estas, como ocurre con el componente 1 de forma en las alas anteriores de *P. mooma*.

En el caso de *P. mooma*, las regresiones mostraron valores bajos ( $R^2=0.13$ ). Para el componente 1 de la forma con las variables ambientales cruzadas (muestreo inmediatamente anterior) y el componente 2 con las variables ambientales del muestreo correspondiente (variables ambientales tomadas en la misma época en que se capturó a los individuos) el modelo no encontró correlación con ninguna de ellas. Mientras que para *P. lais* los valores de las regresiones fueron sólo un poco más altos.

Las variables asociadas con *P. lais*, fueron la vegetación macrófita y factores fisicoquímicos del agua (turbidez, conductividad y pH) y para *P. mooma* los sólidos disueltos y el pH, así como ancho del cinturón de macrófitas, uso del suelo y la sombra sobre el espejo de agua. Cabe anotar que estos factores se han ligado principalmente con la diversidad y composición de las comunidades de odonatos (Mabry y Dettman, 2010, Buchwald, 1992, Samways y Sharratt, 2009, Sformo y Doak, 2006, Hofmann y Mason, 2005) y no con su morfología.

Sin embargo, procesos ligados al intercambio de gases en los Anisópteros podrían dar luces para entender dicha relación. Dado que el recto de los anisópteros tiene un papel importante en la regulación osmótica, debido al contacto directo del epitelio que lo recubre y los iones disueltos en el agua donde se desarrollan las larvas (Corbet, 2004), es posible que exista una influencia de dichos elementos sobre el metabolismo y la fisiología de los individuos que pueda evidenciarse en la forma de sus alas. Una situación análoga podría ser la relación existente entre la exposición a fumigantes y valores elevados de asimetría fluctuante durante la fase larval encontrada por Chang *et al.* (2007), cuyos resultados muestran que diferentes concentraciones de pesticidas producen efectos significativos en la estabilidad del desarrollo de algunos caracteres.

No obstante, teniendo en cuenta que la variabilidad recogida por los componentes de la forma es baja (< 25 % en componente 1 en alas anteriores y posteriores de las dos especies y <45% en alas posteriores) y que, de dicho porcentaje las regresiones múltiples explican sólo el 10% de variación en *P. mooma* y un máximo del 40% (alas posteriores) en *P. lais*, se considera que para estas dos especies la relación entre las variables ambientales con la forma es débil y difusa.

Resultados similares fueron encontrados por Outomuro *et al.* (2013), para 32 especies del género *Trithemis* (Odonata), que no muestran variación significativa en la forma de las alas cuando se comparan aquellas que habitan cuerpos de agua lóticos con las que lo hacen en lénticos, aunque las diferencias en las variables ambientales entre dichos sistemas son evidentes.

Otro argumento que puede tenerse en cuenta es para explicar los resultados encontrados en la presente investigación es el considerado por Jeratthitikul *et al.* (2014), quienes encontraron que en *Tongeia fischeri* (Lepidoptera) la venación interna del ala juega un papel más importante que la forma general en la diferenciación interpoblacional; conclusiones que también fueron obtenidas por Guerra *et al.* (1997) y Pezzoli (1996) con *D. melanogaster*. Así mismo, Jeratthitikul *et al.* (2014) aseguran que el grado de variación observado en una especie o población depende de la estructura y el sexo examinado. Es decir, que aunque la forma general de las alas de *P. lais* y *P. mooma* no muestra diferencias interpoblacionales, observaciones centradas en la venación alar u otra estructura podrían hacerlo, sin embargo, esto deberá ponerse a prueba en estudios posteriores.

Adicionalmente, Outomuro *et al.* (2013) encuentran cambios apreciables en la forma de las alas de odonatos, cuando se analizan a escalas mayores (paisaje), pero en el caso de *P. mooma* y *P. lais*, no se presenta esta situación, aún cuando las poblaciones muestreadas provienen de cuerpos de agua inmersos en paisajes disímiles como los que se dan entre las dos vertientes de la cordillera oriental, lo que permite pensar que la forma, a diferencia del tamaño de las alas en para *P. mooma* y *P. lais* no está sujeta a plasticidad fenotípica.

Esta situación posiblemente se deba a que la plasticidad fenotípica sólo es favorecida cuando produce un fitness más elevado que una estrategia fija a través de los ambientes (Whitman y Agrawal en Whitman y Ananthkrishnan, 2009), como aparentemente es el caso de *P. mooma* y *P. lais*.

Por otra parte, Johansson *et al.* (2009) y Outomuro *et al.* (2013), propusieron que a nivel interespecífico la selección natural y sexual actúan de manera independiente sobre la forma de alas anteriores y posteriores en odonatos, sin embargo, en el caso de *P. mooma* y *P. lais*, no se presentó dicho patrón, ya que incluso al considerar los resultados de los Manovas, las diferencias interpoblacionales fueron las mismas en la mayoría de los casos para las alas anteriores y posteriores.

Este resultado llama la atención, ya que se ha planteado que en odonatos territoriales, como las especies aquí estudiadas, la forma de las alas posteriores evoluciona más rápido que en las anteriores (Outomuro, 2014 y Outomuro 2012), aunque estos hallazgos han sido reportados sólo en zygópteros. Por esta razón, los resultados de la presente investigación sirven como evidencia inicial de que otros factores (diferentes a la selección sexual), pueden afectar la morfología de las alas en Anisópteros.

Tal vez uno de los argumentos más citados para explicar la variación interpoblacional e interespecífica es el aislamiento relacionado con la fragmentación del hábitat, la diferenciación climática, barreras geográficas (Jeratthitikul *et al.* 2014 y Bai *et al.* 2015) y capacidad de dispersión (García *et al.* 2008), por ello, teniendo en cuenta las investigaciones antes citadas y los resultados aquí presentados, se plantean dos argumentos que explicarían la ausencia de diferencias interpopulacionales en la forma de las alas de *P. lais* y *P. mooma*.

El primero de ellos, es que dicho rasgo morfológico es conservativo a lo largo de su distribución, como se ha reportado para *Calopteryx virgo meridionalis* (Eroukhmanoff & Svensson, 2008), así mismo, es posible que la forma general de las alas sea un rasgo conservativo poco variable a nivel específico (Jeratthitikul *et al.* 2014) y que puedan existir diferencias al examinar la venación o zonas específicas de las alas. Por estos motivos, se ha planteado que en el caso de los odonatos se necesitaría una presión fuerte sobre la forma de las alas, como la selección sexual, para modificarlas (Outomuro y Johansson, 2011).

El segundo argumento, se relaciona con el flujo génico entre las poblaciones que es posibilitado por la capacidad de dispersión de los insectos (Bhan, 2014 & Marden, 1989). Aunque en un estudio de captura-marcaje-captura, Switzer (2006) reporta que los machos de *P. tenera* capturados en un estanque determinado no fueron observados en otros en un radio de 600 m, es posible que las hembras del género, que solo son vistas en los cuerpos de agua en busca de cópula y oviposición (Switzer, 2000 y pers. Obs.), tengan un papel importante en la dispersión de la especie y en su estructura genética poblacional.

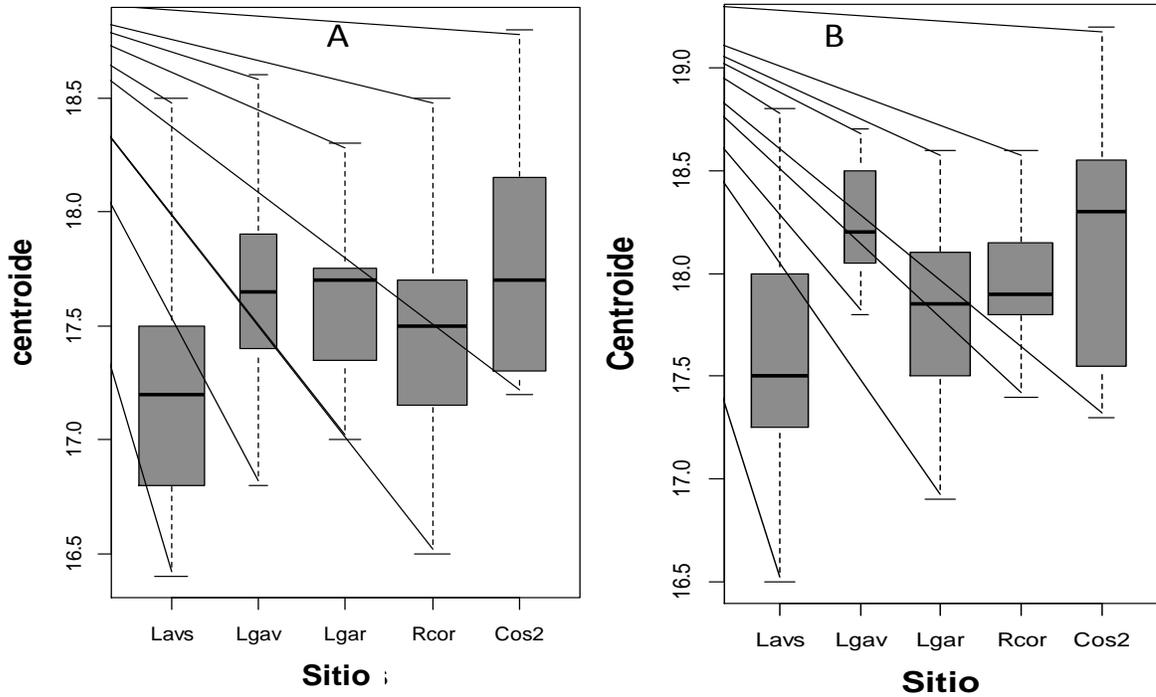
Entre las observaciones que apoyan esta propuesta está el hecho que, la región media posterior de las alas anteriores y posteriores en las hembras de *P. mooma* son un poco más anchas que en los machos (pers. Obs., Figura 4) y se ha propuesto que el aumento en esta región del ala estaría relacionado con desplazamientos largos ya que disminuye el arrastre (Johansson *et al.* 2009) y aumenta el empuje de cada aleteo (Bhan, 2014), en este mismo sentido, Hankin 1921 (en Johansson 2009), propone que una expansión en la parte posterior del ala de los odonatos estaría relacionado con la habilidad de planear, lo que Corbet (2004) reconoce como un rasgo adaptativo de las especies migratorias.

Esta información concuerda con lo reportado por Ware *et al.* (2007), quienes encuentran que *P. tenera* (similar en tamaño y hábitos a *P. mooma*) y *P. lais* son filogenéticamente cercanas a *Pantala flavescens* una reconocida especie migratoria. Por ello, se propone que las hembras de las dos especies posibilitan el intercambio genético entre poblaciones lo que ocasiona falta de aislamiento reproductivo entre estas, generando así la homogeneidad encontrada por el presente estudio en las alas de las dos especie.

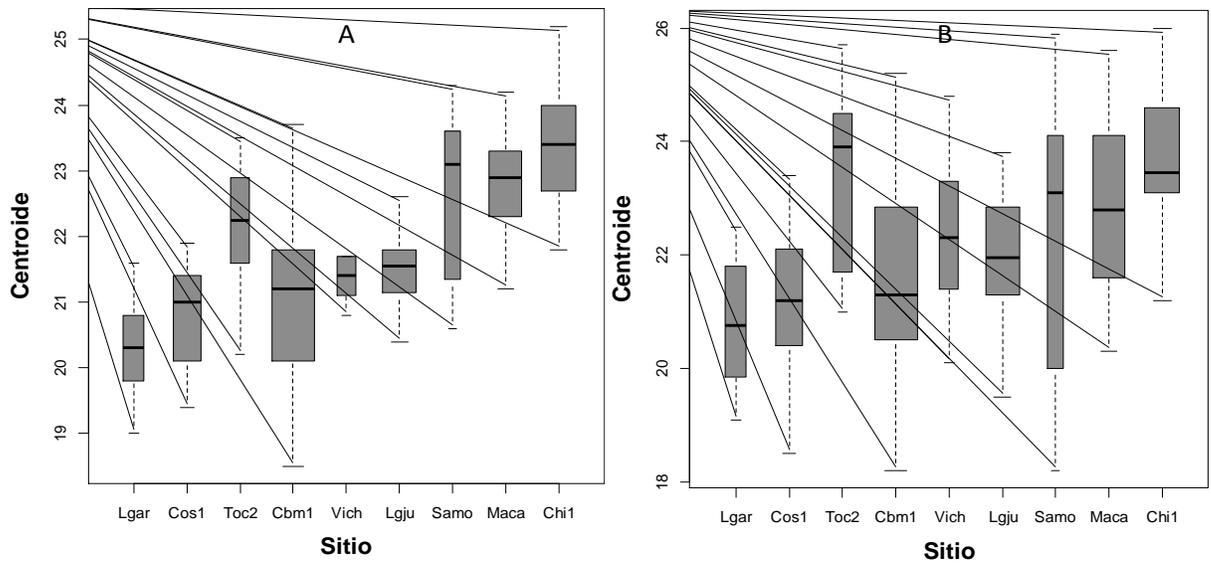
## 2.4 Conclusiones

- La forma de las alas de *P. lais* y *P. mooma* no responde de forma evidente a los estímulos producidos por los factores ambientales de los cuerpos de agua en donde se desarrollan los individuos.
- Aunque *P. lais* y *P. mooma* muestran una marcada plasticidad fenotípica relacionada con el tamaño, no lo hacen en la forma del ala, sugiriendo que factores relacionados con la selección sexual, la historia evolutiva o el flujo genético pueden ser los responsables del conservatismo en dicho rasgo.
- Se debe tener precaución al utilizar estructuras secundarias (alas, patas, tórax) como proxy de otras, tales como el tamaño total de un individuo, ya que como se explicó, las alas anteriores y posteriores de *P. lais* y *P. mooma* siguen patrones de variación diferentes, por lo que argumentar en torno a una u otra podría generar resultados diferentes.
- Los resultados de la presente investigación resaltan la importancia de la implementación de diferentes técnicas estadísticas a la hora de analizar variables biológicas, ya que el uso de un único método puede conducir a interpretaciones erróneas o sesgadas.

**Figuras**



**Figura 2-2. Tamaño del centroide de *P. lais*. Las poblaciones se encuentran ordenadas de acuerdo a la altitud. A. Alas anteriores. B. Alas posteriores.**



**Figura 2-3. Tamaño del centroide de *P. mooma*. Las poblaciones se encuentran ordenadas de acuerdo a la altitud A. Alas anteriores. B. Alas posteriores.**

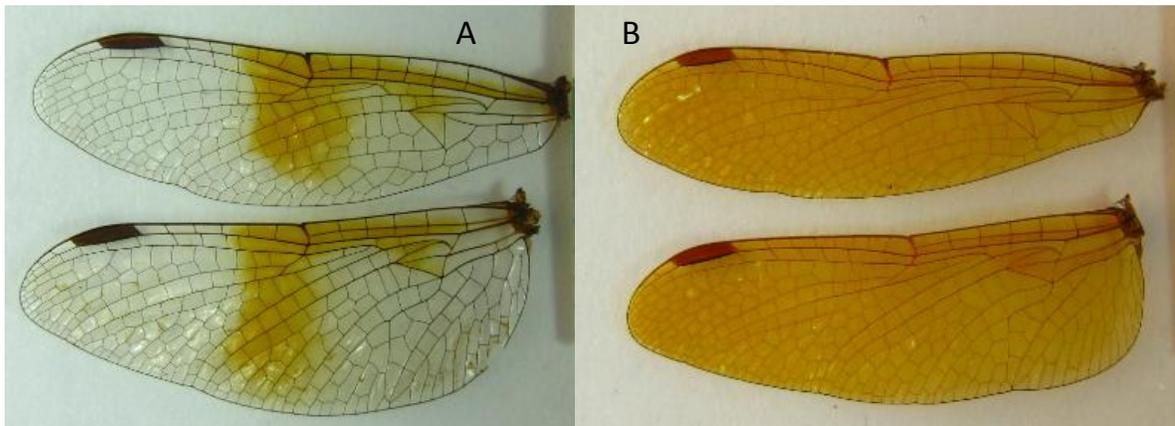


Figura 2-4. Alas de *Perithemis mooma*. A. Hembra. B. Macho.

## Referencias

- Bai, Y., Ma, L. Bin, Xu, S., & Wang, G. (2015). A geometric morphometric study of the wing shapes of *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) from the Qinling Mountains and adjacent regions: An environmental and distance-based consideration, *98*(1).
- Balzan, M. V. (2012). Associations of dragonflies (Odonata) to habitat variables within the Maltese Islands: A spatio-temporal approach. *Journal of Insect Science*, *12* (87), 1–18.
- Beasley, D. A. E., Bonisoli-Alquati, A., & Mousseau, T. A. (2013). The use of fluctuating asymmetry as a measure of environmentally induced developmental instability: A meta-analysis. *Ecological Indicators*, *30*, 218–226.
- Bertacchi, C. Introduction to Multivariate Analysis. 2012. University of Lund.
- Bhan, V., Parkash, R., & Aggarwal, D. A. U. D. (2014). Effects of body-size variation on flight-related traits in latitudinal populations of *Drosophila melanogaster*, *Journal of Genetics*. *93*(1).
- Bitner-Mathé, B. & Klaczko, L.B. 1999a. Heritability, phenotypic and genetic correlations of size and shape of *Drosophila mediopunctata* wings. *Heredity* *83*: 688–696.
- Block, M. D. E., & Stoks, R. (2007). Flight-related body morphology shapes mating success in a damselfly, *74*, 1093–1098.
- Bookstein, F.L. 1991. Morphometric Tools for Landmark Data. Cambridge University Press.
- Bried, J. y G. Ervin. 2007. Intraespecific models and spatiotemporal context of size-mass relationships in adult dragonflies. *Journal of the North American Benthological Society* *26*: 681-693.
- Bried, J., Bennett, L y Ervin, G. 2005. Live mass and length-mass allometry of adult odonates collected in east-central Mississippi, United States. *Odonatologica* *34*:111-122.
- Buchwald R. 1992. Vegetation and dragonfly fauna – characteristics and examples of biocenological field studies. *Vegetatio* *101*:99–107
- Carreira, V. P., Soto, I. M., Hasson, E., & Fanara, J. J. (2006). Patterns of variation in wing morphology in the cactophilic *Drosophila buzzatii* and its sibling *D. koepferae*. *Journal of evolutionary biology*, *19*(4), 1275–82.

Casallas-Mancipe, A., Rache-rodríguez, L. and Rincón-Hernández, M. 2012. Postembryonic development of *Ischnura chingaza* Realpe under captivity conditions (Zygoptera:Coenagrionidae). *Odonatologica* 41 (4):327-335.

Chang, X., Zhai, B., Liu, X., & Wang, M. (2007). Effects of temperature stress and pesticide exposure on fluctuating asymmetry and mortality of *Coperla annulata* (Selys) (Odonata: Zygoptera) larvae. *Ecotoxicology and environmental safety*, 67(1), 120–127.

Corbet, P.2004. Dragonflies. Behavior and Ecology of Odonata. Cornell University Press.

Córdoba-Aguilar, A. 2008. Dragonflies and damselflies Model organisms for ecological and evolutionary research. Oxford University Press.

Cortese, M., Norry, F.M., Piccinali, R. & Hasson, E. 2002. Direct and correlated responses to selection on wing length and developmental time in *Drosophila buzzatii*. *Evolution* 56: 2541– 2547.

De Marco, P. y Vital, M.V.C. 2008. Ecology of *Tigriagrion aurantinigrum* Calvert in response to variations in environmental conditions (Zygoptera:Coenagrionidae). *Odonatologica* 37 (1):1-11.

Demirci, B., Lee, Y., Lanzaro, G. C., & Alten, B. (2011). Altitudinal genetic and morphometric variation among populations of *Culex theileri* Theobald (Diptera: Culicidae) from northeastern Turkey, 37(1), 197–210.

Dinca, V. & Dapporto L, Vila R. 2011. A combined genetic-morphometric analysis unravels the complex biogeographical history of *Polyommatus icarus* and *Polyommatus scelina* common blue butterflies. *Molecular Ecology* 20(18): 3921-3935.

Dingemans, N. y Kalkman, V. 2008. Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands. *Ecological Entomology*, 33:394-402.

Dolný, A., Bárta, D., Lhota, S., & Drozd, P. (2011). Dragonflies (Odonata) in the Bornean rain forest as indicators of changes in biodiversity resulting from forest modification and destruction. *East*, (24), 63–86.

Dudley R. 2000 The biomechanics of insect flight: form, function, evolution. Princeton University Press, Princeton, USA.

Eason, P. K., & Switzer, P. V. (2006). Spatial Learning in Dragonflies. *International journal of Comparative Psychology*, 19, 268–282.

- Eroukhmanoff F, Svensson EI. 2008. Phenotypic integration and conserved covariance structure in calopterygid damselflies. *Journal of Evolutionary Biology* 21: 514–526.
- Esquivel, C. 2006. Libélulas de Mesoamerica y el Caribe. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO), Costa Rica.
- Fernández Iriarte, P.E. & Hasson, E. 2000. The role of antagonistic pleiotropy and different cactus host in the maintenance of the inversion polymorphism in *Drosophila buzzatii*. *Evolution* 54: 743–748.
- Frazier M. R., Harrison J. F., Kirkton S.D. and Roberts S.P. 2008. Cold rearing improves cold-flight performance in *Drosophila* via changes in wing morphology. *Journal Exp. Biol.* 211, 2116–2122.
- Guerra, D., Pezzoli, M. C., Giorgi, G., Garoia, F. and Cavicchi, S. 1997. Developmental constraints in the *Drosophila* wing. *Heredity*, 79, 564–571.
- Gyulavári, A., Therry, L., Dévai, G., & Stoks, R. (2014). Sexual selection on flight endurance, flight-related morphology and physiology in a scrambling damselfly. *Evol Ecol*, 28, 639–654.
- Hankin EH. 1921. The soaring flight of dragonflies. *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society* 20: 460–465. En Johansson, F., Söderquist, M., & Bokma, F. (2009). Insect wing shape evolution: independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97, 362–372.
- Hardersen, S. (2008). Dragonfly (Odonata) communities at three lotic sites with different hydrological characteristics. *Italian Journal of Zoology*, 75(3), 271–283.
- Harrison, J., woods, A. & Roberts, S. 2012 *Ecological and environmental physiology of insects*. Oxford university Press.
- Hassall, C. H., Thompson, D. A. J., & Harvey, I. A. N. F. (2008). Latitudinal variation in morphology in two sympatric damselfly species with contrasting range dynamics (Odonata: Coenagrionidae). *Evolution*, 62(5), 939–944.
- Hofmann, T. A. & C. F. Mason, 2005. Habitat characteristics and the distribution of Odonata in a lowland river catchment in eastern England. *Hydrobiologia* 539: 137–147.
- Honkanen, M., Sorjanen, A., & Mönkkönen, M. (2011). Deconstructing responses of dragonfly species richness to area, nutrients, water plant diversity and forestry. *Oecologia*, 166, 457–467.

Jeratthitikul, E., Yago, M., & Hikida, T. (2014). Sexual dimorphism and intraspecific variation in wing size and shape of *Tongeia fischeri* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomological Science*, 17(3), 342–353.

Johansson, F., Crowley, P. H., & Brodin, T. (2005). Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies ( Odonata ), 86, 507–513.

Johansson, F., Söderquist, M., & Bokma, F. (2009). Insect wing shape evolution : independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97, 362–372.

Mabry, C., y Dettman, C. 2010. Odonata richness and abundance in relation to vegetation structure in restored and native wetlands of the Prairie Pothole region, USA. *Ecological Restoration*. 28:4

Marco, P. De, Latini, A. O., & Reis, A. P. (1999). Environmental determination of dragon y assemblage in aquaculture ponds. *Aquaculture Research*, 30, 357–364.

Marden J. H. 1989 Body building dragonflies: costs and benefits of maximizing flight muscle. *Physiol. Zool.* 62, 505–521

Marin, G., Aragón, R. and Gómez, B. 2002. Análisis químico de suelos y aguas. Manual de laboratorio. Editorial Universidad politécnica de Valencia, Valencia España.

Moum, S.E y Baker, R.L. 1990. Coloure change and substrate selection in larval *Ischnura verticalis* (Coenagrionidae:Odonata) *CJZ* 68:221-224.

Naraoka, H. (1987). Studies on the ecology of *Cercion sieboldii* (Coenagrionidae:Odonata) in Aomori Prefecture, northern Japan *New Entomol.* 39:6-12.

Orr, A.G. 1994. Life stories and ecology of Odonata breeding in phytotelmata in Bornean rainforest. *Odonatologica* 23:365-377.

Outomuro, D., & Johansson, F. (2011). The effects of latitude , body size , and sexual selection on wing shape in a damselfly. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102, 263–274.

Outomuro, D., Adams, D. C., & Johansson, F. (2013). Wing shape allometry and aerodynamics in calopterygid damselflies: a comparative approach. *BMC Evolutionary Biology*, 13(118).

Outomuro, D., Rodríguez-martínez, S., Karlsson, A., & Johansson, F. (2014). Male wing shape differs between condition-dependent alternative reproductive tactics in territorial damselflies. *Animal Behaviour*, 91, 1–7.

Outomuro, D.; Bokma, F.; Johansson, F. (2012): Hind wing shape evolves faster than front wing shape in *Calopteryx* damselflies. *Evolutionary Biology* 39(1): 116-125.

Paulson, D. 2011. Dragonflies and damselflies of the east. Princeton field guides. Princeton University press.

Pezzoli, M. C., Guerra, D., Giorgi, G., & Cavicchi, S. (1997). Developmental constraints and wing shape variation in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, 79(July 1996), 572–577.

Ris, F. 1930. A revision of the Libellulinae Genus *Perithemis* (Odonata). University of Michigan Museum of zoology. Miscellaneous Publications No. 21.

Rohlf, F.J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In: L.F. Marcus, E. Bello, and A. Garcia-Valdecasas (eds.). Contributions to Morphometrics. Madrid, Museu Nacional de Ciencias Naturales.

Sabo, J., Bastow, J. y Power, M. 2002. Length-mass relationships for adult aquatic and terrestrial invertebrates in a California watershed. *Journal of the North American Benthological Society* 21:336:343.

Sadeghi, S., & Dumont, H. J. (2014). Variation in the shape of the wings and taxonomy of Eurasian populations of the *Calopteryx splendens* complex (Odonata: Calopterygidae). *European Journal of Entomology*, 111(4), 575–583.

Sahlén, G., Haase, S., & Suhling, F. (2008). Morphology of dragonfly larvae along a habitat gradient: interactions with feeding behaviour and growth (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology*, 11(2), 225–240.

Samways, M.J. & Sharratt, N.J. (2009). Recovery of endemic dragonflies after removal of invasive alien trees. *Conservation Biology*, 24, 267–277.

Santos, M., Iriarte, P. F., Céspedes, W., Balanyà, J., Fontdevila, a, & Serra, L. (2004). Swift laboratory thermal evolution of wing shape (but not size) in *Drosophila subobscura* and its relationship with chromosomal inversion polymorphism. *Journal of evolutionary biology*, 17(4), 841–55.

Schindler, M., Fesl, C., & Chovanec, A. (2003). Dragonfly associations ( Insecta : Odonata ) in relation to habitat variables : a multivariate approach. *Hydrobiologia*, 497, 169–180.

Serrano-Meneses, M., Córdoba-Aguilar, A. y Székely, T. Sexual size dimorphism: patterns and processes en Córdoba-Aguilar, A. 2008. Dragonflies and damselflies Model organisms for ecological and evolutionary research. Oxford University Press.

Sformo, T., & Doak, P. (2006). Thermal ecology of Interior Alaska dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Functional Ecology*, 20(1), 114–123.

Sokolovska, N.n Rowe, L. y Johansson, F. 2000. Fitness and body size in mature odonates. *Ecol. Entomol.* 25:239-248.

Stoks, R., Johansson, F. y De Block, M. Life-history plasticity under time stress in damselfly larvae en Córdoba-Aguilar, A. 2008. Dragonflies and damselflies Model organisms for ecological and evolutionary research. Oxford University Press.

Suhonen, J., Hilli-Lukkarinen, M., Korkeamäki, E., Kuitunen, M., Kullas, J., Penttinen, J., & Salmela, J. (2010). Local extinction of dragonfly and damselfly populations in low- and high-quality habitat patches. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, 24(4).

Switzer, P. V, & Eason, P. K. (2000). Proximate Constraints on Intruder Detection in the Dragonfly *Perithemis tenera* ( Odonata : Libellulidae ): Effects of Angle of Approach and Background. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(2), 333–339.

Talloe W, Van Dongen S, Van Dyck H, Lens L. 2009. Environmental stress and quantitative genetic variation in butterfly wing characteristics. *Evolutionary Ecology* 23: 473-485.

Thomas, R.H. & Barker, J.S.F. 1993. Quantitative genetic analysis of the body size and shape of *Drosophila buzzatii*. *Theor. Appl. Genet.* 85: 598–608.

Unwin D. M. and Corbet S. A. 1984 Wingbeat frequency, temperature, and body size in bees and flies. *Physiol. Entomol.* 9, 115– 121.

Vandewoestijne, S., & Dyck, H. Van. (2011). Flight morphology along a latitudinal gradient in a butterfly: do geographic clines differ between agricultural and woodland landscapes? *Ecography*, 34(December 2010), 876–886.

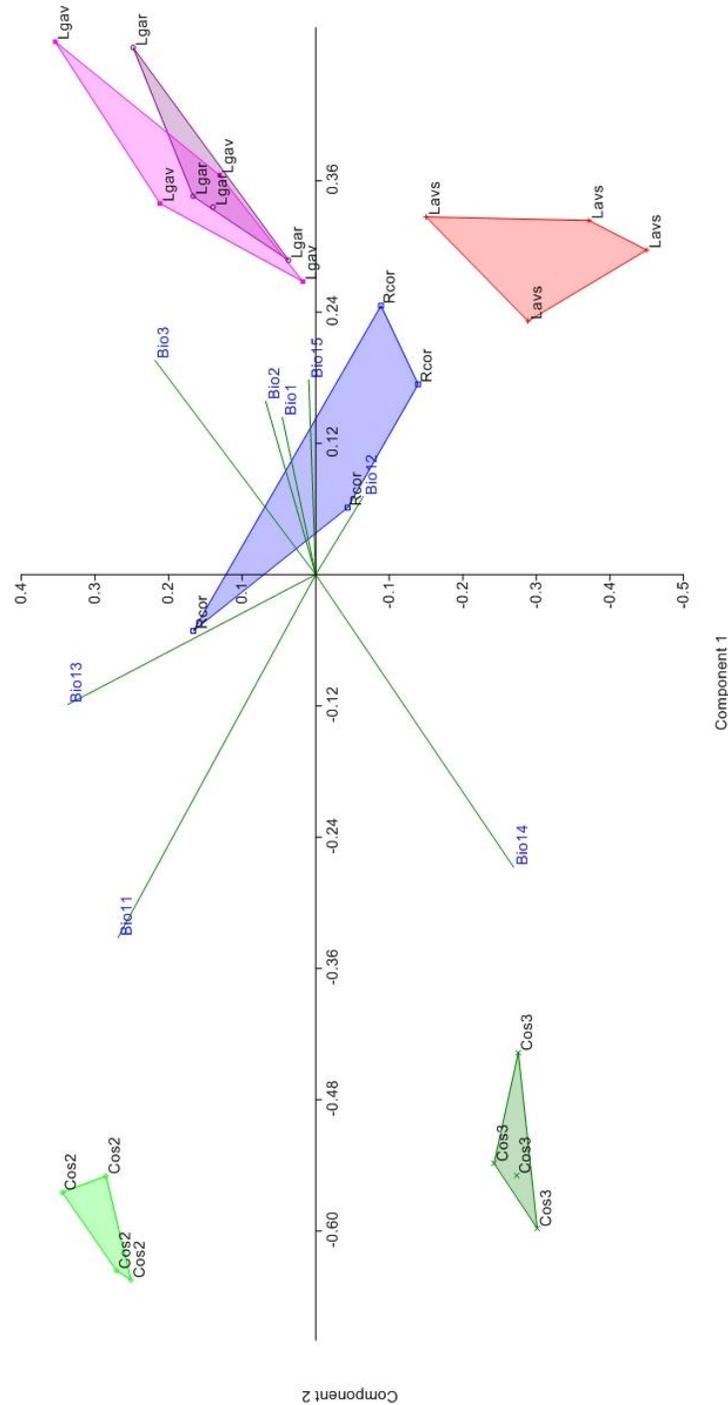
Vargas REM, Ya-Umphun P, Phumala-Morales N, Komalamisra N, Dujardin JP. 2010. Climate associated size and shape changes in *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) populations from Thailand. *Infection, Genetics and Evolution* 10: 580-585.

Ware, J., May, M., & Kjer, K. (2007). Phylogeny of the higher Libelluloidea ( Anisoptera : Odonata ): An exploration of the most speciose superfamily of dragonflies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45, 289–310.

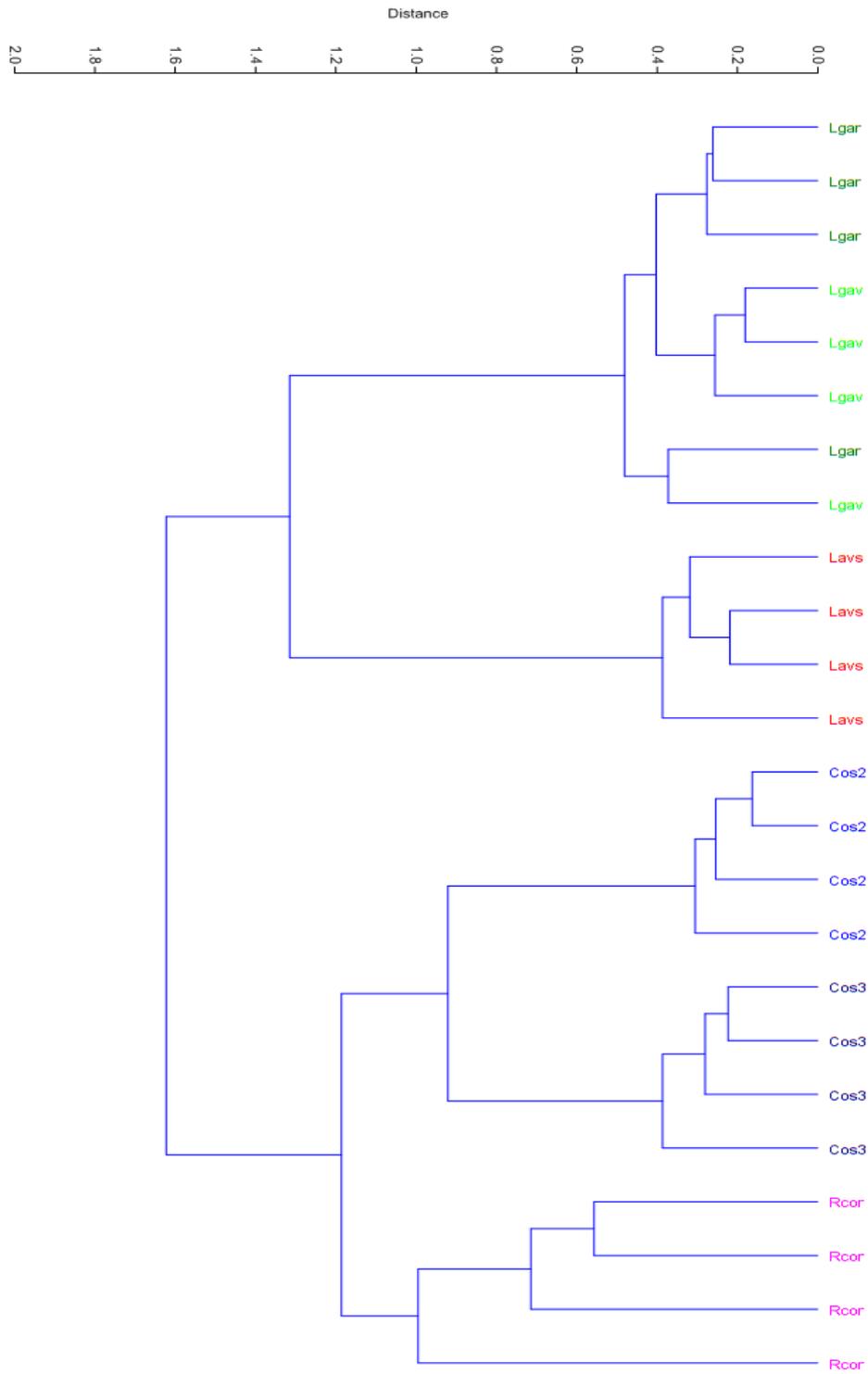
Whitman, D., & Ananthakrishnan, T. (2009). Phenotypic Plasticity of Insects Mechanisms and Consequences. Science Publishers.

## Anexos

**Anexo 2-A. Análisis de componentes principales con variables ambientales de los cuerpos de agua donde se colectó a *P. lais*. Bio1: Temperatura del agua, Bio2: Saturación de oxígeno, Bio3: pH, Bio11: Espejo de agua ocupado por macrófitas, Bio12: Ancho del cinturón de macrófitas, Bio13: Continuidad del cinturón de macrófitas, Bio14: Sombra sobre el espejo de agua y Bio15: Uso del suelo.**



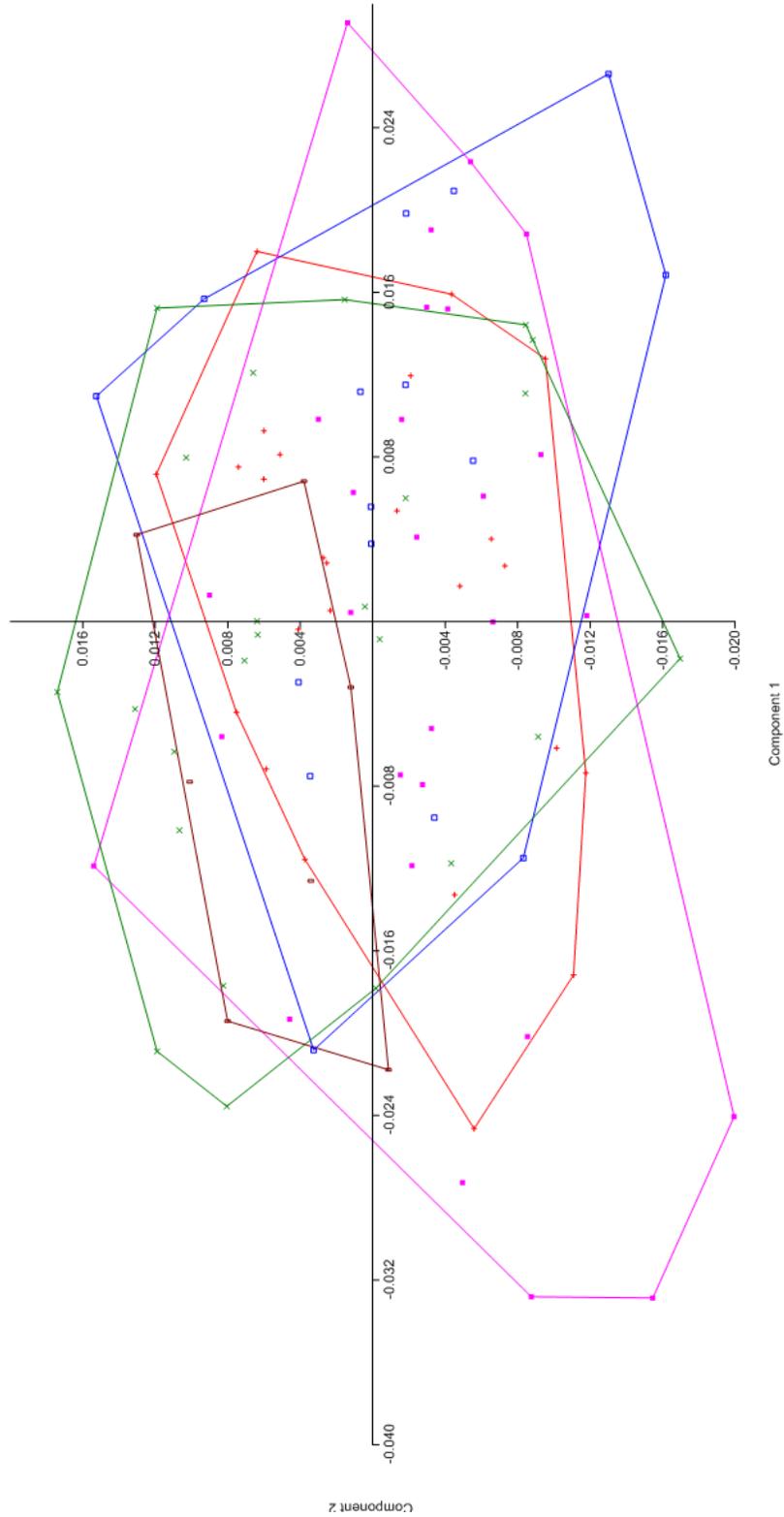
Anexo 2-B. Cluster con las variables ambientales de los sitios de colecta de *P. lais*.



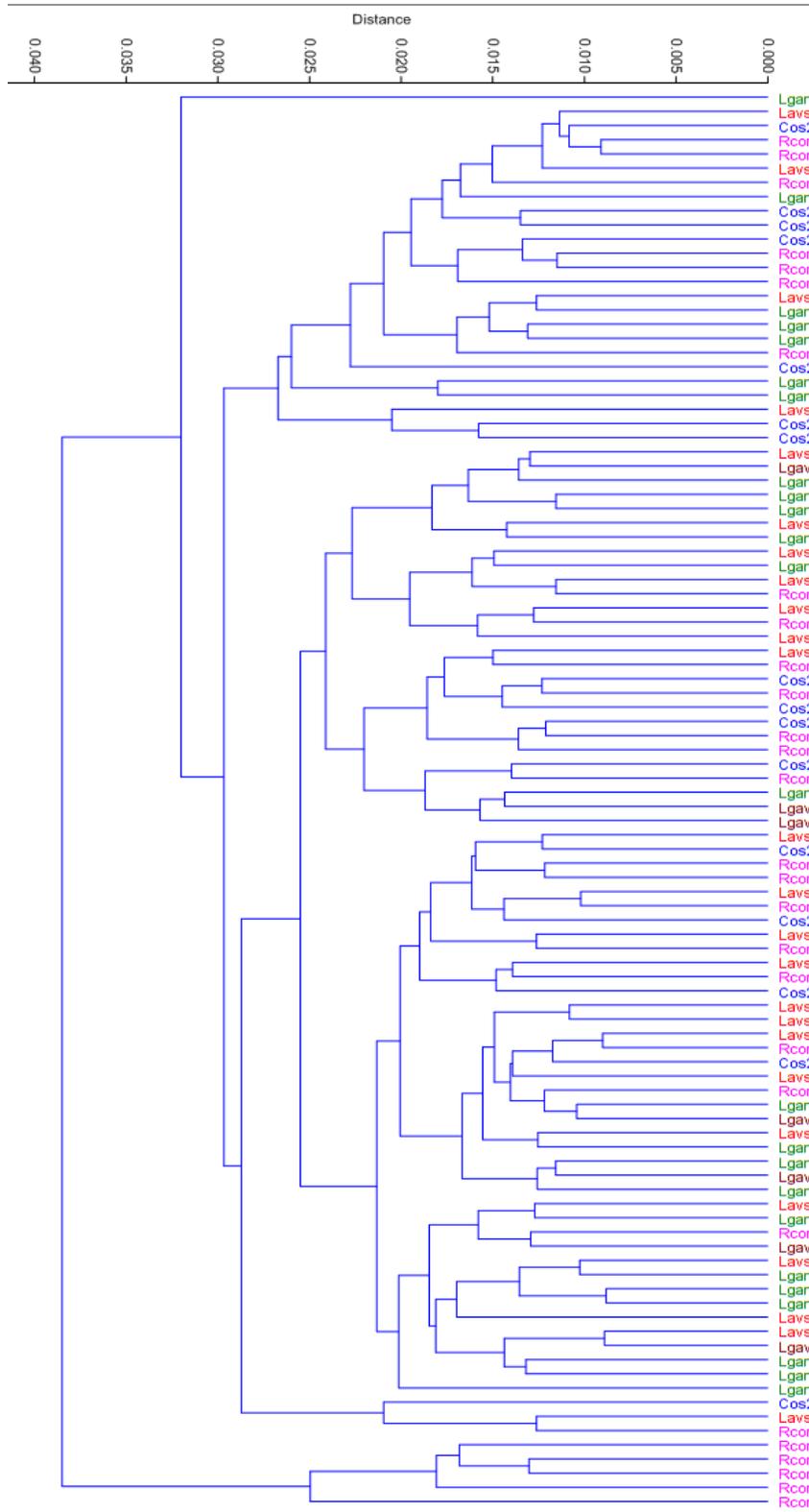
Anexo 2-C. Loadings del ACP de las variables ambientales asociadas a los cuerpos de agua de *P. lais*.

<b>Variable</b>	<b>Componente 1</b>	<b>Componente 2</b>	<b>Componente 3</b>
<b>Temperatura del agua</b>	0.2556	0.0809	-0.0911
<b>Saturación de oxígeno</b>	0.2816	0.1210	0.1043
<b>pH</b>	0.3481	0.3884	-0.1802
<b>Espejo ocupado por macrófitas</b>	-0.5897	0.4774	0.1699
<b>Continuidad del cinturón de macrófitas</b>	-0.2111	0.5986	0.1399
<b>Sombra sobre el espejo de agua</b>	-0.4753	-0.4778	-0.0043
<b>Uso del suelo</b>	0.3162	0.0169	0.2136
<b>Ancho del cinturón de macrófitas</b>	0.1263	-0.1144	0.9243

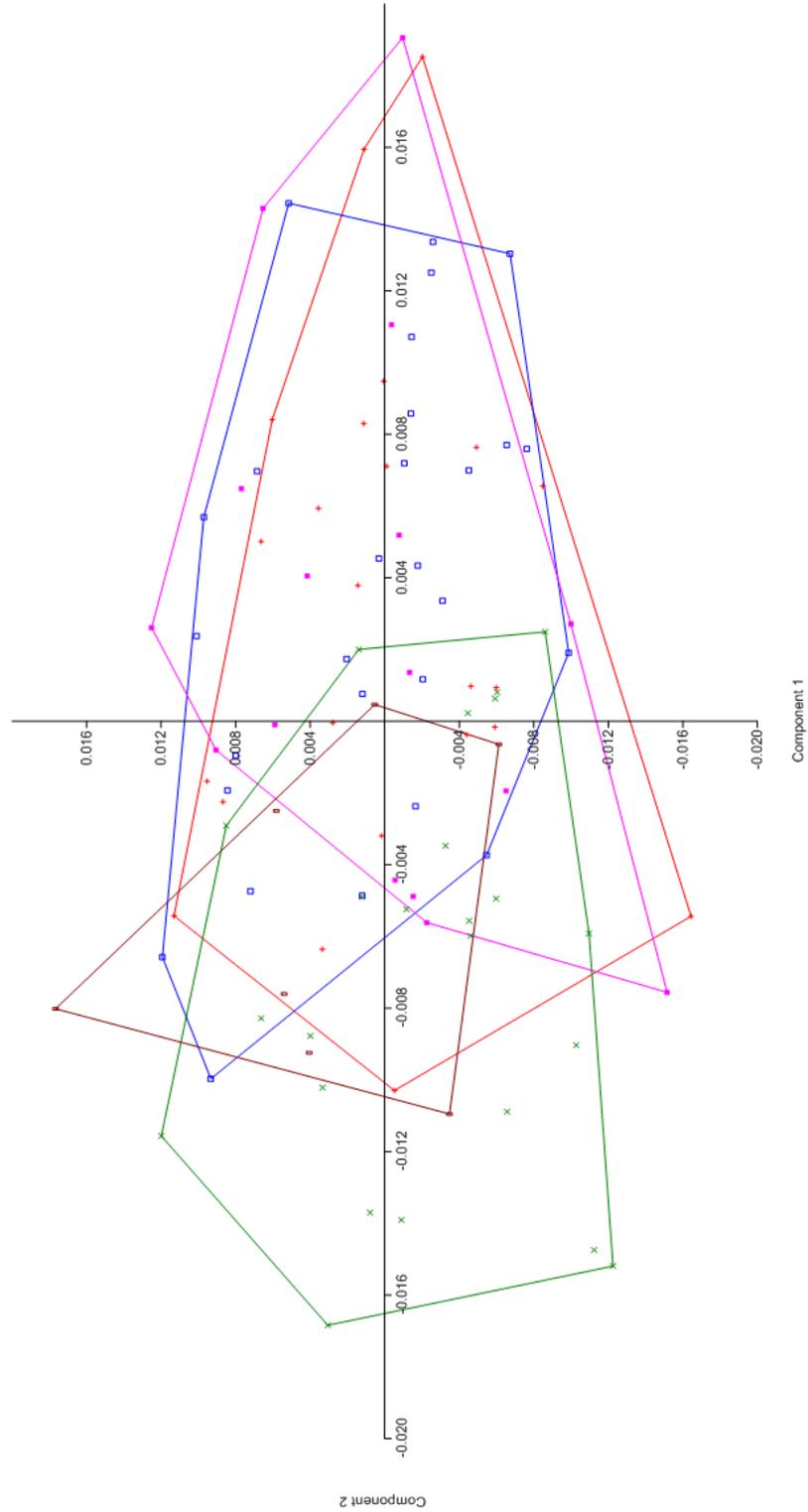
**Anexo 2-D. Análisis de componentes principales utilizando los Partial warps de alas anteriores de *P. lais*. Los colores de los polígonos corresponden a cada uno de los sitios de colecta así: Cos2(azul), Lgar(verde) Lgav(café), Lavs (rojo), Rcor (morado).**



Anexo 2-E. Cluster de los partial warps de alas anteriores de *P. lais*



Anexo 2-F. Análisis de componentes principales utilizando los Partial warps de alas posteriores de *P. lais*. Los colores de los polígonos corresponden a cada uno de los sitios de colecta así: Cos2(azul), Lgar(verde) Lgav(café), Lavs (rojo), Rcor (morado).

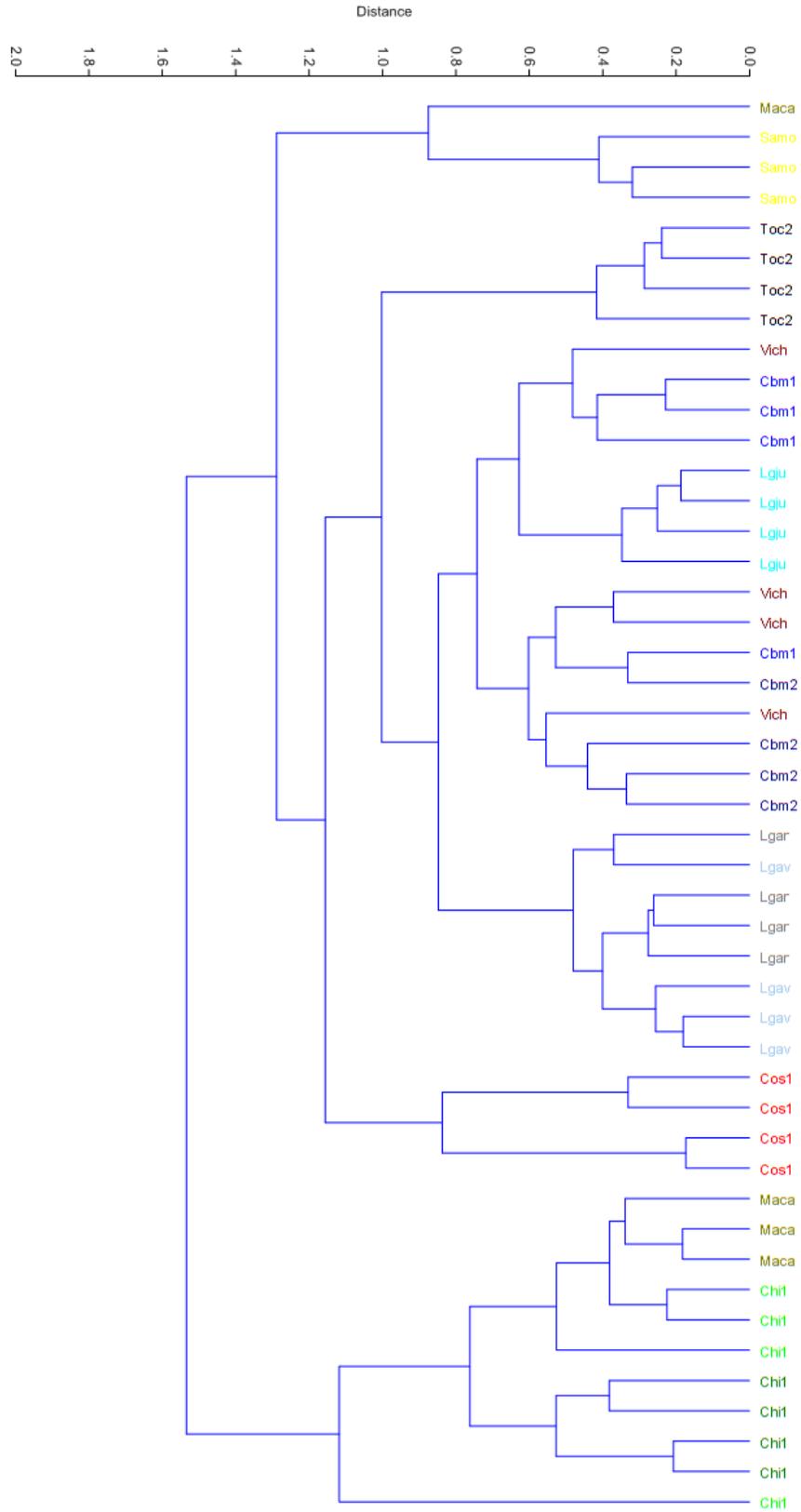


**Anexo 2-G. Resultados de las pruebas Varsedig entre todas las poblaciones de *P. lais*.**

Alas anteriores		Alas posteriores	
Sitios	Valor P	Sitios	Valor P
Lgav-Lgar	0.37-0.48	Lgav-Lgar	0.25-0.32
Lgav-Cos2	0.5-0.23	Lgav-Cos2	0.25-0.23
Lgav-Rcor	0.37-0.48	Lgav-Rcor	0.5-0.34
Lgav-Lavs	0.5-0.15	Lgav-Lavs	0.25-0.45
Lgar-Cos2	0.2-0.41	Lgar-Cos2	0.48-0.29
Lgar-Rcor	0.52-0.44	Lgar-Rcor	0.2-0.37
Lgar-Lavs	0.4-0.38	Lgar-Lavs	0.16-0.41
Cos2-Rcor	0.41-0.37	Cos2-Rcor	0.52-0.48
Cos2-Lavs	0.47-0.34	Cos2-Lavs	0.47-0.16
Rcor-Lavs	0.41-0.5	Rcor-Lavs	0.44-0.41



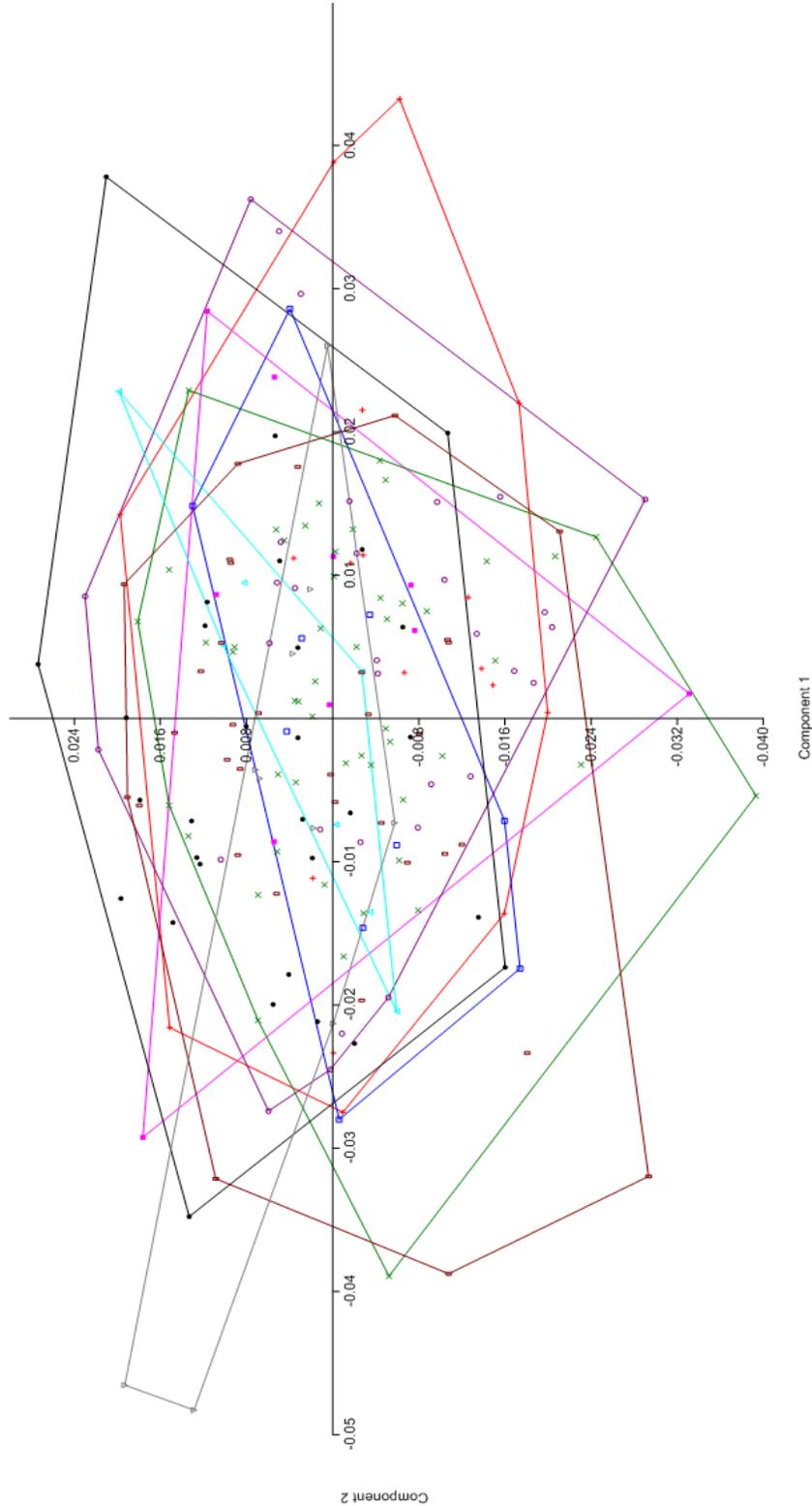
Anexo 2-I. Cluster con las variables ambientales de los sitios de colecta de *P. mooma*.



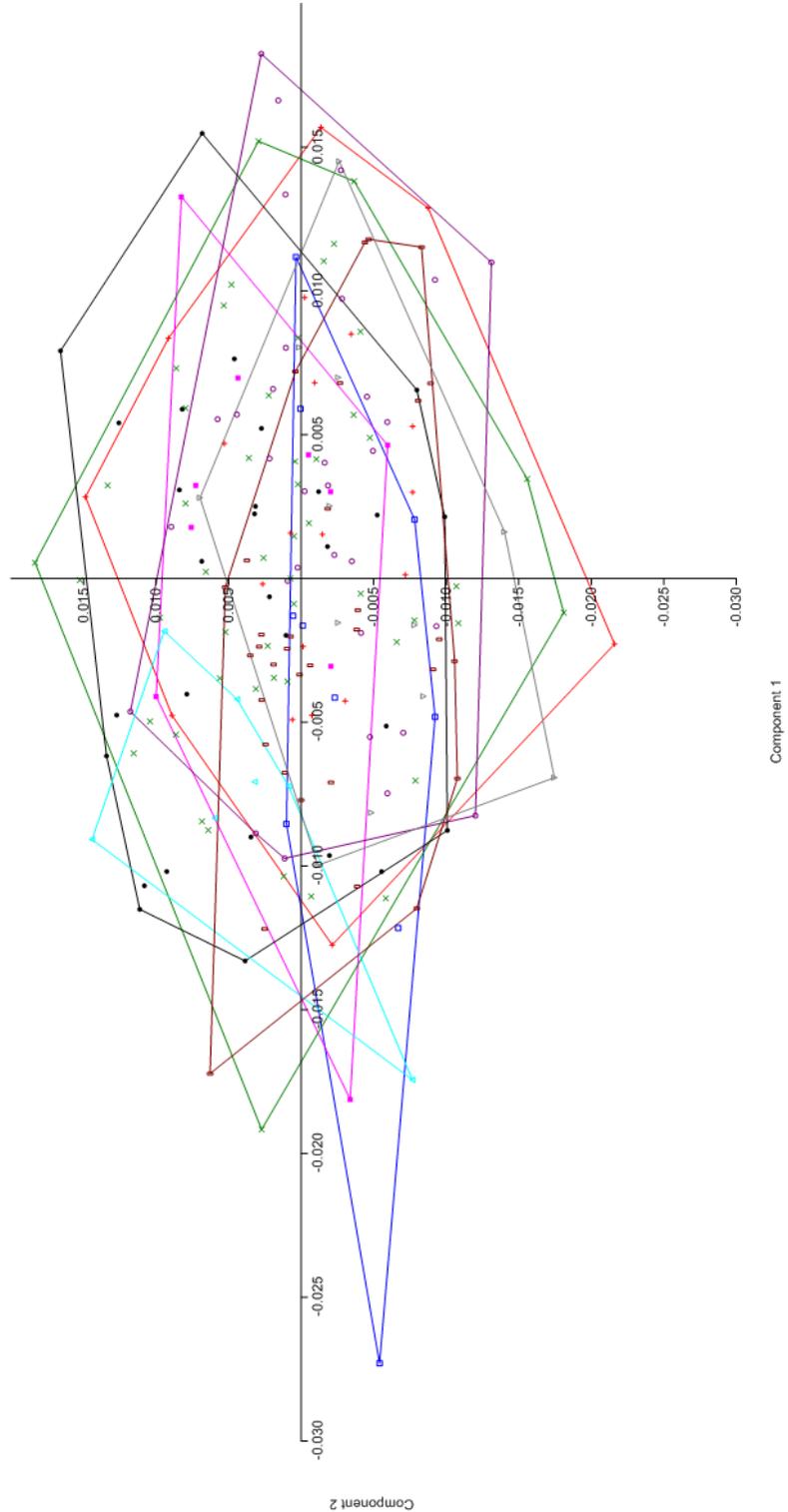
**Anexo 2-J. Loadings del ACP de las variables ambientales de los sitios de colecta de *P. mooma***

<b>Variable</b>	<b>Componente 1</b>	<b>Componente 2</b>	<b>Componente 3</b>
<b>Saturación de oxígeno</b>	0.4168	0.0765	-0.1507
<b>pH</b>	0.2785	0.3263	0.2266
<b>Espejo de agua libre</b>	0.4877	0.1633	0.4729
<b>Continuidad del cinturón de macrófitas</b>	-0.7058	0.1541	0.3057
<b>Uso del suelo</b>	-0.0830	0.8719	-0.4229
<b>Conductividad</b>	-0.0767	0.2775	0.6558

Anexo 2-K. Análisis de componentes principales utilizando los Partial warps de alas anteriores de *P. mooma*. Los colores de los polígonos corresponden a cada uno de los sitios de colecta así: azul (Toc2), rojo (Cos1), violeta (Vich), verde (Cbm1), morado (Lgju), Negro (Maca), azul claro (Samo), marrón (Chi1) gris (Lgar).



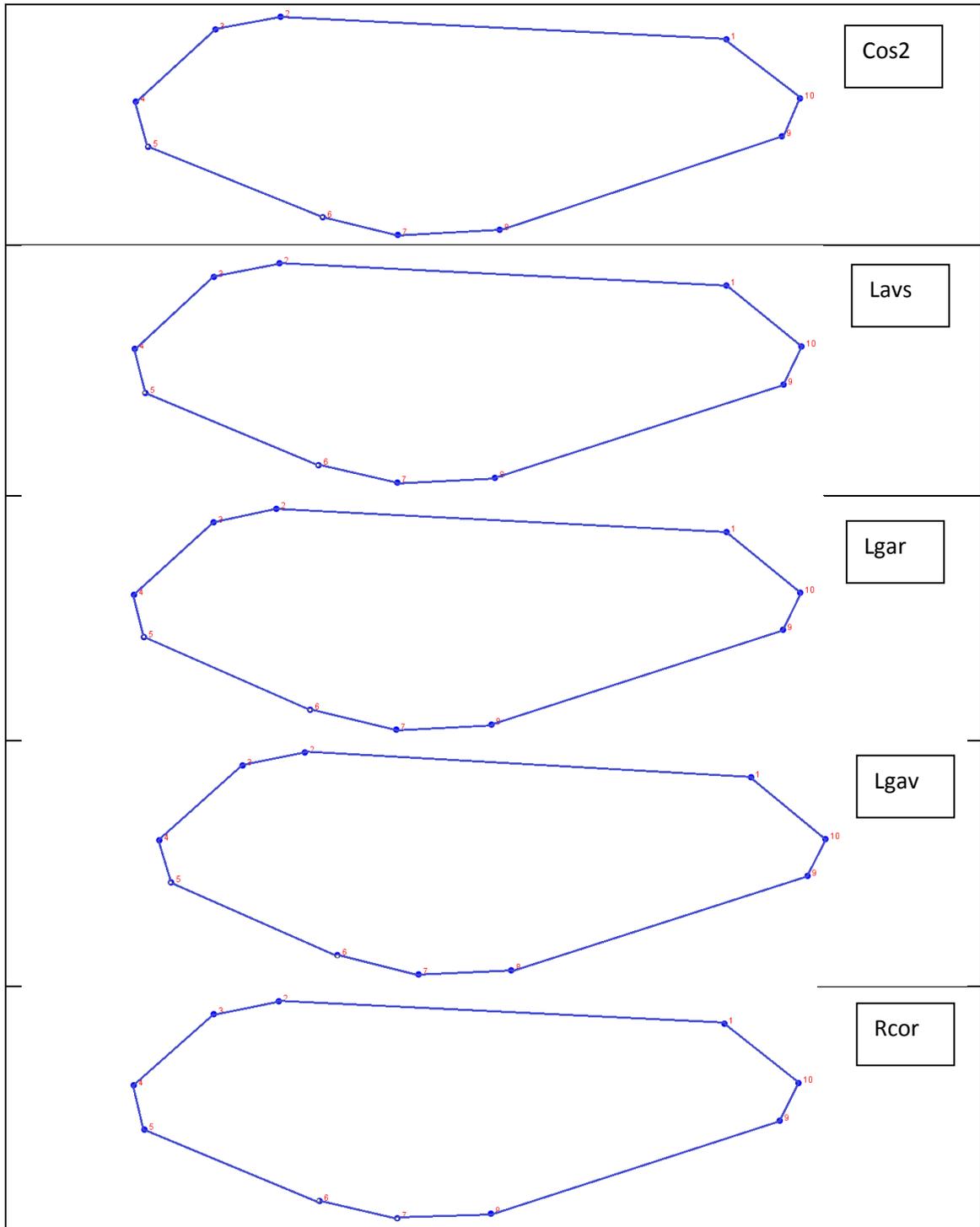
Anexo 2-L. Análisis de componentes principales utilizando los Partial warps de alas posteriores de *P. mooma*. Los colores de los polígonos corresponden a cada uno de los sitios de colecta así: azul (Toc2), rojo (Cos1), violeta (Vich), verde (Cbm1), morado (Lgju), Negro (Maca), azul claro (Samo), marrón (Chi1) gris (Lgar).

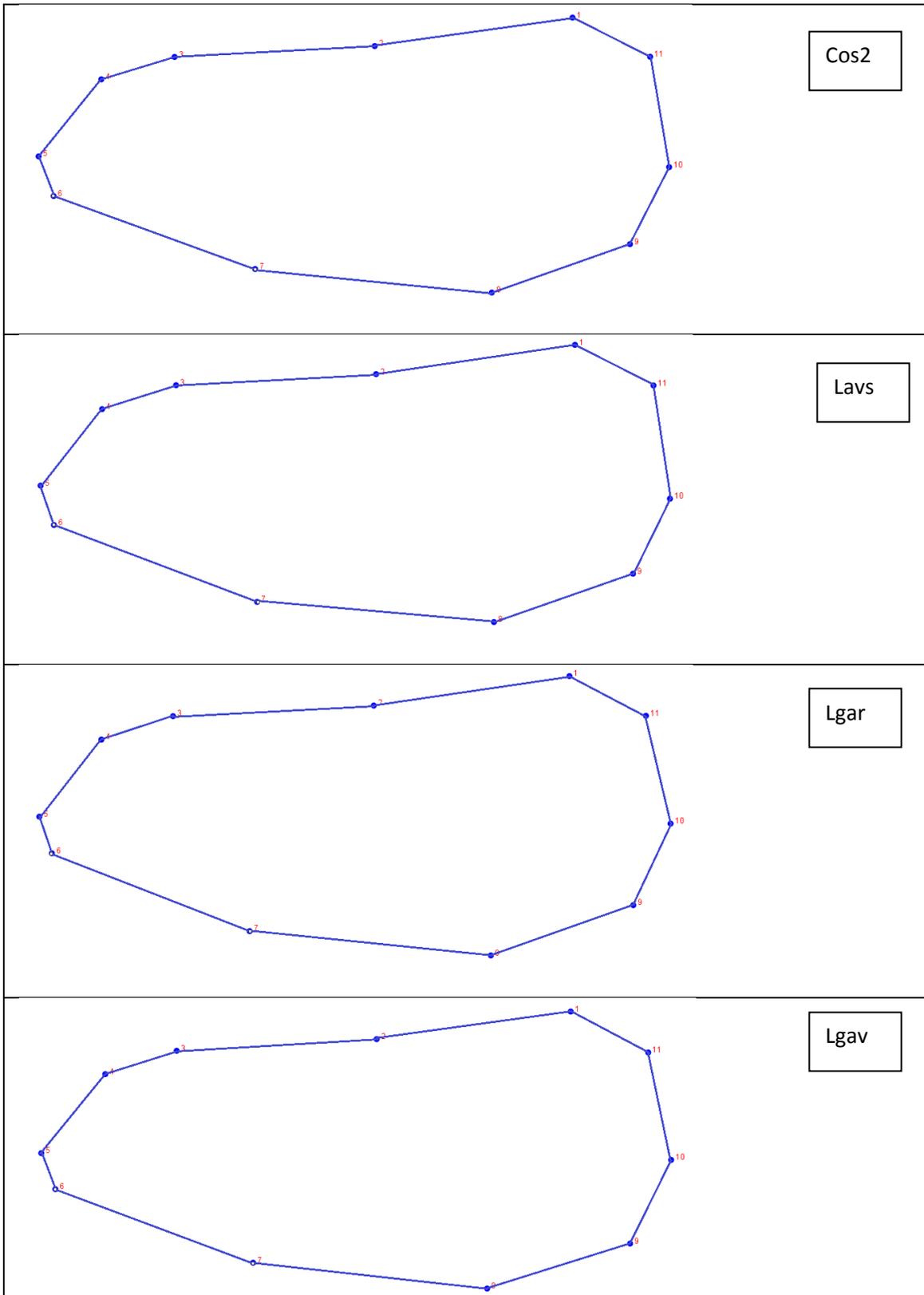


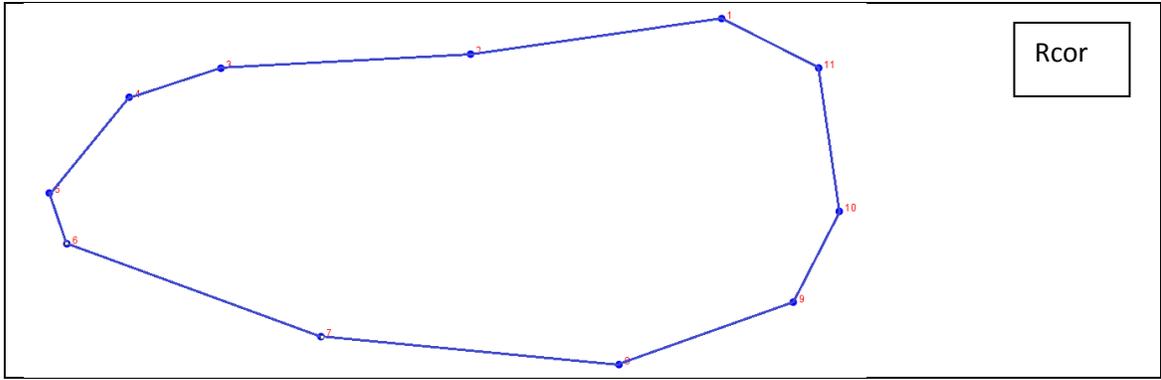
Anexo 2-M. Resultados del Varsedig en el que se muestran las comparaciones entre todas las poblaciones evaluadas.

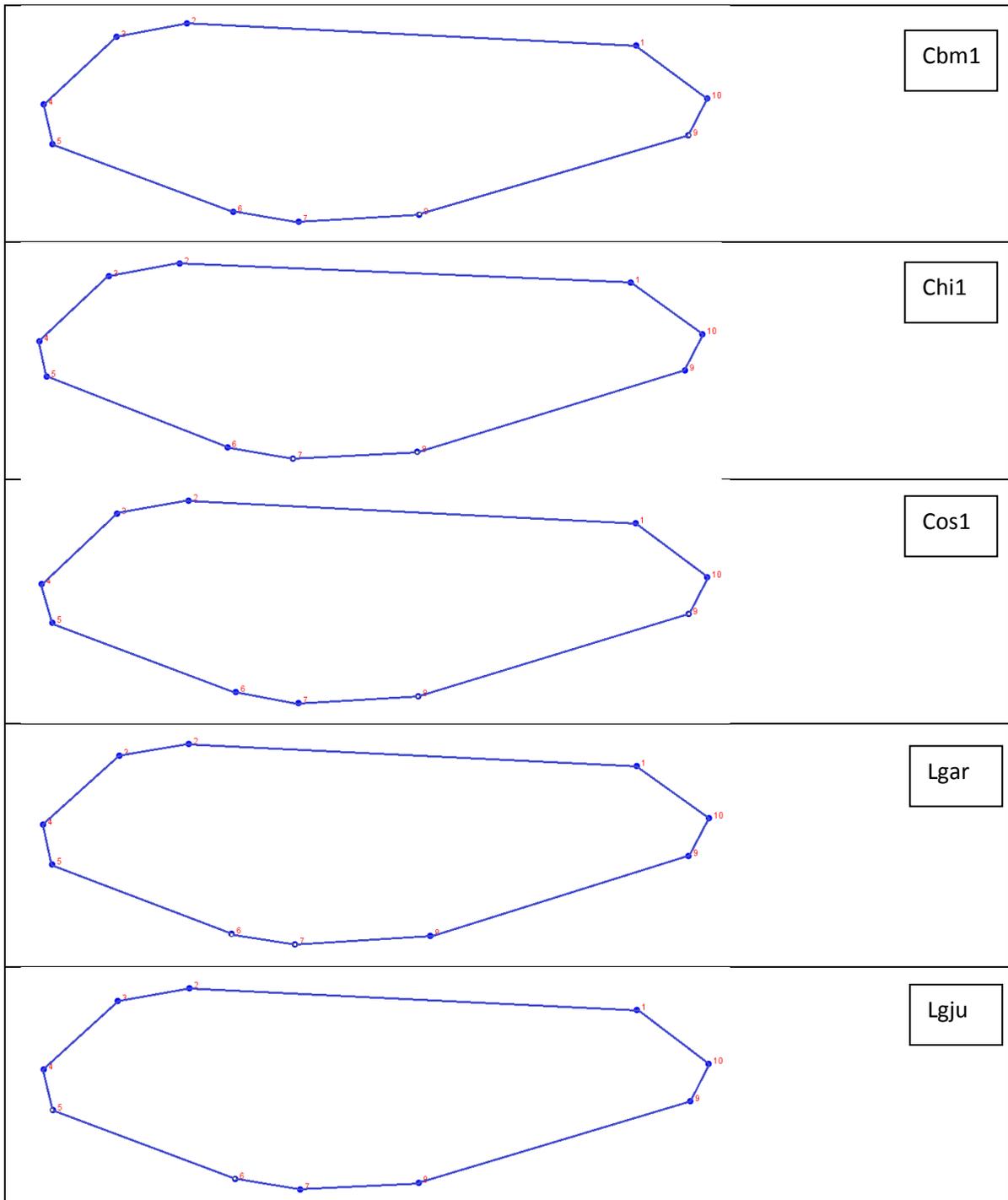
Alas anteriores		Alas posteriores	
Sitios	Valor P	Sitios	Valor P
Cos1-Lgju	0.36-0.48	Cos1-Lgju	0.40-0.45
Cos1--Vich	0.47-0.36	Cos1--Vich	0.31-0.36
Cos1-Cbm1	0.31-0.5	Cos1-Cbm1	0.36-0.34
Cos1-Toc2	0.42-0.27	Cos1-Toc2	0.27-0.18
Cos1-Lgar	0.31-0.18	Cos1-Lgar	0.45-0.53
Cos1-Samo	0.21-0.37	Cos1-Samo	0.40-0.37
Cos1-Maca	0.42-0.25	Cos1-Maca	0.5-0.46
Cos1-Chi1	0.47-0.2	Cos1-Chi1	0.5-0.5
Lgju-Vich	0.48-0.27	Lgju-Vich	0.36-0.27
Lgju-cbm1	0.42-0.48	Lgju-cbm1	0.45-0.46
Lgju-Toc2	0.39-0.27	Lgju-Toc2	0.39-0.18
Lgju-Lgar	0.36-0.45	Lgju-Lgar	0.45-0.46
Lgju-Samo	0.15-0.37	Lgju-Samo	0.48-0.25
Lgju-Maca	0.36-0.48	Lgju-Maca	0.39-0.23
Lgju-Chi1	0.39-0.45	Lgju-Chi1	0.36-0.41
Vich-Cbm1	0.45-0.5	Vich-Cbm1	0.45-0.34
Vich-Toc2	0.54-0.27	Vich-Toc2	0.45-0.45
Vich-Lgar	0.27-0.18	Vich-Lgar	0.45-0.53
Vich-Samo	0.36-0.37	Vich-Samo	0.27-0.5
Vich-Maca	0.27-0.35	Vich-Maca	0.45-0.46
Vich-chi1	0.45-0.42	Vich-chi1	0.45-0.29
Cbm1-Tco2	0.28-0.54	Cbm1-Tco2	0.40-0.54
Cbm1-Lgar	0.38-0.45	Cbm1-Lgar	0.5-0.53
Cbm1-Samo	0.34-0.37	Cbm1-Samo	0.48-0.37
Cbm1-Maca	0.38-0.45	Cbm1-Maca	0.46-0.43
Cbm1-Chi1	0.48-0.42	Cbm1-Chi1	0.40-0.37
Toc2-Lgar	0.45-0.36	Toc2-Lgar	0.54-0.53
Toc2-samo	0.09-0.12	Toc2-samo	0.45-0.25
Toc2-Maca	0.45-0.45	Toc2-Maca	0.45-0.4
Toc2-Chi1	0.45-0.37	Toc2-Chi1	0.45-0.45
Chi1-Lgar	0.4-0.36	Chi1-Lgar	0.26-0.38
Chi1-Samo	0.4-0.5	Chi1-Samo	0.41-0.37
Chi1-Maca	0.37-0.38	Chi1-Maca	0.5-0.5
Lgar-Samo	0.18-0.12	Lgar-Samo	0.30-0.37
Lgar-Maca	0.54-0.38	Lgar-Maca	0.38-0.5
Samo-Maca	0.25-0.48	Samo-Maca	0.25-0.2

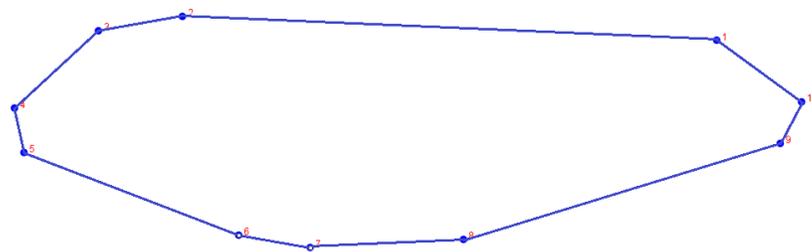
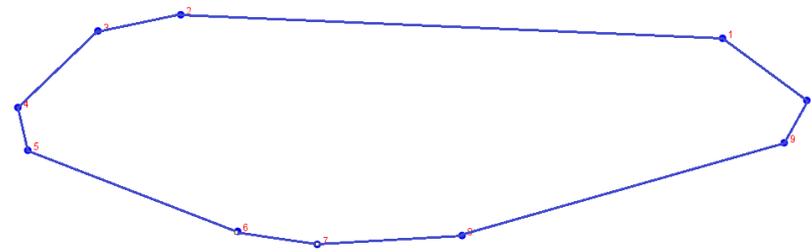
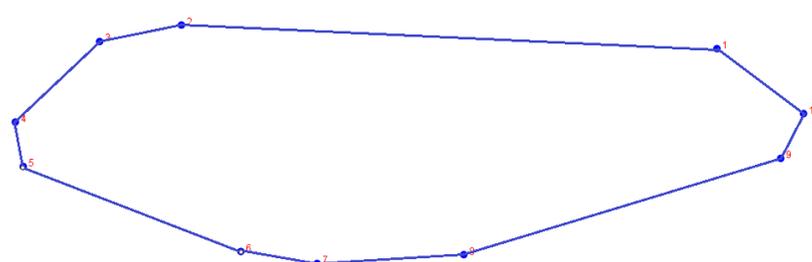
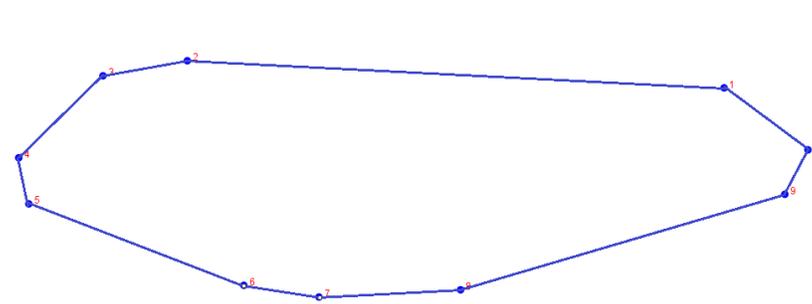
Anexo 2-N. Formas consenso de las alas anteriores de *P. lais*.



Anexo 2-O. Formas consenso de las alas posteriores de *P. lais*.



Anexo 2-P. Formas consenso de las alas anteriores de *P. mooma*.

	<p>Maca</p>
	<p>Samo</p>
	<p>Toc2</p>
	<p>Vich</p>

Anexo 2-Q. Formas consenso de las alas posteriores de *P. mooma*.