

UCH-FC  
MAB-B  
P438  
C.1

**Asociación entre el polimorfismo alar del  
insecto hematófago *Mepraia spinolai*  
(Hemiptera: Reduviidae) y su contexto  
ecológico.**

**Tesis entregada a la Universidad de Chile en  
cumplimiento parcial de los requisitos para optar al  
grado de Magister en Ciencias Biológicas**

**Samuel Alexis Pérez Espinoza**

**Director de Tesis:**

**Dra. Carezza Botto Mahan**

Julio, 2016  
Santiago - Chile

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato.

**Samuel Alexis Pérez Espinoza**

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 25 de Mayo de 2017

Director de Tesis:

Dra. Carezza Botto Mahan

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. David Véliz Baeza

Dr. Claudio Veloso Iriarte

A mi Madre por inspirarme, y no querer jamás rendirme. A mi Padre por enseñarme lo importante que es la vida.

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer primeramente a la Dra. Carezza Botto, quien me dio la oportunidad de formar parte del Laboratorio de Ecología Evolutiva.

Agradecer también a mi pareja, quien en todo momento me ha apoyado y acompañado en este proceso.

También dar las gracias por el buen recibimiento de mis compañeros y compañeras de laboratorio, sin olvidar las risas y buenos momentos junto a Andrea Yáñez, Alejandra Sandoval, quien siempre estuvo para brindar cualquier ayuda, a mi amigo Rubén Garrido, quien siempre me dio buenos consejos para completar esta etapa y a Mildred Ehrenfeld, por siempre escucharme y aconsejarme.

A todos mis amigos y amigas que conocí durante este proceso y me acompañaron.

A mis amigos y colegas biólogos de la Universidad de Concepción, junto a quienes empezamos y terminamos esta etapa, y que siempre nos apoyamos incondicionalmente.

A mi familia y amigos de la vida que siempre están y estarán para apoyarme.

Por último, agradecer el financiamiento otorgado por el Proyecto FONDECYT Regular 1140521 a cargo de la Dra. Carezza Botto, y las personas que colaboraron en la recolección de datos, Raúl Araya, Nicol Quiroga y Esteban San Juan.

Para terminar, una frase que me ha guiado durante mi trayectoria profesional:

*"La confianza en sí mismo es el primer secreto del éxito"*

*Ralph Waldo Emerson*

## INDICE

RESUMEN .....	viii
ABSTRACT .....	x
INTRODUCCIÓN .....	1
HIPÓTESIS .....	7
OBJETIVO GENERAL .....	8
MATERIALES Y MÉTODOS .....	9
<b>Objeto de estudio</b> .....	9
<b>Caracterización de los factores abióticos y bióticos de cada población de <i>M. spinolai</i></b> .....	10
<b>Caracterización de la abundancia de <i>M. spinolai</i></b> .....	11
<b>Efecto de la ecorregión, abundancia, latitud y las condiciones ambientales (factores bióticos y abióticos) sobre la proporción de ninfas machos de estadio V de <i>M. spinolai</i> con primordios alares en el norte-centro de Chile</b> .....	11
RESULTADOS .....	13
<b>Factores bióticos y abióticos de cada población de <i>M. spinolai</i></b> .....	14
<b>Efecto de las variables predictoras sobre la proporción de ninfas machos de estadio V de <i>M. spinolai</i> con primordios alares en el norte-centro de Chile</b> .....	17
DISCUSIÓN .....	20
CONCLUSIONES .....	25
BIBLIOGRAFÍA .....	26

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Resumen de la caracterización de los factores bióticos y abióticos de las 21 poblaciones muestreadas. Cobveg: Cobertura vegetal; Ninfas estadio V; p.a: primordios alares. ....	16
Tabla 2. Valores del mejor modelo de regresión para describir el efecto de la Latitud, factores bióticos y abióticos y la abundancia de <i>M. spinolai</i> , sobre la frecuencia de morfotipos alados. ....	18

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de distribución de las 21 poblaciones de <i>M. spinolai</i> . ....	13
Figura 2. Matriz de correlación de las 5 variables estudiadas. Valores de correlación de Pearson (sobre la diagonal), histogramas (en la diagonal) y scatterplot bivariados (bajo la diagonal). Temperatura mínima (Tmin), media (Tmed) y máxima (Tmax); Precipitación (PP (mm)) y Productividad primaria (Cobertura vegetal, (Cobveg)). ....	15
Figura 3. Proporción de ninfas de estadio V con primordios alares (p.a.) de cada población de <i>M. spinolai</i> en cada ecorregión a lo largo de las 21 localidades muestreadas. ....	18
Figura 4. Relación entre la frecuencia de morfotipos alados y no alados (ninfas machos de estadio V con primordios alares) y las variables explicativas en las 21 localidades de muestreo. ....	19

## RESUMEN

Los polimorfismos en insectos pueden resultar de una variedad de causas, por ejemplo, distintos morfos pueden ser codificados por diferentes genotipos, inducido por factores ambientales, o por la variación de factores tanto genéticos como ambientales. El estudio del polimorfismo de dispersión en los insectos ha desempeñado un papel fundamental en la comprensión de dinámicas poblacionales, historias de vida y la base fisiológica de la adaptación de distintos morfos para dispersarse. Por ejemplo, insectos capaces de volar (macrópteros) pueden abandonar hábitats deteriorados (o de mala calidad), como también colonizar nuevos ambientes que pueden ser espacial y temporalmente heterogéneos, y los no voladores (braquípteros, micrópteros y ápteros) serían reflejo de ambientes óptimos para las poblaciones de una especie, desfavoreciéndose la ocurrencia de morfos alados debido a la estabilidad del ambiente. *Mepraia spinolai* presenta gran polimorfismo alar en machos, esta característica es única dentro del grupo. El objetivo de este estudio es describir el contexto ecológico asociado a la ocurrencia y mantención del polimorfismo alar en machos de *M. spinolai*. Encontramos mediante un análisis no paramétrico por rangos de Kruskal-Wallis, que existen diferencias significativas en el polimorfismo alar entre las ecorregiones estudiadas, encontrándose que en latitudes más bajas

dentro de su distribución (ecorregión mediterránea per árida-árida) existe una mayor frecuencia de morfotipos alados, lo que nos señalaría que estos ambientes son menos óptimos para poblaciones de esta especie. Además, mediante un Modelo Lineal Generalizado (MLG), encontramos que la variabilidad observada en la ocurrencia de morfotipos alados, estaría siendo afectada tanto por la abundancia de individuos, la latitud y la productividad primaria (expresada en porcentaje de cobertura vegetal). Se concluye que el polimorfismo alar de *M. spinolai* es característico de las ecorregiones mediterráneas en el norte-centro de Chile, habiendo un mayor potencial de dispersión hacia zonas más áridas. Se discute y apoya la hipótesis biogeográfica de dispersión de *M. spinolai* hacia el norte de su distribución.

Palabras claves: Polimorfismo alar, Potencial de dispersión, Condiciones ambientales, Ecorregión, *M. spinolai*.

## ABSTRACT

Insect polymorphisms can result from a variety of causes, for example, different morphs can be encoded by different genotypes, induced by environmental factors, or by the variation of both genetic and environmental factors. The study of dispersion polymorphism in insects has played a fundamental role in the understanding of population dynamics, life histories and the physiological basis of the adaptation of different morphs to be dispersed. For example, insects capable of flying (macropterous) can leave deteriorated (or bad quality) habitats, as well as colonize new environments that may be spatially and temporally heterogeneous, and non-flying insects (brachypterous, micropterous and apterous), reflecting optimal environments for populations of a species, not favoring the occurrence of winged morphs because the environment is stable. *Mepraia spinolai* presents large wing polymorphism in males; this characteristic is unique within the group. The objective of this study is to describe the ecological context (biotic and abiotic factors) associated to the occurrence and maintenance of wing polymorphism in males of *M. spinolai*. We found through a non-parametric analysis by Kruskal-Wallis ranks that there are significant differences in the wing polymorphism among the ecoregions studied, finding that at lower latitudes within their

distribution (per arid, arid Mediterranean ecoregion) there is a higher frequency of winged morphotypes, which would indicate that these environments are sub-optimal for populations of this species. In addition, using a Generalized Linear Model (GLM) we found that the observed variability in the occurrence of winged morphotypes would be affected by the abundance of individuals, latitude and primary productivity (expressed as the percentage of vegetation cover). It is concluded that *M. spinolai* wing polymorphism is characteristic of Mediterranean ecoregions in north-central Chile, with a greater potential for dispersion to more arid zones. We discuss and support the biogeographic hypothesis of dispersion of *M. spinolai* towards the north of its distribution.

Keywords: Wing polymorphism, Dispersal potential, Environmental conditions, Ecoregion, *M. spinolai*.

## INTRODUCCIÓN

Un gran número de especies de insectos exhiben complejos polimorfismos, en la que los fenotipos (morfos) difieren en una gran variedad de rasgos y están especializados para diversas funciones como la dispersión (e.g., vuelo), la reproducción, conductas defensivas y ofensivas, y el camuflaje (Nijhout 1994, 1999). Estos polimorfismos pueden resultar de una variedad de causas. Por ejemplo, distintos morfos pueden ser codificados por diferentes genotipos (polimorfismo genético), inducido por factores ambientales (polifenismo ambiental), o por la variación de factores tanto genéticos como ambientales (i.e., si el polimorfismo es causa-específico o la producción del morfo no es específico) (Zera 2004).

Los estudios de polimorfismo de dispersión en insectos (i.e., polimorfismo alar o variaciones en la masa muscular para el vuelo) han desempeñado un papel fundamental en la comprensión de dinámicas poblacionales, historias de vida y la base fisiológica de la adaptación, debido a que existen distintos morfos especializados para dispersarse en distintos ambientes (Zera y Mole 1994; Zera y Denno 1997). Por ejemplo, insectos capaces de volar (macrópteros o con alas funcionales) pueden abandonar hábitats deteriorados (i.e., de mala calidad) como una

respuesta rápida, y también colonizar nuevos ambientes que pueden ser espacial y temporalmente heterogéneos, siendo un rasgo importante en su historia evolutiva (Roff y Fairbairn 1991; Zera y Denno 1997). El polimorfismo alar en insectos ha sido estudiado en varios taxa y provee un excelente modelo de estudio para predecir la evolución de la dispersión, ya que éstos muestran distintos morfos para dispersarse. Individuos macrópteros (i.e., de ala larga) son fisiológica y morfológicamente capaces de dispersarse por vuelo (dispersión activa), en cambio individuos braquípteros o micrópteros (i.e., de ala corta o reducida, respectivamente) y ápteros son incapaces de sostener el vuelo y se dispersan caminando (dispersión pasiva) (Harrison 1980; Roff y Fairbairn 1991; Zera y Denno 1997).

El hábitat donde se desarrolla un insecto puede favorecer variaciones morfológicas, fisiológicas y en el comportamiento, que afecten la capacidad de dispersión e influyen en la capacidad de selección de un nuevo hábitat (Bernard y McCauley 2008; Clobert y col. 2009). Esto último afecta, a su vez, la supervivencia y reproducción, aspectos biológicos esenciales para comprender la dinámica poblacional (Rabinovich 1978). En insectos, se ha reportado que diversos factores ambientales pueden favorecer la ocurrencia del morfotipo alado, entre los cuales se encuentra la temperatura, el fotoperíodo, la densidad

poblacional, calidad y disponibilidad de alimento, las dimensiones del hábitat, entre otras, afectando la permanencia de los individuos en un ambiente particular. Por ejemplo, la ocurrencia del morfotipo alado puede darse en mayor frecuencia en ambientes temporales (i.e., hostiles o sub-óptimos para el desarrollo de individuos de una especie) que en ambientes permanentes (i.e., con condiciones y recursos adecuados para el desarrollo y permanencia de los individuos de una especie) (Harrison 1980; Zera y Denno 1997).

Muchas especies de insectos hematófagos de la subfamilia Triatominae (Hemiptera: Reduviidae), vectores del protozoo flagelado *Trypanosoma cruzi* (Chagas 1909) (Trypanosomatida: Trypanosomatidae), agente etiológico de la Enfermedad de Chagas en humanos (Kollien y Shaub 2000), muestran evidencia de variabilidad relacionada a la ecogeografía, preferencia de hospedero y hábitat (Moreno y col. 2006; Obara y col. 2007; Hernández y col. 2015). Dujardin y col. (2009) proponen que la variabilidad morfológica en triatominos podría representar una ruta evolutiva común a nuevas especies, siendo los procesos de especiación, resultado de regímenes de selección disruptiva, respuestas fenotípicas distintas para separar ambientes. Por ejemplo, hábitats extremos podrían desestabilizar el fenotipo en

triatominos y conducir a las características comúnmente observadas en la variación morfológica (Hernández y col. 2015).

En Chile se ha descrito dos géneros de Triatominae: *Triatoma* y *Mepraia*. *Triatoma* se asocia principalmente a zonas domiciliarias, mientras que *Mepraia* se encuentra en áreas silvestres, principalmente asociada a pilas de rocas y bromeliáceas, aunque también puede colonizar hábitats domiciliarios y peri-domiciliarios (Cattan y col. 2002; Bacigalupo y col. 2006). *Mepraia* es un género endémico de regiones áridas y semiáridas distribuidas en zonas costeras y valles de interior del Norte y Centro de Chile (Frías y Atria 1998; Schofield y col. 1998). El complejo *spinolai* incluye en Chile tres especies: *M. gajardoi* Frías y col. 1998 (18°30'-26°30'S), *M. spinolai* (Porter 1934) (26°36'-34°20'S) y la recientemente descrita en zonas costeras intermedias *M. parapatraca* Frías-Lasserre 2010 (24°36'-26°51'S) (Frías-Lasserre 2010). Estas especies se caracterizan por exhibir hábitos principalmente diurnos y diferenciarse en algunos aspectos morfológicos (e.g., color, características de la genitalia), citogenéticos (i.e., cariotipo) y filogenéticos (Jurberg y col. 2002; Frías-Lasserre 2010; Campos y col. 2013). Las especies de *Mepraia* muestran un conspicuo polimorfismo alar. Las hembras dentro de estas especies son invariablemente micrópteras,

mientras que los machos de *M. spinolai* pueden ser micrópteros, braquípteros (i.e., alas cortas o igual al largo del abdomen) y macrópteros (i.e., alas más largas que el largo del abdomen) (Lent y Wygodzinsky 1979). En *M. parapatrica* puede encontrarse machos braquípteros y macrópteros (Frías-Lasserre 2010), y en *M. gajardo* los machos son invariablemente braquípteros (Frías y col. 1998). Al polimorfismo alar se le vincula una clara variabilidad del fenotipo antenal, tamaño del tórax y forma de la cabeza; características exclusivas dentro de la subfamilia y sugeridas como adaptación al hábitat desértico. Este tipo de hábitat extremo requiere una percepción olfativa muy refinada para encontrar hospedadores y parejas reproductivas, y estos cambios estarían asociados al potencial de volar en triatominos (Moreno y col. 2006; Hernández y col. 2015). A diferencia de los machos macrópteros, los machos micrópteros son incapaces de dispersarse por vuelo y poseen menos sensilas olfativas y de mucho menor tamaño, siendo por lo tanto un buen modelo de variación morfológica en triatominos (Moreno y col. 2006; Hernández y col. 2015). Este polimorfismo hace que las especies de este género con machos polimórficos sean un buen modelo para analizar el proceso de adaptación morfológica asociada con la dispersión activa, siendo en estos insectos un tema epidemiológicamente importante debido a su conexión con la

distribución geográfica de las especies hospedadoras y a la propagación de *Trypanosoma cruzi* a través de la dispersión de sus vectores biológicos (Moreno y col. 2006).

*Mepraia spinolai* corresponde a la primera especie silvestre endémica de triatomino descrita para Chile (Frías-Lasserre 2010). Habita principalmente zonas áridas y semiáridas de los valles de interior, asociándose la mayoría de las veces a canteras, afloramientos rocosos, grietas en rocas, nidos de aves, madrigueras de mamíferos silvestres, bromeliáceas y pircas (Bacigalupo y col. 2006). Se distribuye desde los 26°36' hasta 34°20'S (Frías-Lasserre 2010), a lo largo de tres ecorregiones descritas por Di Castri (1968): mediterránea per-árida, mediterránea árida y mediterránea semiárida. Esta especie presenta mayor actividad durante la fotofase, con marcada preferencia por una temperatura media de  $24,8 \pm 5,8^{\circ}$  C (Canals y col. 1997).

Schofield y col. (1998), mediante estudios de demografía poblacional, proponen que el polimorfismo alar en machos de *M. spinolai* (sinonimia *Triatoma spinolai* Lent y col. 1994) es ventajoso en ambientes desérticos del norte de Chile, debido a que las condiciones ambientales para la especie no serían favorables, siendo la forma alada aquella capaz de dispersarse y colonizar nuevos ambientes. Sin embargo, Frías y col. (1998)

describen la especie *M. gajardoi*, la que sería equivalente a la utilizada por Schofield y col. (1998) (Zona costera en Lobera Bandurria, norte de Antofagasta; 23°40'S, 70°23'W); por ende, las conclusiones obtenidas sobre el polimorfismo alar en *M. spinolai* no son válidas. Dado lo anterior, es indispensable y de importancia epidemiológica conocer la dinámica poblacional de esta especie en un contexto natural y a escala regional, además de conocer las barreras físicas, biológicas y el contexto ecológico en el que ocurre este polimorfismo alar.

El objetivo de este estudio es examinar el contexto ecológico (factores bióticos y abióticos) en la ocurrencia del polimorfismo alar en machos de *M. spinolai*, esperando encontrar una mayor proporción de morfos alados a menores latitudes (zonas más áridas) o en ambientes de baja calidad o no favorables para las poblaciones de esta especie.

#### HIPÓTESIS

- Debido al gradiente de productividad primaria observado de norte a sur en Chile, existe una mayor proporción de machos alados de *M. spinolai* a bajas latitudes (ecorregión mediterránea per árida-árida), y por consiguiente menor proporción hacia latitudes más altas (ecorregión mediterránea árida-semiárida).

## OBJETIVO GENERAL

- Establecer la asociación entre proporción de machos alados en *M. spinolai* y su contexto ecológico (factores bióticos y abióticos), en un gradiente latitudinal.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar el número de machos estadios V con primordios alares y micrópteros en 21 poblaciones de *M. spinolai* de Chile, cubriendo un gradiente latitudinal de aproximadamente 740 km (26°-33° LS).
- Caracterizar las condiciones abióticas (i.e., T° prom., T° máx., T° mín., precipitación) en estas 21 poblaciones de *M. spinolai*.
- Caracterizar las condiciones bióticas (i.e., caracterización vegetacional) asociadas a estas 21 poblaciones de *M. spinolai*.
- Caracterizar la abundancia de *M. spinolai* en 21 poblaciones de Chile, cubriendo un gradiente latitudinal de aproximadamente 740 km (26°-33° LS).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### **Objeto de estudio**

Se utilizaron ejemplares de *M. spinolai* recolectados, en el marco del proyecto FONDECYT 1140521, durante los veranos 2015 y 2016. Específicamente, se examinaron las ninfas de estadio V para establecer la variación en la frecuencia de machos alados en las distintas localidades, debido a que reflejan la futura generación de adultos antes de mudar. Una vez mudando a adultos los morfos alados pueden dejar la población y no reflejar la proporción real pre-dispersión. El muestreo se realizó exhaustivamente en el mayor número de lugares dentro de la distribución de *M. spinolai*, y los ejemplares se capturados mediante colecta manual por investigadores entrenados desde un total de 21 localidades (poblaciones de aquí en adelante) del norte-centro de Chile (Figura 1) y que corresponden a tres ecorregiones descritas por Di Castri (1968) (Anexo 1). Los ejemplares capturados se clasificaron según criterios morfológicos propuestos por Frías y col. (1998) y posteriormente fueron llevados al laboratorio. Las ninfas V fueron alimentadas regularmente con roedores de laboratorio y se mantuvieron en condiciones óptimas en una cámara de crecimiento a 27 °C, 70% HR y un fotoperiodo de 14:10h luz: oscuridad. Se esperó que las ninfas de estadio V alcanzaran la

madurez sexual para poder determinar el sexo. Para los análisis estadísticos se utilizó el número de ninfas de estadio V con primordios alares, sin considerar el morfotipo alado que emerge de este, ya que tanto individuos macrópteros como braquípteros, presentarían características morfológicas similares asociadas al potencial de volar en Triatomos (Hernández y col. 2015).

### **Caracterización de los factores abióticos y bióticos de cada población de *M. spinolai***

Para la caracterización de los factores abióticos, se utilizaron las mediciones de temperatura mínima, temperatura media, temperatura máxima y precipitación, obtenidos desde internet mediante el explorador climático en línea (<http://www.explorador.cl/>) y el Atlas Bioclimático de Chile (Uribe y col. 2012).

Para la descripción del hábitat, en términos de productividad primaria, se utilizaron los valores de porcentaje de cobertura vegetal, obtenidos a partir de tres transectos de 30 m cada uno por localidad.

Con los datos obtenidos se realizó una matriz de correlación mediante el comando "pairs.panels" de la librería "Psych" para determinar que variables están más relacionadas entre sí, con el software estadístico R-studio (R core team 2013). Posterior a esto se escogieron las variables que por literatura pueden

provocar cambios en las dinámicas poblacionales de triatominos, eliminando de esta manera las variables explicativas con correlaciones superiores a 70% ( $r_s > 0,7$ ) (Lehane 1991; Canals y col. 1998).

#### **Caracterización de la abundancia de *M. spinolai***

Para la caracterización de la abundancia poblacional, se utilizó el número de vinchucas/hora capturadas desde las 21 poblaciones de *M. spinolai*.

#### **Efecto de la ecorregión, abundancia, latitud y las condiciones ambientales (factores bióticos y abióticos) sobre la proporción de ninfas machos de estadio V de *M. spinolai* con primordios alares**

Para evaluar el efecto de la ecorregión sobre la proporción de ninfas machos de estadio V con primordios alares (i.e., número de machos V con primordios alares dividido por el número total de vinchucas/hora capturadas de cada localidad) de la especie *M. spinolai*, se realizó un análisis por rangos de Kruskal-Wallis (comando "Kruskal.test"), ya que los valores estandarizados de la proporción de machos V con primordios alares no cumplían con los supuestos de normalidad (Shapiro-wilk,  $P < 0,05$ ) y homocedasticidad de la varianza (Barlett test,  $P < 0,05$ ). Para realizar comparaciones a posteriori se realizó la prueba post-hoc Nemenyi

con el comando "posthoc.kruskal.nemenyi.test" de la librería "The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR)".

Se utilizó un modelo lineal generalizado (GLM) con regresión binomial, para evaluar el efecto de la latitud, la productividad primaria (i.e., cobertura vegetacional, escogido por estar relacionado directamente con la disponibilidad de recursos para los potenciales hospedadores), temperatura mínima (escogido por ser una de las variables de temperatura que más afecta la dinámica poblacional de estos insectos) (Lehane 1991; Canals y col. 1998) y la abundancia de *M. spinolai*, en la frecuencia de ninfas machos de estadio V con primordios alares (para este análisis se creó un nuevo vector como variable dependiente, a partir de los dos estados de esta, con alas y sin alas, mediante el comando "cbind"). De esta forma se determinó que variables están asociadas o explicaban de mejor forma la variabilidad observada en el polimorfismo alar de *M. spinolai* en el norte-centro de Chile.

Para la realización de los análisis estadísticos se utilizó el software estadístico R-Studio (R core team 2013).

## RESULTADOS

Durante los veranos de 2015 y 2016, se capturaron un total de 3375 vinchucas, cubriendo un gradiente latitudinal de 740 km ( $26^{\circ}$ - $33^{\circ}$  LS) en el norte-centro de Chile (Figura 1).

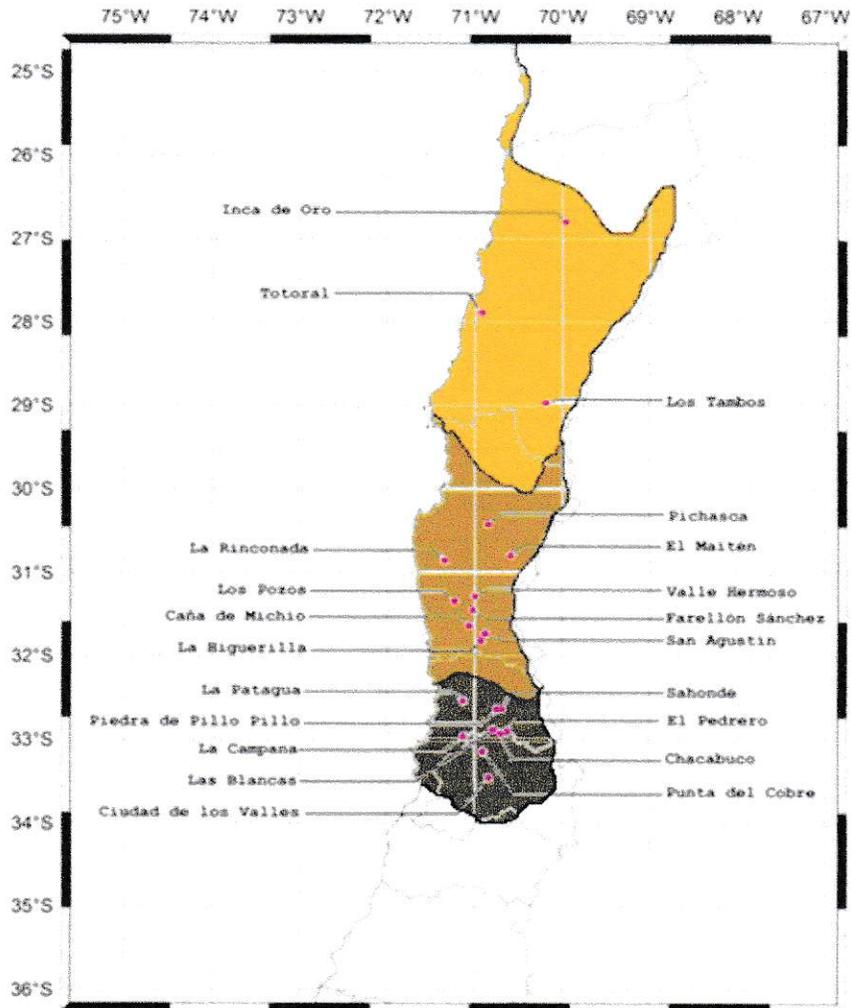


Figura 1. Mapa de distribución de las 21 poblaciones de *M. spinolai*. Ecorregión per-árida (amarillo), árida (café claro) y semiárida (marrón).

### **Factores bióticos y abióticos de cada población de *M. spinolai***

Se obtuvieron dos grupos entre las variables (factores bióticos y abióticos) con correlaciones sobre el 70% ( $r_s > 0,7$ ), siendo estos: Temperatura mínima (tmin), Temperatura media (tmed), Temperatura máxima (tmax); Lluvia (Precipitación\_mm) y productividad primaria (Cobertura vegetal) (Figura 2, Tabla 1).

Figura 2. Matriz de correlación de las 5 variables estudiadas. Valores de correlación de Pearson (sobre la diagonal), histogramas (en la diagonal) y scatterplot bivariados (bajo la diagonal). Temperatura mínima (Tmin), media (Tmed) y máxima (Tmax); Precipitación (PP (mm)) y Productividad primaria (Cobertura vegetal, (Cobveg)).

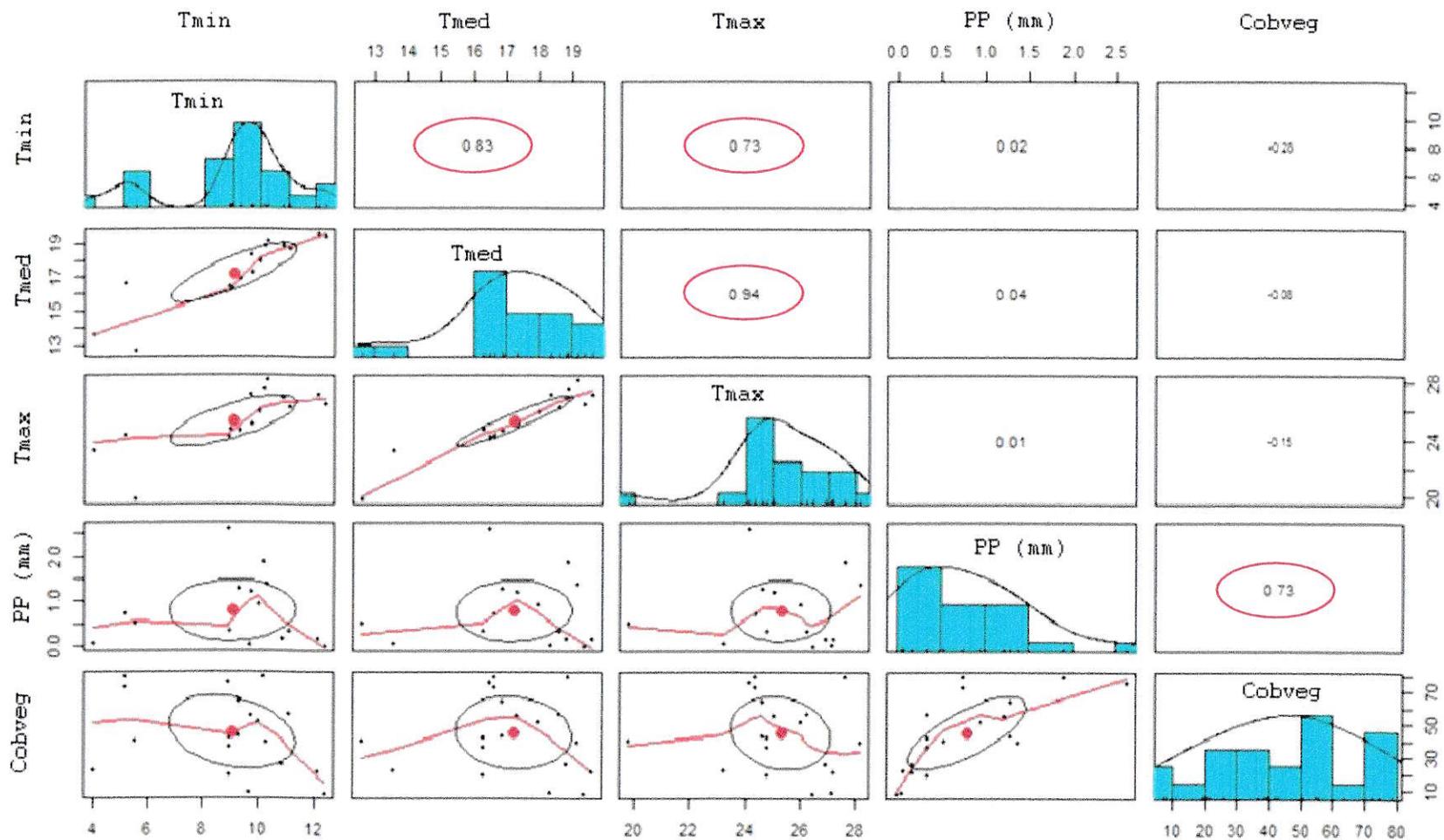


Tabla 1. Resumen de la caracterización de los factores bióticos y abióticos de las 21 poblaciones muestreadas ordenadas de norte a sur. Cobveg: Cobertura vegetal; Ninfas estadio V; p.a: primordios alares.

Población	coordenadas		Factores bióticos		Factores abióticos			Ninfas V	Ninfas V
	Latitud	Longitud	Cobveg	T° min	T° med	T° max	Precipitación (mm)	sin p.a.	con p.a.
Inca de Oro	-26,8	-69,95	8,1	9,65	18,37	27,13	0,05	0	13
Totoral	-27,89	-70,92	7,17	12,35	19,4	26,45	0	3	5
Los Tambos	-28,98	-70,19	21,44	3,98	13,6	23,23	0,08	9	4
Pichasca	-30,42	-70,85	25,72	10,85	18,85	26,9	0,18	2	15
El Maitén	-30,8	-70,59	39,72	5,53	12,65	19,8	0,53	3	12
La Rinconada	-30,86	-71,35	20,73	12,1	19,63	27,15	0,18	4	9
Valle Hermoso	-31,28	-71	36,5	8,98	16,35	24,78	0,35	1	4
Los Pozos	-31,34	-71,23	55,56	11,08	18,65	26,23	0,35	5	0
Farellón Sánchez	-31,45	-71,02	19,14	8,98	16,35	24,78	0,35	7	8
Cañas de Michio	-31,64	-71,06	41,76	8,98	16,35	24,78	0,35	3	2
San Agustín	-31,74	-70,88	78,55	5,1	16,63	24,33	0,75	3	1
La Higuera	-31,82	-70,93	72,33	5,1	16,63	24,33	0,75	1	0
La Patagua	-32,54	-71,13	50,78	9,98	17,98	25,98	0,95	3	1
Sahondé	-32,63	-70,69	50,78	9,98	17,98	25,98	0,95	0	0
Pillo-Pillo	-32,64	-70,74	42,89	9,28	16,92	24,58	1,3	8	1
Las Blancas	-32,89	-70,79	54,89	9,7	17,35	25,02	1,22	3	1
El Pedrero	-32,9	-70,62	63,56	9,28	16,92	24,58	1,3	4	1
Chacabuco	-32,93	-70,7	54,56	9,7	17,35	25,02	1,22	5	0
La Campana	-32,96	-71,13	74,83	8,88	16,5	24,13	2,63	1	4
Punta del Cobre	-33,14	-70,91	78,89	10,12	18,9	27,63	1,9	2	2
Ciudad de los Valles	-33,45	-70,84	38,73	10,23	19,18	28,12	1,38	1	0

**Efecto de las variables predictoras sobre la proporción de ninfas machos de estadio V de *M. spinolai* con primordios alares en el norte-centro de Chile**

**Ecorregión**

Se detectaron diferencias significativas en la proporción de ninfas de estadio V con primordios alares entre ecorregiones (Kruskal.test,  $P < 0,05$ ; Figura 3), encontrándose una mayor proporción de ninfas machos de estadio V con primordios alares en la ecorregión mediterránea per árida, es decir, al norte de su distribución (posthoc.kruskal.nemenyi.test,  $P < 0,05$ ).

**Coordenadas geográficas, abundancia, factores bióticos y abióticos**

Se detectó que las variables explicativas: Latitud (GLM: -0,48601), abundancia (Vinchucas/hora) (GLM: -0,23651) y productividad primaria (GLM: 0,06284) ( $P < 0,01$ ) contribuyen significativamente a la variación observada en el número de ninfas machos de estadio V con primordios alares, encontrándose mayor frecuencia de morfotipos alados a bajas latitudes, en lugares con menor abundancia de *M. spinolai* y menor productividad primaria (cobertura vegetal) (Tabla 3, Figura 4).

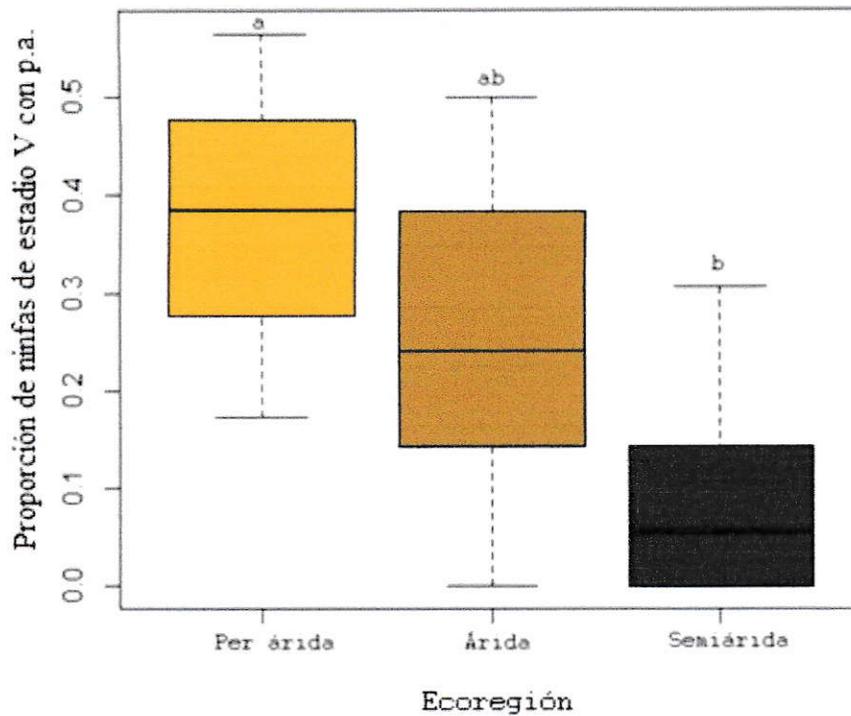


Figura 3. Proporción de ninfas de estadio V con primordios alares (p.a.) de cada población de *M. spinolai* en cada ecoregión a lo largo de las 21 localidades muestreadas.

Tabla 2. Valores del mejor modelo de regresión para describir el efecto de la latitud, factores bióticos y abióticos, y la abundancia de *M. spinolai*, sobre la frecuencia de morfotipos alados.

Coefficientes	Estimación Std	Error	Valor Z	Pr (> Z )
Intercepto	14,02714	5,52066	2,541	0,011059
Temperatura min	0,12514	0,07815	1,601	0,109307
Productividad	0,06284	0,02516	2,498	0,012490
Latitud	-0,48601	0,19973	-2,433	0,014961
Abundancia	-0,23651	0,06423	-3,682	0,000231

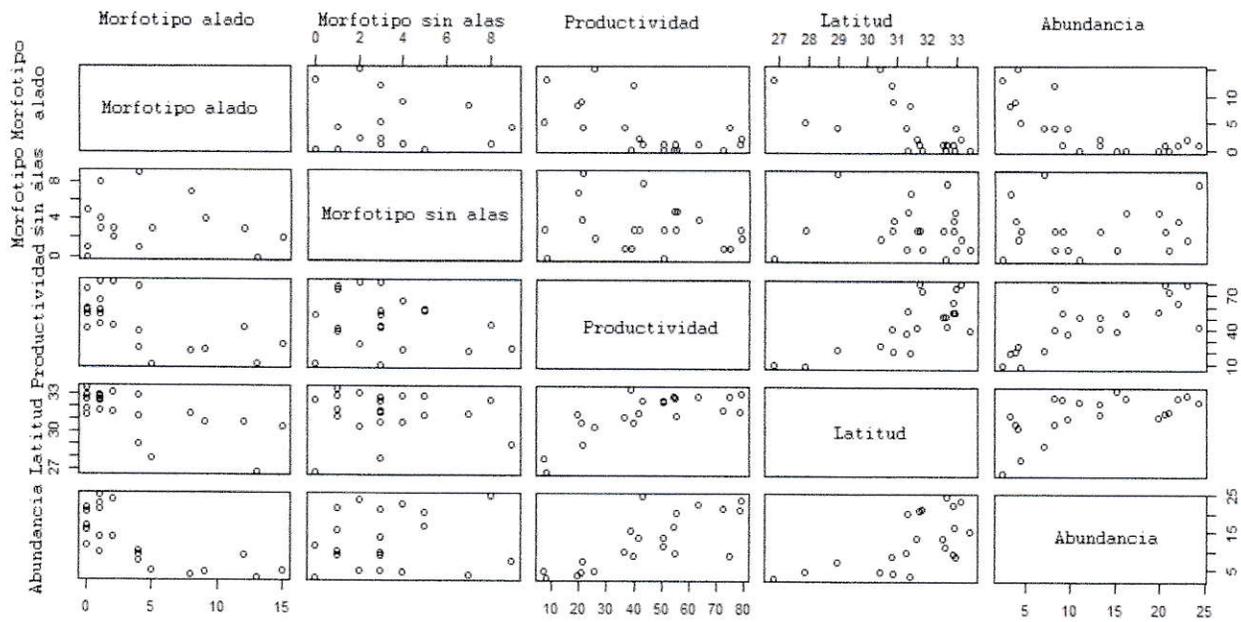


Figura 4. Relación entre la frecuencia de morfotipos alados (ninfas machos de estadio V con primordios alares) y no alados y las variables explicativas en las 21 localidades de muestreo.

## DISCUSIÓN

*Mepraia spinolai* es un buen modelo para poner a prueba la variabilidad fenotípica en Triatominae, como también analizar el proceso de adaptación morfológica asociada con la dispersión activa (Moreno y col. 2006), siendo de vital importancia conocer el potencial de dispersión de estos vectores biológicos.

En el presente estudio encontramos que el polimorfismo alar de *M. spinolai* tiene una mayor ocurrencia hacia latitudes más bajas, específicamente hacia el norte de su distribución, en la ecorregión mediterránea per árida. Esto concuerda con los estudios de Moreno y col. (2006) y Hernández y col. (2015), quienes indican que las características de esta especie como el polimorfismo alar, variabilidad del fenotipo antenal, tamaño del tórax y forma de la cabeza estarían asociadas a hábitats extremos (desértico). Esta situación se encuentra en el norte de su distribución, donde es indispensable una percepción olfativa muy refinada, característico de machos alados de esta especie, para encontrar hospederos y parejas reproductivas, y que estaría asociado al potencial de volar. Sin embargo, según la distribución geográfica de esta especie (26°30'S y 34°20'S), y las descripciones Bioclimatológicas de Chile, encontramos que este conspicuo polimorfismo alar de *M. spinolai* estaría

relacionado al gradiente latitudinal observado en el clima mediterráneo, caracterizado por lluvias irregulares en invierno y períodos variables de sequía en verano (Hajek 1991), a diferencia del ambiente desértico (área con ausencia casi absoluta de precipitaciones, Hajek 1991), al que se le ha adscrito (Schofield y col. 1998; Moreno y col. 2006; Hernández y col. 2015).

Respecto al potencial de dispersión de esta especie, podemos concluir que en ambientes más áridos, dentro de la ecorregión mediterránea, ocurre en mayor frecuencia el morfotipo alado, teniendo el potencial de dispersarse para abandonar estos hábitats hostiles o de baja calidad (Honek 1995), que al presentar menor productividad primaria (cobertura vegetal) afecta directamente la abundancia de pequeños roedores como *Octodon degus* (Molina, 1782) y *Phyllotis darwini* (Waterhouse, 1837), hospedadores de esta especie de Triatomino (Rozas y col. 2005; Donoso y col. 2016). El mayor potencial de dispersión de *M. spinolai* estaría relacionado con la densidad poblacional (disponibilidad de pareja o bajo número de individuos encontrados en estas zonas) (Figura 4), como lo indica Ehrenfeld y col. (1998), que en condiciones de densidad extremadamente bajas la sobrevivencia disminuiría. Por lo tanto, para este tipo de ambiente es ventajoso el morfotipo alado, pudiendo aumentar su potencial de dispersión hacia nuevos hábitats para encontrar

parejas reproductivas (y así por ejemplo mantener la variabilidad genética en pequeñas poblaciones) (Moreno y col. 2006) y potenciales hospedadores (disponibilidad de alimento), que afectan directamente la reproducción y la permanencia de poblaciones de esta especie en un hábitat en particular, y que en estas zonas es menor al haber menor productividad primaria (cobertura vegetal). Cabe señalar que hay información contradictoria respecto al vuelo en los morfotipos alados; por una parte, un investigador indica que no serían capaces de volar (por no haberlos visto volando, Frías-Lasserre y col. 2017), y en otra investigación se registró el vuelo fuera del horario de actividad de esta especie (Bacigalupo y col. 2012), reforzándose la idea de dispersión activa por vuelo. Según Canals y col. (1997) y Botto-Mahan y col. (2005), las fluctuaciones poblacionales para estos insectos hematófagos están asociados principalmente a procesos de alimentación y reproducción, como la densidad (disponibilidad) de potenciales hospedadores, las condiciones del hábitat y también las fluctuaciones en las condiciones climáticas durante el año, entre otros. Por ejemplo, la cantidad de sangre que ingieren estos insectos afecta directamente su potencial reproductivo y dinámica poblacional, siendo la disponibilidad del huésped uno de los factores más importantes que modifican su conducta (Cabello y col. 1987;

Ravinovick y col. 2011). Por lo tanto, las dimensiones del hábitat (Harrison 1980; Zera y Denno 1997) desestabilizarían el fenotipo de esta especie (Hernández y col. 2015), pudiendo tener respuestas fenotípicas distintas para separar ambientes y conducir a las características observadas en la variación morfológica, como lo es la presencia del morfotipo alado (Dujardin y col. 2009; Hernández y col. 2015).

Por otra parte, Githeko y col. (2000) sugieren que estos vectores pueden ser capaces de aumentar sus poblaciones y desplazarse a otros sitios frente a un escenario de calentamiento global, donde pueden ocurrir cambios temporales y espaciales de las condiciones ambientales, afectando su dinámica poblacional y pudiendo aumentar el riesgo de transmisión de enfermedades (Estadella y col. 2015). Es entonces esencial conocer el potencial de dispersión de esta especie para evitar focos emergentes de vectores con capacidad de transmitir *T. cruzi*, más aun cuando Chile central se encuentra en un período de tornarse cada vez más seco, con temperaturas medias más altas en los últimos 56 años (Dirección Meteorológica de Chile- Oficina de Cambio Climático 2016). El quinto informe de cambio climático del Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC 2013) sugiere además que a fines del siglo XXI, para el escenario más optimista (RCP

2.6), el aumento de la temperatura en relación al periodo 1986-2005, será de 0,3 a 1,7 °C.

Según una de las hipótesis biogeográficas propuesta por Campos-Soto y Torres-Pérez (2015), la dispersión de triatominos del género *Mepraia* ocurrió desde los Andes por la zona norte y por la zona sur, originando dos grandes linajes independientes (*M. gajardoi* y *M. spinolai*, respectivamente) y con los procesos de dispersión de estas especies se habrían conectado ambos linajes para formar una zona de hibridación en las áreas que actualmente ocupan poblaciones de *M. parapatrica*. Adicionalmente, al comparar híbridos de *M. spinolai* y *M. gajardoi* mediante análisis morfométrico se encontró que éstos tenían conformaciones semejantes a especímenes pertenecientes al linaje *M. parapatrica* (Campos y col. 2015). Esta idea es apoyada tanto por rasgos morfológicos (Campos y col. 2015) como por la sugerencia de introgresión aportada por caracteres moleculares (Calleros y col. 2010). Con el presente estudio esta idea se ve reforzada, debido a que el potencial de dispersión de *M. spinolai* es activo hacia zonas intermedias y norte de su distribución al presentar mayor proporción de individuos con morfotipos alados, a diferencia de zonas más hacia el sur de su distribución donde se encuentra una mayor proporción de individuos micrópteros. Slater (1997) indica que la mayor proporción de individuos micrópteros estaría dada

por mayor estabilidad y permanencia en el tiempo de los insectos con polimorfismo alar en determinados hábitats. De acuerdo a Schofield y col. (1998), sólo machos de ala larga (macrópteros) dan como descendencia machos macrópteros, de esta forma se vería reforzada la idea de hibridación para la zona donde se distribuye *M. parapatraca* y se explicaría la presencia de los dos morfos encontrados en esta especie (braquípteros y macrópteros).

#### CONCLUSIONES

La distribución de *M. spinolai* hacia el sur (ecorregión mediterránea semiárida), reúne condiciones más favorables para el asentamiento de poblaciones de esta especie, siendo un lugar más favorable para su desarrollo, encontrando en mayor proporción individuos micrópteros que reflejan permanencia en el tiempo, a diferencia de zonas intermedias y el norte de su distribución donde ocurre una mayor proporción del morfotipo alado (ecorregión per árida-árida).

El morfotipo alado de *M. spinolai* sería ventajoso en ambientes inestables para esta especie, como lo son las zonas áridas dentro de su distribución en la región mediterránea, en especial en aquellos lugares con densidades poblacionales bajas.

Para futuros estudios sobre dispersión en *M. spinolai*, es necesario evaluar el potencial de volar de los individuos braquípteros, para cuantificar su aporte en términos de colonización.

#### BIBLIOGRAFÍA

- Bacigalupo, A., Segura, J.A., García, A., Hidalgo, J., Galuppo, S. y Cattan, P.E. 2006. First finding of Chagas disease vectors associated with wild bushes in the Metropolitan Region of Chile. *Rev. Med. Chile.* 134: 1230-1236.
- Bacigalupo, A., Arroyo, P., Hernández, J. y Cattan, P.E. 2012. "First capture of dispersal adults of *Triatoma infestans* and *Meptraia spinolai* by black light traps from sylvatic foci of Chile". II International Workshop on Chagas disease, triatomine vectors, *Trypanosoma cruzi*, and *Triatoma* virus; Cochabamba, Bolivia, 17-20 de Septiembre, página 57.
- Bernard, M.F. y McCauley, S.J. 2008. Integrating across life-history stages: Consequences of natal habitat effects on dispersal. *Am. Nat.* 171: 553-567.
- Botto-Mahan, C., Cattan, P.E., Canals, M. y Acuña, M. 2005. Seasonal variation in the home range and host availability of the blood-sucking insect *Meptraia spinolai* in wild environment. *Acta Trop.* 95: 160-163.
- Cabello, D., Lizano, E. y Valderrama, A. 1987. Estadísticas vitales de *Rhodnius neivai* Lent, 1953 (Hemiptera: Reduviidae) en condiciones experimentales. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 57: 511-524.
- Calleros, L., Panzera, F., Barges, M.D., Monteiro, F.A., Klisiowicz, D.R., Zuriaga, M.A., Mas-Coma, S. y Pérez, R. 2010. Systematics of *Meptraia* (Hemiptera- Reduviidae): Cytogenetic and molecular variation. *Infect. Genet. Evol.* 10(2): 221-228.
- Campos, R., Monsalve, J., Botto-Mahan, C., Torres-Pérez, F. y Solari, A. 2015. Análisis de cabezas en los linajes del género *Meptraia* sugiere una conformación híbrida en *M. parapatrica* (Hemimptera: Reduviidae). XVI Jornadas anuales de Parasitología. *Parasitol. Latinoam.* 45-84.
- Campos, R., Torres-Pérez, F., Botto-Mahan, C., Coronado, X. y Solari, A. 2013. High phylogeographic structure in sylvatic vectors of Chagas disease of the genus *Meptraia* (Hemiptera: Reduviidae). *Infect. Genet. Evol.* 19: 280-286.
- Campos-Soto, R. y Torres-Pérez, E. 2015. Biogeografía histórica del vector silvestre de la enfermedad de Chagas en Chile (*Meptraia*). *Parasitol. Latinoam.* 64(3): 20-26

- Canals, M., Bustamante, R.O., Ehrenfeld, M.H. y Cattan, P.E. 1998. Assessing the impact of disease vectors on animal populations. *Acta Biotheor.* 46: 337-345.
- Canals, M., Solis, R., Valderas, J., Ehrenfeld, M. y Cattan, P.E. 1997. Preliminary studies on temperature selection and activity cycle of *Triatoma infestans* and *T. spinolai* (Heteroptera: Reduviidae), Chilean vectors of Chagas' disease. *J. Med. Entomol.* 34(1): 11-17.
- Cattan, P.E., Pinochet, A., Botto-Mahan, C., Acuña, M. y Canals, M. 2002. Abundance of *Mepraia spinolai* in a Periurban zone of Chile. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 97: 285-287.
- Clobert, J., Le Galliard, J.F., Cote, J., Meylan, S. y Massot, M. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol. Lett.* 12: 197-209.
- Di Castri, F. 1968. Esquisse écologique du Chili. En: Delamare Deboutteville C y E Rapaport (eds). *Biologie de L'Amérique australe.* pp. 7-52. Volumen IV. CRNS. Paris, Francia.
- Di Castri, F. y Hajek, E. 1976. Bioclimatología de Chile. Vicerrectoría Académica, Universidad Católica de Chile. Editorial de la Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 161 p.
- Dirección climatológica de Chile y Dirección aeronáutica civil. 2016. Resumen climático Chile 2016. Climatología- oficina de cambio climático. Santiago, Chile.
- Donoso MA, Fontúrbel FE, Cares RA, Oda E, Ramírez PA and Botto-Mahan C. 2016. Temporal fluctuation in shrub species preferences of to native rodents: the effect of infection status on habitat use. *Austral Ecol.* 41: 512-8.
- Dujardin, J.P., Costa, J., Bustamante, D., Jaramillo, N. y Catalá, S. 2009. Deciphering morphology in Triatominae: The evolutionary signals. *Acta Trop.* 110: 101-111.
- Ehrenfeld, M., Canals, M. y Cattan, P.E. 1998. Population parameters of *Triatoma spinolai* (Heteroptera: Reduviidae) under environmental conditions and densities. *J. Med. Entomol.* 35: 740-744.
- Estadella, V., Bacigalupo, A. y Cattan, P.E. 2015. Densidad relativa de *Mepraia spinolai* (Triatominae) y su frecuencia de infección por *Trypanosoma cruzi* en Chile. *Parasitol. Latinoam.* 64(3): 36-45.
- Frías, D. y Atria, J. 1998. Chromosomal variation, macroevolution and possible parapatric speciation in *Mepraia spinolai* (Porter) (Hemiptera: Reduviidae). *Genet. Mol. Biol.* 21: 179-184.
- Frias, D., Henry, A. y González, C.R. 1998. *Mepraia gajardoi*: a new species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) from Chile and its comparison with *Mepraia spinolai*. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 71: 177-188.
- Frías-Lasserre, D. 2010. A new species and karyotype variation in the bordering distribution of *Mepraia spinolai* (Porter) and *Mepraia gajardoi* Frías

et al. (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae) in Chile and its parapatric model of speciation. *Neotrop. Entomol.* 39(4): 572-583.

Frías-Lasserre, D., González, C.R., Reyes Valenzuela, C., Blanco de Carvalho, D., Oliveira, J., Canals, M. y Aristeu da Rosa, J. 2017. Wing polymorphism and *Trypanosoma cruzi* infection in wild, peridomestic, and domestic collections of *Mepraia spinolai* (Hemiptera: Reduviidae) from Chile. *J. Med. Entomol.* (en prensa) doi: 10.1093/jme/tjx061.

Githeko, A., Lindsay, S., Confalonieri, U. y Patz, J. 2000. El cambio climático y las enfermedades transmitidas por vectores: un análisis regional. *Bull. WHO.* 78(9): 1136-1147.

Hajek E. 1991. Medio ambiente en Chile. En: Hajek E (ed) La situación ambiental en América Latina, Algunos Estudios de Casos. Balado-Buschi: 237-294. CIEDLA, Buenos Aires, Argentina.

Harrison, R.G. 1980. Dispersal polymorphisms in insects. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 11: 95-118.

Hernández, M.L., Dujardin, J.P., Gorla, D.E. y Catalá, S.S. 2015. Can body traits, other than wings, reflect the flight ability of Triatominae bugs? *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.* 48(6): 682-691.

Honek, A. 1995. Factors and consequences of a non-functional alary polymorphism in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae). *Res. Popul. Ecol.* 37 (1): 111-118.

IPCC, 2013. Summary for Policymakers. In: *Climate Change 2013: The physical science basis. Contribution of working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Jurberg, J., Lent, H., Carcavallo, R., Silva, D., Galvão, C. y Frías, D. 2002. Estudio morfológico da genitalia externa masculina de *Mepraia gajardoi* Frías, Henry and González 1998 (Hemiptera: Reduviidae) com comentarios sobre suas relações filogenéticas. *Entomología y Vectores*, 9: 559-577.

Kollien, A.H. y Schaub, G.A. 2000. The development of *Trypanosoma cruzi* in Triatominae. *Parasitol. Today.* 16: 381-387.

Lehane, M. J. 1991. *Biology of blood sucking insects.* Harper Collins ac. London, 288 pp.

Lent, H. y Wygodzinsky, P. 1979. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas' disease. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 163(3): 123-520.

Moreno, M. L., Gorla, D. y Catalá, S. 2006. Association between antennal phenotype, wing polymorphism and sex in the genus *Mepraia* (Reduviidae: Triatominae). *Infect. Gen. Evol.* 6: 228-234.

Nijhout, H.F. 1994. *Insect hormones.* Princeton University Press, Princeton, 280 pp.

- Nijhout, H.F. 1999. Control mechanisms of polyphenic development in insects. *Bioscience*. 49: 181-192.
- Obara, M.T., Barata J.M.S., da Silva N.N., Júnior, W.C., Urbinatti, P. R., da Rosa, J.A., Jurberg, J. y Galvão, C. 2007. Estudo de ovos de quatro espécies do gênero *Meccus* (Hemiptera, Reduviidae, Triatominae), vetores da doença de Chagas. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. 102(1): 13-19.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rabinovich, J.E. 1978. *Ecología de poblaciones animales*. Monografía OEA. Washington. 21: 114 pp.
- Roff, D.A. y Fairbairn, D.J. 1991. Wing dimorphisms and the evolution of migratory polymorphisms among the insecta. *Am. Zool.* 31: 243-251.
- Rozas M, Botto-Mahan C, Coronado X, Ortiz S, Cattán PE y Solari A. 2005. *Trypanosoma cruzi* infection in wild mammals from a Chagasic area of Chile. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 73: 517-9.
- Schofield, C.J., Apt, W., Sagua, H., Panzera, F. y Dujardin, J.P. 1998. Alary polymorphism in *Triatoma spinolai* and its possible relationship with demographic strategy. *Med. Vet. Entomol.* 12: 30-38.
- Slater, J.A. 1977. The incidence and evolutionary significance of wing dimorphism in lygaeid bugs with particular reference to those of South Africa. *Biotrop.* 9:217-229.
- Uribe, J.M., Cabrera, R., De la Fuente, A. y Paneque, M. 2012. *Atlas Bioclimático de Chile*. Universidad de Chile, Santiago de Chile, 232 pp.
- Zera, A.J. 2004. The endocrine regulation of wing polymorphism in Insects: State of the art, recent surprises, and future directions. *Integr. Comp. Biol.* 43: 607-616.
- Zera, A.J. y Denno, R.F. 1997. Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annu. Rev. Entomol.* 42: 207-30.
- Zera, A.J. y Mole, S. 1994. The physiological cost of flight capability in wing-dimorphic crickets. *Res. Popul. Ecol.* 36(2): 151-156.

Anexo 1. Características de las ecorregiones presentes en el estudio.

Ecorregión	Vegetación	Clima/ Actividad vegetativa
Mediterránea per árida	Vegetación semidesértica de caméfitos y cactáceas aumentado su densidad hacia el sur.	Humedad relativa promedio de 25%, con pluviometría de 25 mm y un gradiente de aridez desde la costa (9 meses) hacia el interior (Los Andes, 11 meses)
Mediterránea árida	Transición de desierto absoluto hasta bosquetes higrófilos templados de neblina, interior con matorrales espinosos densos, mayoritariamente en la ecorregión estepa empobrecida.	De menor influencia desértica con un periodo seco de 8 a 9 meses, en el cual se alternan años lluviosos con secos, y con inviernos subhúmedos.
Mediterránea semiárida	Estepas arbustivas en litorales, bosques esclerófilos ralos en la cordillera de la costa, sabanas con Acacia en la depresión intermedia, bosques esclerófilos abiertos y matorral espinoso en la zona pre-andina	La aridez disminuye progresivamente hacia el sur. La pluviometría está entre los 330 y 700 mm por año.

Fuente: di Castri (1968); di Castri & Hajek (1976); Hajek (1991).