

UCH-FC  
MAB-B  
L566  
C.1



**ANÁLISIS DE RASGOS FISIOLÓGICOS Y DE  
HISTORIA DE VIDA DE *RACHIPTERA LIMBATA*  
(DIPTERA: TEPHRITIDAE), A LO LARGO DE UN  
GRADIENTE LATITUDINAL.**

TESIS  
ENTREGADA A LA  
UNIVERSIDAD DE CHILE  
EN CUMPLIMIENTO PARCIAL DE LOS REQUISITOS  
PARA OPTAR AL GRADO DE

**MAGISTER EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

POR

**SOFÍA ALEJANDRA LÉNIZ MARTELLI**

SEPTIEMBRE 2017

DIRECTOR DE TESIS: DR. CLAUDIO VELOSO  
CO-DIRECTORA DE TESIS: DRA. GRISEL CAVIERES

**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE  
INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGÍSTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de magíster presentada por la candidata

**SOFIA ALEJANDRA LENIZ MARTELLI**

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 21 de agosto 2017.

DIRECTOR DE TESIS:  
DR. CLAUDIO VELOSO

CO-DIRECTORA DE TESIS:  
DRA. GRISEL CAVIERES

COMISION DE EVALUACION DE LA TESIS:

DRA. CAREZZA BOTTO

DRA. KARIN MALDONADO

Dedico esta tesis a todos los maestros que han formado parte de mi vida,  
comenzando por mis padres,  
mis primeros maestros.

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mi tutor Claudio Veloso, por todo su apoyo a lo largo de mi formación científica, por transmitirme su fascinación por la ciencia y por participar activamente de esta investigación. También quiero dar las gracias a mi cotutora Grisel Cavieres, por compartir conmigo sus conocimientos sobre fisiología térmica, por estar siempre dispuesta a resolver mis dudas y por incitarme a reflexionar. Agradezco a los integrantes de la comisión evaluadora: Karin Maldonado y Carezza Botto, por sus sugerencias y observaciones que permitieron enriquecer este trabajo.

Agradezco a todas las personas que hicieron posible este trabajo, particularmente a Belén, por ayudarme en los inicios de esta investigación, y a Andrés Sazo por su ayuda en el aspecto metodológico. Agradezco a los miembros de mi laboratorio, a Diana y Taucare, por compartir sus experiencias de investigación y dar espacio a discusiones científicas. Agradezco de forma personal a mi amiga Caro, por su compañía, su disposición a discutir sobre mi tema de estudio y por todo su apoyo emocional. Agradezco a mis padres, hermanas y amigos, por entregarme el apoyo necesario en este proceso, y a Pablo por demostrar interés en mi trabajo. Agradezco de todo corazón a mi familia de yoga, a Yogiraj Tonmoy Shome, a la Andy, a todos mis profesores, compañeros y alumnos, pues me han ayudado a aprender de mis errores y avanzar en este camino de formación.

Agradezco a Conicyt por otorgarme la Beca de Magister Nacional (FOLIO 22150540), y al proyecto PAIFAC 2015 que hizo posible esta investigación.

## INDICE DE MATERIAS

LISTA DE TABLAS .....	vi
LISTA DE FIGURAS .....	vii
LISTA DE ABREVIATURAS .....	ix
RESUMEN .....	x
ABSTRACT .....	xii
1. INTRODUCCIÓN .....	1
1.1 Hipótesis .....	12
1.2 Objetivos .....	13
2. MATERIALES Y METODOS .....	14
2.1 Gradiente de estudio .....	14
2.2 Recolección de cecidias .....	16
2.3 Determinación de contenido lipídico .....	17
2.4 Determinación de resistencia a la desecación .....	18
2.5 Determinación de curvas de desempeño .....	20
2.6 Análisis estadísticos .....	22
3. RESULTADOS .....	24
3.1 Análisis de rasgos de historia de vida .....	24
3.2 Análisis de rasgos fisiológicos .....	30
4. DISCUSION .....	43
4.1 Resistencia a la desecación en <i>R. limbata</i> .....	44
4.2 Desempeño térmico locomotor en <i>R. limbata</i> .....	48
4.3 Propuestas sobre la funcionalidad de la cecidia .....	52
4.4 Estrategias de vida de las diferentes poblaciones de <i>R. limbata</i> .....	53
5. CONCLUSIONES .....	56
6. BIBLIOGRAFIA .....	58
7. ANEXO .....	67

## LISTA DE TABLAS

- Tabla 1.** Variables climáticas para cada población. A: altitud,  $T_{\min}$ : promedio anual de las temperaturas mínimas diarias,  $T_{\max}$ : promedio anual de las temperaturas máximas diarias,  $T_{\text{prom}}$ : promedio anual de las temperaturas promedio diarias, CV  $T_{\min}$ ,  $T_{\max}$  y  $T_{\text{prom}}$ : coeficiente de variación de la temperatura mínima, máxima y promedio, P: precipitación anual acumulada,  $A_m$ : índice de aridez de De Martonne y clasificación de aridez según Croitoru et al (2013)..... 16
- Tabla 2.** Porcentaje de machos y hembras emergidos en cada población. Se incluye valor de p asociado a la prueba de proporciones de una muestra con corrección de continuidad..... 24
- Tabla 3.** Matriz de correlaciones entre las variables climáticas y el porcentaje de emergencia ( $P_e$ ), masa corporal, proporción de lípidos ( $P_{\text{lipidos}}$ ) y volumen de la cecidia. Para la  $P_{\text{lipidos}}$  y volumen de cecidia, se utilizaron los valores de las variables corregidos por la masa de los individuos (valores de los residuos obtenidos a partir de una regresión lineal entre el rasgo y la masa corporal). La tabla muestra el coeficiente de correlación (r) y se destacan en negro las correlaciones que son significativas ( $p < 0,001$ ) ..... 29
- Tabla 4.** Matriz de correlaciones entre las variables climáticas y la sobrevivencia a la desecación, el porcentaje de pérdida de agua ( $PEa$ ) y la tasa de pérdida de agua ( $T_{PEa}$ ). Se utilizaron los valores de las variables corregidos por la masa de los individuos (valores de los residuos obtenidos a partir de una regresión lineal entre el rasgo y la masa corporal). La tabla muestra los coeficientes de correlación (r) y destaca en negro las correlaciones significativas ( $p < 0,005$ ).. 35
- Tabla 5.** Matriz de correlaciones entre las variables climáticas y la masa húmeda, masa seca y contenido de agua de *R. limbata*. Para el  $C_{\text{agua}}$  se utilizaron los valores corregidos por la masa de los individuos (valores de los residuos obtenidos a partir de una regresión lineal entre el  $C_{\text{agua}}$  y la masa corporal). La tabla muestra el coeficiente de correlación (r) y se destacan en negro las correlaciones significativas ( $p < 0,001$ )..... 36
- Tabla 6.** ANOVA para cada parámetro de las curvas de desempeño térmico locomotor, P: población, S: sexo y P:S : interacción. Se destacan en negro los valores significativos. La  $T_0$  fue analizada con PERMANOVA..... 40
- Tabla 7.** Matriz de correlaciones entre las variables climáticas y los parámetros de la curva de desempeño térmico. La tabla muestra el coeficiente de correlación (r) y se destacan en negro las correlaciones significativas. \*: valores de p entre 0,05 y 0,005. \*\*: valores de  $p < 0,005$ ..... 42

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Fotografías del modelo de estudio. **A:** Individuo adulto de *Rachiptera limbata* (Diptera, Tephritidae). **B:** Cecidia de *Baccharis linearis* (Asterales, Asteraceae)..... 11
- Figura 2.** Mapa ilustrativo del gradiente latitudinal de las poblaciones estudiadas a lo largo de Chile central..... 15
- Figura 3.** Esquema ilustrativo del ensayo de resistencia a la desecación..... 19
- Figura 4.** Curva teórica de desempeño térmico locomotor para ectotermos. Temperatura crítica mínima ( $TC_{min}$ ), temperatura crítica máxima ( $TC_{max}$ ), temperatura óptima ( $T_o$ ), amplitud de desempeño térmico ( $T_{br}$ ), velocidad máxima ( $V_{max}$ ) y desempeño total (área bajo la curva)..... 21
- Figura 5.** Porcentaje de emergencia ( $P_e$ ) de *R. limbata* en cada población. **A:** Se grafica el valor promedio de  $P_e$  para cada población (n° de individuos emergidos respecto al n° de cecidias recolectadas). El \* indica la diferencia significativa entre Chillán y el resto de las poblaciones. **B:** Se grafica el porcentaje de machos y hembras, respecto al total de adultos emergidos en cada población. La prueba *a posteriori* no muestra diferencias significativas ..... 25
- Figura 6.** Masa corporal de *R. limbata* en las distintas localidades. Se grafican los valores promedio  $\pm$  EE. Vallenar (N=116), Ovalle (N=121), Putaendo (N=107), San Fernando (N=126) y Chillán (N=191). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p<0,05$ ) ..... 26
- Figura 7.** Proporción de lípidos ( $P_{lipidos}$ ) de *R. limbata* en las distintas poblaciones. Se grafican los valores promedio de  $P_{lipidos} \pm$  EE. Vallenar (N=28), Ovalle (N=39), Putaendo (N=35), San Fernando (N=44) y Chillán (N=57). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p<0,05$ ) ..... 27
- Figura 8.** Volumen de las cecidias de *Baccharis linearis* en función de la población. Se grafican los valores promedio del volumen  $\pm$  EE. Vallenar (N=116), Ovalle (N=121), Putaendo (N=107), San Fernando (N=126) y Chillán (N=191). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias (Tukey,  $p<0,05$ ) ..... 28

- Figura 9.** Sobrevivencia de *R. limbata* a la desecación (horas) en las distintas poblaciones. Se grafican los valores promedio de la sobrevivencia  $\pm$  EE. Vallenar (N=29), Ovalle (N=43), Putaendo (N=23), San Fernando (N=32) y Chillán (N=46). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ) ..... 30
- Figura 10.** Gráfico del porcentaje de pérdida de agua ( $PEa$ ) en función de la población. Se grafican los valores promedios del  $PEa$  para machos y hembras  $\pm$  EE. Vallenar (N=29), Ovalle (N=43), Putaendo (N=23), San Fernando (N=32) y Chillán (N=46) ..... 31
- Figura 11.** Gráfico de la tasa de pérdida de agua ( $T_{PEa}$ ) en función de la población. Se grafican los valores promedios para machos y hembras  $\pm$  EE. Vallenar (N=29), Ovalle (N=43), Putaendo (N=23), San Fernando (N=32) y Chillán (N=46). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba *a posteriori* de Tukey ( $p < 0,05$ )..... 32
- Figura 12.** Gráfico de masa húmeda (blanco) y masa seca (negro) de *R. limbata* en las distintas poblaciones. Vallenar (N=28), Ovalle (N=39), Putaendo (N=35), San Fernando (N=44) y Chillán (N=57). Las letras diferentes muestran la diferencia significativa en la masa húmeda de *Rachiptera*, entre las poblaciones de Ovalle y Chillán. La masa seca no difiere significativamente entre poblaciones..... 33
- Figura 13.** Gráfico del contenido de agua corporal ( $C_{agua}$ ) en función de la población. Se grafican los valores promedios para machos y hembras  $\pm$  EE. Vallenar (N=28), Ovalle (N=39), Putaendo (N=35), San Fernando (N=44) y Chillán (N=57). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ )..... 34
- Figura 14.** Curvas de desempeño térmico locomotor para las distintas poblaciones de *R. limbata*. Se grafica el promedio poblacional de la velocidad de caminata  $\pm$  EE. Vallenar (N=42), Ovalle (N=38), Putaendo (N=33), San Fernando (N=35) y Chillán (N=46)..... 37
- Figura 15.** Parámetros de la curva de desempeño térmico locomotor en función de la población. **A:** temperatura crítica mínima ( $TC_{min}$ ), **B:** temperatura crítica máxima ( $TC_{max}$ ), **C:** temperatura óptima ( $T_o$ ), **D:** velocidad máxima ( $V_{max}$ ), **E:** amplitud del desempeño térmico ( $T_{br}$ ) y **F:** desempeño total (área). Se grafica el promedio poblacional de cada parámetro  $\pm$  EE. Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ). Vallenar (N=42; V), Ovalle (N=38; O), Putaendo (N=33; P), San Fernando (N=35; S) y Chillán (N=46; Ch)..... 39



## LISTA DE ABREVIATURAS

A:	Altitud
$A_m$ :	Índice de aridez de De Martonne
ANCOVA:	Análisis de la covarianza
ANOVA:	Análisis de la varianza
$C_{agua}$ :	Contenido de agua corporal
CV:	Coefficiente de variación
EE:	Error estándar
F:	Estadístico F de Snedecor
N:	Tamaño de la muestra
p:	Nivel de significancia
$P_e$ :	Porcentaje de emergencia de individuos
$PEa$ :	Pérdida de agua
PERMANOVA:	Análisis de la varianza con permutaciones
$P_{lipidos}$ :	Proporción de lípidos
r:	Coefficiente de correlación de Spearman
RAD:	Resistencia a la desecación
RAI:	Resistencia a la inanición
$T_{br}$ :	Amplitud del desempeño térmico
$TC_{max}$ :	Temperatura crítica máxima del desempeño
$TC_{min}$ :	Temperatura crítica mínima del desempeño
$T_{PEa}$ :	Tasa de pérdida de agua
$T_{max}$ :	Promedio anual de las temperaturas máximas diarias
$T_{min}$ :	Promedio anual de las temperaturas mínimas diarias
$T_{prom}$ :	Promedio anual de las temperaturas promedio diarias
$T_o$ :	Temperatura óptima del desempeño
$V_{max}$ :	Velocidad máxima de caminata o desempeño máximo

## RESUMEN

Los estudios sobre la variación de rasgos fisiológicos a una gran escala espacial y temporal son centrales en macrofisiología, y permiten comprender la evolución de los rasgos a nivel intra e interespecífico. Debido a su amplia distribución y al escaso conocimiento sobre su fisiología, los insectos agalladores constituyen un sistema ideal para estudiar patrones poblacionales. En esta tesis se estudió la variación latitudinal en rasgos fisiológicos y de historia de vida de *Rachiptera limbata*, un díptero de la familia Tephritidae que forma cecidias en el arbusto *Baccharis linearis* en primavera-verano. Se plantearon dos hipótesis principales. La primera propone que existe una asociación entre las condiciones climáticas del hábitat y algunos rasgos de historia de vida de *R. limbata*, y la segunda, que existen diferencias interpoblacionales en los rasgos fisiológicos asociados a la conservación de agua y desempeño térmico.

Como resultado, se encontró que las variables: emergencia de individuos, proporción de lípidos, tasa de pérdida de agua y temperatura crítica mínima, se asocian positivamente con la latitud. Mientras que las variables: masa de los individuos, tamaño de las cecidias, resistencia a la desecación, contenido de agua corporal, amplitud del desempeño térmico y desempeño térmico máximo, se asociaron negativamente con la latitud. A partir de estos

resultados, se sugiere que la capacidad de resistir a la desecación estaría dada principalmente por un aumento en el contenido de agua corporal y una disminución en la tasa de pérdida de agua. Los lípidos no se asociaron a un incremento en la resistencia a la desecación y se sugiere que podrían estar involucrados principalmente en la función reproductiva. Se propone que, con la latitud existiría un incremento de la fecundidad y la sobrevivencia de la progenie, a costa de una disminución en la resistencia a la desecación y desempeño locomotor. A menor latitud, se favorecería la sobrevivencia de los adultos por sobre la fecundidad, incrementando el desempeño locomotor general y la capacidad para resistir a la desecación. Esto sugiere que el ambiente ejerce presión en distintos momentos de la vida de *Rachiptera*, dependiendo de la población. En las poblaciones del norte, las presiones del ambiente actúan durante la ontogenia temprana, mientras que en el sur, actúan durante la ontogenia tardía. También se sugieren algunas posibles funciones de la cecidia, como estructura protectora frente a la desecación, temperaturas extremas y radiación.

## ABSTRACT

Studies concerning physiological traits variation over a large spatial and temporal scale are central in macrophysiology, providing valuable information to understand how physiological traits evolve at both intra and interspecific levels. Gall-insects offer an ideal system to study population patterns, because of their broad distribution and the scarce knowledge regarding their physiology. In this thesis I study the variation in physiological and life history traits over a latitudinal gradient of *Rachiptera limbata*, a Tephritidae fly that develops galls on the shrub *Baccharis linearis* during spring-summer seasons. Two main hypotheses were tested. The first hypothesis proposes an association between abiotic conditions and life history traits. The second one suggests that there are differences among populations in physiological traits, associated to water balance and thermal performance.

The results showed a positive correlation between latitude and emergence of individuals, lipid proportion, water loss rate and critical thermal minimum. While there was a negative correlation between latitude and gall size, individual mass, desiccation resistance, water content, thermal breadth and maximum performance.

Considering these results, I suggest that the resistance to desiccation is conditioned mainly by an increment in water content and a decrease in water loss rate. Lipids were not

associated to an increase in desiccation resistance and I suggest that they could be mainly involved in reproductive functions. I propose that there is an increase in fecundity and offspring survival at high latitudes, at expenses of reducing thermal performance and desiccation resistance. While at lower latitudes, there would be a positive impact in adult survival, but a negative impact over fecundity, with higher values of adult's desiccation resistance and thermal performance. These results suggest that environmental pressures act on different life stages of *R. limbata* depending on the population. In northern populations, environmental pressures would be acting mainly during early ontogeny, while in southern populations, during late ontogeny. Also, some possible roles of the cecidium are discussed, suggesting to act as a shelter structure against desiccation, temperature and radiation.

## 1. INTRODUCCIÓN

La temperatura ambiente y la disponibilidad de agua, son factores abióticos que impactan en la abundancia y distribución geográfica de organismos ectotermos (Pörtner et al., 2006; Bozinovic et al., 2011). Ambos factores inciden directa o indirectamente en la estrategia de vida de los organismos, modificando parámetros reproductivos y poblacionales (Varley et al., 1973; Kingsolver, 1989). Todas las funciones de un individuo, como el crecimiento, metabolismo, movimiento y reproducción, son afectadas por la temperatura corporal (Chown y Nicolson, 2004), y su influencia tiene consecuencias a nivel de individuo, comunidad y ecosistema (Grigaltchik et al., 2012). Los insectos son organismos ectotermos, es decir, su temperatura corporal puede variar de acuerdo al ambiente, y su capacidad para termorregular se restringe principalmente a su comportamiento (Heinrich, 1981; Jones y Oldroyd, 2007). Además, su tamaño corporal pequeño, les impide almacenar grandes cantidades de agua, y su gran relación superficie/volumen los hace particularmente vulnerables a la pérdida de agua y calor (Kühnel et al., 2016), lo que representa un desafío para poblaciones de ambientes áridos. Considerando que las condiciones climáticas varían en el espacio y tiempo, se ha visto que los insectos son capaces de ajustar su fisiología en respuesta a las condiciones locales (Heinze et al., 1998; Hu y Appel, 2004).

## Desempeño térmico

Las curvas de desempeño térmico han sido ampliamente utilizadas para evaluar la variación en alguna medida del desempeño del organismo (ej: locomoción, asimilación, crecimiento, desarrollo, fecundidad y sobrevivencia) en función de su temperatura corporal (Angilletta, 2009). En ectotermos, estas curvas generalmente siguen un patrón en el cual el desempeño aumenta con la temperatura hasta alcanzar un óptimo y luego decae abruptamente hasta llegar a cero en el límite crítico superior (Huey y Stevenson, 1979; Gilchrist et al., 1995). Pueden existir variaciones de la curva en el eje vertical, horizontal o en su amplitud, en diferentes especies, poblaciones o genotipos (Huey y Kingsolver, 1989; Izem y Kingsolver, 2005). Una medida de desempeño ampliamente utilizada ha sido el desempeño locomotor (ej: velocidad de caminata, velocidad de vuelco, entre otros), ya que influye en el “fitness” del organismo, a través del éxito reproductivo y la sobrevivencia (depredación y escape frente a depredadores) (Bennett y Huey, 1990). Diversos autores han documentado la variación geográfica intraespecífica en las respuestas del desempeño térmico locomotor en ectotermos (Van Berkum, 1986; John-Adler et al., 1988; Huey y Kingsolver, 1993). En el trabajo de Castañeda et al. (2004), el isópodo *Porcellio laevis* presenta una disminución de la temperatura óptima de desempeño con la latitud, lo que sugiere una adaptación al frío y a las condiciones climáticas locales. Lo mismo ocurre con el cangrejo *Petrolisthes violaceus*, donde existe una correlación negativa entre la latitud y la temperatura óptima de desempeño (Gaitan-Espitia et al., 2014). Algunos autores han estudiado el significado adaptativo del desempeño fisiológico, sugiriendo que las variaciones intraespecíficas podrían estar dadas

por adaptación genética a los diferentes microhabitats (Stillman y Somero, 2000; Wilson, 2001). Por otra parte, los trabajos que comparan los límites críticos del desempeño, han observado que la temperatura crítica mínima varía con la latitud a una tasa mayor que la crítica máxima (Addo-Bediako et al., 2000; Sunday et al., 2011). Esta tolerancia al frío que varía geográficamente y la tolerancia al calor mayormente conservada, sugiere una limitación evolutiva en la tolerancia al calor, y resalta el desafío que pueden enfrentar las poblaciones frente a los cambios en las temperaturas máximas (Hoffmann et al., 2012; Bozinovic et al., 2014; Schou et al., 2014).

La hipótesis de variabilidad climática propone que los individuos de ambientes térmicamente estables tendrán rangos de tolerancia térmica más acotados que los de ambientes variables (Janzen, 1967; Gaston y Chown, 1999a; Folguera et al., 2009). Según esta hipótesis, los organismos situados a mayor latitud soportarían un mayor rango de temperaturas que aquellos cercanos al ecuador (con la latitud aumenta la heterogeneidad térmica; ver Gaston y Chown, 1999b). Esto permitiría explicar por qué a mayor latitud las especies presentan una mayor distribución (Stevens, 1989; Roy et al., 1994). Dentro de este contexto, un fenotipo térmico generalista es aquel que mantiene su desempeño en un rango amplio de temperaturas, mientras que uno especialista acota su desempeño a un rango menor (Angilletta, 2009). En el proverbio “Jack of all trades is a master of none”, se plantea que la evolución del generalismo necesariamente implica un costo (Levins, 1968). Bajo este supuesto, la habilidad para desempeñarse en un rango amplio de temperaturas se lograría a costa de sacrificar el máximo desempeño alcanzado (Lynch y Gabriel, 1987; Gilchrist, 1995; Palaima, 2007).



## Balance de agua

El agua es otro factor abiótico relevante en la distribución de los organismos terrestres. Los insectos pierden agua a través de la cutícula, en la respiración y en la excreción, y han desarrollado estrategias conductuales, morfológicas y fisiológicas que les permiten resistir o tolerar la pérdida de agua en ambientes donde el recurso hídrico es escaso (Chown et al., 2002; Chown y Nicolson, 2004). La resistencia a la desecación puede estar dada por un incremento del contenido de agua corporal, una disminución en la tasa de pérdida de agua o una mayor tolerancia a la pérdida de agua (Gibbs et al., 1997; Gibbs y Matzkin, 2001). Estas estrategias pueden estar acompañadas por modificaciones en los lípidos de cutícula (Parkash et al., 2008) o cambios en osmolitos que permiten retener más agua (Parkash et al., 2014). La mayor parte de los estudios sobre el balance de agua en insectos ha sido realizado en *Drosophila*, y se ha encontrado que los individuos pueden aclimatarse frente condiciones de estrés hídrico, incrementando su capacidad de resistir a la desecación a través de cambios en la permeabilidad de la cutícula (Hadley, 1994; Angilletta, 2009; Bazinet et al., 2010). Además, se ha visto que las especies de ambientes secos tienden a presentar mayor resistencia a la desecación que las de ambientes húmedos (Addo-Bediako et al., 2001), sugiriendo un ajuste fisiológico de los individuos frente a las condiciones del hábitat.

## Efecto de las condiciones del hábitat en los rasgos de historia de vida

El clima es uno de los factores que incide en la estrategia de vida de los organismos. La temperatura puede modificar parámetros poblacionales y reproductivos (Vargas et al., 2000; Cardoso et al., 2002), lo que puede verse reflejado en variaciones interpoblacionales

de los rasgos de historia de vida (Berven y Gill, 1983; Mousseau y Roff, 1989; Morrison y Hero, 2003). Por ejemplo, la temperatura es uno de los factores que induce variaciones en el tamaño corporal de los organismos (Chown y Gaston, 2010). La regla de Bergmann plantea que los animales de ambientes fríos (ej: mayor latitud) tienden a presentar mayor tamaño corporal que los de ambientes cálidos (Blackburn et al., 1999). Esta regla fue descrita para vertebrados homeotermos y ha sido utilizada principalmente para establecer comparaciones interespecíficas. Una de sus interpretaciones está relacionada a la conservación del calor: los animales grandes presentan una menor relación superficie/volumen y esto les ayuda a reducir la pérdida de calor. Otros trabajos argumentan que el patrón se explicaría por la resistencia a la inanición, sugiriendo que los tamaños corporales grandes otorgarían una ventaja adaptativa en hábitats situados a mayor latitud, donde generalmente el recurso es escaso (Cushman et al., 1993; Arnett y Gotelli, 2003). Sin embargo, el patrón del tamaño corporal a gran escala es poco conocido en insectos, y existen curvas de Bergman, curvas inversas e incluso ausencia de patrón (Mousseau, 1997; Chown y Gaston, 2010; Shelomi, 2012). La disminución del tamaño corporal con la latitud, muchas veces se explica por una reducción en la temporada cálida de crecimiento (Leather et al., 1995; Blanckenhorn y Demont, 2004; Makarieva et al., 2005; Winterhalter y Mousseau, 2008). A mayor latitud generalmente se acorta la temporada cálida de crecimiento, y dada la relación positiva entre el tiempo de desarrollo y el tamaño corporal, que es comúnmente aceptada en ectotermos (Roff, 1980; Nunney, 1996), se esperaría que con la latitud disminuyeran los tamaños corporales. Por otra parte, los tamaños grandes se asocian a poblaciones menos densas, que por lo general son más vulnerables a extinciones locales, entonces no sería una característica favorable en hábitats

inestables (Turner y Lennon, 1989). Sin embargo, comúnmente se ha estudiado la variación del tamaño corporal en función de la latitud o la temperatura ambiental, dejando de lado otros factores climáticos que pueden incidir en la respuesta, como por ejemplo las precipitaciones (Yom-Tov y Geffen, 2006). Se ha visto que los individuos más grandes tienen mayor resistencia a la inanición y a la desecación, esto permite suponer que en ambientes áridos o de menor productividad, serían favorables los tamaños corporales grandes (Burnett, 1983; Cushman et al., 1993; Le Lagadec et al., 1998).

Las diferentes estrategias de vida muchas veces se reflejan en el modo en que los organismos asignan su energía a mantenimiento, crecimiento, defensa y reproducción. Los lípidos representan una de las fuentes de energía y agua metabólica más importantes en insectos, y permiten a los organismos reproducirse y sobrevivir en periodos donde la alimentación se restringe, como muchas veces ocurre en regiones templadas (Downer y Matthews, 1976). Se presume que el rol de las reservas lipídicas generadas durante la fase larval de un insecto holometábolo, es proveer una reserva energética al adulto para la etapa previa a su alimentación (Chapman, 2013), como por ejemplo ocurre en *Drosophila melanogaster*, donde el adulto no se alimenta durante las primeras 8 horas de vida. Las diferencias interpoblacionales en la cantidad de reservas energéticas de los individuos al emerger, puede ser un indicador del efecto de la dieta de las larvas, expuestas a distintas condiciones ambientales (Jacome et al., 1995). Se ha visto que la cantidad de reservas lipídicas de un insecto se asocia a una mayor resistencia a la inanición (Ballard et al., 2008; Goenaga et al., 2013). En este sentido, los organismos que tengan más reservas pueden presentar ventajas adaptativas en ambientes de menor productividad, donde la

cantidad/calidad de recursos es baja. Estos y otros autores también proponen que podría existir una base genética involucrada en la asignación a reservas lipídicas (Zera y Larsen, 2001).

### Estudios interpoblacionales a gran escala

Durante las últimas décadas, ha crecido el interés científico por realizar estudios a gran escala espacial y temporal, ya que permiten interpretar de una manera más amplia gran parte de los fenómenos biológicos y ecológicos (Chown et al., 2002; Chown et al., 2004; Bozinovic et al., 2011). Esto ha promovido la unión entre la ecología y la fisiología, desarrollando áreas de la biología tales como la macrofisiología, un campo de la biología que investiga las variaciones de rasgos fisiológicos a una gran escala geográfica y temporal, y la implicancia ecológica de estas variaciones (Chown y Gaston, 2008; Gaston et al., 2009). Bajo esta aproximación, la variación geográfica de los rasgos fisiológicos puede estar dada por aclimatación, plasticidad del desarrollo o puede ser un reflejo de diferencias adaptativas determinadas genéticamente, impulsadas por variación en las presiones selectivas locales (Roff, 2002). En este sentido, estudiar las variaciones fisiológicas a lo largo de gradientes ambientales puede proveer valiosa información sobre diversos patrones de adaptación geográfica. Además, tiene la ventaja de que representan una primera aproximación para entender la evolución de estas variables, sin necesidad de incurrir a la evolución experimental, que sólo puede ser estudiada en modelos conocidos, de tiempo generacional corto. Este tipo de estudios ayuda a predecir cómo se comportarán los organismos frente a distintos escenarios climáticos y han sido utilizados para discutir

la vulnerabilidad de las especies al cambio climático (Chown et al., 2004; Calosi et al., 2008).

Uno de los principales desafíos que enfrenta la macrofisiología es la colección de evidencia empírica que permita sustentar los patrones macrofisiológicos (Chown y Gaston, 2016). Los estudios se han enfocado en unos pocos grupos taxonómicos, lo que genera sesgo en los resultados, y se ha discutido la importancia de incorporar nuevos modelos de estudio, incluyendo especies raras con modos de vida diferentes, pues ayudan a generar una comprensión más extendida de la biodiversidad (Gaston et al., 2009).

### Modelo de estudio

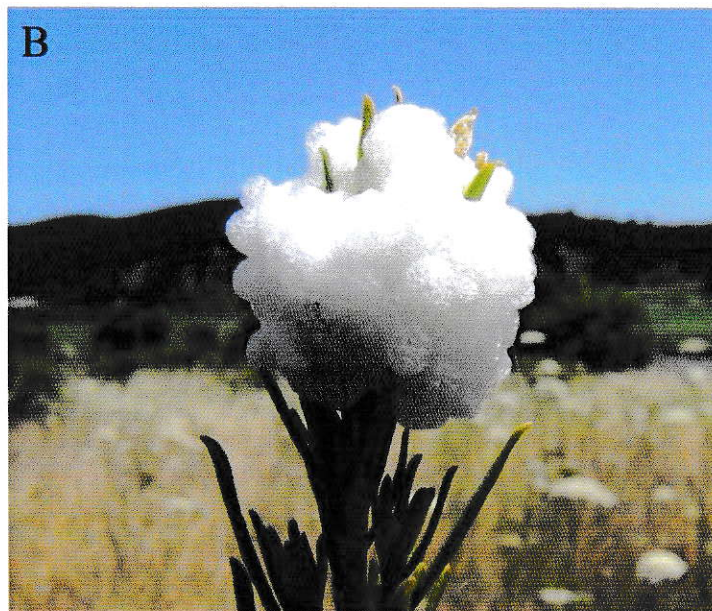
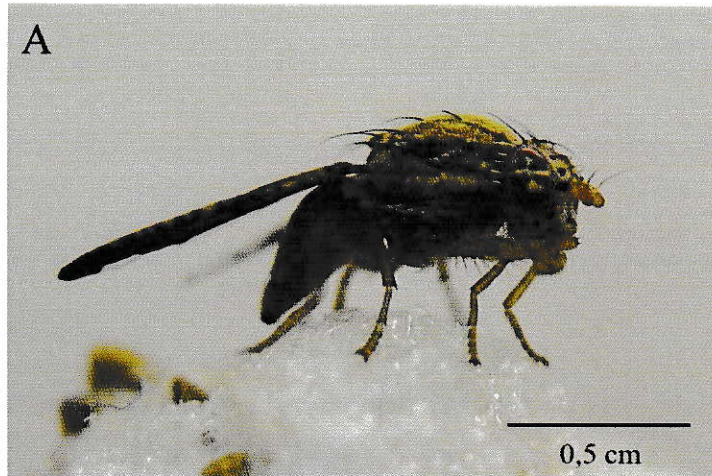
Los insectos agalladores constituyen un buen sistema para identificar patrones geográficos. Las cecidias destacan visualmente y pueden ser rastreadas, lo que permite realizar un seguimiento preciso sobre su distribución, facilitando la experimentación en terreno (Fernandes y Price, 1992). Por otra parte, los individuos conservan un contexto de desarrollo común entre diferentes poblaciones, homogeneizando factores tales como la elección del hospedero y la época de reproducción, convirtiéndolo en un sistema ideal para realizar estudios fisiológicos comparativos en condiciones naturales. Los estudios sobre rasgos fisiológicos en insectos agalladores son escasos y se restringen principalmente a la especie *Eurosta solidagensis*, modelo utilizado frecuentemente para estudiar la tolerancia al congelamiento (Baust et al., 1979).

La familia Tephritidae (Diptera) es una de las más extensas familias de dípteros, y se distribuyen a lo largo del mundo desde regiones templadas hasta regiones subtropicales y

tropicales (Grimaldi y Engels, 2005). Comúnmente se las asocia a las moscas de la fruta y la gran mayoría de sus estudios se limita a especies de importancia económica, otorgando poca atención a los tephritidos no frugívoros (Headrick y Goeden, 1998). Se ha visto que en general los tephritidos agalladores presentan una menor fecundidad que los tephritidos frugívoros, sin embargo, la sobrevivencia de su progeie es mayor (Anantanarayanan et al., 2005). Esto sugiere que las cecidias proveen las condiciones favorables para su desarrollo, actuando como estructuras de protección frente a la desecación, a cambios bruscos de temperatura, a la radiación y al ataque de enemigos naturales (Mani, 1964; Weis et al., 1985; Price et al., 1987).

*Rachiptera limbata* es un Díptero de la familia Tephritidae (Figura 1A) que forma cecidias en el tallo del arbusto *Baccharis linearis* (Asterales, Asteraceae) durante la temporada primavera-verano. El único antecedente sobre su ciclo de vida se registró en la población San Carlos de Apoquindo, en la cual la mosca es bivoltina, es decir, ovipone en los ápices del arbusto a comienzos de la primavera (octubre-noviembre) y luego a mediados del verano (enero) (Aljaro et al., 1984). La larva eclosiona y se introduce en el tallo de la planta, desde donde secreta una sustancia que en contacto con el aire se vuelve sólida y globosa, con el aspecto de una espuma blanca (Figura 1B). Protegido por dicha estructura, el insecto pupa al interior de la cámara larval y emerge como adulto a través de un canal formado previamente por la larva. Al finalizar el verano, un conjunto de pupas de la segunda generación entra en diapausa y pasa el invierno al interior de la cámara larval hasta la siguiente primavera. *Rachiptera limbata* es una especie nativa de Chile que presenta una amplia distribución latitudinal y altitudinal, de manera que sus poblaciones

se ven expuestas a diferentes condiciones de precipitación y temperatura. Esta característica la hacen un modelo útil y novedoso para estudios interpoblacionales a lo largo de gradientes ambientales (ej: latitudinal, aridez, heterogeneidad térmica, etc.). El objetivo de este trabajo apunta a la utilización de un modelo desconocido hasta ahora, para realizar un estudio interpoblacional que integre tanto aspectos fisiológicos (relacionados con la conservación de agua y desempeño térmico) como también rasgos de historia de vida de la especie, discutiendo los resultados en el contexto del modo de vida particular de este insecto. Con esto se busca entregar nueva evidencia empírica para contribuir al desarrollo de la macrofisiología y aportar con conocimientos sobre historia natural de una especie de Tephritido poco estudiada.



**Figura 1.** Fotografías del modelo de estudio. **A:** Individuo adulto de *Rachiptera limbata* (Diptera, Tephritidae). **B:** Cecidia de *Baccharis linearis* (Asterales, Asteraceae).



## 1.1 Hipótesis

**Hipótesis 1:** Existe una asociación entre las condiciones climáticas de distintas poblaciones de *Rachiptera limbata* situadas a lo largo de un gradiente latitudinal, y algunos de sus rasgos de historia de vida.

Predicción 1.a): Dado que a bajas latitudes existe una mayor aridez, se espera que los individuos adultos presenten mayor tamaño corporal que les permita resistir la deshidratación.

Predicción 1.b): Dado que en Chile a bajas latitudes existe una mayor aridez, se espera que los individuos del norte presenten una mayor proporción de lípidos, que les permita tolerar las condiciones de aridez y baja productividad.

**Hipótesis 2:** Distintas poblaciones de *Rachiptera limbata* situadas a lo largo de un gradiente latitudinal, presentarán diferencias en rasgos fisiológicos relacionados con la conservación de agua y desempeño térmico locomotor.

Predicción 2.a): Dado que con la latitud disminuye la aridez, los individuos del norte presentarán una mayor resistencia a la desecación que los del sur.

Predicción 2.b): Dado que a mayor latitud existe una disminución de las temperaturas mínimas, los individuos del sur presentarán en promedio una menor temperatura crítica mínima del desempeño locomotor que los del norte.

Predicción 2.c): Dado que las temperaturas máximas no varían mayormente con la latitud, la temperatura crítica máxima del desempeño locomotor, será conservada entre poblaciones.

Predicción 2.d): Dado que existe un aumento de la heterogeneidad térmica con la latitud, los individuos del sur presentarán una mayor amplitud del desempeño térmico locomotor ( $T_{br}$ ) que los del norte.

## 1.2 Objetivos

### **Objetivo General**

Evaluar la asociación entre las condiciones climáticas de distintas poblaciones de *Rachiptera limbata* situadas a lo largo de un gradiente latitudinal/aridez, y características de historia de vida y rasgos fisiológicos de la mosca (asociados con la conservación de agua y desempeño térmico locomotor).

### **Objetivos Específicos**

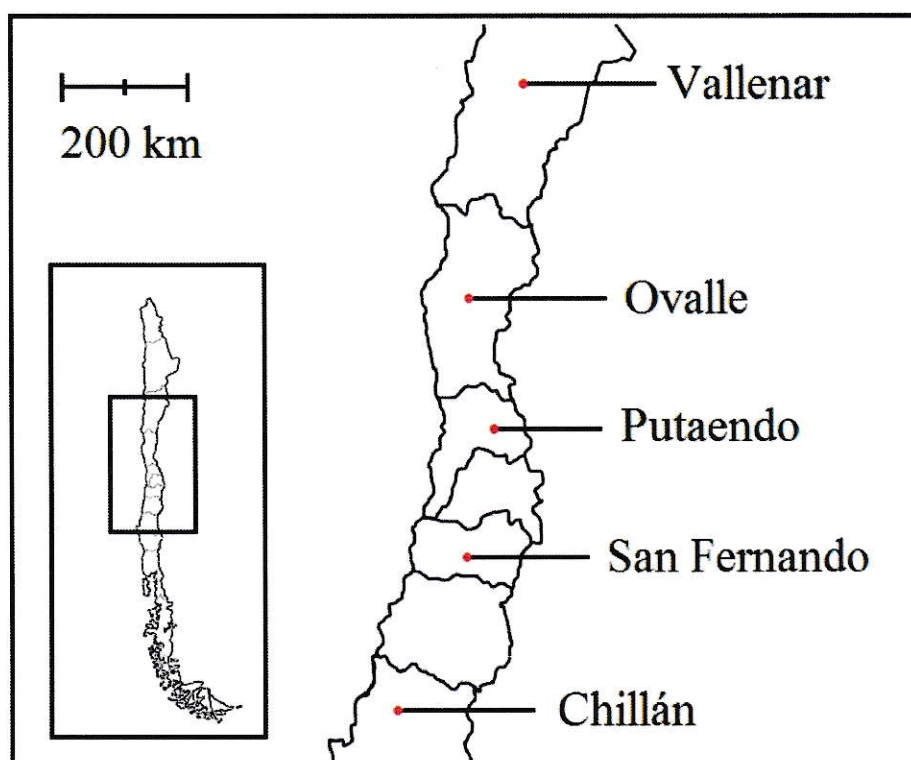
- a) Evaluar si existe asociación entre la masa corporal de *R. limbata* y el gradiente térmico y de aridez.
- b) Evaluar si existe asociación entre la proporción de lípidos de *R. limbata* y el gradiente térmico y de aridez.
- c) Determinar si existe asociación entre la resistencia a la desecación de *R. limbata* y el gradiente térmico y de aridez.
- d) Evaluar la variación interpoblacional en los límites térmicos críticos ( $TC_{min}$  y  $TC_{max}$ ), amplitud del desempeño térmico ( $T_{br}$ ), desempeño térmico máximo ( $V_{max}$ ) y temperatura óptima de desempeño ( $T_o$ ).

## 2. MATERIALES Y METODOS

### 2.1 Gradiente de estudio

El estudio se realizó en cinco poblaciones distribuidas a lo largo de un gradiente latitudinal de temperatura y precipitación, en Chile central. Las poblaciones se localizan entre las regiones de Atacama y Ñuble, abarcando una extensión total de 900 km y separadas entre sí por 230 km, aproximadamente (Figura 2). Corresponden a las poblaciones de Vallenar (28°35'50'' S, 70°43'24'' O), Ovalle (30°23'29'' S, 70°54'10'' O), Putaendo (32°33'29'' S, 70°42'06'' O), San Fernando (34°36'44'' S, 71°03'48'' O) y Chillán (36°38'57'' S, 72°21'30'' O), cuyos datos climáticos se encuentran resumidos en la Tabla 1. Los datos se descargaron de la página de internet del Ministerio de Obras Públicas ([www.mop.cl](http://www.mop.cl)), utilizando las estaciones meteorológicas más próximas al sitio de estudio. Los valores de las variables climáticas se obtuvieron a partir de las temperaturas diarias de cada población (durante el año 2015). Como medida de heterogeneidad térmica ambiental, se utilizó el coeficiente de variación anual (CV) de la temperatura mínima, máxima y promedio, que se calculó como la desviación estándar dividido en el promedio anual de cada temperatura. Se calculó el índice de aridez de De Martonne ( $A_m$ ) como  $A_m = P/T + 10$ , donde  $P$  corresponde a la precipitación anual acumulada (mm) y  $T$  a la temperatura media anual

(°C) (De Martonne, 1926). La aridez se relaciona de manera inversa a la productividad primaria del hábitat (Emberger, 1955), y el índice de aridez se utiliza como un proxy de las presiones selectivas que experimentan los organismos con el aumento de la aridez, que incluyen aumentos de temperatura y menor disponibilidad de agua y alimento (Tieleman et al., 2002). Este índice presenta una relación inversa con la aridez, de manera que los valores más bajos de  $A_m$  describen ambientes más áridos. De acuerdo a la clasificación de Croitoru et al. (2013) el índice se sitúa en 7 categorías: árido (0 – 10,0), semi-árido (10,0 – 20,0), mediterráneo (20,0 – 24,0), semi-húmedo (24,0 – 28,0), húmedo (28,0 – 35,0), muy húmedo (35,0– 55,0) y extremadamente húmedo (> 55,0).



**Figura 2.** Mapa ilustrativo del gradiente latitudinal de las poblaciones estudiadas a lo largo de Chile central.

**Tabla 1.** Variables climáticas para cada población. A: altitud,  $T_{\min}$ : promedio anual de las temperaturas mínimas diarias,  $T_{\max}$ : promedio anual de las temperaturas máximas diarias,  $T_{\text{prom}}$ : promedio anual de las temperaturas promedio diarias, CV  $T_{\min}$ ,  $T_{\max}$  y  $T_{\text{prom}}$ : coeficiente de variación de la temperatura mínima, máxima y promedio, P: precipitación anual acumulada,  $A_m$ : índice de aridez de De Martonne y clasificación de aridez según Croitoru et al (2013).

	Vallenar	Ovalle	Putauendo	San Fernando	Chillán
A (msnm)	468	697	787	650	93
$T_{\min}$ (°C)	9,56	8,80	7,90	8,68	8,41
$T_{\max}$ (°C)	22,55	23,35	25,44	23,21	21,54
$T_{\text{prom}}$ (°C)	16,06	15,77	16,67	15,94	14,98
CV $T_{\min}$	0,27	0,37	0,47	0,42	0,51
CV $T_{\max}$	0,17	0,18	0,27	0,30	0,33
CV $T_{\text{prom}}$	0,18	0,20	0,29	0,30	0,36
P (mm)	107,8	154,8	106,6	387,4	737,4
$A_m$	4,14	6,01	4,00	14,93	29,52
Clasificación de aridez	Árido	Árido	Árido	Semi-árido	Húmedo

## 2.2 Recolección de cecidias

Se realizó un transecto de recolección entre el 16 y 18 de diciembre 2015, tiempo en el cual se obtuvo el total de cecidias de las 5 poblaciones ( $N_{(\text{Vallenar})}=320$ ,  $N_{(\text{Ovalle})}=320$ ,  $N_{(\text{Putauendo})}=320$ ,  $N_{(\text{San Fernando})}=300$ ,  $N_{(\text{Chillán})}=300$ ). En cada población se realizó un muestreo aleatorio simple extrayendo 3 cecidias por planta, las cuales fueron trasladadas inmediatamente al laboratorio. Para obtener una estimación de su volumen, se midió el ancho y el largo de cada cecidia con un pie de metro digital (Mitutoyo modelo CD-6''C  $\pm 0,02$  mm). Cada cecidia fue introducida en un frasco cilíndrico transparente que se cubrió con una malla de género. Las cecidias se mantuvieron a  $24 \pm 1$  °C, con fotoperiodo 12:12 luz:oscuridad, humedad  $50 \pm 2$  %, y diariamente fueron rociadas con agua para evitar su deshidratación. Se registró periódicamente la emergencia de individuos desde la

cecidia para determinar el porcentaje de emergencia ( $P_e$ ) de cada población. Con el fin de realizar una comparación estadística de los  $P_e$ , el total de cecidias de cada población se subdividió en grupos de 20 cecidias y se determinó el  $P_e$  de cada grupo. Con esto se obtuvo un promedio poblacional del  $P_e$  con una desviación estándar asociada. El porcentaje de emergencia de cada grupo se determinó como:  $P_e = (AE/20) \times 100$ , donde  $AE$  es el n° de adultos emergidos en el grupo de 20 cecidias. Además, para obtener una estimación de la proporción de sexos, se determinó el porcentaje de machos y hembras emergidos del total de adultos eclosionados en cada grupo. A partir de esto, se comparó el promedio poblacional del porcentaje de machos y hembras.

Se determinó el sexo y la masa de cada adulto emergido, con una balanza analítica electrónica (PRECISA 320XR  $\pm$  0,0001 g – Precisa Gravimetrics AG, Dietikon Switzerland). Posteriormente los individuos fueron asignados aleatoriamente a uno de los siguientes ensayos: determinación de contenido lipídico, resistencia a la desecación y curvas de desempeño térmico locomotor.

### 2.3 Determinación de contenido lipídico

Se empleó un método de extracción con solvente (éter de petróleo) basado en el protocolo propuesto por Hoffmann et al. (2005) y Ballard et al. (2008), sin distinguir entre lípidos asignado a reproducción y lípidos de tejido somático. Para el análisis se utilizaron un mínimo de 10 individuos de cada sexo por población. Luego de pesarlos, los individuos fueron conservados a  $-18^{\circ}\text{C}$  para su posterior análisis. Previo a la extracción, las muestras fueron secadas en un horno a  $60^{\circ}\text{C}$  hasta peso constante, para obtener el peso seco de los

individuos antes de iniciar la extracción (*PAE*). Luego, cada individuo fue introducido en un tubo de ensayo al cual se añadió 15 ml de éter de petróleo. Las muestras fueron mantenidas en agitación y se registró su peso transcurridos 2, 4 y 6 días desde el inicio de la extracción. Dado que no hubo diferencias significativas entre estas 3 mediciones, se calculó un promedio entre los 3 datos para obtener el peso seco después de la extracción (*PDE*). El resultado se entregó en unidades de proporción de lípidos ( $P_{lipidos}$ ) de acuerdo a la siguiente ecuación:  $P_{lipidos} = \frac{PAE - PDE}{PAE}$

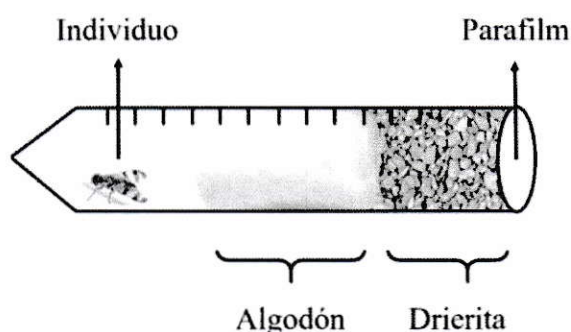
#### 2.4 Determinación de resistencia a la desecación

El método utilizado para determinar la resistencia a la desecación (RAD) está basado en el protocolo de Gibbs et al. (1997), probado posteriormente en Tephritidos por Weldon y Taylor (2010). Inmediatamente luego de su eclosión, los adultos fueron mantenidos a  $24 \pm 1$  °C y fotoperiodo 12:12 luz:oscuridad, con agua y una dieta *ad libitum* en base a levadura y sacarosa (1:3) diluida en agua (Muñiz y Andrés, 1993), probada previamente en *R. limbata* (datos no publicados, Léniz y Veloso). Individuos de 6-8 días de edad fueron introducidos en la parte inferior de un tubo falcon de 50 ml, un individuo por tubo. En la parte superior del tubo se añadieron 20 g de Drierita ® y el adulto se mantuvo separado de la Drierita ® por algodón (Figura 3). Cada tubo se mantuvo a  $24 \pm 1$  °C con fotoperiodo 12:12 luz:oscuridad, hasta la muerte del individuo. Se registró el número de individuos muertos cada 6 horas y se determinó la sobrevivencia promedio de cada población (horas de vida), como una medida de RAD.

Se calculó el porcentaje de pérdida de agua ( $PEa$ ) y la tasa de pérdida de agua ( $T_{PEa}$ ) para cada población en base a las siguientes ecuaciones:

$$PEa (\%) = \left( \frac{PI - PM}{PI} \right) \times 100 \qquad T_{PEa} (\%/hr) = PEa / S$$

Donde  $PI$  es el peso al inicio de la medición,  $PM$  el peso de muerte y  $S$  la sobrevivencia (horas) del individuo.



**Figura 3.** Esquema ilustrativo del ensayo de resistencia a la desecación.

A partir de los individuos del punto 2.3 (individuos asignados a determinación de contenido lipídico), se obtuvo una estimación del peso seco y el contenido de agua de las moscas de cada población. El contenido de agua corporal (porcentaje de agua respecto a la masa húmeda) se calculó en base a la siguiente ecuación:

$$C_{agua} (\%) = \left( \frac{Mh - Ms}{Mh} \right) \times 100$$

Donde  $Mh$  corresponde a la masa húmeda de las moscas recién emergidas y  $Ms$  a la masa seca.



## 2.5 Determinación de curvas de desempeño

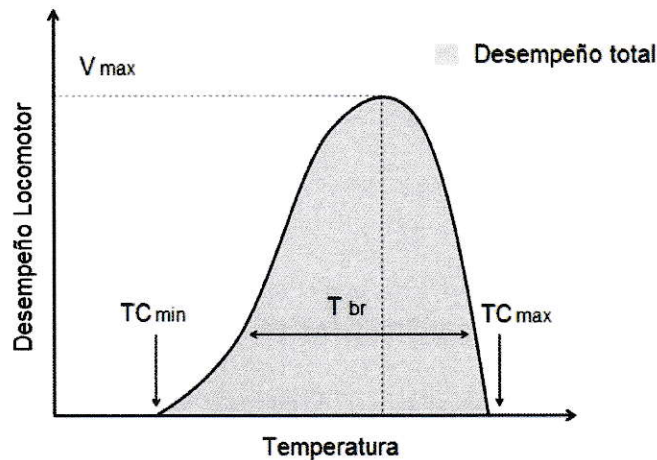
El método utilizado para determinar las curvas de desempeño se basa en el protocolo de Gilchrist (1996). Inmediatamente luego de la eclosión, los adultos fueron mantenidos bajo las mismas condiciones mencionadas en el punto 2.4. Cada individuo (6-8 días de edad) fue pesado previo a la medición y luego fue mantenido por 10 minutos al interior de un tubo de ensayo en un baño termorregulado a distintas temperaturas, siguiendo la secuencia 16, 20, 24, 28, 32, 34, 36 y 38 °C. Luego de cada temperatura, se extrajo el tubo del baño y se golpeó en la parte posterior, con esto se midió la velocidad de caminata de la mosca hasta 5 cm de distancia, y con un tiempo máximo de 30 segundos por medición, para así evitar la recuperación de las moscas a la temperatura ambiente. Para minimizar el efecto de aclimatación a las bajas temperaturas, los animales fueron mantenidos a temperatura ambiente ( $24 \pm 1$  °C) entre mediciones.

Se construyó la curva de desempeño térmico locomotor para cada individuo y se ajustó a una curva polinomial de segundo orden (Bozinovic et al., 2014) utilizando el software GraphPad Prism 5. Para cada curva se determinaron los parámetros que la caracterizan (Figura 4). La temperatura crítica mínima ( $TC_{min}$ ) y máxima ( $TC_{max}$ ) corresponden a las temperaturas en las cuales el desempeño es 0, y se estiman a partir del ajuste. La temperatura optima ( $T_o$ ) corresponde a la temperatura en la cual el individuo alcanza su máxima velocidad de caminata ( $V_{max}$ ). El área bajo la curva representa el desempeño total del individuo para el rango de temperaturas medidas. El índice  $T_{br}$  ('thermal breadth') representa la amplitud del desempeño térmico del individuo y describe la distribución de

las velocidades relativas entorno a un eje central ( $T_o$ ). El  $T_{br}$  se calculó en base a la siguiente ecuación (Gilchrist, 1996):

$$T_{br} = \sqrt{\sum \left[ \frac{v_i(T_i - T_o)}{v_{max}} \right]^2}$$

Donde  $T_i$  corresponde a la temperatura de la medición  $i$  (en este caso: 16, 20, 24, ..., 38 °C),  $v_i$  es la velocidad de caminata que alcanza el individuo a la temperatura  $T_i$ ,  $T_o$  corresponde a la temperatura óptima y  $v_{max}$  a la velocidad máxima de caminata.



**Figura 4.** Curva teórica de desempeño térmico locomotor para ectotermos. Temperatura crítica mínima ( $TC_{min}$ ), temperatura crítica máxima ( $TC_{max}$ ), temperatura óptima ( $T_o$ ), amplitud de desempeño térmico ( $T_{br}$ ), velocidad máxima ( $V_{max}$ ) y desempeño total (área bajo la curva).

## 2.6 Análisis estadísticos

Para evaluar la normalidad de los datos se realizó la prueba de Shapiro Wilks y para evaluar homocedasticidad se realizó la prueba de Levene. Para los casos en los cuales los datos no eran normales se transformaron por Box Cox (software R x64 3.1.3) y en caso de no conseguir la normalidad se analizaron por prueba de permutaciones. Todos los datos de proporciones fueron transformados con la función  $\arcseno\sqrt{p}$ , siendo  $p$  la proporción.

El  $P_e$  se analizó con un ANOVA de una vía, utilizando como factor la población de origen. Para comprar el porcentaje de machos y hembras eclosionados, se realizó un ANOVA de dos factores (sexo y población). Además, se utilizó una prueba de proporciones de una muestra con corrección de continuidad, para comparar el porcentaje de machos y hembras con el esperado 50%. La masa de las moscas se analizó con un ANOVA de dos factores (sexo y población), y el volumen de las cecidias y  $P_{t\text{pidos}}$  se analizaron con un ANCOVA de dos factores (sexo y población), utilizando la masa de los individuos como covariable. Para ambas pruebas estadísticas, se realizó una prueba *a posteriori* de Tukey. Finalmente, se realizaron correlaciones de Spearman entre las variables climáticas de cada población y los distintos rasgos de historia de vida. Para eliminar el efecto de la masa, se utilizaron los valores de los residuos obtenidos a partir de una regresión lineal entre el rasgo y la masa de los individuos.

Para detectar diferencias interpoblacionales en la sobrevivencia al tratamiento de desecación, el  $PEa$  y la  $T_{PEa}$ , se realizó un ANCOVA de dos factores (sexo y población), utilizando como covariable la masa de los individuos. Para comparar la masa húmeda y

masa seca entre poblaciones, se realizó ANOVA de dos factores (sexo y población) y para comparar el  $C_{agua}$  entre poblaciones se realizó un ANCOVA utilizando la masa como covariable. Para ambos test estadísticos, se realizó una prueba *a posteriori* de Tukey. Finalmente, se efectuaron correlaciones de Spearman entre las variables climáticas y la sobrevivencia,  $PEa$ ,  $T_{PEa}$ , peso húmedo, peso seco y  $C_{agua}$ . Tal como se mencionó anteriormente, se eliminó el efecto de la masa utilizando los valores de los residuos obtenidos a partir de una regresión lineal entre el rasgo y la masa de los individuos.

Las curvas de desempeño se ajustaron a una curva polinomial de segundo orden y se determinaron los parámetros de la curva para cada individuo. Luego se compararon los promedios poblacionales de cada parámetro (Figura 4) a través de un ANOVA de dos vías (utilizando como factores la población y el sexo) seguido de una prueba de Tukey. Adicionalmente, se realizaron correlaciones de Spearman para evaluar la relación entre estos parámetros y las variables climáticas de cada población. Debido a que los parámetros no presentaron una correlación con la masa, las correlaciones se efectuaron con los datos brutos.

Los análisis estadísticos fueron realizados en el software R 3.1.2 y STATISTICA® versión 7.0. Los gráficos fueron construidos en el software SIGMA PLOT® versión 10.0. Para todos los análisis estadísticos se utilizó un  $\alpha$  de 0,05.

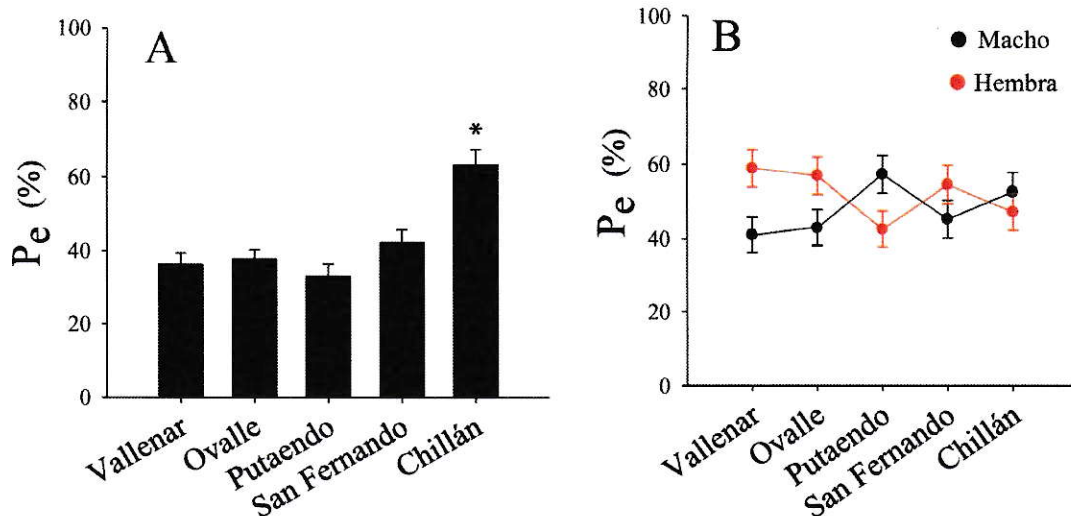
## 3 RESULTADOS

### 3.1 Análisis de rasgos de historia de vida

#### 3.1.1 Porcentaje de emergencia

El porcentaje de emergencia ( $P_e$ ) difiere significativamente entre poblaciones (ANOVA,  $F_{(4,73)}=10,73$ ,  $p<0,001$ ). La prueba *a posteriori* de Tukey revela diferencias significativas entre Chillán y el resto de las poblaciones ( $p<0,001$ ), presentando el mayor valor, con un 63,3% de adultos emergidos del total de cecidias recolectadas (Figura 5.A).

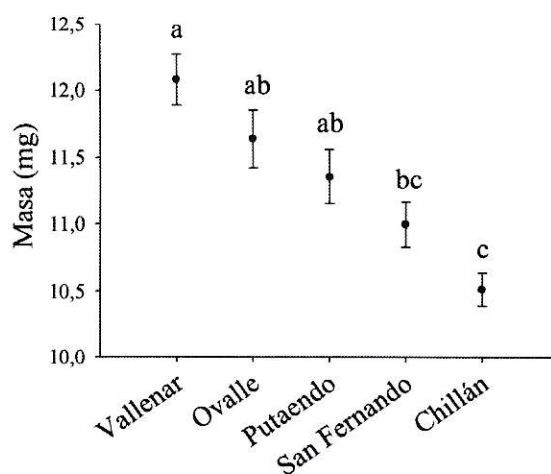
Al evaluar la proporción de sexos, no se encontraron diferencias en el porcentaje de adultos emergidos entre sexos (ANOVA,  $F_{(1,146)}=1,751$ ,  $p=0,188$ ) ni entre poblaciones (ANOVA,  $F_{(4,146)}=0,001$ ,  $p=0,999$ ). Se encontró una interacción entre ambos factores (ANOVA,  $F_{(4,146)}=3,844$ ,  $p=0,005$ ), sin embargo, la prueba *a posteriori* muestra que el porcentaje de machos y hembras no difiere significativamente entre sí, para ninguna de las poblaciones estudiadas (Figura 5.B). Por otra parte, la prueba de proporciones de una muestra con corrección de continuidad muestra que el porcentaje de machos y hembras eclosionados, no difiere del 50% para ninguna de las poblaciones estudiadas ( $p>0,060$ ). Es decir, los datos sugieren una proporción de sexos que no difiere del esperado 1:1.



**Figura 5.** Porcentaje de emergencia ( $P_e$ ) de *R. limbata* en cada población. **A:** Se grafica el valor promedio de  $P_e$  para cada población (n° de individuos emergidos respecto al n° de cecidias recolectadas). El \* indica la diferencia significativa entre Chillán y el resto de las poblaciones. **B:** Se grafica el porcentaje de machos y hembras, respecto al total de adultos emergidos en cada población. La prueba *a posteriori* no muestra diferencias significativas.

### 3.1.2 Masa corporal

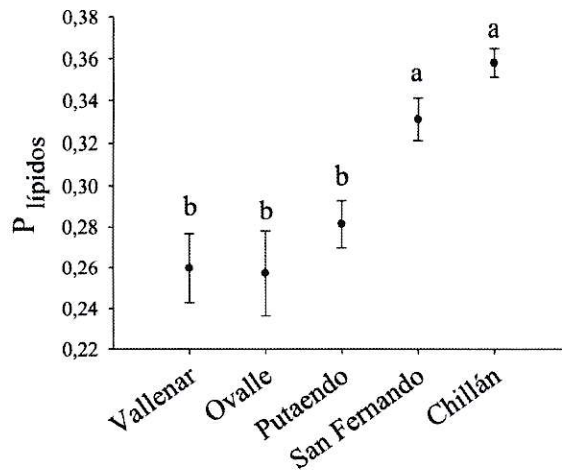
Se encontraron diferencias significativas en la masa corporal de los individuos entre poblaciones (ANOVA,  $F_{(4,651)}=12,73$ ,  $p<0,001$ ) de modo que las poblaciones del sur tienden a presentar una menor masa corporal, encontrando diferencias significativas entre ambos extremos (Vallenar y Chillán) (Figura 6). También se encontró un efecto del sexo (ANOVA,  $F_{(1,651)}=32,64$ ,  $p<0,001$ ) de manera que las hembras presentaron en promedio una mayor masa corporal que los machos. No se observó interacción entre ambos factores (ANOVA,  $F_{(4,651)}=1,52$ ,  $p=0,196$ ).



**Figura 6.** Masa corporal de *R. limbata* en las distintas localidades. Se grafican los valores promedio  $\pm$  EE. Vallenar (N=116), Ovalle (N=121), Putaendo (N=107), San Fernando (N=126) y Chillán (N=191). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ).

### 3.1.3 Proporción de lípidos

Se encontró una correlación positiva significativa entre la masa de las moscas y la proporción de lípidos ( $r=0,494$ ,  $p < 0,001$ ). Los resultados muestran una diferencia significativa en la  $P_{\text{lípidos}}$  entre poblaciones (ANCOVA,  $F_{(4,182)}=32,025$ ,  $p < 0,001$ ). Respecto a esto último, las poblaciones situadas a mayor latitud (San Fernando y Chillán) no difieren significativamente entre sí, pero presentaron una mayor  $P_{\text{lípidos}}$  que las poblaciones situadas a latitudes bajas (Vallenar, Ovalle y Putaendo) (Figura 7). Además, se encontró un efecto del sexo (ANCOVA,  $F_{(1,182)}=5,781$ ,  $p=0,017$ ) de manera que los machos presentaron en promedio una mayor  $P_{\text{lípidos}}$  que las hembras. Por otra parte, no se observó interacción entre ambos factores (ANCOVA,  $F_{(4,182)}=1,745$ ,  $p=0,141$ ).

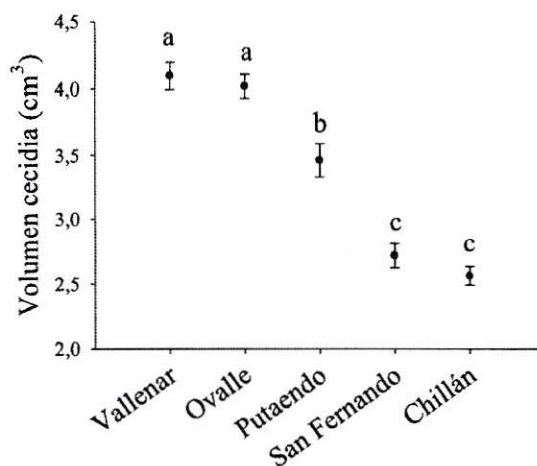


**Figura 7.** Proporción de lípidos ( $P_{lípidos}$ ) de *R. limbata* en las distintas poblaciones. Se grafican los valores promedio de  $P_{lípidos} \pm EE$ . Vallenar (N=28), Ovalle (N=39), Putaendo (N=35), San Fernando (N=44) y Chillán (N=57). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ).

#### 3.1.4 Volumen de la cecidia

Se encontró una correlación positiva entre el volumen de la cecidia y la masa de las moscas ( $r=0,340$ ,  $p < 0,001$ ). El análisis de covarianza arrojó diferencias significativas en el volumen de las cecidias entre poblaciones (ANCOVA,  $F_{(4,650)}=47,708$ ,  $p < 0,001$ ), de modo que las poblaciones situadas a mayor latitud (San Fernando y Chillán) presentaron cecidias de menor volumen en comparación al resto de las poblaciones (Figura 8). Por otra parte, las poblaciones del norte (Vallenar y Ovalle) no difieren significativamente entre sí, pero difieren del resto de las poblaciones, presentando cecidias de mayor volumen. No se encontró efecto del sexo (ANCOVA,  $F_{(1,650)}=0,219$ ,  $p=0,640$ ) ni interacción entre ambos factores (ANCOVA,  $F_{(4,650)}=2,178$ ,  $p=0,070$ ).





**Figura 8.** Volumen de las cecidias de *Baccharis linearis* en función de la población. Se grafican los valores promedio del volumen  $\pm$  EE. Vallenar (N=116), Ovalle (N=121), Putaendo (N=107), San Fernando (N=126) y Chillán (N=191). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias (Tukey,  $p < 0,05$ ).

### 3.1.5 Asociación entre variables ambientales y rasgos de historia de vida

Se encontraron correlaciones significativas entre la latitud y los rasgos de historia de vida. A mayor latitud las cecidias fueron de menor volumen, hubo una mayor emergencia de individuos pero estos fueron de menor masa corporal y con una mayor  $P_{lipidos}$  (Tabla 3). Las variables que dan cuenta de la heterogeneidad térmica ( $CV T_{min}$ ,  $CV T_{max}$  y  $CV T_{prom}$ ) se asociaron positivamente con el  $P_e$  y  $P_{lipidos}$ , y negativamente con la masa de las moscas y volumen de la cecidia. Mientras que la  $T_{max}$  y  $T_{prom}$  presentaron el patrón opuesto (Tabla 3). Es decir, las poblaciones más variables térmicamente y de menor  $T_{max}$  y  $T_{prom}$ , se asocian a moscas de menor masa corporal, contenidas en cecidias más pequeñas, pero a una mayor emergencia de individuos con un mayor contenido lipídico. La  $T_{min}$  no presentó correlaciones significativas con ninguno de los rasgos de historia de vida estudiados.

El índice de aridez ( $A_m$ ) también presentó correlaciones significativas con los rasgos de historia de vida: correlación negativa con la masa de las moscas y el volumen de las cecidias, y positiva con el  $P_e$  y  $P_{lípidos}$  (Tabla 3). Es decir, en las poblaciones áridas (menor  $A_m$ ) los individuos se albergan en cecidias de mayor volumen, existe una menor emergencia de individuos, pero estos son de mayor masa corporal y con una menor  $P_{lípidos}$ .

Finalmente, la altitud también presentó correlaciones significativas. A mayor altitud, las cecidias fueron de mayor volumen, existió una menor emergencia de individuos, pero de mayor tamaño y menor  $P_{lípidos}$  (Tabla 3).

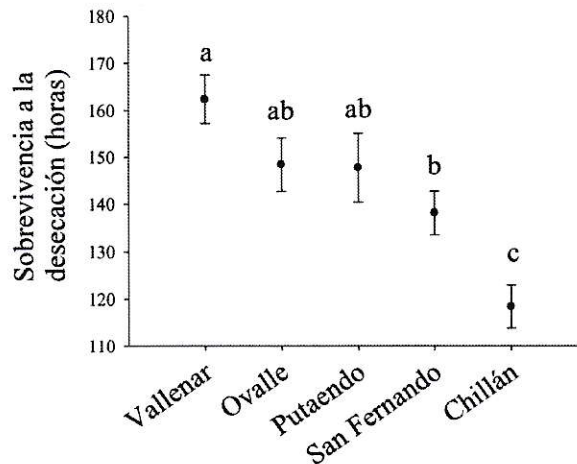
**Tabla 3.** Matriz de correlaciones entre las variables climáticas y el porcentaje de emergencia ( $P_e$ ), masa corporal, proporción de lípidos ( $P_{lípidos}$ ) y volumen de la cecidia. Para la  $P_{lípidos}$  y volumen de cecidia, se utilizaron los valores de las variables corregidos por la masa de los individuos (valores de los residuos obtenidos a partir de una regresión lineal entre el rasgo y la masa corporal). La tabla muestra el coeficiente de correlación ( $r$ ) y se destacan en negro las correlaciones que son significativas ( $p < 0,001$ ).

Variable Climática	$P_e$	Masa corporal	$P_{lípidos}$	Volumen Cecidia
Latitud	<b>0,436</b>	<b>- 0,281</b>	<b>0,598</b>	<b>- 0,484</b>
Altitud	<b>- 0,448</b>	<b>0,155</b>	<b>- 0,439</b>	<b>0,256</b>
$T_{min}$	0,111	0,022	0,123	- 0,044
$T_{max}$	<b>- 0,448</b>	<b>0,155</b>	<b>- 0,439</b>	<b>0,256</b>
$T_{prom}$	<b>- 0,487</b>	<b>0,191</b>	<b>- 0,432</b>	<b>0,240</b>
CV $T_{min}$	<b>0,346</b>	<b>- 0,254</b>	<b>0,473</b>	<b>- 0,419</b>
CV $T_{max}$	<b>0,436</b>	<b>- 0,281</b>	<b>0,598</b>	<b>- 0,484</b>
CV $T_{prom}$	<b>0,436</b>	<b>- 0,281</b>	<b>0,598</b>	<b>- 0,484</b>
$A_m$	<b>0,526</b>	<b>- 0,237</b>	<b>0,561</b>	<b>- 0,379</b>

### 3.2 Análisis de rasgos fisiológicos

#### 3.2.1 Resistencia a la desecación

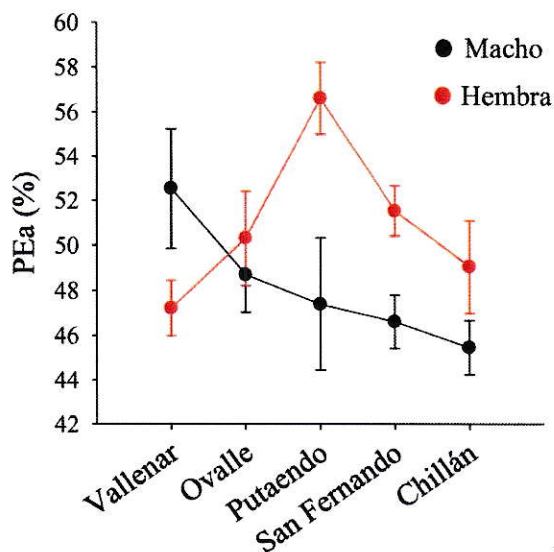
La resistencia a la desecación (sobrevivencia) se correlacionó positivamente con la masa de las moscas ( $r=0,516$ ,  $p<0,001$ ). Se observó un efecto de la población en la sobrevivencia de los individuos frente al ensayo de desecación (ANCOVA,  $F_{(4,162)}=4,82$ ,  $p=0,001$ ), de tal manera que la sobrevivencia fue mayor en Vallenar, que difiere significativamente de las poblaciones situadas a mayor latitud (San Fernando y Chillán) (Figura 9). Estas últimas dos poblaciones, también difieren significativamente entre sí. No se observó efecto del sexo (ANCOVA,  $F_{(1,162)}=1,39$ ,  $p=0,240$ ) ni interacción entre ambos factores (ANCOVA,  $F_{(4,162)}=1,45$ ,  $p=0,218$ ).



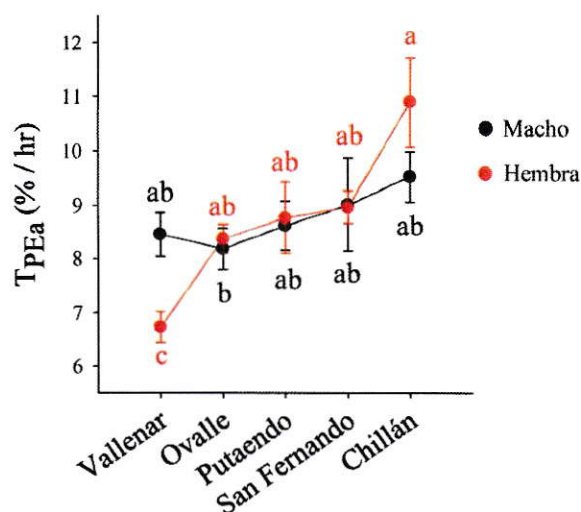
**Figura 9.** Sobrevivencia de *R. limbata* a la desecación (horas) en las distintas poblaciones. Se grafican los valores promedio de la sobrevivencia  $\pm$  EE. Vallenar (N=29), Ovalle (N=43), Putaendo (N=23), San Fernando (N=32) y Chillán (N=46). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p<0,05$ ).

Se encontró una correlación positiva significativa entre la masa corporal y el porcentaje de pérdida de agua ( $PEa$ ) ( $r=0,222$ ,  $p=0,003$ ). No se observó efecto de la población (ANCOVA,  $F_{(4,162)}=1,394$ ,  $p=0,238$ ) ni del sexo (ANCOVA,  $F_{(1,162)}=3,757$ ,  $p=0,054$ ) sobre la  $PEa$ , sin embargo, se encontró una interacción entre factores (ANCOVA,  $F_{(4,162)}=3,440$ ,  $p=0,009$ , Figura 10).

La  $T_{PEa}$  (porcentaje de agua que se pierde por unidad de tiempo) presentó diferencias significativas entre poblaciones (ANCOVA,  $F_{(4,162)}=4,076$ ,  $p=0,003$ ). La  $T_{PEa}$  tiende a aumentar con la latitud (Figura 11). No se observó efecto del sexo en la  $T_{PEa}$  (ANCOVA,  $F_{(1,162)}=0,004$ ,  $p=0,946$ ), pero sí se encontró una interacción entre ambos factores (ANCOVA,  $F_{(4,162)}=4,105$ ,  $p=0,003$ , Figura 11).



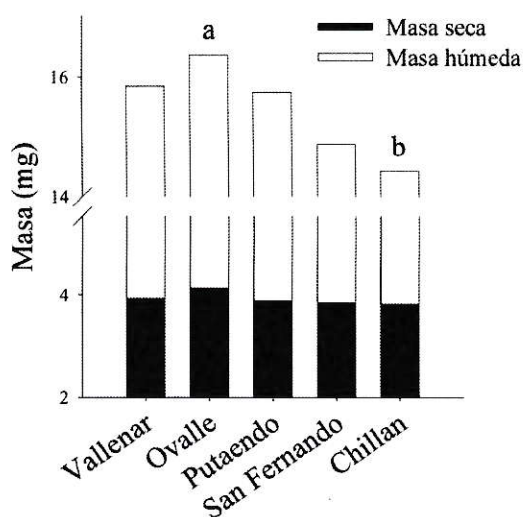
**Figura 10.** Gráfico del porcentaje de pérdida de agua ( $PEa$ ) en función de la población. Se grafican los valores promedios del  $PEa$  para machos y hembras  $\pm$  EE. Vallenar (N=29), Ovalle (N=43), Putaendo (N=23), San Fernando (N=32) y Chillán (N=46).



**Figura 11.** Gráfico de la tasa de pérdida de agua ( $T_{PEa}$ ) en función de la población. Se grafican los valores promedio para machos y hembras  $\pm$  EE. Vallenar (N=29), Ovalle (N=43), Putaendo (N=23), San Fernando (N=32) y Chillán (N=46). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba *a posteriori* de Tukey ( $p < 0,05$ ).

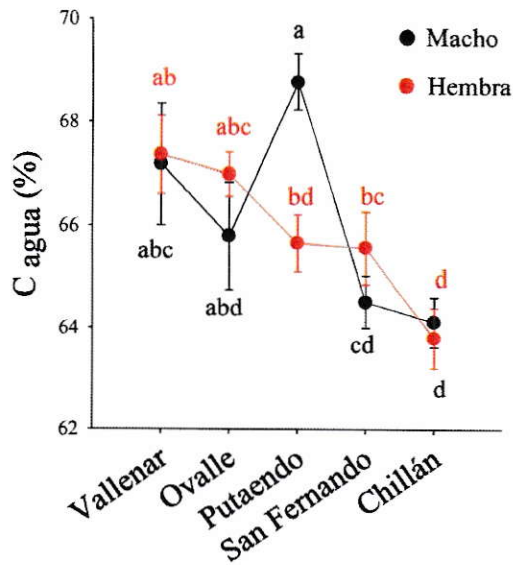
Se encontraron diferencias significativas en la masa húmeda de los individuos en las distintas poblaciones (ANOVA,  $F_{(4,183)}=3,991$ ,  $p=0,004$ ). La masa húmeda tiende a disminuir con la latitud (Figura 12), sin embargo, la prueba *a posteriori* reveló diferencias significativas únicamente entre las poblaciones de Ovalle y Chillan (Tukey,  $p < 0,05$ ). No se encontró efecto del sexo (ANOVA,  $F_{(1,183)}=2,483$ ,  $p=0,117$ ) ni interacción entre ambos factores (ANOVA,  $F_{(4,183)}=1,188$ ,  $p=0,318$ ).

No se observaron diferencias significativas en la masa seca de las moscas entre las distintas poblaciones (ANOVA,  $F_{(4,183)}=0,773$ ,  $p=0,544$ , Figura 12) ni entre ambos sexos (ANOVA,  $F_{(1,183)}=2,825$ ,  $p=0,094$ ). Tampoco se encontró interacción entre factores (ANOVA,  $F_{(4,183)}=1,613$ ,  $p=0,173$ ).



**Figura 12.** Gráfico de masa húmeda (blanco) y masa seca (negro) de *R. limbata* en las distintas poblaciones. Vallenar (N=28), Ovalle (N=39), Putaendo (N=35), San Fernando (N=44) y Chillán (N=57). Las letras diferentes muestran la diferencia significativa en la masa húmeda de *Rachiptera*, entre las poblaciones de Ovalle y Chillán. La masa seca no difiere significativamente entre poblaciones.

Se observó que el contenido de agua corporal ( $C_{agua}$ ) difiere significativamente entre poblaciones (ANCOVA,  $F_{(4,182)}=16,730$ ,  $p<0,001$ ). La tendencia es hacia una disminución del  $C_{agua}$  con la latitud, encontrando una diferencia significativa entre Vallenar y Chillán (Figura 13). No se encontró efecto del sexo (ANCOVA,  $F_{(1,182)}=0,260$ ,  $p=0,609$ ), pero sí una interacción entre ambos factores (ANCOVA,  $F_{(4,182)}=2,990$ ,  $p=0,020$ ). En Vallenar, Ovalle y San Fernando, las hembras presentaron mayor  $C_{agua}$  que los machos, mientras que en las poblaciones de Putaendo y Chillán el efecto fue inverso. Sin embargo, esta diferenciación sexual sólo es significativa en la población de Putaendo (Figura 13).



**Figura 13.** Gráfico del contenido de agua corporal ( $C_{agua}$ ) en función de la población. Se grafican los valores promedios para machos y hembras  $\pm$  EE. Vallenar (N=28), Ovalle (N=39), Putaendo (N=35), San Fernando (N=44) y Chillán (N=57). Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Se obtuvo una correlación significativa entre la latitud y algunas medidas de resistencia a la desecación: correlación negativa con la sobrevivencia y positiva con la  $T_{PEa}$  (Tabla 4).

Se encontraron correlaciones significativas entre algunas variables climáticas y las medidas de resistencia a la desecación (Tabla 4). Las poblaciones áridas (menor  $A_m$ ) se asociaron significativamente a una mayor sobrevivencia a la desecación y una reducción en la  $T_{PEa}$ . Lo mismo se observó en las poblaciones de mayor  $T_{prom}$  y mayor estabilidad térmica (menor CV  $T_{min}$ , CV  $T_{max}$ , CV  $T_{prom}$ ). La  $T_{max}$  de las poblaciones se asoció significativamente a una mayor sobrevivencia a la desecación, pero no obtuvo correlación significativa con la  $T_{PEa}$ .

La  $PEa$  no presentó correlaciones significativas con ninguna de las variables climáticas incluidas en el análisis (Tabla 4).

**Tabla 4.** Matriz de correlaciones entre las variables climáticas y la sobrevivencia a la desecación, el porcentaje de pérdida de agua ( $PEa$ ) y la tasa de pérdida de agua ( $T_{PEa}$ ). Se utilizaron los valores de las variables corregidos por la masa de los individuos (valores de los residuos obtenidos a partir de una regresión lineal entre el rasgo y la masa corporal). La tabla muestra los coeficientes de correlación ( $r$ ) y destaca en negro las correlaciones significativas ( $p < 0,005$ ).

Variable Climática	Sobrevivencia	$PEa$	$T_{PEa}$
Latitud	- <b>0,226</b>	- 0,016	<b>0,160</b>
Altitud	0,198	0,147	- 0,066
$T_{min}$	0,083	- 0,082	- 0,034
$T_{max}$	<b>0,221</b>	0,147	- 0,066
$T_{prom}$	<b>0,283</b>	0,132	- <b>0,171</b>
CV $T_{min}$	- <b>0,177</b>	- 0,005	<b>0,129</b>
CV $T_{max}$	- <b>0,181</b>	- 0,016	<b>0,161</b>
CV $T_{prom}$	- <b>0,180</b>	- 0,016	<b>0,161</b>
$A_m$	- <b>0,262</b>	- 0,104	<b>0,182</b>

No se encontró una correlación significativa entre la masa seca y las variables climáticas estudiadas (Tabla 5). Por otra parte, se encontró que la masa húmeda y el  $C_{agua}$  se correlacionan significativamente con algunas variables climáticas. Por ejemplo, ambos rasgos se asociaron positivamente con la  $T_{max}$  y  $T_{prom}$  de la población, y negativamente con las medidas de variabilidad térmica (CV  $T_{min}$ , CV  $T_{max}$ , CV  $T_{prom}$ ) (Tabla 5). Tanto la masa húmeda como el  $C_{agua}$  presentaron correlación negativa con el  $A_m$ , es decir, las



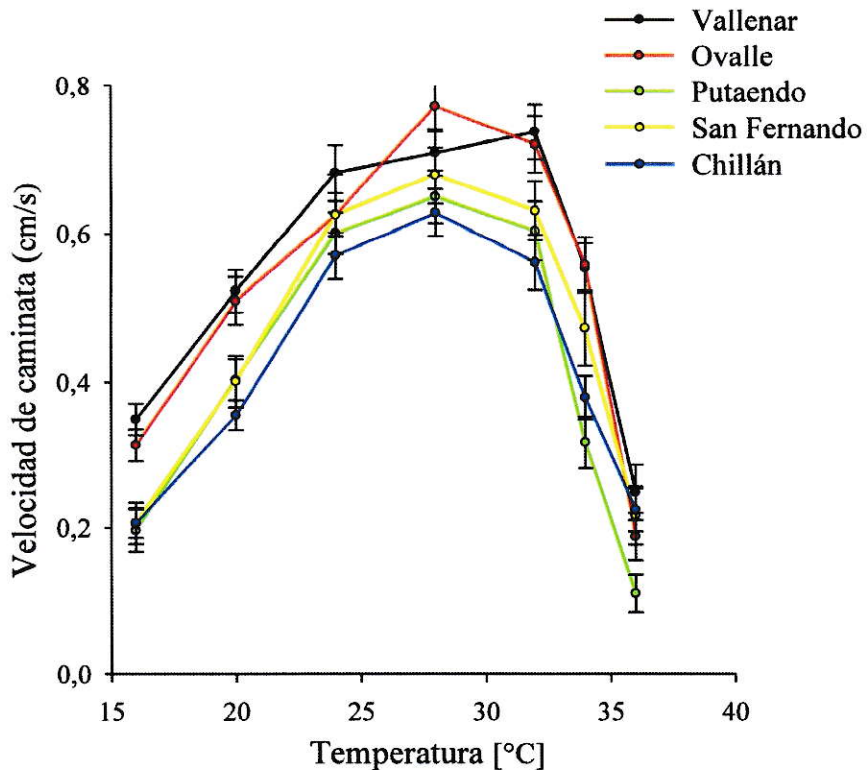
poblaciones más áridas (menor  $A_m$ ) se asociaron significativamente a individuos de mayor masa húmeda y con un mayor  $C_{agua}$  (Tabla 5).

**Tabla 5.** Matriz de correlaciones entre las variables climáticas y la masa húmeda, masa seca y contenido de agua de *R. limbata*. Para el  $C_{agua}$  se utilizaron los valores corregidos por la masa de los individuos (valores de los residuos obtenidos a partir de una regresión lineal entre el  $C_{agua}$  y la masa corporal). La tabla muestra el coeficiente de correlación ( $r$ ) y se destacan en negro las correlaciones significativas ( $p < 0,001$ ).

Variable Climática	Masa Húmeda	Masa Seca	$C_{agua}$
Latitud	- <b>0,283</b>	- 0,089	- <b>0,382</b>
Altitud	<b>0,236</b>	0,075	<b>0,320</b>
$T_{min}$	- 0,103	- 0,054	- 0,116
$T_{max}$	<b>0,236</b>	0,075	<b>0,320</b>
$T_{prom}$	<b>0,186</b>	- 0,011	<b>0,340</b>
CV $T_{min}$	- <b>0,221</b>	- 0,088	- <b>0,272</b>
CV $T_{max}$	- <b>0,283</b>	- 0,089	- <b>0,382</b>
CV $T_{prom}$	- <b>0,283</b>	- 0,089	- <b>0,382</b>
$A_m$	- <b>0,264</b>	- 0,044	- <b>0,408</b>

### 3.2.2 Curvas de desempeño térmico

Con el aumento de la temperatura ambiental se observó un incremento en la velocidad de caminata de los individuos, hasta alcanzar el máximo desempeño locomotor ( $V_{max}$ ), que luego decrece abruptamente hasta perder la capacidad locomotora ( $TC_{max}$ ). Este patrón ocurrió para todas las poblaciones estudiadas (Figura 14).



**Figura 14.** Curvas de desempeño térmico locomotor para las distintas poblaciones de *R. limbata*. Se grafica el promedio poblacional de la velocidad de caminata  $\pm$  EE. Vallenar (N=42), Ovalle (N=38), Putaendo (N=33), San Fernando (N=35) y Chillán (N=46).

Se observó efecto de la población y del sexo en la  $TC_{\min}$  (ver análisis estadísticos en Tabla 6). Los machos presentaron en promedio una mayor  $TC_{\min}$  que las hembras. La mayor  $TC_{\min}$  se registró en Putaendo y San Fernando, diferenciándose significativamente de Vallenar (Figura 15A).

Se observó efecto de la población en la  $TC_{\max}$ , sin embargo, no se encontró efecto del sexo ni interacción entre ambos factores (ver análisis estadísticos en Tabla 6). La población de Putaendo presentó la menor  $TC_{\max}$  (Figura 15B) diferenciándose significativamente de las poblaciones extremas (Vallenar y Chillán).

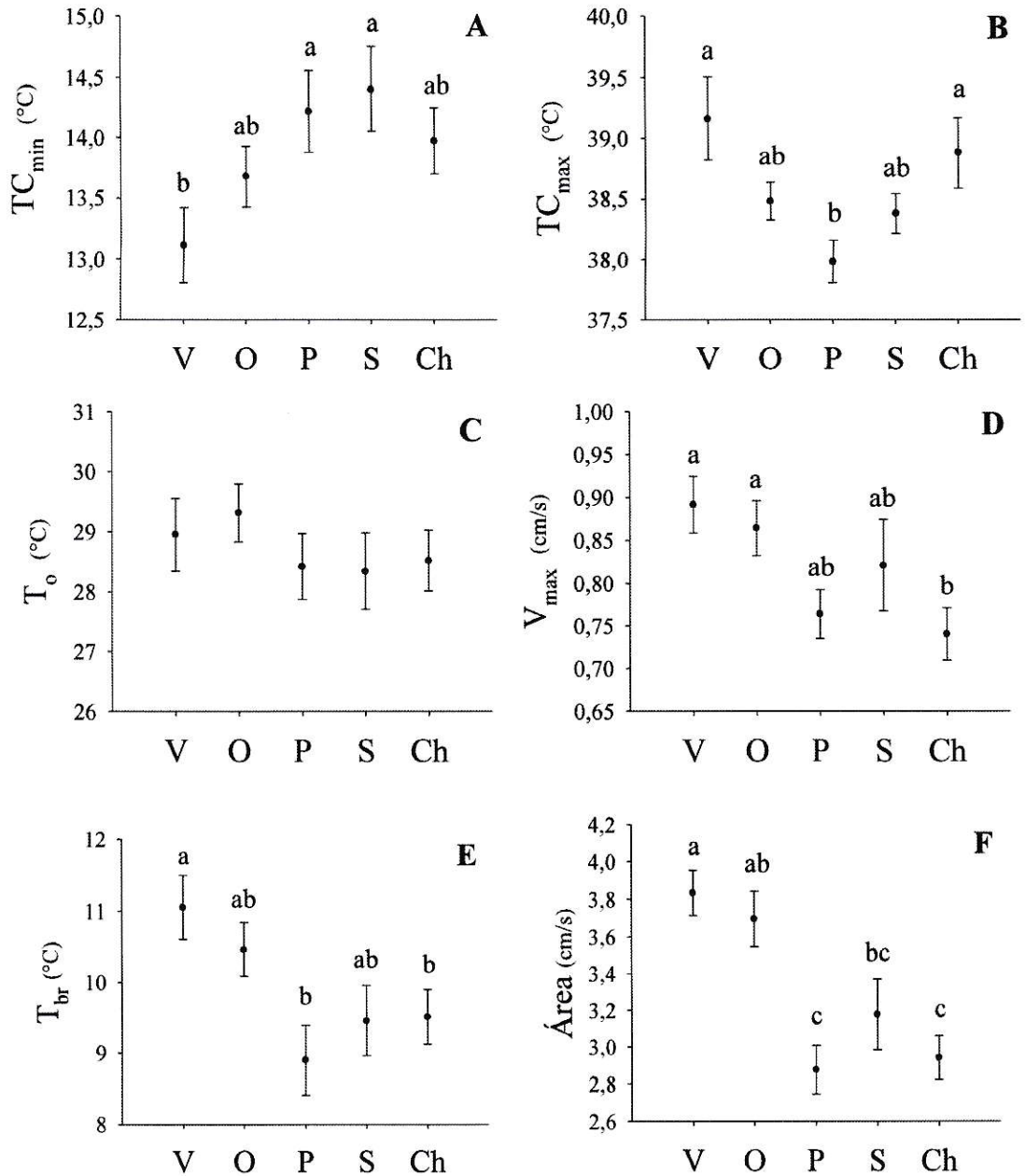
La  $T_o$  varió entre 28,3 °C en San Fernando hasta 29,3 °C en Ovalle (Figura 15C), sin embargo, las diferencias entre poblaciones no fueron significativas. Tampoco se observó efecto del sexo ni interacción entre ambos factores (ver análisis estadísticos en Tabla 6).

Se observó efecto de la población y del sexo en la  $V_{max}$  de los individuos (ver análisis estadísticos en Tabla 6). Los machos presentaron en promedio una mayor  $V_{max}$  que las hembras. La  $V_{max}$  tiende a disminuir con la latitud (Figura 15D) encontrándose el mayor valor promedio en Vallenar ( $0,891 \pm 0,033$ ) y el menor en Chillán ( $0,740 \pm 0,031$ ).

Se observó efecto de la población y del sexo en el índice de  $T_{br}$ , pero no se encontró interacción entre ambos factores (ver análisis estadísticos en Tabla 6). El índice tiende a disminuir con la latitud (Figura 15E), encontrando diferencias significativas entre Vallenar y Chillán. Además, las hembras presentaron en promedio una mayor amplitud térmica que los machos.

Se encontró efecto de la población en el desempeño térmico total de los individuos (área). El desempeño total tiende a disminuir con la latitud (Figura 15F), encontrando diferencias significativas entre Vallenar y las poblaciones del sur (San Fernando y Putaendo). También se encontraron diferencias entre Chillán y las poblaciones del norte (Vallenar y Ovalle). No se observó efecto del sexo ni interacción entre ambos factores (ver análisis estadísticos en Tabla 6).

La población de Putaendo rompe con la tendencia en los gráficos de  $V_{max}$ ,  $T_{br}$  y área (ver figuras 15D, 15E y 15F).



**Figura 15.** Parámetros de la curva de desempeño térmico locomotor en función de la población. **A:** temperatura crítica mínima ( $TC_{min}$ ), **B:** temperatura crítica máxima ( $TC_{max}$ ), **C:** temperatura óptima ( $T_o$ ), **D:** velocidad máxima ( $V_{max}$ ), **E:** amplitud del desempeño térmico ( $T_{br}$ ) y **F:** desempeño total (área). Se grafica el promedio poblacional de cada parámetro  $\pm$  EE. Las letras diferentes representan la diferencia significativa entre medias de acuerdo a la prueba de Tukey ( $p < 0,05$ ). Vallenar (N=42; V), Ovalle (N=38; O), Putaendo (N=33; P), San Fernando (N=35; S) y Chillán (N=46; Ch).

**Tabla 6.** ANOVA para cada parámetro de las curvas de desempeño térmico locomotor, P: población, S: sexo y P:S : interacción. Se destacan en negro los valores significativos. La  $T_0$  fue analizada con PERMANOVA.

Parámetro	Factor	Grados de libertad	F	P
<b>TC<sub>min</sub></b>	P	4	3,790	<b>0,005</b>
	S	1	4,130	<b>0,043</b>
	P : S	4	0,755	0,556
	Error	184		
<b>TC<sub>max</sub></b>	P	4	3,731	<b>0,006</b>
	S	1	0,419	0,518
	P : S	4	0,419	0,795
	Error	184		
<b>T<sub>0</sub></b>	P	4	0,519	0,726
	S	1	0,094	0,756
	P : S	4	1,207	0,354
	Error	184		
<b>V<sub>max</sub></b>	P	4	3,873	<b>0,005</b>
	S	1	9,604	<b>0,002</b>
	P : S	4	0,518	0,722
	Error	184		
<b>T<sub>br</sub></b>	P	4	3,985	<b>0,004</b>
	S	1	7,679	<b>0,006</b>
	P : S	4	0,660	0,621
	Error	184		
<b>Área</b>	P	4	9,640	<b>&lt;0,001</b>
	S	1	2,005	0,158
	P : S	4	0,268	0,898
	Error	184		

No se encontraron correlaciones significativas entre los parámetros de la curva y la masa corporal (Tabla 7), sugiriendo que los parámetros no varían de acuerdo a la masa de los individuos.

Se encontraron correlaciones significativas entre la latitud y algunos parámetros del desempeño térmico: correlación positiva con la  $TC_{\min}$  y negativa con  $V_{\max}$ ,  $T_{br}$  y área (Tabla 7). Este mismo patrón de correlaciones se observó para las medidas de heterogeneidad térmica ( $CV T_{\min}$ ,  $CV T_{\max}$ ,  $CV T_{prom}$ ), es decir, las poblaciones de mayor variación térmica, presentaron una menor tolerancia al frío y una disminución de la amplitud del desempeño ( $T_{br}$ ), desempeño térmico máximo ( $V_{\max}$ ) y desempeño total (área) (Tabla 7).

La  $TC_{\max}$  presentó correlaciones significativas con la altitud,  $T_{\min}$  y  $T_{\max}$  (Tabla 7), de manera que los individuos con una mayor tolerancia a altas temperaturas (mayor  $TC_{\max}$ ) se asociaron a los ambientes de mayor  $T_{\min}$ , menor  $T_{\max}$  y menor altitud.

Por otra parte, la temperatura óptima ( $T_o$ ) se mantuvo constante entre poblaciones y no se correlacionó significativamente con ninguna de las variables climáticas incluidas en el análisis (Tabla 7).

El índice de aridez presentó correlación significativa exclusivamente con la  $V_{\max}$ , de manera que las poblaciones más áridas (menor  $A_m$ ) se asociaron a mayores valores de  $V_{\max}$  (Tabla 7).

**Tabla 7.** Matriz de correlaciones entre las variables climáticas y los parámetros de la curva de desempeño térmico. La tabla muestra el coeficiente de correlación (r) y se destacan en negro las correlaciones significativas. \*: valores de p entre 0,05 y 0,005. \*\*: valores de p < 0,005.

Variable Climática	TC <sub>min</sub>	TC <sub>max</sub>	T <sub>o</sub>	V <sub>max</sub>	T <sub>br</sub>	Área
Masa	0,025	0,001	- 0,011	- 0,016	- 0,037	- 0,036
Latitud	<b>0,212 **</b>	- 0,071	- 0,089	<b>- 0,279 **</b>	<b>- 0,210 **</b>	<b>- 0,356 **</b>
Altitud	0,068	<b>- 0,196 *</b>	0,013	0,090	- 0,075	0,002
T <sub>min</sub>	- 0,106	<b>0,187 *</b>	0,008	0,103	<b>0,148 *</b>	<b>0,217 **</b>
T <sub>max</sub>	0,073	<b>- 0,200 *</b>	0,016	0,103	- 0,081	0,007
T <sub>prom</sub>	- 0,023	- 0,111	0,002	0,100	- 0,011	0,054
CV T <sub>min</sub>	<b>0,190 *</b>	- 0,116	- 0,101	<b>- 0,283 **</b>	<b>- 0,231 **</b>	<b>- 0,383 **</b>
CV T <sub>max</sub>	<b>0,216 **</b>	- 0,073	- 0,093	<b>- 0,281 **</b>	<b>- 0,217 **</b>	<b>- 0,357 **</b>
CV T <sub>prom</sub>	<b>0,225 **</b>	- 0,074	- 0,082	<b>- 0,270 **</b>	<b>- 0,223 **</b>	<b>- 0,357 **</b>
A <sub>m</sub>	0,088	0,092	- 0,036	<b>- 0,153 **</b>	- 0,041	- 0,121

#### 4 DISCUSION

El objetivo de esta tesis era evaluar la asociación entre las condiciones climáticas de distintas poblaciones situadas a lo largo de un gradiente latitudinal, y algunos rasgos fisiológicos y de historia de vida de una especie de Tephritido poco estudiada. Se pusieron a prueba dos hipótesis principales, la primera propone una asociación entre las condiciones climáticas y rasgos de historia de vida de la mosca, y la segunda, una diferencia interpoblacional en los rasgos fisiológicos que se asocian a la conservación de agua y el desempeño térmico locomotor. En términos generales, se obtuvieron diferencias interpoblacionales en ambos aspectos, y en esta sección se discutirán los resultados obtenidos en torno a cuatro puntos principales. Primero se analizarán los resultados referentes al balance de agua de *R. limbata*, y segundo, a su desempeño térmico locomotor. Luego se discutirá el posible rol de la cecidia como estructura protectora frente a la desecación, temperatura y radiación. Finalmente, se establecerá una propuesta global de la estrategia del modo de vida de las poblaciones estudiadas.



#### 4.1 Resistencia a la desecación en *R. limbata*

En el contexto de la hipótesis 1, se esperaba que los tamaños corporales se asociaran negativamente con la latitud, como una respuesta de los organismos para incrementar la tolerancia a la aridez en poblaciones situadas a bajas latitudes (predicción 1.a). Se cumplió la predicción establecida, y los resultados sugieren que esta variación podría explicarse por algunos factores climáticos tales como: la variabilidad térmica, la temperatura promedio anual, la temperatura máxima anual y/o la aridez. Por otra parte, la masa seca no difiere significativamente entre poblaciones, sugiriendo que la disminución de la masa con la latitud podría estar explicada principalmente por una disminución en el contenido de agua corporal. Los ambientes áridos y de mayor temperatura máxima y promedio, se asocian a individuos con mayor contenido de agua y sobrevivencia a la desecación. Con estos resultados, se propone que las moscas del norte estarían incrementando sus reservorios de agua como una estrategia para tolerar la desecación. Esta es una estrategia que se ha descrito previamente en *Drosophila*, donde se ha observado que las líneas resistentes a la desecación pueden presentar hasta un 30% más contenido de agua que las líneas control (Gibbs et al., 1997).

Se esperaba que *Rachiptera* presentara una mayor proporción de lípidos en ambientes áridos como una estrategia para enfrentar la escases de agua y recursos (hipótesis n° 1, predicción 1.b), dado que por lo general, estos ambientes se relacionan a una menor productividad. Sin embargo, se obtuvo que la proporción de lípidos se incrementa con la latitud. Si la proporción de lípidos se asocia a un incremento de la resistencia a la inanición (RAI), los resultados sugieren que en condiciones de baja disponibilidad de recurso, las

poblaciones del norte se verían más perjudicadas que las del sur. Sin embargo, no es posible descartar la opción de que las moscas del norte presenten mayor RAI, ya que ésta no siempre está asociada a un incremento en la proporción de lípidos (Hoffmann et al., 2001; Baldal et al., 2005), sino que puede estar dada por una reducción en la tasa a la cual se utilizan las reservas, tal como sugiere Ballard et al. (2008). Por otra parte, se ha visto que muchos adultos tephritidos necesitan ingerir nutrientes para alcanzar la madurez reproductiva (Sharp y Chambers, 1984) y existe evidencia de que el adulto *R. limbata* es capaz de alimentarse en laboratorio (datos no publicados, Léniz y Veloso). En base a esto, si el adulto efectivamente se alimenta en terreno, se esperaría que la proporción de lípidos esté mayormente asignada a reproducción. Por otra parte, en las poblaciones del norte los individuos presentan una mayor resistencia a la desecación, pero la proporción de lípidos es menor. Esta observación impide asociar los lípidos a un incremento en la tolerancia a la desecación, y se presume que otras reservas energéticas que podrían estar participando de esta respuesta, por ejemplo, los carbohidratos. Se ha visto que el metabolismo de carbohidratos produce más agua que el de lípidos (Withers, 1992; Schmidt-Nielsen, 1997). El glicógeno es un polisacárido que actúa como una “esponja” reteniendo moléculas de agua, y se ha propuesto que en condiciones de desecación, su metabolismo libera estas moléculas incrementando el contenido de agua disponible (Hoffmann y Harshman, 1999). Esto se ha estudiado en *Drosophila*, donde existe evidencia de que el metabolismo de lípidos está involucrado principalmente en la capacidad para resistir a la inanición, mientras que el metabolismo de carbohidratos participa frente al estrés de desecación (Djawdan et al., 1997; Marron et al., 2003; Goenaga et al., 2013).

Los machos presentaron en promedio una mayor proporción de lípidos que las hembras. Este resultado se contrapone al dimorfismo comúnmente observado en insectos, donde la mayor proporción lipídica en hembras se atribuye al costo de la formación de huevos (Lease y Wolf, 2011). Esto podría reflejar un dimorfismo sexual en la conducta de apareamiento, evidenciando una relación entre el contenido lipídico y el éxito en el vuelo durante el apareamiento. Algunas especies utilizan los lípidos como fuente de energía principal durante el vuelo (Downer y Matthews, 1976). Un ejemplo de esto se observa en el trabajo de Sartori et al. (1992), en el mosquito *S. aestivalis*. Ellos encontraron que el dimorfismo sexual en la proporción de lípidos se relacionaba con la utilización diferencial de reservas lipídicas en el vuelo asociado al apareamiento. Observaron que los machos utilizaban sus reservas lipídicas como principal fuente energética durante el vuelo, mientras que las hembras sólo utilizaban una pequeña fracción. Ello sugería que la conducta de apareamiento de las hembras no involucra vuelos largos. En *Rachiptera*, se cree que los machos podrían estar adoptando una conducta de apareamiento que implica un mayor gasto energético comparado al de las hembras.

Se encontraron diferencias latitudinales en la RAD de *R. limbata*. El análisis de correlaciones sugiere que la RAD sería mayor en ambientes áridos y/o térmicamente estables, los cuales se asocian a una mayor sobrevivencia a la desecación y menor  $T_{PEa}$ . Estos resultados concuerdan con hallazgos previos en la literatura (Strataman y Markow, 1998; Addo-Bediako et al., 2001) y apoyan la primera predicción de la hipótesis n° 2 (predicción 2.a), sugiriendo que el fenotipo resistente podría otorgar una ventaja a los individuos de hábitat secos. Existen evidencias que la tolerancia a la desecación es un

rasgo heredable que puede ser moldeado por selección (Hoffmann y Parsons, 1989; Hoffmann y Parson, 1993; Hoffmann y Harshman, 1999). En este sentido, las poblaciones tienen el potencial de experimentar cambios genéticos a lo largo de las generaciones, cuando son expuestas a condiciones de desecación. Si el fenotipo resistente contiene una base genética heredable en *R. limbata*, sus poblaciones pueden haber experimentado una adaptación local a las condiciones climáticas, generando selección de los fenotipos resistentes a lo largo de las generaciones. Sin embargo, los resultados no descartan la posibilidad de que la respuesta surja, por ejemplo, durante la ontogenia temprana del individuo. En este sentido, se ha visto que la dieta de las larvas de *D. melanogaster* puede incidir en la RAD de los adultos (Andersen et al., 2010), entonces, una diferencia interpoblacional en la RAD podría estar dada por diferencias en la calidad de la dieta de cada hábitat.

Aun cuando el porcentaje de  $PEa$  se mantiene relativamente constante entre poblaciones, la  $T_{PEa}$  es menor en las poblaciones áridas. Esto quiere decir que los individuos de las poblaciones áridas pierden aproximadamente la misma proporción de agua que los de ambientes húmedos, pero lo hacen a una menor velocidad, lo que se traduce en un incremento de la sobrevivencia frente a la desecación. Se propone que esta respuesta confiere una ventaja para los individuos de poblaciones áridas, donde la disponibilidad de agua es menor. La disminución de la  $T_{PEa}$  es una estrategia que está presente en otros insectos y podría estar dada por cambios en la permeabilidad de la cutícula, modificación en la apertura y cierre de espiráculos para regular la pérdida de agua por respiración, y disminución en la pérdida de agua por excreción (Sláma, 1999; Chown y Nicolson, 2004;

Yoder et al., 2009). Además, los tamaños corporales grandes presentan una menor relación superficie-volumen, lo que reduce la pérdida de agua a través de la cutícula (Studier y Sevick, 1992). Paralelo a los mecanismos fisiológicos involucrados, también existen estrategias conductuales que permiten evitar la pérdida de agua (Edney, 1977). Se presume que la cecidia podría estar cumpliendo un rol en este ámbito, actuando como un buffer frente a la desecación. Este punto se retoma más adelante en esta sección, cuando se discute el posible efecto de la cecidia en el modo de vida de la mosca.

La interacción entre sexo y población en la  $T_{PEa}$  muestra que existen diferencias significativas en la respuesta entre machos y hembras, únicamente en la población de Vallenar (los machos tienen una  $T_{PEa}$  mayor que las hembras). El hecho que el dimorfismo sexual en la  $T_{PEa}$  ocurra únicamente en una población, sugiere que puede haber diferencias entre poblaciones en el mecanismo que subyace a esta respuesta.

#### 4.2 Desempeño térmico locomotor en *R. limbata*

En el contexto de la hipótesis n° 2, si bien se encontraron diferencias significativas en los parámetros del desempeño térmico entre poblaciones, las predicciones específicas no se cumplieron. Contrario a lo esperado en la segunda predicción de la hipótesis n° 2 (predicción 2.b), la  $TC_{min}$  presentó los mayores valores en las poblaciones situadas a mayor latitud, asociándose positivamente con las medidas de heterogeneidad térmica. Este resultado sugiere que, para el gradiente latitudinal estudiado, los individuos del sur no presentan un incremento del desempeño locomotor a bajas temperaturas. Pese a que esto contradice evidencias descritas en la literatura (Gibert y Huey, 2001; Wallace et al., 2014; Bishop et al., 2017), coincide con los resultados obtenidos por Bozinovic et al. (2016). En

su trabajo, se probaron los efectos de la varianza ambiental en los límites de tolerancia térmica en *Drosophila melanogaster*, encontrando que frente a un escenario térmico variable (cambio en el promedio y varianza térmica), la tolerancia al frío se reduce (aumento de  $TC_{min}$ ). Por otra parte, se observó que la  $TC_{min}$  en general es más alta que las temperaturas mínimas del hábitat (Ver ANEXO Figura 1.A). Esto sugiere que los individuos deben evitar el sobre enfriamiento a través de la elección de un microhábitat que reduzca estas diferencias, como se discute en los trabajos de Kearney et al. (2009) y Sunday et al. (2014).

Contrario a lo esperado en la tercera predicción de la hipótesis n° 2 (predicción 2.c), la  $TC_{max}$  presentó diferencias interpoblacionales, pero estas diferencias no estuvieron asociadas al gradiente latitudinal (ausencia de correlación entre  $TC_{max}$  y latitud). La población de mayor altitud y  $T_{max}$  (Putando) presenta el menor valor de  $TC_{max}$ , diferenciándose significativamente de Vallenar y Chillán. Estos resultados parecen contra intuitivos, sin embargo, se ha visto en *Drosophila* que los individuos expuestos a tratamientos de altas temperaturas presentan un incremento en la resistencia a la desecación pero no una mayor tolerancia al calor (Schou et al., 2014). Los resultados sugieren que los individuos de Putando presentan una limitación en la tolerancia a altas temperaturas, que podría estar asociada a las características particulares del hábitat, no consideradas en el análisis.

Para una misma población, la  $TC_{min}$  varía más entre individuos que la  $TC_{max}$  (observar valores del EE de los límites críticos), sugiriendo una conservación en los límites críticos superiores y una mayor variabilidad en los límites críticos inferiores. Esta diferencia

coincide con las variaciones que experimentan las temperaturas mínimas y máximas en el hábitat: la  $T_{\min}$  es más variable que la  $T_{\max}$  (ver ANEXO Figuras 1B y 2B). Los resultados sugieren que, a menos de que el rasgo sea flexible, una variación de las temperaturas máximas en el hábitat podría resultar más perjudicial para la población que una variación de las mínimas. Esta observación revela lo estresante que sería el aumento de las temperaturas para la composición de una población, lo cual ha sido discutido por otros autores en el marco del calentamiento global (Araújo et al., 2013; Sunday et al., 2014).

La temperatura óptima ( $T_o$ ) no difiere significativamente entre poblaciones, lo que sugiere que el máximo desempeño de la mosca ocurre a la misma temperatura en todas las poblaciones estudiadas. Es posible que la  $T_{\text{prom}}$  del hábitat no presente una variación interpoblacional que permita detectar diferencias a nivel de la  $T_o$ , y que el margen de temperaturas en las cuales la mosca se desempeña de manera óptima se sobreponga entre las distintas poblaciones. Una manera de corregir esto, sería aumentar el gradiente geográfico para comparar poblaciones que presenten una mayor diferencia de  $T_{\text{prom}}$ . Aun así, es posible que los individuos hagan uso de microhábitats, minimizando las diferencias interpoblacionales de las temperaturas experimentadas (Willmer, 1982; Willmer et al., 2000). La construcción de cecidias podría ser un ejemplo de esto. Por otra parte, también es posible que el rasgo sea flexible, es decir, que los individuos hayan ajustado su desempeño a las condiciones de laboratorio, como se discute más adelante.

La amplitud térmica del desempeño locomotor ( $T_{br}$ ) fue menor en las poblaciones situadas a mayor latitud, resultado que difiere de lo esperado según la cuarta predicción de la hipótesis n° 2 (predicción 2.d). Se propone que el aumento de la variabilidad térmica

ambiental, podría asociarse a un aumento en el rango de tolerancia térmica (límites térmicos letales) y no necesariamente a un aumento en los límites críticos del desempeño locomotor. En este trabajo se evaluó el desempeño del organismo en términos de su capacidad locomotora y la mosca se encuentra activa únicamente entre los meses de diciembre a marzo. Coincide que en ese periodo del año las temperaturas se homogenizan entre poblaciones (ANEXO Figuras 1A, 2A, 3A), y es posible que durante el verano los individuos de todas las poblaciones encuentren ventanas de tiempo en las cuales reproducirse, aun cuando la amplitud térmica del desempeño locomotor no se ajuste a la variabilidad térmica anual del hábitat. Se propone que la disminución de  $T_{br}$  con la latitud, se relacionaría más bien con una disminución general del desempeño locomotor, ya que a mayor latitud se reducen  $T_{br}$ ,  $V_{max}$  y área. Este resultado podría significar que la heterogeneidad térmica y las condiciones generales de los hábitats situados a mayor latitud, generan un impacto negativo global sobre la capacidad locomotora de la mosca, ya sea de manera directa o indirecta. Este punto se discute al finalizar esta sección, integrándolo al resto de los resultados obtenidos.

Finalmente, hay que considerar que las curvas de desempeño pueden ser flexibles. Por ejemplo, se ha visto que los límites térmicos de un individuo pueden variar estacionalmente, sugiriendo que existirían ajustes fisiológicos para enfrentar las altas temperaturas del verano y las bajas temperaturas del invierno (Hu y Appel, 2004). La plasticidad es un rasgo heredable, que puede evolucionar por selección natural, entonces se esperaría que fuera mayor en poblaciones de ambientes inestables (Schlichting y Pigliucci, 1998; Lynn et al., 2014). Según esto, es posible que el efecto de la



heterogeneidad térmica del hábitat, se vea reflejado en un aumento de la flexibilidad del rasgo y no necesariamente en un aumento de la amplitud térmica ( $T_{br}$ ), medida en un momento determinado. Las curvas de desempeño obtenidas en este trabajo, pueden ser el resultado de una respuesta de aclimatación de los individuos a las condiciones de laboratorio, y se ha visto que la capacidad de aclimatación puede incluso diferir entre poblaciones (Hoffmann, 1991). Pese a la posible aclimatación de los individuos, se encuentran diferencias interpoblacionales en los parámetros estudiados, sugiriendo que existen diferencias en la ontogenia temprana o la historia evolutiva de las diferentes poblaciones. Sería interesante evaluar el grado de plasticidad de las curvas de desempeño térmico locomotor, y así determinar si en las poblaciones del sur (donde existe una mayor heterogeneidad térmica) el rasgo es más flexible.

#### 4.3 Propuestas sobre la funcionalidad de la cecidia

Como se mencionaba anteriormente, la cecidia podría cumplir un rol en términos de homogeneizar las condiciones abióticas experimentadas por *Rachiptera limbata* durante su ontogenia temprana. El material que la compone es aún desconocido, pero se ha visto que es capaz de acumular agua durante la noche, de modo que en la mañana las cecidias están húmedas y a lo largo del día se secan, cediendo agua al ambiente (Veloso, observaciones personales). Por otra parte, se encontró que el tamaño de las cecidias varía de acuerdo al gradiente latitudinal, de manera que las cecidias del norte presentaron un volumen significativamente mayor que las del sur. Estas características sugieren que la estructura puede estar limitando la pérdida de agua de las pupas, actuando como una estructura de protección frente a la desecación. En insectos, los estadios inmóviles (huevo,

pupa, diapausa) son particularmente susceptibles a la deshidratación, ya que los individuos son incapaces de ingerir agua por alimentación (Chown y Nicolson, 2004). Se ha visto que algunos insectos en dormancia pueden absorber agua pasivamente a través de la cutícula (Danks, 2000). En este trabajo, se sugiere que la agalla podría estar generando un microambiente húmedo al interior de la cámara larval, que permite a las pupas mantener sus niveles de agua estables, evitando la deshidratación.

También se propone que la cecidia podría generar un microambiente que amortigüe las condiciones térmicas del hábitat. Layne (1993) por ejemplo, presentó evidencias de que el microclima al interior de las cecidias puede diferir de las condiciones ambientales, reduciendo los eventos de congelamiento en *E. solidaguini* (Diptera: Tephritidae). En el contexto de *Rachiptera*, durante el verano los individuos se exponen a altos valores de temperatura y radiación. Su agalla está compuesta por un material esponjoso, estructurado por pequeñas burbujas de aire (Veloso, observaciones personales), por lo que aparentemente podría actuar como un aislante térmico. Por otra parte, el color blanco de la espuma implica que la energía recibida por radiación es reflejada en forma de luz visible, en lugar de ser absorbida por la agalla en forma de calor. Esto favorece la aislación térmica y podría representar una protección contra la radiación y el sobrecalentamiento.

#### 4.4 Estrategias de vida de las diferentes poblaciones de *R. limbata*

Integrando todos los resultados obtenidos, se sugiere que las poblaciones de *Rachiptera limbata* presentan diferencias en su estrategia de vida, asociada a las condiciones climáticas del hábitat. En términos generales, y en las condiciones en las que se realizó este trabajo, de las poblaciones del norte emergen menos individuos, con una menor

$P_{\text{lípidos}}$ , pero presentan mayor  $C_{\text{agua}}$ , RAD y desempeño locomotor. Mientras que de las poblaciones del sur, emergen más individuos, con una mayor  $P_{\text{lípidos}}$ , pero un menor  $C_{\text{agua}}$ , RAD y desempeño locomotor. Considerando que existen evidencias de que *Rachiptera* es capaz de alimentarse (datos no publicados, Léniz y Veloso), se sugiere que la  $P_{\text{lípidos}}$  podría estar asignada principalmente a la función reproductiva (ej: masa/número de ovarios). De ser así, los resultados sugieren un compromiso entre la resistencia a la desecación y la fecundidad. Existen numerosos trabajos realizados en *Drosophila* que han obtenido una relación inversa entre la capacidad de resistir a un determinado estrés ambiental y la fecundidad (Hoffmann y Parsons, 1989; Partridge et al., 1999; Marshall y Sinclair, 2009; Kalra y Parkash, 2014). También se ha documentado una relación inversa entre el contenido de agua corporal y el contenido lipídico en insectos (Chown y Nicolson, 2004), por ejemplo, los insectos en dormancia acumulan más agua para evitar la deshidratación, sacrificando la acumulación de reservas lipídicas (Danks, 2000). Según esto, se propone que en las poblaciones del norte los individuos estarían favoreciendo la acumulación de agua corporal a costa de una menor acumulación de lípidos, que podría generar un efecto negativo en la asignación energética a reproducción.

Estos resultados, son consistentes con las condiciones climáticas que experimenta *Rachiptera* en sus diferentes poblaciones. Los individuos del norte se enfrentan a condiciones de aridez, por lo que es esperable que las moscas prioricen la sobrevivencia de los adultos incrementando su capacidad de resistir a la desecación. Mientras que en el sur existe disponibilidad de agua, pero se experimenta una mayor fluctuación térmica. En este contexto puede resultar ventajoso el incremento en la sobrevivencia de la prole

( $P_e$ ), ya que permite contar con un mayor tamaño poblacional y así evitar extinciones locales. Esto sugiere una estrategia r para las poblaciones del sur, y una estrategia K para las del norte. Como describe Willmer et al. (2000), los r estrategias suelen presentar poblaciones más densas, con individuos de menor tamaño corporal, que maximizan la fecundidad a costa de una menor sobrevivencia de los adultos. Por el contrario, los K estrategias se asocian a poblaciones menos densas, con individuos de mayor tamaño, que maximizan la sobrevivencia de los adultos, sacrificando la fecundidad. En base a estos resultados, se propone que la presión del ambiente actuaría con mayor intensidad en diferentes etapas del ciclo de vida de *Rachiptera*, dependiendo de la población. En el norte, la presión sería mayor durante la ontogenia temprana, mientras que en el sur, durante la ontogenia tardía (etapa adulta).

## 5 CONCLUSIONES

Esta tesis contempla un estudio comparativo a escala geográfica, y constituye un punto de partida para formular nuevas hipótesis que guíen hacia el entendimiento de las estrategias de historia de vida de *Rachiptera limbata*, a lo largo de un gradiente ambiental. Se cumplieron los objetivos planteados y los resultados constituyen el primer registro sobre respuestas fisiológicas relacionadas al balance de agua y desempeño térmico, en tephritidos agalladores. Este estudio no controla las condiciones de desarrollo de los individuos, pero tiene la ventaja de mostrar las respuestas de la mosca en su contexto de desarrollo natural. Pese a que no siempre se obtuvo un gradiente latitudinal en los rasgos estudiados, se obtuvieron diferencias interpoblacionales que pueden estar dadas por la historia evolutiva, por diferencias en la ontogenia temprana o incluso por diferencias en la capacidad de aclimatación de los individuos.

A partir de los resultados, se concluye que *R. limbata* es capaz de generar ajustes fisiológicos que le permiten adecuarse a la disponibilidad de agua. Se concluye que el incremento de lípidos no estaría otorgando una mayor resistencia a la desecación y que podrían existir otras reservas energéticas que participen de esta respuesta (ej: carbohidratos). Futuras investigaciones podrían orientarse a distinguir los lípidos asignados a reservas energéticas y reproductivas, para determinar si se asocian a la

capacidad de resistir a la inanición y/o a un incremento de la fecundidad. Por otra parte, el resultado de las curvas de desempeño térmico no concuerda con la evidencia presente en literatura. Los resultados destacan la complejidad de las respuestas del desempeño y resaltan la importancia de considerar el contexto ecológico de las especies a la hora de establecer hipótesis. Se sugiere que las diferencias en la variabilidad térmica entre las distintas poblaciones, podrían tener un efecto en los límites térmicos letales de la mosca o en la plasticidad de la respuesta, y no en los límites o amplitud del desempeño locomotor. Para aclarar esto, sería interesante evaluar la capacidad plástica del desempeño térmico en *R. limbata* y así comprobar si los ambientes heterogéneos (mayor latitud), se relacionan a individuos más flexibles.

Finalmente, se sugiere que existen diferencias en la estrategia de vida de las poblaciones estudiadas, y se propone que en las poblaciones del norte se favorece la sobrevivencia de los adultos a costa de una menor emergencia de individuos (adultos de mayor tamaño, más resistentes a la desecación y con un mejor desempeño locomotor). Mientras que en el sur se favorece la emergencia por sobre el desempeño de los adultos (individuos de menor tamaño, menos resistentes a la desecación y con un peor desempeño locomotor). Estas observaciones son consistentes con las condiciones climáticas de cada hábitat, y sugieren que la presión ambiental actuaría con mayor intensidad en diferentes etapas de la vida del insecto dependiendo de la población.

## 6 BIBLIOGRAFIA

- Addo-Bediako, A., Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2000) Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society - B*, 267(1445), 739–745.
- Addo-Bediako, A., Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2001) Revisiting water loss in insects: A large scale view. *Journal of Insect Physiology*, 47(12), 1377–1388.
- Aljaro, M.E., Frias, D. & Montenegro, G. (1984) Life cycle of *Rachiptera limbata* (Diptera, Tephritidae) and its relationship with *Baccharis linearis* (Compositae). *Revista Chilena de Historia Natural*, 57, 123–129.
- Andersen, L.H., Kristensen, T.N., Loeschcke, V., Toft, S. & Mayntz, D. (2010) Protein and carbohydrate composition of larval food affects tolerance to thermal stress and desiccation in adult *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 56(4), 336–340.
- Angilletta, M.J. (2009) *Thermal Adaptation*. Oxford University Press.
- Araújo, M.B., Ferri-Yáñez, F., Bozinovic, F., Marquet, P.A., Valladares, F. & Chown, S.L. (2013) Heat freezes niche evolution. *Ecology Letters*, 16(9), 1206–1219.
- Arnett, A. & Gotelli, N. (2003) Bergmann's rule in larval ant lions: testing the starvation resistance hypothesis. *Ecological Entomology*, 28, 645–650.
- Baldal, E.A., Van Der Linde, K., Van Alphen, J.J.M., Brakefield, P.M. & Zwaan, B.J. (2005) The effects of larval density on adult life-history traits in three species of *Drosophila*. *Mechanisms of Ageing and Development*, 126, 407–416.
- Ballard, J.W.O., Melvin, R.G. & Simpson, S.J. (2008) Starvation resistance is positively correlated with body lipid proportion in five wild caught *Drosophila simulans* populations. *Journal of Insect Physiology*, 54(9), 1371–1376.
- Baust, J.G., Grandee, R., Condon, G. & Morrissey, R. (1979) The diversity of overwintering strategies utilized by separate populations of gall insects. *Physiological Zoology*, 52(4), 572–580.
- Bazinet, A.L., Marshall, K.E., MacMillan, H.A., Williams, C.M. & Sinclair, B.J. (2010) Rapid changes in desiccation resistance in *Drosophila melanogaster* are facilitated by changes in cuticular permeability. *Journal of Insect Physiology*, 56(12), 2006–2012.
- Bennett, A.F. & Huey, R.B. (1990) Studying the evolution of physiological performance. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, 7, 251–284.
- Berven, K.A. & Gill, D.E. (1983) Interpreting geographic variation in life-history traits. *American Zoologist*, 97(23), 85–97.

- Bishop, T.R., Robertson, M.P., Van Rensburg, B.J. & Parr, C.L. (2017) Coping with the cold: minimum temperatures and thermal tolerances dominate the ecology of mountain ants. *Ecological Entomology*, 42(2), 105–114.
- Blackburn, T.M., Gaston, K.J. & Loder, N. (1999) Geographic gradients in body size: A clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*, 5(4), 165–174.
- Blanckenhorn, W.U. & Demont, M. (2004) Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integrative and comparative biology*, 44(6), 413–424.
- Bozinovic, F., Calosi, P. & Spicer, J.I. (2011) Physiological correlates of geographic range in animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42(1), 155–179.
- Bozinovic, F., Medina, N.R., Alruiz, J.M., Cavieres, G. & Sabat, P. (2016) Thermal tolerance and survival responses to scenarios of experimental climatic change: changing thermal variability reduces the heat and cold tolerance in a fly. *Journal of Comparative Physiology B*, 186(5), 581–587.
- Bozinovic, F., Orellana, M.J.M., Martel, S.I. & Bogdanovich, J.M. (2014) Testing the heat-invariant and cold-variability tolerance hypotheses across geographic gradients. *Comparative Biochemistry and Physiology - A*, 178, 46–50.
- Burnett, C.D. (1983) Geographic and climatic correlates of morphological variation in *Eptesicus fuscus*. *Journal of Mammalogy*, 64(3), 437–444.
- Calosi, P., Bilton, D.T. & Spicer, J.I. (2008) Thermal tolerance, acclimatory capacity and vulnerability to global climate change. *Biology Letters*, 4(1), 99–102.
- Cardoso, V.V., Ferreira, M.P., Montagner, J.M., Fernandez, C.G., Moreira, J.C. & Oliveira, A.K. (2002) The effects of constant and alternating temperatures on the reproductive potential, life span, and life expectancy of *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). *Brazilian Journal of Biology*, 62(4B), 775–86.
- Castañeda, L.E., Lardies, M.A. & Bozinovic, F. (2004) Adaptive latitudinal shifts in the thermal physiology of a terrestrial isopod. *Evolutionary Ecology Research*, 6(4), 1–15.
- Chapman, R.F. (2013) *The insects: Structure and Function*. 5th ed. Edited by Simpson S.J. & Douglas A.E. Cambridge University Press.
- Chown, S.L., Addo-Bediako, A. & Gaston, K.J. (2002) Physiological variation in insects: large-scale patterns and their implications. *Comparative Biochemistry and Physiology - B*, 131, 587–602.
- Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2008) Macrophysiology for a changing world. *Proceedings of the Royal Society - B*, 275, 1469–1478.
- Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2010) Body size variation in insects: A macroecological perspective. *Biological Reviews*, 85(1), 139–169.



- Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2016) Macrophysiology - progress and prospects. *Functional Ecology*, 30(3), 330–344.
- Chown, S.L., Gaston, K. J. & Robinson, D. (2004) Macrophysiology: large-scale patterns in physiological traits and their ecological implications. *Functional Ecology*, 18, 159–167.
- Chown, S.L. & Nicolson, S.W. (2004) *Insect physiological ecology*. Mechanisms and Patterns. Oxford University Press.
- Croitoru, A.E., Piticar, A., Imbroane, A.M. & Burada, D.C. (2013) Spatio-temporal distribution of aridity indices based on temperature and precipitation in the extra-Carpathian regions of Romania. *Theoretical and Applied Climatology*, 112(3-4), 597–607.
- Cushman, J.H., Lawton, J.H. & Manly, B.F.J. (1993) International association for ecology latitudinal patterns in European ant assemblages: Variation in species richness and body size. *Oecologia*, 95(1), 30–37.
- Danks, H.V. (2000) Dehydration in dormant insects. *Journal of Insect Physiology*, 46(6), 837–852.
- De Martonne, E. (1926) L'indice d'aridité. *Bulletin de l'Association de Géographes Français*, 9, 3–5.
- Djawdan, M., Rose, M.R. & Bradley, T. J. (1997) Does selection for stress resistance lower metabolic rate? *Ecology*, 78(3), 828–837.
- Downer, R.G. & Matthews, J.R. (1976) Patterns of lipid distribution and utilisation in Insects. *American Zoologist*, 16, 733–745.
- Edney, E.B. (1977) *Water Balance in Land Arthropods*. Zoophysiology and Ecology (Vol 9)
- Emberger, L. (1955) Afrique du Nord-Ouest. *Plant ecology: reviews of research* (ed. UNESCO), pp. 219–249.
- Fernandes, G.W. & Price, P.W. (1992) The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia*, 90(1), 14–20.
- Folguera, G., Bastías, D.A. & Bozinovic, F. (2009) Impact of experimental thermal amplitude on ectotherm performance: Adaptation to climate change variability? *Comparative Biochemistry and Physiology - A*, 154(3), 389–393.
- Gaitan-Espitia, J.D., Bacigalupe, L.D., Opitz, T., Lagos, N.A., Timmermann, T. & Lardies, M.A. (2014) Geographic variation in thermal physiological performance of the intertidal crab *Petrolisthes violaceus* along a latitudinal gradient. *Journal of Experimental Biology*, 217(24), 4379–4386.
- Gaston, K.J. & Chown, S.L. (1999a) Elevation and climatic tolerance: A test using dung beetles. *Oikos*, 86(3), 584–590.

- Gaston, K.J. & Chown, S.L. (1999b) Why Rapoport's rule does not generalise. *Oikos*, 84(2), 309–312.
- Gaston, K.J., Chown, S.L., Calosi, P., Bernardo, J., Bilton, D.T., Clarke, A. & Van Kleunen, M. (2009) Macrophysiology: A conceptual reunification. *The American Naturalist*, 174(5), 595–612.
- Gibbs, A.G., Chippindale, A.K. & Rose, M.R. (1997) Physiological mechanisms of evolved desiccation resistance in *Drosophila melanogaster*. *The Journal of Experimental Biology*, 200, 1821–1832.
- Gibbs, A.G. & Matzkin, L.M. (2001) Evolution of water balance in the genus *Drosophila*. *The Journal of Experimental Biology*, 204, 2331–2338.
- Gibert, P. & Huey, R.B. (2001) Chill-coma temperature in *Drosophila*: effects of developmental temperature, latitude, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology*, 74(3), 429–434.
- Gilchrist, G.W. (1995) Specialists and generalists in changing environments. I. Fitness landscapes of thermal sensitivity. *The American Naturalist*, 146(2), 252–270.
- Gilchrist, G.W. (1996) A quantitative genetic analysis of thermal sensitivity in the locomotor performance curve of *Aphidius ervi*. *Evolution*, 50(4), 1560–1572
- Goenaga, J., Fanara, J.J. & Hasson, E. (2013) Latitudinal variation in starvation resistance is explained by lipid content in natural populations of *Drosophila melanogaster*. *Evolutionary Biology*, 40(4), 601–612.
- Grigaltchik, V.S., Ward, A.J.W. & Seebacher, F. (2012) Thermal acclimation of interactions: differential responses to temperature change alter predator-prey relationship. *Proceedings of the Royal Society - B*, 279, 4058–4064.
- Grimaldi, D. & Engels, M. (2005) *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press.
- Hadley, N.F. (1994) *Water relations of terrestrial arthropods*. Cambridge University Press
- Headrick, D. H. & Goeden, R. D. (1998) The biology of nonfrugivorous Tephritid fruit flies. *Annual Review of Entomology*, 43(1), 217–241.
- Heinrich, B. (1981) Insect thermoregulation. *Wiley*, 28–33.
- Heinze, J., Foitzik, S., Kipyatkov, V.E. & Lopatina, E.B. (1998) Latitudinal variation in cold hardiness and body size in the boreal ant species *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera, Formicidae). *Entomologia Generalis*, 22(3-4), 305–312.
- Hoffmann, A.A. (1991) Acclimation for desiccation resistance in *Drosophila*: species and population comparisons. *Journal of Insect Physiology*, 37(10), 757–762.
- Hoffmann, A.A., Chown, S.L. & Clusella-Trullas, S. (2012) Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: How constrained are they? *Functional Ecology*, 27(4), 934–949.

- Hoffmann, A.A., Hallas, R., Anderson, A.R. & Telonis-Scott, M. (2005) Evidence for a robust sex-specific trade-off between cold resistance and starvation resistance in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, 18(4), 804–810.
- Hoffmann, A.A. & Harshman, L.G. (1999) Desiccation and starvation resistance in *Drosophila*: Patterns of variation at the species, population and intrapopulation levels. *Heredity*, 83(6), 637–643.
- Hoffmann, A.A. & Parson, P.A. (1993) Selection for adult desiccation resistance in *Drosophila melanogaster*: fitness components, larval resistance and stress correlations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48, 43–54.
- Hoffmann, A.A. & Parson, P.A. (1989) An integrated approach to environmental stress tolerance and life-history variation: desiccation tolerance in *Drosophila*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37, 117–136.
- Hoffmann, A., Hallas, R., Sinclair, C. & Mitrovski, P. (2001) Levels of variation in stress resistance in *Drosophila* among strains, local populations, and geographic regions: Patterns for desiccation, starvation, cold resistance and associated traits. *Evolution*, 55(8), 1621–1630.
- Hu, X.P. & Appel, A.G. (2004) Seasonal variation of critical thermal limits and temperature tolerance in *Formosan* and eastern subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Physiological Ecology*, 33(2), 197–205.
- Huey, B. & Stevenson, R.D. (1979) Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: A discussion of approaches. *American Zoologist*, 19, 357–366.
- Huey, R.B. & Kingsolver, J.G. (1989) Evolution of thermal sensitivity of ectotherm performance. *Trends in Ecology and Evolution*, 4(5), 131–135.
- Huey, R.B. & Kingsolver, J.G. (1993) Evolution of resistance to high temperature in ectotherms. *The American Naturalist*, 142, 21–46.
- Izem, R. & Kingsolver, J.G. (2005) Variation in continuous reaction norms: Quantifying directions of biological interest. *The American Naturalist*, 166(2), 277–289.
- Jacome, I., Aluja, M., Liedo, P. & Nestel, D. (1995) The influence of adult diet and age on lipid reserves in the tropical fruit fly *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Insect Physiology*, 41(12), 1079–1086.
- Janzen, D.H. (1967) Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233–249.
- John-Adler, H., Morin, P. & Lawler, S. (1988) Thermal physiology, phenology, and distribution of tree frogs. *The American Naturalist*, 132(4), 506–520.
- Jones, J.C. & Oldroyd, B.P. (2007) *Nest thermoregulation in social insects*. *Advances in Insect Physiology* (Vol. 33).

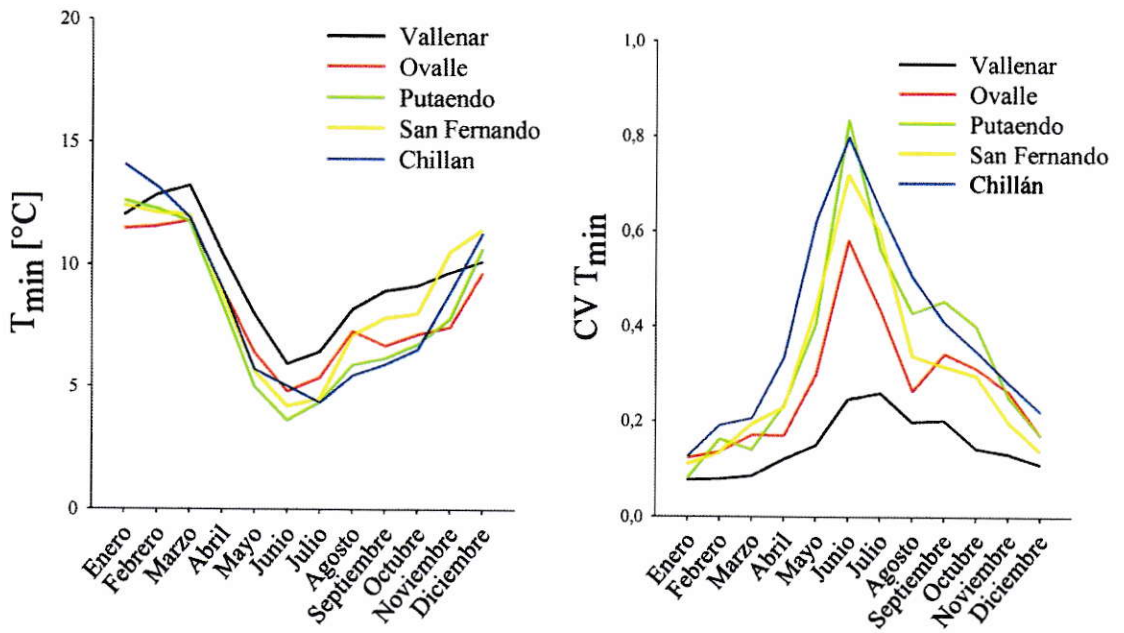
- Kalra, B. & Parkash, R. (2014) Trade-off of ovarian lipids and total body lipids for fecundity and starvation resistance in tropical populations of *Drosophila melanogaster*. *Journal of Evolutionary Biology*, 27(11), 2371–2385.
- Kearney, M., Shine, R. & Porter, W.P. (2009) The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(10), 3835–3840.
- Kingsolver, J.G. (1989) Weather and the population dynamics of insects: integrating physiological and population ecology. *Physiological Zoology*, 62(2), 314–334.
- Kühnel, S., Brückner, A., Schmelzle, S., Heethoff, M. & Blüthgen, N. (2016) Surface area-volume ratios in insects. *Insect Science*. (00), 1–13
- Layne, J.R. (1993) Winter microclimate of goldenrod spherical galls and its effects on the gall inhabitant *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Thermal Biology*, 18(3), 125–130.
- Le Lagadec, M.D., Chown, S.L. & Scholtz, C.H. (1998) Desiccation resistance and water balance in southern African keratin beetles (Coleoptera, Trogidae): the influence of body size and habitat. *Journal of Comparative Physiology B*, 168, 112–122.
- Lease, H.M. & Wolf, B.O. (2011) Lipid content of terrestrial arthropods in relation to body size, phylogeny, ontogeny and sex. *Physiological Entomology*, 36(1), 29–38.
- Leather, S.R., Walters, K.F.A. & Bale, J.S. (1995) *The ecology of insect overwintering*. Cambridge University Press.
- Levins, R. (1968) *Evolution in changing environments: Some theoretical explorations*. Princeton: Princeton University Press.
- Lynch, M. & Gabriel, W. (1987) Environmental Tolerance. *The American Naturalist*, 129(2), 283–303.
- Lynn, M., Ghalambor, C. & Woods, A. (2014) *Integrative Organismal Biology*. Wiley Blackwell, New Jersey
- Makarieva, A.M., Gorshkov, V.G. & Li, B.L. (2005) Temperature-associated upper limits to body size in terrestrial poikilotherms. *Oikos*, 111, 425–436.
- Mani, M.S. (1964) *Ecology of plant galls*. Monographiae Biologicae XII.
- Marron, M.T., Markow, T.A., Kain, K.J. & Gibbs, A.G. (2003) Effects of starvation and desiccation on energy metabolism in desert and mesic *Drosophila*. *Journal of Insect Physiology*, 49, 261–270.
- Marshall, K.E. & Sinclair, B.J. (2009) Repeated stress exposure results in a survival-reproduction trade-off in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 963–969.

- Morrison, C. & Hero, J.M. (2003) Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: A review. *Journal of Animal Ecology*, *72*, 270–279.
- Mousseau, T.A. (1997) Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution*, *51*(2), 630–632.
- Mousseau, T.A. & Roff, D.A. (1989) Adaptation to seasonality in a cricket: Patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length. *Evolution*, *43*(7), 1483–1496.
- Muñiz, M. & Andres, M.P. (1993) Reproducción en condiciones controladas de *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera: Trypetida) en función de su actividad sexual. *Biología de sanidad vegetal. Plagas*, *19*, 597–607.
- Nunney, L. (1996) The response to selection for fast larval development in *Drosophila melanogaster* and its effect on adult weight: An example of a fitness trade-off. *Evolution*, *50*(3), 1193–1204.
- Palaima, A. (2007) The fitness cost of generalization: present limitations and future possible solutions. *Biological Journal of the Linnean Society*, *90*, 583–590.
- Parkash, R., Kalra, B. & Sharma, V. (2008) Changes in cuticular lipids, water loss and desiccation resistance in a tropical *drosophilid*: Analysis of variation between and within populations. *Fly*, *2*(4), 189–197.
- Parkash, R., Singh, D. & Lambhod, C. (2014) Sex-specific differences in desiccation resistance and the use of energy metabolites as osmolytes in *Drosophila melanogaster* flies acclimated to dehydration stress. *Journal of Comparative Physiology B*, *184*, 193–204.
- Partridge, L., Prowse, N. & Pignatelli, P. (1999) Another set of responses and correlates responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal London - B*, *266*, 255–261.
- Pörtner, H.O., Bennett, A.F., Bozinovic, F., Clarke, A., Lardies, M.A., Lucassen, M. & Stillman, J.H. (2006) Trade-offs in thermal adaptation: The need for a molecular to ecological integration. *Physiological and Biochemical Zoology*, *79*(2), 295–313.
- Price, P.W., Fernandes, G.W. & Waring, G.L. (1987) Adaptive nature of insect galls. *Environmental Entomology*, *16*, 15–24.
- Roff, D. (1980) Optimizing development time in a seasonal environment: The “ups and downs” of clinal variation. *Oecologia*, *45*, 202–208.
- Roff, D.A. (2002) *Life history evolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- Roy, K., Jablonski, D. & Valentine, J.W. (1994) Eastern Pacific molluscan provinces and latitudinal diversity gradient: No evidence for “Rapoport's rule”. *Proceeding of the National Academy of Science of USA*, *91*, 8871–8874.

- Sartori, M., Keller, L., Thomas, A.G.B. & Passera, L. (1992) Flight energetics in relation to sexual differences in the mating behavior of a mayfly, *Siphonurus aestivalis*. *Oecologia*, 92, 172–176.
- Schlichting, C.D. & Pigliucci, M. (1998) *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sinauer.
- Schmidt-Nielsen, K. (1997) *Animal Physiology: Adaptation and Environment* (5th ed.). Cambridge University Press.
- Schou, M.F., Kristensen, T.N., Kellermann, V., Schlötterer, C. & Loeschcke, V. (2014) A *Drosophila* laboratory evolution experiment points to low evolutionary potential under increased temperatures likely to be experienced in the future. *Journal of Evolutionary Biology*, 27, 1859–1868.
- Sharp, J.L. & Chambers, D.L. (1984) Consumption of carbohydrates, proteins, and amino acids by *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae) in the laboratory. *Environmental Entomology*, 13, 768–773.
- Shelomi, M. (2012) Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects. *The American Naturalist*, 180(4), 511–519.
- Sláma, K. (1999) Active regulation of insect respiration. *Annals of the Entomological Society of America*, 92(6), 916–929.
- Stevens, G.C. (1989) The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the tropics. *The American Naturalist*, 133(2), 240–256.
- Stillman, J.H. & Somero, G.N. (2000) A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of eastern pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: Influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73(2), 200–208.
- Strataman, R. & Markow, T.A. (1998) Resistance to thermal stress in desert *Drosophila*. *Functional Ecology*, 12(6), 965–970.
- Studier, E.H. & Sevick, S.H. (1992) Live mass, water content, nitrogen and mineral levels in some insects from south-central lower michigan. *Comparative Biochemistry and Physiology A*, 103(3), 579–595.
- Sunday, J.M., Bates, A.E. & Dulvy, N.K. (2011) Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms. *Proceedings of the Royal Society B*, 278, 1823–1830.
- Sunday, J.M., Bates, A.E., Kearney, M.R., Colwell, R.K., Dulvy, N.K., Longino, J.T & Huey, R.B. (2014) Thermal-safety margins and the necessity of thermoregulatory behavior across latitude and elevation. *Proceeding of the National Academy of Science of USA*, 111(15), 5610–5615.
- Tieleman, B.I., Williams, J.B. & Bloomer, P. (2002) Adaptation of metabolism and evaporative water loss along an aridity gradient. *The Royal Society*, 270, 207–214

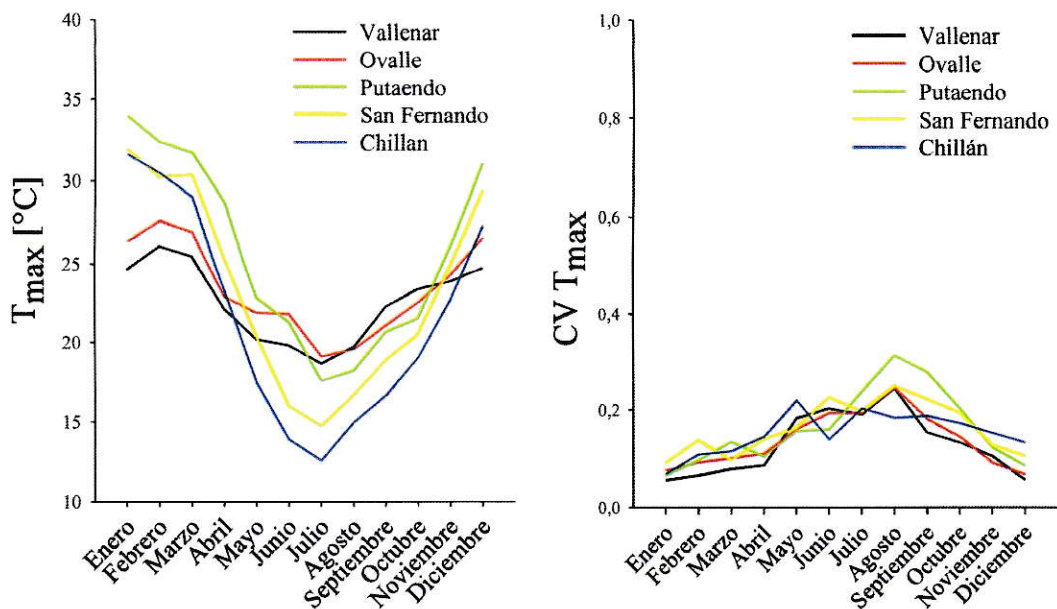
- Turner, J.R. & Lennon, J.J. (1989) Species richness and the energy theory. *Nature*, *340*(6232), 351.
- Van Berkum, F.H. (1986) Evolutionary patterns of the thermal sensitivity of sprint speed in *Anolis* lizards. *Evolution*, *40*(3), 594–604.
- Vargas, R.I., Walsh, W.A., Kanehisa, D., Stark, J.D. & Nishida, T. (2000) Comparative demography of three Hawaiian fruit flies (Diptera: Tephritidae) at alternating temperatures. *Annals of the Entomological Society of America*, *93*(1), 75–81.
- Varley, G.C., Gradwell, G.R. & Hassell, M.P. (1973) *Insect population ecology. An analytical approach*. Berkeley and Los Angeles, California: University of California Press.
- Wallace, G.T., Kim, T.L., & Neufeld, C.J. (2014) Interpopulational variation in the cold tolerance of a broadly distributed marine copepod. *Conservation Physiology*, *2*, 1–12.
- Weldon, C.W. & Taylor, P.W. (2010) Desiccation resistance of adult Queensland fruit flies *Bactrocera tryoni* decreases with age. *Physiological Entomology*, *35*, 385–390.
- Willmer, P.G. (1982) Microclimate and the environmental physiology of insects. *Advances in Insect Physiology*, *16*, 1–57.
- Willmer, P., Stone, G. & Johnston, I. (2000) *Environmental Physiology of Animals*. Blackwell Publishing.
- Wilson, R.S. (2001) Geographic variation in thermal sensitivity of jumping performance in the frog *Limnodynastes peronii*. *The Journal of Experimental Biology*, *204*, 4227–4236.
- Winterhalter, W.E. & Mousseau, T.A. (2008) The strength of temperature-mediated selection on body size in a wild insect population. *Journal of Orthoptera Research*, *17*(2), 347–351.
- Withers, P.C. (1992) *Comparative Animal Physiology*. Saunders College Pub.
- Yoder, J.A., Chambers, M.J., Tank, J. L. & Keeney, G.D. (2009) High temperature effects on water loss and survival examining the hardiness of female adults of the spider beetles, *Mezium affine* and *Gibbium aequinoctiale*. *Journal of Insect Science*, *9*(68), 1–8.
- Yom-Tov, Y. & Geffen, E. (2006) Geographic variation in body size: The effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia*, *148*, 213–218.
- Zera, A.J. & Larsen, A. (2001) The metabolic basis of life history variation: Genetic and phenotypic differences in lipid reserves among life history morphs of the wing-polymorphic cricket, *Gryllus firmus*. *Journal of Insect Physiology*, *47*(10), 1147–1160.

ANEXO

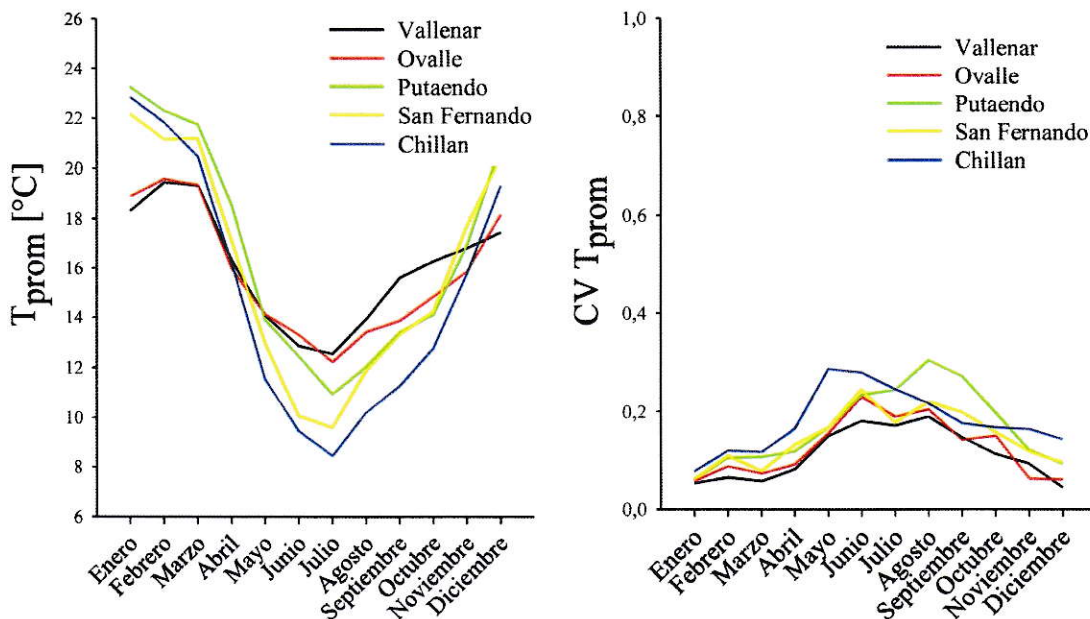


**Figura 1.** Gráfico de las temperaturas mínimas mensuales durante el año 2015, en las distintas poblaciones. **A:** Temperatura mínima promedio mensual **B:** Coeficiente de variación de las temperaturas mínimas de cada mes.





**Figura 2.** Gráfico de las temperaturas máximas mensuales durante el año 2015, en las distintas poblaciones. **A:** Temperatura máxima promedio mensual **B:** Coeficiente de variación de las temperaturas máximas de cada mes.



**Figura 3.** Gráfico de las temperaturas promedio mensuales durante el año 2015, en las distintas poblaciones. **A:** Temperatura promedio mensual **B:** Coeficiente de variación de las temperaturas promedios de cada mes.