

**COMPARACIÓN DE ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN ENTRE ESPECIES
DEL GÉNERO *Argia* (ODONATA: COENAGRIONIDAE): UNA
RELACIÓN FILOGENÉTICA ESTRECHA NO IMPLICA NICHOS
SIMILARES**

TESIS DE GRADO PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGO PRESENTADA POR:

KELLY JOHANA RIOS OLAYA

UNIVERSIDAD EL BOSQUE

FACULTAD DE CIENCIAS

PROGRAMA DE BIOLOGÍA

BOGOTÁ, MAYO DE 2017

**COMPARACIÓN DE ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN ENTRE ESPECIES
DEL GÉNERO *Argia* (ODONATA: COENAGRIONIDAE): UNA
RELACIÓN FILOGENÉTICA ESTRECHA NO IMPLICA NICHOS
SIMILARES**

Kelly Johana Ríos Olaya

Director: Fredy Palacino Rodríguez
Codirector: Alejandro Córdoba Aguilar

Grupo de Investigación en Biología (GRIB), Programa de Biología, Universidad El Bosque

Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional
Autónoma de México, Apdo. Postal 70-275, Ciudad Universitaria, 04510, Ciudad de
México, México

Bogotá, Mayo de 2017

Aprobación

La tesis de grado titulada: “Comparación de áreas de distribución entre especies del género *Argia* (Odonata: Coenagrionidae): una relación filogenética estrecha no implica nichos similares”, presentada por la estudiante Kelly Johana Rios Olaya, bajo la dirección del biólogo MSc. Fredy Palacino Rodríguez, fue aprobada y aceptada por el jurado evaluador, a los 24 días del mes de mayo de 2017.

MSc. Fredy Palacino Rodríguez
Director

MSc. Sergio Andrés Llano Consuegra
Miembro del jurado

Milton Enrique Bastidas Medina
Miembro del jurado

Mariano Augusto Altamiranda Saavedra
Miembro del jurado

Agradecimientos

A Dios, a mis padres por hacer de mis sueños algo posible, a mi hermano y a mi tía Rosa Olaya por el apoyo incondicional, a mis directores de tesis Fredy Palacino Rodríguez y Alejandro Córdoba Aguilar. A quienes con su conocimiento aportaron al proceso: Ángela Nava Bolaños, Maya Rocha Ortega, Rosa Ana Sánchez Guillén, Mariano Altamiranda Saavedra y Gerardo Rodríguez Tapia, a Laura Rangel y Laura Pulido por ser la mejor compañía que pude tener durante mi carrera universitaria y quienes con su amistad y cariño motivaron mi crecimiento personal y profesional, al proyecto IN203115 Biología de la conservación de libélulas mexicanas (PAPIIT UNAM), al Grupo de Investigación en Odonatos y otros artrópodos de Colombia (GINOCO) y finalmente al Grupo de Investigación en Biología de la Universidad El Bosque (GRIB) por el apoyo científico.

Tabla de contenido

Introducción.....	10
Marco de referencia.....	13
Objetivos.....	19
Materiales y métodos.....	20
Datos de distribución de las especies.....	20
Predictores Ambientales y determinación del área accesible (M).	20
Construcción de modelos de área de distribución.....	21
Análisis filogenéticos.....	23
Modelos nulos que prueban la divergencia entre nichos versus el conservadurismo....	25
Análisis filogenético de la diferenciación de nichos.....	25
Resultados y discusión.....	27
Conclusiones.....	40
Referencias bibliográficas.....	41
Anexos.....	49

Lista de tablas y figuras

Tabla 1. Número de acceso en GenBank de las especies del género *Argia* y otros taxa del grupo externo usados en el análisis filogenético.....pag. 23

Figura 1. Machos y hembras de algunas especies de *Argia*. Imágenes cortesía de Keith D. P. Wilson (A), Erland Refling Nielsen (B y C) y Ángela Nava-Bolaños (D).....pag. 14

Figura 2. Filogenia del género *Argia* obtenida en el presente estudio a partir del método de máxima verosimilitud.pag. 28

Figura 3. Mapas de distribución potencial para cada una de las 30 especies de *Argia* obtenidos con modelado de distribución.....pag. 29

Figura 4. Distribución potencial de *Argia tezpi* (gris) y *Argia apicalis* (negro).....pag. 33

Figura 5. Distribución potencial de *Argia ulmeca* (gris) y *Argia leonora* (negro)....pag. 34

Figura 6. Relación entre el área de solapamiento y las distancias filogenéticas usando una regresión de matrices múltiples.....pag. 35

Lista de anexos

Anexo 1. Distancias filogenéticas entre pares de especies. Sp1. *A. alberta*; Sp 2. *A. anceps*; Sp 3. *A. apicalis*; Sp 4. *A. cuprea*; Sp 5. *A. emma*; Sp 6. *A. extranea*; Sp 7. *A. funcki*; Sp 8. *A. garrisoni*; Sp 9. *A. harknessi*; Sp 10. *A. hinei*; Sp 11. *A. immunda*; Sp 12. *A. lacrimans*; Sp 13. *A. leonora*; Sp 14. *A. lugens*; Sp 15. *A. munda*; Sp 16. *A. nahuana*; Sp 17. *A. oculata*; Sp 18. *A. oenea*; Sp 19. *A. pallens*; Sp 20. *A. plana*; Sp 21. *A. pulla*; Sp 22. *A. rhoadsi*; Sp 23. *A. sedula*; Sp 24. *A. tarascana*; Sp 25. *A. tezpi*; Sp 26. *A. tibialis*; Sp 27. *A. tonto*; Sp28. *A. translata*; Sp 29. *A. ulmeca*; Sp 30. *A. vivida*.

Anexo 2. Área de solapamiento entre pares de especies (Km²). Sp1. *A. alberta*; Sp 2. *A. anceps*; Sp 3. *A. apicalis*; Sp 4. *A. cuprea*; Sp 5. *A. emma*; Sp 6. *A. extranea*; Sp 7. *A. funcki*; Sp 8. *A. garrisoni*; Sp 9. *A. harknessi*; Sp 10. *A. hinei*; Sp 11. *A. immunda*; Sp 12. *A. lacrimans*; Sp 13. *A. leonora*; Sp 14. *A. lugens*; Sp 15. *A. munda*; Sp 16. *A. nahuana*; Sp 17. *A. oculata*; Sp 18. *A. oenea*; Sp 19. *A. pallens*; Sp 20. *A. plana*; Sp 21. *A. pulla*; Sp 22. *A. rhoadsi*; Sp 23. *A. sedula*; Sp 24. *A. tarascana*; Sp 25. *A. tezpi*; Sp 26. *A. tibialis*; Sp 27. *A. tonto*; Sp28. *A. translata*; Sp 29. *A. ulmeca*; Sp 30. *A. vivida*.

Anexo 3. Valores observados de solapamiento de nicho medidos con el índice de Hellinger I. Sp1. *A. alberta*; Sp 2. *A. anceps*; Sp 3. *A. apicalis*; Sp 4. *A. cuprea*; Sp 5. *A. emma*; Sp 6. *A. extranea*; Sp 7. *A. funcki*; Sp 8. *A. garrisoni*; Sp 9. *A. harknessi*; Sp 10. *A. hinei*; Sp 11. *A. immunda*; Sp 12. *A. lacrimans*; Sp 13. *A. leonora*; Sp 14. *A. lugens*; Sp 15. *A. munda*; Sp 16. *A. nahuana*; Sp 17. *A. oculata*; Sp 18. *A. oenea*; Sp 19. *A. pallens*; Sp 20. *A. plana*; Sp 21. *A. pulla*; Sp 22. *A. rhoadsi*; Sp 23. *A. sedula*; Sp 24. *A. tarascana*; Sp 25. *A. tezpi*; Sp 26. *A. tibialis*; Sp 27. *A. tonto*; Sp28. *A. translata*; Sp 29. *A. ulmeca*; Sp 30. *A. vivida*.

Resumen

El género *Argia* es uno de los más diversos en el orden Odonata con 116 especies descritas, su abundancia, sus estrategias de supervivencia, su morfología y comportamiento han hecho del género un modelo potencial para realizar diferentes estudios. La relación entre la distancia filogenética y el área de distribución de 30 especies del género fue evaluada realizando en primer lugar modelado de área de distribución que evalúa la idoneidad del ambiente en función de la presencia de las especies en un determinado espacio. Y en segundo lugar, se obtuvo la distancia genética entre pares de especies generando una hipótesis filogenética a partir de una ya existente. Los resultados indican una relación negativa entre la distancia filogenética y el área de distribución de las especies, esto puede ser debido a la capacidad que tienen estas especies de ocupar diferentes ambientes que incluyen tanto áreas tropicales como templadas o a que la distribución de este género sería el resultado de las interacciones sexuales entre diferentes especies más que de la adaptación a sus ambientes.

Palabras clave: *Argia*, conservadurismo de nicho, distribución, modelos de distribución, filogenia.

Abstract

The genus *Argia* is one of the most diverse in the Odonata order with 116 species described, its abundance, survival strategies, morphology and behavior have made the genus a potential model for different studies. The relationship between the phylogenetic distance and the distribution area of 30 species of the genus was evaluated by firstly modeling the area of distribution that evaluates the suitability of the environment as a function of the presence of the species in a given space. And secondly, the genetic distance between pairs of species was obtained by generating a phylogenetic hypothesis from an already existing one. The results indicate a negative relationship between the phylogenetic distance and the range of the species, this may be due to the ability of these species to occupy different environments that include both tropical and temperate areas or that the distribution of this genus would be the Result of the sexual interactions between different species rather than the adaptation to their environments.

Key words: *Argia*, niche conservatism, distribution, distribution models, phylogeny.

Introducción

El conservadurismo filogenético del nicho se refiere a un patrón evolutivo en el cual, especies relacionadas tienden a compartir una proporción sustancial de las características biológicas y fisiológicas que determinan su nicho ecológico fundamental (Eliosa, Navarro, Nieto, 2010). De acuerdo con esta definición, un patrón debería surgir para cualquier linaje, en el cual, las especies más estrechamente relacionadas (por ejemplo especies hermanas) de dicho linaje mostrarán una mayor similitud en las propiedades de sus nichos (Eliosa *et al.*, 2010). Al respecto, Prinzing, Durka, Klotz, Brandl, (2001) investigaron acerca de diferentes aspectos taxonómicos y filogenéticos en especies de plantas de alta montaña en Europa central, encontrando un fuerte conservadurismo, a pesar de que sus nichos se localizaron a lo largo de distintos gradientes ambientales. Aunque la lógica de este patrón parece ser muy obvia, su ocurrencia no ha sido confirmada en otros grupos como por ejemplo el trabajo realizado por Graham, Ron, Santos, Shneider, Moritz (2004) en el que investigaron la especiación de dendrobátidos y encontraron que los clados hermanos se segregaban a lo largo de los ejes de temperatura, altitud y/o estacionalidad, lo que puso en evidencia que el nicho no se conservaba entre especies estrechamente emparentadas.

Una explicación elemental para abordar esta falta de consistencia en el conservadurismo de nicho, es que la divergencia y la especiación pueden ser explicadas como procesos no adaptativos en los que obviamente no estaría involucrada la selección natural, lo que permitiría asumir que de presentarse un proceso de adaptabilidad, éste constituiría una ventaja para la especie a la hora de usar un nicho (Wellenreuther y Sánchez-Guillén, 2016).

La ausencia de selección natural es reemplazada por la acción de la selección sexual y/o del conflicto sexual, que surgen como procesos para conducir a divergencia y especiación sin adaptabilidad. En estos dos procesos, los fenotipos pueden ser seleccionados en pro de la capacidad de un individuo para asegurar pareja y no como consecuencia de buscar incremento en su supervivencia (Rundell y Price, 2009). Aunque la selección natural siempre está actuando, esta podría ocurrir después de que los fenotipos se han consolidado como producto de selección sexual y/o conflicto sexual. Esto quiere decir que aquellos fenotipos seleccionados por selección natural, pero que han sido “moldeados” inicialmente por selección o conflicto sexual, no necesariamente estarían completamente adaptados. Un caso ilustrativo del proceso no adaptativo subyacente al conservadurismo de nicho es el de los caballitos del diablo (revisado por Wellenreuther y Sánchez-Guillén, 2016). La investigación en estos animales ha mostrado que la diferenciación de nicho ecológico es exigua y en cambio de esto, la selección sexual, el conflicto sexual y el aprendizaje se muestran como los mejores predictores para explicar la radiación de las especies. La evidencia principal de estos hallazgos proviene de los géneros *Calopteryx*, *Enallagma* e *Ischnura*, donde el argumento principal de las investigaciones para explicar que no hay conservadurismo de nicho, es que en estos grupos, divergencia y especiación han ocurrido en ausencia de procesos adaptativos, soportando la idea de que especies estrechamente relacionadas no necesariamente comparten preferencias de nicho. Aunque las evidencias antes mencionadas apuntan a comprobar este planteamiento, cualquier forma de probar esta hipótesis deberá diferenciar primero si la divergencia está basada o no en procesos no adaptativos, por lo que entender el proceso de selección de cada especie, puede proveer información precisa que nos ayude a comprender cuándo la falta de divergencia de nicho podría ser esperada.

Teniendo como base lo anterior, en la presente investigación se estudiaron las distribuciones potenciales y la evolución en 30 especies del género *Argia* Rambur, 1842. Este grupo taxonómico fue seleccionado porque es el género más diverso de Odonata, con una radiación evolutiva en la región Neártica que dio origen a 118 especies válidas (Garrison y von Ellender, 2007). La hipótesis filogenética de Caesar y Wenzel (2009) permitió probar la existencia de correlaciones entre especies de *Argia* cercanamente emparentadas y sus distribuciones en el espacio geográfico. Las pruebas para este estudio se basaron en la comparación de áreas de distribución entre las 30 especies, las cuales fueron calculadas a través de modelos de área de distribución.

Marco de referencia

Los odonatos han sido considerados en su mayoría tropicales con predominancia de taxa a bajas latitudes, y conforme aumenta la distancia a los trópicos, cambia la composición de especies cuantitativa y cualitativamente (Corbet, 1999). De este modo, se pueden encontrar individuos en casi todas las regiones, salvo en la Antártida y el polo norte. Las regiones biogeográficas que presentan una mayor riqueza de odonatos son la Oriental y la Neotropical, seguidas de la Afrotropical y Australasia, siguiéndoles con poco menos de 600 especies la Paleártica (Kalkman, Clausnitzer, Dijkstra, Paulson, Van Tol, 2008).

La mayoría de publicaciones que incluyen odonatos, están relacionadas con ecología evolutiva, Ecología del comportamiento y sistemática (Caesar, 2012). Los estudios filogenéticos basados en gran medida en datos moleculares para diferentes rangos taxonómicos del orden y estudios de modelado de áreas de distribución se han vuelto más comunes en los últimos años (por ejemplo, Carle y Kjer, 2002, Turgeon y McPeck, 2002; Rehn, 2003; Bybee, Ogden, Branham, Whiting, 2008; Carle, Kjer, May, 2008; Wellenreuther, Larson, Svensson 2012). Las estrategias usadas por estos organismos entre el medio larvario subacuático y el aéreo de los adultos, su llamativa coloración y sus comportamientos únicos en todo el reino animal, han hecho de este grupo un candidato óptimo para ser abordado en estudios ecológicos y evolutivos.

Género Argia:

El género *Argia* fue descrito por Rambur en 1842. Es uno de los géneros más diversos del orden Odonata con 118 especies descritas distribuidas a lo largo del Nuevo Mundo especialmente en la región Neotropical (Garrison, 1994). Algunas de las especies más comunes como *Argia vivida* y *Argia moesta* han sido estudiadas desde un punto de vista conductual y ecológico, sin embargo, hay escasez de información sobre la biología de la mayoría de las especies de este género (Caesar y Wenzel, 2009). Según Westfall y May (1996) la mayoría de las especies de *Argia* prefieren aguas de corrientes bajas a medias, una diferencia elemental con muchos otros coenagrionidos que tienden a habitar en sistemas lénticos (Dunkle, 1990). Como otros odonatos, los individuos de *Argia* son depredadores voraces en todas las etapas de su vida, y representan un componente vital en la cadena trófica de los ecosistemas acuáticos (Caesar y Wenzel, 2009). Las poblaciones de muchas especies pueden ser localmente abundantes y los organismos son fáciles de capturar debido en parte a su morfología (Figura 1), esto hace que el género sea un modelo potencial para realizar diferentes estudios (Caesar, 2012).

Figura 1. Machos y hembras de algunas especies de Argia. Imágenes cortesía de Keith D. P. Wilson (A), Erland Refling Nielsen (B y C) y Ángela Nava-Bolaños (D). (Nava-Bolaños, Sánchez-Guillen, Munguía, Córdoba-Aguilar 2016).



Distribución de las especies y Modelado de distribución de especies (MDE):

La distribución de una especie es la fracción del espacio geográfico donde tal especie está presente e interactúa en forma no efímera con el ecosistema (Zunino *et al.*, 2003). Sin embargo, ésta puede ser limitada tanto por factores ambientales como por factores bióticos tales como la competencia y la depredación, los cuales influyen en la capacidad que tienen las especies de sobrevivir y reproducirse (Cox y Moore, 1995), es decir, este espacio constituye un nicho ecológico que provee las condiciones necesarias para que una especie pueda habitar allí (Peterson, Soberón, Sánchez-Cordero, 1999; Wiens, 2004).

Para predecir la distribución de las especies, actualmente se hace uso de herramientas como el modelado, el cual evalúa la idoneidad del ambiente en función de la presencia de las especies en un determinado espacio (Phillips, Anderson, Shapire, 2006). Los modelos de distribución son de gran utilidad para aprender acerca de las relaciones que se establecen entre el individuo y el medio ambiente (Elith y Leathwick, 2009), permitiendo identificar por ejemplo, las áreas potencialmente adecuadas para realizar un muestreo, reintroducir especies (Collins y McIntyre, 2015) o para identificar áreas prioritarias con fines de conservación entre otras (Simaikaa, Sanwaysa, Kippingd, Suhlinge, Dijkstra, Clausnitzerg, Boudoth, Domisch, 2012).

En un MDE cada localidad de ocurrencia es una coordenada que denota el lugar en el que la especie ha sido observada y todas las variables ambientales pertenecen a la misma área geográfica o área de estudio la cual se divide en una cuadrícula de píxeles (Phillips *et al.*,

2006). Los conceptos de nicho fundamental y nicho realizado también son de gran importancia para la comprensión de lo que pretende el modelado (Pulliam, 2000; Anderson y Martínez-Meyer, 2004). El nicho fundamental de una especie consiste en el conjunto de condiciones que permiten su supervivencia a largo plazo, es decir, el nicho que la especie podría ocupar, mientras que su nicho realizado es aquel subconjunto del nicho fundamental que realmente ocupa (Hutchinson, 1957). El nicho realizado de la especie es más pequeño que su nicho fundamental, debido a que variables como la actividad antrópica, las interacciones bióticas, las barreras geográficas, entre otras, pueden influir en la capacidad de una especie para explorar y permanecer en los sitios en los que las condiciones abarquen su potencial ecológico completo (Pulliam, 2000; Anderson y Martínez-Meyer, 2004).

Aunque un modelo describe la idoneidad en el espacio ecológico, suele proyectarse en el espacio geográfico, proporcionando un área geográfica de presencia prevista para la especie. Las áreas que satisfacen las condiciones del nicho fundamental de una especie representan su distribución potencial, mientras que las áreas geográficas que realmente habita constituyen su distribución realizada (Phillips *et al.*, 2006).

Conservadurismo filogenético de nicho:

El conservadurismo filogenético de nicho refiere un patrón evolutivo en el que las especies descendientes son incapaces de adaptarse a condiciones ambientales diferentes a aquellas del nicho ancestral, por lo que especies hermanas o filogenéticamente cercanas tienden a mostrar similitudes, consecuencia de que comparten muchas características biológicas y

fisiológicas determinantes de su nicho ecológico (Eliosa *et al.*, 2010). Esto sugiere que mediante el estudio comparativo de los nichos ecológicos se podrían inferir las relaciones evolutivas entre especies relacionadas (Acevedo, Melo-Ferreira, Real, Alves, 2014).

Algunas investigaciones (por ejemplo Prinzing *et al.*, 2001; Wiens *et al.*, 2005) sugieren que especies emparentadas ocupando diferentes gradientes ambientales no necesariamente ocupan nichos idénticos, pero conservan nichos cuyas características son muy similares. No obstante, también se ha encontrado que otros organismos entre los cuales podrían considerarse grupos de anfibios (Prinzing *et al.*, 2001), requieren habitar nichos con condiciones microclimáticas únicas, donde la ocupación del nicho puede verse fuertemente afectada por cambios tenues en latitud, humedad, pH, cobertura vegetal u otras características. Estos organismos por lo regular, presentan una plasticidad que les permite ocupar micronichos para escapar del estrés ambiental (Prinzing *et al.*, 2001). Esta tendencia de las especies para preservar las características ecológicas ancestrales puede atribuirse a uno de varios factores: (i) el flujo genético impide que las poblaciones se adapten a nuevos nichos; (ii) las limitaciones genéticas debidas a pleiotropía previenen la adaptación a nuevos entornos o (iii) ausencia de variación (Wiens *et al.*, 2005).

Pruebas para evaluar el solapamiento:

El índice de Hellinger I asume distribuciones de probabilidad definidas sobre el espacio geográfico, en las cuales $p_{x, i}$ denota la probabilidad asignada por los modelos para la especie X (o Y) a la celda i sin suponer que $p_{x, i}$ sean proporcionales a la densidad de cada especie o cualquier otra medida de uso relativo. Así, el índice de Hellinger I compara las

estimaciones de adecuación del hábitat de los modelos generados y asigna para cada celda de cuadrícula un valor de similitud (Wellenreuther *et al.*, 2012). El valor de I varía entre 0, cuando dos especies no tienen superposición en el espacio ambiental, y 1 cuando dos especies comparten el mismo espacio ambiental. Por otro lado, la prueba de similitud de nicho de Warren, Glor, y Turelli (2008) genera una distribución nula de la diferencia esperada entre la especie X y los puntos de ocurrencia de la especie Y ubicados aleatoriamente dentro del rango de la especie X (es decir, no los lugares específicos en los que se muestreó la población X, sino dentro del área M que incluye todas las muestras). Si los valores observados de las medidas de solapamiento de nicho obtenidas de las dos poblaciones originales son más similares que lo esperado por azar, implica que la similitud ambiental global entre estas especies puede reflejar un cambio real en la preferencia del hábitat (Warren *et al.*, 2008). Contrariamente, si los valores observados de las medidas de solapamiento de nicho obtenidas de las dos poblaciones originales son menos similares que lo esperado al azar, entonces la divergencia ambiental entre especies puede reflejar diferencias en la disponibilidad de hábitat.

Objetivos

Objetivo general

Evaluar la relación entre la distancia filogenética y el área de distribución de 30 especies del género *Argia*.

Objetivos específicos

1. Estimar el área de distribución potencial de 30 especies del género *Argia* a través del modelado.
2. Identificar las variables que favorecen o limitan la presencia de las especies en el área de distribución.
3. Evaluar la existencia de conservadurismo de nicho en el género *Argia*.

Materiales y métodos

Datos de distribución de las especies

Los registros de presencia de las 30 especies del género *Argia* se obtuvieron de una base de datos de libre acceso del laboratorio de la conducta de artrópodos del Instituto de Ecología de la UNAM, que fue construido con información de la Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad-CONABIO (www.conabio.gob.mx/), del sistema de Infraestructura Mundial de Información en Biodiversidad-GBIF (www.gbif.es/), de Odonata Central (www.odonatacentral.org/) y de reseñas de tesis y artículos. Esta información fue depurada eliminando los datos repetidos, excluyendo los datos mal georeferenciados y/o que se encontraban en zonas geográficas atípicas; es decir aquellos puntos en donde se reportó una especie pero que se encontraba fuera de su distribución natural, esto con ayuda del Dr. Alejandro Córdoba y finalmente corroborando que los datos no se encontraban fuera del continente. Para ello se utilizaron los programas ArcGIS® versión 9.3 (<http://www.esri.com/>) y Google Earth® online (www.earth.google.com/web/).

Predictores ambientales y delimitación del área accesible (M)

Utilizando la plataforma Worldclim®, se obtuvo información ambiental correspondiente a las 19 capas climáticas de libre acceso en la web (www.worldclim.org/) con un tamaño de celda de 5 Km². Estas capas fueron recortadas para generar áreas más pequeñas cuyo criterio de recorte fue reducirlas al área accesible para cada especie o área M, es decir, aquellas áreas en donde cada especie está o se supone que podría estar dado el

conocimiento biológico que se tiene de ellas, de sus capacidades de dispersión, y por no existir grandes barreras ni discontinuidades ambientales que pudieran limitar su establecimiento. La delimitación de esta área se realizó para cada especie, utilizando las ecorregiones terrestres del mundo (Fondo Global para la Naturaleza) y las provincias biogeográficas de CONABIO. Con el fin de obtener la mejor elección del background, se generaron modelos de distribución para cada especie en el software Maxent 3.3.3k (Phillips *et al.*, 2006) con 10.000 puntos de presencia seleccionados aleatoriamente en la extensión del área accesible o área M (Barvea, Barvea, Jiménez, Lira, Maher, Peterson, Soberón, Villalobos, 2011), Para generar un área mayor bajo la curva o AUC, los modelos se construyeron usando los parámetros que venían por omisión en el software (registros duplicados eliminados, "no extrapole" y "no clamping") (Phillips y Dudik, 2008), y el análisis incluyó el 70 % de los registros de presencia para el entrenamiento del modelo y el 30 % para la evaluación estadística del mismo con 10 réplicas. Con el fin de reducir la colinealidad entre las variables ambientales y evitar la sobre parametrización del modelo, se realizó una correlación de Pearson en el programa estadístico R 3.3.1 (www.rstudio.com/) y se excluyeron las variables con un valor de correlación > 0.7 (Sánchez-Guillén, Muñoz, Rodríguez-Tapia, Feria-Arroyo, Córdoba-Aguilar, 2013).

Construcción de los modelos de áreas de distribución de especies

Los modelos fueron construidos con el paquete BIOMOD (Thuiller, 2003) del programa estadístico R 3.3.1 (www.rstudio.com/). Este paquete permitió predecir la distribución de las especies usando varios algoritmos de los cuales Maxent, RF, GBM y Marte fueron seleccionados con el fin de reducir los sesgos y limitaciones de usar un solo algoritmo, ya

que ofrecen modelos de mayor precisión. A partir de los modelos individuales obtenidos con los diferentes algoritmos se generó un "modelo de consenso" o modelo final por especie en el que se evidencia el grado de superposición o coincidencia entre los modelos iniciales. Para obtener los mejores modelos de presencia/ausencia, se utilizó el umbral "10 percentile training presence", suponiendo que el 10% de los registros utilizados en este estudio pudieran no ser confiables. La validación final de los 210 modelos generados para todas las especies se realizó en el programa estadístico R 3.3.1 (www.rstudio.com/) con la prueba TSS (True Skill Statistic) también conocida como el discriminante Hanssen-Kuipers, la cual evalúa qué tan precisa es la predicción de un determinado modelo de distribución de especies (Allouche, Tsoar, Kadmon, 2006).

Es importante señalar que estos resultados no muestran con exactitud el área real ocupada por las especies, ya que estos modelos no tienen en cuenta aspectos de dinámica poblacional, de dispersión, aspectos interespecíficos y el efecto de la actividad antrópica en las poblaciones. Sin embargo, la información del modelo se basa en los datos conocidos de la distribución de las especies, que se supone, proporcionan información suficiente para caracterizar los requisitos ambientales.

Una vez obtenidos los mapas finales de la distribución potencial de cada una de las especies, se evaluó el área de solapamiento en Km^2 entre pares de especies utilizando el programa estadístico R versión 3.3.1.

Análisis filogenéticos

Una propuesta filogenética fue construida con 30 especies previamente incluidas en la hipótesis filogenética de Caesar y Wenzel (2009) para el género *Argia*. La información del marcador molecular mitocondrial 16S se obtuvo del GenBank® (www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/) para todas las especies de *Argia* y para otras dos especies, utilizadas como grupo externo (*Calopteryx maculata* y *Calopteryx aequabilis*) (Tabla 1). Las secuencias genéticas se alinearon utilizando el software BioEdit 7.1.3.0 (Hall, 1999) y la selección del modelo evolutivo apropiado se realizó utilizando el software JModelTest 2.0 (Posada, 2008).

Tabla 1. Número de acceso en GenBank de las especies del género Argia y otros taxa del grupo externo usados en el análisis filogenético.

Especie	Autor	Acceso GenBank	Especie	Autor	Acceso GenBank
<i>Calopteryx maculata</i>	(Beauvois, 1805)	AF170960	<i>Argia munda</i>	Calvert, 1902	FJ592223
<i>Calopteryx aequabilis</i>	Say, 1839	AF170961	<i>Argia nahuana</i>	Calvert, 1902	FJ592225
<i>Argia alberta</i>	Kennedy, 1918	FJ592211	<i>Argia oculata</i>	Hagen in Selys, 1865	FJ592221
<i>Argia anceps</i>	Garrison, 1996	FJ592233	<i>Argia oenea</i>	Hagen in Selys, 1865	FJ592217
<i>Argia apicalis</i>	(Say, 1839)	FJ592212	<i>Argia pallens</i>	Calvert, 1902	FJ592224
<i>Argia cuprea</i>	(Hagen, 1861)	FJ592227	<i>Argia plana</i>	Calvert, 1902	FJ592196
<i>Argia emma</i>	Kennedy, 1915	FJ592228	<i>Argia pulla</i>	Hagen in Selys, 1865	FJ592222
<i>Argia extranea</i>	(Hagen, 1861)	FJ592231	<i>Argia rhoadsi</i>	Calvert, 1902	FJ592206
<i>Argia funcki</i>	(Selys, 1854)	FJ592197	<i>Argia sedula</i>	(Hagen, 1861)	FJ592209
<i>Argia garrisoni</i>	Daigle, 1991	FJ592213	<i>Argia tarascana</i>	Calvert, 1902	FJ592200
<i>Argia harknessi</i>	Calvert, 1899	FJ592199	<i>Argia tezpi</i>	Calvert, 1902	FJ592220
<i>Argia hinei</i>	Kennedy, 1918	FJ592207	<i>Argia tibialis</i>	(Rambur, 1842)	FJ592203
<i>Argia immunda</i>	(Hagen, 1861)	FJ592214	<i>Argia tonto</i>	Calvert, 1902	FJ592204

<i>Argia lacrimans</i>	(Hagen, 1861)	FJ592216	<i>Argia translata</i>	Hagen in Selys, 1865	FJ592210
<i>Argia leonora</i>	Garrison, 1994	FJ592226	<i>Argia ulmeca</i>	Calvert, 1907	FJ592205
<i>Argia lugens</i>	(Hagen, 1861)	FJ592215	<i>Argia vivida</i>	Hagen in Selys, 1865	FJ592201

Las distancias genéticas se obtuvieron mediante el análisis del número de sustituciones de bases entre secuencias utilizando el modelo "Tamura 3 parámetros" (Tamura, 1992). El análisis involucró 32 secuencias de nucleótidos y las posiciones de codón incluidas fueron 1^a + 2^a + 3^a + Noncoding (Kimura 1980). Las posiciones con datos vacíos o perdidos fueron eliminadas, obteniéndose un conjunto final de datos de 500 posiciones. Los análisis evolutivos se realizaron en el software MEGA 6.0 (Tamura, Peterson, Peterson, Stecher, Nei, Kumar, 2011).

La historia evolutiva se dedujo por el método de máxima verosimilitud basado en el modelo de "Tamura 3 parámetros" (Tamura, 1992). El bootstrap del árbol de consenso deducido de 1000 repeticiones se tomó para representar la historia evolutiva de los taxa analizados (Felsenstein, 1985). Los árboles iniciales para la búsqueda heurística se obtuvieron automáticamente aplicando los algoritmos de Neighbor-Join y BioNJ a una matriz de distancia pareada utilizando el método de máxima verosimilitud compuesta (MCL) y seleccionando la topología con un valor de probabilidad de log más alto. Una distribución Gamma discreta fue usada para modelar las diferencias de velocidades evolutivas entre los sitios (5 categorías (+ G, parámetro = 1,7552)).

Modelos nulos que prueban la divergencia entre nichos versus el conservadurismo

Para evaluar si los nichos ecológicos entre pares de especies de *Argia* eran significativamente diferentes entre sí y sus espacios de nicho intercambiables (Warren *et al.*, 2008; Wellenreuther *et al.*, 2012); primero, se empleó un análisis de solapamiento de nicho entre pares de especies calculado por medio del índice de Hellinger I que mide la similitud directamente desde el espacio de nicho ecológico (Warren *et al.*, 2008). Posteriormente, se utilizó la prueba de similitud de nicho de Warren *et al.* (2008) para evaluar si los modelos obtenidos de dos especies eran más diferentes de lo que se esperaría, dadas las diferencias ambientales subyacentes entre las regiones (Warren, Glor, Turelli, 2010). La similitud de los modelos se calculó usando la herramienta de superposición de nichos en el paquete ENMTools versión 1.2 (Warren *et al.*, 2008, 2010), y se utilizaron 100 repeticiones para calcular una distribución nula pseudoreplicada. Esta prueba no sólo indicaría diferencias en el espacio ambiental que ocupan las dos especies, sino que estas diferencias no se deben a las condiciones ambientales geográficamente disponibles (Aguirre-Gutiérrez, Serna-Chávez, Villalobos, Pérez de la Rosa, Raes, 2015).

Análisis filogenéticos de la diferenciación de nichos

Para probar la relación entre el solapamiento de nicho y la distancia genética, se empleó un análisis de regresión de matrices múltiples (Knouft, Losos, Glor, Kolbe, 2006). La hipótesis nula bajo esta prueba es que la distancia filogenética entre dos especies no está relacionada con el solapamiento observado de sus modelos de área de distribución. Esta prueba se

implementó usando R (www.rstudio.com/) y el paquete ADE-4 (Thioulouse, Chessel, Dolédec, Olivier, 1997) para generar 5000 repeticiones.

.

Resultados y discusión

Un compilado de distancias genéticas entre pares de especies con un total de 500 posiciones fue obtenida (Figura 2). La historia evolutiva generada para este estudio confirma la propuesta de Caesar y Wenzel (2009) donde se obtuvo que *Argia* es un género monofilético. Los mapas que muestran la distribución potencial de cada una de las 30 especies de *Argia* se obtuvieron con MDE (Figura 3).

Estos mapas ilustran variación en la capacidad de ocupar diferentes ambientes que incluyen tanto áreas tropicales (por ejemplo *A. pulla*), como templadas (por ejemplo *A. sedula*). Un interesante hallazgo para un género que es altamente exitoso y probablemente tuvo una radiación profusa a partir de la última glaciación (R. Garrison, com. pers.). Aunque estos análisis no ilustran la variación a nivel altitudinal, es muy probable que dicha variación esté afectando su distribución, dado que hay especies que toleran bastante bien ambientes relativamente fríos (por ejemplo *A. vivida*; Leggott y Pritchard, 1985).

Figura 2. Filogenia del género *Argia* obtenida en el presente estudio.

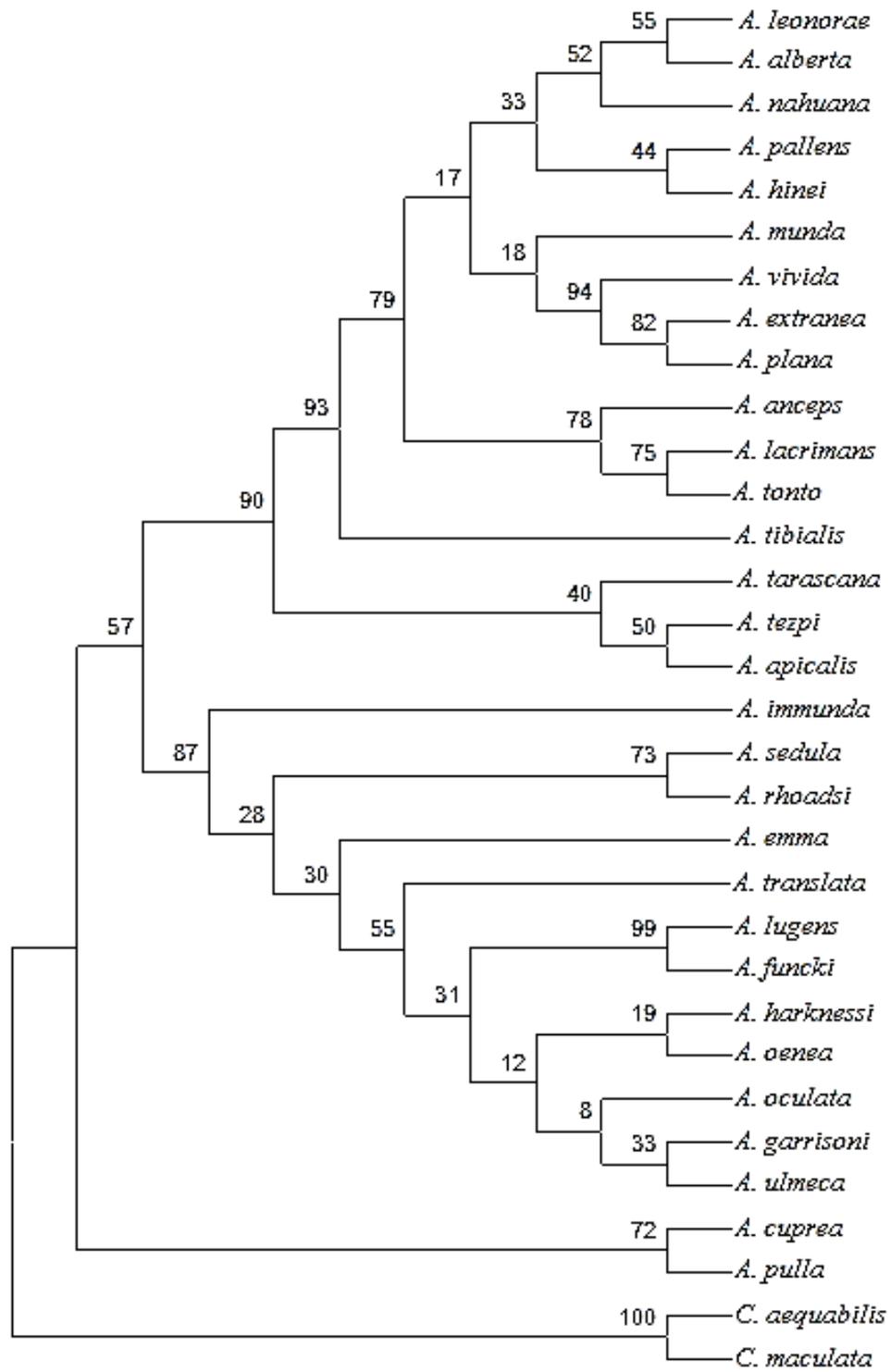
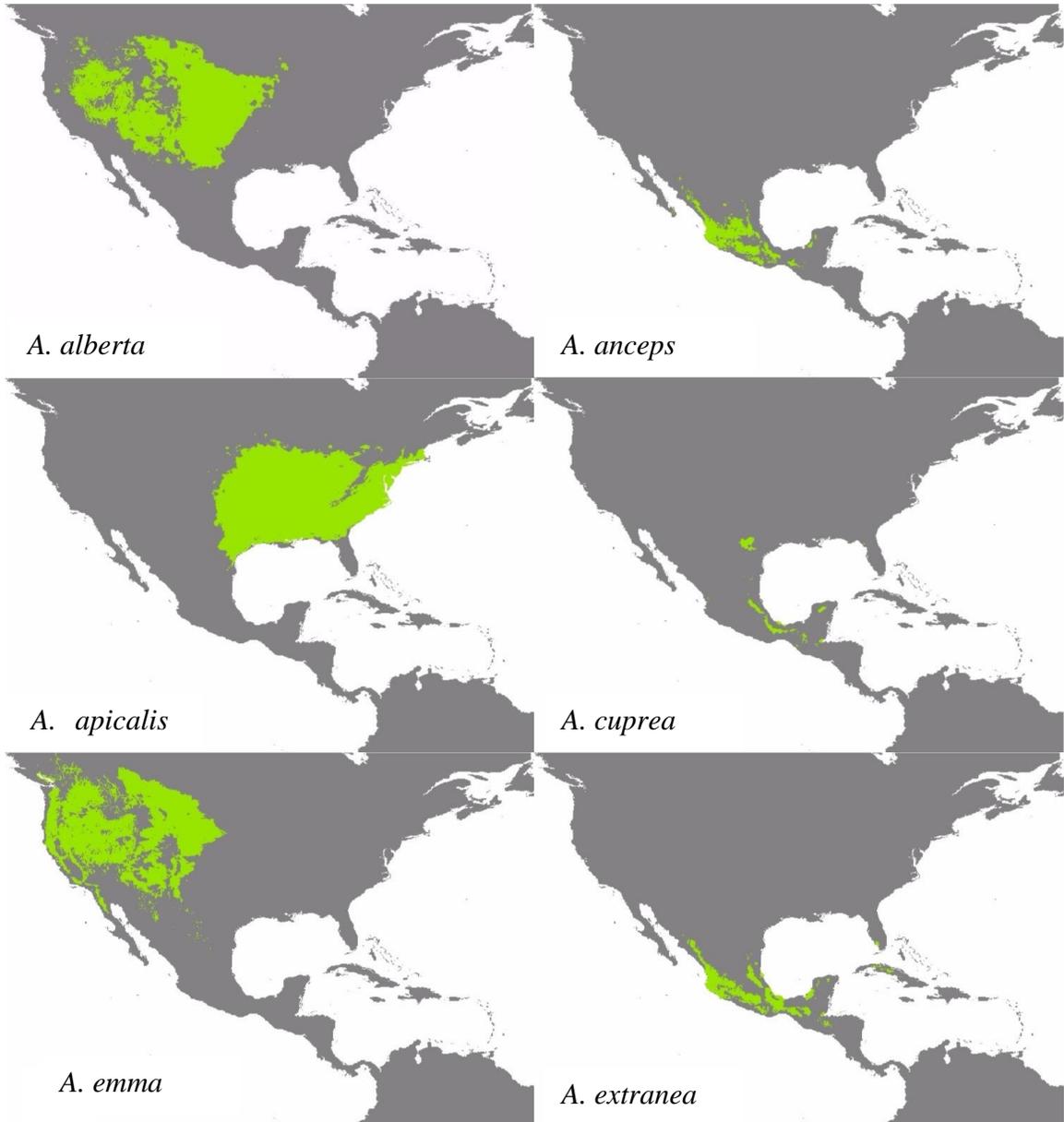
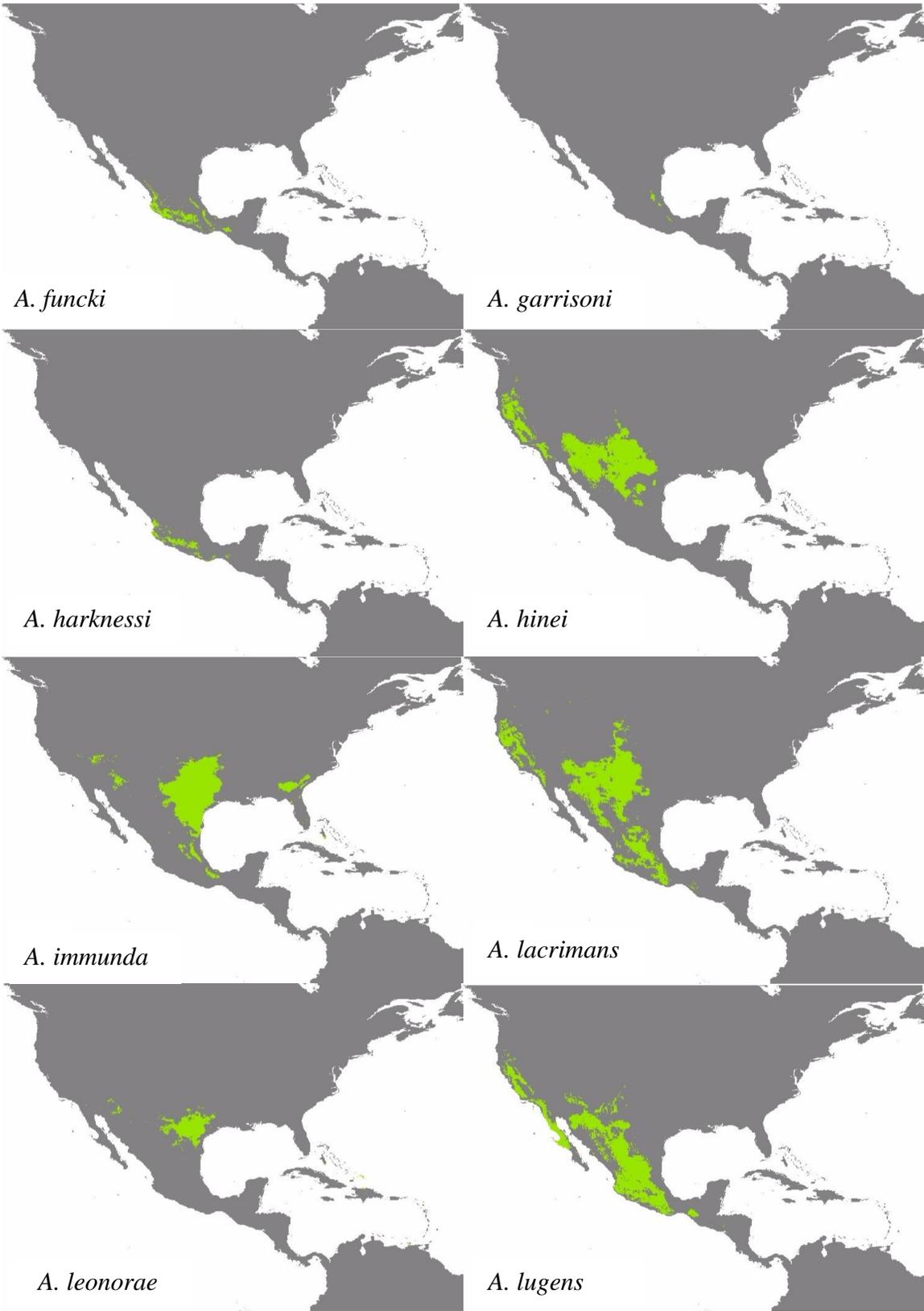
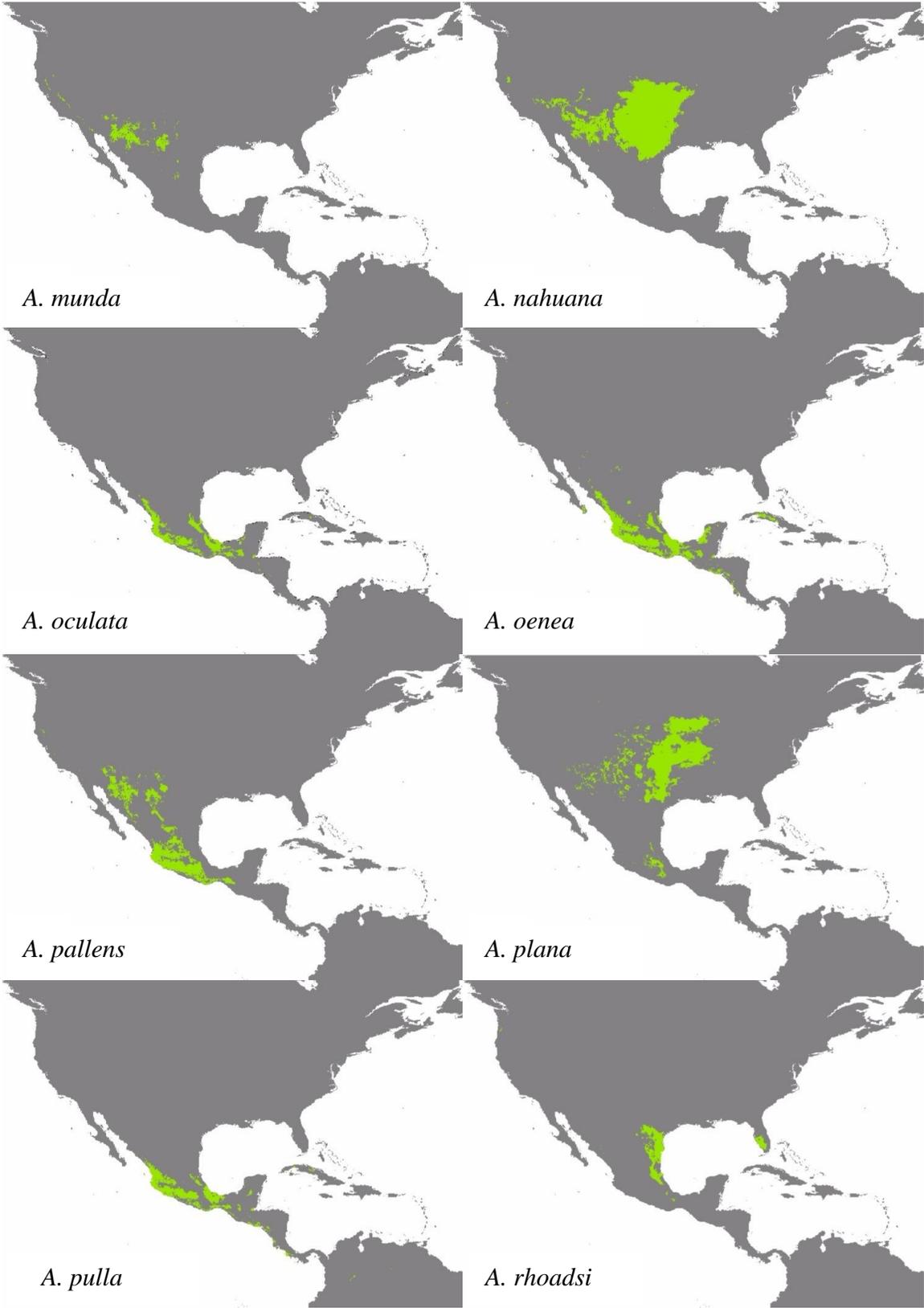
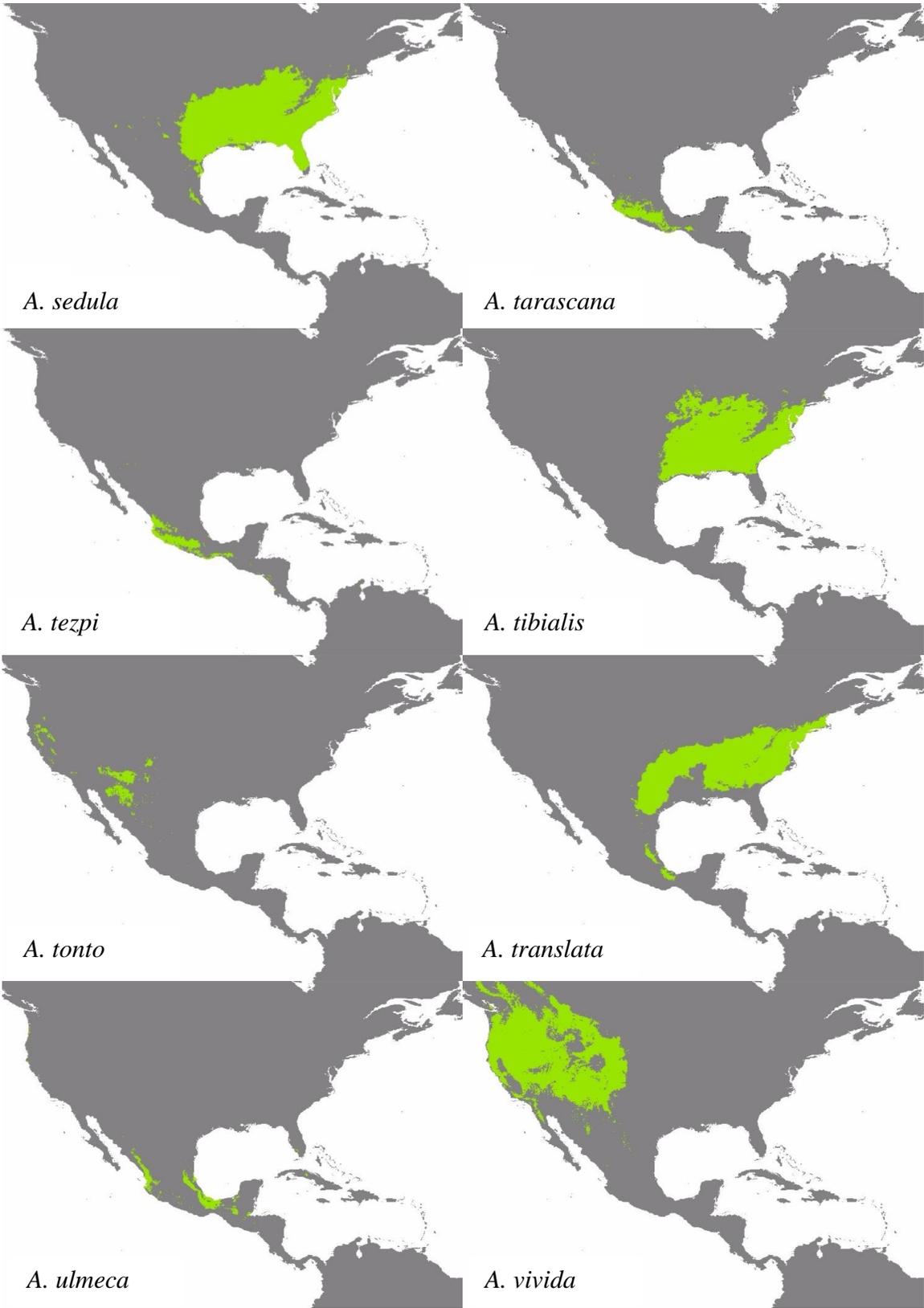


Figura 3. Mapas de distribución potencial para cada una de las 30 especies de *Argia* obtenidos con modelado de áreas de distribución.









La comparación entre grupos con y sin áreas superpuestas no mostró diferencias significativas en sus diferencias genéticas ($t = 1,33$, $p = 0,18$). Para propósitos ilustrativos, la figura 4 muestra la distribución potencial de *A. tezpi* y *A. apicalis*, especies que están filogenéticamente relacionadas, pero cuyas áreas de distribución no se superponen. En otro ejemplo, *A. ulmea* y *A. leonora* (Figura 5) son especies que tienen una relación filogenética lejana y cuyas áreas de distribución tampoco se superponen. Estos dos casos permiten inferir que el grado de parentesco no está relacionado con el conservadurismo de nicho en las especies estudiadas.

Figura 4. Distribución potencial de *Argia tezpi* (gris) y *Argia apicalis* (negro).

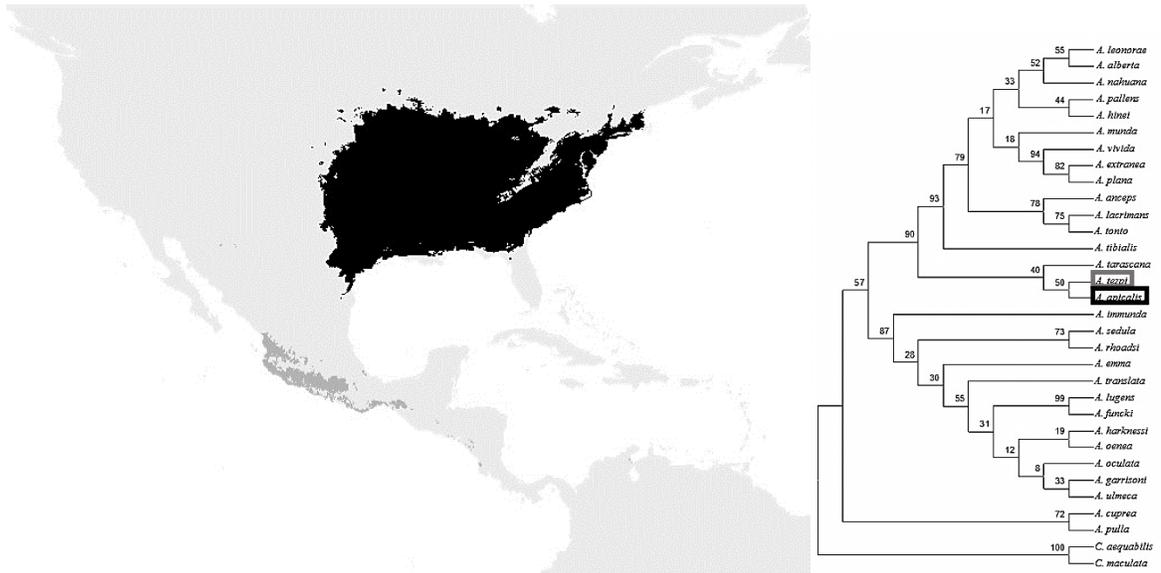
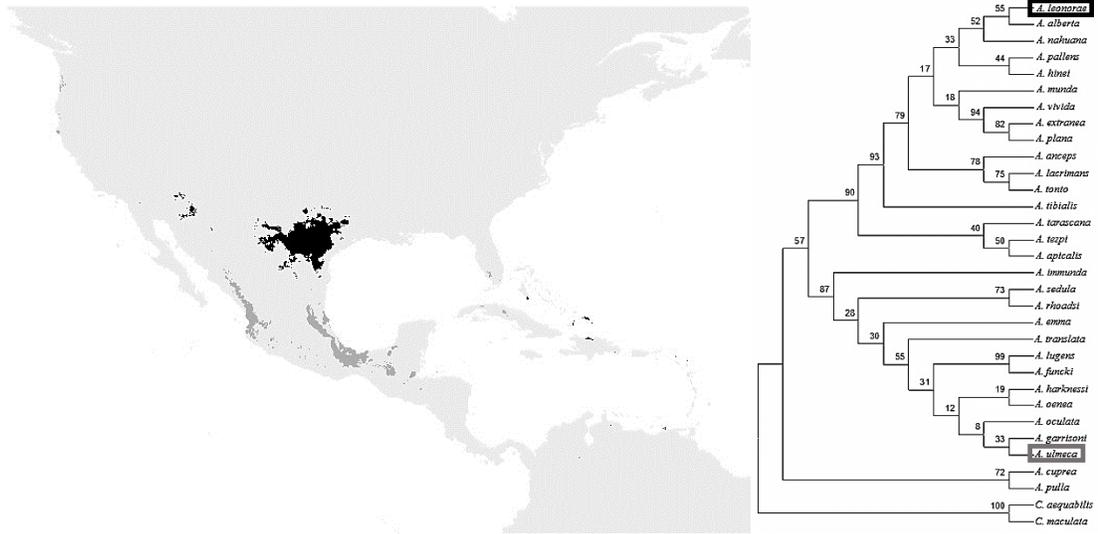
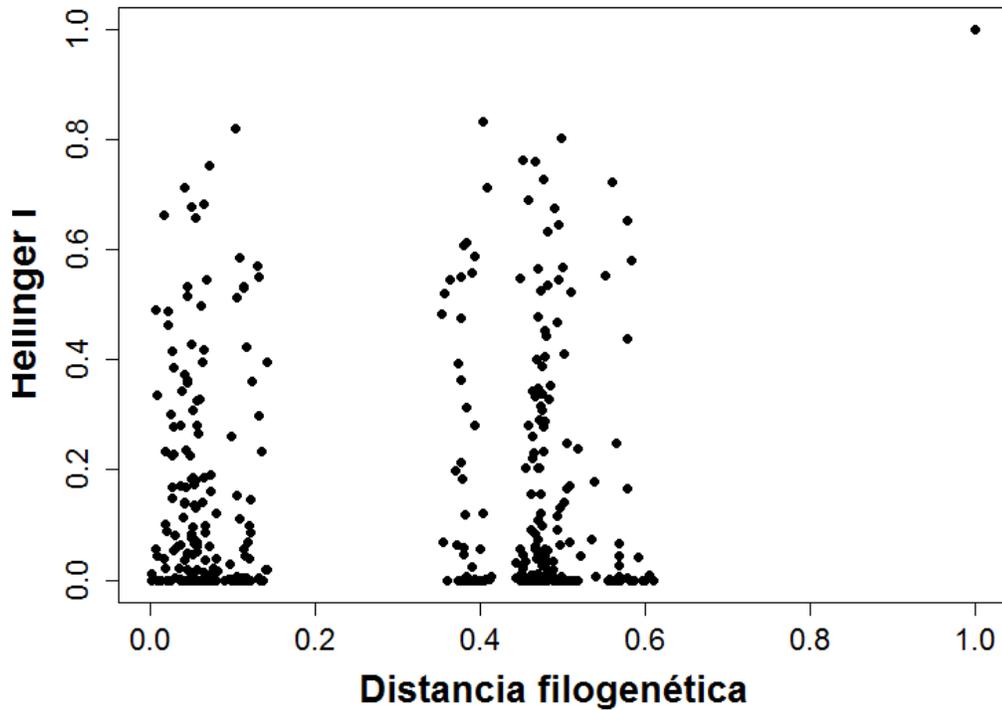


Figura 5. Distribución potencial de *Argia ulmeca* (gris) y *Argia leonora* (negro).



Los resultados muestran valores bajos de relación genética entre todas las especies (media = 0.29, sd ± 0.06). Por otra parte, los valores observados de solapamiento de nicho con el índice de Hellinger I también fueron bajos (media = 0.13, sd ± 0.05) (Figura 6). Con respecto a la similitud de nicho se ha encontrado que el solapamiento de nicho esperado por azar es mayor que lo observado para la mayoría de los pares de especies. Esto sugiere que las especies estudiadas, aunque no comparten por completo el nicho ecológico, pueden compartir preferencias de algunas variables ambientales. Sin embargo, en los casos de *A. funcki*, *A. garrisoni*, *A. harknessi*, *A. lugens*, *A. pallens*, *A. rhoadsi* y *A. tarascana* el solapamiento de nicho esperado por azar es menor que lo observado con la mayoría de sus congéneres. Este resultado sugiere que estas especies emplean solo una parte del nicho ecológico con respecto al resto de las especies. Por último, no se encontró relación entre las distancias filogenéticas y el solapamiento de nicho (F-pseudo = 0.56, p = 0.47).

Figura 6. Relación entre el área de solapamiento (media = 0.13, $sd \pm 0.05$) y las distancias filogenéticas (media = 0.29, $sd \pm 0.06$) usando una regresión de matrices múltiples.



Estos resultados pueden ser explicados debido a la variación extrema exhibida por el género *Argia*. Los miembros de este grupo se distribuyen predominantemente hacia América del Norte, con su pico de diversidad más alto en la región Neotropical, pero con grandes áreas de ocupación tanto en las regiones templadas como tropicales (Garrison y von Ellenrieder, 2015). Las especies de *Argia* pueden tolerar una amplia variedad de ambientes con regímenes ambientales extremos que incluyen aguas lénticas (por ejemplo *A. extranea*) y lóxicas (por ejemplo *A. emma*), frío (por ejemplo *A. apicalis*) o áreas cálidas (por ejemplo *A. popoluca*). Otros dos indicadores sugieren que los miembros de *Argia* son altamente adaptables: i) varias especies están muy extendidas a lo largo de Norteamérica (por ejemplo *A. translata*); y, ii) relativamente pocas especies (en comparación con otras

especies de Odonata, ver IUCN, 2017) caen en categorías de preocupación de conservación (por ejemplo *A. bipunctulata* la cual está en peligro en Estados Unidos; Moody, 2002). El éxito ecológico y evolutivo puede ser en parte responsable de por qué este género es rico en número de especies dentro de los odonatos. Aunque es necesaria más evidencia para soportar cómo actúan los diferentes mecanismos que han hecho que este género tenga tanto éxito, una característica encontrada en algunas especies tiene que ver con adaptaciones térmicas para hacer frente a los ambientes fríos de Norteamérica (Pritchard, 1982).

Asumiendo que el origen fuese tropical, posiblemente el género tuvo tal éxito en su capacidad de distribución en temperaturas bajas gracias a las tácticas de aumento de temperatura. Estas tácticas no son únicas de *Argia*, ya que son frecuentes en varias especies de odonatos que existen en la actualidad (Hassall y Thompson, 2008), y muy probablemente de algunas durante el tiempo geológico (Corbet, 1999).

Si bien una de las razones para que *Argia* no muestre conservadurismo de nicho, podría ser esta capacidad o éxito en adaptarse térmicamente, no necesariamente es la única razón para explicar la exclusión de conservadurismo de nicho en este taxón, dado que la evolución del nicho puede atribuirse a causas distintas a la adaptación ecológica. En otros odonatos por ejemplo, la evolución de nicho ha sido explicada alternativamente por las interacciones sociales entre varias especies (revisado por Wellenreuther *et al.*, 2012). A este respecto, se ha encontrado que la desadaptación puede restringir los procesos evolutivos que conducen a una determinada distribución, generando que los organismos sean incapaces de reconocer

heterospecíficos, lo que conduce a que se presenten o por lo menos se intenten apareamientos heterospecíficos y disputas entre machos de distintas especies por territorios para aparearse y ovipositar (Corbet, 1999). Existen especies de *Calopteryx* y *Hetaerina*, donde los machos son incapaces de distinguir a machos de otras especies, lo que los lleva a participar en disputas heterospecíficas que emplean mucho tiempo y energía y en las cuales, los machos esperan obtener espacios cerca del agua donde las hembras lleguen para aparearse y ovipositar (Corbet, 1999). Estas peleas son costosas desde el punto de vista energético y pueden afectar la adecuación de los animales participantes (Tynkkynen, Rantala, Suhonen, 2004; Anderson y Grether, 2010). Es bastante raro que en estas especies, no haya evolucionado un sistema que permita reconocer miembros de otras especies, o haber evolucionado mecanismos para reducir la intensidad de las peleas (Grether, 2011). Otro caso es la intensidad de acoso sexual hacia los machos por parte de las hembras y la ausencia de discriminación de hembras heteroespecíficas por parte de los machos (por ejemplo especies del género *Ischnura*; Sánchez-Guillén, Van Gossum, Cordero-Rivera, 2005). En estos casos, los machos enfocan sus esfuerzos por obtener parejas con hembras de otras especies, lo cual supone un costo en adecuación para ambos animales (Van Gossum, Beirinckx, Forbes, Sherratt, 2007). Nuevamente aquí, existe un problema en términos de que no ha evolucionado un mecanismo de reconocimiento entre especies diferentes a pesar de vivir en el mismo sitio (es decir, ser simpátricas; Sánchez-Guillén, Wellenreuther, Cordero-Rivera, 2012; Wellenreuther y Sánchez-Guillén, 2016), lo que podría conducir a que las especies se encuentren incluso en peligro de extinción (Sánchez-Guillén, Córdoba-Aguilar, Cordero-Rivera, Wellenreuther, 2014). Sorprendentemente, estos errores son menos comunes en especies cercanas (Sánchez-Guillén *et al.* 2014). Parte de la explicación es que algunas especies han aumentado sus áreas de distribución de forma

muy reciente y abrupta, como consecuencia del cambio climático súbito (Sánchez-Guillén *et al.*, 2013), lo que no les ha “dado tiempo” a las especies para evolucionar barreras de aislamiento (Sánchez-Guillén, Córdoba-Aguilar, Hansson, Wellenreuther, 2015).

El caso de *Argia* puede ser explicado de manera similar, pero en términos de un fracaso en el reconocimiento de pareja heterospecífica y conspecífica antes y durante la cópula. Un ejemplo lo constituyen las hembras de algunas especies de *Argia* (*A. anceps*, *A. extranea*, *A. tezpi* y *A. oenea*), para las que la distribución actual puede ser resultado de interacciones equívocas a la hora de buscar pareja. Estas interacciones son heteroespecíficas, pero ocurren con miembros del mismo género, debido a que existen altos niveles de simpatria entre varias especies, en donde se pueden encontrar hasta cuatro especies que comparten el mismo hábitat simultáneamente (Nava-Bolaños *et al.*, en prensa). Las interacciones implicaron inicialmente, la búsqueda de hembras heterospecíficas por parte de los machos, sin embargo, no fue posible la generación de descendencia, porque machos y hembras heteroespecíficas mantuvieron fuertes barreras de aislamiento reproductivo generadas a través del desajuste mecánico durante el acoplamiento y el intento de apareamiento (Nava-Bolaños *et al.*, En prensa). Teniendo en cuenta que algunas especies de *Argia* pueden compartir hasta el 70% de su distribución con congéneres, es acertado pensar que el grado de interacciones interespecíficas ha sido probablemente alto. Debido al alto grado de simpatria encontrado en varios modelos obtenidos en el presente estudio, es posible que las interacciones heterospecíficas puedan estar causando una selección negativa en las zonas simpátricas, como consecuencia de los elevados costos de acondicionamiento físico que conlleva el error de apareamiento. Esto explicaría por qué aún especies muy cercanas entre

sí, no comparten los nichos ya que la distribución sería el resultado de las interacciones sexuales entre especies diferentes más que de la adaptación a sus ambientes. Cabe aclarar que según los resultados obtenidos en esta investigación aquellas especies que se encuentran en simpatría no están estrechamente relacionadas en la filogenia, por lo que se puede inferir que no hay conservadurismo de nicho. Por supuesto, será necesario generar pruebas que ayuden a reconocer cuál es el papel del cambio climático sobre las distribuciones actuales y soportar si la ausencia de un robusto mecanismo de aislamiento en especies del género *Argia*, podría conducir a que las frecuentes interacciones interespecíficas afecten la distribución actual de este grupo taxonómico.

Conclusiones

De la presente investigación se concluye: i) que una vez obtenidos los mapas de distribución potencial y las distancias filogenéticas de las 30 especies del género *Argia* se infiere que no hay solapamiento de nicho entre las especies estrechamente relacionadas en la filogenia, por lo tanto que no hay conservadurismo de nicho; ii) que la distribución de las especies en estudio es resultado de las interacciones sexuales interespecíficas más que de la adaptación a sus ambientes; iii) que es necesario comprobar si la ausencia de un mecanismo de aislamiento en especies del género *Argia* conduce a que las frecuentes interacciones afecten la distribución de las mismas; iv) ya que los insumos para realizar los modelos de las áreas de distribución de las especies fueron variables ambientales, se requiere probar el papel del cambio climático sobre la distribución potencial de las 30 especies.

Referencias bibliográficas

Acevedo P., Melo-Ferreira J., Real R., Alves P.C. (2014). Evidence for niche similarities in the allopatric sister species *Lepus castroviejoianus* and *Lepus corsicanus*. *Journal of Biogeography*, 977-986.

Aguirre-Gutiérrez, J., Serna-Chavez, H. M., Villalobos-Arambula, A. R., Pérez de la Rosa, J. A., y Raes, N. (2015). Similar but not equivalent: Ecological niche comparison across closely-related Mexican white pines. *Diversity and Distributions*, 21(3), 245–257.

Allouche O., Tsoar A. y Kadmon R. (2006). Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology*, 43, 1223-1232.

Anderson, C. N., y Grether, G. F. (2010). Interspecific aggression and character displacement of competitor recognition in *Hetaerina* damselflies. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 277(1681), 549-555.

Anderson, R.P. y Martínez-Meyer, E., (2004). Modeling species' geographic distributions for preliminary conservation assessments: an implementation with the spiny pocket mice (*Heteromys*) of Ecuador. *Biol. Conser.* 116, 167–179.

Barvea N., Barvea V., Jiménez-Valverdea A., Lira-Noriegaa A., Maher S.P., Peterson A. T., Soberón J., Villalobos F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. Elsevier. *Ecological Modelling* 222 (2011) 1810–1819.

Bybee, S. M., Ogden, T. H., Branham, M. A., Whiting, M. F. (2008). Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics* 23, 1- 38.

Caesar Ryan M. (2012). Phylogeny of the Genus *Argia* (Odonata: Coenagrionidae) with Emphasis on Evolution of Reproductive Morphology. Presented in Partial Fulfillment of the Requirements for the Degree Doctor of Philosophy in the Graduate School of The Ohio State University.

https://etd.ohiolink.edu/rws_etd/document/get/osu1339703828/inline

Caesar R.M. y Wenzel J.W. (2009). A phylogenetic test of classical species groups in *Argia* (Odonata: Coenagrionidae). *Entomologica Americana*, 115(2):97-10.

Carle, F. L., Kjer, K. M. (2002). Phylogeny of *Libellula* Linneaus (Odonata: Insecta). *Zootaxa* 87, 1-18

Carle, F. L., Kjer, K. M., May, M. L. (2008). Evolution of Odonata, with special reference to Coenagrionoidea (Zygoptera). *Arthropod Systematics and Phylogeny* 66, 37-44.

Collins S.D. y McIntyre N. E. (2015). Modeling the distribution of odonates: a review. *Freshwater Science*. 2015. 34(3):1144–1158.

Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies, Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester, 829 pp

Cox B.C. y Moore P. D. (1995). *Biogeography an ecological and evolutionary approach*. Blacwell Science. Oxford. London.

Dunkle, S. W. (1990). Damselflies of Florida, Bermuda and the Bahamas. Scientific Publishers, Gainesville, Florida, USA.

Eliosa H., Navarro C., Nieto A. (2010). Phylogenetic conservatism of the ecological niche: a comprehensive view of evolution. *Revista de Ciencias UNAM*, 64-69.

Elith, J., y J. R. Leathwick. (2009). Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:677–697.

Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/2461605>.

Garrison, R. W. (1994). A synopsis of the genus *Argia* of the United States with keys and descriptions of new species, *Argia sabino*, *A. leonora*, and *A. pima* (Odonata: Coenagrionidae). *Transactions of the American Entomological Society* 120(4): 287–368.

Garrison, R. W. y Ellenrieder, N. von. (2007). The true *Argia difficilis* Selys, 1865, with the description of *Argia yungensis* sp. nov. (Odonata: Coenagrionidae). *Transactions of the American Entomological Society* 133(1): 189–204.

Graham C.H., Ron S. R., Santos J. C., Shneider C.J., Moritz C. (2004). Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution*, 58(8), 2004, pp. 1781–1793.

Grether, G. F. (2011). The neuroecology of competitor recognition. *Integrative and comparative biology*, 51(5), 807-818.

Hall T. A. (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium*, 41, 95–98.

Hassall, C. y Thompson, D. J. (2008). The impacts of environmental warming on Odonata: a review. *International Journal of Odonatology* 11: 131-153.

Hutchinson, G.E., (1957). Concluding remarks. In: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22, 415–427.

IUCN (International Union for Conservation of Nature) (2017). www.iucnredlist.org accesado el 28 de abril del 2017

Kalkman, V.J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.-D.B., Orr, A.G., Paulson, D.R. y Van Tol, J. (2008). Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 351-363.

Kimura, M. (1980). A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* 16: 111-120.

Knouft J. H., Losos J. B., Glor R. E., Kolbe J. J. (2006). Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the anolis sagrei group. *Ecology Ecological society of America*. Volume 87, Issue sp7.

Leggott, M. y Pritchard, G. (1985). The effect of temperature on rate of egg and larval development in populations of *Argia vivida* Hagen (Odonata: Coenagrionidae) from habitats with different thermal regimes. *Canadian journal of zoology*, 63(11), 2578-2582.

McPeck, M. A. (2000). Predisposed to adapt? Clade-level differences in characters affecting swimming performance in damselflies. *Evolution*, 54(6), 2072-2080.

Moody, D. (2002). Coenagrionidae: Narrow-winged damselflies. In Glotzhober, R. C. and D. McShaffrey. *The Dragonflies and Damselflies of Ohio*. Ohio Biological Survey. Columbus, Ohio, USA.

Nava-Bolaños, A; Sánchez-Guillen, R; Munguía-Steyer, R; Córdoba-Aguilar, A. (2016). Isolation barriers and genetic divergence in non-territorial *Argia* damselflies. DOI: 10.1111/bij.12916

Peterson A. T., Soberón J., Sánchez-Cordero V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285, 419–433.

Phillips S. J.; Anderson, R. P.; Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, n. 190, p. 231-259.

Posada, D. (2008). jModel test: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25: 1253–1256.

Pritchard, G. (1982). Life-history strategies in dragonflies and the colonization of North America by the genus *Argia* (Odonata: Coenagrionidae). *Advances in Odonatology*, 1(1), 227-241.

Prinzing A., Durka W., Klotz S., Brandl R. (2001). The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proc R Soc Lond, Ser B: Biol Sci* 268: 2383-2389.

Pulliam, H.R., (2000). On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* 3, 349–361.

Rehn, A. C. (2003). Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology* 28, 181-239.

Rundell, R. J. y Price, T. D (2009). Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation. *Trends Ecol Evol.* 2009 Jul; 24(7): 394-9. doi: 10.1016

Sánchez-Guillén, R. A., Córdoba-Aguilar, A., Cordero-Rivera, A., y Wellenreuther, M. (2014). Rapid evolution of prezygotic barriers in non-territorial damselflies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 113(2), 485-496.

Sánchez-Guillén, R. A., Córdoba-Aguilar, A., Hansson, B., Ott, J., y Wellenreuther, M. (2015). Evolutionary consequences of climate-induced range shifts in insects. *Biological Reviews*.

Sánchez-Guillén R. A., Muñoz J., Rodríguez-Tapia G., Feria-Arroyo, T. P. y Córdoba-Aguilar A. (2013). Climate-induced range shifts and possible hybridisation consequences in insects. *PLOS ONE*, 8(1): e80531.

Sánchez-Guillén, R. A., Muñoz, J., Hafernik, J., Tierney, M., Rodriguez-Tapia, G., y Córdoba-Aguilar, A. (2014). Hybridization rate and climate change: are endangered species at risk?. *Journal of insect conservation*, 18(3), 295-305.

Sánchez-Guillén, R. A., Van Gossum, H., y Cordero Rivera, A. (2005). Hybridization and the inheritance of female colour polymorphism in two ischnurid damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(4), 471-481.

Sánchez-Guillén, R. A., Wellenreuther, M., y Cordero Rivera, A. (2012). Strong asymmetry in the relative strengths of prezygotic and postzygotic barriers between two damselfly sister species. *Evolution*, 66(3), 690-707.

Simaikaa J. P., Samwaysa M. J, Kippingd J., Suhlinge F., Dijkstraf K. B., Clausnitzerg V., Boudoth J-P., Domisch. S. (2012). Continental-scale conservation prioritization of African dragonflies. *Biological Conservation* 157 (2013) 245–254.

Tamura K. (1992). Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G + C-content biases. *Molecular Biology and Evolution* 9:678-687.

Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., y Kumar S. (2011). MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739.

Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S., Olivier J. M. (1997). ADE-4 a Multivariate Analysis and Graphical Display Software. *Statistics and Computing*. DOI: 10.1023/A:1018513530268.

Thuiller W. (2003). BIOMOD – optimizing predictions of species distributions and projecting potential future shifts under global change. *Global Change Biology* 9: 1353–1362.

Turgeon, J., McPeck, M. A. (2002). Phylogeographic analysis of a recent radiation of *Enallagma* damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Molecular Ecology* 11

Tynkkynen, K., Rantala, M. J., y Suhonen, J. (2004). Interspecific aggression and character displacement in the damselfly *Calopteryx splendens*. *Journal of evolutionary biology*, 17(4), 759-767.

Van Gossum, H., Beirinckx, K., Forbes, M. R., y Sherratt, T. N. (2007). Reproductive interference between *Nehalennia* damselfly species. *Ecoscience*, 14(1), 1-7.

Warren, D. L., R. E. Glor, y M. Turelli. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62:2868-2883.

Warren, D. L., R. E. Glor, y M. Turelli. (2010). ENMTools: a toolbox for comparative studies of 632 environmental niche models. *Ecography* 33:607-611.

Wellenreuther, M., Larson K., y Svensson E. (2012). Climatic niche divergence or conservatism? Environmental niches and range limits in ecologically similar damselflies. Ecological Society of America DOI: 10.1890/11-1181.

Wellenreuther, M., y Sánchez-Guillén, R. A. (2016). Nonadaptive radiation in damselflies. *Evolutionary applications*, 9(1), 103-118.

Westfall, M. J. and May, M. L. (1996). *Damselflies of North America*. Scientific Publishers, Gainesville, FL.

Wiens J.J. (2004). Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58, 193–197.

Wiens, J.J. y Graham, C.H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 36, 519–539.

Zunino M. y Zullini A. (2003). *Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de cultura económica. Distrito Federal. México