

La importancia de la fisiología en la distribución geográfica de los insectos

DE LA VEGA, Gerardo J.^{1,2} & Pablo E. SCHILMAN^{1,2*}

¹Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina. *E-mail: schilman@bg.fcen.uba.ar

²Instituto de Biodiversidad y Biología Experimental y Aplicada (CONICET-UBA), Argentina.

The importance of physiology on insect geographical distribution

ABSTRACT. Finding an explanation to the distribution pattern of species is a main issue in ecology. There are many studies showing correlations between abiotic factors and latitude or altitude and species distribution. However, these approaches fail in providing causal relations and mechanisms involved in large scale pattern of species distribution. This article briefly introduces the field of macrophysiology, a new research area that was developed 10 to 15 years ago and combines macroecology with environmental physiology or ecophysiology. This new area allows approaching the question of species distribution patterns from a mechanistic point of view. Insects are an excellent model system to perform this kind of studies due to their world-wide distribution, easy laboratory breeding and handling to perform experiments. In particular, the macrophysiological approach would help improving predictions of actual and future species distribution in a changing world, including global warming, which it would be of great importance especially with invasive insects, pests or disease vectors.

KEY WORDS. Ecophysiology. Macrophysiology. Patterns of Geographical Distribution. Thermal Tolerances. Ecological Niche.

RESUMEN. Hallar la explicación de los patrones de distribución de especies a gran escala es un tema muy importante en ecología. Existen muchos trabajos mostrando correlaciones entre factores abióticos, latitud y/o altitud y distribución de especies. Sin embargo, este tipo de estudios fallan en encontrar relaciones causales y mecanismos involucrados en explicar el fenómeno de distribución de las especies. En este foro se presenta una pequeña introducción a la macrofisiología. Un área de trabajo creada en los últimos 10 o 15 años, que sintetiza la conjunción de la macroecología con la fisiología ambiental o ecofisiología, la cual permite un acercamiento mecanístico a la explicación de patrones de distribución de especies. Los insectos son un grupo ideal para utilizar este enfoque debido a su amplia distribución, facilidades para la cría y para realizar experimentos. En particular un enfoque macrofisiológico ayudaría a mejorar las predicciones de distribución actual y futura de las especies frente al cambio climático global, punto de crucial importancia particularmente en insectos invasores, aquellos considerados plaga o vectores de enfermedades.

PALABRAS CLAVE. Ecofisiología. Macrofisiología. Patrones de Distribución Geográfica. Modelos de Distribución Geográfica. Tolerancias Térmicas. Nicho Ecológico.

INTRODUCCIÓN

Entender las causas y el funcionamiento de

un determinado sistema ha sido, quizás, el motor necesario para generar avances en la ciencia. Nuestra curiosidad y capacidad de resolu-

ción de problemas nos ha llevado a comprender y ser capaces de predecir (con cierto grado de incertidumbre) cuáles serán los próximos movimientos del proceso que estamos observando. Así como el estudio y entendimiento del funcionamiento de cualquier sistema requiere analizar las causas a niveles de organización menores, los ecosistemas no se encuentran exentos. Por ejemplo, para entender por qué las especies se distribuyen de una determinada manera en los ambientes se puede recurrir a un nivel de organización menor, como el de organismos o individuos de una especie, que nos ayude a explicar las causas de la distribución. Para dar una explicación causal de los sucesos en un sistema complejo como un ecosistema es necesario no sólo el estudio de correlaciones, sino también realizar experimentos que permitan manipular ciertos parámetros y observar, cuantificar, comparar y analizar los resultados. En el campo de la ecología, donde es necesario observar y cuantificar una gran diversidad de interacciones (bióticas y abióticas), la experimentación es muy importante para entender el sistema. Por ejemplo, si se quiere investigar si las especies de un determinado sistema están ejerciendo influencia en la composición y forma de la comunidad, se podría extraer una especie y ver cómo cambia la dominancia en el sistema. Un ejemplo de este tipo de manipulación fue realizado por LeBrun y colaboradores quienes trabajaron en el rango de distribución nativa de dos especies de hormigas invasoras (la hormiga argentina: *Linepithema humile* y la hormiga de fuego: *Solenopsis invicta*); estos investigadores demostraron mediante experimentos de remoción de corto y largo término, que no existía una competencia asimétrica y que ambas especies tenían un grado de dominancia comportamental y ecológica similar, lo que sugiere que la competencia interespecífica es un factor limitante de relevancia en su rango de distribución nativa (LeBrun *et al.*, 2007). El tipo de experimento ecológico descrito de manipulación podría ser entendido como el equivalente (en otro nivel de organización) a un experimento genético en el que se pueden utilizar moscas *Drosophila* transgénicas o RNA de interferencia (ARNi) para ver qué ocurre con el funcionamiento del sistema cuando se silencia un determinado componente (gen).

En cuanto a trabajos experimentales relacio-

nados con las interacciones abióticas, existe una buena cantidad de trabajos, por ejemplo, sobre el efecto del aumento de la concentración de dióxido de carbono (CO₂) en la producción vegetal, pero en muy pocos se analiza su efecto sobre otros niveles tróficos como el de herbívoros, predadores, etc. Uno de ellos es el realizado por Pearcy y colaboradores (2002), quienes observaron no sólo los cambios en la productividad vegetal por aumento de CO₂ y ozono (O₃), sino también cómo dicho aumento afecta las defensas físicas y químicas de las plantas y las poblaciones de insectos perjudiciales como ciertas especies de áfidos. Otra posibilidad, en vez de manipular las condiciones ambientales o los factores abióticos, sería estudiar detalladamente las limitaciones fisiológicas de los insectos, por ejemplo tolerancias térmicas y a la desecación, y luego analizar estos factores abióticos en zonas de distribución actuales y potenciales de la o las especies estudiadas.

Antes de profundizar sobre el enfoque macrofisiológico y su potencial empleo en problemas de distribución y límites geográficos de especies de animales e insectos en particular, se realizará una síntesis sobre la base del desarrollo de la macrofisiología, es decir la macroecología.

MACROECOLOGÍA: PATRONES Y TEORÍAS EN ECOLOGÍA

El reconocimiento de la importancia de una perspectiva regional para comprender la estructura y la dinámica local ha permitido el desarrollo de la Macroecología, una disciplina útil para la comprensión de la abundancia y distribución de las especies a grandes escalas espaciales y temporales (Gaston & Blackburn, 2000). La diversidad y las áreas de distribución de las especies han sido desde siempre una atracción fundamental en el campo de la ecología: ¿Por qué hay áreas con mayor cantidad de especies que otras? Este patrón ampliamente estudiado desde Wallace en 1878 hasta la actualidad, muestra que desde los polos hacia el ecuador la diversidad y riqueza de especies aumenta. Lo mismo fue observado a diferentes niveles taxonómicos, tanto a nivel de especie como de géneros, familias u órdenes (Taylor & Gaines, 1999; Chown *et al.*, 2002; Emerson & Kolm, 2005). Si bien este patrón ha sido ampliamente documentado mediante aproximaciones

empíricas y teóricas a lo largo de los años, todos los mecanismos propuestos aún no terminan de responder la pregunta original (Taylor & Gaines, 1999; Chown *et al.*, 2002).

Una de las aproximaciones para explicar la gran riqueza de especies en los trópicos, en comparación con la de los polos, fue el estudio de la variación de los rangos de distribución geográfica de las especies. En estos estudios se establece que, para los ambientes terrestres, las áreas de distribución tienden a reducirse cuando disminuye la latitud; es decir, la mayor riqueza en los trópicos se debería a que las áreas de distribución de las especies son menores. Este patrón latitudinal fue puesto a prueba primeramente para grupos de subespecies por el ecólogo argentino Eduardo Rapoport (Rapoport, 1982) y posteriormente para grupos taxonómicos de mayor rango logrando una generalización por Stevens (1989). La denominada "Regla de Rapoport" (Stevens, 1989) establece que: El área del rango geográfico de las especies es función de la latitud (o la altitud); a medida que la latitud (o altitud) desciende, se observa una disminución en el rango geográfico (Stevens, 1989; Brown *et al.*, 1996).

El gradiente latitudinal en la riqueza de especies es paralelo (y no simplemente coincidente) con el gradiente latitudinal del rango geográfico y el mecanismo, aparentemente, responsable de la producción de este último patrón macroecológico es sencillo. Para sobrevivir a mayores latitudes, los organismos deben ser capaces de soportar una mayor variabilidad de las condiciones climáticas que a menores latitudes. Esta idea, conocida como Hipótesis de Variabilidad Climática o Variabilidad Estacional, se basa en dos supuestos críticos. El primero es que hacia latitudes (o altitudes) mayores, el clima se vuelve más variable y el segundo, que las especies a latitudes (o altitudes) mayores exhiben tolerancias climáticas (fisiológicas) más amplias que las especies que habitan en latitudes (o altitudes) menores (Stevens, 1989; Chown *et al.*, 2004).

Otros mecanismos propuestos para explicar la regla de Rapoport han sido: (1) las tasas diferenciales de extinción como consecuencia de glaciaciones sobre especies con rangos de distribución pequeños, (2) una menor competencia en latitudes más altas debido a la menor riqueza de especies, (3) la relación entre el área de distribución y la extensión de la superficie,

especialmente en el Hemisferio Norte y (4) los límites biogeográficos, donde existe mayor facilidad de expansión del rango dentro de las provincias biogeográficas, que entre ellas (Gaston & Blackburn, 2000). Los primeros tres puntos se podrían resumir en los procesos evolutivos o ecológicos contemplados en la Hipótesis de Tiempo Ecológico. Según esta hipótesis la diferencia entre la riqueza de especies de una zona u otra sería consecuencia de un período suficiente de tiempo para la recolonización o invasión posterior a una catástrofe ecológica. Sin embargo, aunque este mecanismo potencialmente podría explicar patrones de riqueza en pequeña escala, es poco probable que proporcione una explicación general de los gradientes latitudinales observados. Esta hipótesis basada simplemente en tramos más prolongados de tiempo, centrada en "especiación" en lugar de "colonización", se considera la Hipótesis de Tiempo Evolutivo (Gaston & Blackburn, 2000). Si bien estas hipótesis podrían ser responsables de la diferencia observada entre ambos hemisferios, ya que la última glaciación tuvo un efecto mayor sobre el hemisferio norte que en el hemisferio sur (Markgraf *et al.*, 1995; Ezcurra *et al.*, 2014), no queda claro cómo podrían explicar la mayor riqueza en los trópicos que en latitudes mayores (Gaston & Blackburn, 2000). Por otro lado y en relación al cuarto punto, si se pudiera demostrar que los límites biogeográficos son áreas en las que los cambios en las condiciones ambientales limitan la distribución de especies, esta explicación podría entenderse como una modificación de la Hipótesis de Variabilidad Climática, por ende, entre los mecanismos que intentan explicar la regla de Rapoport, dicha Hipótesis de Variabilidad Climática parece ser la más adecuada para explicar la variación del rango geográfico según la latitud (Stevens, 1989; Gaston & Blackburn, 2000).

LOS LÍMITES DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES Y EL NICHO ECOLÓGICO

Desde una perspectiva macroecológica, el resultado de las complejas interacciones entre la fisiología de las especies, sus rasgos ecológicos y las interacciones bióticas (intra e interspecíficas) determina los límites de distribución de las especies (Spicer & Gaston, 1999). Las razones ecológicas para las "fronteras" de las

especies y las hipótesis propuestas para explicar los límites han sido diversas (Hoffmann & Blows, 1994) e incluyen tanto interacciones bióticas como la influencia de factores abióticos (Chown & Nicholson, 2004). Por ejemplo, una teoría clásica desarrollada por MacArthur predice que, a lo largo de un gradiente ambiental determinado, las especies estarían limitadas en un extremo por factores físicos y en el otro extremo serían los factores bióticos los que restringen su distribución (Brown *et al.*, 1996; Guisan & Thuiller, 2005). Incluso MacArthur, cuando publica su libro "Ecología geográfica", en 1972 (mismo año en el que fallece), desconocía cuáles eran los mecanismos de este patrón en el que las interacciones bióticas tienden a limitar la distribución y abundancia a bajas latitudes, mientras que los factores abióticos serían el factor limitante a latitudes elevadas (MacArthur, 1972; Brown, 1999).

Los límites en la distribución de las especies se explican dentro de lo que se considera Nicho Ecológico de la especie. El nicho es el subconjunto de condiciones ambientales que afectan a un organismo particular, donde el "fitness" medio de los individuos de una población es mayor o igual a uno. La mayoría de las conceptualizaciones modernas del nicho representan una versión de la idea de George E. Hutchinson, quien lo define como un espacio multidimensional cuyos ejes comprenden las condiciones y los recursos que limitan la supervivencia y la reproducción de un organismo: El llamado "hipervolumen n-dimensional" por Hutchinson (Hutchinson, 1957). Esta definición es muy útil en el contexto de la comprensión de la distribución de las especies y su abundancia, ya que las dimensiones del espacio geográfico son un subconjunto de las dimensiones ambientales, que comprende sólo las que afectan al "fitness" de la especie. Así, el nicho también se define por el organismo, ya que las propiedades específicas del organismo determinan las variables ambientales relevantes (Kearney, 2006; Gouveia *et al.*, 2014).

Una distinción muy útil dentro del concepto de nicho es la idea de Nicho Fundamental y Nicho Realizado. El primero es la región de la multidimensión dentro del hiperespacio ambiental donde el "fitness" de la especie es igual o mayor a uno; dicho de manera más sencilla comprendería las características del ambiente

necesarias para que la especie pueda sobrevivir y reproducirse. En cuanto se incluyen las interacciones bióticas en el cálculo del nicho se obtiene el segundo tipo de nicho, el Nicho Realizado, que es generalmente de menor tamaño y muchas veces coincidente con la distribución de la especie (Kearney, 2006). Bajo el concepto Hutchinsoniano del Nicho Realizado, las interacciones bióticas y las limitaciones en la dispersión podrían evitar que las especies ocupen la totalidad de las áreas que fisiológicamente pueden tolerar (Gouveia *et al.*, 2014). Sin embargo, las especies no pueden sobrevivir y reproducirse en toda la gama de condiciones abióticas que podrían encontrarse en un continente. Las condiciones ambientales varían en el espacio y el tiempo, y por lo tanto las poblaciones y especies son continuamente desafiadas para mantener su homeostasis. Para ello la evolución ha generado las adaptaciones fisiológicas, las tolerancias fisiológicas y la capacidad fisiológica de aclimatación a las condiciones en diferentes entornos a lo largo de los gradientes geográficos (Bozinovic *et al.*, 2011).

Por medio de las herramientas de sistemas de información geográfica (GIS, por sus siglas en inglés) la dualidad nicho-espacio permitió el desarrollo dentro de la ecología del área de "modelado de nicho ecológico" ("*Ecological Niche Modelling*", también conocida como "modelado de la distribución de las especies", "*Species Distribution Modelling*"), que utiliza variables ambientales y datos de presencia para estimar, reconstruir y predecir la distribución geográfica de las especies en marcos espaciales y temporales determinados (Guisan & Zimmermann, 2000; Gouveia *et al.*, 2014). Sin embargo, encontrar el modelo que predice con mayor precisión y exactitud la distribución actual o potencial de las especies ha sido siempre un gran desafío para los ecólogos, quienes han dado a conocer varios modelos de distribución de especies. Los modelos correlativos (o bioclimáticos) utilizan las variables climáticas y las distribuciones observadas bajo la tesis general de que el mejor indicador de las necesidades climáticas de una especie es su distribución actual, la cual incluye de por sí las interacciones biológicas (Pearson & Dawson, 2003). Sin embargo algunos autores consideran que en realidad los modelos correlativos son una simple descripción del hábitat del organismo y no una relación causal entre el am-

biente, las presencias y el nicho (Kearney, 2006; Kearney & Porter, 2009). En su lugar han desarrollado los denominados modelos mecanísticos, que consideran los atributos funcionales de las especies (comportamentales, morfológicos y/o fisiológicos) y su relación con los datos bioclimáticos (Kearney, 2006; Kearney & Porter, 2009). Estos últimos modelos son indudablemente mucho más difíciles de aplicar, y en algunos casos tienen un menor poder predictivo que los modelos correlativos, pero un poder explicativo considerablemente mayor (Kearney, 2006).

MACROFISIOLOGÍA: FISIOLOGÍA DE LA DISTRIBUCIÓN

Para entender cómo las características del Nicho Fundamental se reflejan en el espacio, es necesario ver cómo se relacionan las distribuciones geográficas de las especies y sus características fisiológicas. La correlación existente entre las variaciones de los rasgos fisiológicos de las especies y los patrones de distribución espacial y temporal, y sus implicancias ecológicas, se considera como el puente entre la Ecología y la Fisiología y se denomina Macrofisiología (Chown *et al.*, 2004; Bozinovic *et al.*, 2011; Gouveia *et al.*, 2014; Chown & Gaston, 2015). Este área interdisciplinaria con un enfoque de ecología fisiológica proporciona una perspectiva que tiene que ver con la variación en rasgos fisiológicos a distintos niveles taxonómicos, y a escalas geográficas y temporales amplias, como un medio para comprender las consecuencias ecológicas y evolutivas a nivel intra e inter-específico (Chown *et al.*, 2004). Dicho enfoque reciente de la biodiversidad busca elucidar los patrones de variabilidad fisiológica geográfica en el marco de la estructura jerárquica de la biodiversidad y entender los mecanismos que subyacen a estos patrones (Bozinovic *et al.*, 2011).

Los efectos fisiológicos del clima sobre las especies, en particular las especies ectotérmicas, suelen estar relacionados con el balance hídrico y el equilibrio térmico, por lo que los factores abióticos más importantes que influyen en la distribución y abundancia de los insectos son la disponibilidad de agua y la temperatura (Chown & Nicholson, 2004). Según la Hipótesis de Variabilidad Climática, la tolerancia térmica debería correlacionar positivamente con el

rango geográfico de la distribución de las especies, ya que la mayor variabilidad climática en latitudes elevadas funcionaría como el factor principal de selección. Aquellas especies que sean capaces de tolerar tal variación podrán habitar esas zonas o extender su área de distribución hacia ellas (Stevens, 1989; Chown & Nicholson, 2004). Paradójicamente, si bien existe documentación para este tipo de patrones climáticos, las tolerancias fisiológicas de las especies a través de grandes gradientes latitudinales no han sido tan ampliamente evaluadas (Addo-Bediako *et al.*, 2000; Chown *et al.*, 2002).

CONCLUSIONES FINALES Y POR QUÉ EL USO DE INSECTOS

Los insectos son organismos ideales para realizar estudios con un enfoque de macrofisiología ya que poseen una amplia distribución geográfica, se crían fácilmente en el laboratorio y son aptos para la experimentación. Esto brinda la posibilidad de trabajar a distintos niveles de organización, es decir a nivel de poblaciones y de especies (un enfoque más macroecológico) y a nivel individual con experimentos a campo y laboratorio (un enfoque ecofisiológico). Mediante estas estrategias es posible arribar a una explicación mecanística para los límites de su distribución geográfica, debido a posibles limitantes fisiológicas, que no le permitirían tener óptimas performances en determinados ambientes como para competir exitosamente con otros organismos del ecosistema.

Por otra parte, debido a que la mayoría de los insectos son animales ectotérmicos, son muy importantes la temperatura y las características fisiológicas de los insectos asociadas a la temperatura, es decir, tolerancias y preferencias térmicas, tasa metabólica y de pérdida de agua, entre otras. Por lo tanto, estudios fisiológicos de tolerancias térmicas y desecación en insectos, junto con mediciones de variables ambientales como temperatura, precipitación, etc. contribuirían a mejorar las predicciones de distribución actual y futura de las especies frente al cambio climático global. La Figura 1 muestra un ejemplo hipotético para entender el funcionamiento de la relación entre la fisiología y la ecología en la distribución de las especies, lo cual es importante para poder predecir la distribución futura de insectos de importancia eco-

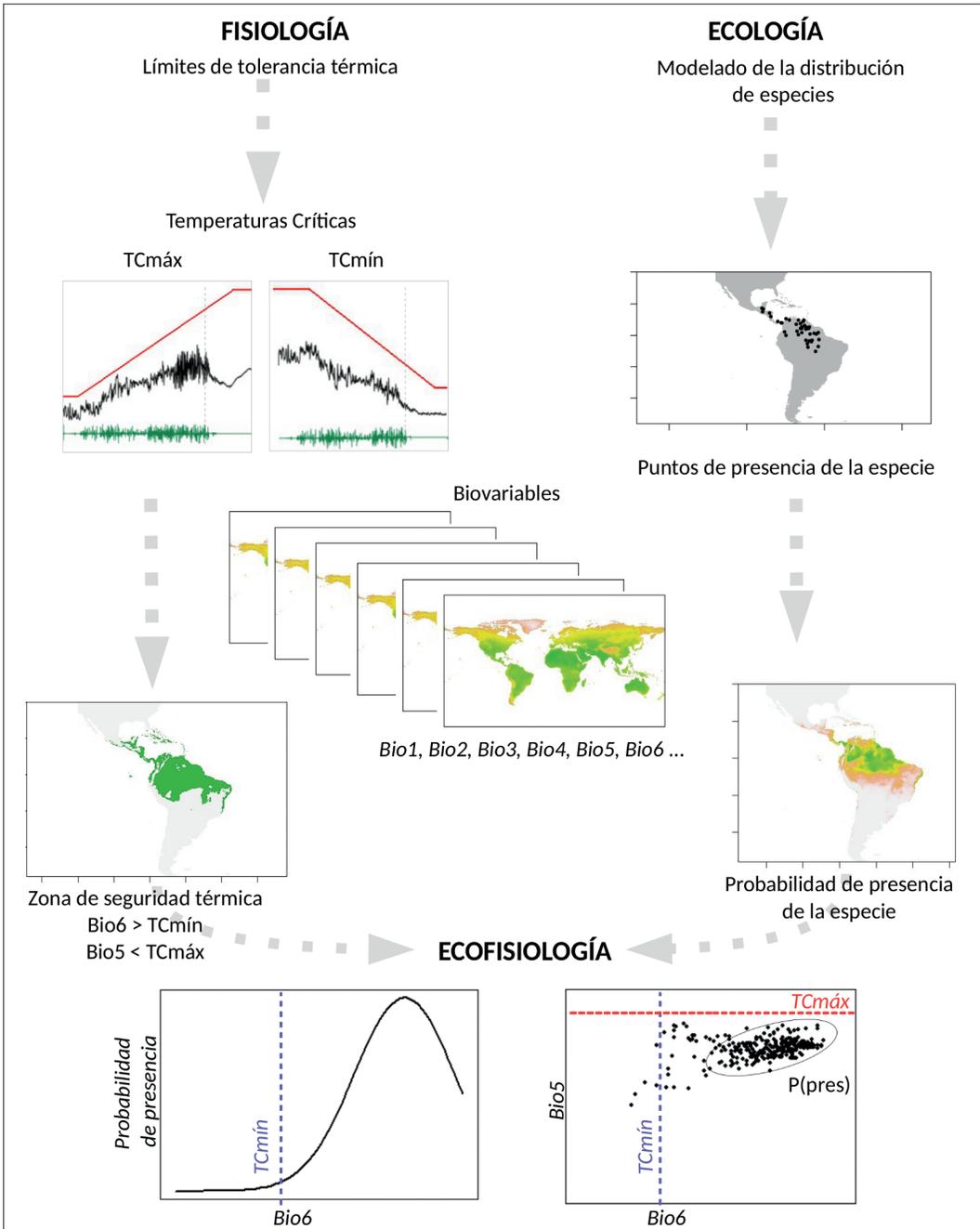


Fig. 1. Importancia de la relación entre la fisiología y la ecología para entender la distribución de las especies. Para conocer los mecanismos fisiológicos que determinan la distribución geográfica de un insecto hipotético es preciso determinar las tolerancias fisiológicas (Temperaturas críticas máximas (TCmáx) y mínimas (TCmín)) y realizar un mapa con las biovariables necesarias (Bio5 (temperatura máxima del mes más cálido) y Bio6 (temperatura mínima del mes más frío)). Este mapa mostrará las zonas posibles donde, solo por el efecto de las temperaturas, podría hallarse el insecto. Por otro lado, los modelos de distribución de especies basados en puntos de presencia y biovariables permiten generar mapas predictivos de probabilidad de presencia. Estos dos enfoques se pueden relacionar para explicar la distribución de la especie. El nuevo enfoque ecofisiológico, sugiere que la probabilidad de presencia de la especie aumenta una vez que las temperaturas mínimas del mes más frío superan los valores de TCmín. Además si se obtienen solo los puntos donde la probabilidad de presencia es mayor a un determinado umbral (ej. $P(\text{pres}) > 0,35$) y se extraen los valores de las Bio5 y Bio6, se verá cuán alejado de los valores críticos de tolerancia podría estar distribuida la especie.

nómica, como especies de insectos invasores, plagas o vectores de enfermedades. Dentro de estas últimas, hemos hallado recientemente los extremos de tolerancia térmica (Temperaturas críticas máximas (TC_{máx}) y mínimas (TC_{mín})) de las dos especies más importantes en la epidemiología de la enfermedad de Chagas, *Triatoma infestans* y *Rhodnius prolixus*, las cuales poseen una distribución geográfica muy diferente (de la Vega *et al.*, 2015). Lo que hallamos fue que *T. infestans* con un área de distribución mayor y más extrema (austral) que *R. prolixus*, cuya distribución es más ecuatorial, posee un mayor rango de tolerancia térmica, con una mayor TC_{máx} y menor TC_{mín}. Estos resultados apoyan la Hipótesis de Variabilidad Climática, lo que explica en términos fisiológicos la regla de Rapoport (de la Vega *et al.*, 2015), verificada previamente en triatomíneos (Gorla & Noireau, 2010). Por otra parte y debido al cambio climático global, el aumento de la temperatura ambiental por efecto invernadero, no sólo extendería las regiones de distribución geográfica de los insectos, sino que también aumentaría sus tasas metabólicas, la utilización de recursos y la tasa de alimentación. Para insectos hematofagos vectores de enfermedades un aumento de la temperatura ambiental produciría un aumento de la frecuencia de picado con el consiguiente aumento en la transmisión de las enfermedades (Rolandi & Schilman, 2012).

Las investigaciones recientes en fisiología de insectos demuestran que esta disciplina contribuye a responder preguntas ecológicas fundamentales, y que el enfoque macrofisiológico es una herramienta de gran importancia para abordar muchos de los problemas aún no resueltos.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Raúl Alzogaray y Pablo Dellapé por la invitación para escribir el foro, al CONICET, la UBA y la ANPCyT por el financiamiento otorgado (G.J.D.L.V. es becario doctoral y P.E.S. investigador del CONICET), a los miembros de los Laboratorios de Ecofisiología de Insectos y Fisiología de Insectos por su apoyo y por las discusiones llevadas a cabo a lo largo de estos últimos años, y especialmente a Carmen Rolandi y un revisor anónimo, por sus detallados comentarios y correcciones sobre el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ADDO-BEDIAKO, A., S. L. CHOWN & K. J. GASTON. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267: 739-745.
- BOZINOVIC, F., P. CALOSI & J. I. SPICER. 2011. Physiological Correlates of Geographic Range in Animals. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42(1): 155-179.
- BROWN, J. 1999. The Legacy of Robert MacArthur: From Geographical Ecology to Macroecology. *Journal of Mammalogy* 80(2): 333-344.
- BROWN, J. H., G. C. STEVENS & D. M. KAUFMAN. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 27: 597-623.
- CHOWN, S. L., A. ADDO-BEDIAKO & K. J. GASTON. 2002. Physiological variation in insects: large-scale patterns and their implication. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 131: 587-602.
- CHOWN, S. L., & K. J. GASTON. 2015. Macrophysiology – progress and prospects. *Functional Ecology*. Doi: 10.1111/1365-2435.12510.
- CHOWN, S. L., K. J. GASTON & D. ROBINSON. 2004. Macrophysiology: large-scale patterns in physiological traits and their ecological implications. *Functional Ecology* 18: 159-67.
- CHOWN, S. L. & S. W. NICHOLSON. 2004. *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*. Oxford Press, New York.
- DE LA VEGA, G., P. MEDONE, S. CECCARELLI, J. RABINOVICH & P. E. SCHILMAN. 2015. Geographical distribution, climatic variability and thermo-tolerance of Chagas disease vectors. *Ecography*. 38: 851-860. DOI: 10.1111/ecog.01028.
- EMERSON, B. C. & KOLM, N. 2005. Species diversity can drive speciation. *Nature* 434: 1015-1017. doi:10.1038/nature03450.
- EZCURRA, C., A. C. PREMOLLI, C. P. SOUTO & M. A. AIZEN. 2014. La vegetación de la región Andino Patagónica tiene su historia. En: Raffaele, E., M. Torres Curth, C. Morales, T. Kitzberger (Eds), *Ecología e historia natural de la Patagonia Andina: un cuarto de siglo de investigación en biogeografía, ecología y conservación*, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Buenos Aires, pp. 19-36.
- GASTON, K. J. & T. M. BLACKBURN. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- GORLA, D & F. NOIREAU. 2010. Geographic distribution of Triatominae vectors in America. En: J. Tellería, M. Tibayrenc (Eds.), *American Trypanosomiasis Chagas disease*. Burlington, USA: Elsevier. pp. 209-231.
- GOUVEIA, S.F., J. HORTAL, M. TEJEDO, H. DUARTE, F. A. S. CASSEMIRO, C. A. NAVAS & J. A. F. DINIZ-FILHO. 2014. Climatic niche at physiological and macroecological scales: the thermal tolerance – geographical range interface and niche dimensionality. *Global Ecology and Biogeography* 23: 446-456.
- GUISAN, A. & W. THUILLER. 2005. Reviews and Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letter* 8: 993-1009.
- GUISAN, A. & N. E. ZIMMERMANN. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135(2-3): 147-186.
- HOFFMANN, A. A. & M. W. BLOWS. 1994. Species borders: ecological and evolutionary perspectives. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 223-227.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. "Concluding remarks". *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22(2): 415-427.
- KEARNEY, M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos* 115: 186-191.
- KEARNEY, M. & W. PORTER. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. *Ecology Letters* 12: 1-17.
- LEBRUN, E. G., C. V. TILLBERG, A. V. SUAREZ, P. J. FOLGARAIT, C. R. SMITH, & D. A. HOLWAY. 2007. An experimental study of competition between fire ants and Argentine ants in their native range. *Ecology* 88(1): 63-75.
- MAC ARTHUR, R.H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in*

- the Distribution of Species*. Harper & Row, New York.
- MARKGRAF, V., M. MCGLONE & G. HOPE. 1995. Neogene paleoenvironmental and paleoclimatic change in southern temperate ecosystems - a southern perspective. *Trends in Ecology & Evolution* 10(4): 143-147.
- PERCY, K. E. A., C. S. B. AWMACK, R. L. B. LINDROTH, M. E. C. KUBISKE, B. J. B. KOPPER, J. G. D. ISEBRANDS, K. S. E. PREGITZER, G. R. F. HENDREY, R. E. C. DICKSON, D. R. G. ZAK, E. H. OKSANEN, J. E. SOBER, R. I. HARRINGTON & D. F. KARNOSKY. 2002. Altered performance of forest pests under atmospheres enriched by CO₂ and O₂. *Nature* 420(6914): 403-407.
- PEARSON, R. G. & T. P. DAWSON. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global ecology and biogeography* 12(5): 361-371
- ROLANDI, C. & P. E. SCHILMAN. 2012. Linking global warming, metabolic rate of haematophagous vectors and the transmission of infectious diseases. *Frontiers in Physiology* 3(75): 1-3. doi:10.3389/fphys.2012.00075.
- RAPOPORT, E. H. 1982. *Areography: Geographical Strategies of Species*. Pergamon Press, Oxford.
- SPICER, J. I. & K. J. GASTON. 1999. *Physiological diversity and its ecological implications*. Blackwell Science, Oxford.
- STEVENS, G. C. 1989. The latitudinal gradients in geographical range: how so many species co-exist in the tropics. *American Naturalist* 133: 240-256.
- TAYLOR, P. H. & S. D. GAINES. 1999. Can Rapoport's rule be rescued? Modeling causes of the latitudinal gradient in species richness. *Ecology* 80: 2474-2482.