



# Explorando el metabolismo: tasas metabólicas asociadas al dimorfismo sexual en *Heliconius hecale* (Lepidoptera: Nymphalidae)

## Exploring the metabolism: metabolic rates related with sexual dimorphism in *Heliconius hecale* (Lepidoptera: Nymphalidae)

Itzel Salas Prado\* , Luis Mendoza Cuenca 

Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Gral. Francisco J. Mújica, Col. Felicitas del Río C.P. 58040, Morelia, Michoacán. <https://orcid.org/0009-0008-0917-0723>

### Historial

Manuscrito recibido: 9 de noviembre de 2024

Manuscrito aceptado: 5 de febrero de 2025

Manuscrito publicado: abril 2025

### \*Autor para correspondencia

Itzel Salas Prado

e-mail: 1907582e@umich.mx

ORCID: 0009-0008-0917-0723

### Resumen

Las tasas metabólicas estiman el consumo energético de los organismos durante determinadas actividades y están moduladas por diversos factores como las condiciones ambientales y el diseño morfológico. En este trabajo evaluamos las diferencias intersexuales en los costos metabólicos en la especie *Heliconius hecale* y su relación con el diseño morfológico de vuelo. Los resultados sugieren que el dimorfismo sexual en la forma de las alas representa una respuesta adaptativa que permite optimizar las tasas metabólicas. El cambio observado en la distribución del mayor porcentaje del área en el ala anterior (i.e. segundo momento alar) hacia la parte distal del ala anterior en las hembras, asociado a una mayor masa corporal en relación con el área del ala (i.e. carga alar), resulta en una reducción de gastos metabólicos aún con el costo extra que representa producir y cargar los ovocitos.

**Palabras clave:** Tasas metabólicas, morfología alar, dimorfismo sexual, *Heliconius*

### Introducción

La tasa metabólica es una referencia confiable de la cantidad de energía que gasta un organismo al realizar sus actividades fisiológicas (Woods *et al.*, 2010). La tasa metabólica basal es uno de los rasgos fisiológicos más estudiados y evalúa el costo energético mínimo necesario para mantener las funciones vitales (Lighton, 2008). En cambio, la tasa metabólica de actividad estima la demanda energética total que un individuo presenta al trabajar los músculos locomotores, como al volar (tasa metabólica de vuelo) o caminar, e incluye además las funciones vitales (ej. digestión) que, por lo tanto, conlle-

### Abstract

Metabolic rates estimate energy consumption of organisms during specific activities and are modulated by various factors, such as environmental conditions and morphological design of individuals. In this study, we evaluate intersexual differences in metabolic costs in the species *Heliconius hecale* and their relationship with flight morphological design. The results suggest that sexual dimorphism in wing shape represents an adaptive response that optimizes the metabolic rates. The observed shift in the distribution of the highest percentage of the area in the forewing (i.e. second moment of wing area) towards the distal part of the forewing in females, associated with a higher body mass relative to wing area (i.e. wing loading), leads to a reduction in metabolic expenditures despite the additional cost of producing and carrying oocytes.

**Keywords:** Metabolic rates, wing morphology, sexual dimorphism, *Heliconius*

va un mayor consumo energético que las tasas basales o en reposo (Dudley, 2000; Niven y Scharlemann, 2005).

Las tasas metabólicas y la teoría metabólica son importantes en ecología y surgen como una representación del manejo de los recursos energéticos esenciales para la supervivencia y el desempeño de los organismos al realizar sus actividades, como la búsqueda de pareja, forrajeo, oviposición, y evasión de depredadores en los contextos ambientales particulares (Reinhold, 1999). Sin embargo, las tasas metabólicas cambian por la condición del organismo y múltiples rasgos como el tamaño corporal, edad, estado reproductivo, historial de alimen-

tación, comportamiento o temporada (Canzano *et al.*, 2006; Woods *et al.*, 2010; Niitepõld *et al.*, 2014).

En insectos voladores, la actividad muscular necesaria para el movimiento de las alas durante la locomoción es extremadamente costosa y aumenta de manera alométrica con el tamaño del cuerpo (Niven y Scharlemann, 2005). Por ejemplo, rasgos como la carga alar, que representa la masa corporal relativa al área alar, afectan el desempeño de vuelo y se ha observado que conforme aumenta la carga alar, aumenta la masa de los músculos torácicos e incrementa el costo del vuelo (Dudley, 1990). Además, una tasa metabólica más elevada permite generar la energía necesaria para mover sus alas rápidamente (Niven y Scharlemann, 2005; Canzano *et al.*, 2006).

Las alas no solo son herramientas de locomoción, también permiten la regulación de la temperatura del cuerpo (Tsai *et al.*, 2020) y la comunicación intraespecífica incluyendo el cortejo, la competencia y la elección de pareja, lo cual está directamente relacionado con el metabolismo. El tipo de vuelo, planeo o revoloteo, y el comportamiento de vuelo, cortejo acrobático, migración etc., están influenciados por presiones ecológicas como la depredación, condiciones climáticas, tipo de vegetación, selección sexual que incluye la búsqueda de pareja y cortejo, así como conductas particulares de cada sexo como la oviposición y el cortejo, que repercuten en el diseño de la morfología alar (Brakefield y French, 1999; Chazot *et al.*, 2016; Akand *et al.*, 2018; Le Roy *et al.*, 2019). A su vez, los análisis de biomecánica de vuelo en múltiples especies, particularmente en mariposas, sugieren que estas diferencias morfológicas modifican no solo el desempeño y eficiencia aerodinámica, sino los costos de vuelo de los individuos, aunque esto ha sido escasamente evaluado, particularmente en el contexto intraespecífico (LeRoy *et al.*, 2019).

El género *Heliconius* muestra una alta diversidad inter e intraespecífica de tamaño y forma corporal a lo largo del Neotrópico (Rosser *et al.*, 2012), y es uno de los géneros de mariposas en el que se ha estudiado ampliamente la biomecánica de vuelo. Por ejemplo, la mariposa cebra, *Heliconius charitonia* (Linnaeus, 1767) exhibe dimorfismo sexual, con las hembras presentando las alas delanteras más esbeltas cerca de la base, lo que facilita un vuelo más rápido (Mendoza-Cuenca y Macías-Ordoñez, 2005; Ramos-Pérez *et al.*, 2020), mientras que los machos muestran dos morfologías alares, asociadas a dos estrategias de apareamiento: machos de apareamiento pupal de tamaños corporales comparables con las hembras y machos patrulleros que son más pequeños (Mendoza-Cuenca y Macías-Ordoñez, 2005).

En las especies co-mimicas *Heliconius erato* (Lin-

naeus, 1758), *H. besckei* (Ménétriés, 1857) y *H. melpomene* (Linnaeus, 1758) se observa una gran similitud al comparar sus alas anteriores, lo que denota formas alares convergentes, y por tanto, conducta de vuelo mimética. Esta condición sugiere que la especie tóxica mostraría tasas metabólicas mayores. Además, la configuración de la banda roja en el ala anterior, que varía entre sexos, confiere un grado de dimorfismo sexual (Rossato *et al.*, 2018). En *Heliconius ismenius* se observa dimorfismo sexual en el tamaño corporal y la forma alar, con alas más anchas en hembras, adaptadas para un vuelo de bajo costo energético. En ese contexto y debido al alto costo de movimiento, se ha sugerido que las variaciones en el diseño morfológico presentes en el género *Heliconius* son respuestas adaptativas relacionadas con el desempeño y la eficiencia de vuelo, que permiten optimizar entre otros rasgos, las tasas metabólicas, equilibrando los gastos energéticos entre las actividades del organismo y su entorno (Ramos, 2018).

La elevada demanda energética del vuelo en los lepidópteros se satisface con la alimentación de néctar floral, alto en carbohidratos (Arrese y Soulages, 2010). En el caso de las especies del género *Heliconius*, los adultos también se alimentan de polen, como una reserva de emergencia (Niven y Scharlemann, 2005; Dasmahapatra *et al.*, 2012). Los aminoácidos presentes en el polen refuerzan los espermatóforos y óvulos, y se utilizan para la síntesis de defensas químicas (Estrada y Jiggins, 2002; Finkbeiner *et al.*, 2014). Son ejemplo de mimetismo mülleriano y anillos miméticos, donde especies tóxicas o no utilizan patrones de colores similares para disuadir a los depredadores (Srygley, 1999; Kronforst *et al.*, 2007; Rossato *et al.*, 2018).

En el presente trabajo, se analizó el efecto de las variaciones intersexuales en la morfología alar tanto en el desempeño aerodinámico de vuelo, como en el desempeño metabólico de la mariposa Neotropical *Heliconius hecale* (Fabricius, 1776). El objetivo fue entender como las variaciones en las conductas de vuelo de machos y hembras se asocian con el diseño morfológico de vuelo y sus consecuencias metabólicas en función del sexo, lo que nos acerca al conocimiento de las estrategias adaptativas del diseño alar en esta y otras especies del género *Heliconius*.

## Materiales y métodos

### Especie de estudio

*Heliconius hecale*, conocida como mariposa tigre cola larga, se distribuye en el norte del Neotrópico, desde

el sur de México hasta Brasil. Esta especie, de las más grandes del género (44-48 mm), exhibe una marcada coloración melánica con tonos de naranja brillante y una marca distintiva en forma de gancho o punta de flecha cercano al ángulo de curva (espacio  $Cu_1$  y  $Cu_2$ ) en la parte exterior del ala anterior (Young, 1975). Conocida por un vuelo intenso, con un ritmo de aleteo constante y de alto esfuerzo, tiende a congregarse en áreas donde los rayos del sol penetran y al anochecer se perchan cerca del dosel para reposar (Brown, 1976; Brown, 1981). Frecuentemente los huevos y estadios larvales se asocian con la planta hospedera *Passiflora vitifolia* Kunth en áreas de vegetación secundaria húmedas y ribereñas. El huevo, de 1.4 mm de alto, presenta un color amarillo claro que se torna naranja durante los cinco días previos a la eclosión. En el estadio larval 1 mide 4 mm y es de color naranja opaco, pasando por colores más brillantes y claros conforme avanza su desarrollo, hasta alcanzar un cuerpo blanco tiza y una cápsula cefálica de color naranja claro en el quinto estadio larval. La pupa se distingue por un tono marrón con espinas en el tórax, abdomen y antenas, así como manchas doradas en el abdomen (Young, 1975).

Se trabajó con ejemplares de esta especie durante el mes de mayo del 2024 en el Mariposario Siwiní ubicado en el Jardín Botánico Javier Clavijero en Xalapa, Veracruz, México (19°30'N y 96°56'W; 1400 msnm). Los individuos se obtuvieron de un grupo de madres reproductoras y fueron criados de huevo a pupa en el mariposario Spyrogira en San José Costa Rica, de donde se trasladaron como pupas (72 pupas) al laboratorio de mariposas del Jardín Botánico Clavijero.

Al eclosionar los individuos adultos se liberaron dentro del Mariposario Siwiní, con flores nativas como fuente de alimentación, se observaron durante los primeros 10 - 15 días, y fueron sexados mediante observación de la genitalia externa del individuo (Ramos, 2018) y marcados con plumón de punta fina de color negro o plateado en la región ventral del ala anterior, en el ala derecha para las hembras y en la izquierda para los machos (Mendoza-Cuenca y Macías-Ordóñez, 2005; Ramos, 2018). Posteriormente, se pesaron todos los individuos vivos con una báscula portátil con una precisión de 0.001 g, se midieron las tasas metabólicas de ambos sexos y se sacrificaron en sobres de papel glassine por congelamiento con las alas en posición de vuelo. Los ejemplares se desecaron y se colocaron sobre un calibrador de color con estándar de tamaño (ColorChecker Passport, Calibrite) y se capturó una imagen digital de cada ejemplar (N = 23) utilizando una cámara CANON T3i de 18 mpx.

### Tasas metabólicas

Para determinar las tasas metabólicas, se capturaron 14 hembras y 9 machos de *H. hecale*. Los especímenes se colocaron en una cámara cilíndrica (**Figura 1**), de 10 x 8.19 cm con capacidad de 526.81 ml, para medir la producción de  $CO_2$  de los organismos mediante un respirómetro de flujo continuo, modelo Q-box RP1LP Low Range Respirometry Package (Qubit System Inc., Kingston ON, Canadá) y el software asociado Logger Pro, con un flujo constante de 300 ml/min.

Para asegurar que el  $CO_2$  obtenido correspondiera exclusivamente al individuo, se instaló un tubo con cal sodada o “soda lime” ( $CaHNaO_2$ ) antes de la cámara que contenía el insecto (Lighton, 2008; Ramos-Pérez *et al.*, 2020). La estimación de las tasas metabólicas se realizó entre las 18-21 horas, período de nula o menor actividad de los organismos y para asegurar que estos pudieron digerir el néctar y polen obtenido dentro del mariposario a partir de las flores nativas disponibles al momento de introducirlos a la cámara.

Se midieron 2 tasas metabólicas calculadas en ml/h de  $CO_2$  producido por los individuos: 1) Tasa metabólica basal (TMB), y 2) Tasa metabólica en vuelo (TMV), en la primera se introdujeron 2-5 ejemplares al día individual y aleatoriamente en la cámara cubierta por tela oscura, situada en una habitación a temperatura ambiente y sin iluminación, para evitar el movimiento del individuo inducido por la luz y el estrés por los cambios térmicos. La medición de TMB fue de 11 minutos. Se descartaron los primeros 5 minutos para minimizar el error asociado al  $CO_2$  externo que ingresa al abrir la cámara y la agitación inicial del individuo al introducirlo, teniendo 6 minutos de lectura de TMB (Niitepöld *et al.*, 2014;



**Figura 1.** *Heliconius hecale* en vuelo dentro de la cámara del respirómetro.

Ramos, 2018). Como estimación para el metabolismo basal, se consideró el promedio del minuto más estable y de menor actividad.

La tasa metabólica en vuelo se cuantificó inmediatamente después de tomar la tasa metabólica basal y aun con el individuo en la cámara, se retiró la cubierta oscura y se iluminó con una lámpara led de 10W. La cámara se agitó sutil y constantemente durante 3 minutos para que la mariposa se mantuviera en vuelo, evitando que el organismo se posara en la base de la cámara, obteniendo picos de vuelo durante un minuto aproximadamente (Niitepõld *et al.*, 2014). El pico máximo de metabolismo en vuelo se estimó como el promedio del minuto más alto de vuelo.

Para determinar si existen relaciones entre ambas tasas se realizó un análisis de regresión lineal entre la TMB y la TMV para ambos sexos. Los datos metabólicos obtenidos se compararon entre sexos utilizando una prueba de Wilcoxon mediante el programa estadístico JMP.8 (SAS, Institute Inc).

### Variables aerodinámicas

A partir de las imágenes digitales se obtuvo el área alar, largo del ala, longitud total del cuerpo y ancho del tórax mediante el programa ImageJ (N = 23). También se midió la masa total seca del cuerpo, pesos de la cabeza, tórax, abdomen y alas con una balanza analítica (Ohaus adventurer, precisión 0.001 g). Se calcularon los parámetros aerodinámicos de carga alar, relación de aspecto y proporción de músculos de vuelo siguiendo el método propuesto por Ramos (2018). El segundo momento de área, que estima la distribución de área a lo largo del eje del ala se estimó utilizando el software WingImageProcessor (<http://www.unc.edu/~therick/>). Utilizamos pruebas pareadas de t-student para comparar las diferencias intrasexuales en las variables aerodinámicas en

la condición metabólica de ambos sexos, se aplicaron correcciones de Bonferroni para corregir por múltiples comparaciones simultáneas. Se evaluó que las variables dependientes cumplieran los supuestos de independencia de las muestras, normalidad y homogeneidad de varianzas.

### Análisis de la forma de las alas

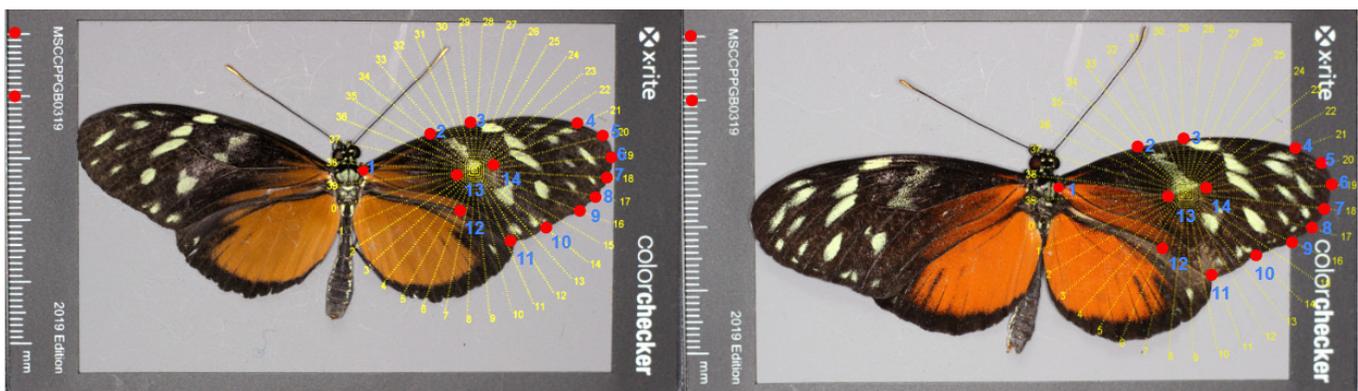
Para comparar las diferencias intersexuales en la forma de las alas, se utilizaron las imágenes digitales y técnicas de morfometría geométrica. Se colocaron 14 marcadores en las imágenes en TPSdig (**Figura 2**).

Siguiendo como referencia las venaciones  $Cu_{1a}$  y  $Cu_{1b}$ , se emplearon nueve semi-landmarks obtenidos con un abanico de Makefan. Se ubicaron landmarks en la base del ala, el ápice (extremo distal más alejado de la base), la curvatura del ala y las venas antes mencionadas, así como dos puntos en la escala milimétrica que permitieron estandarizar las mediciones y asegurar la comparabilidad entre los diferentes ejemplares (Moreno *et al.*, 2014; Rossato *et al.*, 2018). Las coordenadas procrustes se obtuvieron en el programa CoordGen8 y se compararon entre sexos utilizando un análisis de variables canónicas y posterior interpretación de la variación morfológica intersexual a través de análisis de placas delgadas en el programa CVAGen8 (Sheets, 2014).

## Resultados

### Tasas metabólicas

El análisis de Wilcoxon, comparando las tasas metabólicas basal y en vuelo entre hembras y machos de *H. hecale*, mostró que no existen diferencias significativas entre sexos para ninguna de las tasas (**Tabla 1**). El análisis de regresión lineal entre tasas metabólicas señala una



**Figura 2.** Landmarks y semi-landmarks utilizados para calcular coordenadas procrustes de *H. hecale* para hembras (izquierda) y machos (derecha).

**Tabla 1.** Tasas metabólicas (medias  $\pm$  D.E.). Resultados de la prueba de Wilcoxon entre hembras y machos de *Heliconius hecale*.

Tasa metabólica	Hembras	Machos	Z	Valor de P
Basal (ml/h)	0.320 $\pm$ 0.210	0.415 $\pm$ 0.321	0.592	0.571
En vuelo (ml/h)	1.095 $\pm$ 0.414	1.228 $\pm$ 0.661	1.000	1.000

relación entre la tasa basal y la tasa metabólica en vuelo para hembras ( $r^2= 0.141$ ,  $F= 0.185$ ,  $p= 0.001$ ) y para machos ( $r^2= 0.141$ ,  $F= 0.003$ ,  $p= 0.048$ ).

### Variabes aerodinámicas

Las pruebas de t-student realizadas a las medias morfológicas mostraron diferencias significativas entre los sexos para las variables masa total seca, peso del abdomen y la carga alar, siendo las hembras las que presentaron mayores valores; mientras que los machos exhibieron cerca de la mitad del peso abdominal presente en hembras (**Tabla 2**). En cambio, no se encontraron diferencias entre los sexos para las variables peso total fresco, peso alar, área alar, longitud alar, longitud total del cuerpo, ancho del tórax, proporción de músculos de vuelo y radio de aspecto (**Tabla 2**). Respecto al análisis de las variables aerodinámicas, los análisis de pruebas de t-student solo mostraron diferencias significativas en la carga alar siendo las hembras nuevamente las que muestran los mayores valores (**Tabla 2**).

### Morfología alar

El análisis de variables canónicas presenta diferencias en la forma alar entre machos y hembras (Axis 1: Lambda = 0.2398,  $\chi^2 = 28.5600$ ,  $df = 2$ ,  $p = 6.2846e-07$ ). Las rejillas de deformación asociadas al análisis de placas

delgadas muestran que las hembras presentan alas con el momento de área (espacio donde se concentra la mayor distancia de esta superficie) más cercano al extremo distal (**Figura 3a, b**), esta morfología suele asociarse a la reducción en las fuerzas de arrastre provocadas por las puntas del ala. Por otro lado, los machos exhiben alas con la curvatura posterior más pronunciada, lo que produce menor presión en el dorso del ala y un menor costo energético (**Figura 3a, b**). Análisis de variables canónicas entre machos (triángulos y círculo azul) y hembras (puntos y círculo negro) denotan la diferencia entre sexos (**Figura 3c**).

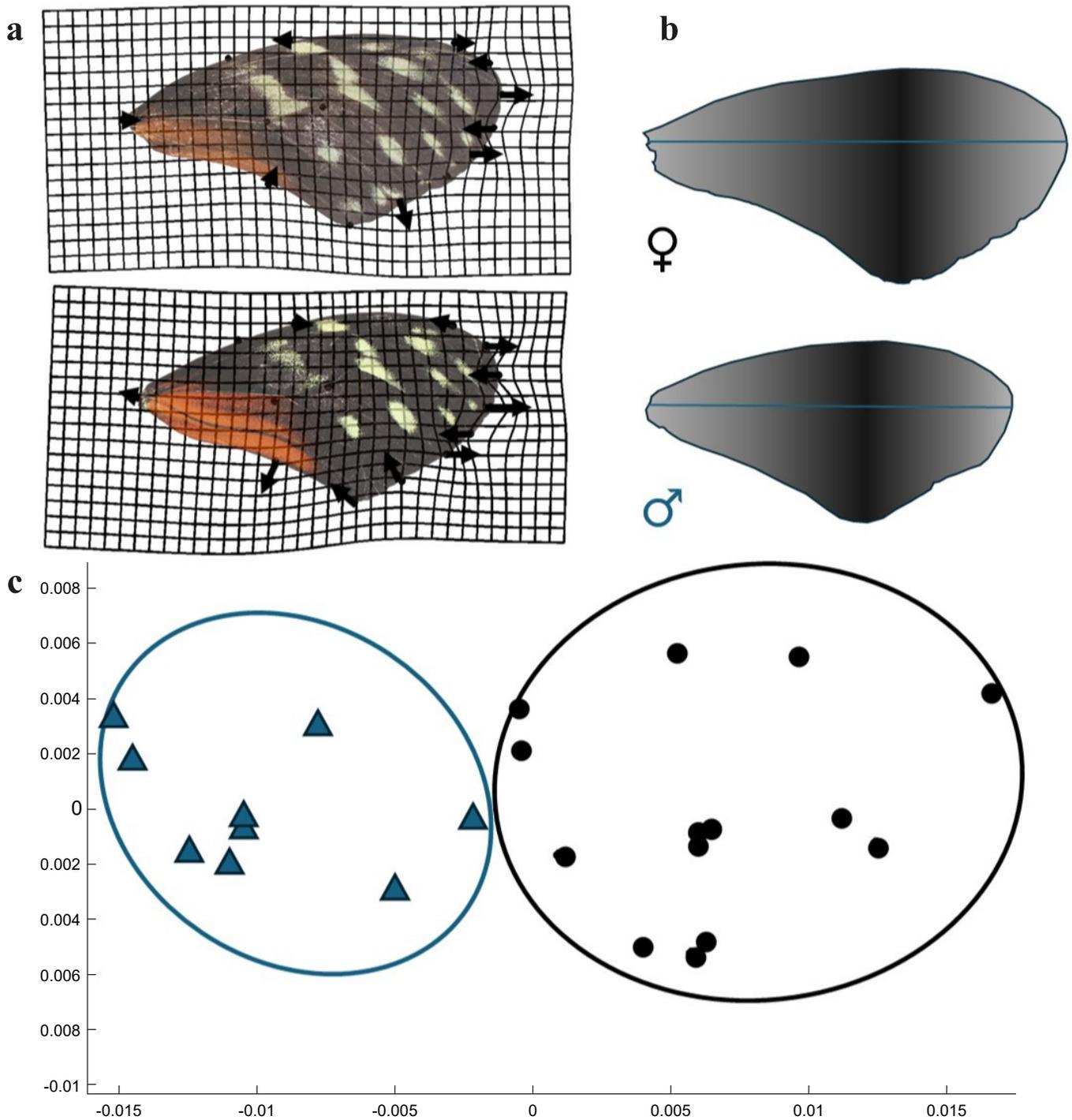
### Discusión

En múltiples especies de lepidópteros, y particularmente en la tribu Heliconiini, se observan diferencias inter e intraespecíficas en la morfología alar que incluyen aerodinámica, coloración y forma, y se ha sugerido que están asociadas a diversas presiones ecológicas, así como a diferencias fisiológicas intersexuales de las especies. En ese contexto, es posible que las diferencias en la morfología alar entre los sexos se vean reflejadas en diferencias en los costos metabólicos de los individuos. Sin embargo, nuestros resultados muestran que a pesar de las diferencias en el diseño de vuelo entre hembras y machos de la mariposa *Heliconius hecale*, no se detectaron diferencias intersexuales significativas en las tasas metabólicas en reposo, ni durante el vuelo, lo cual es consistente con lo reportado para otras especies del género *Heliconius* (Mendoza-Cuenca y Macías-Ordóñez, 2005; Ramos, 2018).

Al igual que en otras especies de mariposas en las que se ha evaluado la relación entre la morfología de

**Tabla 2.** Comparaciones entre sexos de *H. hecale* en medidas de variables morfológicas y aerodinámicas (media  $\pm$  D.E.). \*Indica diferencias intersexuales significativas en los resultados de la prueba de t-student.

Variabes morfológicas	Hembras	Machos	valor de P
Peso total fresco (mg)	225.00 $\pm$ 33.00	204.00 $\pm$ 51.96	>0.05
Peso total seco (mg)	85.45 $\pm$ 13.47	70.82 $\pm$ 11.61	<b>0.03*</b>
Peso abdomen (mg)	32.67 $\pm$ 4.95	18.66 $\pm$ 4.22	<b>0.006*</b>
Área alar (mm <sup>2</sup> )	1133.12 $\pm$ 77.73	1108.01 $\pm$ 122.59	>0.05
Longitud alar (mm)	43.20 $\pm$ 1.74	43.85 $\pm$ 1.22	>0.05
Longitud total del cuerpo (mm)	31.21 $\pm$ 2.42	32.11 $\pm$ 2.42	>0.05
Variabes aerodinámicas	Hembras	Machos	valor de P
Carga alar (Nm <sup>-2</sup> )	1.48 $\pm$ 0.21	1.25 $\pm$ 0.11	<b>0.019*</b>
Proporción de músculos de vuelo	0.285 $\pm$ 0.027	0.320 $\pm$ 0.044	>0.05
Radio de aspecto	3.67 $\pm$ 0.50	4.00 $\pm$ 0.30	>0.05



**Figura 3.** Análisis de morfometría geométrica de *Heliconius hecale*. **a)** Rejillas de deformación que muestran la variación morfológica alar entre machos (abajo) y hembras (arriba), las flechas negras señalan la orientación de la deformación. **b)** Momento del área en el ala anterior derecha, donde la escala de grises señala el área concentrada. **c)** Análisis de variables canónicas entre machos (triángulos y círculo azul) y hembras (puntos y círculo negro).

las alas y la cinemática de vuelo, como *Pararge aegeria* (Linnaeus, 1758), *Speyeria mormonia* (Boisduval, 1869) y *H. charitonia*, nuestros análisis de morfología muestran que las hembras de *H. hecale* presentan un segundo momento de área más cercano al extremo distal, es decir, con una reducción en la longitud del margen externo.

Este diseño morfológico se asocia a una mayor eficiencia en el vuelo en el caso de las hembras, ya que permiten mover el aire con mayor velocidad, generando una sustentación que facilita trayectorias rectas más estables con un menor costo energético. También incrementa la fuerza de despegue, lo que puede estar relacionado

a compensar el costo adicional que representa el peso de un abdomen con múltiples óvulos (Berwaerts *et al.*, 2002; Niitepõld y Boggs, 2015; Ramos-Pérez *et al.*, 2020). En términos de diseño, el borde externo del ala presenta el margen ligeramente redondeado e irregular que reduce los vórtices del aire generado en las puntas alares, esto facilita la evasión de depredadores y la búsqueda de sitios de oviposición (Dudley, 2000).

Por otra parte, los machos en *H. hecale* presentan alas delanteras con un borde anterior recto, el cual entra en contacto directo con el viento y las fuerzas de resistencia. Este diseño alar parece proporcionar una mayor estabilidad durante el despegue y el vuelo de planeo, brindando un despegue y vuelo más controlado (Srygley, 1999; Berwaerts *et al.*, 2002; Le Roy *et al.*, 2019), aunque podría reducir la sustentación, obligando a los machos a aletear con mayor frecuencia o a aumentar su velocidad de vuelo para compensar. Aunque este diseño alar también limita la capacidad de maniobras rápidas, ya que el ala no generaría fuerzas de sustentación adicionales al cambiar de dirección de manera abrupta (Dudley, 2000). Esta morfología difiere con la observada en especies como *Pararge aegeria*, *Heliconius charitonia* y *Heliconius ismenius*, en donde los machos presentan alas más alargadas, lo que les otorga una mayor capacidad de aceleración (Berwaerts *et al.*, 2002; Ramos, 2018), por lo que sería necesario explorar la relación entre la morfología alar y la cinemática de vuelo en el comportamiento de vuelo de los machos, para evaluar si el sistema de apareamiento de la especie no requiere que los machos realicen persecuciones acrobáticas hacia las hembras, o si está asociado a que es una especie no-palatable, por lo que no requiere cambios abruptos de dirección de vuelo para escapar de los depredadores.

Las hembras exhibieron una carga alar mayor a la de los machos, debido al peso extra del abdomen cargado de ovocitos, sin necesidad de un aumento proporcional en la inversión en músculos de vuelo, mientras que los machos presentan una morfología alar más adecuada para vuelos en planeo, lo cual facilita la búsqueda de pareja y alimentación (Mendoza-Cuenca y Macías-Ordóñez, 2009; Ramos, 2018; Darveau, 2024).

Nuestros resultados sustentan que la morfología alar de *Heliconius hecale* podría reflejar un diseño adaptativo asociado principalmente con presiones de selección sexual debido a las características del sistema de apareamiento de *H. hecale* en que los machos buscan activamente a las hembras y cortejan a través de vuelo estático, aunado a los requerimientos fisiológicos de los sexos (ej. producción de óvulos), optimizando el diseño de vuelo de cada sexo sin incrementar los cos-

tos metabólicos. A pesar de la ausencia de dimorfismo en los tamaños relativos de los sexos como la longitud alar, estudios previos en el género *Heliconius*, sugieren que la alimentación que incluye polen proporciona a las hembras la energía metabólica necesaria para satisfacer sus mayores requerimientos. Estas diferencias intraespecíficas subrayan la importancia de la selección sexual y natural en la evolución del diseño de vuelo en los lepidópteros, manteniendo un equilibrio entre las demandas fisiológicas y ecológicas sin comprometer la eficiencia energética de los individuos.

Adicionalmente, y de acuerdo con lo reportado previamente en la literatura, se observa una correlación entre la tasa metabólica basal (TMB) y la tasa metabólica durante el vuelo (TMV) (Dudley, 2000). Esto sugiere que, dado el comportamiento de vuelo de la especie con un ritmo de aleteo constante y de alto esfuerzo, los individuos dependen de una maquinaria metabólica altamente eficiente para mantener la funcionalidad tanto en reposo como en actividad (Niitepõld y Boggs, 2015; Darveau, 2024). En consecuencia, las presiones selectivas que actúan sobre la tasa metabólica basal parecen influir en la eficiencia durante el vuelo, de manera que cualquier modificación en el comportamiento de vuelo repercute en la tasa basal.

La evidencia sobre las tasas metabólicas de *Heliconius hecale* sustentan que las diferencias en la relación entre la proporción de aspecto tales como las diferencias en el diseño de las alas y la carga alar de hembras y machos podría representar diseños adaptativos que equilibran el costo de vuelo entre los sexos. Es de suma importancia corroborar las predicciones de la aerodinámica de vuelo comparando con observaciones directas en campo de la velocidad y frecuencia de aleteo de cada sexo, para ratificar los resultados de este estudio. También se hace necesario extender estos estudios a la observación directa de las frecuencias y los tipos de vuelo que realizan las especies durante el forrajeo y la conducta reproductiva. En ese contexto, al ser *H. hecale* una especie con apareamiento de tipo adulto, es necesario cuantificar el costo en tiempo y energía de los vuelos de cortejo de los machos para poder determinar si está relacionado y cuál es su influencia en el diseño morfológico, por ello, se requiere una comparación de estas variables para una mejor comprensión de los trade-offs obtenidos para alcanzar un mejor desempeño de vuelo y metabólico en lepidópteros.

## Agradecimientos

A Yesica Reyes y Andros Hernández por su apoyo en el

uso del respirómetro y en el trabajo de campo en Xalapa. Al mariposario Spyrogira en San José, Costa Rica por suministrar las pupas con las que se llevó a cabo la investigación. Al Biol. Octavio Rivera Hernández responsable del mariposario Siwiní del INECOL por su apoyo para el cuidado de las mariposas durante este trabajo, así como al Dr. Milton Díaz y al Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero por permitir la estancia académica de Itzel Salas durante el desarrollo de este trabajo.

## Referencias

- Akand S, Bashar M, Rahman S, Khan H (2018). Morphometric variation in the species of two subfamilies of lycaenid butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae) of Bangladesh. *Journal of Biodiversity Conservation and Bioresource Management* 3(1):9-16. doi:10.3329/jbcm.v3i1.36756
- Arrese EL, Soulages JL (2010). Insect fat body: Energy, metabolism, and regulation. *Annual Review of Entomology* 55(1):207-225. doi:10.1146/annurev-ento-112408-085356
- Berwaerts K, Van Dyck H, Aerts P (2002). Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology* 16(4):484-491. doi:10.1046/j.1365-2435.2002.00650.x
- Brown KS (1976). An illustrated key to the silvaniform *Heliconius* (Lepidoptera: Nymphalidae) with descriptions of new subspecies. *Transactions of the American Entomological Society* 102(3):373-484.
- Brown KS (1981). The biology of *Heliconius* and related genera. *Annual Review of Entomology* 26(1):427-457. doi:10.1146/annurev. en.26.010181.002235
- Canzano AA, Krockenberger AA, Jones RE, Seymour JE (2006). Rates of metabolism in diapausing and reproductively active tropical butterflies, *Euploea core* and *Euploea sylvester* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Physiological Entomology* 31(2):184-189. doi:10.1111/j.1365-3032.2006.00506.x
- Chazot N, Panara S, Zilbermann N, Blandin P, Poul YL, Cornette R, Elias M, Debat V (2016). Morpho morphometrics: Shared ancestry and selection drive the evolution of wing size and shape in Morpho butterflies. *Evolution* 70(1):181-194. doi:10.1111/evo.12842
- Darveau C (2024). Insect flight energetics and the evolution of size, form and function. *Integrative and Comparative Biology* 64(2):586-597. doi:10.1093/icb/icae028
- Dasmahapatra KK, Walters JR, Briscoe AD, Davey JW, Whibley A, Nadeau NJ, Zimin AV, Hughes DST, Ferguson LC, Martin SH, Salazar C, Lewis JJ, Adler S, Ahn S, Baker DA, Baxter SW, Chamberlain NL, Chauhan R, Counterman BA, Jiggins CD (2012). Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species. *Nature* 487(7405):94-98. doi:10.1038/nature11041
- Dudley R (2000). The biomechanics of insect flight: Form, function, evolution. *Princeton University Press*, 496 pp. ISBN: 9780691094915
- Estrada C, Jiggins CD (2002). Patterns of pollen feeding and habitat preference among *Heliconius* species. *Ecological Entomology* 27(4):448-456. doi:10.1046/j.1365-2311.2002.00434.x
- Finkbeiner SD, Briscoe AD, Reed RD (2014). Warning signals are seductive: Relative contributions of color and pattern to predator avoidance and mate attraction in *Heliconius* butterflies. *Evolution* 68(12):3410-3420. doi:10.1111/evo.12524
- Kronforst MR, Gilbert LE (2007). The population genetics of mimetic diversity in *Heliconius* butterflies. *Proceedings of The Royal Society B Biological Sciences* 275(1634):493-500. doi:10.1098/rspb.2007.1378
- Le Roy C, Debat V, Llaurens V (2019). Adaptive evolution of butterfly wing shape: from morphology to behavior. *Biological Reviews/Biological Reviews of The Cambridge Philosophical Society* 94(4):1261-1281. doi:10.1111/brv.12500
- Lighton JRB (2008). Measuring metabolic rates: A manual for scientists. *Oxford University Press*, 217 pp. ISBN: 9780191868672.
- Mendoza-Cuenca L, Macías-Ordóñez R (2005). Foraging polymorphism in *Heliconius charitonia* (Lepidoptera: Nymphalidae): morphological constraints and behavioural compensation. *Journal of Tropical Ecology*, 21(4):407-415. doi:10.1017/s0266467405002385
- Mendoza-Cuenca L, Macías-Ordóñez R (2009). Female asynchrony may drive disruptive sexual selection on male mating phenotypes in a *Heliconius* butterfly. *Behavioral Ecology* 21(1):144-152. doi:10.1093/beheco/arp163
- Moreno-Barajas R, Rodríguez-Romero FJ, Velázquez-Rodríguez AS, Sánchez-Nava P (2014). Análisis ecomorfológicos y estudios de caso en México. *Universidad Autónoma del Estado de México* 154 pp. ISBN: 9786074225006.
- Niitepõld K, Boggs CL (2015). Effects of increased flight on the energetics and life history of the butterfly *Speyeria mormonia*. *PLoS ONE* 10(10): e0140104. doi:10.1371/journal.pone.0140104
- Niitepõld K, Perez A, Boggs CL, (2014). Aging, life span, and energetics under adult dietary restriction in Lepidoptera. *Physiological and Biochemical Zoology* 87(5), 684-694. doi:10.1086/677570
- Niven JE, Scharlemann JP (2005). Do insect metabolic rates at rest and during flight scale with body mass? *Biology Letters* 1(3):346-349. doi:10.1098/rsbl.2005.0311
- Ramos PVI (2018). Variación morfológica asociada al desempeño metabólico de vuelo de *Heliconius charitonia*. Tesis de Maestría, *Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo*, Pp 39.

- Ramos-Pérez VI, Castellanos I, Robinson-Fuentes VA, Macías-Ordóñez R, Mendoza-Cuenca L (2020). Sex-related interannual plasticity in wing morphological design in *Heliconius charithonia* enhances flight metabolic performance. *PLoS ONE* 15(10):e0239620. doi:10.1371/journal.pone.0239620
- Reinhold K (1999). Energetically costly behaviour and the evolution of resting metabolic rate in insects. *Functional Ecology* 13(2):217-224. doi:10.1046/j.1365-2435.1999.00300.x
- Rossato DO, Boligon D, Fornel R, Kronforst MR, Gonçalves GL, Moreira GRP (2018). Subtle variation in size and shape of the whole forewing and the red band among co-mimics revealed by geometric morphometric analysis in *Heliconius* butterflies. *Ecology and Evolution* 8(6):3280-3295. doi:10.1002/ece3.3916
- Rosser N, Phillimore AB., Huertas B, Willmott KR, Mallet J (2012). Testing historical explanations for gradients in species richness in heliconiine butterflies of tropical America. *Biological Journal of The Linnean Society* 105(3):479-497. doi:10.1111/j.1095-8312.2011.01814.x
- Sheets HD (2014). Integrated morphometrics package (IMP) 8 [Software de computadora] <https://www.animal-behaviour.de/imp/> [consultado el 20 de octubre del 2024]
- Srygley RB (1999). Locomotor mimicry in *Heliconius* butterflies: contrast analyses of flight morphology and kinematics. *Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences* 354(1380):203-214. doi:10.1098/rstb.1999.0372
- Tsai C, Childers RA, Shi NN, Ren C, Pelaez JN, Bernard GD, Pierce NE, Yu N (2020). Physical and behavioral adaptations to prevent overheating of the living wings of butterflies. *Nature Communications* 11(1). doi:10.1038/s41467-020-14408-8
- Woods WA, Wood CAL, Ebersole J, Stevenson RD (2010). Metabolic rate variation over adult lifetime in the butterfly *Vanessa cardui* (Nymphalidae: Nymphalinae): aging, feeding, and repeatability. *Physiological and Biochemical Zoology* 83(5):858-868. doi:10.1086/656216
- Young AM (1975). Observations on the life cycle of *Heliconius hecale zuleika* (Hewitson) in Costa Rica. *The Pan-Pacific Entomologist* 51(1):76-85.