

Variación morfométrica de la pata mesotorácica de *Rhagovelia gastrotricha* (Hemiptera: Veliidae) en los Andes de Colombia

Morphometric variation in the mesothoracic leg of *Rhagovelia gastrotricha* (Hemiptera: Veliidae) in the Colombian Andes

Dora Nancy Padilla-Gil¹
y Juan Pablo García-López²

¹Departamento de Biología, Universidad de Nariño, Ciudad Universitaria Torobajo, Bloque 3, Cuarto Piso San Juan de Pasto, Nariño, Colombia

²Grupo de investigación de Entomología, Universidad de Nariño, San Juan de Pasto, Nariño, Colombia

e-mail: dnpadilla@udenar.edu.co

Recibido: 19 de mayo de 2015. **Aceptado:** 13 de enero de 2016.

Padilla-Gil D. N. y J. P. García-López. 2016. Variación morfométrica de la pata mesotorácica de *Rhagovelia gastrotricha* (Hemiptera: Veliidae) en los Andes de Colombia. *Hidrobiológica* 26 (3): 395-401.

RESUMEN

Antecedentes. Los Gerromorpha presentan como zona adaptativa la película superficial del agua. Estos insectos exhiben asociaciones definidas entre el hábitat, su componente genético y algunos elementos estructurales. Los Vélidos del género *Rhagovelia* encontrados en ecosistemas acuáticos lóticos en microhábitats heterogéneos, evidencian diferencias en las patas medias, las cuales están implicadas en su hidrodinámica. **Objetivos.** Comparar la variabilidad interpoblacional de la pata media en *Rhagovelia gastrotricha*. **Métodos.** Este estudio analiza cuatro poblaciones de *R. gastrotricha* en el piedemonte Andino de la vertiente Pacífica de la Cordillera Occidental de los Andes en un rango altitudinal entre los 1000 a 1200 m s.n.m. entre las localidades de “Ricaurte” (Quebrada Palpis y Quebrada Amor) y Altaquer (Quebrada Ensellada y Río Ñambi), en el departamento de Nariño. Los muestreos se realizaron en noviembre de 2011. Se realizó un análisis de morfometría geométrica con descriptores elípticos de Fourier del contorno de los segmentos fémur, tibia y tarso en 40 individuos de cuatro poblaciones del suroeste de Nariño. **Resultados.** Los insectos con patas medias que presentan mayor contorno en los segmentos fémur y tibia son los de los cuerpos de agua de las Quebradas Palpis y Amor; les preceden los de Río Ñambi. Los especímenes de La Ensellada presentaron menor contorno tanto del fémur como de la tibia. El análisis de varianza muestra diferencias significativas ($p < 0,05$) en el contorno de los tres segmentos de la pata media entre las poblaciones. **Conclusiones.** Se argumentan las diferencias con relación a la topografía y algunos parámetros físico-químicos de los cuerpos de agua muestreados.

Palabras clave: Insectos acuáticos, morfometría, neotrópico, suroeste de Colombia, topografía.

ABSTRACT

Background. The Gerromorpha are adapted on the water surface film. These insects exhibit strong associations between their genetic component, some structural elements of their body and the habitat. The genus *Rhagovelia* (Veliidae) is found in lotic aquatic ecosystems in heterogeneous microhabitats, where show differences in the middle legs, which are involved in the hydrodynamic of insect. **Goals.** In order to compare the interpoplational variability of the middle leg of *Rhagovelia gastrotricha*. **Methods.** This study analyzed four populations of *R. gastrotricha* in the sub-Andean foothills of the pacific slope in the west Andes at altitudinal ranges that go from 1000 to 1220 m.a.s.l., between the towns of “Ricaurte” (forest streams Quebrada Palpis and Quebrada Amor) and “Altaquer” (Quebrada Ensellada and River Ñambi), in the department of Nariño. Samples were collected in November 2011. We analyzed by means of geometric morphometrics (Fourier’s elliptic descriptors) the outline of femur, tibia and tarsus segments, of 40 individuals from four populations of southwestern Nariño. **Results.** The insects with middle legs that present bigger contour of the femur and tibia were of the water bodies from Quebradas Palpis and Amor; next precedes River Ñambi. The Ensellada’s specimens presented minor contour so much of the femur as of the tibia. The variance analysis indicate significant differences ($p < 0.05$) in the outline of the middle leg between populations. **Conclusions.** Differences are justified by relation with the topography and some physic-chemistry parameters of water bodies.

Key words: Aquatic insects, morphometry, neotropic, south-west Colombia, topography.

INTRODUCCIÓN

Los hemípteros acuáticos del infraorden Gerromorpha comienzan su historia de vida, locomoción, alimentación y comportamiento reproductivo en la superficie del agua (Spence & Andersen, 1994). Dentro de los Gerromorpha, la familia Veliidae es considerada la más numerosa (seguida de los Gerridae), con 6 subfamilias, 61 géneros y cerca de 962 especies a nivel mundial (Andersen, 1982; Polhemus & Polhemus, 2008). El género *Rhagovelia* Mayr, incluido en esta misma familia, es el más grande de los heterópteros, se reproduce en ambientes acuáticos y cuenta con alrededor de 200 taxones en todo el mundo (Polhemus, 1997).

En Colombia, los vélidos están divididos en 6 géneros y 66 especies, el más diverso es *Rhagovelia* (con 51 especies), prolífico principalmente en la región Andina (Padilla-Gil, 2012a).

Rhagovelia gastrotricha Padilla-Gil, 2011, especie que es objeto de estudio en esta investigación, pertenece al complejo *angustipes* y al grupo *bisignata*; con distribución restringida al suroeste del departamento de Nariño (Colombia), en la vertiente occidental de la Cordillera Occidental, con rango altitudinal entre los 1000 y 1400 m s.n.m.; habita en ecosistemas acuáticos lóticos del Orobioma Bajo Andes con vegetación secundaria.

Las investigaciones acerca de la familia Veliidae demostraron que el largo de las patas ha experimentado cambios evolutivos debido al gen *Ultrabithorax* (*Ubx*); cuya expresión fenotípica pasó del plan general, largo de la pata posterior mayor y de la anterior menor $L3 > L2 >$

$L1$, a $L2 > L3 > L1$ y se generalizó en las Gerridae. Esta condición se relaciona con el modo de locomoción en la superficie del agua, donde $L2$ actúa como remos y $L3$ como timones (Khila *et al.*, 2009).

A pesar de la diversidad y amplia distribución geográfica de las *Rhagovelia* y el gran interés que ha despertado en los últimos años (Moreira & Ribeiro, 2009; Moreira *et al.*, 2010, 2012; Padilla-Gil, 2011a, 2011b, 2012b, 2013; Padilla-Gil & Moreira, 2013), la variabilidad de las características biológicas y ecológicas de las especies neotropicales de este género no se ha estudiado.

Esta investigación tuvo como objetivo comparar la variabilidad interpoblacional de la especie *R. gastrotricha* respecto al largo de la pata media y sus características, las cuales dependen del ambiente, principalmente de la topografía y los parámetros fisicoquímicos del agua; se consideraron cuatro ecosistemas acuáticos neotropicales de los Andes del suroeste de Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Áreas de muestreo y colecta. La colecta de los especímenes se realizó en cuatro localidades del piedemonte costero del Suroeste de Nariño, pertenecientes a dos municipios, Ricaurte (Quebrada Palpis y Quebrada Amor) y Altaquer (Quebrada Ensellada y Río Ñambi), en un rango altitudinal de 1000 a 1220 m (Fig. 1, Tabla 1); los muestreos se realizaron en noviembre de 2011. La colecta manual se realizó sobre la superficie de diferentes cuerpos de agua, con una red de mano cuadrada de 25 cm de largo y una malla de 1 mm. Adicionalmente, se

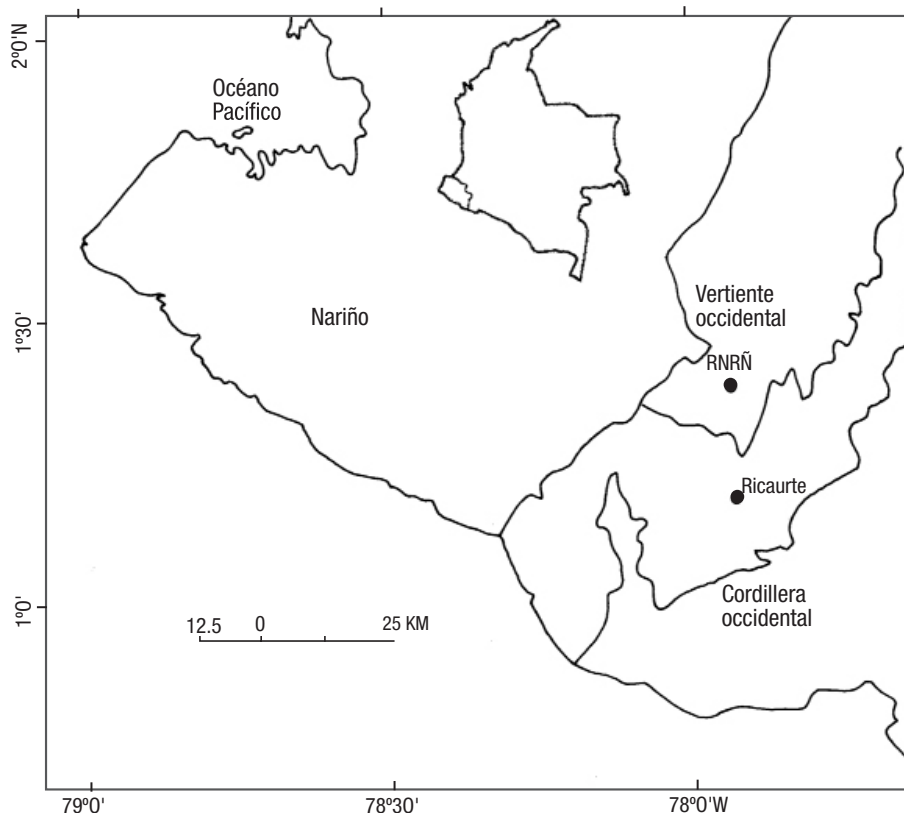


Figura 1. Ubicación de las áreas de muestreo, RNRÑ: Reserva Natural Río Ñambi, Colombia.

Tabla 1. Localización, altitud y parámetros físico-químicos del agua de los sitios de muestreo, en el piedemonte Andino de la vertiente Pacífica.

Sitio	Coordenadas	Altitud m.s.n.m.	Temperatura (°C)		pH	Conductividad S/m	Oxígeno %
			Agua	Ambiental			
Quebrada Palpis	01°13'35,2" N 78°03'18" O	1.000	19.5	20	7	0.54	83
Quebrada Amor	01°13'35,7" N 78°03'0,05" O	1.010	19	19.5	6.5	0.43	75
Quebrada Ensellada	01°14'16,7" N 78°05'13,4" O	1.040	20	27	5.5	0.3	70
Río Ñambí	01°17'40,6" N 78°05'58,7" O	1.220	19	24	6.5	0.09	108

recolectaron datos de parámetros ambientales: temperatura ambiental y del agua (termómetro), oxígeno disuelto (oxímetro), conductividad (conductímetro) y pH (medidor de pH).

Los insectos fueron preservados en etanol al 70% y transportados al Laboratorio de Entomología de la Universidad de Nariño para su identificación. Todos los especímenes examinados pasaron a formar parte de la Colección de Entomología de la Universidad de Nariño, San Juan de Pasto, Nariño (PSO-CZ).

Morfometría geométrica. La pata media derecha (Fig. 2) de 40 insectos machos de cuatro poblaciones de *R. gastrotricha* (diez por cada sitio de muestreo) se diseccionó. No se trabajó con hembras por las diferencias en tamaño y forma que presentan debido a la edad y estado de gravidez (Andersen, 1982), lo cual podría afectar las medidas morfométricas e influir al hacer la comparación con las demás poblaciones.

Los segmentos (fémur, tibia y tarso) se observaron en microscopio con aumento 4X y 10X y se tomaron fotografías digitales con una cámara Sony DSC WX7 con zoom de 5X y gran angular de 25 mm.

El largo total del cuerpo y la proporción entre éste y el largo de la pata media de cada espécimen (Fig. 3), se determinó gracias a las imágenes digitalizadas calculadas con el programa MicroMeasure (versión 1.06); se midió del ápice anterior de la cabeza hasta al ápice del abdomen.

Para el análisis elíptico de Fourier se dibujaron los contornos de las imágenes digitalizadas del fémur, la tibia y el tarso con el programa GIMP (versión 2.6). Posteriormente, para determinar las coordenadas y la cantidad de puntos (promedio de 800 puntos) en cada contorno se usó el programa TPSserie (versión 1.37). Los coeficientes de Fourier de cada armónico se obtuvieron gracias al programa EFAwin (copyright Rohlf y Ferson). Por último, se hicieron las normalizaciones de tamaño y la rotación del primer punto digitalizado. La serie de armónicos fue interrumpida en el armónico 3.

Análisis estadístico. Las matrices de los coeficientes de Fourier se analizaron mediante MANOVA CVA, con el programa Past versión 1.64 (Hammer & Harper, 2006). Las variables ambientales se correlacionaron mediante un análisis de correspondencia canónica con los parámetros fisicoquímicos y variables morfométricas. Las variables morfomé-

tricas también se analizaron mediante un análisis de comparación de varianzas (ANOVA).

RESULTADOS

Los resultados indican que *Rhagovelia gastrotricha* se encuentra en ríos y quebradas con temperaturas de agua entre 19 y 20 °C; 70-108% de oxígeno disuelto; pH de 5.5-7.0, y conductividad de 0.09 a 0.54 S/m (Tabla 1).

El análisis de varianza (Tablas 2 y 3) muestra diferencias significativas ($p < 0,05$) para el contorno de todos los segmentos de la pata media de los machos de la población de La Ensellada respecto de las otras tres poblaciones (Fig. 3).

DISCUSIÓN

Los insectos con patas medias que presentan mayor contorno en los segmentos fémur y tibia son los de los cuerpos de agua con más corriente, los de las quebradas Palpis y Amor; les preceden los de Río Ñambí, donde la recolección de los especímenes fue hecha debajo de las rocas grandes, con menor flujo de agua y turbulencia.

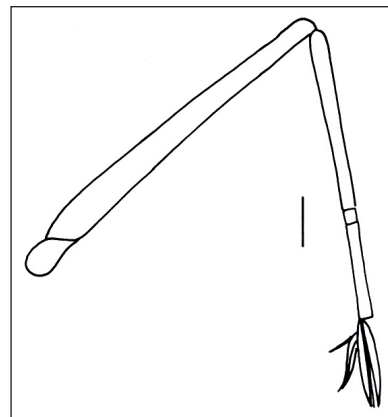
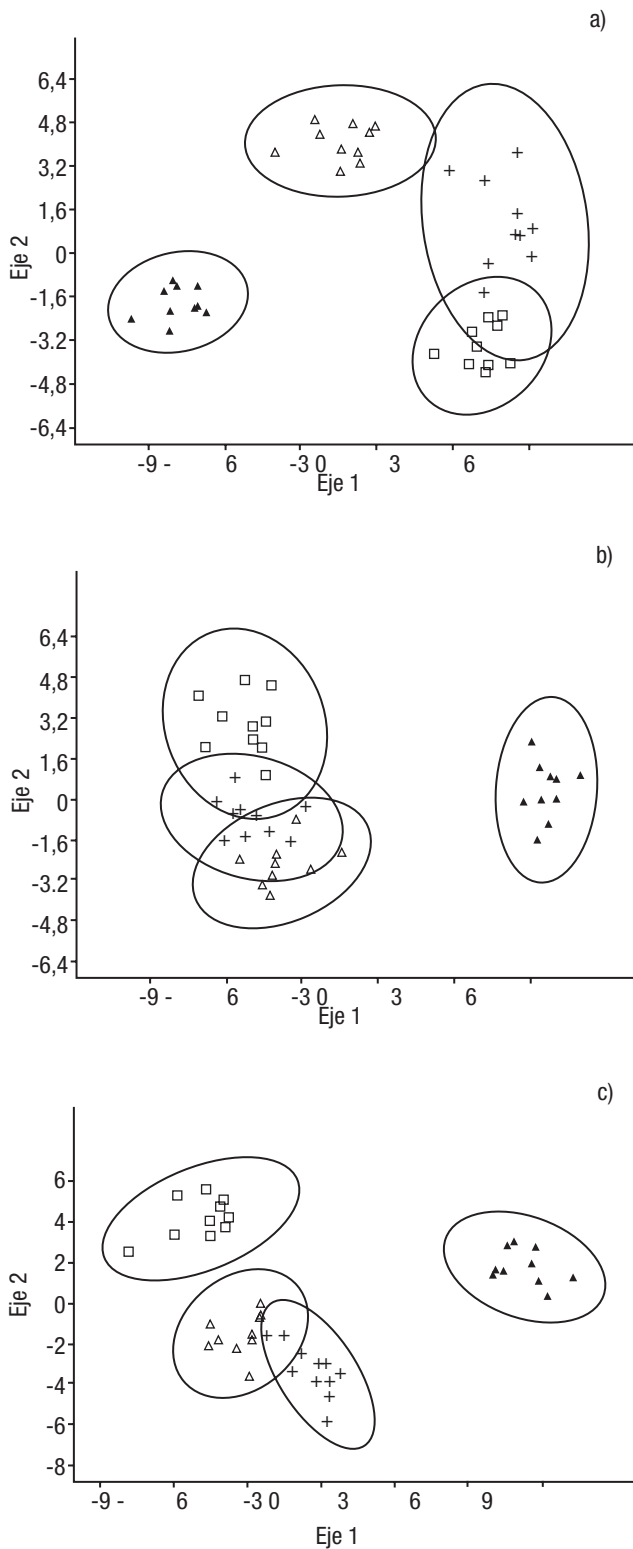


Figura 2. Pata mesotorácica del macho hemíptero de *Rhagovelia gastrotricha*. Escala = 0,5 mm.



Figuras 3a-c. Análisis morfométrico de la pata media de *Rhagovelia gastrotricha* en cuatro poblaciones de sitios de la Reserva Natural Río Nambí, Colombia. □ = Quebrada Palpis. ▲ = Quebrada Ensillada. △ = Quebrada Amor. + = Río Nambí. a) Fémur medio. b) Tibia media. c) Tarso medio.

Los especímenes de La Ensillada, por otro lado, presentaron menor contorno tanto del fémur como de la tibia debido a que las aguas de esta quebrada son las que menos corriente tienen, por formar parte de un cañón con límites demarcados y más estrechos y una topografía similar a la de una silla de montar, de allí su nombre “Ensillada”. Un contorno más grande de los segmentos del fémur y la tibia se relaciona con una superioridad en la masa muscular, necesaria para provocar mayor deformidad de la superficie y mayor fuerza de propulsión (Bush *et al.*, 2007; Hu & Bush, 2010) para contrarrestar la velocidad del agua y tensión superficial. Por otra parte, Walker (1984) señala la importancia que tiene el largo de las patas medias, pues constituye un brazo de palanca largo que actúa contra la superficie del agua y alivia el esfuerzo de propulsión.

El contorno de la superficie del insecto que está en contacto con el agua es directamente proporcional a la fuerza de contacto e inversamente proporcional a la tensión superficial del cuerpo de agua (Bush & Hu, 2006; Bush *et al.*, 2007; Gao & Feng, 2010). Por lo tanto, el contorno del tarso de los especímenes de La Ensillada es menor en comparación con las otras poblaciones al presentar una fuerza de contacto menor en respuesta a la tensión superficial menor, debido a la temperatura del agua en esta zona (Fig. 4), la más alta de los cuerpos de agua muestreados y con el flujo más lento.

La tensión superficial varía con la temperatura debido a que aumenta el movimiento molecular del líquido y disminuye su viscosidad (Brown *et al.*, 2004), lo que representa menor resistencia. Los cambios pequeños en la tensión superficial también deben ser contrarrestados por la fuerza que ejerce el insecto y la superficie de contacto en el agua para mantenerse en movimiento y no hundirse. En el caso de las *Rhagovelia* de La Ensillada es posible que las condiciones del fluido lento y la disminución de la tensión superficial hayan afectado el área de contacto del insecto con el agua y las medidas de contorno de las patas mesotorácicas.

La relación entre los heterópteros acuáticos y los parámetros fisicoquímicos en el neotrópico se ha orientado hacia el conocimiento del hábitat (Padilla-Gil, 2014), la distribución geográfica (Padilla-Gil & García, 2013) y la influencia en la estructura de la comunidad (Dias-Silva, 2010); sin embargo, ninguno estudia los parámetros con referencia a diferencias morfométricas de alguna especie semiacuática.

Los sitios de muestreo presentan diferencias significativas basadas en los parámetros fisicoquímicos ($p < 0.05$). El contorno del tarso se correlaciona con las temperaturas del ambiente y del agua (Fig. 4).

Por otro lado, los organismos recolectados en la quebrada Amor se caracterizaron por la presencia de un mayor contorno del fémur y tarso, pero no se correlaciona con la temperatura (Fig. 4). De este análisis cabe destacar que los parámetros fisicoquímicos que no tienen incidencia directa con el contorno de los segmentos de la pata media son el pH y la conductividad.

En flujos más lentos de agua los organismos no necesitan deformar con las patas la superficie y la fuerza de propulsión del insecto puede ser proporcionada por las microsetas del tarso (Gao & Feng, 2010; Hu & Bush, 2010). El largo del tarso aumenta el rozamiento con el agua y desde luego el rendimiento de cada impulso de la pata hacia atrás (Walker, 1984). Por tanto, las poblaciones de *R. gastrotricha* de las quebradas y ríos lóticos necesitan un tarso más largo para favorecer la fuerza de propulsión correspondiente a la fuerza de curvatura.

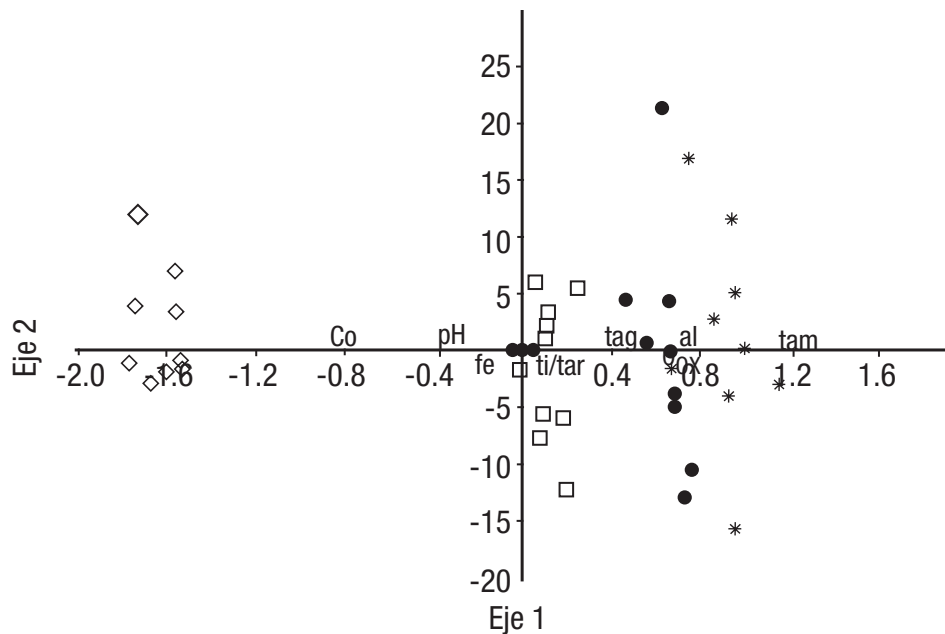


Figura 4. Análisis de correspondencia canónica entre las variables ambientales, las medidas morfométricas y los sitios de muestreo, en el piedemonte Andino de la vertiente Pacífica, Colombia. Círculos: Quebrada Ensillada; Estrellas: Río Nambí; Cuadros: Quebrada Palpis; Rombos: Quebrada Amor. Variables: al = altitud, Co = conductividad, fe = fémur, ox = oxígeno, tag = temperatura del agua, tam = temperatura ambiente, tar = tarso, ti = tibia.

Otra posible explicación de la variación morfométrica de *R. gastrotricha* puede ser la estructura y área superficial del abanico de pelos del tarso de la pata media, así como su función en el movimiento del insecto en los diferentes flujos de agua lentos y lóticos; sin embargo, esta interrogante espera futuros estudios.

Las especies de *Gerrormorpha* presentan modificaciones asociadas a la elongación y musculatura de las patas medias y estructura torácica implicada en la locomoción (Andersen, 1982). En el caso de *Rhagovelia*, las patas medias, largas y delgadas, propulsan el cuerpo del insecto y actúan como remos sincrónicos, formando una onda sobre la superficie del agua (bloqueo de salida), empleada para desplazarse y con una velocidad angular de entre 0.8-1.3 m.s⁻¹, alta en comparación con otros insectos (Hu *et al.*, 2003).

Las especies de *Rhagovelia* presentan distintas adaptaciones hidrodinámicas que les permiten permanecer, desplazarse y caminar rápidamente sobre una gran variedad de ecosistemas acuáticos, con diferente flujo y perturbación, entre las que destacan la inserción de

las patas medias más cerca de las patas posteriores; el tarso de la pata mesotorácica modificada en un abanico de pelos (Schuh & Slater, 1995); la estructura de las microsetas con nanosurcos en unión con la cera secretada por las patas (Gao & Jiang, 2004; Feng *et al.*, 2007; Matthews & Matthews, 2008) y, posiblemente, la modificación del tamaño de las patas medias, como lo argumenta esta investigación.

Hay otros factores que influyen en el movimiento de los patinadores que no han sido estudiados del género *Rhagovelia*, tales como: la mojabilidad; la histéresis del ángulo de contacto; la densidad de macrotrícos y microsetas y su distribución en el cuerpo (Andersen, 1977; Feng *et al.*, 2007; Bush *et al.*, 2007).

Como lo plantea Townsend y Hildrew (1994) respecto a los rasgos biológicos adaptativos, y más recientemente Moczek *et al.* (2011) sobre la expresión de las características dependiendo del ambiente, el cambio de contorno de la pata media puede ser el resultado de una adaptación a diferentes presiones ambientales bióticas y abióticas en la población de La Ensillada, en este estudio se explica con base en la condición del ambiente abiótico.

Tabla 2. Análisis de varianza de los segmentos de la pata media del insecto vélido *Rhagovelia gastrotricha*.

Segmento	Prueba de Mardia		NP MANOVA ^b	MANOVA CVA ^c	
	Asimetría ^a	Curtosis		Lambda Wilks	p-valor Wilks
Fémur	3.47E-08	6.35E-01	1.00E-04	8.43E-04	6.90E-21
Tibia	1.38E-24	3.35E-03	4.84E-02	2.93E-03	2.36E-15
Tarso	9.83E-35	6.81E-06	7.60E-03	2.08E-03	7.42E-17

a = Valor de p-valor con corrección de pequeñas muestras, valor en negrita único no significativo, con el 95% de confiabilidad. b = p-valor de distancia euclidiana en NP MANOVA de una vía. c = MANOVA CVA con 1 restricción.

Tabla 3. Análisis de varianza multivariado inter-poblacionales de la pata mesotorácica de *Rhagovelia gastrotricha*.

	NP MANOVA			MANOVA CVA		
	Río Ñambí	Quebrada Amor	Quebrada Ensellada	Río Ñambí	Quebrada Amor	Quebrada Ensellada
Quebrada Amor	2.38E-01 ^a			4.53E-01 ^a		
	1.00E-04^b			7.07E-02 ^b		
	2.79E-01 ^c			5.97E-01 ^c		
Quebrada Ensellada	4.30E-03^a	3.82E-02^a		3.31E-02^a	1.66E-02^a	
	1.00E-04^b	1.90E-03^b		1.16E-02^b	4.72E-02^b	
	9.26E-02 ^c	1.12E-01 ^c		1.81E-02^c	2.40E-02^c	
Quebrada Palpis	5.38E-01 ^a	2.69E-01 ^a	4.60E-03^a	4.84E-02^a	1.73E-01 ^a	1.12E-02^a
	8.00E-04^b	1.00E-04^b	1.00E-04^b	1.84E-01 ^b	4.22E-02^b	1.53E-02^b
	5.83E-01 ^c	2.43E-01 ^c	1.16E-01 ^c	4.07E-01 ^c	2.04E-01 ^c	1.57E-02^c

^a=Tarso. ^b=Fémur. ^c=Tibia. Valores en **negrita** todos significativos, con 95% de confiabilidad.

El movimiento y la dispersión de los insectos en ecosistemas lóticos, influenciados por el paisaje topográfico, son objeto de investigación para poder caracterizar los patrones del flujo y determinar que motiva el movimiento de los insectos acuáticos, su velocidad y frecuencia (Lancaster, 2008).

En conclusión, se evidencia la variabilidad interpoblacional de la pata media en *Rhagovelia gastrotricha* en las cuatro poblaciones del suroeste de Nariño. Los resultados se relacionan y discuten con base en la topografía de los cuerpos de agua, la cual que actúa sobre el flujo de agua, la temperatura de ésta y del ambiente y ejerce una influencia directa en las propiedades del agua, lo que ha provocado, probablemente, la modificación del contorno de los segmentos y de la fuerza ejercida por el insecto en la pata mesotorácica.

Por otra parte, este es el primer registro que correlaciona el tamaño de la pata media de una especie de *Rhagovelia* con otras variables ambientales en ecosistemas acuáticos lóticos de los Andes tropicales; sin embargo, hay otras variables, tanto estructurales de la pata del insecto, como ambientales, que pueden afectar esta variación, incluidas las que están relacionadas con el movimiento del insecto, lo que hace necesario estudiar otros temas para dar respuesta a las variaciones observadas en estas poblaciones.

AGRADECIMIENTOS

Se les agradece a dos revisores anónimos por sus comentarios, que contribuyeron a mejorar el texto.

REFERENCIAS

ANDERSEN, N. M. 1977. Fine structure of the body hair layers and morphology of the spiracles of semiaquatic bugs (Insect, Hemiptera,

Gerromorpha) in relation to life on the water surface. *Videnskabelige Meddelelser Dansk Naturhistorisk Forening* 140: 7-37.

ANDERSEN, N. M. 1982. *The semiaquatic bugs (Hemiptera, Gerromorpha) phylogeny, adaptations, biogeography and classification*. Scandinavian Science Press. 455 p.

BROWN, T. L., H. E. LEMAY JR., B. E. BURSTEN & J. R. BURDGE. 2004. *Química: La ciencia Central*. 9a ed. Pearson Educación. México. 1152 p.

BUSH, J. W. M. & D. L. HU. 2006. Walking on water: Biocomotion at the interface. *Annual Review of Fluid Mechanics* 38: 339-369. DOI: 10.1146/annurev.fluid.38.050304.092157

BUSH, J. W. M., D. L. HU & M. PRAKASH. 2007. The integument of water-walking arthropods: Form and Function. *Advances in insect physiology* 34: 117-192. DOI: 10.1016/S0065-2806(07)34003-4

DIAS-SILVA, K., H. S. R. CABETTE., L. JUAN & P. DE MARCO. 2010. The influence of habitat integrity and physical-chemical water variables on the structure of aquatic and semi-aquatic Heteroptera. *Zoologia (Curitiba)* 27 (6): 918-930. DOI: 10.1590/S1984-46702010000600013

FENG, X. Q., X. GAO, Z. WU, L. JIANG, & Q. S. ZENG. 2007. Superior water repellency of water strider with hierarchical structures: experiments and analysis. *Langmuir* 23 (9): 4892-4896. DOI: 10.1021/la063039b

GAO, P. & J. J. FENG. 2010. A numerical investigation of the propulsion of water walkers. *Journal of Fluid Mechanics* 668: 363-383. DOI: 10.1017/s0022112010004763

GAO, X. & L. JIANG. 2004. Water-repellent legs of water striders. *Nature* 432: 36. DOI: 10.1038/432036a

HAMMER, Ø. & D. A. T. HARPER. (Eds.) 2006. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publishing. Malden, MA, USA. 368 p.

- HU, D. L. & J. W. M. BUSH. 2010. The hydrodynamics of water-walking arthropods. *Journal of Fluid Mechanics* 644: 5-33. DOI: 10.1017/S0022112009992205
- HU, D. L., B. CHAN & J. W. M. BUSH. 2003. The hydrodynamics of water strider locomotion. *Nature* 424: 663-666. DOI: 10.1038/nature01793
- KHILA, A., E. ABOUHEIF & L. ROWE. 2009. Evolution of a novel appendage ground plan in water striders is driven by changes in the *Hox* gene *Ultrabithorax*. *PLoS Genet* 5 (7): e1000583. DOI: 10.1371/journal.pgen.1000583
- LANCASTER, J. 2008. Movement and Dispersion of insects in stream channels: What role does flow play?, In: Lancaster, J. & Briers, R. A. (Eds). *Aquatic Insects: Challenges to Populations. Proceedings of the Royal Entomological Society's 24th Symposium*. CAB International. London, UK. pp. 139-157.
- MATTHEWS, R. W. & J. R. MATTHEWS. 2010. *Insects Behaviour*. 2nd ed. Springer, New York, USA. 514 p.
- MOCZEK, A. P., S. SULTAN, S. FOSTER, C. LEDÓN-RETTIG, I. DWORKIN, H. F. NIJHOUT, E. ABOUHEIF & D. W. PFENNING. 2011. The role of developmental plasticity in evolutionary innovation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278 (1719): 2705-2713. DOI:10.1098/rspb.2011.0971
- MOREIRA, F. F. F., J. F. BARBOSA & J. R. I. RIBEIRO. 2012. Veliidae (Insecta, Heteroptera, Gerromorpha) from southeastern Brazil: three new species from Rio de Janeiro State, a new species group for Neotropical *Rhagovelia* Mayr, and notes on distribution and synonymy. *Revista Brasileira de Entomologia* 56 (2): 147-158. DOI: 10.1080/00222933.2010.512423
- MOREIRA, F. F. F., J. L. NESSIMIAN, J. A. RÚDIO & F. F. SALLES. 2010. New species and new records of Veliidae from Espírito Santo State and adjacent Minas Gerais State, Brazil, with notes on nomenclature (Insecta: Heteroptera: Gerromorpha). *Journal of Natural History* 44 (45-46): 2761-2801. DOI: 10.1080/00222933.2010.512423
- MOREIRA, F. F. F. & J. R. INACIO RIBEIRO. 2009. Two new *Rhagovelia* (Hemiptera: Veliidae) and new records for twelve species in southeastern Brazil. *Aquatic Insects* 31 (1): 45-61. DOI: 10.1080/01650420802444449
- PADILLA-GIL, D. N. 2011a. Ten new species of *Rhagovelia* in the *R. angustipes* complex from Colombia (Heteroptera: Veliidae). *Aquatic Insects* 33 (3): 203-231. DOI: 10.1080/01650424.2011.597404
- PADILLA-GIL, D. N. 2011b. Four new species of *Rhagovelia* in the *robusta* group from Colombia (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae). *Zootaxa* 2975: 35-46.
- PADILLA-GIL, D. N. 2012. Two new species of *Rhagovelia* from Colombia (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) with revised keys to the Colombian species in the *torquata* and *robusta* groups. *Zootaxa* 3251: 57-63.
- PADILLA-GIL, D. N. 2013. Description of the eggs and immature stages of *Rhagovelia gastrotricha* Padilla-Gil, 2011 and *Paravelia daza* Padilla-Gil & Moreira, 2011 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae). *Dugesiana* 20 (2): 211-214.
- PADILLA-GIL, D. N. 2014. Distribución espacial de las especies del género *Buenoa* Kirkaldy 1904 (Hemiptera: Notonectidae) en Tumaco (Nariño, Colombia). *Acta Biológica Colombiana* 19 (1): 83-88. DOI: 10.15446/abc.v19n1.38641
- PADILLA-GIL, D. N. & J. P. GARCÍA LÓPEZ. 2013. Análisis de la distribución geográfica de las Gerridae (Hemiptera, Gerromorpha) en los Andes del Suroeste de Colombia. *Acta biológica Colombiana* 18 (2): 38-389.
- PADILLA-GIL, D. N. & F. F. F. MOREIRA. 2013. Checklist, taxonomy and distribution of the *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Veliidae) of the Americas. *Zootaxa* 3640 (3): 409-424. DOI: 10.11646/zootaxa.3640.3.5
- POLHEMUS, D. A. 1997. *Systematics of the Genus Rhagovelia Mayr (Heteroptera: Veliidae) in the Western Hemisphere (exclusive of the angustipes complex)*. Entomological Society of America. Langham, 386 p.
- POLHEMUS, J. T. & D. A. POLHEMUS. 2008. Global diversity of true bugs (Heteroptera: Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia* 595 (1): 379-391. DOI: 10.1007/s10750-007-9033-1
- SCHUH, R. T. & J. A. SLATER. 1995. *True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera) Classification and Natural history*. Cornell University Press. 337 p.
- SPENCE, J. R. & N. M. ANDERSEN. 1994. Biology of water striders: interactions between systematics and ecology. *Annual Review of Entomology* 39 (1): 101-128. DOI: 10.1146/annurev.en.39.010194.000533
- TOWNSEND, C. R. & A. G. HILDREW. 1994. Species traits in relation to habitat template for river systems. *Freshwater Biology* 31 (3): 265-275. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1994
- WALKER, J. 1984. Taller y Laboratorio. Contemplando la conducta de los zapateros, insectos que patinan (y corren) sobre el agua. *Investigación y Ciencia* 88: 110-115.

