



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA

ESFUERZO Y DURACIÓN DEL CUIDADO
PARENTAL EN UN GRADIENTE TÉRMICO EN
DOS ESPECIES DEL GÉNERO *Abedus*
(Hemiptera: Belostomatidae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O
P R E S E N T A:

LUIS ANGEL BUCIO LOREDO

DIRECTOR DE TESIS:
DR. ROBERTO EDMUNDO MUNGUÍA
STEYER



Los Reyes Iztacala,
Tlalnepantla, Estado De México, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas

Tesis Digitales

Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©

PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, por todo el apoyo incondicional, por todo el amor, por haberme hecho la persona que soy hoy. No tengo palabras para agradecerles todo lo que me han dado. No lo habría logrado sin todo su amor, sin toda su paciencia, sin todo el esfuerzo que pusieron día con día para que yo saliera adelante.

A mis hermanos Edgar y Cris, por ser un soporte imprescindible en mi vida, por tanto apoyo, por tantas alegrías y por tanto amor.

A Denisse Villanueva, porque sin ella no habría conseguido llegar tan lejos, porque su apoyo durante los momentos más difíciles fue crucial para que yo consiguiera llegar hasta aquí. Gracias por toda tu paciencia, tu motivación, tu ayuda y sobre todo, gracias por todo tu amor.

A Roberto Steyer, por brindarme tanto conocimiento y experiencia, por la confianza, por toda la ayuda, por toda la paciencia, por la amistad, por el cariño que invirtió en este trabajo. Gracias por todo.

A mis compañeros de LEEA, César Aparicio, Erik Aguilar, Erik Gonzalez y Dayana Pérez, por todo su apoyo, por todo su conocimiento, por todos los buenos momentos y sobre todo, por su valiosa amistad. Gracias amigos, los quiero.

ÍNDICE

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
OBJETIVOS	12
HIPÓTESIS	13
PREDICCIONES	14
MATERIALES Y MÉTODOS	15
Colecta	15
Trabajo de Laboratorio	15
Análisis estadísticos	18
RESULTADOS	20
Tiempo de cuidado parental de las puestas de huevos	20
Esfuerzo parental mediante la tasa de movimientos de ventilación	21
Viabilidad de las puestas de huevos	26
Número de abortos	27
DISCUSIÓN	28
REFERENCIAS	42

RESUMEN

La temperatura es uno de los factores ambientales más importantes para los ectotermos, ya que afecta su fisiología, conducta y en última instancia su adecuación. En el presente proyecto evalué cómo la temperatura incide en la duración y esfuerzo parental en dos especies de hemípteros acuáticos del género *Abedus* (Hemiptera: Belostomatidae). Las chinches acuáticas gigantes son depredadoras en hábitats de agua dulce. Las especies pertenecientes a la subfamilia Belostomatinae realizan cuidado paternal exclusivo, las hembras colocan los huevos sobre el dorso del macho y los machos exhiben conductas parentales con las que mantienen las condiciones necesarias de oxígeno y humedad de los huevos. Estas conductas consisten en cepillar la puesta de huevos con sus apéndices posteriores y en realizar movimientos de ventilación haciendo flexiones sosteniéndose con sus apéndices delanteros. En este trabajo evalué el tiempo de cuidado y los movimientos de ventilación realizados por los machos parentales de las especies *A. ovatus* y *A. dilatatus* expuestos a distintas temperaturas en un gradiente térmico. Adicionalmente, evalué si la temperatura modificaba la viabilidad y la probabilidad de aborto de las puestas de huevos que los machos portan. Las temperaturas elevadas disminuyeron significativamente el tiempo de desarrollo de los embriones, esto ocasionó un acortamiento del tiempo de cuidado parental. Asimismo, los machos parentales realizaron más movimientos de ventilación en la medida que la temperatura, el tamaño de la puesta de huevos que cargaban y el tiempo de cuidado parental eran mayores. Los movimientos de ventilación inician en etapas tempranas del cuidado parental cuando las temperaturas son más altas. Sin embargo, la viabilidad difirió entre ambas *A. ovatus*

y *A. dilatatus*, siendo mayor en *A. dilatatus*. Estos resultados son relevantes, dado que la temperatura global del planeta va en aumento, debido al aumento de gases de efecto invernadero, por lo que resulta de suma importancia conocer la forma en que este aumento en la temperatura incide en las tasas vitales y conducta de los ectotermos.

INTRODUCCIÓN

El cuidado parental es toda aquella conducta realizada por uno o ambos progenitores que incrementa la supervivencia de la descendencia (Clutton-Brock 1991), lo que usualmente implica costos en su longevidad y reproducción futura (Trivers, 1972; Royle *et al.*, 2012). Se asume que la evolución del cuidado parental es favorecida por selección natural cuando los beneficios de los progenitores superan los costos asociados con el cuidado (Clutton-Brock, 1991; Klug & Bonsall, 2014). Asimismo, a través de estudios de biología comparada se estima que el cuidado parental ha surgido en varios linajes evolutivos de manera independiente (Mank *et al.*, 2005). A pesar de que los padres de muchas especies animales, incluida una gran cantidad de invertebrados no cuidan a sus crías, los padres de algunos animales aumentan la supervivencia de su descendencia, proporcionando alimento, defensa, construcción de nidos o generando ambientes físicos adecuados para su desarrollo (Smiseth *et al.*, 2012).

La mayoría de las especies descritas que realizan cuidado parental presentan cuidado materno y esto ocurre en artrópodos (Zeh & Smith, 1985), reptiles y mamíferos (Reynolds *et al.*, 2002; Clutton-Brock, 1991), mientras que para las aves el cuidado realizado por ambos padres es más común (Reynolds *et al.*, 2002). Algunos ejemplos incluyen a las golondrinas de los árboles *Tachycineta bicolor* (Passeriformes: Hirundinidae; Winkler, 1992), en la cual ambos padres protegen a las crías contra la depredación. Un ejemplo de cuidado maternal se observa en las pitones *Antaresia childreni* (Squamata: Pythonidae), donde el cuidado reduce la pérdida de agua embrionaria y promueve la viabilidad del huevo. Los peces gobios de arena *Pomatoschistus minutus* (Perciformes: Gobiidae) realizan cuidado

paternal, donde los machos ventilan sus huevos hasta la eclosión y modifican la intensidad de dicha conducta en respuesta al oxígeno disuelto en el agua y la estructura del nido (Klug & Bonsall, 2014). Sin embargo, todas estas conductas pueden traer consigo una serie de costos para los padres en términos de pérdida de oportunidades de alimentación (Tallamy & Schaeffer, 1997), cópulas (Trivers, 1972), gastos fisiológicos que pueden modificar la condición de los padres, o un aumento en la probabilidad de morir (Owens & Bennet, 1994). En las aves, se ha demostrado que el cuidado de las crías puede ocasionar costos como la reducción del tamaño futuro de la nidada (Gustafsson y Sutherland, 1988) y una mayor mortalidad de los padres (Ried, 1987).

La evolución de cualquier rasgo reproductivo depende del balance que hay entre costos y beneficios en adecuación. Así, la selección natural favorece aquellos rasgos que maximizan el éxito reproductivo de un individuo (Williams, 1966). Los componentes del cuidado parental pueden diferir tanto en su magnitud, como en la forma del costo (Klug & Bonsall, 2014). Los diferentes comportamientos de cuidado pueden verse reflejados en distintos atributos de historia de vida. Por ejemplo, en la araña subsocial *Coelotes terrestris* (Araneae: Agelenidae), la protección de los huevos aumenta el tiempo entre las nidadas, al mismo tiempo que se reduce drásticamente la condición de la madre y la probabilidad de producir una nidada posterior (Gundermann *et al.*, 1997).

Existen diversas conductas de cuidado parental que ayudan a modificar las condiciones ambientales para el desarrollo óptimo de la progenie. Como ejemplo, el

cuidado paterno en la rana *Eleutherodactylus coqui* (Anura: Eleutherodactylidae) previene la mortalidad de los huevos a causa de la desecación, manteniéndolos húmedos. El macho del escarabajo *Parastizopus armaticeps* (Coleoptera: Tenebrionidae) también mantiene altos niveles de humedad en las madrigueras, lo cual es esencial para la supervivencia de la descendencia (Klug & Bonsall, 2014).

En la naturaleza las especies se encuentran en gradientes ambientales que inciden en su abundancia y distribución (Currie *et al.*, 2004; Willing *et al.*, 2003; Ruiz *et al.*, 1994). Un ejemplo de ello ocurre con los chorlitos de Kent *Charadrius alexandrinus* (Charadriiformes: Charadriidae), los cuales anidan en la costa y se enfrentan a disyuntivas, ya que los nidos que se encuentran cubiertos presentan temperaturas más frías y, los padres pueden cuidarlos por más tiempo, pero éstos presentan una probabilidad de mortalidad mucho mayor. Alternativamente los padres pueden anidar en sitios expuestos, donde la probabilidad de mortalidad de los adultos es menor, pero las temperaturas son muy elevadas y pueden causarles estrés térmico, por lo tanto, los costos de termorregulación para los adultos que anidan en sitios de temperaturas altas son mayores (Amat & Masero, 2004). Dentro del conjunto de condiciones ambientales existe una combinación óptima, conocida como nicho ecológico en la cual la supervivencia y reproducción de los individuos es mayor (Hutchinson, 1957). Las temperaturas superiores al óptimo normal son percibidas como estrés térmico por todos los organismos vivos. El estrés térmico puede provocar pérdida de agua (Yoder *et al.*, 2009), alteración de la estructura de las membranas (Hochachka & Somero, 2002), desnaturalización de proteínas (Chown & Nicholson, 2004) y daños en las neuronas (Robertson, 2004; Chown & Terblanche, 2006).

Existen condiciones ambientales que inciden de manera crítica en los atributos de historia de vida en varias especies de animales (Kaur & Toor, 1980; Villanueva *et al.*, 2007; Wallace *et al.*, 2012; Holmes *et al.*, 2019). Estos atributos incluyen el tamaño al nacer, el patrón de crecimiento, la edad y talla en la madurez, el número, tamaño y sexo de la descendencia; el esfuerzo reproductivo específico por edad, etapa o tamaño; las tasas de supervivencia específicas por edad, etapa o tamaño. Todos estos atributos de historia de vida se encuentran sujetos a la selección natural (Fabian & Flatt, 2012).

Debido a que el cuidado parental es común entre varios grupos de artrópodos terrestres y que estos son muy abundantes y están ampliamente distribuidos en el planeta, representan un grupo ideal para estudiar los efectos de los gradientes ambientales sobre la intensidad del esfuerzo parental y en la adecuación de la progenie. La amplitud de los cuidados parentales en los insectos llevó a Zeh y colaboradores (1989) a sugerir que tales conductas probablemente surgieron temprano en la evolución de estos taxones. El cuidado parental puede estar ausente o variar desde ningún tipo de cuidado hasta el aprovisionamiento de la descendencia y la división biparental elaborada del trabajo (Eickwort, 1981; Hinton, 1981; Choe & Crespi, 1997; Costa, 2006).

Los animales ectotermos dependen en gran medida de las condiciones ambientales en las que se encuentran. La temperatura es especialmente importante para ellos, ya que influye en muchos procesos fisiológicos (Laws & Belovsky, 2010). Un aumento en la temperatura puede afectar fuertemente conductas de alimentación, crecimiento, y las tasas de desarrollo, ya que cambia los procesos metabólicos básicos de los ectotermos en general (Corhardt & Hubor, 2002; Rall *et al.*, 2010;

Brisco *et al.*, 2012). Así, cambios pequeños en la temperatura pueden significar un impacto en la adecuación y en los atributos de historia de vida (Wang *et al.*, 2009b). Por ejemplo, los huevos de *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) tienen un rango óptimo de temperatura donde la viabilidad es estable, esto es entre 14 y 27 °C, y fuera de este rango la viabilidad disminuye rápidamente (Petavy *et al.*, 2009). Otro ejemplo, puede verse en el coleóptero *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) el cual presenta efectos negativos en el desarrollo de la progenie, supervivencia, reproducción y longevidad cuando es sometido a temperaturas muy elevadas durante la etapa de huevo (Zhang *et al.*, 2013).

Se ha observado que en el pez *Micropterus dolomieu* (Perciformes: Centrarchidae) al aumentar la temperatura ambiental los machos modifican la intensidad del esfuerzo parental y alteran los patrones de cuidado asociados a las etapas de desarrollo de las crías (Cooke *et al.*, 2003). El pez espinoso, *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteiformes: Gasterosteidae), que presenta cuidado paternal exclusivo, se puso a prueba la hipótesis de que el aumento de la temperatura del agua ocasiona comportamientos metabólicamente costosos que comprometen el éxito reproductivo de estos organismos y se observó un aumento de la mortalidad masculina, una disminución del éxito reproductivo y una reducción del tiempo dedicado al mantenimiento de nidos e incubación de huevos fertilizados como resultado del aumento de la temperatura del agua, así como un aumento en el esfuerzo parental, reflejado con un mayor número de movimientos de ventilación (Hopkins *et al.*, 2011).

En muchos tipos de aves cantoras la latitud incide en el esfuerzo de los padres para calentar los huevos ya que determina en gran medida la temperatura ambiental,

(Martin *et al.*, 2015), Esta conducta favorece el tiempo de desarrollo de los embriones, sin embargo, a un mayor tiempo dedicado a calentar los huevos, se incrementa la probabilidad de mortalidad para los padres. Esto ocurre con más frecuencia en las aves del hemisferio norte, donde la temperatura ambiental es menor, y disminuye en las aves que se encuentran más cercanas a los trópicos, donde la temperatura es más cálida (Martin *et al.*, 2015).

Un aumento en la temperatura favorece la tasa de desarrollo de los embriones, lo que reduce considerablemente el tiempo que tardan en eclosionar y, por lo tanto, el tiempo de cuidado parental (Gillooly & Dodson, 2000). Por ejemplo, el desarrollo de los huevos de algunos plecópteros (Plecoptera: Chloroperlidae, Perlidae) dependen en gran medida de la temperatura, con un éxito óptimo de eclosión a 16 °C, después de los cuales, disminuye (Lillehammer, 1987a). En trabajos anteriores realizados con belostomátidos de las especies *Abedus indentatus* (Kraus *et al.*, 1989) y *Limnogeton fieberi* (Voelker, 1968), presentan una reducción en el tiempo de desarrollo de los embriones cuando estos están sometidos a altas temperaturas durante este periodo. Sin embargo, los huevos tienen un límite máximo y mínimo de temperatura que pueden tolerar y la temperatura fuera de estos límites podría retardar o inhibir completamente el desarrollo del huevo o tornarlo inviable (Nakage *et al.*, 2003). Trabajos anteriores indican que el aborto de la puesta de huevos se relaciona con la temperatura ambiental (Kight & Cseke, 1998). Kight (2000) encontró que en *Belostoma flumineum* hay una probabilidad más alta de abortar cuando la puesta de huevos es pequeña y esta se somete a temperaturas altas (35°C).

El cuidado paternal exclusivo ha evolucionado independientemente en al menos 13 linajes de artrópodos; de los cuales se pueden destacar, especies de picnogónidos, chinches asesinas reduídas, trips, miriápodos y chinches acuáticas gigantes (Tallamy, 2000; Requena *et al.*, 2013). Las chinches acuáticas gigantes (Hemiptera: Belostomatidae) son depredadoras en hábitats de agua dulce, las cuales se encuentran a menudo en la parte superior de la cadena alimenticia (Ohba, 2018), e incluyen 150 especies distribuidas en las áreas tropicales y subtropicales del mundo (Lauck & Menke, 1961). De todas las especies de insectos, casi 150 realizan cuidado paternal exclusivo y de estas, el 99% de especies pertenecen a la familia Belostomatidae (Smith, 1997).

Los organismos pertenecientes a la subfamilia Lethocerninae colocan las puestas de huevos en la vegetación emergente y realizan ciertas conductas para el cuidado de los huevos, tales como mantenerlos húmedos, brindarles sombra o protegerlos de los depredadores. En la subfamilia Belostomatinae las hembras colocan la puesta de hasta 100 huevos en el dorso de los machos, los cuales se mantienen pegados por una sustancia mucilaginosa, compuesta por polisacáridos, secretada por las hembras al momento de colocarlos (Smith 1976a, 1997; Venkatesan, 1983; Munguía-Steyer *et al.*, 2008). En *Abedus breviceps* la esperanza de vida promedio de los adultos se ha calculado de 22.5 días en campo, ya que los individuos están expuestos a depredadores tales como aves o serpientes (Munguía-Steyer & Macías-Ordoñez, 2007). Los individuos de esta subfamilia presentan diferentes conductas con las cuales se generan condiciones adecuadas para el desarrollo y eclosión de los huevos (Smith 1976 a, b, 1997; Munguía-Steyer *et al.*, 2008). También se ha demostrado que el cuidado paterno aumenta la viabilidad de los

huevos, mientras que las puestas de huevos que no reciben cuidado y se ha quedado sumergidas disminuyen su probabilidad de eclosionar en *Abedus breviceps* (Hemiptera: Belostomatidae) (Krauss et al., 1989; Smith, 1997; Munguía-Steyer et al, 2008).

Las conductas asociadas al cuidado parental son energéticamente costosas y pueden ser observadas en las especies *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus* (Hemiptera: Belostomatidae). Dichas conductas consisten en mantener las condiciones de oxígeno y humedad de los huevos, lo que favorece el desarrollo. Se han descrito como (1) Cepillado de huevos: en la cual, los machos cepillan la puesta de huevos con sus apéndices posteriores, generando así un flujo de agua sobre estos (Smith 1976 a, b, 1997) y (2) movimientos de ventilación: en la cual los machos realizan una serie de flexiones, mientras se sostienen con sus apéndices delanteros, con lo cual, también se promueve el flujo de agua y la difusión de oxígeno a través de la membrana del huevo (Smith 1976 a, 1997). Los machos parentales modulan los movimientos de ventilación en respuesta al crecimiento de los huevos (Munguía-Steyer et al, 2008), los cuales crecen al absorber agua a través del hidrópilo coriónico durante el desarrollo (Madhavan, 1974; Venkatesan, 1983; Kraus et al., 1989).

Por todo lo anterior, las especies *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus* son un buen modelo para poner a prueba variables como la temperatura y sus efectos sobre el cuidado parental, el tiempo de desarrollo de los huevos, la viabilidad y la probabilidad de abortar. Si los huevos se desarrollan en un periodo más corto en temperaturas elevadas, los machos parentales tendrían una mayor oportunidad de

tener cópulas posteriores y tendrían una menor probabilidad de morir antes de terminar el cuidado, lo cual supondría un incremento en su éxito reproductivo. Las temperaturas elevadas también pudieran afectar el esfuerzo parental, no solo por el efecto sobre el metabolismo del padre, sino también porque el tiempo de cuidado parental sería más corto, lo cual se vería reflejado en una mejor condición fisiológica por la reducción del periodo de cuidado. La temperatura también podría influir en la viabilidad, ya que mantener la puesta en un rango de temperatura óptimo para los embriones, aumentaría el éxito de eclosión y disminuiría la frecuencia de abortos (remoción de la puesta por parte del macho antes de la eclosión). Por lo tanto, resulta fundamental conocer cuáles son las respuestas conductuales que se presentan en un gradiente térmico para estas dos especies y el impacto en su adecuación.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar el tiempo de desarrollo embrionario, el esfuerzo parental, la viabilidad y la probabilidad de aborto en un gradiente térmico y en *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus*.

Objetivos particulares

- Evaluar el tiempo de desarrollo embrionario en un gradiente térmico para las especies *A. ovatus* y *A. dilatatus*.
- Evaluar el esfuerzo parental mediante la tasa de movimientos de ventilación en un gradiente térmico para las especies *A. ovatus* y *A. dilatatus*.
- Evaluar la viabilidad de las puestas de huevos en un gradiente térmico para las especies *A. ovatus* y *A. dilatatus*.
- Evaluar la proporción de puestas de huevos abortados en un gradiente térmico para las especies *A. ovatus* y *A. dilatatus*.

HIPÓTESIS

- El cambio en la temperatura del agua incide en el tiempo de desarrollo de los huevos.
- La tasa de movimientos de ventilación realizados por los machos cambia en función de la temperatura del agua.
- El cambio en la temperatura afecta la viabilidad de los huevos.
- El cambio en la temperatura influye en la frecuencia de abortos.

PREDICCIONES

- El aumento en la temperatura reduce el tiempo de desarrollo de los huevos.
- La tasa de movimientos de ventilación que realizan los machos se incrementa a mayor temperatura.
- Existe una temperatura óptima en la que la viabilidad de los huevos será mayor dentro del gradiente térmico.
- La probabilidad de abortar una puesta se incrementa en la medida que la temperatura sea mayor.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta

Colectamos hembras y machos adultos de las especies *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus* mediante el uso de redes acuáticas en el río Quetzalapa en Chignahuapan, Puebla (coordenadas: 19.859199°N, -97.993593°O), cercano a la carretera Zacatlán-Chignahuapan. Este sitio de estudio cuenta con clima semifrío subhúmedo con lluvias durante el verano, con una temperatura media anual de 5 a 12 °C, mientras en invierno puede descender la temperatura hasta -3 °C y en verano aumentar a 18 °C. La vegetación es caracterizada por bosques de coníferas como asociaciones de pino y oyamel (INEGI, 2009). Dichas colectas fueron realizadas en el año 2019 en Febrero, Mayo, Junio, Octubre y Diciembre, y en Febrero del año 2020. Estos organismos fueron trasladados al Laboratorio de Ecología Evolutiva de Artrópodos, que se encuentra en la Unidad de Morfología y Función de la FES Iztacala.

Trabajo de laboratorio

Las hembras y machos adultos fueron colocados en peceras de 20 litros con aireación. Realizamos observaciones diarias con el fin de obtener a los machos recién copulados y ovipositados. Tener a los machos con los huevos recién colocados en condiciones de laboratorio nos permitió tener certeza del día exacto en el que el cuidado parental comenzó, para poder determinar el tiempo transcurrido entre la oviposición y la eclosión de las ninfas.

Cuando un macho recién ovipositado fue detectado, lo asignamos aleatoriamente a una pecera experimental de 20 litros de capacidad que tenía separaciones hechas con marcos de unicel y malla, para evitar el contacto directo entre los machos y para que hubiera un flujo de agua en toda la pecera (Fig. 1).

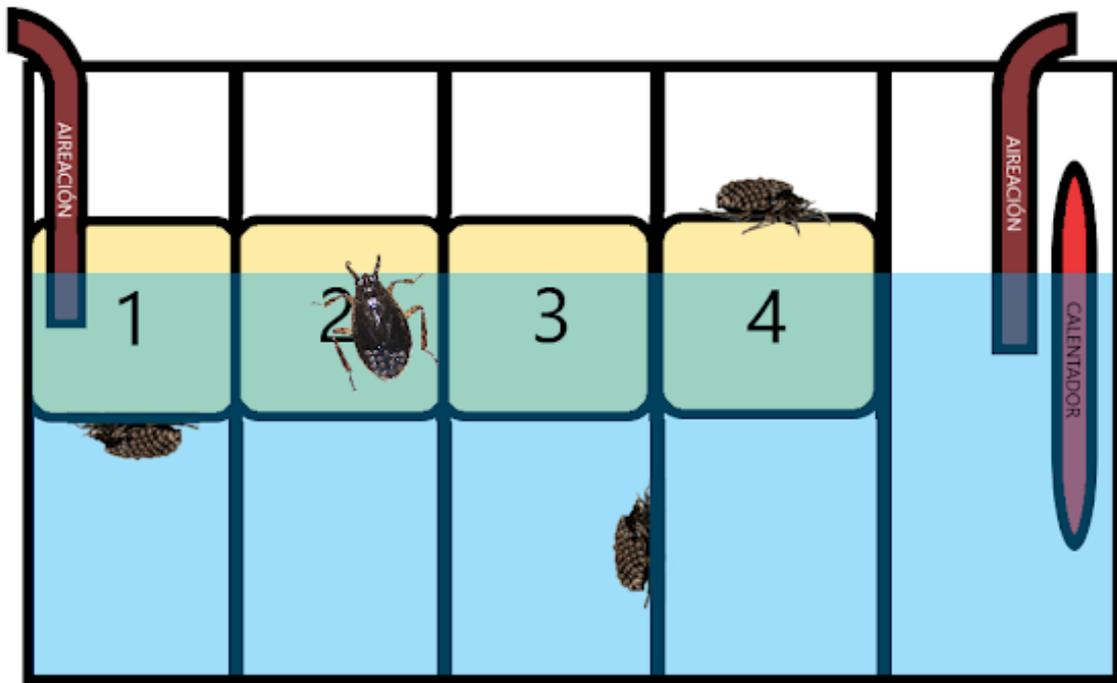


Figura 1. Esquema de las peceras con calentador.

Estas peceras tenían dos fuentes de aireación, una en cada lado, para que la oxigenación fuera homogénea en el agua y evitar el estancamiento. Una pecera se encontraba a temperatura ambiente (sin calentador) y 3 peceras más, tenían un calentador conectado en uno de los lados (Fig. 1). Cada pecera tenía una temperatura más elevada que la anterior, teniendo un aumento de, aproximadamente 2 °C entre cada pecera, de tal forma que la pecera sin calentador fuera la más fría, todo esto con la finalidad de crear un gradiente térmico. Colocamos hasta 4 machos por pecera con calentador, ya que el calentador

ocupaba un espacio, por lo tanto, la pecera sin calentador tenía un espacio adicional y se pudieron colocar hasta 5 machos simultáneamente. La temperatura fue registrada cada media hora con el uso de Data loggers, para conocer las fluctuaciones térmicas a lo largo del cuidado de cada macho y a lo largo del año. Después del periodo de eclosión, para cada macho se obtuvo un promedio de la temperatura que tuvo durante el cuidado (temperatura general), además se obtuvo la temperatura de cada observación (diariamente de 10:00 a 12:00 y de 15:00 a 17:00) para cada macho. Fueron colocados 2 data loggers (HOBO UTBI-001 Tidbit v2) por pecera con calentador, ya que esto me permitió registrar las ligeras diferencias de temperatura entre el espacio más cercano al calentador y el espacio más alejado. La pecera sin calentador sólo tuvo un Data logger, ya que la temperatura era homogénea en toda la pecera.

Para evaluar el tiempo de desarrollo de los huevos, realizamos un registro del día exacto en el que el macho fue ovipositado y del día en el que las primeras ninfas comenzaron a eclosionar. El esfuerzo parental fue evaluado contando los movimientos de ventilación que realizaron los machos durante el cuidado. Realizamos observaciones diarias durante media hora por pecera, haciendo observaciones focales durante 3 minutos, cuando alguno de los machos comenzaba a hacer los movimientos de ventilación. Las observaciones se llevaron a cabo en dos horarios, 10:00 y 15:00, para conocer si el esfuerzo cambia con la hora del día y con las diferentes temperaturas que se presentan en uno u otro horario. El orden en que revisamos las peceras fue aleatorio para evitar que se ocasionaran sesgos por observar una misma pecera a la misma hora ya que la actividad en ectotermos puede variar en función de la hora del día (Angilletta 2009). A partir del registro de

la fecha de eclosión de cada macho, realizamos un conteo de los días restantes para llegar a la fecha de eclosión desde el inicio del cuidado de cada individuo, lo cual nos permitió conocer el grado de desarrollo de los huevos en cada observación. Para determinar la viabilidad se tomó una fotografía al inicio del cuidado de cada macho para contar el número de huevos totales y también una fotografía al final de la eclosión, para contar el número de huevos sin eclosionar, esto con el fin de obtener la proporción de huevos eclosionados y no eclosionados. También registramos si los machos presentaban una mayor probabilidad de retirar la puesta antes de la eclosión, lo cual fue considerado como un aborto. Todo esto fue evaluado en un gradiente térmico y para ambas especies, *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus*.

Análisis estadísticos

Tiempo de desarrollo de la puesta

Para determinar cómo la temperatura afecta el tiempo de cuidado parental se realizó un análisis de covarianza que consideró como variables predictoras el número de días desde el momento en el que los huevos fueron colocados hasta la eclosión del primer huevo y la especie a la que pertenecía el macho.

Movimientos de ventilación

Para determinar si la tasa de movimientos de ventilación cambia con la temperatura, se realizó un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial negativa. Se realizó selección de modelos mediante AICc para determinar las variables. El modelo consideró inflación de ceros y al individuo como variable aleatoria debido a

que teníamos múltiples observaciones por individuo y estas no son independientes entre sí (Paterson & Lello, 2003; Bolker *et al.*, 2009). Las variables predictoras fueron la especie, el tamaño de la puesta, la temperatura por observación, los días para llegar a la eclosión y la interacción entre estos dos últimos factores.

Viabilidad

Para determinar si la viabilidad difería a diferentes temperaturas se llevó a cabo un modelo lineal generalizado con distribución binomial, que tuvo como variable predictoras la temperatura del agua y como variable de respuesta el número de huevos eclosionados y no eclosionados.

Abortos

Para determinar si el número de abortos depende de la temperatura, se llevó a cabo un modelo lineal generalizado con distribución binomial, que tuvo como variable predictoras la temperatura del agua y como variable de respuesta el número de machos que abortaron y no abortaron

Generamos una serie de modelos con distintas combinaciones de las variables predictoras incluidas en el modelo más parametrizado y realizamos selección de modelos. Consideramos como el modelo con mayor soporte aquél que presentara menores valores de AICc (Johnson & Omland, 2004)

RESULTADOS

De un total de 86 individuos que fueron sometidos al experimento, 25 fueron descartados, ya que estos murieron o abortaron la puesta antes de que los huevos pudieran eclosionar, por lo que se utilizaron los 61 machos restantes para los análisis, de los cuales, 16 fueron de la especie *Abedus dilatatus* y 45 de *Abedus ovatus*. El rango total de temperatura promedio al que estuvieron sometidos los individuos fue de 18.6 °C a 27.66 °C para *Abedus ovatus* y de 18.61 °C a 26.52 °C para *Abedus dilatatus* durante el experimento. En mediciones realizadas en campo el registro de temperatura mínima fue de 16.32 °C en el mes de febrero y el registro máximo fue de 21.75 °C en el mes de Mayo.

Tiempo de cuidado parental de las puestas de huevos

El promedio de temperatura a la que los machos estuvieron sometidos durante el cuidado incidió negativa y significativamente en el tiempo de desarrollo de los embriones ($F = 27.85$; $GL = 1, 23$; $p < 0.001$, figura 2), pero no hubo diferencia significativa entre las especies ($F = 0.659$; $GL = 1, 23$; $p = 0.425$). Los tiempos de cuidado parental más cortos, desde el inicio del cuidado hasta la eclosión de los huevos, fueron de 8 días a 26.3 °C en *Abedus ovatus* ($a = 65.697 - 1.9775x$) y de 13 días a 26.33 °C en *Abedus dilatatus* ($a = 73.3577 - 2.316x$). Por otro lado, los tiempos de cuidado parental más extendidos fueron de 34 días a 19.08 °C en *Abedus ovatus* y de 35 días a una temperatura de 18.61 °C para *Abedus dilatatus*.

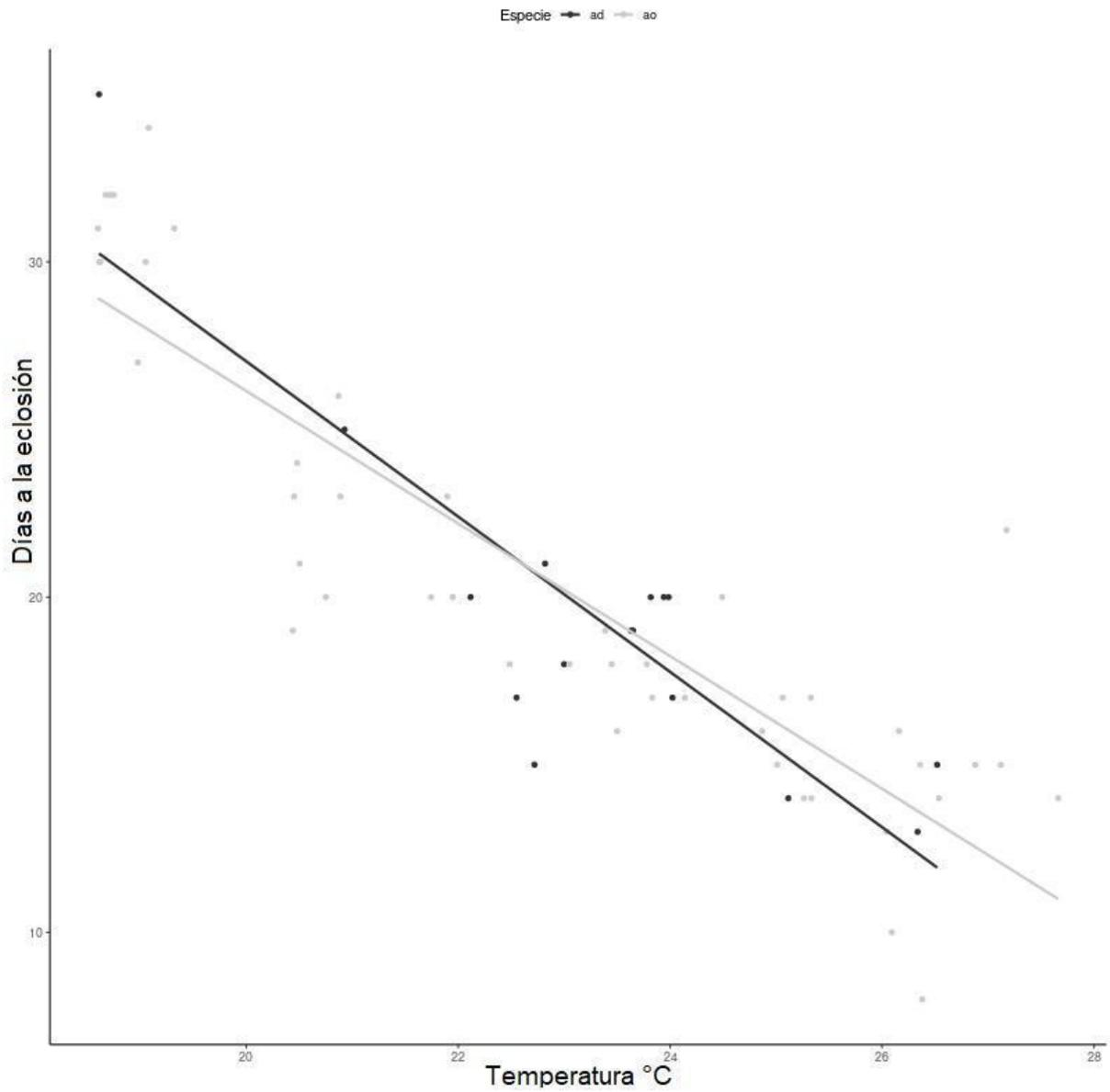


Figura 2. Días en llegar a la eclosión en función de la temperatura para *Abedus ovatus* (Círculos claros) y *Abedus dilatatus* (Círculos oscuros).

Esfuerzo parental mediante la tasa de movimientos de ventilación

El modelo más plausible para explicar la tasa de movimientos de ventilación incluyó como variables predictoras los días para eclosionar (cuánto tiempo faltaba para el

día de la eclosión), número de huevos, especie y la temperatura diaria, así como la interacción entre los días restantes para eclosionar y la temperatura (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de los 10 primeros modelos que fueron hechos para conocer qué factores modifican el esfuerzo parental, medido como la tasa de movimientos de ventilación, para *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus*.

Modelo	DE	H	Sp	TD	DE:H	DE:Sp	DE:TD	H:Sp	H:TD	Sp:TD	GL	AICc	ΔAIC	w
1	0.164	0.035	+	0.089	-	-	-0.006	-	-	-	9	5399.200	0	0.093
2	0.163	0.019	+	0.095	-	-	-0.006	+	-	-	10	5400.134	0.934	0.058
3	0.168	0.037	-	0.089	-	-	-0.006	-	-	-	8	5400.145	0.945	0.058
4	0.187	0.032	+	0.090	0.000	-	-0.006	-	-	-	10	5400.262	1.061	0.054
5	0.186	0.035	+	0.087	-	+	-0.007	-	-	-	10	5400.770	1.569	0.042
6	0.158	0.035	+	0.037	-	-	-0.006	-	-	+	10	5400.890	1.690	0.040
7	0.164	0.047	+	0.113	-	-	-0.006	-	0.001	-	10	5401.150	1.950	0.035
8	0.191	0.034	-	0.091	0.000	-	-0.007	-	-	-	9	5401.215	2.015	0.034
9	0.186	0.017	+	0.096	0.000	-	-0.007	+	-	-	11	5401.219	2.019	0.034
10	0.229	0.035	+	0.097	0.00	+	-0.017	-	-	-	11	5401.276	2.069	0.033

Las variables predictoras fueron nombradas como: DE, días para eclosionar; H, número de huevos; Sp, especie; TD, Temperatura diaria; GL, grados de libertad; AICc, criterio de información de Akaike; ΔAIC, diferencia en el valor de AICc entre cada valor y el modelo más plausible; w, peso de Akaike.

Tabla 2. Análisis de devianza del modelo lineal generalizado mixto que evalúa el esfuerzo parental.

Predictores	χ^2	GL	Probabilidad
Sp	3.014	1	0.082
H	13.021	1	< 0.001
TD	6.633	1	0.010
DE	9.900	1	0.001
TD:DE	4.857	1	0.027

Las variables predictoras fueron nombradas como: Sp, especie; H, número de huevos; TD, Temperatura diaria; DE, días para eclosionar.

El esfuerzo parental no fue afectado por la especie (Tabla 2). Sin embargo, fue afectado por el tamaño de la puesta (Fig. 3), ya que los machos que portaban una puesta más grande realizaban más movimientos de ventilación. La tasa de movimientos de ventilación aumentó a medida que el desarrollo de los huevos se acercaba al día de la eclosión (Fig. 4). Asimismo, mientras más alta fue la temperatura, la cantidad de movimientos de ventilación fue mayor independientemente del grado de desarrollo de los huevos.

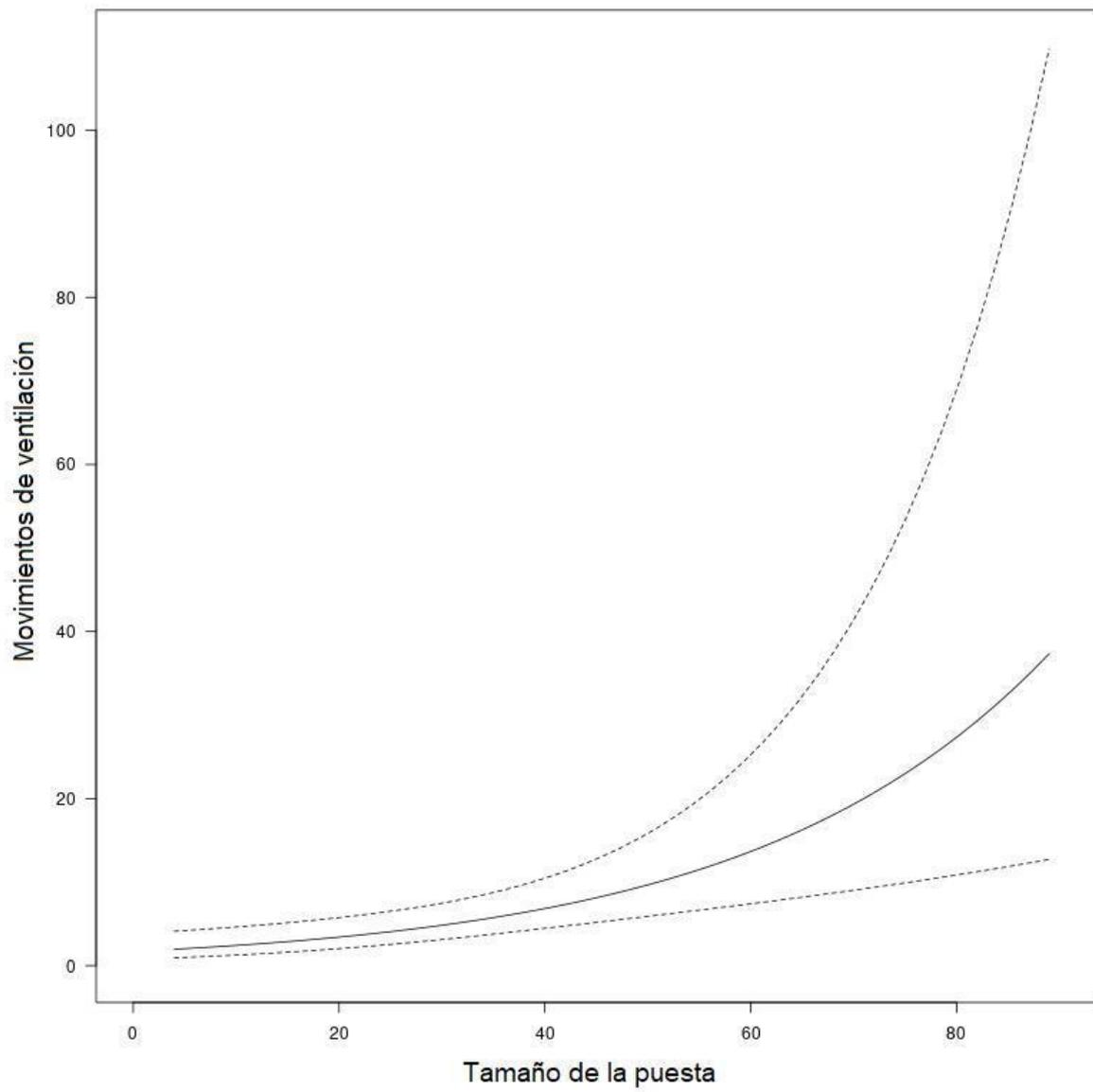


Figura 3. Relación entre el tamaño de la puesta a la tasa de movimientos de ventilación (Brood pumping). Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza al 95%.

Superficie de respuesta Brood pumping

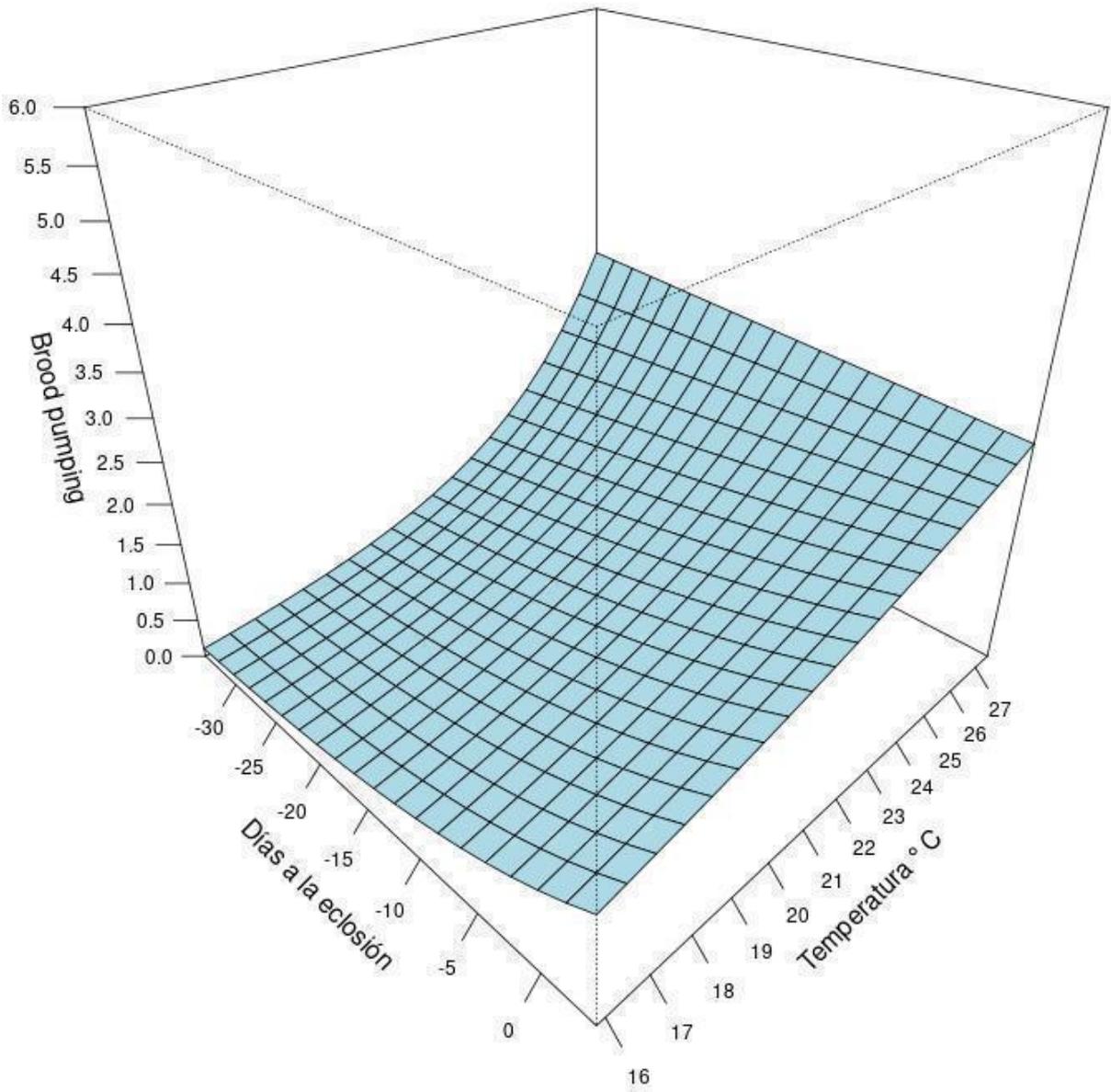


Figura 4. Superficie de respuesta de movimientos de ventilación (Brood Pumping) en función de la interacción entre temperatura por observación y días que faltaban para llegar a la eclosión.

Viabilidad de las puestas de huevos

La proporción de huevos eclosionados no fue afectada por la temperatura ($F = 0.081$; $GL = 1, 25$; $Dev = 203.04, 0.443$; $p = 0.777$). Sin embargo, sí por la especie ($F = 10.389$; $GL = 1, 24$; $Dev = 146.71, 56.334$; $p = 0.003$), siendo mayor en *Abedus dilatatus* (Fig. 5).

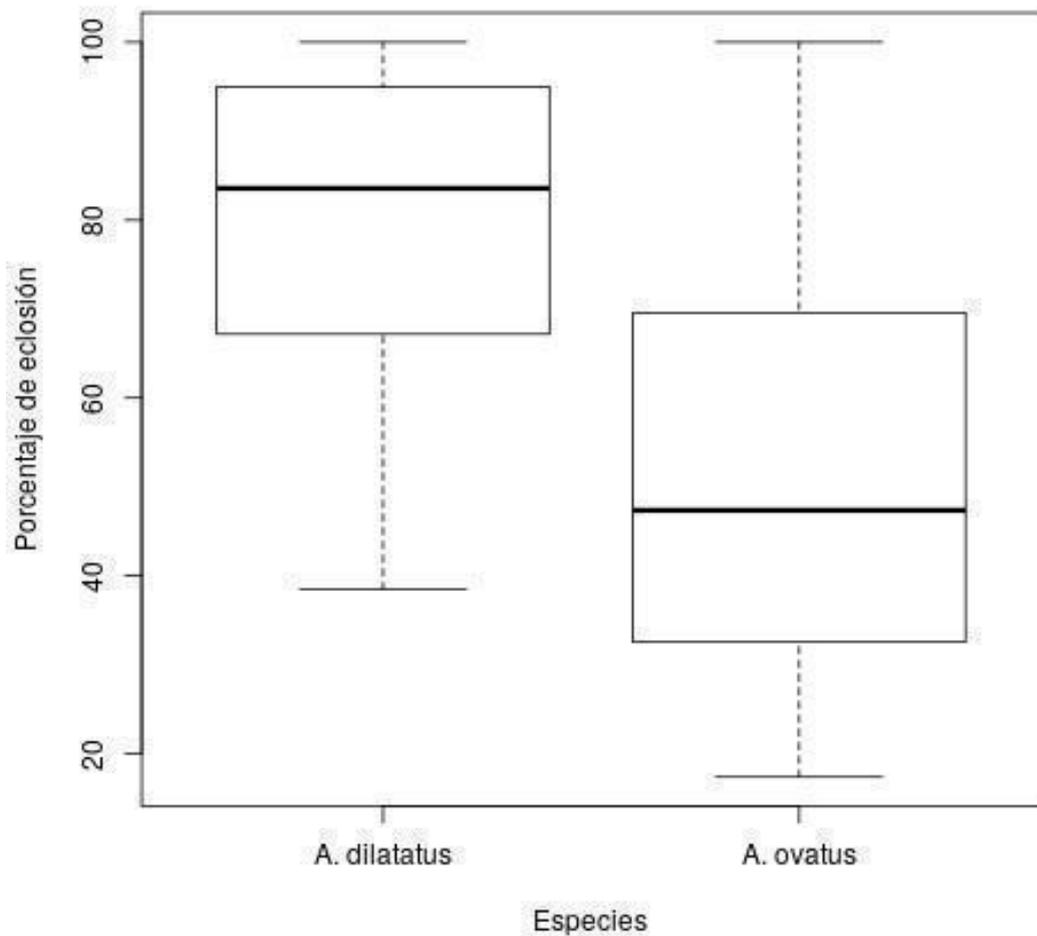


Figura 5. Porcentaje de eclosión para cada especie.

Número de abortos

El número de abortos no fue afectado por ninguna variable predictora (GL = 1, 51; Dev = 49.838, 1.908; $p = 0.167$).

DISCUSIÓN

La temperatura va a controlar la tasa metabólica de los procesos bioquímicos fundamentales en los organismos acuáticos y, por lo tanto, regular su crecimiento y su tasa de desarrollo (Gillooly *et al.*, 2002) tal como muestran nuestros resultados, en los cuales se observa que la temperatura disminuyó el tiempo de desarrollo de los embriones de manera significativa en *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus* (Fig. 2). Se han observado patrones similares al reportado en este estudio en diferentes ectotermos, tales como en la chinche *Matsumuratettix hiroglyphicus* (Hemiptera: Cicadellidae) (Kobori & Hanboonsong, 2017), la efímera *Baetis rhodani* (Ephemeroptera: Baetidae) (Elliott, 1972), el hemíptero *Amphibolus venator* (Reduviidae: Hemiptera) (Nishi y Takahashi, 2002), en los coleópteros *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Curculionidae) (Bentz *et al.*, 1991) y *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) (Lapointe, 2001). En general, la temperatura del agua tiene una relación negativa con el tiempo de desarrollo en la mayoría de organismos ectotermos (Angilleta *et al.*, 2004). Como hemos visto, nuestros resultados coinciden con otros estudios realizados en ectotermos, específicamente en insectos y todos indican un mismo patrón de reducción de tiempo de desarrollo de los embriones (o aumento en la tasa de desarrollo).

Retomando el concepto de nicho ecológico propuesto por Hutchinson (1957), sabemos que dentro del conjunto de condiciones ambientales existe una combinación óptima, en la cual la supervivencia y reproducción de los individuos son mayores. Existen múltiples modelos que describen curvas de desarrollo en función de la temperatura para insectos y otros artrópodos. Típicamente, estas curvas

muestran un crecimiento lento en temperaturas bajas, el cual se acelera conforme la temperatura aumenta, hasta llegar a la temperatura óptima, donde el desarrollo es el más rápido, para luego descender rápidamente al llegar a temperaturas críticas (Damos & Savopoulou-Soultani, 2012; Arbab *et al.*, 2008; Rebaudo & Rabhi, 2018). En nuestro estudio encontramos que la tasa de desarrollo se incrementa con la temperatura, sin embargo, no encontramos la temperatura óptima para *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*, probablemente porque el rango de temperatura que utilizamos no fue suficientemente amplio. Por lo tanto, para futuras investigaciones, se podría ampliar el rango de temperatura, con la finalidad de conocer la curva de desarrollo completa para estas especies.

La temperatura ambiental también está asociada al voltinismo en diferentes especies de insectos, ya que aquellas que habitan lugares más cálidos (e.g. Latitudes más bajas), tienden a tener un mayor número de eventos reproductivos (Zeuss *et al.*, 2017; Corbet *et al.*, 2005). Realizar el cuidado de las puestas de huevos en un hábitat más cálido es una ventaja para los machos parentales, ya que el tiempo de cuidado se reduce y, considerando las probabilidades de supervivencia que presentan después de emerger como adultos (Munguía-Steyer & Macías-Ordóñez, 2007), los machos tienen mayor posibilidad de sobrevivir hasta la eclosión de los huevos e incluso mejoran sus posibilidades de adquirir una segunda puesta de huevos. Esto se ha observado en el hemíptero *Sehirus cinctus* (Hemiptera: Cydnidae) (Agrawal *et al.*, 2005), que tiene cuidado maternal, y con el cual se demostró que retirar la puesta de huevos antes de que la madre realice el cuidado, fomenta que esta tenga una segunda puesta en un tiempo menor que aquellas hembras que sí realizan el cuidado completo de las puestas. Sin embargo,

nuestros resultados mostraron que no hay diferencias significativas en la viabilidad a diferentes temperaturas, por lo que resultaría interesante ampliar el rango de temperatura y poner a prueba esta hipótesis nuevamente.

Como ya hemos mencionado, nuestros resultados mostraron que los embriones se desarrollan más rápido en temperaturas elevadas (Figura 2), sin embargo, una de las consecuencias de este desarrollo acelerado es que las crías alcanzan una talla relativamente más pequeña en comparación de aquellos individuos que se desarrollaron en temperaturas bajas (Hume, 2019; Nylin & Gotthard, 1998). Esto quedó demostrado en la pulga del salmón *Lepeophtheirus salmonis* (Copepoda: Caligidae), en la cual el tamaño de los individuos fue mayor conforme la temperatura fue más fría en la incubación (Samsing *et al*, 2016). El tamaño en los insectos va a ser un indicador importante de adecuación, ya que los individuos más grandes viven más y tienen un éxito reproductivo mayor (Beukeboom, 2018). Asimismo, tener un tamaño corporal grande en los machos se atribuye principalmente a la competencia que existe para tener acceso a las hembras o a los recursos (Andersson & Iwasa, 1996). Tal es el caso de la hormiga *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae), donde demostraron que los machos de talla grande, tuvieron un éxito de apareamiento significativamente mayor que aquellos de talla pequeña (Abell *et al*, 1999). Para el caso de las hembras, presentar un tamaño más grande les permitiría producir una cantidad mayor de huevos (Cavaleiro & Santos, 2014). Esto podría ser interpretado como una probable disyuntiva entre tener una descendencia con un tamaño corporal más grande, a cambio de un tiempo de desarrollo más largo (Samsing *et al*, 2016), lo que conlleva a un aumento en la probabilidad de que los

individuos no sobrevivan lo suficiente para dejar descendencia (Angilleta *et al.*, 2004).

El cuidado parental puede presentar beneficios, tanto para los padres, como para las crías, sin embargo, esta conducta va a traer consigo una serie de costos asociados (Clutton-Brock, 1991). Uno de los costos puede ser la reducción de las oportunidades para alimentarse, lo que podría, entre otras cosas, comprometer la reproducción futura (Clutton-Brock, 1991). En un estudio realizado por Requena y colaboradores en el año 2012, se reportó que los machos parentales del opilión *Iporangaia pustulosa* (Opiliones: Gonyleptidae), fueron observados alimentándose en pocas ocasiones a comparación de los machos que no cuidaban crías y de las hembras. También encontraron que los machos que han tenido un cuidado prolongado presentan un volumen corporal y un peso menor que aquellos que recientemente comenzaron a cuidar y que aquellos que no cuidan. En la chinche *Rhynocoris carmelita* (Hemiptera: Reduviidae), la cual exhibe cuidado maternal exclusivo, se observó que las hembras que fueron alimentadas abundantemente, tuvieron una cantidad de huevos significativamente mayor, a comparación de aquellas hembras con un régimen de alimentación bajo (Gilbert *et al.*, 2010). Se ha demostrado que en la chinche *Belostoma flumineum* (Hemiptera: Belostomatidae) los machos parentales presentan dificultad para nadar, ya que éstos son significativamente más lentos que las hembras y que los machos no parentales (Kight *et al.*, 1995), lo que puede disminuir su capacidad de conseguir presas, sobre todo aquellas rápidas, como peces (Crowl & Alexander, 1989). Por lo tanto, es

probable que *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus* presentan las mismas dificultades para el nado y la obtención de alimento.

En este estudio encontramos que los machos realizan una cantidad mayor de movimientos de ventilación durante el cuidado cuando las puestas son numerosas (Fig. 3). Otro de los costos para los padres, puede verse reflejado como un desgaste fisiológico a causa de la demanda metabólica que requiere el cuidado (Clutton-Brock, 1991). En el caso de los machos del pez *Micropterus dolomieu* (Perciformes: Centrarchidae) (Hinch y Collins, 1991), se observó un aumento del 60% en la tasa metabólica en aquellos machos que realizaban cuidado parental en comparación con los machos no parentales. La condición fisiológica también puede verse comprometida, como se observó en un estudio realizado en *Abedus dilatatus* (Munguía-Steyer *et al.*, 2019), en el cual se demostró que los machos parentales que presentaban cuidado reciente tenían una cantidad mayor de lípidos cuando la puesta de huevos era numerosa. Cuando el cuidado era prolongado, los machos con puestas grandes tenían pocos lípidos y aquellos con puestas chicas, tenían una cantidad mayor, lo que se traduce en un desgaste fisiológico más alto.

El metabolismo elevado a causa del esfuerzo parental podría dar lugar a estrés oxidante (Finkel & Holbrook, 2000), el cual ocurre cuando se pierde el balance entre las especies reactivas de oxígeno y los antioxidantes (Monaghan *et al.* 2009). Este desbalance puede ocasionar daños en diferentes tejidos y órganos, obstaculizar la señalización celular (Jones 2006) y acelerar el envejecimiento (Beckman & Ames 1998). Existen casos en los cuales, el estrés oxidante aumenta en presencia de conductas de cuidado parental, tal como ocurre en el pez *Astatotilapia burtoni*

(Perciformes: Cichlidae), que exhibe cuidado maternal (Sawecki *et al.*, 2019). En este estudio compararon los niveles de estrés oxidante en hembras parentales y no parentales, y encontraron que las hembras parentales tenían mayor concentración de metabolitos reactivos de oxígeno que las no parentales. Sin embargo, el estrés oxidante también puede estar relacionado con otros factores ambientales importantes para los ectotermos, como lo es la temperatura. Beaulieu y cols (2015) demostraron que a altas temperaturas, las hembras de la mariposa *Bicyclus anynana* (Lepidoptera: Nymphalidae) disminuyen su fecundidad y aumentan su longevidad. Asimismo, las hembras sometidas a altas temperaturas aumentaban la producción de enzimas antioxidantes comparadas con aquellas que no estaban sometidas a estrés térmico, como mecanismo para evitar el daño oxidante por radicales libres.

El esfuerzo parental se vio afectado significativamente por el grado de desarrollo de los huevos, ya que mientras se encontraban más cercanos a la eclosión, la tasa de movimientos era mayor (Fig. 3). Este resultado es congruente con lo obtenido por Munguía-Steyer y colaboradores en 2008, en el cual se observó que la chinche *Abedus breviceps* (Hemiptera: Belostomatidae) presenta una relación positiva entre el grado de desarrollo del embrión, medido como el largo del huevo, y la tasa de movimientos de ventilación. Braga y colaboradores (2015) encontraron que en el pez pipa *Syngnathus typhle*, el cual presenta cuidado paternal, existe una relación entre las conductas de ventilación y el tamaño de los huevos, en el cual, los peces que cuidan huevos más grandes, realizan un esfuerzo mayor que aquellos que cuidan huevos pequeños. Dicho esfuerzo, fue medido como el número de movimientos operculares realizados por el macho parental, y como el tiempo que los

machos invierten nadando, estando ambas conductas asociadas con la oxigenación de los huevos.

El esfuerzo parental también fue mayor cuando la temperatura al momento de realizar las observaciones fue más elevada, ya que al tratarse de organismos ectotermos, su metabolismo se acelera en estas condiciones y su desempeño es mayor (Clarke & Fraser, 2004). Debido a la relación que existe entre la temperatura y los procesos fisiológicos, las demandas metabólicas para el mantenimiento celular aumentan a altas temperaturas (Ruel *et al.*, 1999). En el trabajo realizado por Schutle y colaboradores (2011), se determinó que en el pez *Fundulus heteroclitus* el consumo de oxígeno, ya sea monitoreado con mitocondrias aisladas o en el cuerpo completo, era mayor en temperaturas altas, independientemente de la temperatura de aclimatación en la que se encontraban los individuos. Con este aumento en la tasa metabólica, el desempeño también puede verse beneficiado como en el caso del ortóptero *Acheta domesticus* (Orthoptera: Gryllidae) (Lachenicht *et al.*, 2010). En dicho estudio se evaluó la velocidad de carrera y la distancia de salto a distintas temperaturas y se encontró que el desempeño para ambas actividades fue significativamente mayor cuando los individuos se encontraban sometidos a temperaturas altas durante las observaciones.

El esfuerzo parental va a traer consigo una serie de costos, como quedó demostrado en un estudio realizado en las aves *Parus major* (Passeriformes: Paridae) (Christe *et al.*, 2012) en el cual se observó una relación entre el esfuerzo parental y la resistencia frente a parásitos. Los individuos que cuidaban puestas incrementadas experimentalmente, tenían una carga de parásitos de malaria

significativamente mayor que aquellos individuos que cuidaban puestas de tamaño normal y de tamaño reducido. De igual manera, aquellos que cuidaban puestas grandes, tuvieron una menor resistencia frente al estrés oxidante que los otros individuos.

Para futuras investigaciones, podemos considerar la evaluación de la condición de los machos parentales a distintas temperaturas, midiendo sus reservas energéticas, ya que la condición de los machos podría estar determinada tanto por la cantidad de tiempo que cuidan a las crías, como por la tasa metabólica en sí. De igual forma, se podría realizar un estudio sobre los efectos que tiene la temperatura sobre la longevidad, ya que si se viera afectada, podría generar disyuntivas en los machos parentales al reducir o aumentar sus oportunidades para tener más eventos reproductivos a lo largo de su vida.

A pesar de que la temperatura afectó la tasa de movimientos de ventilación y el tiempo de desarrollo de los huevos, no afectó la viabilidad, con lo cual no quedó claro cuál es la temperatura crítica en la cual la viabilidad se reduce, ya que parecía comportarse de manera estable en todo el rango de temperatura (10 °C). Esto es similar al caso del pez *Rhabdosargus sarba* (Lamb, et al. 1984) que presenta un rango de temperatura óptimo para la viabilidad de al menos 20 °C con un éxito de eclosión del 90%, sin embargo, fuera de ese amplio rango, la viabilidad disminuye rápidamente. Nuestro resultado también concuerda con lo reportado por Nishi y Takahashi en el 2002, en el cual el hemíptero *Amphibolus venator* (Hemiptera: Reduviidae) no presentó diferencias significativas en el porcentaje de eclosión

estando en distintas temperaturas, desde los 25 a los 35 °C, siendo el porcentaje superior al 92% en cualquiera de los tratamientos.

A pesar de esto, sí encontramos diferencias significativas en la viabilidad entre ambas especies, siendo *Abedus dilatatus* quien tuvo una viabilidad mayor (Fig. 5). Tal como en el estudio realizado por Frazer (1992), en el cual 3 de 7 especies pertenecientes a Coccinellidae presentaron una viabilidad mayor en temperaturas intermedias, mientras que las 4 restantes la presentaron en temperaturas más altas. Existen otros estudios realizados en distintos animales en los que el patrón es distinto, ya que a mayor temperatura, la viabilidad va aumentando paulatinamente, como en el copépodo *Acartia tonsa*, donde además de alcanzar porcentajes de eclosión mucho mayores en temperaturas altas (24 °C), los huevos tardan menos tiempo en eclosionar (Hansen *et al.*, 2010). A pesar de que *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus* se encuentran en simpatria en nuestro lugar de estudio, los factores ambientales podrían estar afectando a ambas especies de manera distinta, ocasionando esta diferencia en la viabilidad. Para futuras investigaciones podría evaluarse la distribución de ambas especies, así como un análisis de supervivencia que determine su abundancia y su capacidad de evasión, ya que, como vimos en este estudio, *Abedus dilatatus* tiene una viabilidad considerablemente mayor y, sin embargo, la cantidad de individuos colectados fue menor que para *A. ovatus*. Podría realizarse un estudio que evalúe la capacidad de escape de *A. dilatatus*, para así determinar si hay diferencias en la abundancia en campo o su poca representación en nuestro estudio se debe a la dificultad para capturarlas.

De igual manera que la viabilidad, la probabilidad de aborto tampoco se vio afectada por la temperatura de manera significativa. Jara en el año 2021 en un estudio realizado en *Belostoma bifoveolatum* (Hemiptera: Belostomatidae), observó que la probabilidad de abortar la puesta era menor en cuerpos de agua más cálidos y someros. En un estudio realizado por Kight (1999) en el hemíptero *Sehirus cinctus* (Hemiptera: Cydnidae), el cual tiene cuidado maternal, se realizó una manipulación de las puestas de huevos, reemplazando huevos maduros por inmaduros con la finalidad de prolongar el tiempo de cuidado. Se perturbó a las hembras tocándolas y se evaluó su respuesta (defender la puesta o retirarse) bajo este estímulo a diferentes temperaturas. Se observó que las hembras mantenidas bajo temperaturas frías, mostraron una conducta de defensa durante más días que aquellas que se mantuvieron bajo temperaturas más cálidas, las cuales se retiraron y abandonaron la puesta de huevos. En otro estudio realizado por Kight y colaboradores en el año 2000, se encontró que en la especie *Belostoma flumineum* (Hemiptera: Belostomatidae), los machos que portaban puestas más pequeñas tenían mayor probabilidad de abortar la puesta cuando se encontraban en temperaturas más altas, teniendo una mayor probabilidad de aborto a 35 °C que a 27 °C. De igual manera, la probabilidad de aborto era todavía menor cuando estaban en temperaturas bajas, siendo menos probable abortar a 15 °C que a 27 °C. Para futuras investigación podría resultar interesante realizar estudios demográficos con la finalidad de determinar cuándo resulta adaptativo realizar un aborto, evaluando la longevidad y la probabilidad de tener nuevos eventos reproductivos, estimando el éxito reproductivo a lo largo de la vida de los machos parentales.

Al tener un desarrollo acelerado en temperaturas altas, el tamaño corporal de las crías es más pequeño (Samsing *et al.*, 2016; Hume, 2019). Por lo tanto, es probable que los individuos que se encuentren en zonas más calientes, den lugar a hembras más pequeñas, que eventualmente sean incapaces de generar una cantidad grande de huevos. Esto limitaría la cantidad de huevos que una hembra pudiera aportar a la puesta de un macho, afectando directamente en su adecuación. Los machos tienen la posibilidad de incrementar su puesta de huevos buscando nuevas cópulas, aunque las probabilidades de conseguir una segunda cópula podría ser bajas en condiciones de vida silvestre (Munguía-Steyer & Macías-Ordóñez, 2007) y la probabilidad de abortar la puesta sería mayor en caso de quedarse con una puesta pequeña (Kight *et al.*, 2000). Se ha demostrado experimentalmente en *Abedus indentatus* (Hemiptera: Belostomatidae) (Kraus *et al.* 1989) que en las puestas abortadas puede haber una pequeña cantidad de huevos que eclosionen, siempre que esta se encuentre en la interfaz aire-agua. Sin embargo, es muy improbable encontrar puestas así en campo. Si la puesta se encuentra completamente fuera del agua, los huevos sufrirán desecación y si la puesta se encuentra sumergida, es probable que esta sufra infecciones fúngicas, dejando los huevos completamente inviables (Krauss *et al.*, 1989; Smith, 1997).

Como quedó demostrado en este estudio, los huevos que fueron sometidos a temperaturas más altas durante su desarrollo, llegaron a la eclosión más rápido que aquellos en temperaturas frías (Fig. 1). Partiendo de este hecho, podríamos esperar que los machos parentales buscarán sitios más abiertos a la luz solar, donde el agua tenga una temperatura mayor (Broadmeadow *et al.*, 2011) que aumente, tanto su temperatura corporal como la de los embriones, favoreciendo su desarrollo

(Buckley *et al.*, 2017). Sin embargo, dicha conducta también representa un riesgo, ya que al ser sitios abiertos, los machos y sus crías quedan más expuestos a depredadores (Martín & López, 1999). Asimismo, la necesidad de airear los huevos exponiéndolos fuera del agua o en la interfase aire-agua (Smith, 1976a) estaría representando un riesgo de ser depredado (Kight *et al.*, 1995). Vanhooydonck & Van Damme (2003) demostraron en un estudio realizado en 3 especies de lagartijas (Squamata: Lacertidae), que el tiempo que estas pasaban en lugares abiertos asoleándose, estaba relacionado directamente con la velocidad para correr y con la velocidad para escalar, lo que les permitiría escapar con mayor facilidad ante el ataque de algún depredador. Ya que el esfuerzo parental para *Abedus* es dependiente del número de crías (Depreciable; Clutton-Brock, 1984), la preferencia del hábitat podría estar influenciada, tanto por la temperatura, como por el tamaño de la puesta, que reduce la velocidad al nadar (Kight *et al.*, 1995).

Con el paso de los años, acciones humanas como la quema de combustibles, han liberado una gran cantidad de gases de efecto invernadero tales como el CO₂ o el metano, entre otros (Brander, 2012). El aumento en los niveles de gases de efecto invernadero ha traído como consecuencia el calentamiento global, afectando la temperatura de los cuerpos de agua (Ormerod, 2009; Yaning *et al.*, 2009; Van Vliet *et al.*, 2013). Sin embargo, pequeñas acciones como la tala de árboles también pueden alterar la temperatura de los cuerpos de agua, como quedó demostrado en un estudio realizado por Skelly y cols en 2014, en el cual observaron que la temperatura aumentó significativamente, al dejar zonas más expuestas a la luz solar. La temperatura del agua va a determinar fuertemente la preferencia de hábitat en distintas especies, tal como demostraron Binckley y Resetarits (2007) en un

estudio en el cual, los estanques de agua expuestos directamente a la luz solar presentaron una abundancia y riqueza de especies de insectos acuáticos mucho mayor que en estanques con sombra. En el año 2019, Jara observó la fidelidad de sitio que tienen los machos parentales de *Belostoma bifoveolatum* (Hemiptera: Belostomatidae) en el mismo sitio durante todo el periodo de incubación de los huevos. Posteriormente, en el año 2021, observó que la preferencia de hábitat en esta especie está determinada por la temperatura, la cual se relaciona con la profundidad del cuerpo de agua, siendo más caliente en aquellos sitios poco profundos. La temperatura del agua también estuvo determinada por la luz solar, siendo mayor en zonas con menos vegetación que diera sombra al cuerpo de agua. La temperatura elevada aumentó la viabilidad de los huevos, redujo la probabilidad de abortar la puesta y redujo el tiempo de desarrollo de los embriones

Probablemente la preferencia de hábitat para *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus* esté determinada por los mismos factores y, por lo tanto, esperaríamos encontrar una cantidad mayor de machos parentales en zonas más expuestas a la luz del sol. También esperaríamos que hubiera preferencia por zonas someras, lo cual, además de favorecer el aumento en la temperatura, significa un menor esfuerzo por alcanzar la superficie del agua y airear la puesta de huevos. Asimismo, la exposición de la puesta a la superficie, facilitaría la absorción de radiación solar en los huevos, favoreciendo su desarrollo al aumentar la temperatura (Jara & Perotti, 2018). Sin embargo, la presión ejercida por los depredadores también va a influenciar la preferencia del hábitat, lo cual no fue considerado por Jara (2021), al no haber peces en su lugar de estudio.

El cuidado parental resulta ser una estrategia con un valor adaptativo muy alto. Diversos tipos de cuidado parental pueden verse representados en muchos grupos de animales, ya que es una pieza clave para aumentar la adecuación de la descendencia. Dichas estrategias pueden ser desde protección contra depredadores, aprovisionamiento o protección frente a parásitos, hasta mejorar ciertos aspectos de la calidad de las crías que, eventualmente, mejoren la supervivencia de éstas cuando los padres ya no realicen el cuidado. Klug & Bonsall (2014) mencionan un gran número de casos de cuidado parental en diferentes taxa, los cuales utilizan estrategias muy variadas para aumentar la adecuación de su progenie. En este estudio pudimos observar cómo cambia el cuidado parental frente a uno de los factores más importantes para los ectotermos, la temperatura. En un hábitat en constante cambio (Ormerod, 2009; Yaning *et al.*, 2009; Van Vliet *et al.*, 2013), cuyos factores ambientales se ven modificados año con año, tanto por calentamiento global como por la intervención antropogénica, el cuidado parental tiene un valor adaptativo muy alto, ya que esta conducta resulta fundamental para hacer frente a las condiciones adversas para las crías y, por lo tanto, es de gran importancia conocer de qué manera influye la temperatura en estas especies.

REFERENCIAS

- Abell, A. J., Cole, B. J., Reyes, R., & Wiernasz, D. C. (1999). Sexual selection on body size and shape in the western harvester ant, *Pogonomyrmex occidentalis* Cresson. *Evolution*, 53(2), 535-545.
- Agrawal, A. F., Combs, N. & Brodie III, E. D. (2005). Insights into the costs of complex maternal care behavior in the burrower bug (*Sehirus cinctus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57, 566–574.
- Amat, J. A., Masero, J. A. (2004). Predation risk on incubating adults constrains the choice of thermally favourable nest sites in a plover. *Animal Behaviour*, 67, 293–300.
- Andersson, M. & Iwasa, Y. (1996). Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 53-58.
- Angilletta Jr, M. J., Steury, T. D. & Sears, M. W. (2004). Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and comparative biology*, 44(6), 498-509.
- Angilletta Jr, M. J. (2009). Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis. Oxford University Press.
- Arbab, A., Kontodimas, D. C., & McNeill, M. R. (2008). Modeling embryo development of *Sitona discoideus* Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae) under constant temperature. *Environmental entomology*, 37(6), 1381-1388.

- Beaulieu, M., Geiger, R. E., Reim, E., Zielke, L., & Fischer, K. (2015). Reproduction alters oxidative status when it is traded-off against longevity. *Evolution*, 69(7), 1786-1796.
- Beckman, K. B., & Ames, B. N. (1998). The free radical theory of aging matures. *Physiological reviews*, 78, 547-581.
- Bentz, B. J., Logan, J. A., & Amman, G. D. (1991). Temperature-dependent development of the mountain pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) and simulation of its phenology. *The Canadian Entomologist*, 123, 1083-1094.
- Beukeboom, L. W. (2018). Size matters in insects: an introduction. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166(1), 2-3.
- Binckley, C. A., & Resetarits, W. J. (2007). Effects of forest canopy on habitat selection in treefrogs and aquatic insects: implications for communities and metacommunities. *Oecologia*, 153(4), 951-958.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 24(3), 127-135.
- Braga Goncalves, I., Ahnesjö, I. & Kvarnemo, C. (2015) The evolutionary puzzle of egg size, oxygenation and parental care in aquatic environments. *Proc. Biol. Sci.* doi:10.1098/rspb.2015.0690
- Brander, M., & Davis, G. (2012). Greenhouse gases, CO₂, CO_{2e}, and carbon: What do all these terms mean. *Econometrica, White Papers*.
- Broadmeadow, S. B., Jones, J. G., Langford, T. E. L., Shaw, P. J., & Nisbet, T. R. (2011). The influence of riparian shade on lowland stream water

temperatures in southern England and their viability for brown trout. *River Research and Applications*, 27(2), 226-237.

- Buckley, L. B., Arakaki, A. J., Cannistra, A. F., Kharouba, H. M., & Kingsolver, J. G. (2017). Insect development, thermal plasticity and fitness implications in changing, seasonal environments. *Integrative and comparative biology*, 57(5), 988-998.
- Cavaleiro, F. I., & Santos, M. J. (2014). Egg number–egg size: an important trade-off in parasite life history strategies. *International journal for parasitology*, 44(3-4), 173-182.
- Choe, J. C., and B. J. Crespi. 1997. The evolution of social behavior in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chown, S. L. & Nicolson, S. (2004). Insect physiological ecology: mechanisms and patterns. Oxford University Press.
- Chown, S. L., & Terblanche, J. S. (2006). Physiological diversity in insects: ecological and evolutionary contexts. *Advances in insect physiology*, 33, 50-152.
- Christe, P., Glazot, O., Strepparava, N., Devevey, G., & Fumagalli, L. (2012). Twofold cost of reproduction: an increase in parental effort leads to higher malarial parasitaemia and to a decrease in resistance to oxidative stress. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1731), 1142-1149.
- Clarke, A., & Fraser, K. P. P. (2004). Why does metabolism scale with temperature?. *Functional ecology*, 18(2), 243-251.

- Clutton-Brock, T. H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist*, 123(2), 212-229.
- Clutton-Brock, T. H. (1991). The evolution of parental care (Vol. 64). Princeton University Press.
- Cooke, S. J., Schreer, J. F., Philipp, D. P., & Weatherhead, P. J. (2003). Nesting activity, parental care behavior, and reproductive success of smallmouth bass, *Micropterus dolomieu*, in an unstable thermal environment. *Journal of Thermal Biology*, 28(6-7), 445-456.
- Corbet, P. S., Suhling, F., & Soendgerath, D. (2006). Voltinism of Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, 9(1), 1-44.
- Costa, J. T. (2006). The other insect societies. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Currie, D. J., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Field, R., Guégan, J. F., Hawkins, B. A. & Turner, J. R. G. (2004). Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology letters*, 7(12), 1121-1134.
- Crowl, T. A., & Alexander Jr, J. E. (1989). Parental care and foraging ability in male water bugs (*Belostoma flumineum*). *Canadian Journal of Zoology*, 67(2), 513-515.
- Damos, P., & Savopoulou-Soultani, M. (2012). Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements. *Psyche*, 2012.
- Eickwort, G. C., & Hermann, H. R. (1981). Social insects. *Presocial insects*.
- Elliott, J. (1972). Effect of Temperature on the Time of Hatching in *Baetis rhodani* (Ephemeroptera: Baetidae). *Oecologia*, 9, 47-51.

- Fabian, D. & Flatt, T. (2012) Life History Evolution. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 24
- Finkel, T., & Holbrook, N. J. (2000). Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature*, 408(6809), 239-247.
- Frazer, B. D. & McGregor, R. R., (1992). Influence de la température sur la survie et le taux d'éclosion des oeufs chez sept especes de Coccinellidae. 124: 305-312.
- Gilbert, J. D., Thomas, L. K., & Manica, A. (2010). Quantifying the benefits and costs of parental care in assassin bugs. *Ecological Entomology*, 35(5), 639-651.
- Gillooly, J. F., & Dodson, S. I. (2000). The relationship of egg size and incubation temperature to embryonic development time in univoltine and multivoltine aquatic insects. *Freshwater Biology*, 44(4), 595-604.
- Gillooly, J. F., Charnov, E. L., West, G. B., Savage, V. M., & Brown, J. H. (2002). Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, 417(6884), 70-73.
- Gundermann J. L., Horel A, Roland C (1997) Costs and benefits of maternal care in a subsocial spider, *Coelotes terrestris*. *Ethology*, 103, 915–925
- Gustafsson, L., Sutherland, W. J. (1988). The costs of reproduction in the collared flycatcher *Ficedula albicollis*. *Nature*, 335, 813–815
- Hansen, B. W., Drillet, G., Kozmer, A., Madsen, K. V., Pedersen, M. F., & Sørensen, T. F. (2010). Temperature effects on copepod egg hatching: does acclimatization matter?. *Journal of Plankton Research*, 32(3), 305-315.

- Hinch, S. G., & Collins, N. C. (1991). Importance of diurnal and nocturnal nest defense in the energy budget of male smallmouth bass: insights from direct video observations. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120(5), 657-663.
- Hinton, H. E. (1981). *The biology of insect eggs*. Pergamon, Oxford.
- Holmes, L. A., Nelson, W. A., & Lougheed, S. C. (2020). Food quality effects on instar-specific life histories of a holometabolous insect. *Ecology and Evolution*, 10(2), 626-637
- Hopkins, K., Moss, B. R., & Gill, A. B. (2011). Increased ambient temperature alters the parental care behaviour and reproductive success of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Environmental biology of fishes*, 90(2), 121-129.
- Hochachka, P. W., & Somero, G. N. (2002). *Biochemical adaptation: mechanism and process in physiological evolution*. Oxford university press.
- Hume, J. B. (2019). Higher temperatures increase developmental rate & reduce body size at hatching in the small-eyed skate *Raja microocellata*: implications for exploitation of an elasmobranch in warming seas. *Journal of Fish biology*, 95(2), 655-658.
- Hutchinson, G. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Jara, F. G., & Perotti, M. G. (2018). The life cycle of the giant water bug of northwestern Patagonian wetlands: the effect of hydroperiod and temperature regime. *Invertebrate Biology*, 137(2), 105-115.

- Jara, F. G. (2019). The impact of phenology on the interaction between a predaceous aquatic insect and larval amphibians in seasonal ponds. *Hydrobiologia*, 835(1), 49-61.
- Jara, F. G. (2021). The effect of habitat selection on offspring performance in the giant water bug *Belostoma bifoveolatum*. *Canadian Journal of Zoology*, 99(2), 107-115.
- Johnson, J. B., & Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 19(2), 101-108.
- Jones, D. P. (2006). Redefining oxidative stress. *Antioxidants & redox signaling*, 8(9-10), 1865-1879.
- Kaur, K., & Toor, H. S. (1980). Role of Abiotic Factors in the Embryonic. In *Proc. Indian natn. Sci. Acad. B* (Vol. 46, No. 1, pp. 136-148).
- Kern, P., Cramp, R. L., & Franklin, C. E. (2015). Physiological responses of ectotherms to daily temperature variation. *Journal of Experimental Biology*, 218(19), 3068-3076.
- Kight, S. L., Sprague, J., Kruse, K. C., & Johnson, L. (1995). Are egg-bearing male water bugs, *Belostoma flumineum* Say (Hemiptera: Belostomatidae), impaired swimmers?. *Journal of the Kansas entomological society*, 468-470.
- Kight, S. L. (1997). Factors influencing maternal behaviour in a burrower bug, *Sehirus cinctus* (Heteroptera: Cydnidae). *Animal Behaviour*, 53(1), 105-112.
- Kight, S. L., & Cseke, J. J. (1998). The effects of ambient temperature on the duration of maternal care in a burrower bug (Heteroptera: Cydnidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 185-187.

- Kight, S. L., Batino, M., & Zhang, Z. (2000). Temperature-dependent parental investment in the giant waterbug *Belostoma flumineum* (Heteroptera: Belostomatidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 93(2), 340-342.
- Klug, H., & Bonsall, M. B. (2014). What are the benefits of parental care? The importance of parental effects on developmental rate. *Ecology and Evolution*, 4(12), 2330-2351.
- Kobori, Y. & Hanboonsong, Y.. (2017). Effect of temperature on the development and reproduction of the sugarcane white leaf insect vector, *Matsumuratettix hiroglyphicus* (Matsumura) (Hemiptera: Cicadellidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 20, 281-284.
- Kraus, W. F., Gonzales, M. J., & Vehrencamp, S. L. (1989). Egg development and an evaluation of some of the costs and benefits for paternal care in the belostomatid, *Abedus indentatus* (Heteroptera: Belostomatidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 548-562.
- Lachenicht, M., Clusella-Trullas, S., Boardman, L., Le Roux, C. & Terblanche, J. (2010). Effects of acclimation temperature on thermal tolerance, locomotion performance and respiratory metabolism in *Acheta domesticus* L. (Orthoptera: Gryllidae). *Journal of Insect Physiology*, 56, 822–830.
- Lamb, R. J., Gerber, G. H., & Atkinson, G. F. (1984). Comparison of developmental rate curves applied to egg hatching data of *Entomoscelis americana* Brown (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 13(3), 868-872.

- Lapointe, S. L. (2001). Effect of temperature on egg development of *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Florida Entomologist*, 298-298.
- Lauck, D. R., & Menke, A. S. (1961). The higher classification of the Belostomatidae (Hemiptera). *Annals of the entomological Society of America*, 54(5), 644-657.
- Laws, A. N., & Belovsky, G. E. (2010). How will species respond to climate change? Examining the effects of temperature and population density on an herbivorous insect. *Environmental entomology*, 39(2), 312-319.
- Lillehammer, A. (1987). Egg development of the stoneflies *Siphonoperla burmeisteri* (Chloroperlidae) and *Dinocras cephalotes* (Perlidae). *Freshwater Biology*, 17(1), 35-39.
- Madhavan, M. M. 1974: Structure and function of the hydropyle of the egg of the bug, *Sphaerodema molestum*. *J. Insect Physiol.* 20, 1341—1349.
- Mank, J. E., Promislow, D. E., & Avise, J. C. (2005). Phylogenetic perspectives in the evolution of parental care in ray-finned fishes. *Evolution*, 59(7), 1570-1578.
- Martin, T. E., Oteyza, J. C., Boyce, A. J., Lloyd, P., & Ton, R. (2015). Adult mortality probability and nest predation rates explain parental effort in warming eggs with consequences for embryonic development time. *The American Naturalist*, 186(2), 223-236.
- Martín, J., & López, P. (1999). When to come out from a refuge: risk-sensitive and state-dependent decisions in an alpine lizard. *Behavioral Ecology*, 10(5), 487-492.

- Monaghan, P., Metcalfe, N. B., & Torres, R. (2009). Oxidative stress as a mediator of life history trade-offs: mechanisms, measurements and interpretation. *Ecology letters*, 12(1), 75-92.
- Munguía-Steyer, R., & Macías-Ordóñez, R. (2007). Is it risky to be a father? Survival assessment depending on sex and parental status in the water bug *Abedus breviceps* using multistate modelling. *Canadian Journal of Zoology*, 85(1), 49-55.
- Munguía-Steyer, R., Favila, M. E., & Macías-Ordóñez, R. (2008). Brood pumping modulation and the benefits of paternal care in *Abedus breviceps* (Hemiptera: Belostomatidae). *Ethology*, 114(7), 693-700.
- Munguía-Steyer, R., González-García, E., Castaños, C. E., & Córdoba-Aguilar, A. (2019). Costly parenting: physiological condition over time and season in males of the giant waterbug *Abedus dilatatus*. *Physiological Entomology*, 44(3-4), 236-244.
- Nakage, E. S., Cardozo, J. P., Pereira, G. T., & Boleli, I. C. (2003). Effect of temperature on incubation period, embryonic mortality, hatch rate, egg water loss and partridge chick weight (*Rhynchotus rufescens*). *Brazilian journal of poultry science*, 5(2), 131-135.
- Nishi, A., & Takahashi, K. (2002). Effects of temperature on oviposition and development of *Amphibolus venator* (Klug)(Hemiptera: Reduviidae), a predator of stored product insects. *Applied Entomology and Zoology*, 37(3), 415-418.
- Nylin, S., & Gotthard, K. (1998). Plasticity in life-history traits. *Annual review of entomology*, 43(1), 63-83.

- Ohba, S. Y. (2019). Ecology of giant water bugs (Hemiptera: Heteroptera: Belostomatidae). *Entomological Science*, 22(1), 6-20.
- Ormerod, S. J. (2009). Climate change, river conservation and the adaptation challenge.
- Owens, I. P., & Bennett, P. M. (1994). Mortality costs of parental care and sexual dimorphism in birds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 257(1348), 1-8.
- Paterson, S., & Lello, J. (2003). Mixed models: getting the best use of parasitological data. *Trends in Parasitology*, 19(8), 370-375.
- Petavy, G., David, J. R., Gibert, P., & Moreteau, B. (2001). Viability and rate of development at different temperatures in *Drosophila*: a comparison of constant and alternating thermal regimes. *Journal of thermal biology*, 26(1), 29-39.
- Rall, B. C., Vucic-Pestic, O., Ehnes, R. B., Emmerson, M., & Brose, U. (2010). Temperature, predator–prey interaction strength and population stability. *Global Change Biology*, 16(8), 2145-2157.
- Rebaudo, F., & Rabhi, V. B. (2018). Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166(8), 607-617.
- Requena, G. S., Buzatto, B. A., Martins, E. G., & Machado, G. (2012). Paternal care decreases foraging activity and body condition, but does not

impose survival costs to caring males in a Neotropical arachnid. *PloS one*, 7(10), e46701.

- Reynolds, J. D., Goodwin, N. B., & Freckleton, R. P. (2002). Evolutionary transitions in parental care and live bearing in vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 357(1419), 269-281.
- Ried WV (1987) The cost of reproduction in the glaucous-winged gull. *Oecologia* 74:458–467.
- Robertson, R. M. (2004). Thermal stress and neural function: adaptive mechanisms in insect model systems. *Journal of Thermal Biology*, 29(7-8), 351-358.
- Royle, N. J., Smiseth, P., & Kölliker, M. (2012). The evolution of parental care: summary, conclusions and implications. In *The evolution of parental care* (pp. 327-345). Oxford University Press.
- Ruiz, R., Gorgora, M. Prieto Y P. Oyala. (1994). Inventario de la entomofauna acuática de la quebrada Padilla, fuente del acueducto de Honda (Tolima). *Revista Colombiana de Entomología*, 20: 115-123.
- Samsing, F., Oppedal, F, Dalvin, S., Johnsen, I., Vågseth, T., & Dempster, T. (2016). Salmon lice (*Lepeophtheirus salmonis*) development times, body size, and reproductive outputs follow universal models of temperature dependence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(12), 1841-1851.
- Saweckı, J., Miros, E., Border, S. E., & Dijkstra, P. D. (2019). Reproduction and maternal care increase oxidative stress in a mouthbrooding cichlid fish. *Behavioral Ecology*, 30(6), 1662-1671.

- Schulte, P. M., Healy, T. M., & Fanguie, N. A. (2011). Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. *Integrative and comparative biology*, 51(5), 691-702.
- Smith, R. L. 1976a: Male brooding behavior of the water bug *Abedus herberti* (Heteroptera: Belostomatidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 69, 740—747.
- Smith, R. L. 1976b: Brooding behavior of a male water bug *Belostoma flumineum* (Hemiptera: Belostomatidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 49, 333—343.
- Smith, R. L. 1997: Evolution of paternal care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). In: *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* (Crespi, B. J. & Choe, J. C., eds). Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 116—149.
- Stiver, K. & Alonzo, S.. (2009). Parental and Mating Effort: Is There Necessarily a Trade-Off?. *ethology*, 115, 1101–1126.
- Skelly, D. K., Bolden, S. R., & Freidenburg, L. K. (2014). Experimental canopy removal enhances diversity of vernal pond amphibians. *Ecological Applications*, 24(2), 340-345.
- Tallamy, D. W., & Schaefer, C. (1997). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids: Maternal care in the Hemiptera: ancestry, alternatives, and current adaptive value.*
- Tallamy, D. W. (2000). Sexual selection and the evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Animal Behaviour*, 60(5), 559-567.

- Trivers, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection. *Sexual Selection and the Descent of Man* (ed. by B. Campbell), pp. 136–179. Aldine, Chicago, Illinois.
- Vanhooydonck, B., & Van Damme, R. (2003). Relationships between locomotor performance, microhabitat use and antipredator behaviour in lacertid lizards. *Functional Ecology*, 17(2), 160-169.
- Van Vliet, M. T., Franssen, W. H., Yearsley, J. R., Ludwig, F., Haddeland, I., Lettenmaier, D. P., & Kabat, P. (2013). Global river discharge and water temperature under climate change. *Global Environmental Change*, 23(2), 450-464.
- Venkatesan, P. (1981). Influence of temperature and salinity variations on an aquatic bug population in a tropical pond. *Hydrobiologia*, 79(1), 33-50.
- Villanueva, R., Moltschaniwskyj, N. A., & Bozzano, A. (2007). Abiotic influences on embryo growth: statoliths as experimental tools in the squid early life history. *Reviews in fish Biology and Fisheries*, 17(2-3), 101.
- Voelker, J. (1968). Nutrition, breeding biology and life history of *Limnogeton fieberi*: study of natural predators of tropical freshwater snails. *Entomologische Mitteilungen, Zool. Staatsinstitut u. Zool. Museum, Hamburg*, 3(60).
- Wallace, B. P., Sotherland, P. R., Spotila, J. R., Reina, R. D., Franks, B. F., & Paladino, F. V. (2004). Biotic and abiotic factors affect the nest environment of embryonic leatherback turtles, *Dermochelys coriacea*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 77(3), 423-432.

- Wang, X. G., Johnson, M. W., Daane, K. M., & Nadel, H. (2009). High summer temperatures affect the survival and reproduction of olive fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Environmental entomology*, 38(5), 1496-1504.
- Williams GC (1966) Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am Nat* 100:687–690
- Willig, M. R., Kaufman, D. M., & Stevens, R. D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 273-309.
- Yaning, C., Changchun, X., Xingming, H., Weihong, L., Yapeng, C., Chenggang, Z., & Zhaoxia, Y. (2009). Fifty-year climate change and its effect on annual runoff in the Tarim River Basin, China. *Quaternary International*, 208(1-2), 53-61.
- Yoder, J. A., Hedges, B. Z., Tank, J. L., & Benoit, J. B. (2009). Dermal gland secretion improves the heat tolerance of the brown dog tick, *Rhipicephalus sanguineus*, allowing for their prolonged exposure to host body temperature. *Journal of Thermal Biology*, 34(5), 256-265.
- Zhang, S., Cao, Z., Wang, Q., Zhang, F., & Liu, T. X. (2014). Exposing eggs to high temperatures affects the development, survival and reproduction of *Harmonia axyridis*. *Journal of Thermal Biology*, 39, 40-44.
- Zeuss, D., Brunzel, S., & Brandl, R. (2017). Environmental drivers of voltinism and body size in insect assemblages across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 26(2), 154-165.
- Zeh, D. W., & Smith, R. L. (1985). Paternal investment by terrestrial arthropods. *American Zoologist*, 25(3), 785-805.

- Zeh, D. W., Zeh, J. A., & Smith, R. L. (1989). Ovipositors, amnions and eggshell architecture in the diversification of terrestrial arthropods. *The Quarterly Review of Biology*, 64(2), 147-168.