



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
IZTACALA**

**ESFUERZO PARENTAL DE MACHOS DEL GÉNERO
Abedus (HEMIPTERA: BELOSTOMATIDAE)
ASOCIADO A LA PRESENCIA DE UN OOMICETO
EN LA PUESTA DE HUEVOS**

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:

DENISSE CERDA VILLANUEVA



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. ROBERTO EDMUNDO MUNGUÍA
STEYER**

**LOS REYES IZTACALA, TLANEPANTLA,
ESTADO DE MÉXICO, 2022**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

AGRADECIMIENTOS

A la UNAM, la máxima casa de estudios, por todo el conocimiento y oportunidades que me brindó desde CCH hasta ahora. A los profesores y amigos que conocí dentro de sus aulas por sus enseñanzas y apoyo, que fueron de gran importancia para mi desarrollo personal y académico en cada una de mis etapas vividas dentro de esta institución.

Al proyecto PAPIIT IN201720 por el financiamiento que pudo hacer posible la realización de esta tesis, el cual se titula: “Modulación de la inversión parental precigótica y postcigótica y respuesta inmunológica en los insectos *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) y *Abedus ovatus* (Hemiptera: Belostomatidae)”.

Al Dr. Roberto Edmundo Munguía Steyer por todo el conocimiento compartido, dedicación, paciencia y valioso apoyo como profesor, tutor y amigo. Por todo su esfuerzo y tiempo que le dedica a la enseñanza e investigación. Gracias a sus clases descubrí cuánto me gustaba la evolución, siempre será mi profesor favorito.

A los miembros de mi comité tutorial:

Dra. Leticia Ríos Casanova

Dra. Juana Alba Luis Díaz

Dr. Raúl Cueva del Castillo Mendoza

Dr. Oscar Salomón Sanabria Urbán

Gracias por su tiempo, observaciones y correcciones que me ayudaron para la realización de mi tesis.

Al Dr. Rodolfo de la Torre Almaraz y Mtro. David Vargas Peralta del Laboratorio de Fitopatología de la UBIPRO, por su tiempo y ayuda para la identificación de los oomicetos.

A mis amigos del Laboratorio de Ecología Evolutiva de Artrópodos: César, Dayana, Erik Aguilar y Erik González, por apoyarme desde el primer momento que llegué al laboratorio, por tantas risas y momentos inolvidables, sobre todo gracias por su amistad.

A mis padres Betzabell y Omar, y mi hermanito Damián, por su incondicional e invaluable apoyo desde el inicio de mi carrera, por ayudarme siempre en los buenos y malos momentos durante todo este proceso, sin su ayuda y enseñanzas nunca hubiera podido lograr todo lo que he hecho hasta ahora. En especial gracias por el amor e interés en lo que más me apasiona. Los amo.

A Ángel por siempre estar para mí, por motivarme y guiarme durante todos estos años. Nunca voy a terminar de agradecerte por tanto amor incondicional, eres un pilar muy importante en mi vida, tanto para mi crecimiento personal como académico, gracias por todo, amor. Gracias a tu familia también, por acogerme desde el principio, por apoyarme y quererme tanto como tú, los quiero mucho.

A mis abuelos José, Catalina y Salvador por todo su apoyo, tanto moral como económico durante mis años de formación, gracias por siempre ayudarme en los momentos que más los necesite.

A mis demás familiares y amigos, gracias por todo.

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	3
OBJETIVOS.....	11
HIPÓTESIS.....	12
PREDICCIONES.....	13
MATERIALES Y MÉTODO.....	14
Sistema de estudio.....	14
Colecta de machos y área de estudio.....	17
ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.....	23
Viabilidad.....	23
Movimientos de ventilación.....	25
Movimientos de cepillado.....	27
RESULTADOS.....	28
Viabilidad.....	30
Movimientos de ventilación.....	35

Movimientos de cepillado.....	51
DISCUSIÓN.....	55
REFERENCIAS.....	67

RESUMEN

Los machos del género *Abedus* (Hemiptera: Belostomatidae) presentan cuidado paternal exclusivo. Realizan una serie de conductas de cuidado conocidas como movimientos de cepillado y ventilación de la puesta de huevos. Estas conductas desempeñan un papel muy importante en la viabilidad y desarrollo de los huevos mediante su limpieza y la regulación de la oxigenación, respectivamente. Sin embargo, a pesar de los cuidados brindados, existen machos que presentan la puesta de huevos cubierta parcial o totalmente por un oomiceto. Los oomicetos son microorganismos eucariontes con estilos de vida saprobios o parásitos. Los oomicetos representan una de las principales causas de mortalidad de los huevos en diversas especies acuáticas, por lo que es importante conocer su efecto sobre la viabilidad y desarrollo de los huevos en los belostomatinos. En este trabajo se evaluó el esfuerzo parental realizado por los machos de las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus* con puestas de huevos con y sin la presencia de oomicetos y el impacto que representan en la viabilidad. Los resultados muestran que la viabilidad de los embriones es menor en la medida que la puesta de huevos presenta un mayor porcentaje cubierto por oomicetos. Esto ocurre en ambas especies aunque la viabilidad en *A. dilatatus* siempre es mayor que en *A. ovatus*, lo que puede ser indicativo de una mayor tolerancia a la presencia del oomiceto. Por tal motivo, a partir de este trabajo podemos concluir que los oomicetos se comportan de forma parásita y no saprobia en la puesta de huevos que cargan los machos. Con relación al esfuerzo parental, en *A. dilatatus* se incrementa cuando el

área con oomicetos es mayor, cosa contraria a lo que ocurre con *A. ovatus*. Por lo tanto, discutimos que es necesario conocer más sobre la demografía de las especies para poder evaluar el valor reproductivo actual y residual y así poder evaluar el esfuerzo parental que realizan las especies en un contexto adaptativo.

INTRODUCCIÓN

El cuidado parental se define como toda aquella conducta realizada por uno o ambos progenitores que incrementa la supervivencia de la descendencia (Clutton-Brock, 1991). Estas conductas pueden ser precigóticas como la construcción de nidos o producción de gametos (Pärssinen, *et al.* 2019) o postcigóticas como la provisión de alimentos (Scott, 1990), limpieza (Kudo, *et al.* 2011; Miller & Zink, 2012), la modificación de las condiciones ambientales (Coleman & Fischer, 1991) y el cuidado o defensa contra depredadores y parásitos (Requena, *et al.* 2009; Boos, *et al.* 2014; Vargas-Salinas, *et al.* 2014).

El cuidado parental se puede clasificar en 3 tipos, de acuerdo a si es realizado por ambos padres o sólo uno de ellos (Clutton-Brock, 1991):

- 1) Cuidado biparental, es común en muchas especies de aves monógamas, como el ganso indio (*Anser indicus*), en el cual ambos progenitores se encargan de la defensa y de proveer alimento a sus crías (Schneider & Lamprecht, 1990).
- 2) Cuidado maternal, realizado únicamente por la hembra y el más común en la naturaleza. Por ejemplo las hembras de la tijereta marítima (*Anisolabis marítima*), excavan cámaras en la arena y construyen sus nidos donde ponen sus huevos y permanecen con ellos hasta su eclosión, protegiéndolos y limpiándolos con sus mandíbulas (Miller & Zink, 2012).
- 3) Cuidado paternal, realizado únicamente por el macho. Por ejemplo en la rana cristal (*Hyalinobatrachium orientale*), las hembras colocan sus huevos sobre las

hojas y los machos se encargan de su defensa y humectación, colocándose sobre ellos hasta su eclosión (Lehtinen & Georgiadis, 2012).

El cuidado paternal exclusivo es el más raro en la naturaleza, pero ha evolucionado en diversos fila como: aves (Royama, 1966), peces (Pampoulie, *et al.* 2004), anuros (Vargas-Salinas, *et al.* 2014), urodelos (Reinhard, *et al.* 2013) y en aproximadamente 15 linajes de artrópodos (Requena, *et al.* 2014). Sin embargo, solo existen 150 especies de insectos con cuidado paternal exclusivo registrado, de las casi 1.5 millones de especies descritas (Smith, 1997).

La frecuencia e intensidad de las conductas parentales pueden variar dependiendo de la condición de los padres y del valor reproductivo actual de la progenie, modificando así su esfuerzo parental (Magrath & Komdeur, 2003). Estas conductas pueden ser moduladas por los padres dependiendo de las condiciones ambientales y fisiológicas en las que se encuentren, de tal forma que los beneficios sean mayores a los costos en términos de éxito reproductivo a lo largo de la vida. Los beneficios de las conductas parentales son diversos, entre los cuales se encuentra el aumentar la supervivencia, la calidad, el éxito reproductivo, así como modificar la tasa de desarrollo de la descendencia (Klug & Bonsall, 2014).

Se ha sugerido que el esfuerzo parental puede modular la tasa de desarrollo de la progenie (Klug & Bonsall, 2014). Este ajuste en su esfuerzo parental permite a los progenitores retener a la descendencia en etapas de desarrollo relativamente

seguras si el entorno es desfavorable para etapas de desarrollo posteriores o acelerar el desarrollo de la descendencia si el entorno es favorable (Klug & Bonsall, 2014).

Un ejemplo de estas condiciones desfavorables podría ser la presencia de parásitos o infecciones. Existen estudios en los cuales se ha comprobado que los padres pueden evitar o disminuir el impacto de estos sobre su descendencia (Requena, *et al.* 2014), mediante la producción de compuestos químicos, como en el pez dardo con flecos (*Etheostoma crossopterum*), en el cual se identificaron compuestos antimicrobianos innatos en el moco epidérmico de los padres, con el que cubren a sus huevos y reduce la posibilidad de infecciones bacterianas o por oomicetos, los cuales incrementan la viabilidad de los huevos (Knouft, *et al.* 2003). Otro ejemplo son las conductas de limpieza que realiza el milpiés *Brachycybe nodulosa*, en el cual se observó que los huevos sin cuidado parental era cubiertos rápidamente por hifas de hongos y no eclosionaban, pero cuando los padres estaban presentes se alimentaban de estas hifas, lo que permitía el adecuado desarrollo de los huevos (Kudo, *et al.* 2011).

Sin embargo, las conductas parentales también representan una serie de costos para los progenitores como la pérdida de oportunidades de alimentación y cópulas (Balshine-Earn, 1995; Trivers, 1972), gastos fisiológicos (Munguía-Steyer, *et al.* 2019) o un aumento en la probabilidad de mortalidad de los padres (Clutton-Brock, 1991; Owens & Bennet, 1994). Trivers (1972) definió la inversión parental como los beneficios para la progenie actual en términos de adecuación a través de las

conductas parentales a costa de la reproducción futura, también conocido como éxito reproductivo residual.

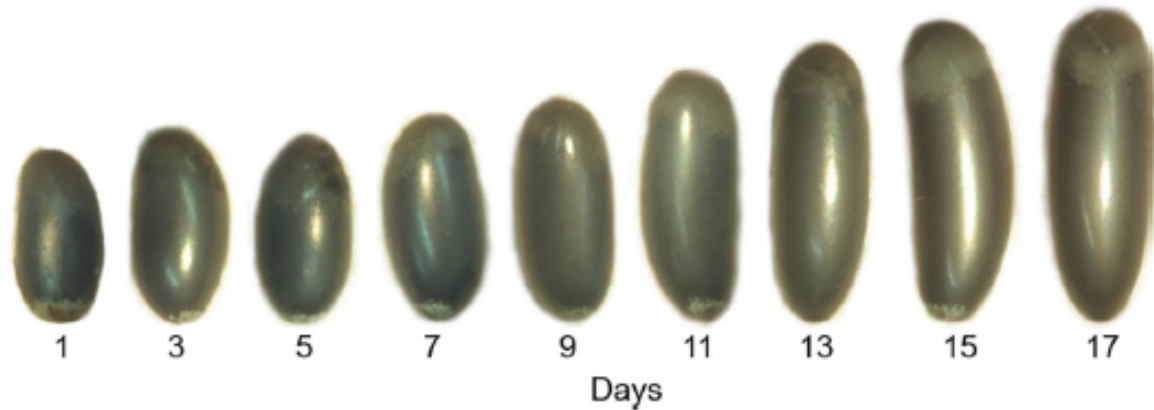
Ya que el cuidado parental puede representar un gasto energético para los progenitores (Ríos-Cárdenas & Webster, 2005), este generalmente es modulado por los padres por diversos factores como la certidumbre de paternidad, que puede ser estudiada por proxies como la: territorialidad, fertilización externa y/o presencia de machos satélites (Kokko, 2018). Dicha modulación depende de los costos y beneficios del cuidado. Cuando los costos rebasan los beneficios los padres pueden abandonar el cuidado o disminuirlo, como cuando las condiciones ambientales son subóptimas, la viabilidad o la supervivencia de la descendencia es baja o el tamaño de la puesta es pequeña (Székely, *et al.* 1996; Field, *et al.* 2007). Por ejemplo, las hembras de el papamoscas acollarado (*Ficedula albicollis*), mostraron una mayor deserción de la nidada cuando esta era de un tamaño pequeño, independientemente de la temporada (Wiggins, *et al.* 1994).

Las chinches acuáticas gigantes de la familia Belostomatidae son un grupo de hemípteros acuáticos depredadores, los cuales representan el 99% de los insectos que realizan cuidado paternal exclusivo (Smith, 1997). Este grupo de insectos se divide en dos subfamilias: Lethocerinae, en donde las hembras colocan sus huevos en la vegetación emergente de los cuerpos de agua y los machos se encargan de la defensa contra depredadores y la humectación de los huevos. Y la

subfamilia Belostomatinae, donde las hembras colocan los huevos sobre el dorso de los machos y estos los llevan consigo hasta su eclosión (Smith, 1976^a; 1976^b).

El cuidado paterno en los belostomatinos desempeña un papel indispensable en el desarrollo de los huevos, debido a que estos requieren de ciertas condiciones de oxigenación, humedad y limpieza (Munguía-Steyer, *et al.* 2008). Para esto, los machos parentales aumentan la viabilidad de los huevos facilitando la oxigenación activa de la puesta mediante movimientos de ventilación (brood pumping), que son una serie de flexiones verticales realizadas con sus apéndices traseros que generan una corriente de agua a su alrededor la cual renueva el oxígeno disuelto. Los machos también realizan movimientos de cepillado (brood stroking), que consisten en frotar la puesta de huevos con sus apéndices traseros, lo que les permite evaluar el desarrollo de los huevos y la presencia de parásitos o infecciones fúngicas (Smith, 1976^a).

El grado o estadio de desarrollo de los huevos en los belostomatinos de la especie *Abedus dilatatus* se puede distinguir observando su color y su forma. Los huevos recientemente puestos sobre el dorso del macho o en estadio 1, son de color oscuro y forma ovoide. A medida que se acercan a la eclosión o estadio 3, se tornan de un color grisáceo y forma cilíndrica (Munguía-Steyer, *et al.* 2019; Figura 1).



*Figura 1. Desarrollo de los huevos desde el momento en que son colocados sobre el dorso del macho hasta el término del cuidado parental en la especie *Abedus dilatatus* (Munguía-Steyer, et al. 2019).*

Los oomicetos han mostrado ser una de las principales causas de mortalidad de los huevos en diversas especies acuáticas, principalmente en peces (Scott & O'Bier, 1962; Kitanchaoren, *et al.* 1997; Ruthig, 2008; Sarowar, *et al.* 2013). Por ello, es importante saber si la presencia de oomicetos sobre las puestas de huevos, incide en el tiempo de cuidado y esfuerzo parental realizado por los machos, así como la viabilidad de los huevos de las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.

El filo Oomycota (Stramepiles) está conformado por microorganismos eucariontes con estilos de vida saprobios y parásitos, se encuentran en ecosistemas tanto acuáticos como terrestres (Barros & Ribamar, 2017). Algunos oomicetos tienen un papel importante en la descomposición de materia orgánica y otros son parásitos de una gran variedad de grupos como plantas, algas, peces, crustáceos, hongos, larvas de mosquitos, nematodos, rotíferos, mamíferos e incluso humanos (Barros

& Ribamar, 2017). Se considera a los oomicetos parásitos cuando disminuyen la adecuación del hospedero. Su textura y forma de crecimiento es parecida al micelio de algunos hongos, pero se diferencian de los hongos por los componentes de su pared celular como son los polímeros de β -1,3-glucano y la celulosa (Kamoun, 2003).

La importancia de la presencia de oomicetos sobre las puestas de huevos de estos hemípteros se relaciona con la posible interferencia en la difusión de oxígeno y por consecuencia en el desarrollo embrionario (Figura 2a), ya que en un estudio realizado por Goforth & Smith (2011) en *Abedus herberti*, encontraron que en el hidrópilo coriónico, es decir la parte apical de los huevos, se encuentran los aerópilos que son estructuras del corion en forma de poro por los cuales ingresa el oxígeno disuelto y agua al interior de los huevos (Figura 2b). El ingreso de agua a través de los poros ha sido registrado en otras especies de belostomátidos (Madhavan, 1974).

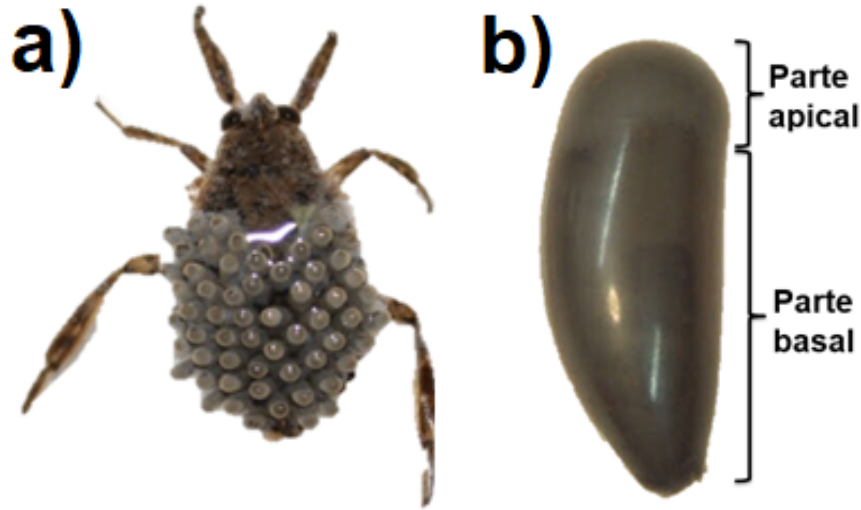


Figura 2. a) Macho *Abedus dilatatus* con puesta de huevos cubierta totalmente por hifas de oomicetos, b) Morfología externa de huevo de *Abedus ovatus*, dividido en parte apical y basal.

Existe evidencia de que los belostomatinos pueden modular su esfuerzo parental mediante el cambio en la tasa de los movimientos de ventilación en función del grado de desarrollo de los huevos observado en el tamaño de los mismos. Así, la frecuencia de los movimientos de ventilación aumenta cuando los huevos tienen una mayor longitud al estar más cerca a la eclosión (Munguía-Steyer, *et al.* 2008; Bucio-Loredo, 2021).

Por lo anterior, en este trabajo investigamos si los oomicetos presentes en las puestas de huevos se comportan de manera saprobia o parásita y si existen diferencias en la viabilidad y el esfuerzo parental realizado por machos con puestas con y sin oomicetos, en las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Evaluar el esfuerzo parental y tiempo de cuidado realizado por los machos con puestas con y sin oomicetos, así como la viabilidad de las puestas de huevos en las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.

Objetivos particulares

- Evaluar la viabilidad de los huevos de los machos con puestas con y sin oomicetos en las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.
- Comparar la frecuencia de los movimientos de ventilación y de cepillado de los machos con puestas con y sin oomicetos en las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.
- Evaluar el tiempo de cuidado parental de los machos con puestas con y sin oomicetos en las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.

HIPÓTESIS

- La viabilidad de los huevos diferirá entre machos con puestas con y sin oomicetos en las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.
- La frecuencia de los movimientos de ventilación y de cepillado diferirá entre machos con puestas con y sin oomicetos en las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.
- El tiempo de cuidado parental diferirá entre machos con puestas con y sin oomicetos en las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.

PREDICCIONES

- La viabilidad de los huevos será mayor cuando las puestas no presenten oomicetos en las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.
- La frecuencia de los movimientos de ventilación será mayor en los machos con puestas de huevos sin oomicetos y la frecuencia de movimientos de cepillado será mayor en los machos con puestas de huevos con oomicetos en las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.
- El tiempo de cuidado será mayor en los machos con puestas de huevos con oomicetos en las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.

MATERIALES Y MÉTODO

Sistema de estudio

Abedus dilatatus y *Abedus ovatus* son dos especies de belostomátidos pertenecientes a la subfamilia Belostomatinae. Los machos de estas especies realizan cuidado paternal exclusivo y son simpátricas en el lugar de colecta, por lo cual están bajo las mismas condiciones ambientales, sin embargo parecen diferir en hábitos de vida, características morfológicas y fenológicas.

Las chinches de agua gigantes del género *Abedus* se encuentran en hábitats de agua dulce como estanques, lagos y ríos. Sus microhábitats preferidos son las zonas poco profundas, con poca cobertura forestal y soleadas, con rocas y macrófitas marginales, con corriente lenta de agua y temperaturas cálidas (Smith, 1976^a; Jara, 2021; Jara & Perotti, 2018). Son depredadores generalistas de una gran variedad de invertebrados acuáticos como insectos, caracoles, crustáceos, cladóceros, anfípodos y algunas veces renacuajos. Capturan a sus presas gracias a las garras raptorales que poseen en el segmento terminal de sus patas delanteras. Además, su saliva contiene enzimas proteolíticas, hemolíticas y neurotóxicas que detienen el corazón de sus presas (Smith, 1997; Ohba, 2018).

Las especies de la subfamilia Belostomatinae (a la que pertenecen las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*) presentan cuidado paternal exclusivo, debido a que las hembras ponen sus huevos sobre el dorso de los machos, quienes periódicamente exponen la puesta de huevos en la interfase agua-atmósfera y

emplean otros patrones de comportamiento llamados movimientos de ventilación y de cepillado, los cuales son esenciales para el desarrollo y viabilidad de los huevos (Smith, 1997; Ohba, 2018; 2019).

El cortejo de los machos en estas especies consta de flexiones repetidas parecidas al asociado al cuidado parental, solo que lo realizan a tasas más elevadas (Munguía-Steyer, 2007; Ohba, 2019). Un estudio en *Abedus ovatus* observó que las hembras eligen a los machos que presenten una puesta de huevos reciente y pequeña sobre los machos no parentales (Aparicio-Moreno, 2020). El apareamiento se caracteriza por las cópulas repetidas, las cuales se han interpretado como una adaptación que puede reducir la competencia espermática y asegurar la paternidad (Smith, 1979). El evento total de apareamiento puede durar horas, alternando cópulas con la colocación de huevos por parte de la hembra (Aparicio-Moreno, 2020). La colocación de los huevos comienza desde la parte posterior y avanza hacia la parte anterior de los machos, cubriendo uniformemente todo el dorso (Smith, 1997; Ohba, 2018).

Posteriormente, cuando todas las ninfas de la puesta han eclosionado, los machos remueven la capa mucilaginosa que contenía la puesta de huevos, al igual, esta habilidad les permite a los machos tener la opción de abortar sus puestas (Smith, 1997). Estudios realizados sobre la viabilidad de los huevos cuando son cuidados por los machos parentales de otras especies belostomatinas, muestran que los huevos tienen una alta supervivencia hasta la eclosión. Por ejemplo, Smith (1976^b) reportó que los machos parentales de la especie *Belostoma flumineum*

presentaron un 95-100% de éxito de eclosión de sus huevos. Asimismo, los huevos de *Abedus herberti* presentaron entre un 84-100% de éxito de eclosión (Smith, 1976^a). Por otro lado, los huevos de la especie *Diplonychus indicus* presentaron un éxito de eclosión del 97% cuando estos son llevados sobre el dorso de los padres (Venkatesan, 1983).

Estudiamos la proporción del área cubierta de oomiceto sobre la puesta de huevos que puede ser nula, parcial o total. La forma y color del oomiceto sobre la puesta es filamentosa y de colores grisáceos o verdosos (Figura 3). Los oomicetos fueron identificados pertenecientes al género *Saprolegnia* por el Dr. Rodolfo de la Torre Almaraz, profesor adscrito del Laboratorio de Fitopatología de la UBIPRO, FES-Iztacala, UNAM (Figura 4).

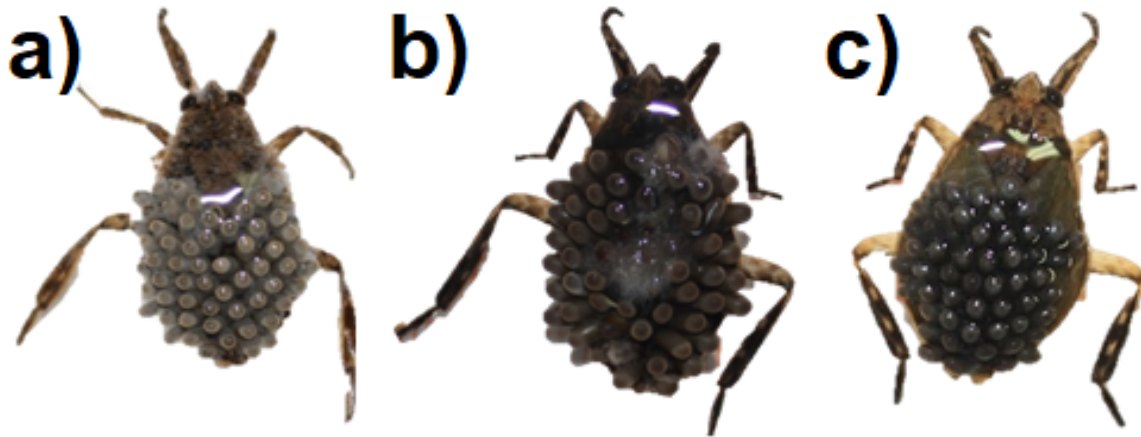


Figura 3. a) Macho Abedus dilatatus con puesta de huevos cubierta totalmente por hifas de oomicetos, b) macho Abedus ovatus con puesta de huevos cubierta parcialmente por hifas de oomicetos y c) macho Abedus ovatus con puesta de huevos sin hifas de oomicetos.

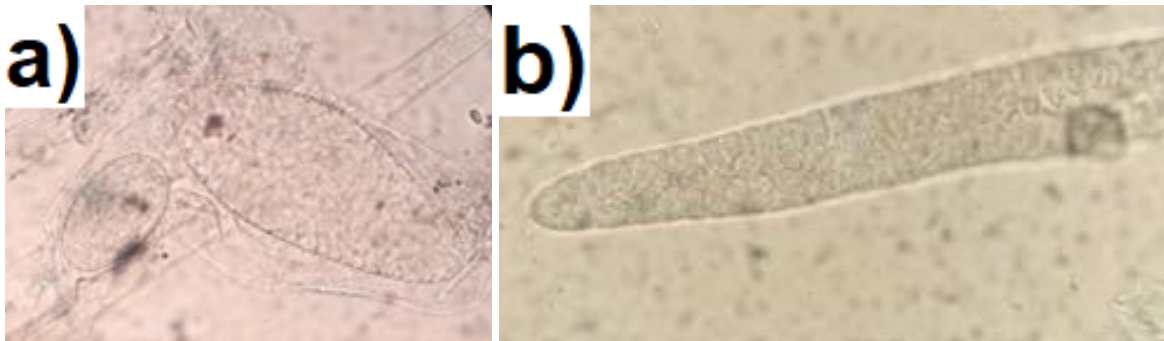


Figura 4. Oomicetos presentes en las puestas de los machos del género Abedus.

a) Estructuras ovaladas identificadas como oogonios, b) Estructura alargada identificada como esporangio con zoosporas en su interior. Fotografías tomadas en el Laboratorio de Fitopatología con un microscopio óptico.

Colecta de machos y área de estudio

Realizamos 5 censos en el lugar de colecta para conocer la dinámica poblacional de los machos de ambas especies (*Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*) y la presencia o ausencia de oomicetos sobre la puesta de huevos a lo largo de los meses. Para realizar los estudios colectamos un total de 57 machos de las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus* con o sin presencia de oomicetos en la puesta de huevos, utilizando redes acuáticas (Figura 5a), en los meses de febrero, abril, agosto, octubre y diciembre del 2019 y en enero y febrero del 2020, en el río Quetzalapa (19.859199° N, -97.993593° O) cerca de la carretera Zacatlán-Chignahuapan, Puebla, México (Figura 5b).



Figura 5. a) Muestreo con red acuática en el río Quetzalapa, b) Mapa de Chignahuapan (Google maps).

Posteriormente, transportamos a todos los individuos en hieleras al Laboratorio de Ecología Evolutiva de Artrópodos, en la Unidad de Morfología y Función de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, separando a los machos con oomicetos y sin oomicetos en todo momento.

Asignamos de manera aleatoria a los machos a peceras de 5 L, en cada una colocamos dos machos (ambos pertenecientes al mismo grupo, con o sin oomicetos), separados con una malla. Cada espacio de las peceras contaba con una roca donde los machos podían subir a la superficie a respirar, colocarse en la interfase agua-atmósfera o sostenerse de ella (Figura 6a). Debido a que la temperatura puede influir en el esfuerzo parental de los machos (Bucio-Loredo, 2021), registramos la temperatura cada 30 minutos durante todo el estudio, colocando un data-logger HOBO® Tidbit UTBI-001 (Figura 6b) en una pecera de cada grupo de machos (con oomicetos y sin oomicetos). Todos los machos fueron

alimentados con grillos cada 4 días y al día siguiente las peceras fueron lavadas para evitar que la suciedad afectara la proliferación de los oomicetos.

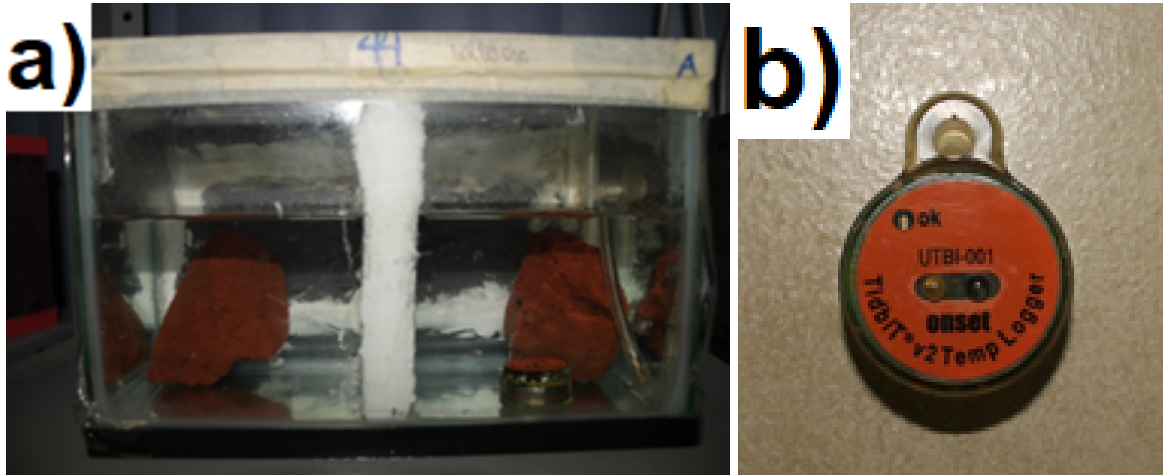


Figura 6. a) Pecera dividida con una malla, con una roca en cada espacio y b) Data-logger HOBO®, utilizado para tomar la temperatura de la pecera.

Realizamos un registro fotográfico al inicio del cuidado paternal de todos los machos de ambos grupos del estudio para contar el número de huevos, medir el área de la puesta de huevos y el área de cobertura total de los oomicetos sobre la puesta de huevos, y cada dos días, tomamos fotografías únicamente a los machos con puestas de huevos con oomicetos, con la finalidad de observar si había cambios en el área total de la puesta y el área de cobertura total de oomicetos en la puesta a lo largo del periodo de cuidado. Realizamos las mediciones con el programa ImageJ, Versión 1.52a (Abramoff, *et al.* 2004; Figura 7). Asimismo, este registro también permitió observar y registrar el progreso en el desarrollo de los huevos.

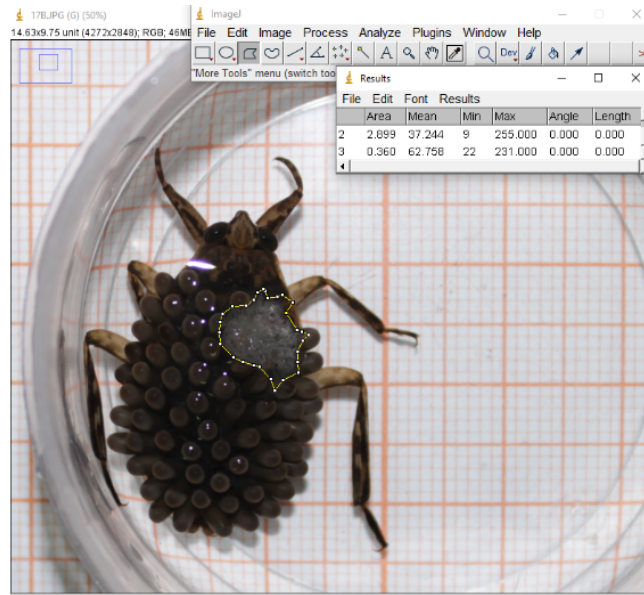


Figura 7. Medición del área de la cobertura total de los oomicetos en la puesta de huevos utilizando el programa ImageJ.

Diariamente monitoreamos las conductas de cuidado parental de ambos grupos de machos (con y sin oomicetos) durante 30 minutos a cada grupo, en dos horarios: matutino de 9:00 a 10:00 am y vespertino de 3:00 a 4:00 pm. Registramos la frecuencia de los movimientos de ventilación y cepillado de huevos, de modo que cuando un individuo comenzaba a realizar cualquiera de estos movimientos realizamos observaciones focales (Lehner, 1992) durante 3 minutos y contamos el número de flexiones que realizaba durante dicho período (Figura 8).



Figura 8. Registro de las conductas parentales.

Posteriormente, para estimar la viabilidad de los huevos al término del cuidado parental, considerado como el momento en el que los machos removían sus puestas de huevos, fotografiamos las puestas removidas para cuantificar la proporción de huevos eclosionados y no eclosionados del total inicial (Figura 9a). Con un vernier digital HTS 103Y5 6 "/150 mm medimos la longitud total (desde la punta de la cabeza hasta el final del dorso) de todos los machos que terminaron su cuidado parental (Figura 9b).

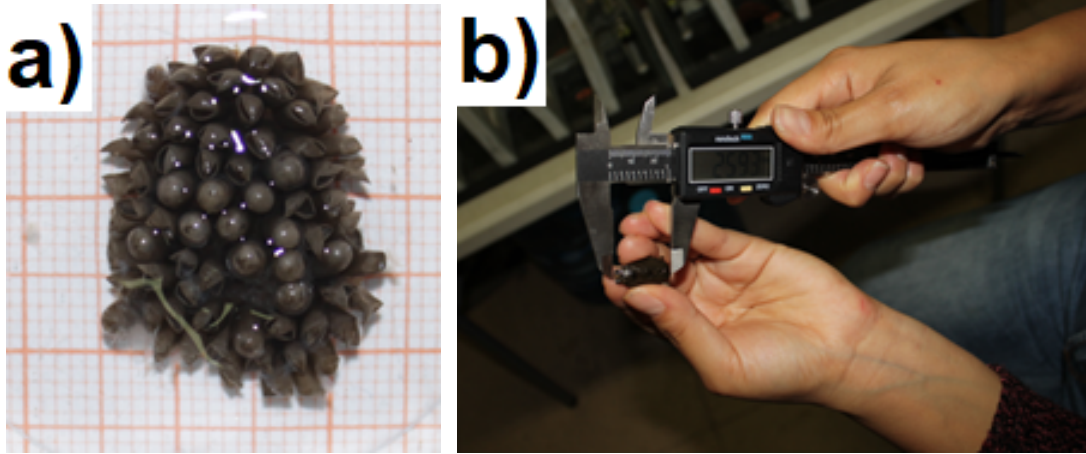


Figura 9. a) Registro fotográfico de las puestas de huevos al término del cuidado, b) Medición de la longitud con vernier digital de los machos al término del cuidado.

ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Viabilidad

Para evaluar la viabilidad de las puestas de huevos de los machos *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus* realizamos un modelo lineal generalizado con distribución beta binomial, debido a la sobredispersión de la varianza (factor de inflación = 13.2). La variable de respuesta dicotómica fue la viabilidad de los huevos, si eclosionaron o no. Las variables predictoras fueron la especie, la proporción máxima del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, la temperatura promedio del agua durante todo el cuidado parental de cada macho, el total de los movimientos de ventilación observados, el total de los movimientos de cepillado observados. A partir del modelo global generamos una serie de modelos que incluía distintas combinaciones de variables predictoras hasta considerar el modelo nulo. A partir de este conjunto de modelos, realizamos selección de modelos utilizando el criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AICc), que combina el grado de ajuste del modelo penalizado por el número de parámetros que contiene cada modelo (Johnson & Omland, 2004). El modelo con mayor soporte es aquel que presente un menor valor de AICc. Al modelo con mayor soporte se le realizó un análisis de devianza con el fin de evaluar la significancia de cada parámetro incluido en el modelo (Johnson & Omland, 2004).

Asimismo, realizamos una prueba de t de Student para saber si la diferencia del

número de huevos en las puestas entre los machos de las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus* era significativa.

Movimientos de ventilación

Realizamos un modelo lineal generalizado mixto con distribución binomial negativa para evaluar la frecuencia de los movimientos de ventilación que realizaron los machos durante los registros conductuales sucesivos desde el inicio del cuidado paternal hasta la eclosión de la puesta. El modelo global consideró inflación de ceros, al individuo y el tiempo como variables aleatorias debido a que teníamos múltiples observaciones de los movimientos de ventilación y cepillado por individuo en días sucesivos (Wilson & Grenfell, 1997; Paterson & Lello, 2003; Bolker, *et al.* 2009). Las variables predictoras fueron la especie, el tamaño de la puesta de huevos, la proporción del área cubierta de los oomicetos en la puesta de huevos, la temperatura del agua en la que se encontraba el macho parental durante cada observación, los días para llegar a la eclosión, como proxy del tiempo del cuidado parental y la interacción de segundo grado entre estas variables predictoras. Se realizó selección de modelos con el mismo criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AICc) empleado en los modelos de viabilidad. El modelo con inflación de ceros que consideró al individuo como variable aleatoria, presentó mayor soporte y menor valor de AICc sobre el resto de los modelos que consideraron tiempo como variable aleatoria y la posibilidad de que los datos no presentaran inflación de ceros (Modelo 1, Tabla 1).

Tabla 1. Selección de modelos que discriminan la necesidad de utilizar individuo y tiempo como variables aleatorias, así como la necesidad de utilizar un criterio de inflación de ceros (VA = variable aleatoria, BN = binomial negativa, IC = inflación de ceros, AICc = criterio de información de Akaike para muestras pequeñas, $\Delta AICc$ = diferencia en el valor de AICc entre cada valor y el modelo más plausible, GL = grados de libertad, w = peso de Akaike, IN = individuo y T = tiempo como variables aleatorias).

Modelo	VA	BN	IC	AICc	$\Delta AICc$	GL	w
1	IN	SI	SI	3612.4	0	19	0.51
2	IN+T	SI	SI	3612.5	0.1	20	0.49
3	IN+T	SI	NO	3727.8	115.4	19	<0.001
4	IN	SI	NO	3729.1	116.7	18	<0.001

Movimientos de cepillado

Realizamos un modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa para evaluar el total de los movimientos de cepillado que realizaron los machos durante los registros conductuales hasta la eclosión de la puesta (Wilson & Grenfell, 1997). La variable de respuesta consiste en la suma de los movimientos de cepillado registrados para cada macho durante las observaciones periódicas realizadas desde el inicio al final del cuidado parental. Las variables predictoras fueron la especie, la presencia de oomicetos en la puesta de huevos, la temperatura promedio del agua durante todo el periodo de cuidado parental de cada macho, el tiempo del cuidado parental y la interacción de segundo grado entre estas variables predictoras. Se realizó selección de modelos con el mismo criterio de información de Akaike para muestras pequeñas (AICc) empleado en los modelos de viabilidad.

RESULTADOS

Realizamos un total de 5 censos en los meses de abril, mayo, octubre y diciembre del 2019 y febrero del 2021 para conocer la dinámica poblacional de los machos parentales de las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus* con o sin presencia de oomicetos en sus puestas de huevos, dando un total de 729 individuos. También observamos en este censo que capturamos más machos parentales *Abedus ovatus* y más machos parentales con oomicetos en las puestas de huevos en el mes de diciembre (Tabla 2).

Tabla 2. Censo poblacional de machos parentales de las especies Abedus dilatatus y Abedus ovatus con y sin oomicetos en los meses de abril, mayo, octubre y diciembre del 2019 y febrero del 2020 (c/oomicetos = puesta de huevos con oomicetos y s/oomicetos = puesta de huevos sin oomicetos).

Fecha de colecta		<i>Abedus dilatatus</i>		<i>Abedus ovatus</i>	
Año	Mes	c/oomicetos	s/oomicetos	c/oomicetos	s/oomicetos
2019	Abril	13	22	7	79
	Mayo	1	41	2	81
	Octubre	4	20	44	173
	Diciembre	17	20	59	54
2020	Febrero	6	6	32	48

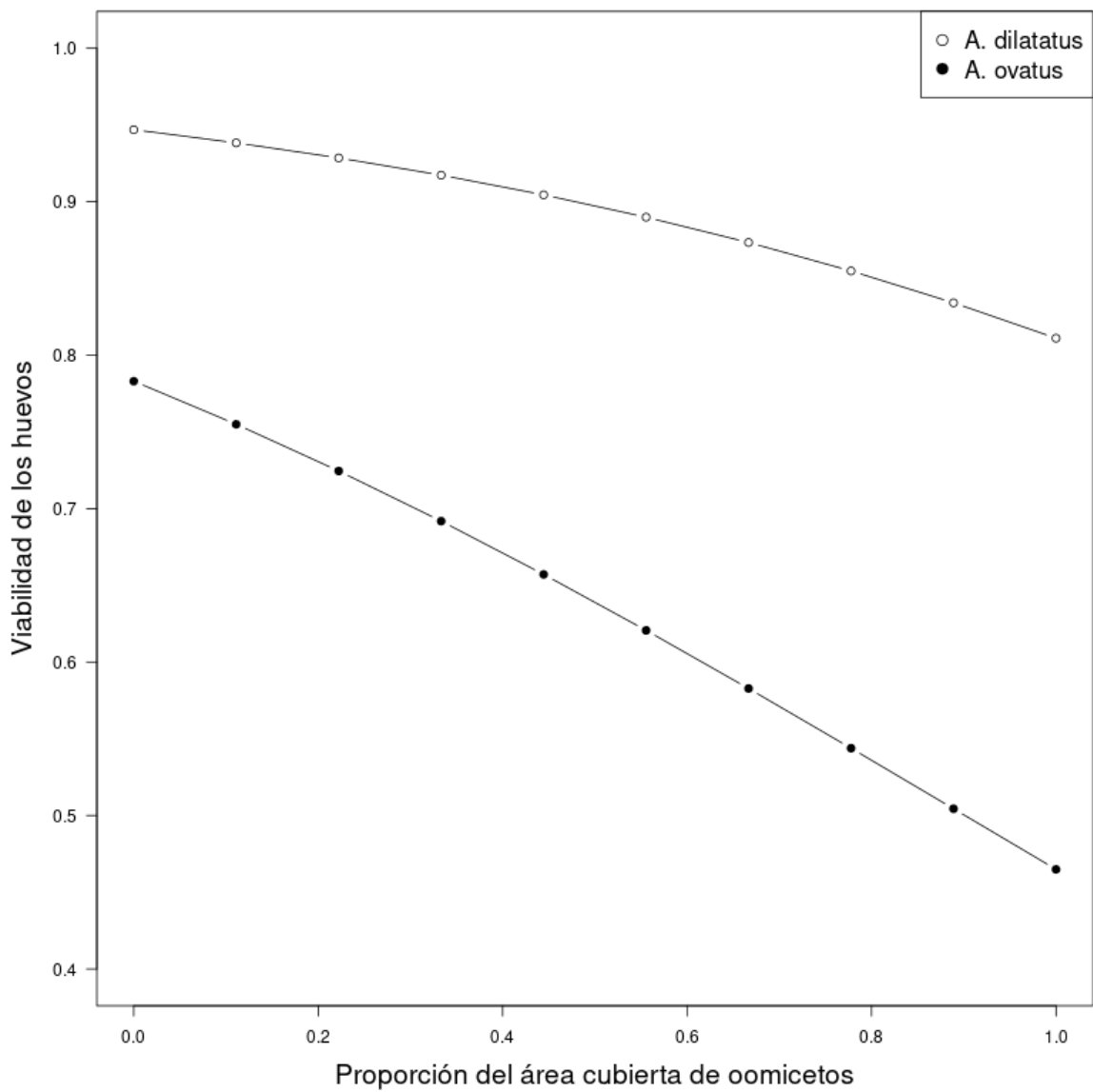
Un total de 105 machos fueron capturados para los estudios, de los cuales descartamos a los machos con puestas de huevos desarrollados y a los machos que murieron o abortaron sus puestas, por lo que se utilizaron los 57 machos parentales con puestas recientes y que terminaron su cuidado parental para los análisis estadísticos (Tabla 3).

Tabla 3. Fechas de colectas y cantidad de los machos parentales colectados divididos por especie y presencia o ausencia de oomicetos (c/oomicetos = puesta de huevos con oomicetos y s/oomicetos = puesta de huevos sin oomicetos).

Fecha de colecta		<i>Abedus dilatatus</i>		<i>Abedus ovatus</i>	
Año	Mes	c/oomicetos	s/oomicetos	c/oomicetos	s/oomicetos
	Febrero	1	1	2	0
2019	Abril	1	2	0	2
	Agosto	0	0	3	1
	Octubre	2	1	4	1
	Diciembre	1	2	11	5
2020	Enero	0	0	5	4
	Febrero	0	2	5	1
Total		5	8	30	14

Viabilidad

La viabilidad difirió entre las especies, los machos *Abedus dilatatus* tuvieron una mayor viabilidad que los machos *Abedus ovatus* (Devianza = 16.6, GL = 1, P < 0.001). En cuanto a la relación de la viabilidad y la proporción máxima del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, la viabilidad fue mayor cuando los machos parentales presentaban una menor proporción del área de los oomicetos en la puesta de huevos y disminuía cuando la proporción del área de los oomicetos aumentaba (Devianza = 3.9, GL = 1, P = 0.047, Figura 10, Tabla 5).



*Figura 10. Relación entre la viabilidad de los huevos y la proporción del área cubierta de oomicetos en la puesta de huevos en los machos parentales de las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.*

El modelo global consideró las combinaciones de las siguientes variables predictoras: la especie, la proporción máxima del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, la temperatura promedio del agua durante el cuidado parental de cada macho, el total de los movimientos de ventilación observados y el total de los movimientos de cepillado observados. El modelo lineal generalizado con mayor soporte ($AICc = 387.1$, Tabla 4) fue el que incluyó las siguientes variables predictoras fijas: la especie, el total de los movimientos de ventilación observados y la proporción máxima del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos. Las variables predictoras que resultaron significativas fueron la especie y la proporción máxima del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos (Tabla 5).

*Tabla 4. Resumen de los 20 primeros modelos que fueron hechos para conocer qué factores que afectan la viabilidad de la puesta de huevos, medido como la eclosión de los huevos en la puesta para *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*. Las variables predictoras fueron nombradas como: SP = especie, PO = proporción máxima del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, TP = temperatura promedio del agua durante todo el cuidado parental de cada macho, MV = total de los movimientos de ventilación observados, MC = total de los movimientos de cepillado observados, GL = grados de libertad, $AICc$ = criterio de información de Akaike para muestras pequeñas, $\Delta AICc$ = diferencia en el valor de*

*AICc entre cada valor y el modelo más plausible, w = peso de Akaike. *Modelo con mayor soporte que se utilizó para evaluar la viabilidad de la puesta de huevos.*

Modelo	GL	AICc	ΔAICc	w
*SP+MV+PO	52	387.1	0.0	0.222
SP+PO	53	387.6	0.5	0.170
SP+MV+MC+PO	51	388.6	1.5	0.105
SP+MV	53	388.6	1.5	0.104
SP+TP+MV+PO	51	389.4	2.4	0.068
SP+TP+PO	52	389.8	2.7	0.057
SP+MC+PO	52	389.9	2.8	0.054
SP+MV+MC	52	390.0	2.9	0.052
SP	54	390.4	3.3	0.042
SP+TP+MV	52	391.0	3.9	0.032
SP+TP+MV+MC+PO	50	391.1	4.0	0.029
SP+TP+MC+PO	51	392.2	5.2	0.017
SP+TP+MV+MC	51	392.5	5.4	0.015
SP+MC	53	392.6	5.5	0.014
SP+TP	53	392.7	5.6	0.013
SP+TP+MC	52	395.0	7.9	0.004
MV+MC+PO	52	398.3	11.3	<0.001
MC+PO	53	398.6	11.6	<0.001
MV+MC	53	399.0	11.9	<0.001
MC	54	399.8	12.8	<0.001

Tabla 5. Coeficientes del modelo de mayor soporte para la viabilidad de la puesta de huevos (Variables = variables predictoras, Estimado = Coeficiente, Error Std = Error estándar, Valor Z, P = Probabilidad, SP = especie, MV = total de los movimientos de ventilación observados, PO = proporción máxima del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos).

Variables	Estimado	Error Std	Valor Z	P
Intercepto	3.019	0.460	6.554	<0.001
SP	-1.597	0.436	-3.659	<0.001
MV	0.001	<0.001	-1.553	0.121
PO	-1.424	0.663	-2.147	0.032

Movimientos de ventilación

Los machos de *Abedus dilatatus* sin oomicetos en la puesta de huevos (mediana = 7.904, min = 6.4, máx = 19.033) realizaron con mayor frecuencia los movimientos de ventilación a lo largo del cuidado, contrario a los machos *Abedus ovatus* sin oomicetos en la puesta de huevos (mediana = 0.055, min = 0, máx = 1.533). Los machos de *Abedus ovatus* que presentaban puestas con oomicetos (mediana = 3.125, min = 0, máx = 15.25) realizaron con mayor frecuencia los movimientos de ventilación que los machos de *Abedus dilatatus* (mediana = 2.505, min = 2.25, máx = 2.761, Figura 11).

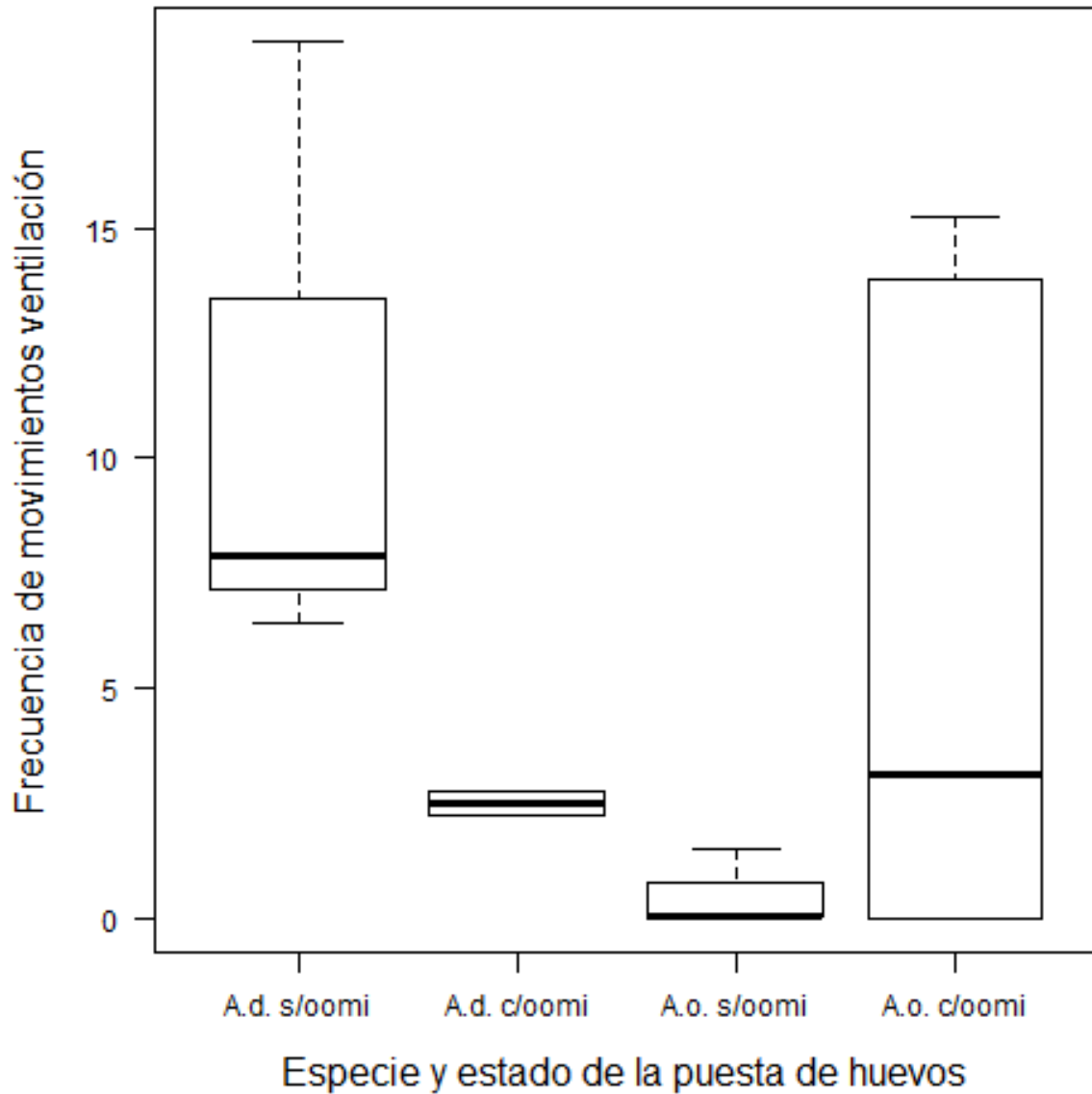


Figura 11. Relación entre la frecuencia de movimientos de ventilación y la presencia de oomicetos en la puesta de huevos en los machos parentales de las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus* (A.d. = *Abedus dilatatus*, A.o. = *Abedus ovatus*, c/oomi = puesta de huevos con oomicetos y s/oomi = puesta de huevos sin oomicetos).

El modelo global consideró la inflación de ceros, al individuo y el tiempo como variable aleatoria y las combinaciones de las variables predictoras, así como sus interacciones de segundo grado. El modelo lineal generalizado mixto con mayor soporte (AICc = 3612.4, Tabla 1) fue el que incluyó las siguientes variables predictoras fijas: la especie, la proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, el tamaño de la puesta de huevos, la temperatura del agua en la que se encontraba el macho parental durante cada observación, los días para llegar a la eclosión como proxy del tiempo del cuidado parental y las interacciones entre estas, las cuales fueron: la especie: la proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, la especie: los días a la eclosión, la proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos: la temperatura del agua durante la de observación, la proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos: los días a la eclosión, el tamaño de la puesta de huevos: los días a la eclosión, la temperatura del agua durante la de observación: los días a la eclosión, con las interacciones que incluyen (Tabla 6). Las variables predictoras e interacciones que resultaron significativas fueron: la proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, la temperatura del agua durante la observación, los días a la eclosión, la interacción entre la especie y la proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, la interacción entre la especie y los días a la eclosión, la interacción entre la proporción del área de cobertura de los

oomicetos en la puesta de huevos y los días a la eclosión y la interacción entre la temperatura del agua durante la observación y los días a la eclosión (Tabla 7).

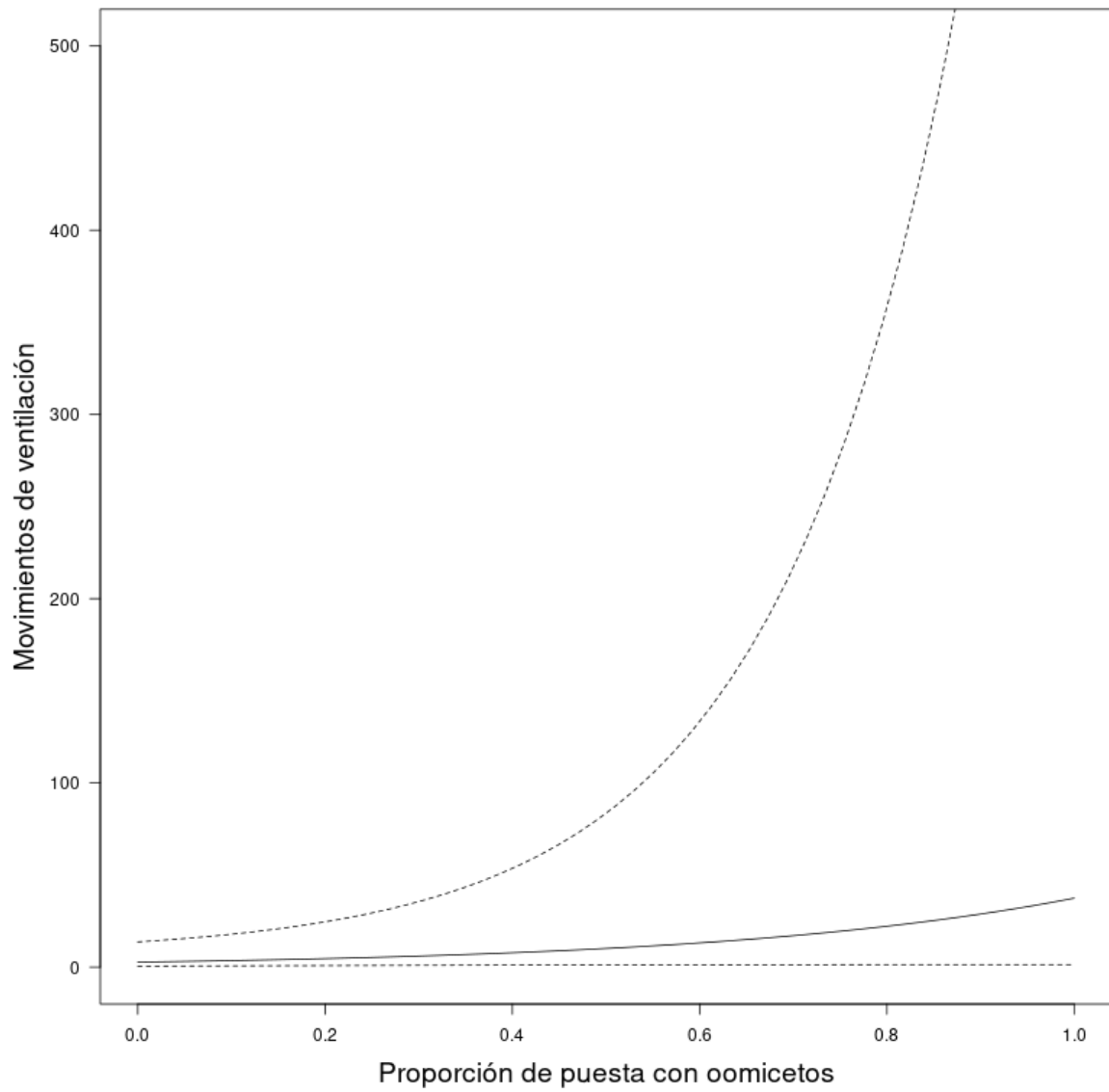
*Tabla 6. Resumen de los 20 primeros modelos que fueron hechos para conocer qué factores modifican el esfuerzo parental, medido como la frecuencia de los movimientos de ventilación para *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*. Las variables predictoras fueron nombradas como: DE = días a la eclosión, HV = número de huevos, PO = proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, SP = especie, TO = temperatura del agua durante la de observación, DE: HV = días a la eclosión: número de huevos, DE: PO = días a la eclosión: proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, DE: SP = días a la eclosión: especie, DE: TO = días a la eclosión: temperatura del agua durante la de observación, PO: SP = proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos: especie, PO: TO = proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos: temperatura del agua durante la de observación, GL = grados de libertad, AICc = criterio de información de Akaike para muestras pequeñas, $\Delta AICc$ = diferencia en el valor de AICc entre cada valor y el modelo más plausible, w = peso de Akaike. *Modelo con mayor soporte que se utilizó para evaluar los movimientos de ventilación.*

Modelos	Variables												GL	AICc	ΔAICc	w
	Intercepto	DE	HV	PO	SP	TO	DE:HV	DE:PO	DE:SP	DE:TO	PO:SP	PO:TO				
*DE+HV+PO+SP+TD+DE:HV+DE:PO+DE:SP+DE:TD+PO:SP+PO:TD	1.298	0.302	0.055	13.140	+	0.080	< 0.001	-0.442	+	-0.017	+	-0.793	15	3605.751	0.000	0.405
DE+HV+PO+SP+TD+DE:HV+DE:PO+DE:SP+DE:TD+PO:SP	1.297	0.295	0.054	-3.592	+	0.047	< 0.001	-0.475	+	-0.016	+	-	14	3607.263	1.512	0.190
DE+HV+PO+SP+TD+DE:PO+DE:SP+DE:TD+PO:SP+PO:TD	1.294	0.381	0.047	12.021	+	0.047	-	-0.372	+	-0.017	+	-0.718	14	3607.480	1.729	0.170
DE+HV+PO+SP+TD+DE:PO+DE:SP+DE:TD+PO:SP	1.293	0.365	0.047	-3.181	+	0.021	-	-0.409	+	-0.017	+	-	13	3608.357	2.606	0.110
DE+PO+SP+TD+DE:PO+DE:SP+DE:TD+PO:SP+PO:TD	1.294	0.389	-	11.903	+	0.043	-	-0.377	+	-0.018	+	-0.714	13	3610.610	4.859	0.036
DE+PO+SP+TD+DE:PO+DE:SP+DE:TD+PO:SP	1.293	0.374	-	-3.228	+	0.017	-	-0.414	+	-0.017	+	-	12	3611.469	5.718	0.023
DE+HV+PO+SP+TD+DE:SP+DE:TD+PO:SP+PO:TD	1.256	0.339	0.048	17.109	+	0.063	-	-	+	-0.015	+	-0.892	13	3612.186	6.435	0.016
DE+HV+PO+SP+TD+DE:HV+DE:PO+DE:SP+PO:SP+PO:TD	1.325	-0.043	0.056	11.754	+	0.216	< 0.001	-0.415	+	-	+	-0.723	14	3613.067	7.316	0.010
DE+HV+PO+SP+TD+DE:HV+DE:SP+DE:TD+PO:SP+PO:TD	1.256	0.310	0.052	18.148	+	0.076	< 0.001	-	+	-0.015	+	-0.943	14	3613.649	7.898	0.008
DE+HV+PO+SP+TD+DE:HV+DE:PO+DE:SP+PO:SP	1.324	-0.038	0.056	-3.424	+	0.182	< 0.001	-0.435	+	-	+	-	13	3613.933	8.182	0.007
DE+HV+PO+SP+TD+DE:SP+DE:TD+PO:SP	1.254	0.293	0.049	-1.353	+	0.035	-	-	+	-0.013	+	-	12	3614.828	9.077	0.004
DE+HV+PO+SP+TD+DE:PO+DE:SP+PO:SP+PO:TD	1.320	0.027	0.047	10.237	+	0.185	-	-0.328	+	-	+	-0.625	13	3615.414	9.663	0.003
DE+HV+PO+SP+TD+DE:PO+DE:SP+PO:SP	1.317	0.025	0.048	-2.948	+	0.158	-	-0.348	+	-	+	-	12	3615.512	9.761	0.003
DE+PO+SP+TD+DE:SP+DE:TD+PO:SP+PO:TD	1.255	0.348	-	17.092	+	0.058	-	-	+	-0.016	+	-0.892	12	3615.612	9.861	0.003
DE+HV+PO+SP+TD+DE:HV+DE:SP+DE:TD+PO:SP	1.254	0.276	0.051	-1.375	+	0.042	< 0.001	-	+	-0.013	+	-	13	3616.674	10.923	0.002
DE+HV+PO+SP+TD+DE:PO+DE:SP+DE:TD	1.301	0.278	0.045	-6.884	+	0.049	-	-0.323	+	-0.012	-	-	12	3617.198	11.447	< 0.001
DE+HV+PO+SP+TD+DE:SP+PO:SP+PO:TD	1.277	0.028	0.049	12.921	+	0.184	-	-	+	-	+	-0.693	12	3617.477	11.726	< 0.001
DE+HV+PO+SP+TD+DE:HV+DE:PO+DE:SP+DE:TD	1.314	0.222	0.050	-7.410	+	0.070	< 0.001	-0.420	+	-0.012	-	-	13	3617.623	11.872	< 0.001
DE+PO+SP+TD+DE:SP+DE:TD+PO:SP	1.254	0.302	-	-1.379	+	0.031	-	-	+	-0.013	+	-	11	3618.264	12.513	< 0.001
DE+HV+PO+SP+TD+DE:SP+PO:SP	1.272	0.027	0.049	-1.422	+	0.149	-	-	+	-	+	-	11	3618.329	12.578	< 0.001

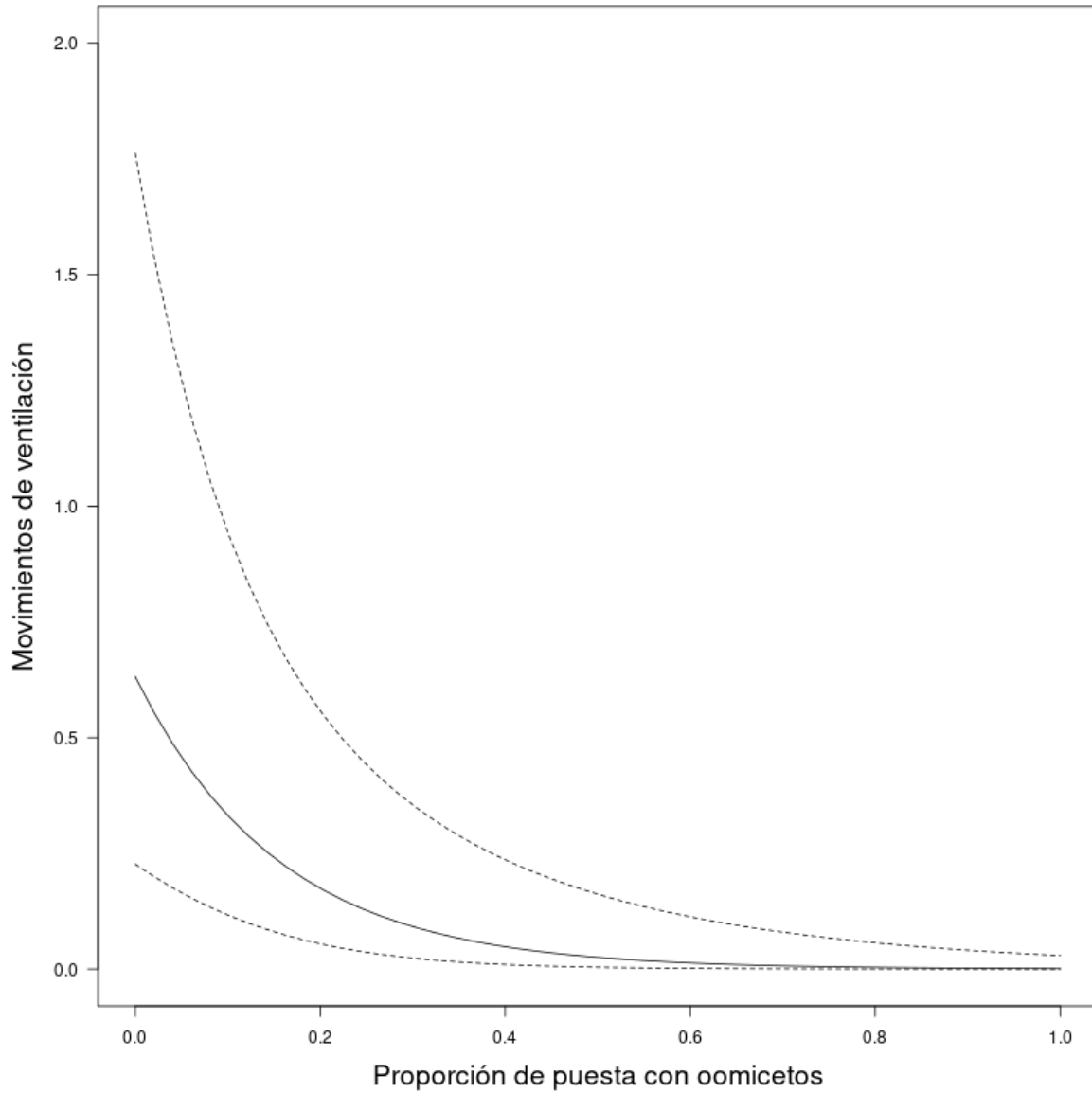
Tabla 7. Análisis de varianza del modelo de mayor soporte para los movimientos de ventilación (Variables = variables predictoras, χ^2 = Ji cuadrada, GL = grados de libertad, P = Probabilidad, SP = especie, PO = proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, HV = número de huevos, TO = temperatura del agua durante la de observación, DE = días a la eclosión, SP: PO = especie: proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos, SP: DE = especie: días a la eclosión, PO: TO = proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos: temperatura del agua durante la de observación, PO: DE = proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos: días a la eclosión, HV: DE = número de huevos: días a la eclosión, TO: DE = temperatura del agua durante la de observación: días a la eclosión).

Variables	X²	GL	P
SP	2.186	1	0.139
PO	15.683	1	<0.001
HV	5.024	1	0.025
TO	16.285	1	<0.001
DE	49.577	1	<0.001
SP: PO	16.8	1	<0.001
SP: DE	31.778	1	<0.001
PO: TO	3.561	1	0.059
PO: DE	15.44	1	<0.001
HV: DE	3.458	1	0.063
TO: DE	9.324	1	0.002

Los machos parentales *Abedus dilatatus* realizan con mayor frecuencia los movimientos de ventilación durante su cuidado parental que los machos *Abedus ovatus*. Los movimientos de ventilación se incrementan en la medida en que los machos presentan una mayor proporción del área de cobertura de los oomicetos en sus puestas en los machos parentales *Abedus dilatatus* (Figura 12), sin embargo en los machos *Abedus ovatus* la frecuencia de los movimientos de ventilación se reduce cuando presentan una mayor proporción del área de cobertura de los oomicetos en sus puestas de huevos ($\chi^2 = 16.8$, GL = 1, P < 0.001, Figura 13).

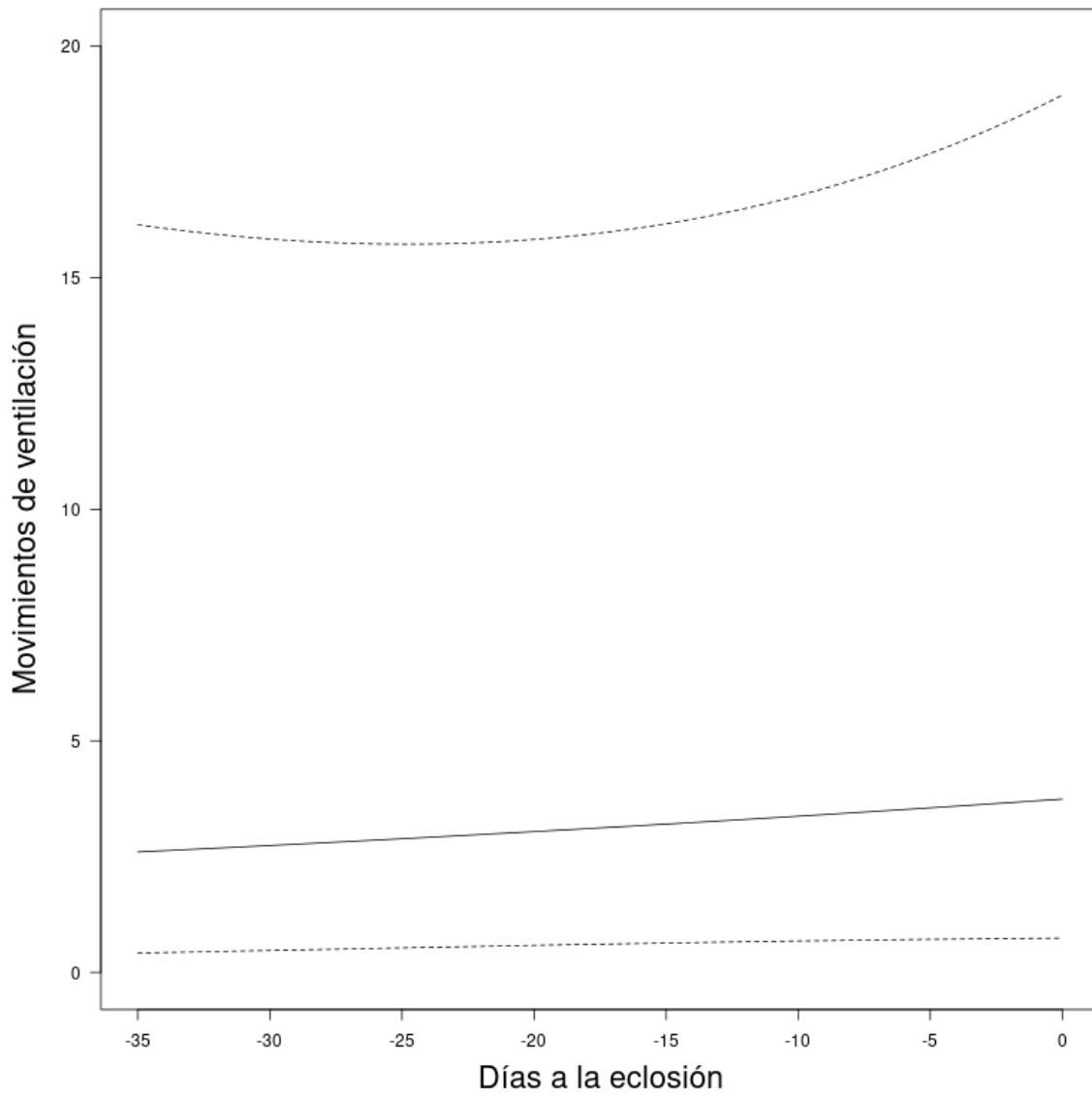


*Figura 12. Relación entre la frecuencia de los movimientos de ventilación y la proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos de los machos parentales de la especie *Abedus dilatatus*.*



*Figura 13. Relación entre la frecuencia de los movimientos de ventilación y la proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos de los machos parentales de la especie *Abedus ovatus*.*

Los machos *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus* realizan con menor frecuencia los movimientos de ventilación al inicio del cuidado y conforme se acerca el día a la eclosión la frecuencia de estos movimientos aumenta, sin embargo este incremento es mayor en los machos *Abedus ovatus* ($\chi^2 = 31.778$, GL = 1, P < 0.001, Figura 14, 15).



*Figura 14. Relación entre la frecuencia de los movimientos de ventilación y los días a la eclosión en los machos parentales de las especies *Abedus dilatatus*.*

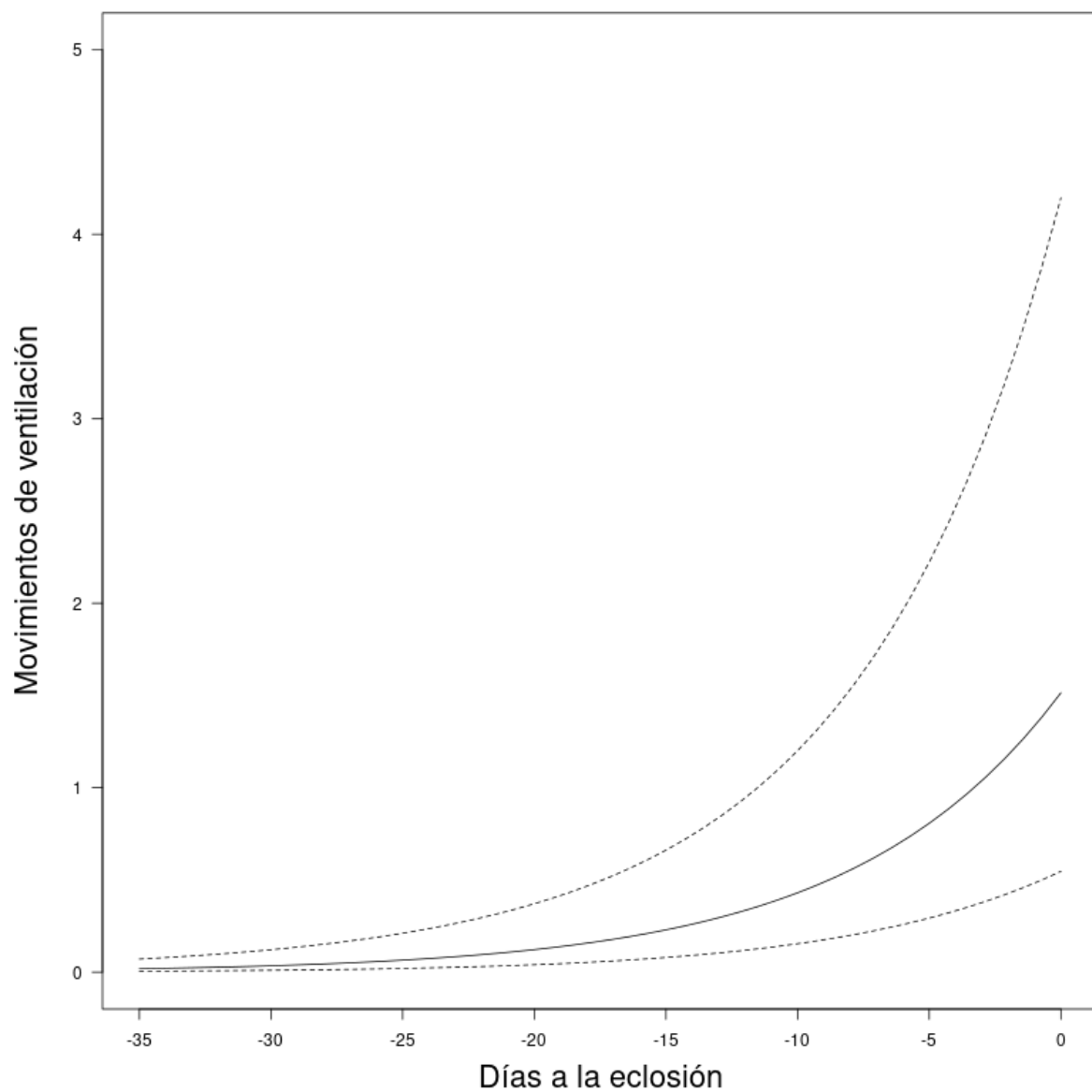


Figura 15. Relación entre la frecuencia de los movimientos de ventilación y los días a la eclosión en los machos parentales de las especies *Abedus ovatus*.

Los machos parentales de ambas especies que presentan una mayor proporción del área cubierta de los oomicetos en la puesta de huevos realizan con mayor frecuencia los movimientos de ventilación al inicio del cuidado y esta disminuye cuando los huevos están cercanos a la eclosión ($\chi^2 = 15.44$, GL = 1, P < 0.001, Figura 16).

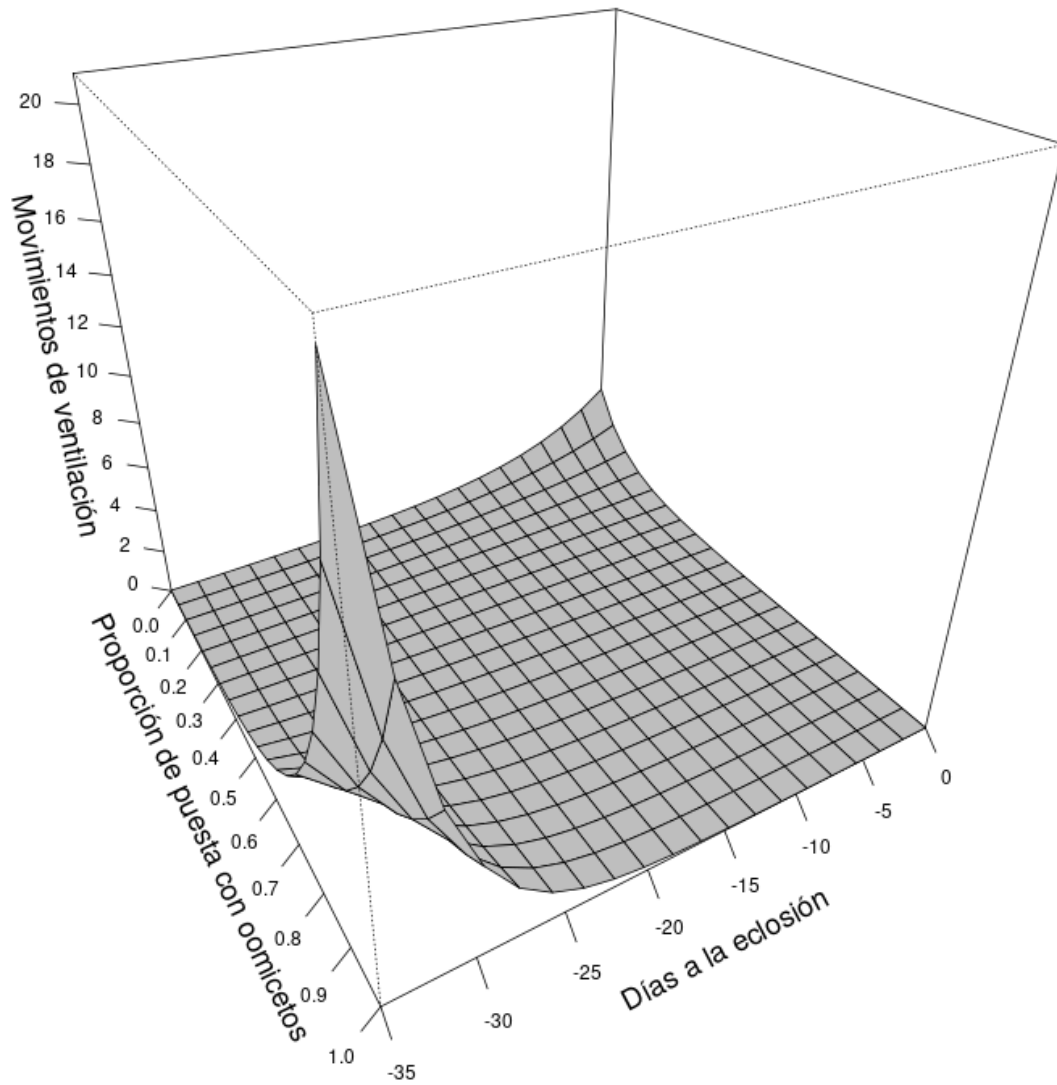


Figura 16. Relación entre la frecuencia de movimientos de ventilación, la proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos y los días a la eclosión de puesta de huevos de los machos parentales de las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.

A mayores temperaturas los machos parentales realizan con mayor frecuencia los movimientos de ventilación al inicio del cuidado, a diferencia de los que se encuentran a temperaturas bajas que los realizan con una menor frecuencia, esta diferencia disminuye conforme el cuidado progresa ($\chi^2 = 9.32$, GL = 1, P = 0.002, Figura 17).

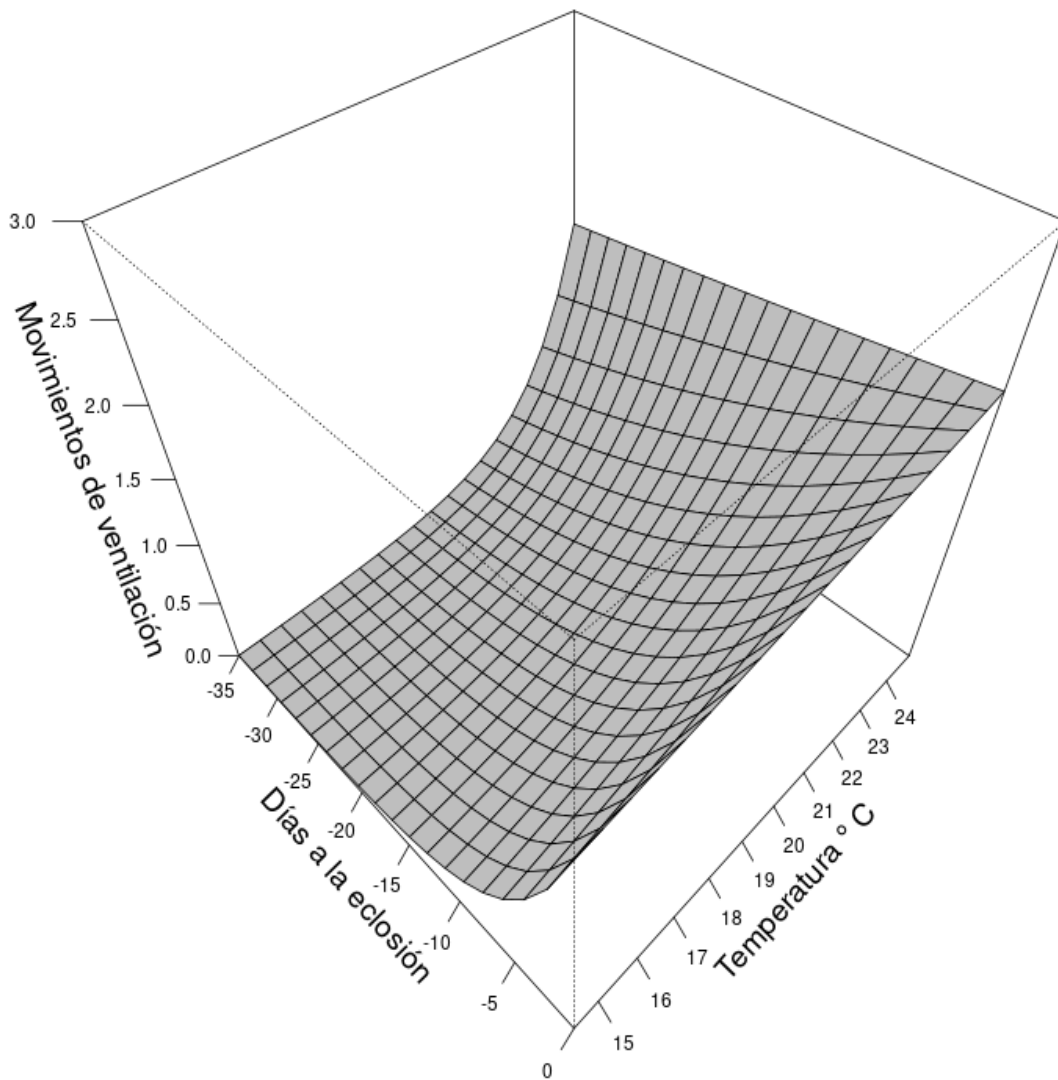


Figura 17. Relación entre la frecuencia de los movimientos de ventilación, los días a la eclosión de los huevos y la temperatura promedio durante el cuidado paternal de los machos de las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.

Movimientos de cepillado

Los machos parentales de *Abedus dilatatus* realizaron con mayor frecuencia movimientos de cepillado (2.46, IC 95% = 0.65 - 9.31) que los machos de *Abedus ovatus* (0.386, IC 95% = 0.16 - 0.904, $\chi^2 = 6.595$, GL = 1, P = 0.010).

Los machos *Abedus dilatatus* sin oomicetos en la puesta de huevos (mediana = 0.25, min = 0.166, máx = 0.523) realizaron con mayor frecuencia los movimientos de cepillado a lo largo del cuidado que los machos *Abedus ovatus* sin oomicetos (mediana = 0, min = 0, máx = 0.055). En cuanto a los machos *Abedus dilatatus* que presentaban puestas con oomicetos (mediana = 0.142, min = 0, máx = 0.285) estos realizaron con mayor frecuencia los movimientos de cepillado que los machos *Abedus ovatus* con oomicetos en la puesta de huevos (mediana = 0, min = 0, máx = 0, Figura 18).

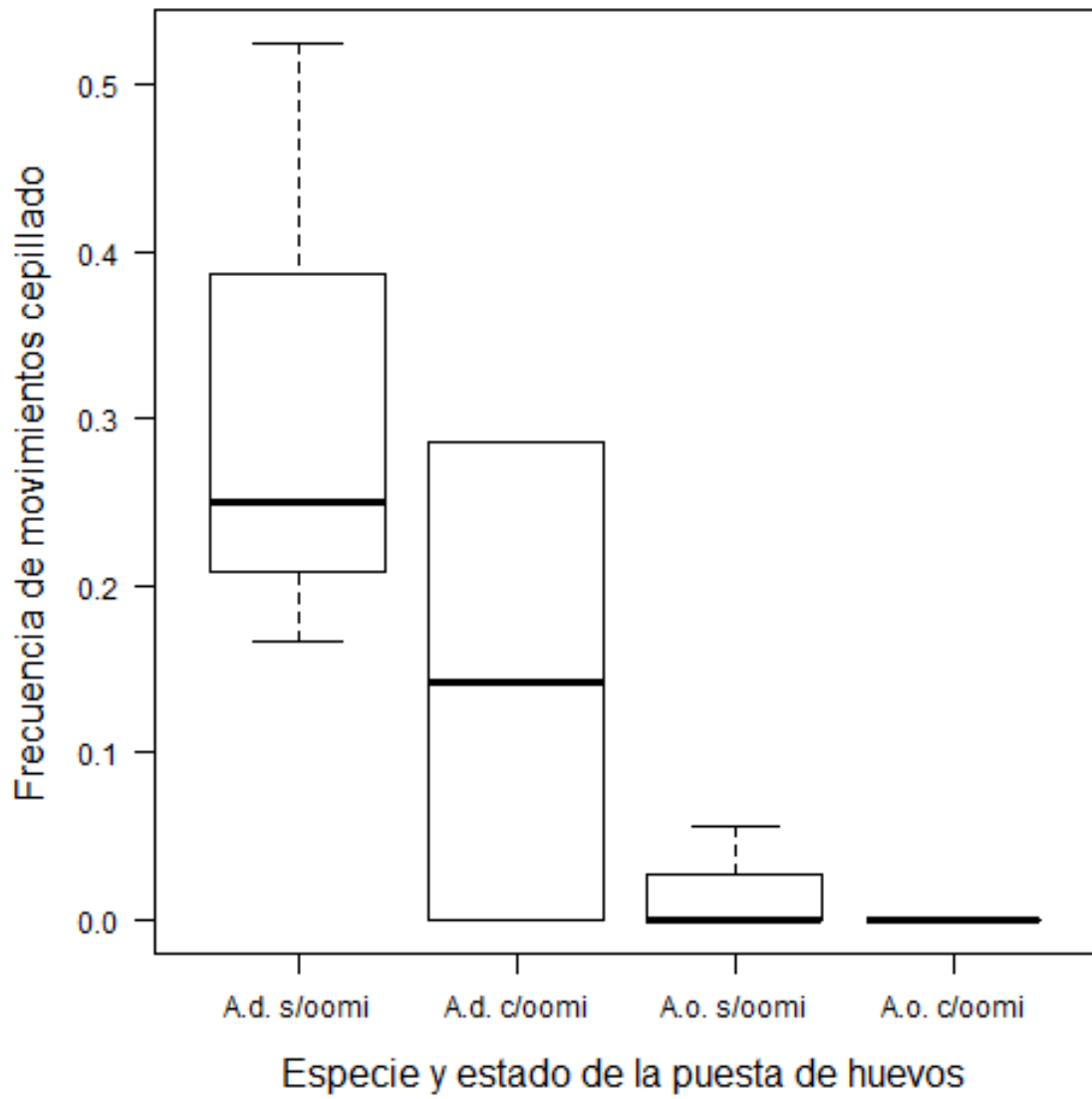


Figura 18. Relación entre la frecuencia de movimientos de cepillado y la presencia de oomicetos en la puesta de huevos en los machos parentales de las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus* (A.d. = *Abedus dilatatus*, A.o. = *Abedus ovatus*, c/oomi = puesta de huevos con oomicetos y s/oomi = puesta de huevos sin oomicetos).

El modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa global incluyó las siguientes variables predictoras: la especie, la presencia de los oomicetos en la puesta de huevos, la temperatura promedio del agua durante todo el cuidado parental de cada macho, el tiempo del cuidado parental y la interacción de entre estas, las cuales fueron: el tiempo de cuidado y la presencia de oomicetos, la especie y la presencia de oomicetos, la especie y la temperatura promedio del cuidado parental y la presencia de oomicetos y la temperatura promedio del cuidado parental. El modelo con mayor soporte incluyó únicamente a la especie como variable predictora fija (AICc = 118.743, Tabla 8).

*Tabla 8. Resumen de los 20 primeros modelos que fueron hechos para conocer qué factores modifican el esfuerzo parental, medido como la frecuencia total de los movimientos de cepillado del inicio al final del cuidado parental para *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*. Las variables predictoras fueron nombradas como: TC = tiempo de cuidado, SP = especie, OM = presencia de oomicetos, TP = temperatura promedio del cuidado parental, TC: OM = tiempo de cuidado: presencia de oomicetos, SP: OM = especie: presencia de oomicetos, SP: TP = especie: temperatura promedio del cuidado parental, OM: TP = presencia de oomicetos: temperatura promedio del cuidado parental, GL = grados de libertad, AICc = criterio de información de Akaike para muestras pequeñas, Δ AICc = diferencia en el valor de AICc entre cada valor y el modelo más plausible, w = peso de Akaike. *Modelo con mayor soporte que se utilizó para evaluar los movimientos de cepillado.*

Modelos	Variables									GL	AICc	ΔAICc	w
	Intercepto	TC	SP	OM	TP	TC:OM	SP:OM	SP:TP	OM:TP				
*SP	0.901	-	+	-	-	-	-	-	-	3	118.744	0	0.129
TC+TP	-19.856	0.190	-	-	0.739	-	-	-	-	4	120.461	1.718	0.055
SP+OM	0.787	-	+	+	-	-	-	-	-	4	120.615	1.871	0.051
SP+TP	-1.926	-	+	-	0.129	-	-	-	-	4	120.799	2.056	0.046
TC+SP+OM+TP+OM:TP	-31.236	0.222	+	+	1.256	-	-	-	+	7	120.929	2.185	0.043
TC+OM+TP+OM:TP	-39.111	0.288	-	+	1.531	-	-	-	+	6	120.970	2.226	0.042
TC+SP	0.580	0.014	+	-	-	-	-	-	-	4	121.030	2.287	0.041
TP	-7.858	-	-	-	0.376	-	-	-	-	3	121.072	2.328	0.040
SP+OM+TP+OM:TP	-10.426	-	+	+	0.537	-	-	-	+	6	121.576	2.832	0.031
SP+TP+SP:TP	-9.427	-	+	-	0.481	-	-	+	-	5	121.586	2.842	0.031
TC+SP+OM+TC:OM	3.229	-0.095	+	+	-	+	-	-	-	6	121.658	2.914	0.030
TC+OM+TP+TC:OM	-25.507	0.168	-	+	1.021	+	-	-	-	6	121.667	2.923	0.030
SP+OM+SP:OM	1.139	-	+	+	-	-	+	-	-	5	121.676	2.932	0.030
TC+SP+OM+TP+TC:OM	-15.720	0.081	+	+	0.679	+	-	-	-	7	121.899	3.155	0.027
Nulo	-0.151	-	-	-	-	-	-	-	-	2	122.082	3.338	0.024
TC+OM+TP	-25.594	0.237	-	+	0.942	-	-	-	-	5	122.127	3.383	0.024
TC+SP+TP	-12.656	0.134	+	-	0.480	-	-	-	-	5	122.153	3.409	0.023
SP+OM:TP	-2.996	-	+	+	0.173	-	-	-	-	5	122.550	3.806	0.019
TC+SP+TP+SP:TP	-20.427	0.126	+	-	0.853	-	-	+	-	6	122.863	4.119	0.016
TC+SP+OM+TP+TC:OM+SP:OM	-17.381	0.089	+	+	0.766	+	+	-	-	8	122.943	4.200	0.016

DISCUSIÓN

Se ha observado que la presencia de oomicetos es una de las principales causas de mortalidad de los huevos en especies acuáticas, principalmente en peces (Scott & O'Bier, 1962; Kitancharoen, *et al.* 1997; Sarowar, *et al.* 2013). En las dos especies del género *Abedus* que estudiamos, la viabilidad disminuye cuando los machos presentan una puesta de huevos con una mayor proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos. Asimismo, se encontró que la viabilidad difiere entre las especies, siendo mayor en *Abedus dilatatus* cuando sus huevos presentan o no oomicetos. Este resultado podría deberse a una diferencia en la anatomía del corion entre ambas especies, con la consecuencia de presentar una mayor tolerancia a los oomicetos en la especie *Abedus dilatatus*, algo que sería interesante estudiar en trabajos posteriores. Otro ejemplo es el pez gobio *Pomatoschistus minutu*, en el cual se ha visto que los huevos que tienen una mayor proporción del área cubierta por oomicetos también presentan una menor viabilidad (Lehtonen & Kvarnemo, 2015). Los machos de esta especie pueden mitigar los efectos negativos de los oomicetos consumiendo los huevos que se encuentren asociados a estos, evitando que los oomicetos se sigan expandiendo y afecten la viabilidad de los demás huevos (Vallon, *et al.* 2016). Aunque esto último no sucede en los belostomatinos, los machos no pueden canibalizar selectivamente los huevos de la puesta, debido a que la puesta se encuentra adherida al dorso de los machos por un mucílago producido por las hembras durante el apareamiento, lo que mantiene a todos los huevos unidos entre sí. Por

lo tanto, esto limita la versatilidad de los machos de poder lidiar solo con los huevos cubiertos con oomicetos de manera individual, por lo tanto los machos tienen dos opciones: conservar la puesta de huevos con oomicetos la cual presentará una menor viabilidad al final del cuidado o remover la puesta completa y volver a invertir recursos en otra nueva puesta; ambas podrían afectar su éxito reproductivo residual y su longevidad. También se ha observado en el pez gato americano *Ictalurus punctatus* esta disminución en el éxito de eclosión cuando los huevos están cubiertos por oomicetos del género *Saprolegnia*, en el cual su viabilidad puede disminuir hasta el 53% (Walser & Phelps, 1993).

Se ha discutido mucho sobre si los oomicetos tienen hábitos de vida saprofitos o parasitarios y existen gran cantidad de estudios que reportan que algunos oomicetos reducen la viabilidad de huevos de muchos animales acuáticos, causando una alta mortalidad en diversas especies de peces y algunos artrópodos o que incluso algunos de estos animales podrían servir como reservorio para las esporas de los oomicetos (Sarowar, *et al.* 2013). El estudio de Sarowar y colaboradores en 2013 habla sobre la posible adaptación de los oomicetos del género *Saprolegnia* para ser un parásito de diversos organismos acuáticos, lo que les permitiría colonizar una amplia variedad de huéspedes. Asimismo, Kitanchaoen y colaboradores en 1997, encontraron que diferentes especies de oomicetos podían infectar una sola especie de pez, como ocurre en la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) la cual se asocia a 6 especies diferentes de

oomicetos: *Achyla sp.*, *Aphanomyces spp.*, *Pythium monospermum*, *Saprolegnia spp.*, *S. diclina* y *S. ferax*.

En la mayoría de los estudios, los peces y sus huevos son los más afectados por los oomicetos, pero no son exclusivos de estos, ya que también se han encontrado asociados a algunos artrópodos (Sarowar, *et al.* 2013). Nuestros resultados proporcionan la primera evidencia de la asociación entre los oomicetos del género *Saprolegnia* y las chinches acuáticas de las especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus*.

Los resultados de este estudio mostraron que los machos parentales de la especie *Abedus dilatatus* realizaron con mayor frecuencia los movimientos de ventilación cuando no presentan oomicetos en sus puestas. Estos resultados contrastan con lo encontrado en los machos parentales *Abedus ovatus*, los cuales realizaron con menor frecuencia los movimientos de ventilación. La frecuencia de los movimientos de ventilación podría traerles costos fisiológicos a los machos parentales *Abedus dilatatus*, como presentar una condición más deteriorada al final del cuidado parental en términos de reservas energéticas (Munguía-Steyer, *et al.* 2019). En el escarabajo *Nicrophorus orbicollis* se ha demostrado que cuando las hembras asignan más recursos energéticos a las conductas de cuidado parental, como son la defensa y alimentación de sus crías, estas presentan un mayor deterioro en su condición, lo que tiene como consecuencia una reducción de su supervivencia o su fecundidad futura (Creighton, *et al.* 2009). Los costos

fisiológicos asociados al cuidado parental en las chichas *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus* también podrían ser ocasionados por una disminución en las tasas de alimentación como ocurre en el isópodo *Porcellio laevis*. Para esta cochinilla se demostró que las hembras pueden asignar más recursos energéticos a su cuidado parental actual, además de que las hembras ovígeras se alimentan con menos frecuencia que las no ovígeras, lo cual podría afectar negativamente su condición fisiológica y su reproducción futura (Lardies, *et al.* 2004; Munguía-Steyer, *et al.* 2019; Crowl & Alexander, 1989).

Con relación a los movimientos de cepillado no parece existir relación entre sí las puestas presentan oomicetos o no, pero si entre las especies, siendo mayor la frecuencia en los machos de la especie *Abedus dilatatus*. La presencia de oomicetos sobre puestas de huevos ha sido observada frecuentemente en peces, por ejemplo en el gobio *Pomatoschistus microps*. Este pez presenta cuidado paternal exclusivo en el que los machos ventilan los huevos dentro de los nidos con sus aletas pectorales, además de protegerlos contra depredadores (Pärssinen, *et al.* 2019). Además, se ha demostrado que los machos de esta especie de gobio canibalizan los huevos que presentan oomicetos sobre su superficie, posiblemente como una fuente adicional de alimento (Vallon, *et al.* 2016). Estos estudios concuerdan con nuestros resultados, debido a que los machos *Abedus dilatatus* realizaron con mayor frecuencia los movimientos de cepillado de huevos a lo largo del cuidado. Tanto el canibalismo de huevos con

oomicetos en estos peces como el cepillado de huevos en las chinches acuáticas son ejemplos de conductas parentales que aparentemente son utilizadas en la remoción de los oomicetos en la puesta de huevos. Se ha sugerido anteriormente que los movimientos de cepillado en las chinches acuáticas se utilizan en la remoción de parásitos o infecciones fúngicas de la puesta o evaluar el estadio de desarrollo de los huevos (Smith, 1976^a), por lo que nuestros resultados podrían apoyar esta hipótesis. Otra posible explicación de esta diferencia entre los machos de ambas especies es la prevalencia y abundancia de los oomicetos en ambas especies en el lugar de colecta y durante el año (Tabla 1).

Observamos en el censo poblacional (Tabla 1) que la cantidad de machos de ambas especies y la presencia de los oomicetos en sus puestas de huevos son distintas en la mayoría de los meses, ya que capturamos más machos *Abedus ovatus* con oomicetos en sus puestas de huevos en el mes de Diciembre. Esto podría deberse a una discordancia de las temporadas de reproducción de cada especie, los costos diferenciales por el tamaño de cada especie y las temporadas de clima cálido, lo que podría afectar su éxito reproductivo residual y su longevidad. Ya que los machos que carguen puestas en temporadas cálidas tendrán una menor prevalencia y abundancia de oomicetos sobre sus huevos, puesto que se ha reportado una mayor abundancia de oomicetos en los meses más fríos y que la temperatura puede afectar el tiempo de cuidado paternal de *Abedus* (Bruno, *et al.* 2011; Pérez-Galván, 2021; Bucio-Loredo, 2021), lo que

llevaría a que estos machos tuvieran un mayor éxito reproductivo residual. Para poder saber si las diferencias en el esfuerzo parental de los machos con oomicetos en las distintas especies se debe a una posible inversión terminal en *Abedus dilatatus*, es necesario llevar a cabo estudios de longevidad en condiciones de vida silvestre mediante métodos de captura y recaptura.

Las especies difirieron en su esfuerzo parental en relación con la cobertura del área cubierta por los oomicetos. Los machos *Abedus dilatatus* realizaron con mayor frecuencia los movimientos de ventilación y esta frecuencia se incrementó en la medida que los machos presentaban una mayor proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos. Esto contrasta con lo observado en los machos *Abedus ovatus* que realizaron con menor frecuencia los movimientos de ventilación y esta frecuencia disminuyó en la medida que los machos presentaron una mayor proporción del área de cobertura de los oomicetos en su puesta de huevos. Esta disminución en la frecuencia de los movimientos de ventilación en los machos *Abedus ovatus* podría deberse a que, como se mencionó anteriormente, las conductas parentales son costosas energéticamente y que los machos son capaces de modificar su esfuerzo parental, reduciendo así estos costos (Munguía-Steyer, *et al.* 2008), los cuales no serían recompensados por los beneficios (viabilidad de los huevos) si los huevos se encuentran cubiertos por oomicetos, debido a que esto podría disminuir su éxito reproductivo actual, su éxito reproductivo residual y su longevidad, como se mencionó anteriormente.

Esta reducción en las conductas parentales por parte de los progenitores ha sido observada en otros estudios, como en el pez *Gasterosteus aculeatus*, en el que los machos parentales fueron inyectados por vía intraperitoneal con 17 β -estradiol que es considerado un contaminante. Sus resultados mostraron que los machos expuestos a este contaminante modificaron su conductas de cuidado parental como la construcción de nidos, protección y el abanicado de los huevos, en este último específicamente se observó una reducción en la frecuencia de estos movimientos de oxigenación. Dicho estudio demostró que los machos expuestos a 17 β -estradiol estaban significativamente más infectados por el oomiceto *Saprolegnia parasítica* que los machos de control (Wibe, *et al.* 2002). En cuanto al incremento observado en los machos parentales *Abedus dilatatus* este podría deberse a que, como habíamos mencionado antes, los oomicetos pueden estar interfiriendo en la correcta difusión de oxígeno a través del hidrópilo coriónico (Goforth & Smith, 2011; Figura 2b), por lo tanto, los machos realizan con mayor frecuencia los movimientos de ventilación tratando de compensar la falta de oxígeno. Debido a que las conductas parentales son costosas, el aumento de estas podría traer consecuencias en el gasto energético y también en el deterioro de la condición fisiológica de los padres (Munguía-Steyer, *et al.* 2019).

Los machos de ambas especies *Abedus dilatatus* y *Abedus ovatus* realizaron con menor frecuencia los movimientos de ventilación al inicio del cuidado y conforme se acercaba el día a la eclosión la frecuencia de estos movimientos aumentaron,

sin embargo este incremento fue mayor en los machos *Abedus ovatus*. Esta menor frecuencia de movimientos de ventilación al inicio del desarrollo de los huevos puede estar relacionado con la demanda de oxígeno y a su vez con la demanda metabólica de los embriones (Goforth & Smith, 2011; Pérez-Galván, 2021). Esto ocurre en diferentes especies que realizan estas conductas de ventilación, por ejemplo el estudio realizado en el cangrejo *Cancer setosus*, el cual demuestra que las hembras aumentaron la frecuencia del “aleteo abdominal” (movimientos similares a los movimientos de ventilación en las chinches acuáticas) en la medida que aumentaba la demanda de oxígeno y el desarrollo embrionario de estos mismos (Baeza & Fernández, 2002). Este patrón también ha sido observado en peces, como los machos gobios comunes del río Támesis en Reino Unido, en este estudio los machos parentales aumentaron su actividad de abanicado de huevos en la medida que avanzaba el ciclo parental, tanto en el tratamiento de baja concentración de oxígeno como el control (Jones & Reynolds, 1999). Existen algunos otros peces que presentaron el mismo patrón, como el pez espinoso *Gasterosteus aculeatus* y el pez payaso *Amphiprion melanopus* (Green & McCormick, 2005; Van Iersel, 1953). A pesar de que en nuestro estudio se mostró que ambas especies presentaron un aumento en la frecuencia de los movimientos de ventilación, este incremento es menos notorio en los machos *Abedus dilatatus*, lo que podría estar relacionado con que los machos de la especie *Abedus ovatus* fueron los que presentaron un menor número de huevos en la puesta, a diferencia de los machos de la especie *Abedus dilatatus*, como se

registró en el estudio de Olvera-Hernández y colaboradores (datos en proceso), los machos con puestas con una mayor cantidad de huevos realizan un mayor esfuerzo parental.

También se demostró en nuestros resultados que los machos parentales de ambas especies que presentaron una mayor proporción del área de cobertura de los oomicetos en la puesta de huevos realizaron con mayor frecuencia los movimientos de ventilación al inicio del cuidado y esta frecuencia fue disminuyendo cuando los huevos estaban cercanos a la eclosión. Este comportamiento también es realizado por el anfípodo *Crangonyx pseudogracilis*, las hembras realizaron una mayor frecuencia de estos movimientos ventilación desde el estadio 1 al 3 y a partir del estadio 4 al 5, cuando estos estaban más cercanos a la eclosión, la frecuencia disminuyó drásticamente (Dick, *et al.* 1998). Pero en esta especie se debe a que en los estadios más próximos a la eclosión, el corazón comienza a latir y se desarrollan los pleópodos de los embriones, apéndices que además de ser importantes en el cuidado también dirigen la corriente respiratoria sobre las branquias o branquias coxales, lo que les permite auto-ventilarse (Dick, *et al.* 1998). Nuestros resultados podrían estar relacionados también con que los machos están realizando tanto los movimientos de ventilación como los de cepillado asignando más recursos a este último (Schwenke, *et al.* 2016), los cuales pueden ayudarles a retirar los oomicetos de la puesta de huevos,

esto podría traerles mayores costos energéticos a los machos al final del cuidado realizando con menor frecuencia los movimientos de ventilación.

Las conductas de ventilación pueden modificarse dependiendo de la concentración de oxígeno del ambiente, lo cual también se relaciona con la temperatura del agua. Cuando la temperatura del agua es mayor, la concentración de oxígeno disuelto disminuye y a su vez disminuye la difusión pasiva del oxígeno, por lo que aumenta la difusión activa del oxígeno, es decir, cuando los machos realizan una mayor frecuencia de movimientos de ventilación renovando el agua que se encuentra alrededor de su puesta de huevos (Munguía-Steyer, *et al.* 2008; Bucio-Loredo, 2021). Estos trabajos concuerdan con nuestros resultados, debido a que pudimos observar que cuando los machos se encuentran en mayores temperaturas realizan con mayor frecuencia los movimientos de ventilación al inicio del cuidado, a diferencia de cuando se encuentran a temperaturas bajas, pero esta diferencia disminuye conforme el cuidado avanza. Este patrón fue visto también en un estudio en el pez espinoso *Gasterosteus aculeatus*, en el cual el macho parental realiza la oxigenación de los huevos mediante el movimiento de sus aletas pectorales, en este pez se observó que la frecuencia de movimientos de ventilación fue mayor cuando la temperatura del agua era alta (Hopkins, *et al.* 2011). El aumento en la temperatura del agua puede tener beneficios, como la disminución del tiempo de la embriogénesis por el aceleramiento del metabolismo (ectotermos), como en el pez espinoso, lo cual aumentaría la posibilidad de tener

una mayor cantidad de descendencia a lo largo de su vida, reduciéndose el tiempo entre puesta y puesta. Este aceleramiento del metabolismo también podría traer una serie de costos, como el aumento en la frecuencia de las conductas parentales, lo que incrementaría la producción de las especies reactivas de oxígeno (ROS). Si las ROS sobrepasan la defensas antioxidantes del cuerpo podrían causar un estrés oxidante y un daño oxidante irreparable en biomoléculas como lípidos, proteínas y ADN (Monaghan, *et al.* 2009; Speakman & Garrat, 2014).

En conclusión, podemos decir que los oomicetos son parásitos de los huevos, ya que disminuyen la viabilidad y adecuación de los padres conforme la puesta de huevos se encuentra más cubierta por ellos. Con relación a los movimientos de ventilación podemos afirmar que la temperatura y el tamaño de la puesta de huevos incrementan el esfuerzo parental, resultados que son coincidentes con estudios previos. De manera sorprendente notamos que la tolerancia a los oomicetos es mayor en *A. dilatatus* y que el esfuerzo parental diverge en función entre ambas especies en relación a la cobertura que presenten los oomicetos sobre la puesta de huevos. Trabajos posteriores asociados a la fenología reproductiva y demografía de ambas especies nos podrán ayudar a dilucidar el valor adaptativo de estas conductas.

En este estudio se encontró que los oomicetos afectan a chinches acuáticas del género *Abedus*, sin embargo, sería importante determinar la o las especies de oomicetos que están asociados a sus puestas de huevos. La determinación de las especies de oomicetos nos ayudaría a conocer más sobre sus hábitos alimenticios dentro del río, con el fin de establecer si las chinches de agua son sus principales huéspedes, si se presentan en otros organismos en el río o si sirven como reservorios de sus esporas. Al igual, se necesitan estudios para conocer la estructura anatómica de los huevos de ambas especies de belostomatinos para saber cómo los afectan exactamente los oomicetos, no permitiendo que eclosionen. Asimismo, el estudio de la fenología reproductiva de ambas especies y los análisis demográficos para conocer sus temporadas de reproducción permitiría conocer el valor reproductivo actual y residual de las puestas de huevos para los machos parentales de distintas especies y ponderar si el efecto de la presencia y cobertura de oomicetos sobre el esfuerzo parental es adaptativo.

REFERENCIAS

- Abramoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). *Image processing with ImageJ*. *Biophotonics international*, 11(7), 36-42.
- Aparicio-Moreno, C. E. (2020). *Selección sexual asociada al cuidado parental en hemípteros de la especie *Abedus ovatus** (Tesis de licenciatura). UNAM.
- Baeza, J. A. & Fernandez, M. (2002). *Active brood care in *Cancer setosus* (Crustacea: Decapoda): the relationship between female behavior, embryo oxygen consumption and the cost of brooding*. *Functional Ecology*, 16(2), 241-251.
- Balshine-Earn, S. (1995). *The costs of parental care in Galilee St Peter's fish, *Sarotherodon galilaeus**. *Animal Behavior*, 50(1), 1-7.
- Barros, J. B. D. & Ribamar, J. D. R. D. S. (2017). *Oomycetes (Oomycota) from Maranhão State, Brazil*. *Hoehnea*, 44(3), 394-406.
- 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.
- Boos, S., Meunier, J., Pichon, S., Kölliker, M. (2014). *Maternal care provides antifungal protection to eggs in the European earwig*. *Behavioral Ecology*, 25(4), 754-761.

- Bruno, D. W., VanWest, P. & Beakes, G. W. (2011). *Saprolegnia and other oomycetes*. In: Woo, P. T. K. & Bruno, D. W. (ed). *Fish Diseases and Disorders* (669-720). Wallingford, UK.
- Bucio-Loredo, L. A. (2021). *Esfuerzo y duración del cuidado parental en un gradiente térmico en dos especies del género Abedus (Hemiptera: Belostomatidae)* (Tesis de licenciatura). UNAM.
- Clutton-Brock, T. H. (1991). *The evolution of parental care*. Princeton University Press. New Jersey.
- Coleman, R. M., & Fischer, R. U. (1991). *Brood size, male fanning effort and the energetics of a nonshareable parental investment in bluegill sunfish, Lepomis macrochirus (Teleostei: Centrarchidae)*. *Ethology*, 87(3-4), 177-188.
- Creighton, J. C., Heflin, N. D. & Belk, M. C. (2009). *Cost of reproduction, resource quality, and terminal investment in a Burying Beetle*. *The American Naturalist*, 174(5), 673-684.
- 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.
- Dick, J. T. A., Faloon, S. E. & Elwood, R. W. (1998). *Active brood care in an amphipod: influences of embryonic development, temperature and oxygen*. *Animal Behaviour*, 56(3), 663-672.

- Field, J., Turner, E., Fayle, T. & Foster, W. A. (2007). *Costs of egg-laying and offspring provisioning: multifaceted parental investment in a digger wasp*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 274(1608), 445-451.
- Goforth, C. & Smith, R. (2011). *Respiratory morphology of the *Abedus herberti* Hidalgo egg chorion (Hemiptera: Belostomatidae)*. Journal of Morphology, 272(7), 796-801.
- Green, B. S. & McCormick M. I. (2005). *O₂ replenishment to fish nests, males adjust brood care to ambient conditions and brood development*. Behavioral Ecology, 16(2), 389-397.
- 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.
- 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.
- 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.
- Johnson, J. B., & Omland, K. S. (2004). *Model selection in ecology and evolution*. Trends in ecology & evolution, 19(2), 101-108.

- Jones, J. C. & Reynolds, J. D. (1999). *Costs of egg ventilation for male common gobies breeding in conditions of low dissolved oxygen*. *Animal Behaviour*, 57, 181–188.
- Kamoun, S. (2003). *Molecular Genetics of Pathogenic Oomycetes*. *Eukaryotic Cell*, 2(2), 191-199.
- Kitancharoen, N., Hatai, K. & Yamamoto, A. (1997). *Aquatic Fungi Developing on Eggs of Salmonids*. *Journal of Aquatic Animal Health*, 9(4), 314-316.
- Klug, H. & Bonsal, 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.
- Knouft, J. H., Page, L. M. & Plewa, M. J. (2003). *Antimicrobial egg cleaning by the fringed darter (Perciformes: Percidae: Etheostoma crossopterus): implications of a novel component of parental care in fishes*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1531), 2405-2411.
- Kokko, H. (2018). *Parental Effort and Investment*. *The International Encyclopedia of Anthropology*, 1-7.
- Kudo, S. I., Akagi, Y., Hiraoka, S., Tanabe, T. & Morimoto, G. (2011). *Exclusive Male Egg Care and Determinants of Brooding Success in a Millipede*. *Ethology*, 117(1), 19-27.

- Lardies, M. A., Cotoras, I. S. & Bozinovic, F. (2004). *The energetics of reproduction and parental care in the terrestrial isopod Porcellio laevis*. Journal of Insect Physiology, 50(12), 1127-1135.
- Lehner, P. N. (1992). *Sampling methods in behavior research*. Poultry science, 71(4), 643-649.
- Lehtinen, R. M. & Georgiadis, A. P. (2012). *Observations on parental care in the glass frog Hyalinobatrachium orientale (Anura: Centrolenidae) from Tobago, with comments on its natural history*. Phyllomedusa: Journal of Herpetology, 11(1), 75-77.
- Lehtonen, T. K. & Kvarnemo, C. (2015). *Infections may select for filial cannibalism by impacting egg survival in interactions with water salinity and egg density*. Oecologia, 178(3), 673–683.
- Madhavan, M. M. (1974). *Structure and function of the hydropyle of the egg of the bug, Sphaerodema molestum*. Journal of Insect Physiology, 20(7), 1341-1349.
- Magrath, M. J. L. & Komdeur, J. (2003). *Is male care compromised by additional mating opportunity?* Trends in Ecology & Evolution, 18(8), 424-430.
- Miller, J. S. & Zink, A. G. (2012). *Parental care trade-offs and the role of filial cannibalism in the maritime earwig, Anisolabis maritime*. Animal Behaviour, 83(6), 1387-1394.

- 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. (2007). *Selección sexual y cuidado paterno en Abedus breviceps* (Tesis Doctoral). Instituto de Ecología, Veracruz.
- 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 parental 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.
- Ohba, S. Y. (2018). *Ecology of giant water bugs (Hemiptera: Heteroptera: Belostomatidae)*. Entomological Science, 22(1), 6-20.
- Ohba, S. Y., Ribeiro, J. R. I. & Santer, M. (2019). *Paternal care in giant water bugs*. In: Kleber, D. & Rhainer, G. (ed). *Aquatic Insects* (321-340). Swiss: Springer.

- Olvera-Hernández, M., González-García, E., & Munguía-Steyer, R. (datos en proceso). *Causes and consequences of parental effort modulation in the waterbug *Abedus ovatus* (Hemiptera: Belostomatidae)*.
- Owens, I. P. & Bennet, 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.
- Pampoulie, C., Lindström, K. & St. Mary, C. M. (2004). *Have your cake and eat it too: male sand gobies show more parental care in the presence of female partners*. Behavioral Ecology, 15(2), 199-204.
- Pärssinen, V., Kalb, N., Vallon, M., Anthes, N. & Heubel, K. (2019). *Male and female preferences for nest characteristics under paternal care*. Ecology and Evolution, 9(13), 7780-7791.
- Paterson, S., & Lello, J. (2003). *Mixed models: getting the best use of parasitological data*. Trends in Parasitology, 19(8), 370-375.
- Pérez-Galván, I. D. (2021). *Desarrollo embrionario y curvas de crecimiento de los huevos asociado a la temperatura en dos especies de belostomátidos del género *Abedus** (Tesis de licenciatura). UNAM.
- Reinhard, S., Voitel, S. & Kupfer, A. (2013). *External fertilization and paternal care in the paedomorphic salamander *Siren intermedia* Barnes, 1826 (Urodela: Sirenidae)*. Zoologischer Anzeiger, 253(1), 1-5.

- Requena, G. S., Buzatto, B., Munguía-Steyer, R. & Machado, G. (2009). *Efficiency of uniparental male and female care against egg predators in two closely related syntopic harvestmen*. *Animal Behavior*, 78(5), 1169-1176.
- Requena, G. S., Munguía-Steyer, R. & Machado, G. (2014). *Parental care and sexual selection in arthropods*. In: Macedo, R. H. & Machado, G. (ed). *Sexual Selection: Perspectives and Models from the Neotropics (201-233)*. New York: Academic Press.
- Ríos-Cárdenas, O. & Webster, M. S. (2005). *Paternity and paternal effort in the pumpkinseed sunfish*. *Behavioral Ecology*, 16(5), 914-921.
- Royama, T. (1966). *A re-interpretation of courtship feeding*. *Bird study*, 13(2), 116-129.
- Ruthig, G. R. (2008). *The influence of temperature and spatial distribution on the susceptibility of southern leopard frog eggs to disease*. *Oecologia*, 156(4), 895-903.
- Sarowar, M. N., Van Den Berg, A. H., McLaggan, D., Young, M. R., & Van West, P. (2013). *Saprolegnia strains isolated from river insects and amphipods are broad spectrum pathogens*. *Fungal biology*, 117(11-12), 752-763.
- Schneider, J. & Lamprecht, J. (1990). *The importance of biparental care in a precocial, monogamous bird, the bar-headed goose (Anser indicsts)*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27(6), 415-419.

- Schwenke, R. A., Lazzaro, B. P., & Wolfner, M. F. (2016). *Reproduction–immunity trade-offs in insects*. Annual review of entomology, 61, 239-256.
- Scott, M. P. (1990). *Brood guarding and the evolution of male parental care in burying beetles*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 26(1), 31-39.
- Scott, W. W. & O'Bier, A. H. (1962). *Aquatic fungi associated with diseased fish and fish eggs*. The Progressive Fish-Culturist, 24(1), 3-15.
- Smith, R. L. (1976^a). *Male brooding behavior of the water bug *Abedus herberti* (Heteroptera: Belostomatidae)*. Annals of the Entomological Society of America, 69(4), 740-747.
- Smith, R. L. (1976^b). *Brooding behavior of a male water bug *Belostoma flumineum* (Hemiptera: Belostomatidae)*. Journal of the Kansas Entomological Society, 49(3), 333-343.
- Smith, R. L. (1979). *Repeated copulation and sperm precedence: paternity assurance for a male brooding water bug*. Science, 205(4410), 1029-1031.
- Smith, R. L. (1997). *Evolution of paternal care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae)*. In: Crespi, B. J. & Choe, J. C. (ed). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* (116-149). UK: Cambridge University Press.
- Speakman, J. R., & Garratt, M. (2014). *Oxidative stress as a cost of reproduction: Beyond the simplistic trade-off model*. BioEssays, 36(1), 93-106.

- Székely, T., Webb, J. N., Houston, A. I. & McNamara, J. M. (1996). *An Evolutionary Approach to Offspring Desertion in Birds*. In: Nolan, Jr. V. & Ketterson, E. (ed). *Current Ornithology* (271-330). New York: Plenum Press.
- Trivers, R. L. (1972). *Parental investment and sexual selection*. In: Campbell, B. (ed). *Sexual Selection and the Descent of Man* (136-179). New York: Aldine.
- Vallon, M., Anthes, N. & Heubel, K. U. (2016). *Water mold infection but not paternity induces selective filial cannibalism in a goby*. *Ecology and Evolution*, 6(20), 7221-7229.
- Van Iersel, J. J. A. (1953). *An analysis of the parental behaviour of the male three-spined stickleback (Gasterosteus aculeatus L.)*. *Behaviour*. Supplement, V-VII(III), 1-159.
- Vargas-Salinas, F., Quintero-Ángel, A., Osorio-Domínguez, D., Rojas-Morales, J. A., Escobar-Lasso, S., Gutiérrez-Cárdenas, P. D. A., ... & Amézquita, A. (2014). *Breeding and parental behavior in the glass frog Centrolene savagei (Anura: Centrolenidae)*. *Journal of Natural History*, 48(27-28), 1689-1705.
- Venkatesan, P. (1983). *Male brooding behaviour of Diplonychus indicus Venk. & Rao (Hemiptera: Belostomatidae)*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 56(1), 80-87.

- Walser, C. A. & Phelps, R. P. (1993). *The use of formalin and iodine to control Saprolegnia infections on channel catfish, Ictalurus punctatus, eggs.* Journal of Applied Aquaculture, 3(3-4), 269-278.
- Wibe, A. E., Rosenqvist, G. & Jenssen, B. M. (2002). *Disruption of Male Reproductive Behavior in Threespine Stickleback Gasterosteus aculeatus Exposed to 17 β -Estradiol.* Environmental Research, 90(2), 136-141.
- Wiggins, D. A., Part, T. & Gustafsson, L. (1994). *Correlates of clutch desertion by female collared flycatchers Ficedula albicollis.* Journal of Avian Biology, 25(2), 93-97.
- Wilson, K., & Grenfell, B. T. (1997). *Generalized linear modelling for parasitologists.* Parasitology Today, 13(1), 33-38.