



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
IZTACALA**

**Desarrollo embrionario y curvas de crecimiento de los  
huevos asociado a la temperatura en dos especies de  
belostomátidos del género *Abedus*.**

**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:**

**ITZEL DAYANA PÉREZ GALVÁN**



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

**LOS REYES IZTACALA, TLANEPANTLA,  
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.

## **Agradecimientos**

A la UNAM, la máxima casa de estudios, que desde la preparatoria me ha acogido en sus maravillosas instalaciones, en donde me he formado personal y académicamente gracias a todos esos profesores, compañeros y amigos que me han llenado de conocimiento, enseñanza y apoyo.

Al Dr. Roberto Edmundo Munguía Steyer, que al ser un excelente maestro, tutor y amigo ha sido parte fundamental en mi formación profesional. Gracias por todo el conocimiento, tiempo y apoyo incondicional.

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 al realizar las revisiones y observaciones que me ayudaron durante el proceso de mi tesis.

Al Dr. Jorge Ricardo Gersenowies Rodríguez, que desde el primer día de la carrera me guió con su gran conocimiento, paciencia y amistad. Al igual que los profes Lalo, Ariel y Paco que siempre estuvieron para aconsejarme y guiarme durante mi estadía en el laboratorio.

Un especial agradecimiento a mis padres: Braulio Pérez y Dora María Galván, quienes siempre han procurado darme la mejor educación, valores, amor y todo lo

grandioso que me ha sucedido en la vida. Muchas gracias por estar para mí no solo como mis padres, también como mis cómplices y mejores amigos, los amo.

A mi hermana Miryam Yatziri, por todas aquellas tardes donde con su infinita paciencia me ayudaba a estudiar. Gracias por ser mi gran confidente, amiga y hermana, te amo.

A Adolfo García Hernández, gracias por mostrarme lo apasionante de la Biología y de la vida, pero sobre todo por ser mi principal equipo, sostén, amigo y compañero de vida. Gracias por enseñarme tanto...siempre serás parte de mí, te amo.

A mis abuelos: Martha y Jesús, que, con sus cuidados, amor y paciencia, me ayudaron y apoyaron durante cada etapa de mi crecimiento personal y académico, los amo. Y a mis padrinos y primos, gracias por estar para mí, los quiero mucho.

A mis amigos del Laboratorio de Ecología Evolutiva de Artrópodos: César, Denisse, Angel, Erik González, Erik Aguilar. Amigos, muchas gracias por su complicidad, enseñanzas, tiempo y sobre todo por su amistad.

A mis amigos y compañeros de clase, infinitas gracias por todas esas anécdotas, viajes y apoyo escolar.

## Índice

<b>Resumen</b> .....	1
<b>Introducción</b> .....	3
<b>Objetivo general</b> .....	15
<b>Objetivos particulares</b> .....	15
<b>Hipótesis</b> .....	15
<b>Predicciones</b> .....	15
<b>Materiales y método</b> .....	16
Colecta de individuos y área de estudio .....	16
Gradientes de temperatura .....	16
Curvas de crecimiento .....	17
Análisis estadístico .....	17
Análisis de correlación de Pearson.....	18
Tiempos de cuidado parental .....	19
<b>Resultados</b> .....	20
Análisis estadístico .....	33
Coeficiente de correlación de Pearson.....	39
Tiempos de eclosión de los huevos por especie .....	43
<b>Discusión</b> .....	45
<b>Referencias bibliográficas</b> .....	51

## Resumen

El cuidado parental se define como cualquier rasgo de los progenitores que mejore la aptitud de su descendencia, por lo tanto, su mantenimiento y su evolución se encuentra modulado por las condiciones ecológicas y ambientales que experimenten. Por ejemplo, las condiciones fisicoquímicas del ambiente como la temperatura, pH, salinidad y el oxígeno disuelto han demostrado ser factores importantes en el desarrollo y viabilidad de la progenie, y ser factores que inciden en el origen y modulación del cuidado parental.

En la naturaleza es muy raro encontrar casos de cuidado paternal exclusivo, no obstante, los hemípteros pertenecientes a la familia Belostomatidae comprenden el 99% de los insectos con cuidado paternal. Los machos realizan cuidado parental desde que las hembras les colocan los huevos sobre su dorso hasta la eclosión de las ninfas. Los machos emplean diversos patrones de comportamiento parental, tales como permanecer en la interfaz aire-agua o ventilar activamente las puestas de huevos cuando están bajo el agua. Los huevos cambian de forma y tamaño en la medida en que avanza la embriogénesis, lo que está asociado con la absorción del agua, la difusión de oxígeno y la temperatura, ya que el aumento de esta última acorta el tiempo de desarrollo. Así, a temperaturas más bajas, los embriones tienen una menor tasa metabólica y el embrión se desarrolla más lentamente.

En este trabajo se estimaron las curvas de crecimiento de los huevos de manera secuencial, desde la colocación de la puesta hasta el final del cuidado paterno en *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus*, dos especies de Belostomátidos sometidos a un gradiente de temperatura. Durante ese tiempo, en cada macho parental se realizaron remociones de huevos diariamente, y se tomó registro fotográfico para medir el área, perímetro y longitud de los huevos.

Nuestros resultados muestran que las curvas de desarrollo son plásticas en función de la temperatura en ambas especies. En el caso de *Abedus ovatus*, los huevos crecen más rápido y alcanzan un mayor tamaño a altas temperaturas, contrastado con lo que ocurre con *Abedus dilatatus*.

El tiempo de desarrollo resulta importante en el contexto de éxito reproductivo a lo largo de la vida que presentan los machos parentales en distintos gradientes ambientales. Así, la correcta evaluación de los costos y beneficios asociados al cuidado parental necesita tomar en cuenta la expectativa de vida de los padres y el número de eventos reproductivos y de cuidado parental que puedan tener a lo largo de su vida, lo que es dependiente de factores como la temperatura.

## Introducción

El cuidado parental se define como cualquier conducta de los progenitores que incremente la adecuación de la descendencia actual. Sin embargo, las conductas parentales sobre la progenie actual pueden ocasionar una disminución en la longevidad de los padres y/o su éxito reproductivo residual (Trivers 1972, Royle y col., 2012). La disminución en el éxito reproductivo residual de los padres asociado con el cuidado parental debe ser compensado por el beneficio otorgado a la condición de la descendencia actual, pero puede generar costos energéticos en los padres (Hamilton, 1964; Smiseth y col., 2012). Los costos asociados con el cuidado parental pueden cambiar con el tiempo y deteriorar la condición de los padres que experimentan un cuidado parental prolongado (Munguía-Steyer y col., 2019).

En la naturaleza el cuidado puede ser realizado por uno o por ambos padres, cuando el cuidado parental ocurre en invertebrados, generalmente es la hembra la que típicamente brinda atención uniparental (Zeh y Smith, 1985). Como ejemplo de esto Santos y Amorim (2006) estudiaron el cuidado parental en *Leptodactylus natalensis* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae), quienes demostraron que la permanencia de la hembra al lado de la puesta de huevos, cubriéndolos con hojas reduce la vulnerabilidad a la depredación. Así, los huevos de esta especie se mantienen en condiciones ideales de humedad, protegidos de la adversidad ambiental y los depredadores.

A pesar de que el cuidado biparental puede haber dado origen al cuidado paterno exclusivo (Barlow, 1974; Gittleman, 1981), su transición al cuidado paternal no se comprende ya que el beneficio hacia las hembras de mostrar cuidado parental debería disminuir, estabilizando el cuidado parental realizado solo por el macho (Gross y Sargent, 1985). No obstante, el cuidado paterno aumenta la supervivencia de la descendencia, la selección puede favorecer que la hembra produzca un mayor número de huevos y de mayor tamaño, aumentando su tiempo de desarrollo (Steele, 1977; Noakes y Balon, 1982).

Schneider y Lamprecht (1990) estudiaron la importancia del cuidado biparental en el ganso de cabeza de bar (*Anser indicus*), un ave monógama precocial, en la cual



encontraron que el padre contribuye a la supervivencia de la descendencia ya que la tasa de supervivencia de los jóvenes fue significativamente menor en las familias uniparentales que en las biparentales, esto gracias a que el macho se encarga de la defensa contra depredadores permitiendo a sus crías una mayor alimentación en buenas áreas de pastoreo. Además, se demostró que la presencia del cuidado del padre contribuye a la recuperación energética de su pareja ofreciéndole tiempo y protección para recuperarse de la pérdida de peso (Dittami 1981; Thompson y Raveling 1987) que sufrió durante la incubación.

La mayoría de las especies animales son artrópodos y su diversidad de estrategias de apareamiento, historias de vida y cuidado parental no tiene paralelo en el reino animal (Zeh y Smith, 1985). Aunque la mayoría de las especies de artrópodos no brindan cuidado parental, en algunas de ellas uno o ambos progenitores muestran este tipo de conductas y el cuidado paterno exclusivo ha evolucionado independientemente en al menos 17 linajes de artrópodos, de los cuales los hemípteros pertenecientes a la familia Belostomatidae comprenden el 99 % de los insectos con cuidado parental. Así, los belostomátidos representan un sistema ideal para estudiar los efectos dinámicos del cuidado parental en la condición con respecto al tiempo y la estación (Zeh y Smith, 1985; Requena y Machado, 2014; Smith, 1997; Munguía-Steyer y col., 2019). El cuidado paternal exclusivo no ocurre únicamente en los artrópodos, también está presente en peces y anfibios (Clutton-Brock 1991, Reynolds y col., 2002).

En la naturaleza es muy raro encontrar casos de cuidado paternal exclusivo, ya que este comportamiento depende del equilibrio entre costos y beneficios en términos de adecuación para los machos que lo presentan en diferentes condiciones ambientales, en los cuales pueden modular el esfuerzo parental en función del costo/beneficio de su adecuación (Requena y col., 2012; Munguía-Steyer y col., 2019). Los machos que brindan una atención de mejor calidad tienen más éxito en atraer parejas, y el cuidado paternal está bajo selección sexual (Baylis 1981; Tallamy 2000), esto ocurre ya que el cuidado representa un beneficio directo para

las hembras, por lo que eventualmente es usado como criterio de elección de pareja (Lindström y col., 2006).

En especies acuáticas las condiciones fisicoquímicas del ambiente como el pH, la temperatura, la humedad relativa o el oxígeno disuelto con frecuencia se han considerado responsables de la evolución del cuidado parental o del aumento de la inversión parental (Wilson 1971, 1975; Tallamy y Wood 1986). En estas condiciones, el ser capaz de detectar y responder a diferencias sutiles en la concentración de oxígeno disuelto en el agua tendrá ventajas sobre la adecuación de los padres si esto conduce a optimizar su aporte mientras se garantiza una mayor supervivencia de la descendencia. Por ejemplo, a medida que aumenta la temperatura, la proporción relativa de oxígeno disuelto disminuye y la frecuencia del cuidado paternal aumenta con la disminución de los niveles ambientales de oxígeno disuelto y con la etapa de desarrollo del embrión (Green y McCormick, 2004). Por ejemplo, en los peces de la familia Gobiidae, después de que la hembra deposita sus huevos en la base del nido ocupado por el macho, esta abandona el nido y no participa en el cuidado parental. En cambio, el macho ventila los huevos vigorosamente durante todo el desarrollo con movimientos amplios de las aletas pectorales y movimientos sinusoidales del cuerpo con los que aseguran la circulación del agua alrededor de los huevos. El tiempo dedicado a esta serie de movimientos aumenta progresivamente, la cual incide en la oxigenación activa del embrión (Torricelli y col., 1985).

El cangrejo de bromelia *Metopaulias depressus* vive y se reproduce en los depósitos de agua almacenados en las axilas de las hojas de bromelias grandes (Diesel, 1989), cuyas condiciones del agua son: hipóxicas, con niveles de saturación del 15% durante las noches, con solo 1 mg de  $\text{Ca}^{+2}$  / 240ml y altamente ácidas, con un pH medio de 4.8 (Laessle 1961; Diesel 1992a). Estas condiciones ejercen una fuerte presión de selección sobre el mantenimiento del cuidado materno en la especie, ya que una puesta de tamaño medio de 50 larvas absorbería 2.3 mg de  $\text{Ca}^{+2}$  del agua, requiere un pH medio de 6.8 y las larvas mueren a concentraciones de oxígeno inferiores al 17% de saturación. Cuando las puestas en las axilas de las hojas de

bromelias son atendidas por un cangrejo madre, el agua de dichas axilas retiene niveles de oxígeno por encima del 33.5% de saturación, contienen 3.12 mg de Ca<sup>+2</sup> y un pH medio de 6.8 (Diesel y Schuh, 1993).

La temperatura ambiental también puede incidir en el tiempo de cuidado y esfuerzo parental. Por ejemplo, Diesel y Schuh (1993) reportan que las crías de *M. depressus* tuvieron un tiempo desarrollo larvario de 19 días en la incubadora a 24.8° C y de 13-15 días en el campo en temperaturas que presentaban un rango de 20.3 °C - 29.9 °C. Así, el tiempo de desarrollo y el cuidado parental es más corto a mayores temperaturas en esta especie de crustáceo. No obstante, las diferentes temperaturas y la concentración de oxígeno disuelto afectan la duración del cuidado parental, debido a que un aumento de la temperatura o una menor concentración de oxígeno disuelto en el agua, dentro de ciertos límites, ocasiona que los peces gasten más energía al acelerar la tasa metabólica del macho, el cual aumenta su esfuerzo parental al realizar una mayor frecuencia de los movimientos de ventilación (Torricelli y col., 1985).

Las condiciones ambientales, como la temperatura, salinidad y el oxígeno disuelto pueden incidir conjuntamente en el desarrollo y la supervivencia de las etapas embrionarias, además de factores como presión hidrostática, depredación y dispersión por las corrientes (Laurence y Rogers, 1976). En un estudio realizado por Laurence y Rogers (1976), se examinó el efecto de la temperatura y la salinidad en la mortalidad de dos especies pelágicas de peces (bacalao y eglefino) en la etapa crítica de la vida temprana, en la que ambas especies se encuentran en rangos de temperatura extrema idénticos de 1.4 a 12.7°C y un rango de salinidad de 32.5 a 34.5%, por lo que para su estudio usaron rangos de 2-12°C y 26-36% respectivamente. En la que la mortalidad de eglefino fue menor en el rango medio de temperaturas, mientras que la mortalidad de bacalao no dependió de la temperatura en el rango probado.

Las fluctuaciones en temperatura pueden causar tendencias variables por las diferencias de tamaño que tienen al nacer y posiblemente las larvas más grandes pueden convertirse en depredadores más eficientes que las larvas más pequeñas y

así, tener una ventaja en su supervivencia. Por otro lado, la mortalidad tanto del bacalao como del eglefino disminuyó al aumentar la salinidad, debido a que la capacidad de las etapas tempranas de la vida para sobrevivir a diferentes salinidades depende del funcionamiento de los fluidos corporales en un rango de concentraciones iónicas y osmóticas internas (Holliday, 1969).

La modulación de la tasa de desarrollo por temperatura en embriones puede modificarse en gran medida por el nivel de oxígeno disuelto debido a que los niveles reducidos de oxígeno disuelto retrasan la tasa de desarrollo y un ambiente rico en oxigenación lo acelera (Kinne y Kinne 1962; Hamor y Garside, 1976). Si el desarrollo embrionario ya está en una etapa avanzada, una disminución en la concentración de oxígeno puede inducir una eclosión más temprana (Alderdice y col., 1958; Kotlyarevskaya 1967). Hamor y Garside (1976) realizaron una prueba comparativa de mortalidad para medir la viabilidad en embriones de salmón durante su desarrollo a diversos niveles de temperatura y oxígeno disuelto. Al incubar los embriones a varios niveles relativamente constantes de oxígeno disuelto, 30, 50 y 100% de saturación de aire y a temperaturas de 5 y 10 °C, se evaluó el porcentaje de mortalidad de los embriones. Los resultados muestran que el suministro de oxígeno tiene una importancia primordial durante el proceso de eclosión y que la temperatura tiene un efecto significativo en todos los aspectos del desarrollo, particularmente en la tasa metabólica.

El fotoperiodo, la ubicación geográfica y la temperatura influyen en el tiempo de desarrollo embrionario en insectos acuáticos (Sweeney, 1984; Gillooly y Dodson, 2000). En ectotermos poiquilotérmicos, el desarrollo de los huevos y el comportamiento de los padres son afectados por la temperatura ambiental (Kight y Cseke, 1999; Kight y col., 2000). Kight y colaboradores (2000) investigaron los mecanismos asociados con el término del cuidado paternal en machos de *Belostoma flumineum* mediante manipulaciones experimentales de las condiciones de temperatura en las cuales desarrollaban el cuidado parental. Los machos parentales que cargan muchos huevos rara vez descartan las puestas de huevos, independientemente de la temperatura ambiente. Sin embargo, los machos con

puestas de huevos pequeñas a mayores temperaturas presentaron significativamente más probabilidades de descartar que los que se encuentran en condiciones más frías. Los requisitos térmicos para el desarrollo embrionario aumentan, disminuyen o permanecen constantes en un rango de temperaturas, dependiendo de la especie (Pritchard y col., 1996). Las diferencias en el tiempo de desarrollo embrionario de diferentes especies en el mismo ambiente pueden ocasionar un desempeño reproductivo diferencial y modificar sus interacciones ecológicas (Gillooly y Dodson, 2000).

Otro aspecto que puede incidir sobre los cambios en las condiciones ambientales y la viabilidad de los embriones es la anatomía de los huevos. Perez-Goodwyn y colaboradores (2006) analizaron la morfología del corion de los huevos de tres especies de belostomátidos, la anatomía coincide con las hipótesis filogenéticas propuestas por Ribeiro y col. (2018) en la que se puede considerar a Lethocerinae como el grupo más ancestral (Lauck y Menke, 1961) ya que se detectó una cutícula embrionaria en Lethocerinae (Ohba, 2002) pero no en Belostomatinae. La importancia funcional de esta cutícula puede ser una mejor protección contra la desecación al no ser suficientes las posibilidades de intercambio de gases para el embrión bajo el agua.

Los machos de la familia Lethocerinae mojan periódicamente la puesta de huevos, que se encuentran expuestos al aire, lo que hace que el huevo sea sensible a la desecación. La importancia de un plastrón tan extendido se hace evidente cuando se considera el tamaño de los huevos, ya que la demanda de oxígeno del huevo aumenta conforme aumenta su volumen, pero la superficie en la que se encuentran no aumenta en la misma proporción (Perez-Goodwyn y col., 2006).

En belostomatinos las hembras colocan sus huevos en el dorso de los machos en una secuencia de oviposiciones y cópulas intercaladas, colocando los huevos en posición vertical en una carpeta adhesiva mucilaginosa (Cobben, 1968; Schnack y col., 2017). Posteriormente los machos emplean diversos patrones de comportamiento desde la oviposición hasta la eclosión de las ninfas para airear las

puestas de huevos cuando están bajo el agua y los exponen periódicamente en la interfaz aire-agua (Smith, 1997).

Smith (1997) sugiere una "evolución auxiliar" en la que, debido al aumento en el tamaño de los adultos de Lethocerinae que les proporcionó acceso a una dieta de vertebrados, los huevos también deberían aumentar de tamaño. Como consecuencia, los huevos tendrían problemas fisiológicos para desarrollarse sin la ayuda de un adulto. Por ello en un estado ancestral, los huevos se habrían puesto fuera del agua lo que les suministra un mayor suministro de oxígeno, forzando a los adultos a evitar que se sequen debido a la presencia de un plastrón. Un estado derivado de esto son los individuos pertenecientes a la subfamilia Belostomatinae, en la cual los machos parentales cargan la puesta de huevos en su dorso en condiciones subacuáticas (Perez-Goodwyn y col., 2006).

Los machos emplean diferentes conductas como parte del cuidado paternal, el macho realiza un movimiento de ventilación periódico en que mueve el cuerpo de arriba hacia abajo impulsado con sus patas traseras (brood pumping), al igual que el cepillado de su puesta de huevos (brood stroking) como parte de la limpieza de la puesta (Munguía-Steyer y Macias-Ordóñez, 2007). Se ha sugerido que esta serie de movimientos aumentan la difusión de oxígeno y humedad requeridos para la viabilidad de los huevos (Smith, 1976, 1997). La condición de los machos parentales de la subfamilia Belostomatinae podría deteriorarse progresivamente con períodos prolongados de cuidado parental podrían experimentar la reducción en la ingesta de alimentos debido a que los machos parentales son menos ágiles para atrapar presas que los machos no parentales (Crowl y Alexander, 1989; Kight y col., 1995) y un aumento de los costos energéticos debido al cuidado parental (Smith, 1976, 1997; Munguía-Steyer y col., 2008), un incremento en los movimientos musculares repetidos involucrados en los movimientos de ventilación especialmente porque las tasas de los movimientos de ventilación aumentan a medida que se desarrolla el embrión (Munguía-Steyer y col., 2008).

Los costos fisiológicos que pagan los machos parentales podrían depender de su tamaño y del tamaño de la puesta de huevos que llevan. Los machos más grandes

y / o aquellos que llevan más huevos podrían pagar un costo más alto que los machos con puestas de huevos más pequeñas como resultado de la alimentación y de la eficiencia hidrodinámica. Aun así, el cuidado parental podría tener diferentes impactos en las reservas de energía a corto y largo plazo de un individuo, dependiendo de la ubicación y disponibilidad de alimentos (Munguía-Steyer y col., 2019).

Las tasas de los movimientos de ventilación aumentan a medida que la relación superficie / volumen del huevo cambia con el tiempo y la tasa metabólica de los embriones aumenta (Smith, 1997; Munguía-Steyer y col., 2008). A altas temperaturas, se reduce el oxígeno disuelto en el agua (Green y McCormick, 2004), lo que llevaría a los machos a aumentar su esfuerzo parental. Esto conducirá a la conversión de las reservas de energía a largo plazo, como los lípidos, en fuentes de energía más fácilmente utilizables, como los carbohidratos, probablemente como resultado del cambio de temperatura y oxígeno disuelto en el agua. (Munguía-Steyer y col., 2019).

Los huevos de los belostomátidos van cambiando de forma y tamaño a lo largo de su desarrollo. Los huevos al ser colocados son pequeños y ovoides de color oscuro y al encontrarse próximos a eclosionar son grandes, claros y cilíndricos (Smith, 1997; Munguía-Steyer y col., 2008). El corion de los huevos en último estadio es morfológicamente similar a los huevos recién ovipositados tanto externa como internamente. Pese a, la posición de las estructuras entre sí cambia conforme el corion se estira para cubrir un embrión en crecimiento. Aunque el corion se expande, las regiones internas de este permanecen en las mismas proporciones que las descritas para los huevos recién depositados independientemente de la ubicación individual del huevo dentro de la nidada (Goforth y Smith, 2011). En huevos de al menos quince grupos diferentes de insectos, pertenecientes a los órdenes Hemiptera, Hymenoptera y Diptera, se han desarrollado cuernos respiratorios con plastrón. En los hemípteros de la familia Nepidae, la posición en la que se pone el huevo, el nivel del agua generalmente está cerca o en la base de los cuernos,

mientras que los aerópilos se encuentran debajo del agua; por lo tanto, están llenos de oxígeno y el agua no ingresa a través de ellos en estado líquido (Hinton, 1961).

El cuidado paternal en belostomátidos probablemente evolucionó al compensar una deficiencia de oxígeno resultante del incremento que tuvo el tamaño del huevo con respecto al tiempo evolutivo (Goforth y Smith, 2011). A medida que los huevos de Belostomatidae aumentan de tamaño, la relación superficie / volumen disminuye debido a que el contenido de agua de la yema impide la difusión de oxígeno (Resh y col., 2008) y es poco probable que la difusión sola pueda suministrar suficiente oxígeno al embrión. Para que el desarrollo embrionario se lleve a cabo, el oxígeno debe difundirse en la base del corion, mediante un aerópilo en la zona apical del huevo y espacios de aire dentro de la segunda capa del capuchón apical del corion interno. Aquí terminan los aerópilos y probablemente introducen gases atmosféricos que se interconectan y rodean todo el huevo, en el cual todo el aire que se toma a través de la tapa apical se transporta a la base del corion (Goforth y Smith, 2011).

Las necesidades de oxígeno deben satisfacerse sin perder agua, por lo que una gran cantidad de tipos de huevos acuáticos y semiacuáticos están incrustados en una sustancia gelatinosa que permite que, si los huevos se someten a una cierta desecación, la gelatina pierda agua lentamente, de modo que, si el período de secado no es demasiado largo, el huevo está protegido de la desecación (Hinton, 1969).

Los huevos de insectos cambian en volumen y peso durante el desarrollo, y tales cambios generalmente están asociados con la absorción de agua (Madhavan, 1974). Desde el segundo día del desarrollo embrionario, se produce una conversión de la proteína de la yema inactiva en proteína específica del tejido (Indira y col., 1965). Por lo tanto, el inicio de la absorción significativa de agua por los huevos coincide con la hidrólisis de la proteína de la yema, cuyos productos se utilizan para las necesidades de energía y la acumulación de tejidos del embrión (Madhavan, 1974).



Los huevos de Nepidae, el clado hermano de la familia Belostomatidae, absorben grandes cantidades de agua durante el desarrollo, de tal manera que el volumen del huevo es más del doble antes de que eclosione. El agua se absorbe principalmente a través de un hidropilo coriónico grande y complejo que se encuentra contra un hidropilo seroso, en el lado dorsal del huevo, cerca del polo posterior. El hidrópilo transporta agua en una fase líquida al corion interno debido a que el polo posterior del huevo siempre está sumergido y las capas esponjosas gruesas y finas del hidropilo coriónico siempre están llenas de agua (Hinton, 1961).

Madhavan (1974) estudió la estructura y función del hidrópilo del huevo del belostomátido *Sphaerodema molestum* mediante experimentos que se llevaron a cabo para determinar la ruta de entrada de agua al huevo proveniente del medio, además de comparar los cambios en el peso húmedo, el peso seco, el tamaño y volumen de éste durante el desarrollo embrionario. Esto lo realizaron incubando los huevos en soluciones con tintes, cuyos resultados indicaron que el agua ingresa en cantidades significativas a través del hidrópilo coriónico e infieren que el hidrópilo seroso actúa como una membrana semipermeable que permite la entrada del agua y obstruye el paso de los tintes.

La temperatura es uno de los factores más importantes que influyen en la tasa de desarrollo de ectotermos y la relación de la tasa de desarrollo con la temperatura en estos organismos no es lineal, ya que la tasa de desarrollo aumenta de cero a un umbral de baja temperatura, alcanza un máximo a una temperatura óptima, luego disminuye rápidamente a cero a una temperatura letal superior (Lactin y col., 1995; Briere y col., 1999) y la curva de velocidad se acelera a temperaturas cercanas al umbral inferior, aumenta constantemente a temperaturas intermedias y se desacelera a medida que las temperaturas se acercan al óptimo (Briere y col., 1999). Esto ocasiona que el aumento de la temperatura produzca un tiempo de desarrollo acortado, debido a que, a temperaturas más bajas, como consecuencia de la reducción de la tasa metabólica, el embrión se desarrolla más lentamente (Hamor y Garside, 1976)

Wang y Tsai (1996) estudiaron el efecto de la temperatura en el desarrollo y la reproducción de *Bemisia argentifolii* en berenjenas en el laboratorio y encontraron que las temperaturas extremadamente altas  $> 30^{\circ}\text{C}$ , causaron una disminución en la tasa de desarrollo. Sin embargo, dentro del rango de  $15\text{-}30^{\circ}\text{C}$ , el huevo se desarrolló significativamente más rápido a las temperaturas más altas, ya que el período medio de incubación del huevo varió de 4.2 días a  $30^{\circ}\text{C}$  a 25.8 días a  $15^{\circ}\text{C}$ , mientras que los porcentajes de supervivencia en la etapa del huevo fueron significativamente mayores a  $20$  y  $25^{\circ}\text{C}$ . Concluyendo que las diferencias en el tiempo de desarrollo y la temperatura óptima para el desarrollo del huevo, así como la mortalidad del huevo en relación con las temperaturas es óptima para el crecimiento de la población en rangos de  $25$  a  $30^{\circ}\text{C}$ .

El tamaño del huevo está relacionado positivamente con el tamaño del recién nacido en la mayoría de los grupos taxonómicos, por lo que el aumento en el tiempo de desarrollo con el tamaño del huevo puede reflejar el tiempo adicional necesario para crecer, en lugar de las diferencias en la tasa de crecimiento específica de la masa (Gillooly y Dodson, 2000).

Gillooly y Dodson (2000) evaluaron la relación del tamaño del huevo con el tiempo de desarrollo embrionario para los insectos acuáticos (en especies univoltinas y multivoltinas) a cuatro temperaturas diferentes ( $10, 15, 20, 25^{\circ}\text{C}$ ) comparando la relación del tiempo de desarrollo embrionario con el tamaño del huevo y la temperatura de incubación en insectos acuáticos. Mostraron que el tiempo de desarrollo embrionario aumentó exponencialmente con el tamaño del huevo en cada una de las cuatro temperaturas ( $10, 15, 20$  y  $25^{\circ}\text{C}$ ), pero con diferentes relaciones para los insectos acuáticos univoltinos y multivoltinos. Ya que las especies univoltinas necesitaron más tiempo para desarrollarse que las especies multivoltinas, por lo que este tiempo adicional es un período de inactividad o diapausa en la etapa del huevo. Asimismo, dichos autores encontraron que la influencia del tamaño del huevo en el tiempo de desarrollo embrionario es significativa a todas las temperaturas. La diferencia en el tiempo de desarrollo embrionario entre especies de diferentes tamaños de huevo es mayor a

temperaturas más frías. Por ejemplo, la diferencia en el tiempo de desarrollo entre el huevo relativamente pequeño de *Chironomus decorus* y el huevo relativamente grande de *Abedus indentatus* es de 46 días a 10 ° C, mientras que a 25 ° C la diferencia es solo 10 días (Gillooly y Dodson, 2000).

### **Objetivo general**

Estimar las curvas de crecimiento de los huevos, secuencialmente desde la colocación de la puesta hasta el final del cuidado paterno, de dos especies de Belostomátidos a diferentes temperaturas.

### **Objetivos particulares**

- Evaluar y comparar las curvas de crecimiento a diferentes temperaturas en cada una de las especies.
- Evaluar y comparar el tiempo de desarrollo de los huevos a diferentes temperaturas en cada una de las especies.

### **Hipótesis**

- Las curvas de crecimiento de los huevos diferirán entre temperaturas.
- Las curvas de crecimiento de los huevos diferirán entre especies.
- El tiempo de desarrollo de los huevos diferirá entre temperaturas.
- El tiempo de desarrollo de los huevos diferirá entre especies.

### **Predicciones**

- El tiempo de desarrollo será menor a mayores temperaturas.
- La pendiente de la curva de crecimiento será mayor conforme las temperaturas sean más altas.

## **Materiales y método**

### **Colecta de individuos y área de estudio**

Se realizaron 7 colectas entre el 7 de abril del 2019 y el 2 de diciembre del 2020 de *A. dilatatus* y *A. ovatus* en el río Quetzalapan (19.859199° N, -97.993593° O), ubicado entre los poblados de Zacatlán y Chignahuapan, Puebla, México. Esta localidad se caracteriza por tener un clima semifrío subhúmedo con lluvias durante el verano, con una temperatura media anual de 5 a 12°C, mientras que en invierno puede descender hasta -3°C y en verano puede aumentar a 18°C. La vegetación está caracterizada por bosques de coníferas como asociaciones de pino y oyamel (INEGI, 2009).

Se colectaron machos de ambas especies con puesta de huevos recién colocadas, con un mínimo de 35 huevos, ya que el tiempo de cuidado parental va de los 15 a los 33 días. Posteriormente se transportaron al Laboratorio de Ecología Evolutiva de Artrópodos, ubicado en la Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Adicionalmente, se incluyeron en el análisis los machos que copularon y fueron ovipositados en el laboratorio.

### **Gradientes de temperatura**

Durante cada colecta los machos se colocaron de manera aleatoria en peceras individuales de 5 litros, con agua a un 75% de su capacidad y a temperatura ambiente. Cada pecera contaba con un aireador para evitar el estancamiento, una malla de tela y una piedra para que los organismos pudieran sostenerse y salir del agua. En el caso de los machos que estuvieron sometidos a gradientes de temperaturas más altas, se utilizó una pecera de 20 litros con agua a un 75% de su capacidad, un calentador y cuatro divisiones hechas con marcos de unicel y malla, para que hubiera flujo de agua en toda la pecera y evitar el contacto directo entre los machos, además de permitirles a los organismos sostenerse y salir del agua. Estas peceras contenían dos aireadores, uno en cada extremo de la pecera, para que la oxigenación fuera homogénea en el agua y evitar el estancamiento. Con la finalidad de que su condición fisiológica asociada a la ingesta de alimento fuera

homogénea, todos los individuos fueron alimentados con grillos cada 4 días y se registró a aquellos que no hubieran consumido a la presa, para volver a intentarlo más tarde o al día siguiente.

### **Curvas de crecimiento**

De un total de 65 individuos que fueron sometidos a los diferentes gradientes de temperatura, 38 fueron descartados, ya que estos murieron o abortaron la puesta antes de que los huevos eclosionaran, por lo que se utilizaron los 27 machos restantes para los análisis.

Para obtener las curvas de crecimiento de los huevos y el efecto de la temperatura (medida cada 30 minutos con dispositivos para registrar la temperatura), se colocaron 2 dispositivos, uno en la pecera de 5 litros y otro en la pecera de 20 litros con calentador, con lo que se reportaron los valores medios y la desviación estándar para las mediciones de temperatura por especie. Diariamente se retiró un huevo de cada puesta, desde la oviposición hasta el momento de la eclosión con ayuda de una aguja de disección. Se realizó un registro fotográfico para medir el área, perímetro y longitud de los huevos con ayuda del programa ImageJ. Cada huevo retirado, se conservó en alcohol al 70%. Por último, se realizaron secuencias fotográficas de los huevos retirados a cada macho desde el inicio hasta el final del cuidado parental.

### **Análisis estadístico**

Ajustamos a las curvas de crecimiento de los huevos de cada individuo un modelo no lineal logístico de cuatro parámetros (Figura 1), cuya fórmula es:

$$y(x) = b + \frac{a-b}{1 + \exp\left[\frac{x_{mid}-x}{scal}\right]}$$

En la que:

- a: Es un parámetro numérico que representa la asíntota horizontal en el lado izquierdo del tamaño de los huevos al ser colocados por la hembra.

- $b$ : Es un parámetro numérico que representa la asíntota horizontal en el lado derecho que representa el tamaño de los huevos próximos a eclosionar.
- $x_{mid}$ : Es un parámetro numérico que representa el punto de inflexión de la curva logística.
- $scal$ : Es un parámetro de escala numérica que representa aproximadamente  $3/4$  de la distancia entre los valores estimados en  $x$  de  $a$  y  $b$ .

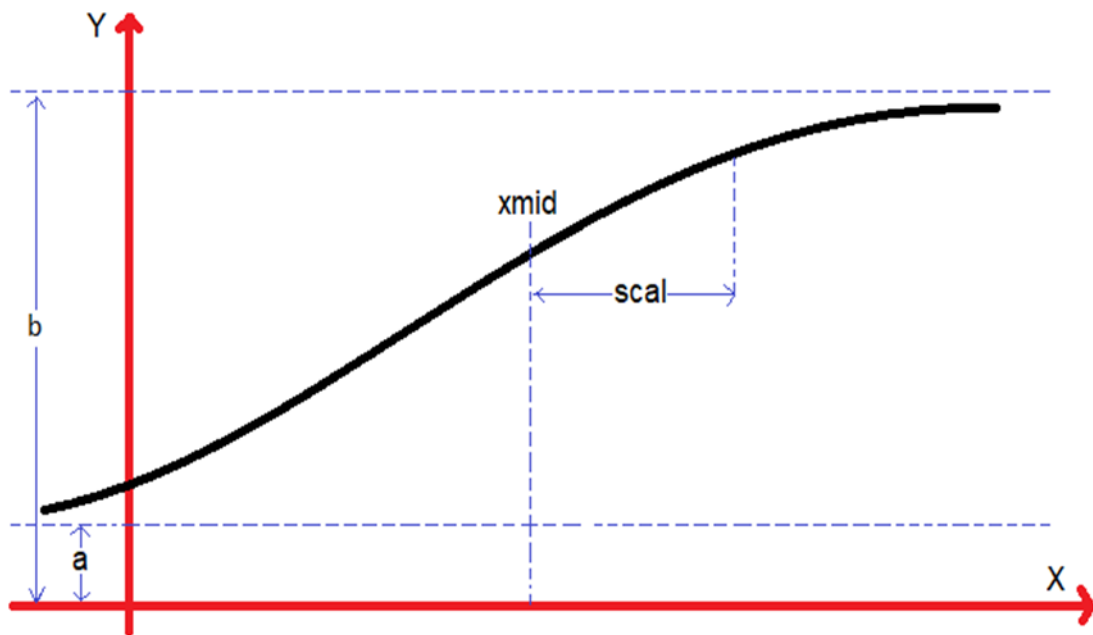


Figura 1. Modelo logístico de cuatro parámetros.

### Análisis de correlación de Pearson

Se realizaron dos análisis de correlación de Pearson entre el parámetro numérico que representa el valor de entrada en el punto de inflexión de la curva ( $x_{mid}$ ) que determina el tiempo de la tasa de cambio y la temperatura, tanto para la longitud como para el área de los huevos de *A. ovatus* y *A. dilatatus* con relación a la temperatura.

## **Tiempos de cuidado parental**

Se realizó una selección de modelos usando AICc (Johnson y Omland, 2004), en la que la variable de respuesta fue: el tiempo de cuidado parental en días desde el momento de la oviposición hasta la eclosión de los huevos y las variables predictoras: temperatura promedio del agua en la que permaneció cada individuo, especie y la interacción temperatura especie.



## Resultados

Se emplearon 27 machos para los análisis, de los cuales, 9 fueron de la especie *A. dilatatus* y 18 de la especie *A. ovatus*. La media de temperatura general al que estuvieron sometidos los individuos fue de 22.73 °C para *A. ovatus* y *A. dilatatus*. En las figuras 2 y 3 se muestra que los huevos recién colocados presentan una longitud media de 2.84 mm (d.e.= 0.09) para la especie *A. ovatus*, y 2.73 mm (d.e.= 0.22) para la especie *A. dilatatus*, así encontramos que la longitud inicial en *A. ovatus* es mayor que en *A. dilatatus*,  $t = -2.50$ , g.l. = 13.05,  $p = 0.026$ . Al comparar las longitudes de los huevos a punto de eclosionar (Fig. 2 y Fig. 4), encontramos que en la especie *A. ovatus* los huevos presentan una longitud media de 4.93 mm (d.e.= 0.09) y en la especie *A. dilatatus* los huevos presentan una longitud media de 4.73 mm (d.e.= 0.17). Por lo tanto, determinamos que la longitud final en *A. ovatus* es mayor que en *A. dilatatus*,  $t = -2.58$ , g.l. = 20.96,  $p = 0.017$ . En la figura 5 se muestra la longitud final de los huevos a punto de eclosionar menos la longitud inicial de los huevos recién colocados, en la que los huevos presentan una longitud media diferencial de 2.09 mm (d.e.= 0.20) para la especie *A. ovatus*, y 2.00 mm (d.e.= 0.11) para la especie *A. dilatatus*, así encontramos que la longitud final de los huevos a punto de eclosionar menos la longitud inicial de los huevos recién colocados en *A. ovatus* es mayor que en *A. dilatatus*,  $t = -1.46$ , g.l. = 24.82,  $p = 0.157$ , aunque no hay diferencias significativas.

En las figuras 6 y 7 se muestra que los huevos recién colocados presentan un área media de 3.89 mm<sup>2</sup> (d.e.= 0.25) para la especie *A. ovatus*, y 3.52 mm<sup>2</sup> (d.e.= 0.31) para la especie *A. dilatatus*, así encontramos que el área inicial en *A. ovatus* es mayor que en *A. dilatatus*,  $t = -3.07$ , g.l. = 13.17,  $p = 0.009$ . Al comparar las áreas de los huevos a punto de eclosionar (Fig. 6 y Fig. 8), encontramos que en la especie *A. ovatus* los huevos presentan un área media de 8.40 mm<sup>2</sup> (d.e.= 0.55) y en la especie *A. dilatatus* los huevos presentan un área media de 7.52 mm<sup>2</sup> (d.e.= 0.44). Por lo tanto, determinamos que el área final en *A. ovatus* es mayor que en *A. dilatatus*,  $t = -4.52$ , g.l. = 19.57,  $p < 0.001$ . En la figura 9 se muestra el área final de los huevos a punto de eclosionar menos el área inicial de los huevos recién

colocados, en la que los huevos presentan un área media diferencial de 4.51 mm<sup>2</sup> (d.e.= 0.49) para la especie *A. ovatus*, y 3.99 mm<sup>2</sup> (d.e.= 0.26) para la especie *A. dilatatus*, así encontramos que el área final de los huevos a punto de eclosionar menos el área inicial de los huevos recién colocados en *A. ovatus* es mayor que en *A. dilatatus*,  $t = -3.59$ , g.l. = 24.73,  $p = 0.001$ .

La representación gráfica de la curva de desarrollo de los huevos entre ambas especies (Figura 2 y 6) muestra una relación sigmoide y que los huevos de *A. ovatus* alcanzan una mayor longitud y área en una menor cantidad de días. En contraste, la curva sigmoide de *A. dilatatus* muestra que los huevos presentan un menor tamaño en mayor cantidad de días. Asimismo observamos que *A. ovatus* presenta un tiempo de desarrollo más lento, aunque esto tiene que ser analizado considerando la temperatura general a la que estuvo expuesto cada macho parental. Inclusive la longitud y área de los huevos es mayor en *A. ovatus* a partir del primer día en el que los huevos fueron colocados. Esto también puede estar correlacionado con el estrés térmico, ya que los individuos de *A. ovatus* presentaron una mayor tolerancia a menores y mayores temperaturas, alcanzando una mayor longitud y área de los huevos en menor cantidad de días, caso contrario a los individuos de *A. dilatatus* que no resistieron temperaturas altas y perdieron la puesta de huevos (Tabla 1 y 3).

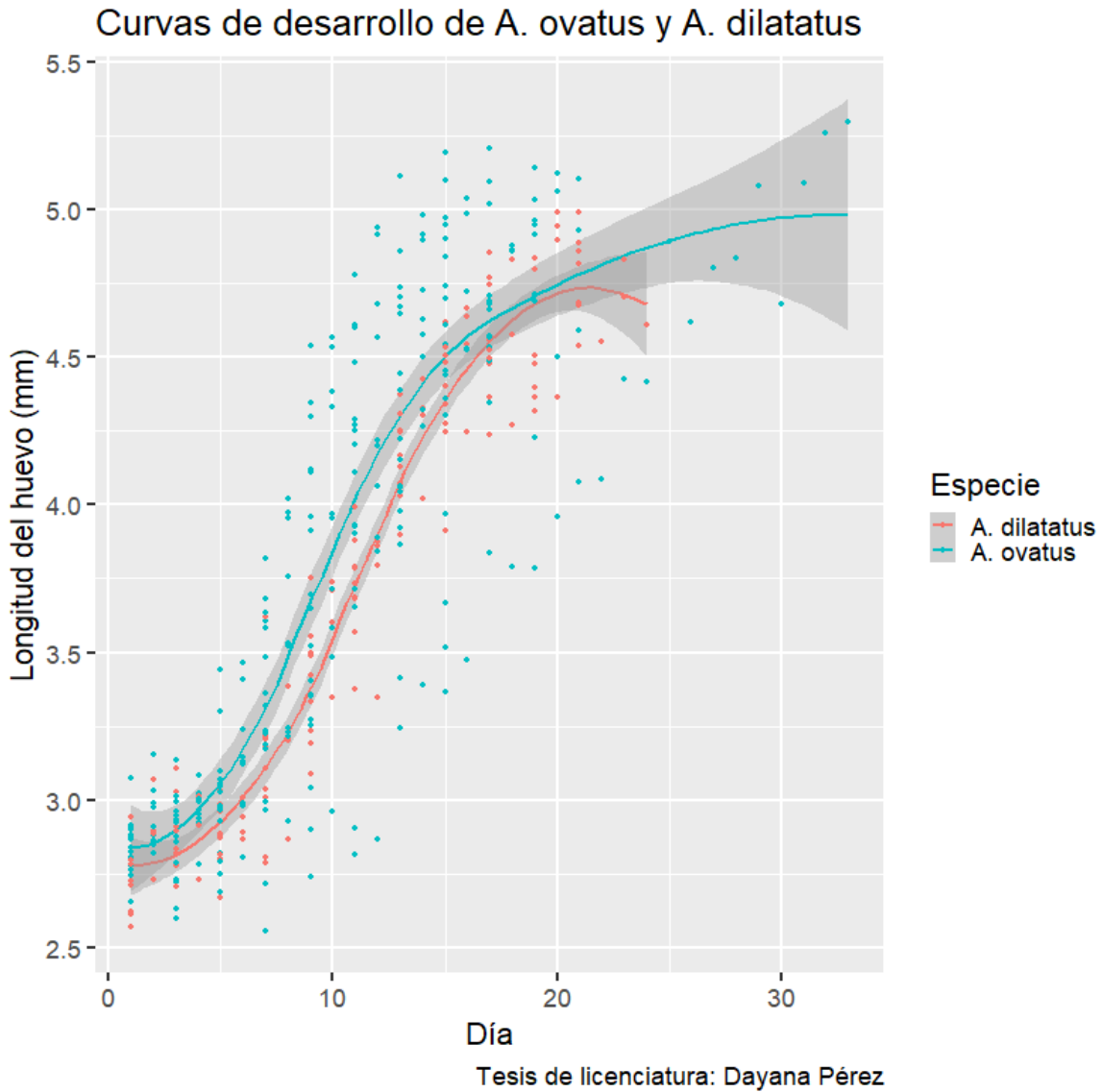


Figura 2. Curvas de desarrollo de los huevos de *A. dilatatus* y *A. ovatus* que muestran el crecimiento sigmoide de ambas especies y la diferencia en el tiempo y la longitud de los huevos próximos a eclosionar.

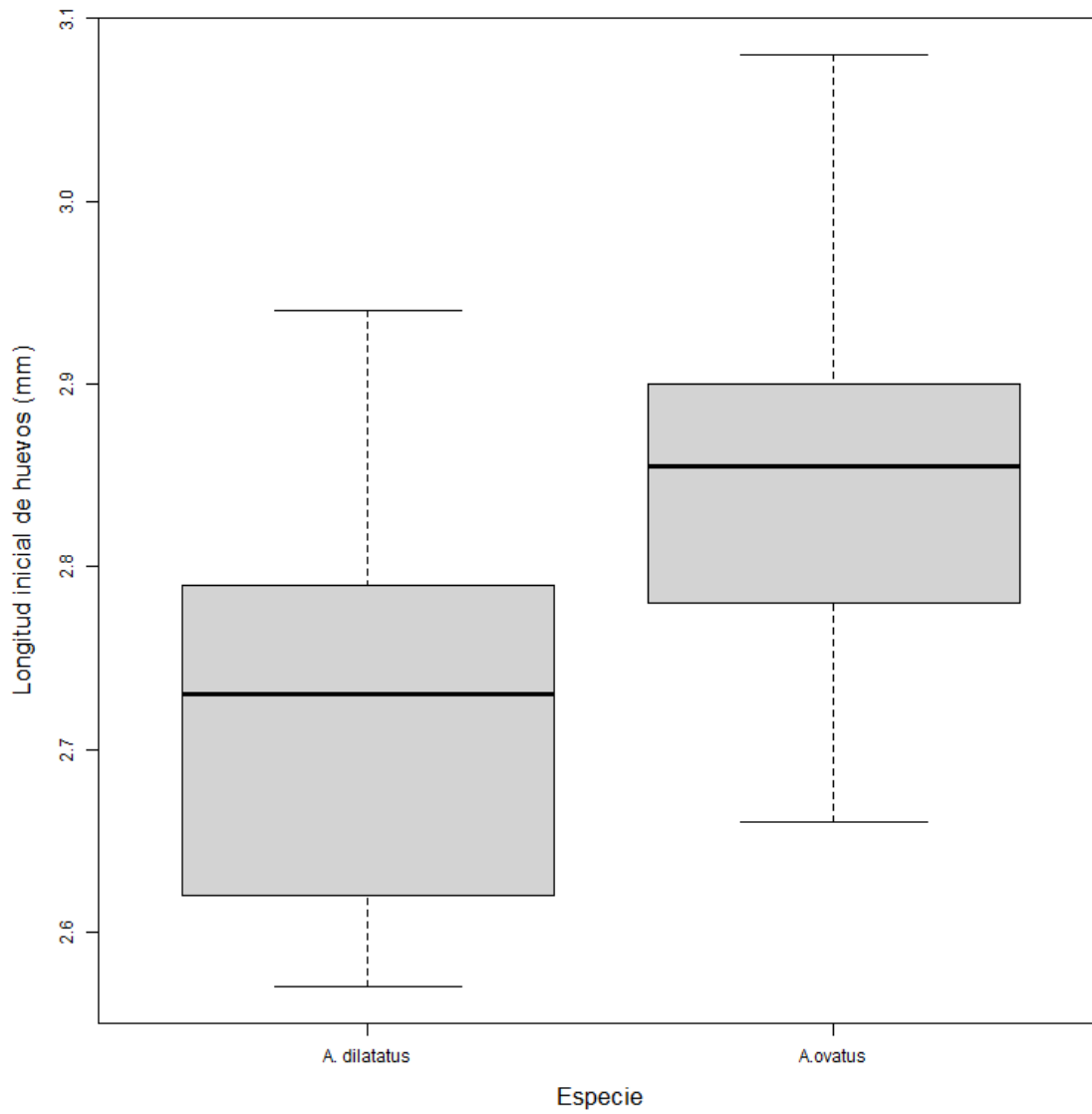


Figura 3. Gráfico de cajas en el que se muestra la longitud inicial de los huevos entre *A. dilatatus* y *A. ovatus*.

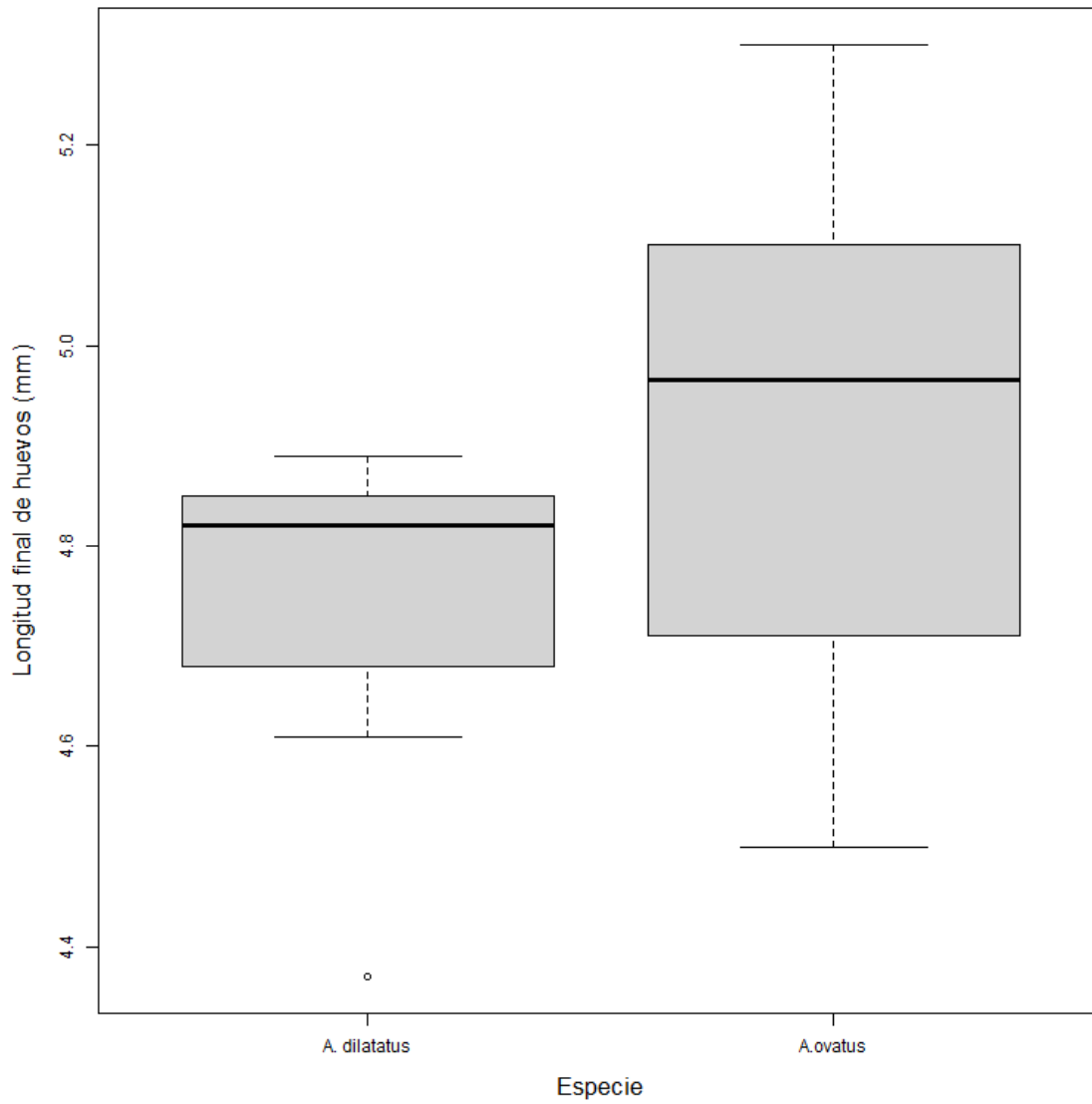


Figura 4. Gráfico de cajas en el que se muestra la longitud final de los huevos entre *A. dilatatus* y *A. ovatus*.

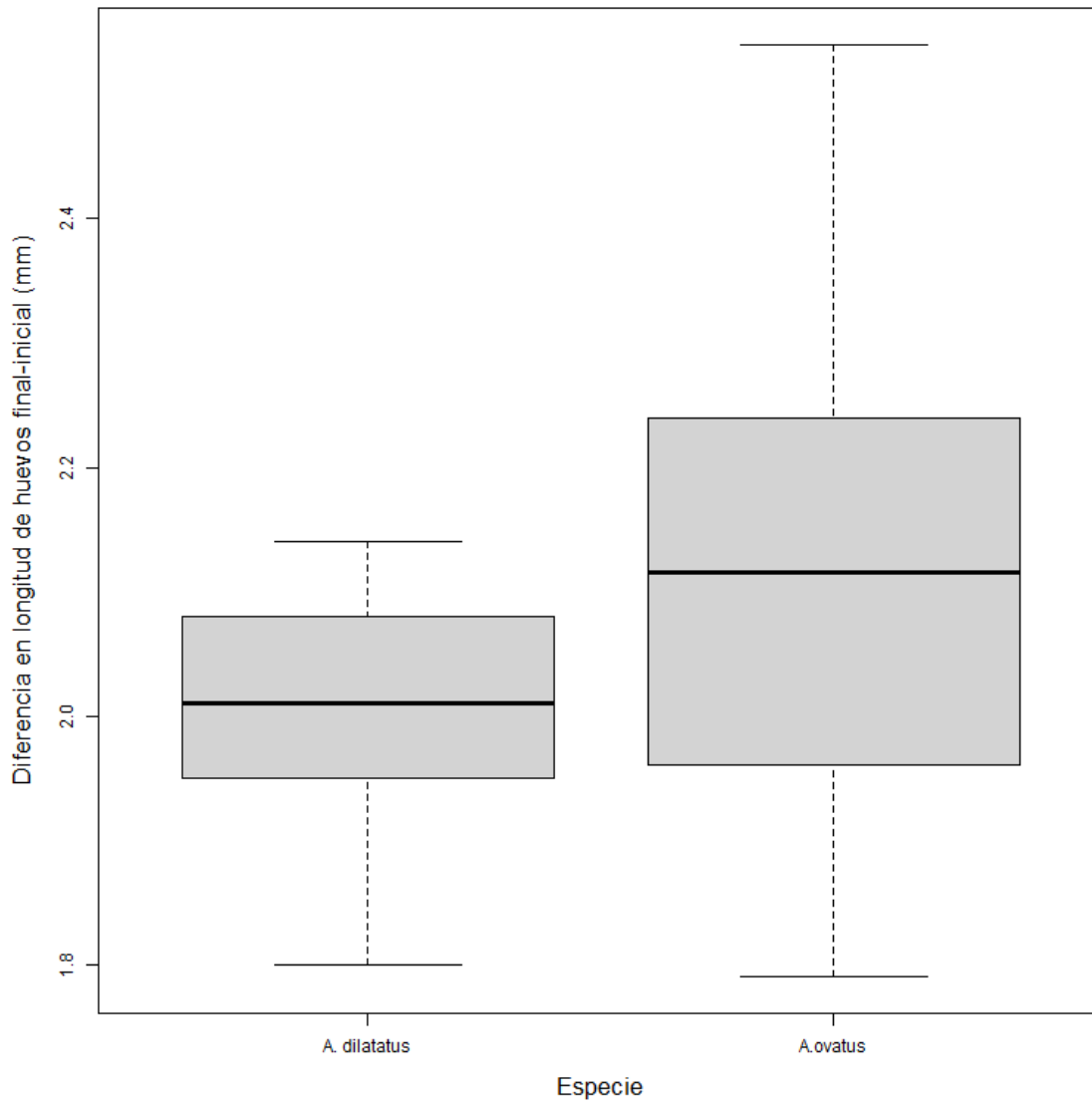


Figura 5. Gráfico de cajas en el que se muestra la diferencia en la longitud final e inicial de los huevos entre *A. dilatatus* y *A. ovatus*.

Curvas de desarrollo de *A. ovatus* y *A. dilatatus*

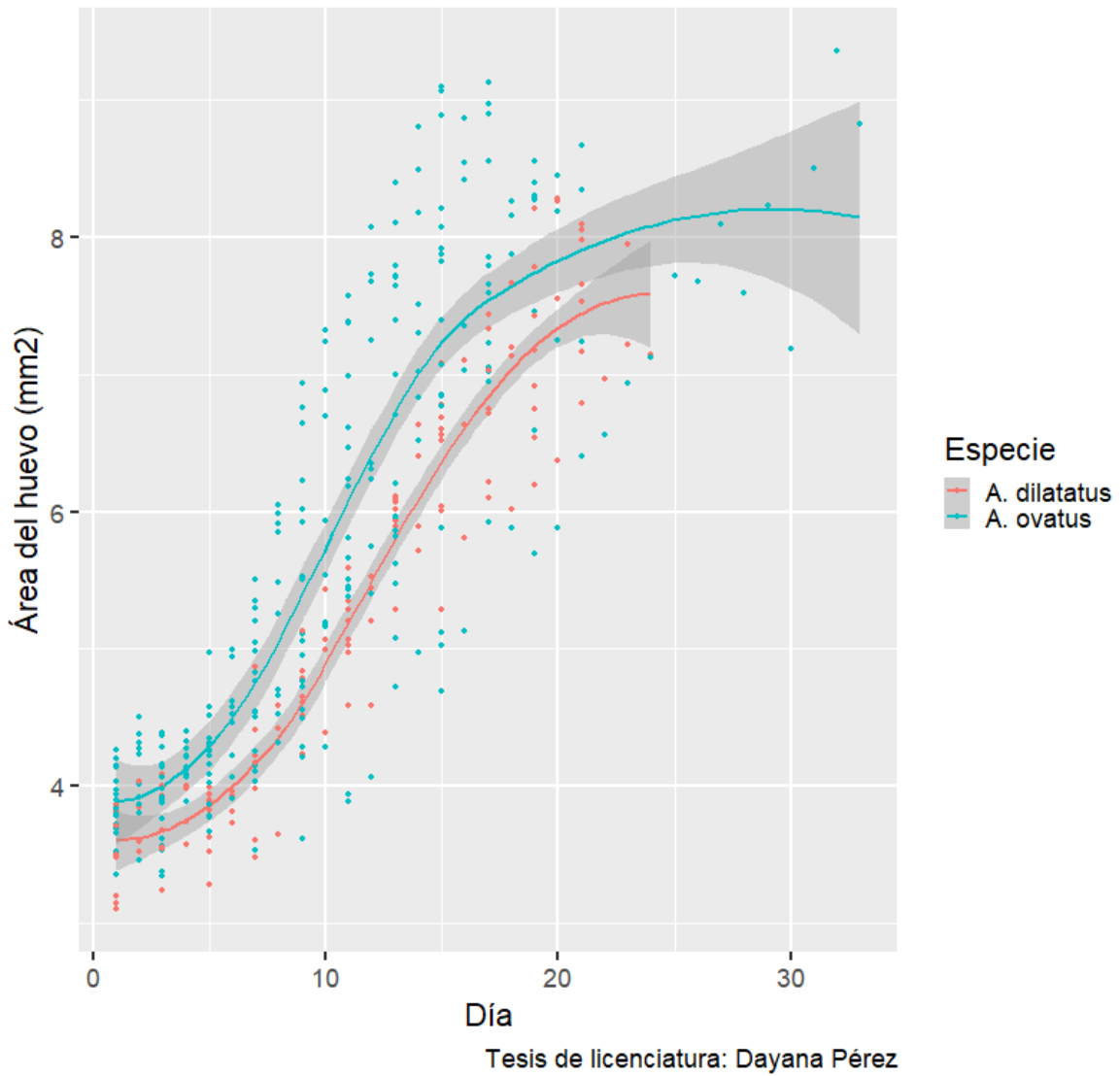


Figura 6. Curvas de desarrollo de los huevos de *A. dilatatus* y *A. ovatus* que muestran el crecimiento sigmoide de ambas especies y la diferencia en el tiempo y el área de los huevos próximos a eclosionar.

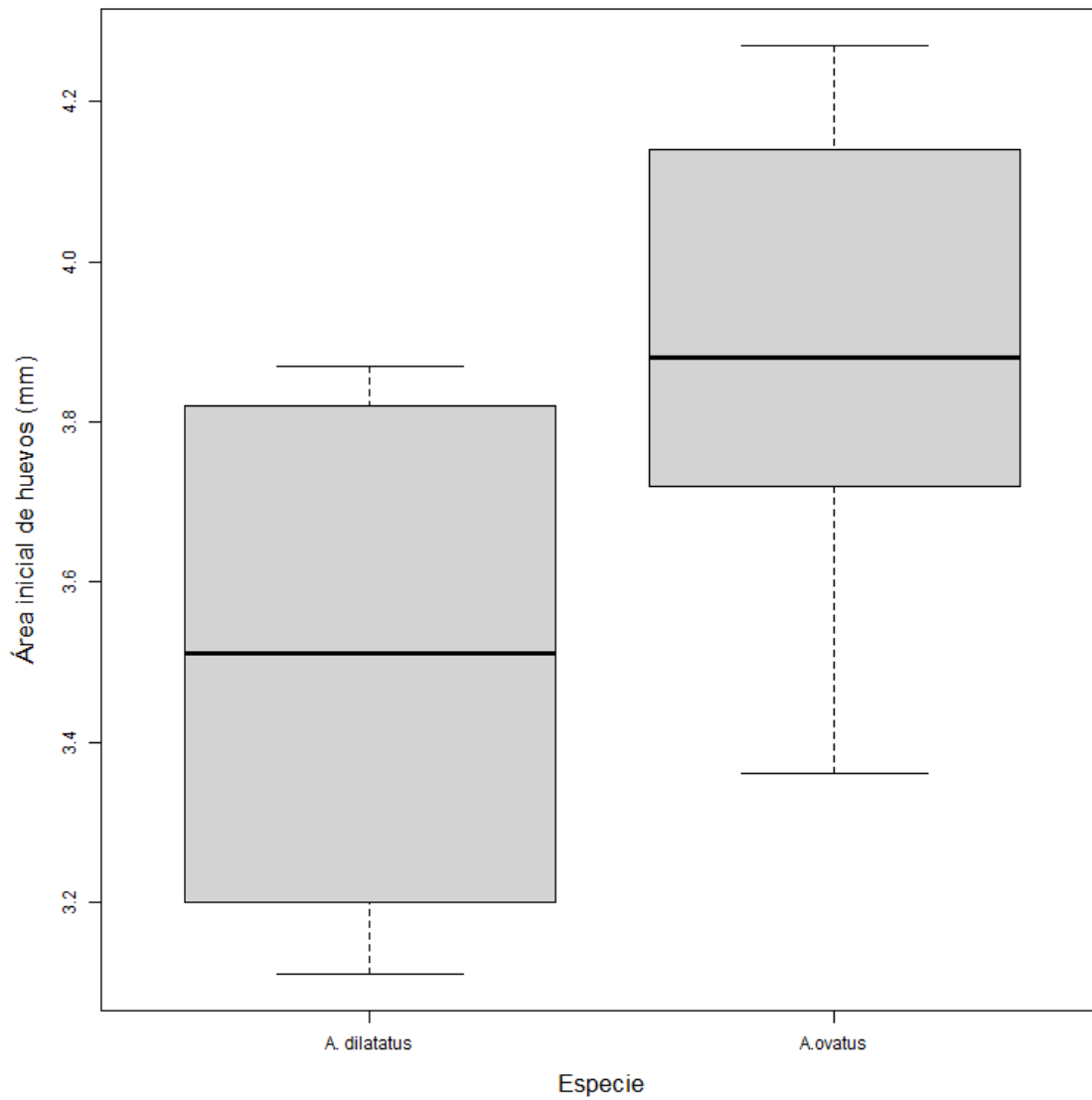


Figura 7. Gráfico de cajas en el que se muestra el área inicial de los huevos entre *A. dilatatus* y *A. ovatus*.



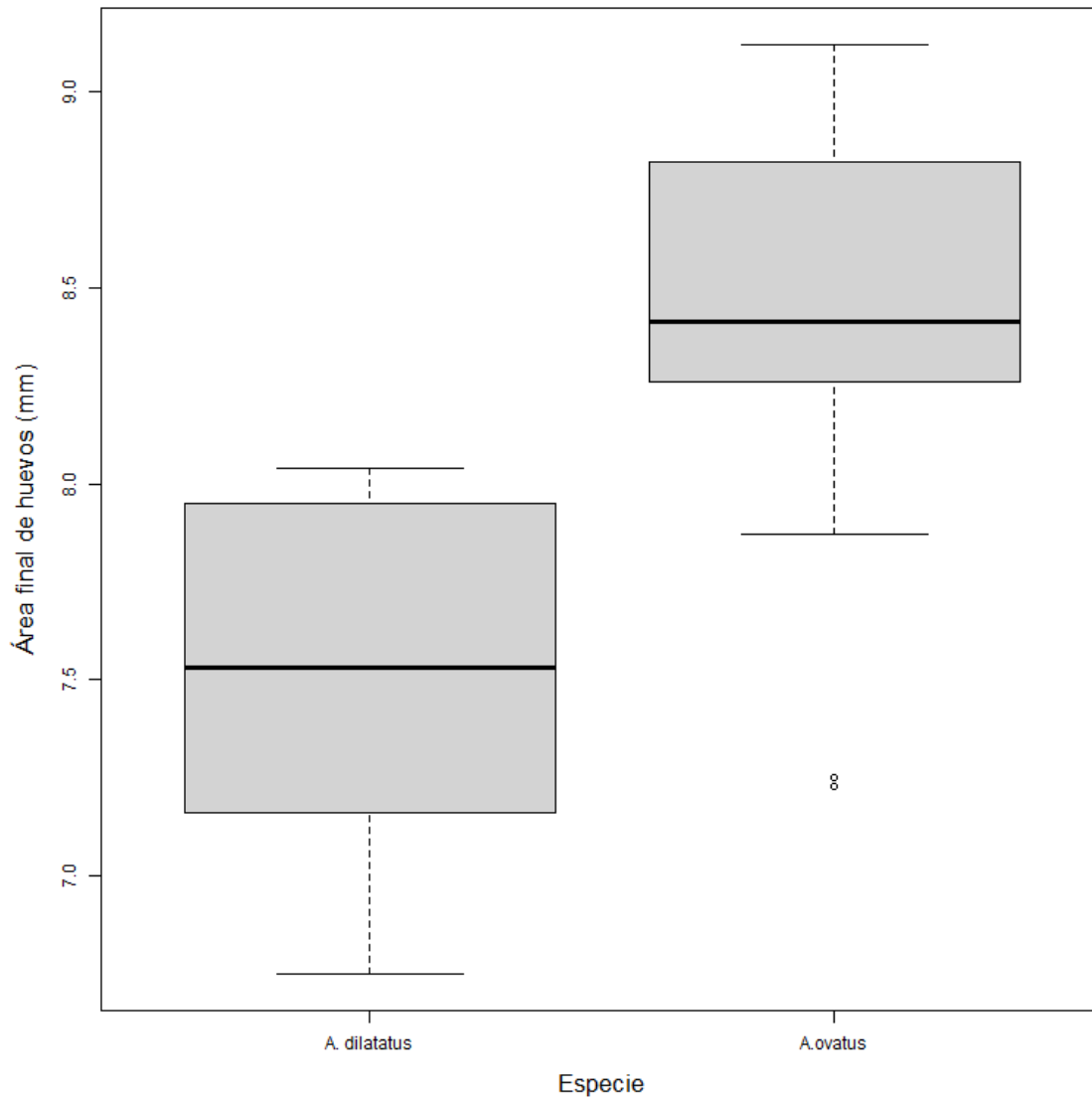


Figura 8. Gráfico de cajas en el que se muestra el área final de los huevos entre *A. dilatatus* y *A. ovatus*.

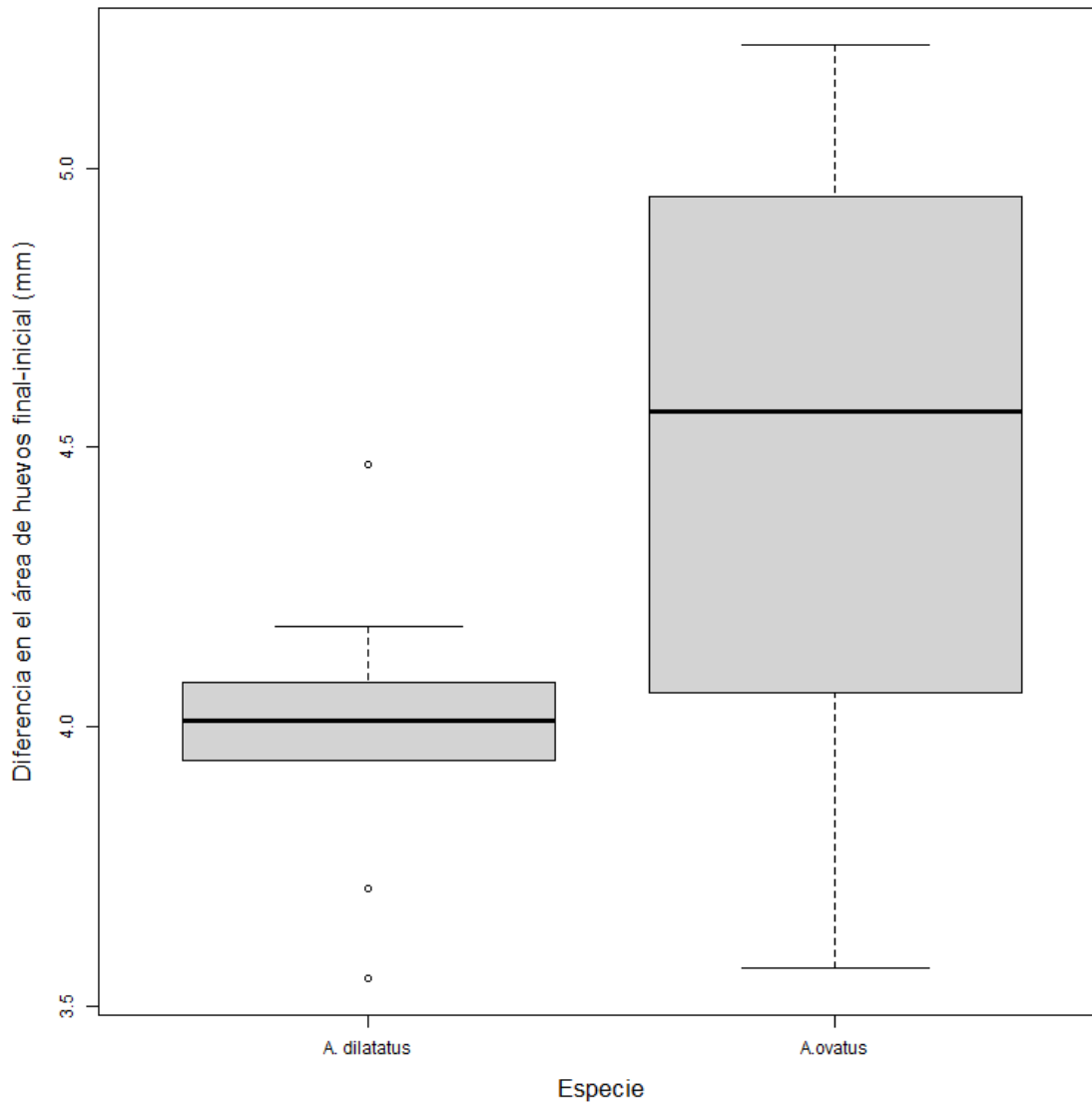
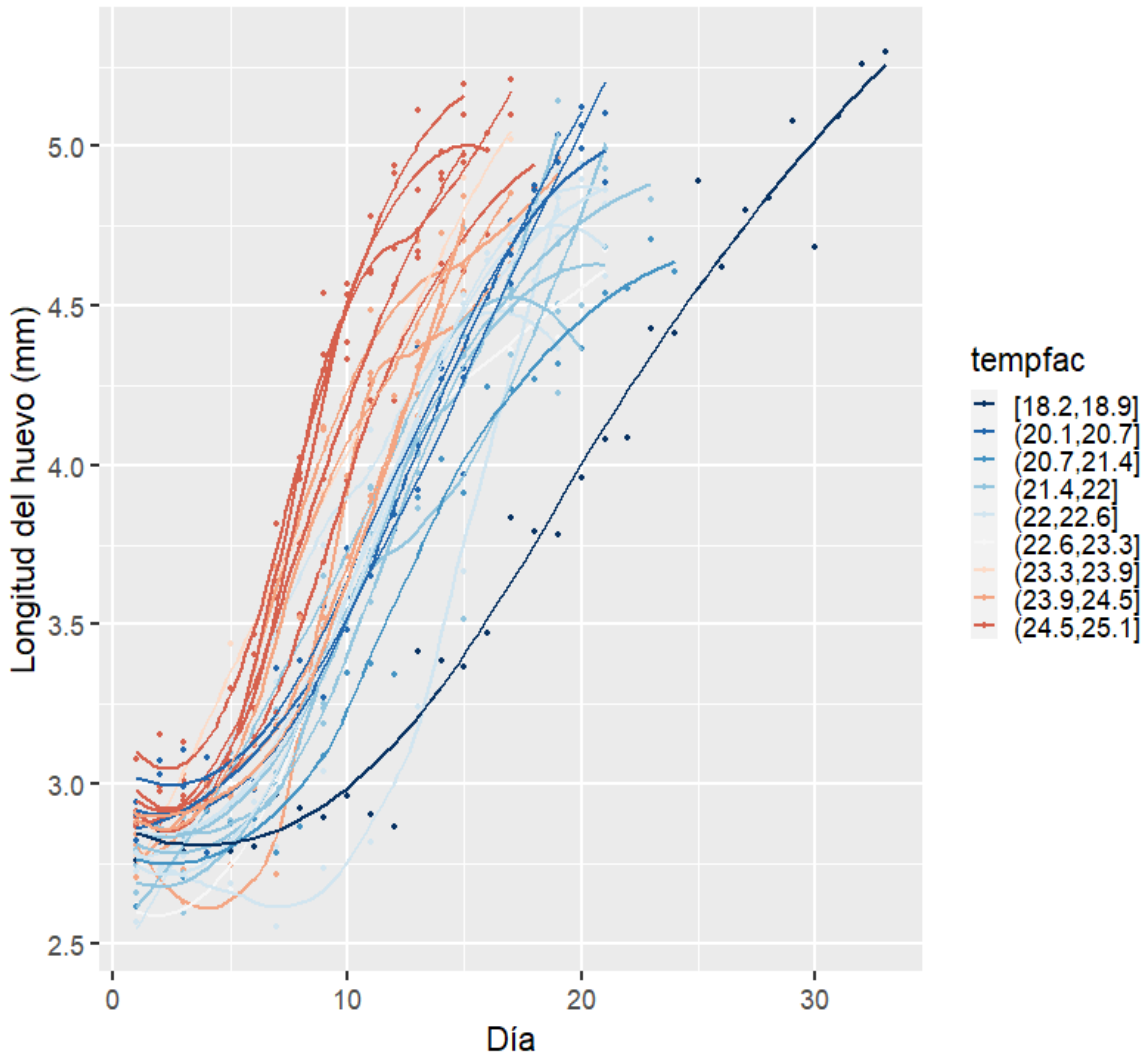


Figura 9. Gráfico de cajas en el que se muestra la diferencia en el área final e inicial de los huevos entre *A. dilatatus* y *A. ovatus*.

En las figuras 10 y 11 observamos que las pendientes de las curvas sigmoides son más elevadas a mayor temperatura y el tiempo de cuidado parental se reduce. De la misma manera se representa en la gráfica con color rojo las temperaturas más altas y de color azul las temperaturas más bajas.

### Curvas de desarrollo de *A. ovatus* y *A. dilatatus* El color delimita las curvas de desarrollo de cada temperatura



Tesis de licenciatura: Dayana Pérez

Figura 10. Curvas de desarrollo de los huevos de *A. dilatatus* y *A. ovatus*. Se muestra la longitud de los huevos de cada individuo y las diferencias entre los gradientes de temperatura en los que podemos observar de tonalidades azules las temperaturas más bajas y de tonalidades rojizas las temperaturas más altas.

## Curvas de desarrollo de *A. ovatus* y *A. dilatatus* El color delimita las curvas de desarrollo de cada temperatura

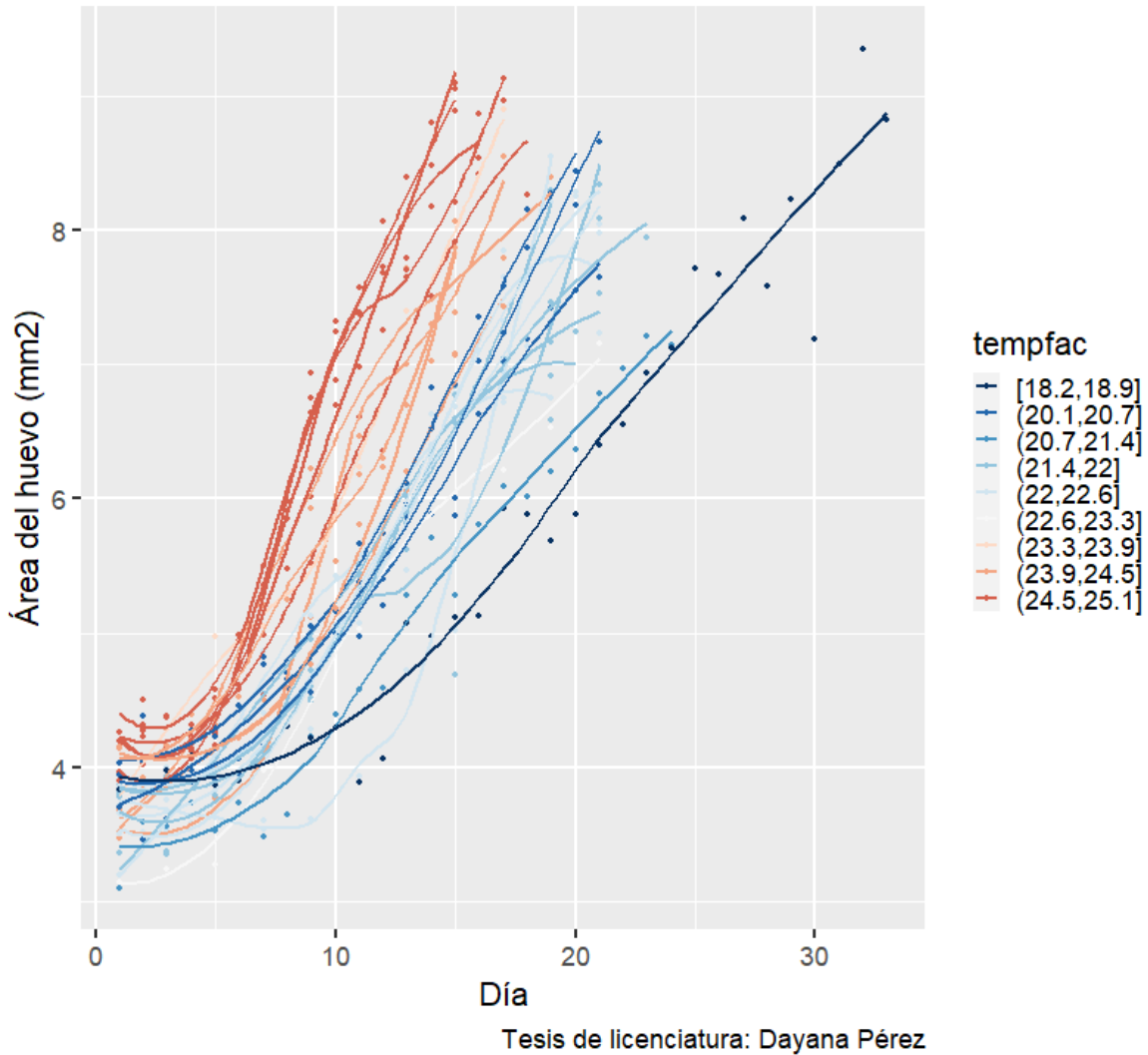
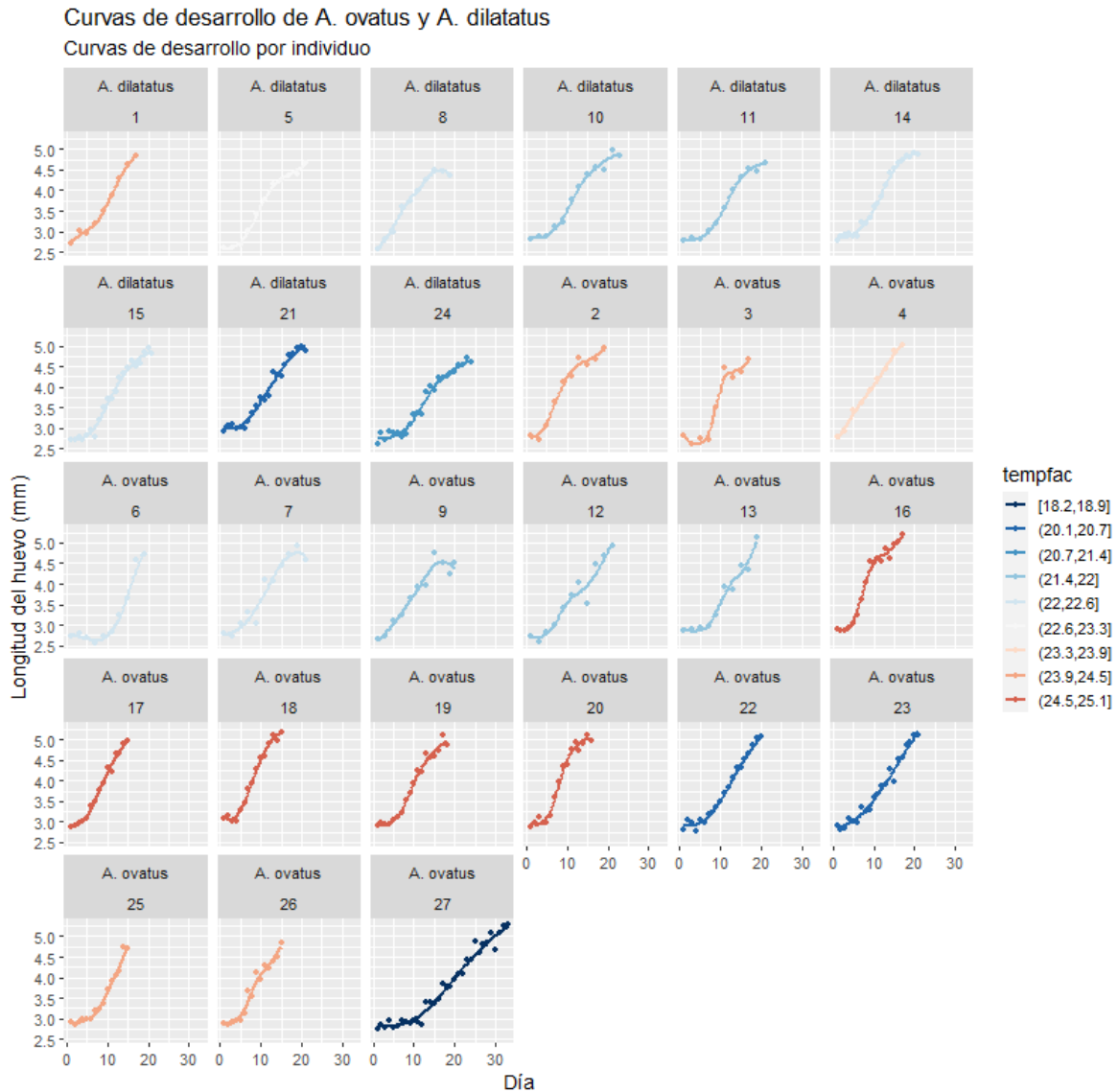


Figura 11. Curvas de desarrollo de los huevos de *A. dilatatus* y *A. ovatus*, se muestra el área de los huevos de cada individuo y las diferencias entre los gradientes de temperatura en los que podemos observar de tonalidades azules las temperaturas más bajas y de tonalidades rojizas las temperaturas más altas.

La curva de crecimiento de los huevos de 27 individuos se graficó con una curva sigmoide, lo que es más evidente en individuos que estuvieron sometidos a rangos de temperaturas más altas y más bajas (Figuras 10 y 11), se puede observar que el tiempo de crecimiento de los huevos disminuye a temperaturas más altas y aumenta a temperaturas más bajas.

En las figuras 12 y 13 observamos las curvas de desarrollo de los huevos que resultaron de cada individuo según su especie y rango de temperatura al que estuvo expuesto el macho parental, así mismo podemos notar que las curvas sigmoides son más evidentes a temperaturas más bajas.



Tesis de licenciatura: Dayana Pérez

Figura 12. Curvas de desarrollo de los huevos de *A. dilatatus* y *A. ovatus* separadas por individuo y por especie, se muestra la longitud de los huevos y las diferencias entre los gradientes de temperatura en los que podemos observar de tonalidades azules las temperaturas más bajas y de tonalidades rojizas las temperaturas más altas.

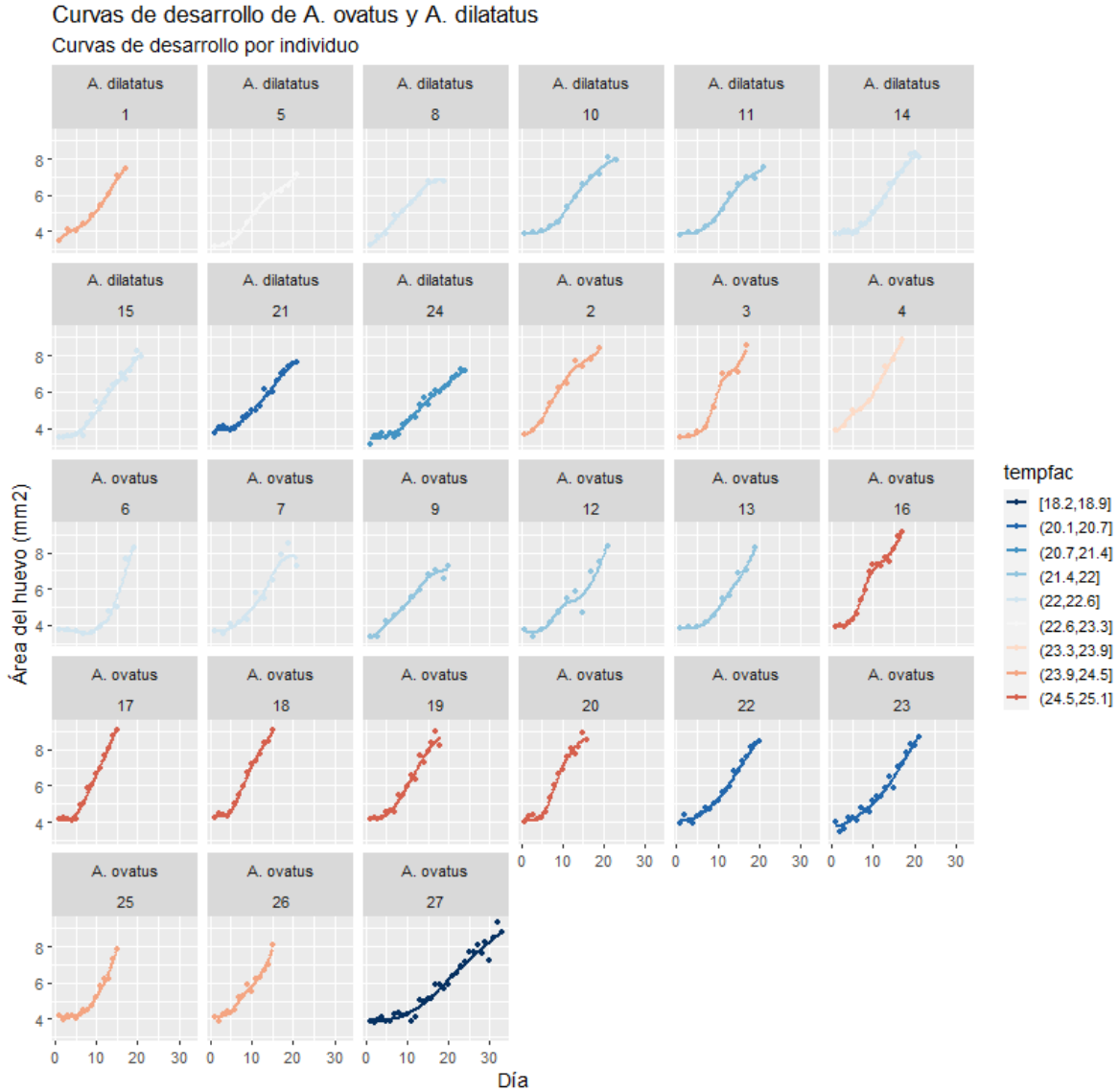


Figura 13. Curvas de desarrollo de los huevos de *A. dilatatus* y *A. ovatus* separadas por individuo y por especie, se muestra el área de los huevos y las diferencias entre los gradientes de temperatura en los que podemos observar de tonalidades azules las temperaturas más bajas y de tonalidades rojizas las temperaturas más altas.

**Análisis estadístico**

Las dimensiones de las curvas de crecimiento de la longitud de los huevos de cada individuo se muestran en la tabla 1 y son representadas gráficamente en la figura

12. Lo que nos demuestra que los huevos de *A. ovatus* alcanzan una mayor longitud en menor cantidad de tiempo ( $a=2.75$ ;  $b=5.05$ ;  $x_{mid}= 11.08$ ;  $scal=2.75$ ) a diferencia de lo que se muestra en *A. dilatatus* en la que los huevos alcanzan una menor longitud en una mayor cantidad de tiempo ( $a=2.69$ ;  $b=4.85$ ;  $x_{mid}= 11.21$ ;  $scal= 2.96$ ) (Tabla 2).

Tabla 1. Modelo no lineal que presenta una curva logística de cuatro parámetros para estimar los valores promedio de las curvas y su variación intraespecífica de la longitud de los huevos de cada individuo de *A. ovatus* y *A. dilatatus*.

<b>Especie</b>	<b>Individuo</b>	<b>Temperatura</b>	<b>a</b>	<b>b</b>	<b>xmid</b>	<b>scal</b>
<i>A. dilatatus</i>	21	20.67	2.91	5.10	12.32	3.04
<i>A. dilatatus</i>	24	21.00	2.70	4.61	12.71	2.84
<i>A. dilatatus</i>	10	21.86	2.76	4.87	11.68	2.80
<i>A. dilatatus</i>	11	21.91	2.78	4.63	11.55	2.10
<i>A. dilatatus</i>	15	22.06	2.62	4.87	10.85	2.67
<i>A. dilatatus</i>	8	22.19	2.26	4.50	6.59	3.03
<i>A. dilatatus</i>	14	22.40	2.82	4.94	11.69	2.37
<i>A. dilatatus</i>	5	22.77	2.49	4.52	9.62	2.44
<i>A. dilatatus</i>	1	23.96	2.73	5.20	11.37	3.07
<i>A. ovatus</i>	27	18.24	2.71	5.42	20.62	5.18
<i>A. ovatus</i>	22	20.44	2.80	5.39	13.35	3.41
<i>A. ovatus</i>	23	20.62	2.68	5.91	15.07	4.80
<i>A. ovatus</i>	12	21.58	1.66	9.07	23.67	11.70
<i>A. ovatus</i>	13	21.82	2.64	6.05	15.21	4.68

<i>A. ovatus</i>	9	21.94	2.55	4.52	8.48	2.73
<i>A. ovatus</i>	6	22.39	2.70	4.90	15.02	1.45
<i>A. ovatus</i>	7	22.39	2.76	4.80	10.87	2.46
<i>A. ovatus</i>	4	23.58	-0.03	7.51	7.79	12.59
<i>A. ovatus</i>	2	23.91	2.62	4.78	7.58	2.17
<i>A. ovatus</i>	25	24.21	2.86	5.29	11.96	2.46
<i>A. ovatus</i>	26	24.21	2.70	4.78	8.46	2.49
<i>A. ovatus</i>	18	25.06	2.97	5.19	8.34	1.91
<i>A. ovatus</i>	17	25.09	2.73	5.19	9.00	2.63
<i>A. ovatus</i>	19	25.10	2.84	4.95	9.91	2.28
<i>A. ovatus</i>	16	25.11	2.81	4.91	7.63	1.42
<i>A. ovatus</i>	20	25.14	2.93	4.96	8.13	1.31

Tabla 2. Coeficientes del modelo no lineal mixto de cuatro parámetros para las curvas de crecimiento de la longitud de los huevos de cada individuo de *A. ovatus* y *A. dilatatus*.

Especie	<i>A. ovatus</i>	<i>A. dilatatus</i>
Parámetros		
Variables fijas		
a	2.75	2.69
b	5.05	4.85
xmid	11.08	11.21



scal	2.75	2.96
Variables aleatorias		
Desv. Est. xmid	2.82	1.10
Desv. Est. scal	0.61	0.30

Las dimensiones de las curvas de crecimiento de las áreas de los huevos de cada individuo se muestran en la tabla 3 son representadas gráficamente en la figura 13. Lo que nos demuestra que los huevos de *A. ovatus* alcanzan una mayor área en menor cantidad de tiempo ( $a=3.70$ ;  $b=9.06$ ;  $xmid= 12.68$ ;  $scal=3.23$ ) a diferencia de lo que se muestra en *A. dilatatus* en la que los huevos alcanzan una menor área en una mayor cantidad de tiempo ( $a=3.19$ ;  $b=8.57$ ;  $xmid= 13.52$ ;  $scal= 4.57$ ) (Tabla 4).

Tabla 3. Modelo no lineal que presenta una curva logística de cuatro parámetros para estimar los valores promedio de las curvas y su variación intraespecífica del área de los huevos de cada individuo de *A. ovatus* y *A. dilatatus*.

Espece	Individuo	Temperatura	a	b	xmid	scal
<i>A. dilatatus</i>	21	20.67	3.70	8.29	13.98	3.63
<i>A. dilatatus</i>	24	21.00	3.07	7.67	14.46	4.66
<i>A. dilatatus</i>	10	21.86	3.68	8.22	13.31	3.39
<i>A. dilatatus</i>	11	21.91	3.77	7.43	12.08	2.57
<i>A. dilatatus</i>	15	22.06	3.04	8.76	13.01	4.13
<i>A. dilatatus</i>	8	22.19	2.60	7.10	7.85	3.79
<i>A. dilatatus</i>	14	22.40	3.74	8.65	13.48	3.08
<i>A. dilatatus</i>	5	22.77	2.73	7.09	10.47	3.62
<i>A. dilatatus</i>	1	23.96	3.44	9.10	13.28	3.94

<i>A. ovatus</i>	27	18.24	3.63	9.50	21.74	5.92
<i>A. ovatus</i>	22	20.44	3.87	9.56	14.37	3.77
<i>A. ovatus</i>	23	20.62	3.35	11.74	17.75	5.63
<i>A. ovatus</i>	13	21.82	3.52	10.62	16.26	4.31
<i>A. ovatus</i>	9	21.94	2.77	7.38	9.12	4.00
<i>A. ovatus</i>	6	22.39	3.72	8.85	15.86	1.32
<i>A. ovatus</i>	7	22.39	3.65	8.15	12.73	2.57
<i>A. ovatus</i>	4	23.58	2.33	22.87	23.93	9.14
<i>A. ovatus</i>	2	23.91	3.00	8.32	8.08	3.34
<i>A. ovatus</i>	3	23.97	3.45	7.92	9.70	1.71
<i>A. ovatus</i>	25	24.21	3.95	11.00	14.43	2.83
<i>A. ovatus</i>	18	25.06	4.05	9.21	9.25	2.32
<i>A. ovatus</i>	17	25.09	3.81	10.18	10.74	2.74
<i>A. ovatus</i>	19	25.10	4.01	9.06	11.36	2.75
<i>A. ovatus</i>	16	25.11	3.33	8.86	8.46	2.76
<i>A. ovatus</i>	20	25.14	3.98	8.59	8.74	1.78

Tabla 4. Coeficientes del modelo no lineal mixto de cuatro parámetros para las curvas de crecimiento de las áreas de los huevos de cada individuo de *A. ovatus* y *A. dilatatus*.

Especie	<i>B. ovatus</i>	<i>B. dilatatus</i>
Parámetros		

Variables fijas		
a	3.70	3.19
b	9.06	8.57
xmid	12.68	13.52
scal	3.23	4.57
Variables aleatorias		
Desv. Est. xmid	3.05	1.48
Desv. Est. scal	0.82	0.52

En el caso de los parámetros a, b y scal no hay diferencias con relación a la temperatura, caso contrario al parámetro xmid en la que los valores más altos se relacionan con los rangos de temperaturas más bajos (Tabla 1 y Tabla 3). Recordemos que este parámetro nos indica el punto de inflexión de la curva logística y podemos observar que a mayores temperaturas el punto de inflexión ocurre en etapas más tempranas. Por otro lado, cuando los parámetros son comparados entre *A. ovatus* y *A. dilatatus*, las asíntotas a y b, donde se muestra el tamaño inicial y final de los huevos respectivamente, fue más alto para *A. ovatus* que para *A. dilatatus*. Con relación a los parámetros xmid y scal los huevos de *A. dilatatus* obtuvieron los valores más altos, por lo que podemos observar que las curvas de crecimiento de los huevos de *A. dilatatus* tienen una mayor pendiente. Por su parte, los huevos de *A. ovatus* alcanzan un mayor tamaño desde que son colocados hasta el momento de la eclosión, por lo que encontramos que hay una diferencia intrínseca tanto en el tamaño de los huevos como en el tiempo de desarrollo (Tabla 2 y Tabla 4).

## Coeficiente de correlación de Pearson

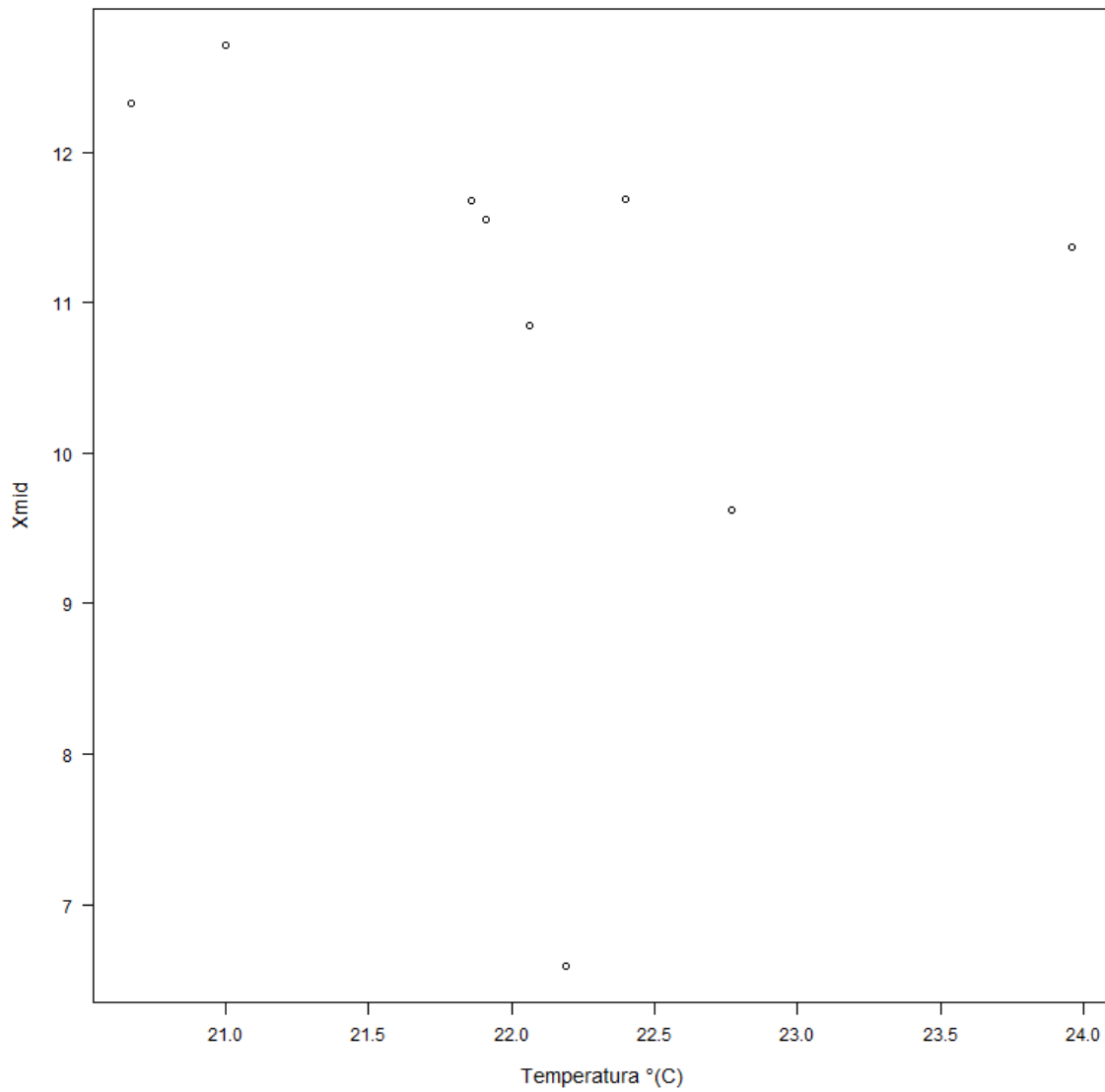


Figura 15. Análisis de correlación entre el parámetro de xmid para la longitud de los huevos de *A. dilatatus* y la temperatura.

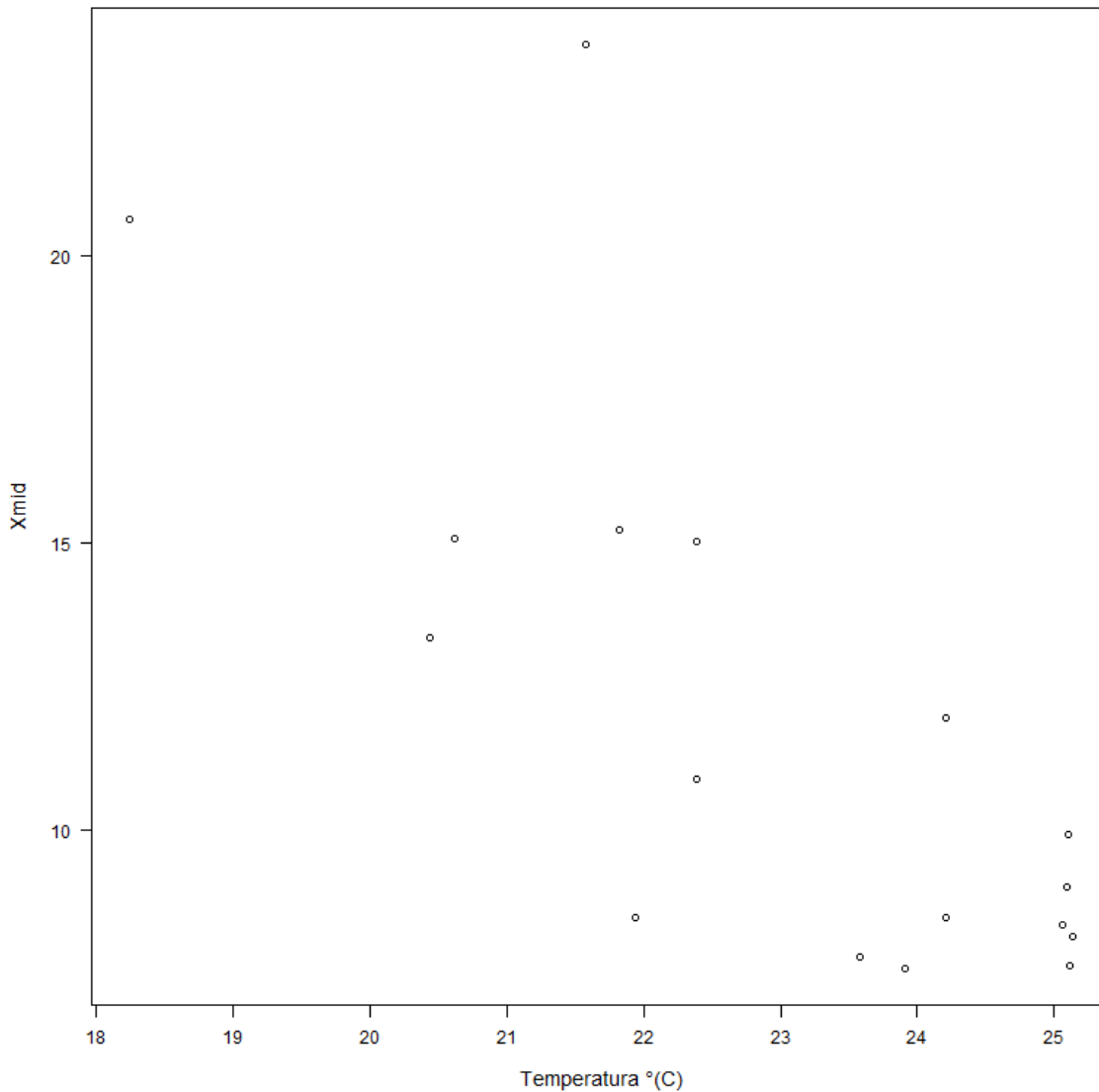


Figura 16. Análisis de correlación de Pearson entre el parámetro de xmid para la longitud de los huevos de *A. ovatus* y la temperatura.

Los análisis de correlación de Pearson entre el parámetro de xmid para la longitud de los huevos y la temperatura se muestran en la figura 15 para *A. dilatatus* y en la figura 16 para *A. ovatus*. En el caso de *A. dilatatus* la correlación no fue significativa, ya que la correlación es de  $r = -0.31$  (IC 95%:  $-0.81$  a  $-0.44$ ),  $t = -0.88$ , g.l. = 7,  $p = 0.410$ . Contrario a lo que se encontró en la correlación entre xmid y la temperatura en *A. ovatus*, ya que la correlación es de  $r = -0.75$  (IC 95%:  $-0.90$  a  $-0.41$ ),  $t = -4.34$ , g.l. = 15,  $p < 0.001$ . Esta correlación es negativa, lo que indica que a medida que la

temperatura se incrementa la tasa de cambio máxima representada por el parámetro  $x_{mid}$  ocurre más prontamente.

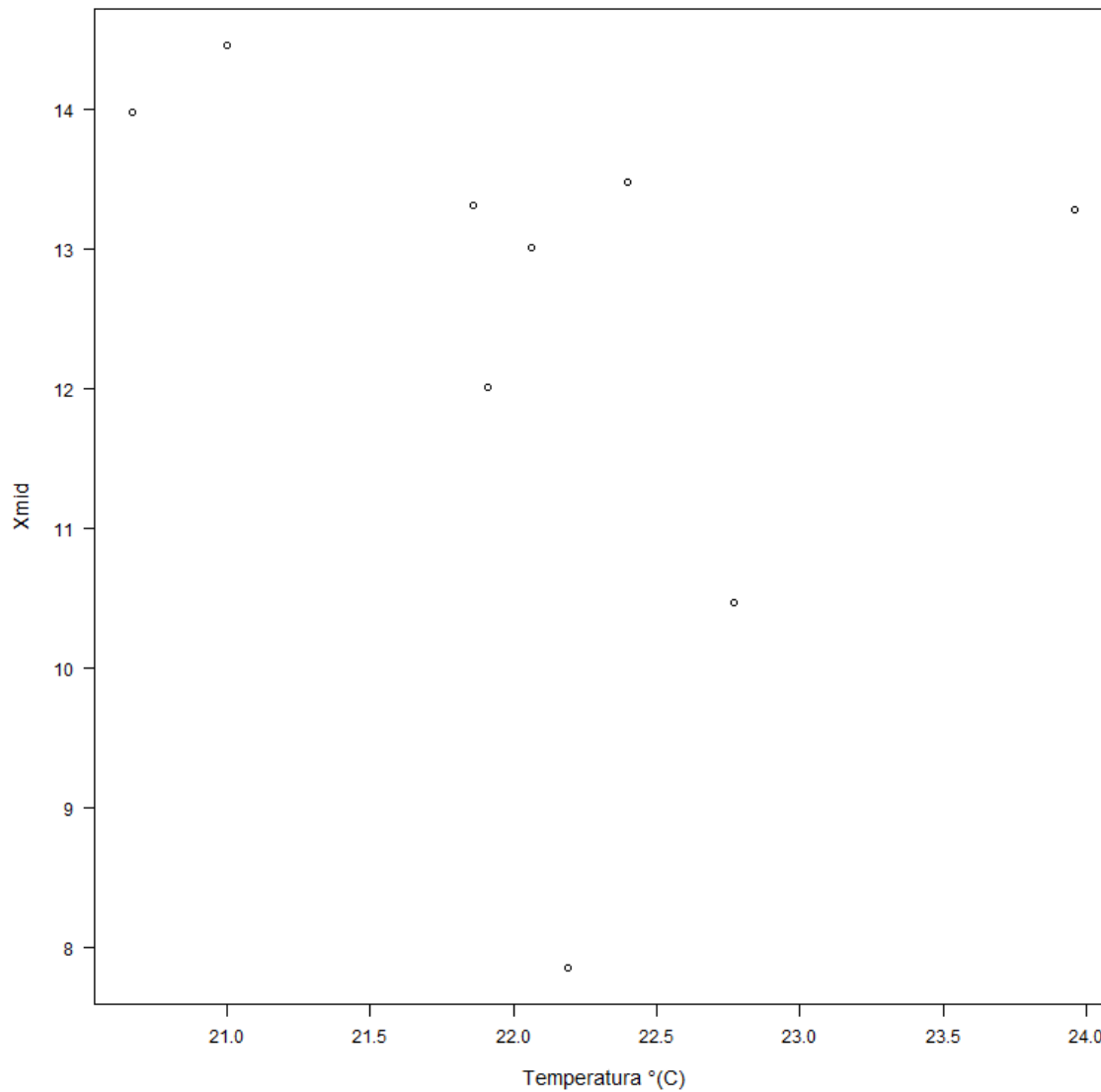


Figura 17. Análisis de correlación entre el parámetro de  $x_{mid}$  para el área de los huevos de *A. dilatatus* y la temperatura.

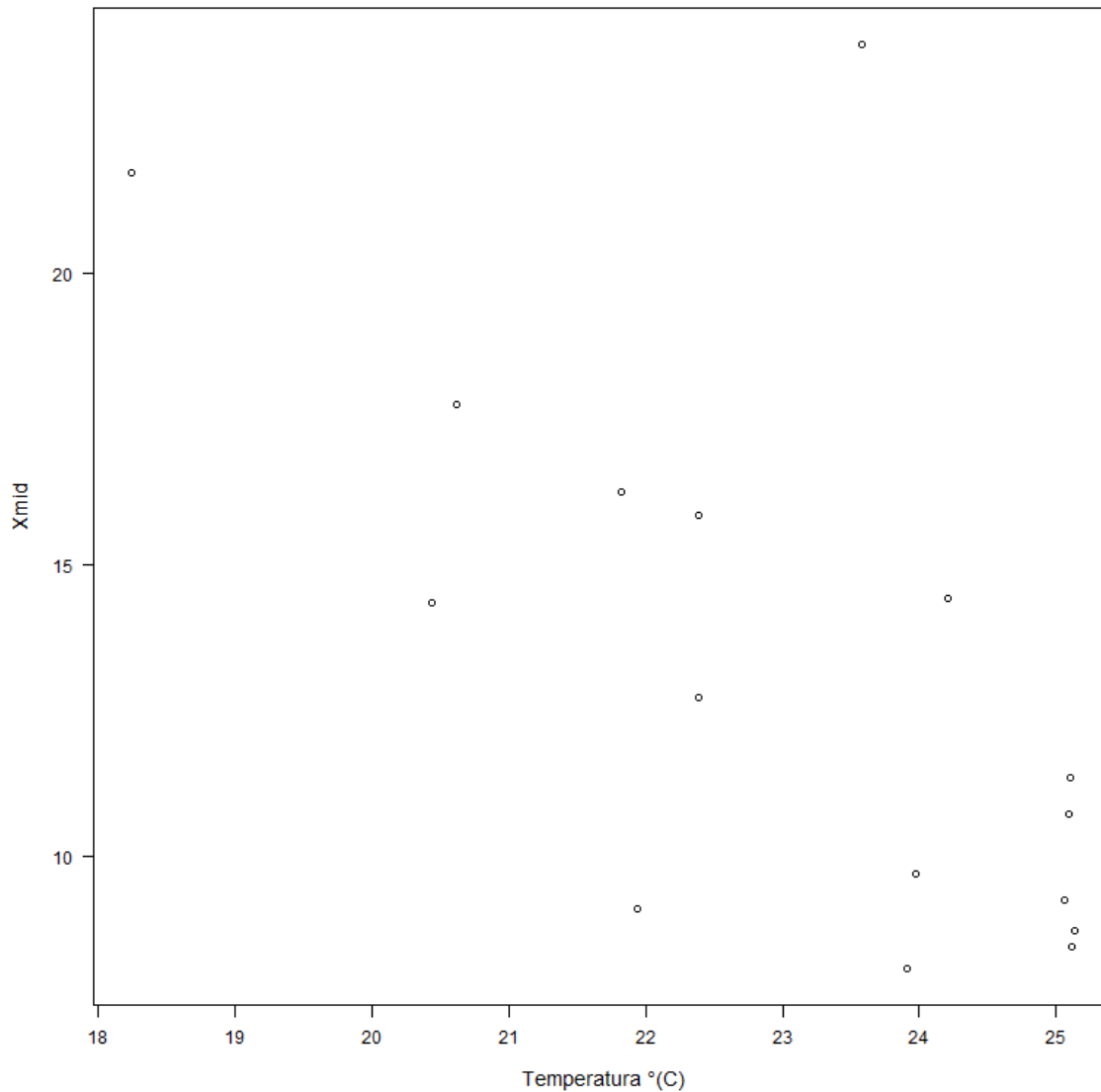


Figura 18. Análisis de correlación de Pearson entre el parámetro de xmid para el área de los huevos de *A. ovatus* y la temperatura.

Los análisis de correlación de Pearson entre el parámetro de xmid para el área de los huevos y la temperatura se muestran en la figura 17 para *A. dilatatus* y en la figura 18 para *A. ovatus*. En el caso de *A. dilatatus* la correlación no fue significativa, ya que la correlación es de  $r = -0.28$  (IC 95%: -0.80 a 0.47),  $t = -0.77$ , g.l.= 7,  $p = 0.468$ . Contrario a lo que se encontró en la correlación entre xmid y la temperatura en *A. ovatus*, ya que la correlación es de  $r = -0.62$  (IC 95%: -0.85 a -0.17)  $t = -2.93$ , g.l. = 14,  $p = 0.011$ , por lo que la correlación es negativa, lo que indica que a la

medida que la temperatura se incrementa la tasa de cambio máxima representada por el parámetro  $x_{mid}$  ocurre más prontamente.

### Tiempos de eclosión de los huevos por especie

En el modelo con mayor soporte solo se incluyó la temperatura como variable predictora (Tabla 5). En la figura 19 se muestra que la temperatura promedio a la que estuvieron sometidos los individuos de *A. ovatus* fue de 23.04 °C, con una temperatura mínima de 18.24 °C en la que los huevos tardaron 33 días en eclosionar y una temperatura máxima de 25.14 °C, en la que los huevos tardaron 15 días en eclosionar. Mientras que, La temperatura promedio a la que estuvieron sometidos los individuos de *A. dilatatus* fue de 22.09 °C, con una temperatura mínima de 20.67 °C en la que los huevos tardaron 24 días en eclosionar y una temperatura máxima de 23.96 °C, en la que los huevos tardaron 17 días en eclosionar. Así, la relación entre el tiempo a la eclosión y la temperatura es negativa  $y = 60.52 - 1.806x$ .

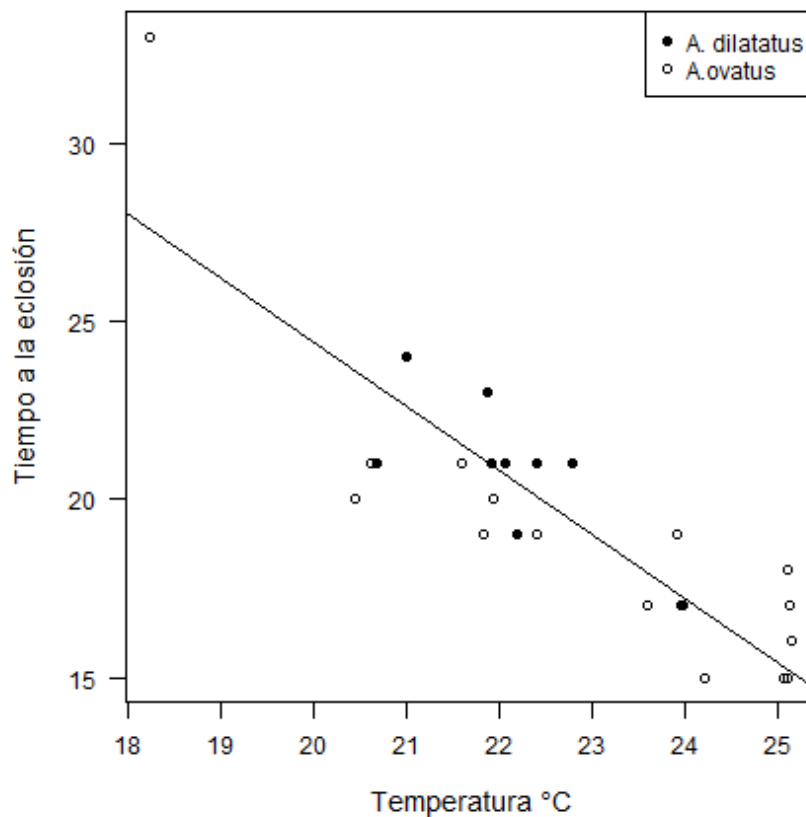




Figura 19. Días en llegar a la eclosión en función de la temperatura para *Abedus ovatus* (Círculos claros) y *Abedus dilatatus* (Círculos oscuros).

Tabla 5. Selección de modelo, modelo global AICc de 122.7, modelo con mayor soporte 117.3.

Modelo			g.l.	AICc	$\Delta$	Peso
Especie	Temperatura	Esp:Temp				
	-1.81		3	117.3	0.00	0.74
+	-1.78		4	119.8	2.49	0.21
+	-1.55	+	5	122.7	5.41	0.05
			2	150.7	33.40	0.00
+			3	151.1	33.83	0.00

## Discusión

El tamaño de la puesta de huevos en los insectos depende de la fecundidad de las hembras y está fuertemente vinculada a la cantidad de recursos disponibles (Wolda, 1988). En las hembras de los belostomátidos de la especie *Abedus ovatus* se producen cerca de 21 huevos (Media=21.58; Desviación estándar= 7.69; n=67 individuos) en sus ovariolas (César Aparicio, datos sin publicar), por lo que se ha sugerido que la inversión parental de la hembra es muy costosa. De este modo, se ha observado que, en las especies de artrópodos con cuidado paterno, el tamaño de la puesta podría proporcionar una señal honesta de la calidad del macho. Por ejemplo, en los opiliones, las hembras deben seleccionar a los machos que cuidan puestas de huevos, los cuales no solo deben aceptar huevos no relacionados en su cría, sino que también deben competir con otros machos por la propiedad de los huevos (Tallamy 2000, 2001). Tal es el caso de lo estudiado por Mora (1990) en opiliones de la especie *Zygopachylus albomarginis*, en la cual el éxito reproductivo de los machos se basa en su posesión y mantenimiento de nidos, además de su capacidad para adquirir y cuidar huevos, comprobando que la aptitud física tiende a ser baja en los machos que no cuidan, ya que las hembras tienen preferencia por los machos cuidadores.

El cuidado paternal puede beneficiar a la descendencia, al proteger los huevos de enemigos naturales y/o condiciones abióticas estresantes y los costos de la protección de los huevos difieren notablemente entre especies. Esto nos lleva a la hipótesis planteada por Klug y Bonsall (2014) en la que los padres ajustan la cantidad de tiempo que la descendencia pasa en las etapas del ciclo de vida en respuesta a la mortalidad esperada de los hijos, lo que a su vez podría aumentar la supervivencia general de la descendencia y, en última instancia, la aptitud de los padres y los hijos. En machos parentales de la familia Belostomatidae aumentan los costos fisiológicos y energéticos conforme se prolongan los periodos de cuidado paternal, ya sea por factores como la reducción de la ingesta de alimentos o por el aumento de la frecuencia de los movimientos de ventilación y cepillado de huevos que aumentan a medida que se desarrolla el embrión, sin embargo, los machos

pueden cuidar muchos huevos y simultáneamente tener acceso a varias parejas (Munguía-Steyer y col., 2008; Requena y col., 2014).

En belostomátidos de las especies *Abedus ovatus* y *Abedus dilatatus* el esfuerzo parental fue afectado por la temperatura, ya que a temperaturas más altas la tasa de movimientos de ventilación inicia en etapas previas al cuidado parental y disminuye conforme se acerca el día de la eclosión, caso contrario, a temperaturas más bajas la tasa de movimientos de ventilación incrementa conforme se acerca el día de la eclosión (Bucio, en proceso de publicación). Por el contrario a lo estudiado por Burris (2011), que trabajó con picnogónidos de la especie *Achelia simplissima* en los cuales los machos que cuidan las puestas de huevos tuvieron menores tasas de movimiento que, aunque no afectan la frecuencia de alimentación, pueden disminuir sus posibilidades de apareamientos posteriores, además, al disminuir su movimiento también son más propensos a parasitarse de epibiontes al no poder limpiarse con los ovígeros ya que estos están cubiertos con las masas de huevos.

La selección de ambientes acuáticos depende de diversos factores como el riesgo de depredación, el hidroperiodo, la temperatura del agua y la cobertura del dosel (Buxton y Sperry 2017). Jara (2020) estudió si la temperatura del humedal influye en la selección del hábitat y el éxito de la descendencia en la chinche de agua gigante *Belostoma bifoveolatum*, que tienen preferencia por sitios totalmente iluminados ya que se exponen al sol desde tempranas horas, por lo que encontró que la cobertura forestal influye en la temperatura del agua y por lo tanto en la congregación de los machos parentales, ya que los humedales con mayor porcentaje de cobertura forestal registran temperaturas más bajas. Esto podría estar relacionado a la plasticidad fenotípica ya que los huevos están respondiendo a señales ambientales, en este caso a temperaturas más bajas o altas y por esto se puede observar que el tiempo de crecimiento de los huevos de *A. ovatus* y *A. dilatatus* disminuye a temperaturas más altas y aumenta a temperaturas más bajas.

Observamos que la temperatura modifica el tiempo de desarrollo en las dos especies estudiadas, lo cual es consistente con el hecho de que en la mayoría de los ectotermos las tasas de desarrollo se incrementan conforme aumenta la

temperatura (Gillooly y col., 2002) por lo tanto el tiempo de cuidado parental disminuye (Kight y col., 2000). Aunque la ubicación geográfica y la temperatura de incubación influyen en el tiempo de desarrollo embrionario en insectos acuáticos, las diferencias en el tiempo de desarrollo embrionario entre especies en el mismo ambiente pueden afectar el grado en que cada especie puede explotar ese ambiente (Sweeney, 1984; Gillooly y Dodson, 2000). En el caso de *A. dilatatus*, su distribución se extiende desde las regiones del norte de México como los estados de Chihuahua y Sonora hasta el altiplano central y el estado de Puebla (Bogan et al., 2013).

Los machos con cuidado parental durante la temporada de verano presentan mejor condición fisiológica (contenido de lípidos y carbohidratos) comparado con machos en invierno, lo cual indica que en esta temporada los machos pueden estar invirtiendo más recursos en su crecimiento (tamaño y peso) y en el cuidado parental (González, 2019). Lo que es importante ya que los machos parentales probablemente experimenten mayores probabilidades de mortalidad y menor ingesta de alimentos, además de la reducción de las oportunidades de apareamiento en comparación con los individuos que no cuidan (Requena y col., 2012).

En machos parentales de ambientes acuáticos, a mayor temperatura, la proporción relativa de oxígeno disuelto disminuye y la tendencia de cuidado paternal aumenta con la disminución de los niveles ambientales de oxígeno disuelto (Green y McCormick, 2004). Tal como lo muestran Torricelli y colaboradores (1985) en peces de la familia Gobiidae, las diferentes temperaturas y la concentración de oxígeno disuelto afectan la duración del cuidado parental en sí y el aumento diario promedio tanto la frecuencia de la duración de los eventos de ventilación. Lo mismo ocurre con *A. ovatus* y *A. dilatatus* en otros trabajos realizados en el laboratorio, en los cuales a mayor temperatura los machos que están llevando a cabo cuidado parental aumentan la frecuencia de los movimientos de ventilación y cepillado de huevos. Esta serie de movimientos aumentan la difusión de oxígeno y humedad requeridos para la viabilidad de los huevos (Smith, 1976, 1997).

En Belostomátidos se muestra una notable disminución en la diversidad de especies afectada por la latitud, habiendo un mayor número de especies en los trópicos, por lo que la distribución de la familia está relacionada con la temperatura, que determina su fisiología y ecología (Mazzuconi y col., 2009; Heckman, 2011). Al incrementar el periodo de incubación, el porcentaje de eclosión de los huevos disminuye y esto puede ocurrir porque aumentan directamente los costos fisiológicos y el riesgo de mortalidad por depredadores (Jara, 2020).

Los huevos de *A. ovatus* y *A. dilatatus* comenzaron a incrementar su longitud desde el segundo día de puesta, lo que coincide con lo expuesto por Madhavan (1974) que estudió la estructura y función del hidrópilo del huevo del belostomátido *Sphaerodema molestum*, En el cual, el inicio de la absorción significativa de agua por los huevos concuerda con la hidrólisis de la proteína de la yema, cuyos productos se utilizan en las necesidades de energía y la acumulación de tejidos del embrión.

La tasa metabólica de los embriones de *A. ovatus* y *A. dilatatus* también depende de la temperatura, como lo muestran Hamor y Garside (1976) que encontraron que el aumento de la temperatura produce un tiempo de desarrollo acortado en embriones de salmón, debido que, a temperaturas más bajas, como consecuencia de la reducción de la tasa metabólica, el embrión se desarrolla más lentamente.

Nuestros resultados muestran que las curvas de crecimiento cambian conforme a la temperatura, denotando que *A. ovatus* alcanzó una mayor temperatura, alcanzando una mayor longitud de los huevos en menor cantidad de días. C. Kraus y colaboradores (1989) encontraron que la duración del período de crianza en los belostomátidos en *Abedus indentatus* depende de la temperatura, con un rango de 13 días a 30 ° C y 54 días a 15 ° C. Este resultado es similar a lo estudiado por Avelar (1993) en la mosca *Drosophila melanogaster* en las cuales a temperaturas más bajas también existe una ralentización de la ovogénesis y una retención más prolongada de los huevos, aun así, en este caso hay un aumento en el tamaño del huevo, es decir que a temperaturas más bajas los huevos tienden a ser más grandes. Lo que coincide con lo encontrado por Liefiting y Ellers (2008) en

Colémbolos de la especie *Orchesella cincta* en los cuales el peso de los huevos fue mayor a temperaturas más bajas.

Los padres con cuidado parental pueden manipular la tasa de desarrollo de la descendencia, lo que aumenta la supervivencia general de la descendencia o el éxito reproductivo en múltiples etapas de la historia de vida. Tal es el caso de la araña escupidora *Scytodes pallida*, ya que las hembras como sus huevos pueden reducir el riesgo de depredación al eclosionar temprano, por lo que, al encontrarse en presencia de su depredador, la araña saltarina *Portia labiata*, los huevos que llevan las hembras eclosionan antes. Pese a, las crías de estos huevos son más pequeñas que las crías nacidas en ausencia de *P. labiata* (Li, 2002). Por otro lado, los padres también pueden aumentar la tasa de maduración de la descendencia, como en los escarabajos enterradores, *Nicrophorus vespilloides*, en el que el cuidado parental disminuye la duración de la etapa larvaria (Smiseth y col., 2003). Por lo que en belostomátidos de las especies de *A. ovatus* y *A. dilatatus* se tendrían que realizar futuros análisis para determinar si el cuidado parental y más específicamente, los movimientos de ventilación pueden modificar el tiempo de desarrollo.

La hipótesis más popular sobre el cambio climático establece que la temperatura promedio aumentará como resultado de una mayor concentración de CO<sub>2</sub> en la atmósfera. Los cambios en los parámetros climáticos tendrán una influencia significativa en la temperatura y la humedad, lo que influye en los insectos tanto directa como indirectamente. En condiciones de temperatura más alta, el desarrollo de huevos, larvas y pupas se acorta lo que implica un menor tiempo de exposición a condiciones ambientales adversas como baja temperatura, humedad demasiado alta o insuficiente, ataques de depredadores y parasitoides y actividad de entomopatógenos (Jaworski y Hilszczański, 2013).

La forma en que un individuo responde a las influencias ambientales está sujeta a cambios evolutivos y la plasticidad fenotípica tiene diferentes efectos sobre la aptitud, por lo que "el desarrollo puede responder a una amplia diversidad de señales ambientales, sin necesidad de que los propios procesos de desarrollo sean

sensibles al ambiente” (Nijhout 2003; Fusco y Minelli, 2010). Tal es el caso de los insectos, en los cuales la diversidad de fenotipos alternativos está regulado por las hormonas del desarrollo y la asimilación de nutrientes, lo que resulta en una variación en la tasa de crecimiento y el tiempo de desarrollo (Nijhout y col., 2010). En cambio, no se sabe si la ganancia en acortar el cuidado parental y potencialmente tener más eventos reproductivos en el año sea compensado por un posible estrés térmico y una mayor producción de especies reactivas de oxígeno.

En conclusión, los resultados encontrados en este estudio son consistentes con las hipótesis planteadas, ya que encontramos que tanto los huevos recién colocados como los huevos próximos a eclosionar de *A. ovatus* presentan una mayor longitud y área en comparación con los huevos de *A. dilatatus*. En ambas especies, las curvas de crecimiento muestran una relación sigmoide, sin embargo, los huevos de *A. ovatus* alcanzan una mayor longitud y área en una menor cantidad de días. En contraste, la curva sigmoide de *A. dilatatus* muestra que los huevos presentan un menor tamaño en mayor cantidad de días. También encontramos que las curvas de desarrollo son plásticas, ya que tanto la longitud como el área varían en función de la temperatura de los huevos, tornándose más lineales y con mayores pendientes en la medida que la temperatura se incrementa. A partir de este trabajo, se propone realizar una evaluación sobre el efecto del esfuerzo parental en las tasas de desarrollo de ambas especies y cómo el cambio climático puede afectar su tasa reproductiva y viabilidad a largo plazo. Para determinar la adaptabilidad, es necesario saber si los beneficios son mayores que los costos, por lo que es necesario realizar un análisis de supervivencia mediante métodos de captura-recaptura para poder estimar la esperanza de vida de los machos parentales y así calcular su éxito reproductivo a lo largo de su vida.

## Referencias bibliográficas

- Alderdice, D. F., Wickett, W. P., & Brett, J. R. (1958). Some effects of temporary exposure to low dissolved oxygen levels on Pacific salmon eggs. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 15(2), 229-250.
- Avelar, T. (1993). Egg size in *Drosophila*: standard unit of investment of variable response to environment? The effect of temperature. *Journal of Insect Physiology*, 39(4), 283-289.
- Barlow, G. W. (1974). Contrasts in social behavior between Central American cichlid fishes and coral-reef surgeon fishes. *American Zoologist*, 14(1), 9-34.
- Bonsall, M.B. & Klug, H. (2011). The evolution of parental care in stochastic environments. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 645–655.
- Bogan, M.T., Gutiérrez-Ruacho, O.G., Alvarado-Castro, J.A. & Lytle, D.A. (2013). New records of *Martarega*, *Graptocorixa*, and *Abedus* (Heteroptera: Notonectidae, Corixidae, Belostomatidae) from northwestern Mexico and Arizona, including the first record of *Graptocorixa emburyi* in the United States. *The Southwestern Naturalist*, 58, 494–498.
- Briere, J. F., Pracros, P., Le Roux, A. Y., & Pierre, J. S. (1999). A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environmental Entomology*, 28(1), 22-29.
- Bucio, A. (En proceso de publicación). Esfuerzo y duración del cuidado parental en un gradiente térmico en dos especies del género *Abedus* (Hemiptera: Belostomatidae)[Tesis de licenciatura], Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.
- Burris, Z. P. (2011). Costs of exclusive male parental care in the sea spider *Achelia simplissima* (Arthropoda: Pycnogonida). *Marine biology*, 158(2), 381-390.
- Buxton, V.L., and Sperry, J.H. (2017). Reproductive decisions in anurans: A review of how predation and competition affects the deposition of eggs and tadpoles. *BioScience*, 67(1): 26-38.



- Cobben, R. H. (1968). Evolutionary trends in Heteroptera Part I: Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion (p. 459). *Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation.*
- Crowl, T.A. & Alexander, J.E. (1989) Parental care and foraging ability in male water bugs (*Belostoma flumineum*). *Canadian Journal of Zoology*, 67, 513–515.
- Clutton-Brock, T. H. (1991). The evolution of parental care (Vol. 64). *Princeton University Press.*
- Diesel, R. (1989). Parental care in an unusual environment: *Metopaulias depressus* (Decapoda: Grapsidae), a crab that lives in epiphytic bromeliads. *Animal Behaviour*, 38(4), 561-575.
- Diesel, R. (1992). Managing the offspring environment: brood care in the bromeliad crab, *Metopaulias depressus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30(2), 125-134.
- Diesel, R., & Schuh, M. (1993). Maternal care in the bromeliad crab *Metopaulias depressus* (Decapoda): maintaining oxygen, pH and calcium levels optimal for the larvae. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32(1), 11-15.
- Dittami, J. P. (1981). Seasonal changes in the behavior and plasma titers of various hormones in barheaded geese, *Anser indicus*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 55(4), 289-324.
- Fusco, G., & Minelli, A. (2010). Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts, 547-556.
- 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.
- Gittleman, J. L. (1981). The phylogeny of parental care in fishes. *Animal Behaviour*, 29(3), 936-941.
- Green, B.S. & McCormick, M.I. (2004) O<sub>2</sub> replenishment to fish nests: males adjust brood care to ambient conditions and brood development. *Behavioral Ecology*, 16, 389–397.

- Gross, M. R., & Sargent, R. C. (1985). The evolution of male and female parental care in fishes. *American Zoologist*, 25(3), 807-822.
- Goforth, C. L., & Smith, R. L. (2011). Respiratory morphology of the *Abedus herberti* Hidalgo egg chorion (Hemiptera: Belostomatidae). *Journal of morphology*, 272(7), 796-801.
- González, E. (2019). Condición fisiológica de machos de la especie *Abedus dilatatus* (Hemiptera:Belostomatidae) asociada a la temporada y tiempo de cuidado parental (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, 7(1), 17-52.
- Hamor, T., & Garside, E. T. (1976). Developmental rates of embryos of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in response to various levels of temperature, dissolved oxygen, and water exchange. *Canadian Journal of Zoology*, 54(11), 1912-1917.
- Heckman, C.W. (2011). Encyclopedia of South American aquatic insects: Hemiptera- Heteroptera. Springer, London, New York.
- Hinton, H. E. (1961). The structure and function of the egg-shell in the Nepidae (Hemiptera). *Journal of Insect Physiology*, 7(3-4), 224-257.
- Holliday, F. G. T. (1969). 4 The Effects of Salinity on the Eggs and Larvae of Teleosts. In *Fish physiology* (Vol. 1, pp. 293-311). Academic press.
- Indira, T., Govindan, P., & Sriramulu, V. (1965). Utilization of yolk proteins during embryogenesis in *Sphaerodema molestum* (Duf.). *Journal of Animal Morphology and Physiology*, 12, 69-75.
- Jara, F. G. (2020). The effect of habitat selection on offspring performance in the giant water bug *Belostoma bifoveolatum*. *Canadian Journal of Zoology*.
- Jaworski, T., & Hilszczański, J. (2013). The effect of temperature and humidity changes on insects development their impact on forest ecosystems in the context of expected climate change.
- Johnson, J. B., & Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 19(2), 101-108.

- 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*, 68,468–470.
- 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.
- Kinne, O., & Kinne, E. M. (1962). Effects of salinity and oxygen on developmental rates in a cyprinodont fish. *Nature*, 193(4820), 1097-1098.
- Klug, H. & Bonsall, M.B. (2010) Life history and the evolution of parental care. *Evolution*, 64, 823–835.
- 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.
- Kotlyarevskaya, N. N. 1967. Hatching rates of *Misgurnus fossilis* L. as affected by oxygen conditions. *Dokl. Acad. Sci. U.S.S.R. Biol. Sci. Sect.* 177: 746749.
- Kraus, W.F., González, M.J., and Vehrencamp S.L. (1989). Egg development and evaluation of some of the costs and benefits of paternal care in the belostomatid *Abedus indentatus* (Heteroptera:Belostomatidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 62: 548-562.
- Lactin, D. J., Holliday, N. J., Johnson, D. L., & Craigen, R. (1995). Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. *Environmental entomology*, 24(1), 68-75.
- Laessle AM (1961) Micro-limnological study of Jamaican bromeliads. *Ecology* 42: 499-517.
- 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.

- Laurence, G. C., & Rogers, C. A. (1976). Effects of temperature and salinity on comparative embryo development and mortality of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus* (L.)). *ICES Journal of Marine Science*, 36(3), 220-228.
- Li, D. (2002). Hatching responses of subsocial spitting spiders to predation risk. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1505), 2155-2161.
- Liefjing, M., & Ellers, J. (2008). Habitat-specific differences in thermal plasticity in natural populations of a soil arthropod. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94(2), 265-271.
- Lindström, K., Mary, C. M. S., & Pampoulie, C. (2006). Sexual selection for male parental care in the sand goby, *Pomatoschistus minutus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(1), 46-51.
- Mora, G. (1990). Paternal care in a neotropical harvestman, *Zygopachylus albomarginis* (Arachnida, Opiliones: Gonyleptidae). *Animal Behaviour*, 39(3), 582-593.
- 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.
- Nijhout, H. F. (2003). Development and evolution of adaptive polyphenisms. *Evolution & development*, 5(1), 9-18.

- Nijhout, H. F., Roff, D. A., & Davidowitz, G. (2010). Conflicting processes in the evolution of body size and development time. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1540), 567-575.
- Noakes, D. L. G., & Balon, E. K. (1982). Life histories of tilapias: an evolutionary perspective. *In International Conference on the Biology and Culture of Tilapias, Bellagio (Italy)*, 2-5 Sep 1980.
- Ohba S. 2002. [Synchronized mechanism and its meaning in the egg hatching of the giant water bug, *Lethocerus deyrolli* (Heteroptera: Belostomatidae)] // *Japanese Journal of Entomology* (N.S.) Vol.5. No.4. P.157–164
- Perez-Goodwyn, P. J., Ohba, S., Schnack, J. A., ĩăđâç-Ãóââèí, ĩ. Ä., & Øiàê, Ä. Ä. (2006). Chorion morphology of the eggs of *Lethocerus delpontei*, *Kirkaldyia deyrolli*, and *Horvathinia pelocoroides* (Heteroptera: Belostomatidae). *Russian Entomological Journal*, 15(2), 151-156.
- Pritchard G., Harder L.D. & Mutch R.A. (1996) Development of aquatic insect eggs in relation to temperature and strategies for dealing with different thermal environments. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 221–244.
- 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), 1-11 pp
- Requena, G. S., & Machado, G. (2014). Mating behavior of a Neotropical arachnid with exclusive paternal care. *acta ethologica*, 17(1), 23-30.
- Requena, G. S., Munguía-Steyer, R., & Machado, G. (2014). Paternal care and sexual selection in arthropods. *In Sexual selection* (pp. 201-233). Academic Press.
- Resh VH, Lamberti GA, Buchwalter DB, Eriksen CH. 2008. Aquatic insect respiration. In: Merritt RW, Cummins KW, Berg MB, editors. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, 4th ed. Dubuque, IA: Kendall/Hunt Publishing Company. pp 39–54.

- 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.
- Ribeiro, J. R. I., Ohba, S. Y., Pluot-Sigwalt, D., Stefanello, F., Bu, W., Meyin-A-Ebong, S. E., & Guilbert, E. (2018). Phylogenetic analysis and revision of subfamily classification of Belostomatidae genera (Insecta: Heteroptera: Nepomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 182(2), 319-359.
- Royle, N. J., Smiseth, P. T., & Kölliker, M. (Eds.). (2012). *The evolution of parental care*. Oxford University Press.
- Santos, E. M. D., & Amorim, F. O. D. (2006). Parental care behaviour in *Leptodactylus natalensis* (Amphibia, Anura, Leptodactylidae). *Iheringia. Série Zoologia*, 96(4), 491-494.
- Schnack, J. A., Domizi, E. A., & Estevez, A. L. (2017). Reproductive behaviour of *Belostoma oxyurum* (Hemiptera, Belostomatidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 48(1-4).
- Schneider, J., & Lamprecht, J. (1990). The importance of biparental care in a precocial, monogamous bird, the bar-headed goose (*Anser indicus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27(6), 415-419.
- Smith, R. L. (1976). Brooding behavior of a male water bug *Belostoma flumineum* (Hemiptera: Belostomatidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 333-343.
- Smith, R. L. (1997). Evolution of paternal care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). *The evolution of social behavior in insects and arachnids*, 116-149.
- Smiseth, P. T., Darwell, C. T., & Moore, A. J. (2003). Partial begging: an empirical model for the early evolution of offspring signalling. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1526), 1773-1777.

- Smiseth, P.T., K"olliker, M. & Royle, N.J. (2012) What is Parental care? The Evolution of Parental Care (ed. by N. J. Royle, P. T. Smiseth and M. K"olliker), pp. 1–17. *Oxford University Press, Oxford, U.K.*
- Steele, D. H. (1977). Correlation between egg size and developmental period. *The American Naturalist*, 111(978), 371-372.
- Sweeney, B. W. (1984). Factors influencing life-history patterns of aquatic insects. *The ecology of aquatic insects*.
- Tallamy, D. W., & Wood, T. K. (1986). Convergence patterns in subsocial insects. *Annual review of entomology*, 31(1), 369-390.
- Tallamy, D. W. (2000). Sexual selection and evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Animal Behaviour*, 60, 559–567.
- Tallamy, D. W. (2001). Evolution of exclusive paternal care in arthropods. *Annual review of entomology*, 46(1), 139-165.
- Thompson, S. C., & Raveling, D. G. (1987). Incubation behavior of emperor geese compared with other geese: interactions of predation, body size, and energetics. *The Auk*, 104(4), 707-716.
- Torricelli, P., Lugli, M., & Gandolfi, G. (1985). A quantitative analysis of the fanning activity in the male *Padogobius martensi* (Pisces: Gobiidae). *Behaviour*, 288-301.
- Wang, K., & Tsai, J. H. (1996). Temperature effect on development and reproduction of silverleaf whitefly (Homoptera: Aleyrodidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 89(3), 375-384.
- Wilson EO (1975) Sociobiology, the new synthesis. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Wolda, H. (1988). Insect seasonality: why?. *Annual review of ecology and systematics*, 19(1), 1-18.
- Zeh, D. W., & Smith, R. L. (1985). Paternal investment by terrestrial arthropods. *American Zoologist*, 25(3), 785-805.