

0037/24.³



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

HISTORIAS DE VIDA DEL PEZ AMARILLO
(Girardinichthys multiradiatus)

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(ECOLOGIA Y CIENCIAS AMBIENTALES)
P R E S E N T A :
YOLANDA FERIA CUEVAS

DIRECTOR DE TESIS:
Dr. CONSTANTINO DE JESUS
MACIAS GARCIA

MEXICO, D.F.

1998

203324

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



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.

Dejo atrás la estela del mar,
no termino de ambular.
me divierte andar, despistarme, jugar,
persiguiendo sombras...

Antonio Vega.

Indice

Resumen	1
1. Introducción	2
1.1 Qué son las historias de vida	2
1.1.1 Historias de vida en peces dulceacuícolas	4
1.2 Antecedentes de <i>Girardinichthys multiradiatus</i>	6
2 Hipótesis	8
3 Estudio en laboratorio de los ejemplares de campo	9
3.1 Métodos	9
3.2 Resultados	10
4 Estudio en pozas artificiales	14
4.1 Métodos	14
4.2 Resultados	14
5 Discusión	16
6 Conclusiones	20
Bibliografía	21
Apéndice	25
Agradecimientos	27

RESUMEN

El estudio de las historias de vida provee explicaciones adaptativas respecto al origen y diversidad de modos y ciclos de vida, y es una herramienta para entender los mecanismos y los efectos de la selección natural sobre la dinámica de las poblaciones. Los organismos están sujetos a las condiciones del medio que habitan, por lo que se ha propuesto que algunas características de su ciclo de vida deben haber evolucionado como respuestas adaptativas a su hábitat.

Diferentes poblaciones del pez amarillo *Girardinichthys multiradiatus* (Goodeidae), especie endémica de la vertiente del Río Lerma, enfrentan niveles distintos de depredación por la culebra de agua *Thamnophis melanogaster*. En este trabajo se colectaron hembras grávidas de dos poblaciones naturales, una con la presencia de *T. melanogaster* como depredador principal (Acambay) y la otra en la que este depredador está ausente (Zempoala). Dichas hembras se mantuvieron, por un promedio de diez días, en condiciones de laboratorio y se cuantificaron atributos tales como la longitud estándar de la madre, el tamaño de la camada, el peso de las crías y la asignación reproductiva. Asimismo, se determinó la influencia del depredador sobre la estructura de tamaños en peces provenientes de Acambay y Zempoala, mantenidos en cuatro pozas artificiales en las que se varió el nivel de depredación. Las pozas control consistieron en mantener a los peces de Acambay expuestos a *T. melanogaster* y a los peces de Zempoala libres de este depredador, mientras que en las pozas experimentales se invirtieron las condiciones naturales de depredación para ambas poblaciones.

Se encontró que, en la población con depredadores, las hembras de esta especie tienden a ser de talla mayor. Además se encontró una relación alométrica entre el tamaño de las hembras y el número y tamaño de sus crías. La asignación reproductiva no se relacionó con la variación en el tamaño corporal de las madres. Asimismo, se observó que las culebras incidieron sobre un tamaño intermedio (25.4 ± 4.8 d.e.), consumiendo peces juveniles.

Dado que en las pozas artificiales, en donde se minimizaron las variaciones ambientales, se encontró un efecto directo de *T. melanogaster* sobre la estructura de tamaños del pez amarillo de ambas poblaciones, por lo que se sugiere que en condiciones naturales las diferencias en la longitud estándar de las hembras pudieran estar moldeadas por este depredador. Se especula que en Acambay, las hembras primero asignan recursos al crecimiento para una vez pasado el tamaño vulnerable reproducirse. Por el contrario en Zempoala, los peces no tienen que escapar de *T. melanogaster* y asignan más recursos a la reproducción que al crecimiento.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Qué son las historias de vida

Durante la primera mitad del siglo XX las tablas de vida se utilizaron en el análisis de la demografía para caracterizar a las poblaciones de acuerdo a sus tasas de mortalidad y de reproducción (Pearl y Miner, 1935). Los primeros conceptos sobre historias de vida surgieron a partir de que los ecólogos observaron que las poblaciones podían variar en cuanto a sus parámetros demográficos dentro de una especie (Cole, 1954). Asimismo, anteriormente se observó que las características de las poblaciones están relacionadas con la habilidad de las especies para sobrevivir en diferentes ambientes, y en ese contexto, se propuso que las especies que habitaban en los trópicos sufrían una selección diferente a aquellas que habitaban en ambientes templados (Dobzhansky, 1950). Con base en estas ideas, se propuso que el tipo de selección presente en sistemas tropicales favorece altas tasas reproductivas, mientras que en ecosistemas templados predominan la competencia y tasas reproductivas más bajas (Lewontin, 1965; MacArthur y Wilson, 1967). Se estableció entonces, que en cada tipo de selección los organismos deberían presentar uno u otro conjunto de atributos coadaptados relacionados con su ciclo de vida. Estas dos formas de responder a las presiones del medio se agruparon en las estrategias r y K (Pianka, 1970). Sin embargo, r y K son extremos de un continuo, y en la naturaleza existe una gama de variación en la forma en la que los organismos responden al medio (Stearns, 1976).

A partir de la segunda mitad de este siglo se empezaron a estudiar las historias de vida combinando la demografía y la teoría evolutiva (Caswell, 1989). La teoría de las historias de vida supone que la selección natural moldea las características del ciclo de vida que están relacionadas directamente con la supervivencia y reproducción de los organismos y, por lo tanto, influyen en su adecuación¹ (Stearns, 1992).

Las tasas de mortalidad y de fecundidad a edades específicas, son parámetros básicos en el estudio de las historias de vida (Charlesworth, 1980). Estas tasas están influidas por atributos de los individuos tales como: el patrón de crecimiento, la longevidad, la edad a la primera reproducción, así como por el número, tamaño y proporción de sexos de las crías (Tabla 1). La combinación de estas características determina la adecuación de los organismos dentro de una población. Sin embargo, esta combinación no es simplemente resultado del azar, sino que representa una respuesta

¹ Medida de la contribución relativa de un individuo a las generaciones futuras.

integral de los organismos moldeada por selección natural (Stearns, 1992). El conjunto de estas características coadaptadas que han evolucionado en los organismos se conoce como el fenotipo de una historia de vida (Benabib, 1993).

Tabla 1. Principales características que determinan las historias de vida de los organismos.

Característica	Definición
Patrón de crecimiento	Cantidad de energía asignada al crecimiento y distribución de dicha asignación a lo largo del ciclo de vida.
Longevidad	Duración de la vida de un individuo.
Edad y tamaño a la madurez	Tamaño, masa o edad del individuo en el momento en que alcanza la madurez sexual.
Composición de la descendencia.	Número, tamaño y proporción de sexos de las crías.

Tomado de Begon y Mortimer (1993)

Uno de los factores que determina la expresión de las características de historias de vida es la existencia de costos asociados con la forma en la que los organismos administran e invierten sus recursos hacia las diferentes actividades (*i.e.*, crecimiento, mantenimiento y reproducción; Levins, 1968; Ware, 1980). Teóricamente, un organismo alcanzaría una adecuación máxima si se reprodujera casi al momento de nacer, tuviera una vida reproductiva larga y produjera muchos descendientes de gran tamaño (Stearns, 1992). Sin embargo, comúnmente los organismos tienden a invertir más recursos en una u otra de estas características, en función de las restricciones que les impone el diseño biológico. Este hecho podría explicarse mediante el principio de asignación, que se refiere a la asignación diferencial de recursos disponibles hacia otras funciones, después de haber asignado los necesarios al metabolismo (Levins, 1968; Ware, 1980). Debido a que los recursos son generalmente limitados, los organismos enfrentan disyuntivas ("trade off"), sobre en qué cantidad y en qué momento deberán invertir sus recursos, para reducir los costos y maximizar su adecuación (Stearns, 1992). La forma en la que se resuelven estas disyuntivas, ya sea a través de la competencia por recursos o por la magnitud de los costos, depende directamente de las presiones ambientales (Michod, 1979; Partridge, 1990; Reznick, 1983; Reznick *et al.*, 1990; Endler, 1995). La existencia de disyuntivas podría limitar la evolución de algunos atributos cuando se generaran valores de adecuación opuestos

en otros atributos, ya que no pueden ser seleccionados en la misma dirección, como en el caso del tamaño promedio de la camada y el peso promedio de las crías (Levins, 1968; Ware, 1980).

La reproducción es una fase determinante de la adecuación de los organismos y puede estimarse de diversas maneras. Un hecho interesante es que además de presentarse comúnmente disyuntivas con otras funciones, también se presentan en la forma en la que se expresa la asignación reproductiva², ya sea de manera temporal (entre reproducción actual o futura), entre el tamaño y el número de crías, o entre producir un sexo u otro (Reznick, 1983).

Para poder conocer cuáles han sido las fuerzas selectivas que han moldeado las historias de vida de los organismos, además de las disyuntivas es necesario tomar en cuenta otros factores. Una de las bases de la teoría de historias de vida, es que las características de los organismos representan adaptaciones que les permiten responder a las características del medio en el que se desarrollan (temperatura, altitud, presión, etc. Stearns, 1992). Sin embargo, en ocasiones, estos atributos pueden ser simplemente el resultado de otros procesos que no confieren adaptación, como en los arrastres alométricos, en donde la expresión de un atributo depende de la selección que actúa sobre otro atributo (v.gr. como el tamaño de la madre), o bien que un atributo interpretado como una adaptación para un ambiente particular, sea más bien producto de la filogenia de los organismos (Stearns, 1983; Boyce, 1984; Phillips y Arnold, 1989; Arnold, 1992; Endler, 1995). Además cuando la expresión de los atributos tiene un fuerte control genético tal como la edad a la cual los individuos de una especie sufren la metamorfosis, migran o se reproducen por primera vez, pueden interpretarse como adaptaciones (West-Eberhard, 1989), pero cuando las características están moduladas ambientalmente, es decir tienen una alta plasticidad fenotípica, probablemente no representen adaptaciones particulares, aunque la plasticidad en sí puede ser considerada como una adaptación (Bradshaw, 1965).

1.1.1 Historias de vida en peces dulceacuícolas

Uno de los grupos más estudiados es el de los peces, y entre éstos los poecílidos, debido a su gran diversidad y a la variación en sus historias de vida (Endler 1986). Se ha propuesto que la depredación es uno de los factores que afecta de manera profunda y directa la demografía de estos peces y consecuentemente sus características de

² La asignación reproductiva comúnmente se mide como el cociente del peso de las crías al nacer y el peso de la hembra antes del parto.

historias de vida, ya que en muchos casos la depredación determina una mortalidad diferencial de edades o sexos, el tamaño promedio de los individuos, la edad a la primera reproducción, y el número, tamaño y proporción de sexos de la crías (Seghers, 1974a; Liley y Seghers, 1975; Reznick y Endler 1982, Reznick *et al.* 1990; Mattingly y Butler, 1994; Endler, 1995; Krause y Godin, 1995).

En general se ha visto que los depredadores tienden a seleccionar ciertos tipos o morfos de presas, ya sea por su tamaño, color o sexo (Law, 1979). En relación al tamaño, los casos extremos se presentan cuando los depredadores seleccionan presas grandes o pequeñas. Ante esto, se ha visto que los peces responden de manera diferente y que sus respuestas tienden a maximizar su adecuación en dichas situaciones particulares. En el primer caso se ha encontrado que la respuesta de los peces a un incremento en la mortalidad de tallas grandes consiste en adelantar la madurez sexual, ya que con tamaños pequeños se disminuye la probabilidad de ser depredado y se incrementa la posibilidad de alcanzar la reproducción (Gadgil y Bossert, 1970; Law, 1979; Reznick *et al.* 1990; Mattingly y Butler, 1994). Esta respuesta tendría como consecuencia un aumento en la cantidad de energía dedicada a la reproducción a edades más tempranas (Stearns, 1992). Una explicación alterantiva podría ser que la disminución en la longitud estándar en presencia de depredadores se debe en parte a que las presas tienden a usar hábitats más seguros pero de menor calidad en cuanto a recursos disponibles provocando que se alcancen tallas menores (Werner *et al.*, 1983; Begon y Mortimer, 1993). Por el contrario, se ha observado que un incremento en la depredación de juveniles favorece, en la población, el retraso de la madurez sexual, una disminución del esfuerzo reproductivo y tamaños más grandes que sobrepasen más rápido el tamaño en el que existe el riesgo de depredación (Gadgil y Bossert, 1970; Law, 1979; Michod, 1979; Reznick, 1983; Reznick *et al.*, 1990).

En el área central de la República Mexicana, se distribuyen algunas especies de la familia Godeidae, la cual, al igual que los poecilidos, pertenecen al orden Cyprinoformes, por lo que presentan características muy similares en cuanto a historias de vida. No obstante la variación en esta familia de peces, ha sido poco estudiada. Una de estas especies es *Girardinichthys multiradiatus*, en la que existen poblaciones que están sujetas a depredación por culebras y poblaciones libres de estos depredadores. Esto lo convierte en un sistema de estudio ideal para evaluar el efecto de la depredación sobre algunas características de historias de vida .

1.2 Antecedentes de *Girardinichthys multiradiatus*

El pez amarillo (*Girardinichthys multiradiatus*) pertenece a la familia Goodeidae (endémica de México), es vivíparo y sexualmente dimórfico, con aletas dorsal y anal relativamente mayores y más coloridas en los machos que en las hembras, y habita en lugares altos y fríos de la vertiente Alta del Río Lerma en el Estado de México (Macías García, 1991; Fig. 1). Dado que esta vertiente se extiende a lo largo de varios kilómetros, se pueden encontrar diferentes poblaciones de este pez que enfrentan condiciones ambientales distintas. Entre este gradiente de condiciones se encuentran las lagunas de Acambay y Zempoala. Por una parte, Acambay es una laguna de temporal debido a que baja drásticamente su nivel durante los meses de marzo a julio, mientras que la laguna de Zempoala es más grande, profunda y estable, ya que el nivel de agua presenta poca variación anual. La temperatura promedio anual y la altitud son similares en ambos sitios. 14.2 °C y 2550 msnm en Acambay, y en Zempoala es 13.9 °C y 2500 msnm (García, 1988).



Figura 1. Distribución geográfica del pez amarillo (*Girardinichthys multiradiatus*).

Uno de los depredadores principales del pez amarillo es la culebra de agua, *Thamnophis melanogaster* la cual se encuentra en Acambay y no en Zempoala (Macías García, 1991; Macías García *et al.*, 1994).

En trabajos previos en estas localidades, se encontró que la longitud promedio del pez amarillo en la localidad con depredadores (Acambay), era mayor al tamaño promedio ingerido por *T. melanogaster*, mientras que en la localidad sin depredadores (laguna Quila que pertenece a Zempoala) el tamaño promedio de los peces era más

pequeño y similar al tamaño de presa que ingiere *T. melanogaster* (Macías García, 1991; Fig. 2).

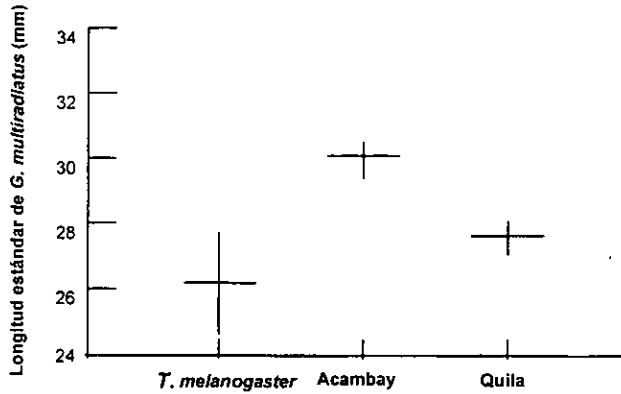


Figura 2. Comparación entre el tamaño promedio (\pm desviación estándar) de los peces ingeridos por *Thamnophis melanogaster* con el tamaño promedio de los peces en ambas localidades.

Estos datos sugieren que este depredador podría estar actuando sobre un tamaño específico del pez amarillo. Dado que el tamaño está correlacionado con atributos del ciclo de vida, las diferencias en el tamaño de los peces podrían provocar diferencias en las historias de vida de ambas poblaciones. Por ello, este trabajo tiene el objetivo de explorar si la depredación podría ser responsable de las diferencias en historias de vida entre las dos poblaciones.

Para esto, los posibles efectos de la depredación sobre las historias de vida se exploraron a través del estudio en poblaciones naturales en el que se evaluó la longitud estándar de las madres, su coignación reproductiva, y el número y peso promedio de las crías de hembras grávidas provenientes de Acambay y Zempoala. Así mismo, se realizó un estudio en poblaciones artificiales en el cual se determinó el efecto de la depredación sobre la estructura de tamaños.

2. HIPÓTESIS

Los peces de Acambay (sometidos a depredación) podrían presentar dos estrategias para mantener su adecuación como respuesta a que la depredación por *T. melanogaster*, la cual se concentra sobre los individuos juveniles, de tamaño intermedio. Una sería retrasar la madurez sexual y crecer rápidamente para evadir lo más pronto posible el tamaño de mayor riesgo ante los depredadores con la consecuencia, de una vez mayores, producir menos crías de mayor peso. La otra estrategia sería adelantar la madurez sexual para asegurar la reproducción antes de llegar al tamaño de mayor riesgo y producir más crías de tamaño pequeño. Sin embargo, considerando que el tamaño de los peces depredados es de 18.15 a 44.45 mm (Macías García, 1994) sería difícil que las hembras se pudieran reproducir a una talla tan pequeña, por lo tanto se predice que la primera estrategia será más probable. En un muestreo piloto se encontró que los peces de Acambay se reproducían aproximadamente a los 37.5 ± 6.8 mm. Debido a ello se espera, como estrategia antidepredatoria, que en un ambiente con culebras, las hembras (a) alcancen tallas mayores y (b) tengan pocos críos grandes. Dado que en Zempoala el depredador no está presente, las estrategias utilizadas por los peces deberían ser (c) invertir menos recursos en el crecimiento y adelantar la madurez sexual y reproducirse a tallas más pequeñas, y (d) producir muchas crías pequeñas.

Existe evidencia de que las culebras ejercen una depredación diferencial sobre los peces de tamaño intermedio (Macías García, 1994). Para poner a prueba este efecto, se diseñó un experimento utilizando pozas artificiales en donde en dos de ellas se simularon las condiciones naturales de depredación (Acambay con depredadores y Zempoala sin depredadores), y dos pozas en donde se invirtieron las condiciones naturales de depredación, (Acambay sin depredadores y Zempoala con depredadores). En las pozas en donde no hubieron depredadores se esperaba que la distribución de tamaños de los peces tendiera a ser normal, mientras que en las pozas con culebras se esperaba que las categorías de individuos de tamaño intermedio estuvieran menos representadas en relación a las poblaciones sin culebras.

3 ESTUDIO EN LABORATORIO DE LOS EJEMPLARES DE CAMPO

3.1 Métodos

La colecta de los peces se realizó en abril de 1994 mediante tres prácticas de chinchorreo (método que consiste en el arrastre de redes que van de la superficie al fondo del cuerpo de agua) efectuadas en un lapso de 10 horas. Los peces fueron transportados, de Acambay y Zempoala al Instituto de Ecología, en contenedores grandes. Se construyeron cuatro pozas de concreto (345 x 585 x 55 cm) en el Instituto de Ecología, UNAM. Las pozas se sellaron con pintura no tóxica y se llenaron con agua corriente. En cada poza se introdujeron la misma cantidad de plantas acuáticas de las especies *Nymphoides fallax*, *Scirpus* sp., *Myriophyllum aquaticum* y *Potamogeton pectinata*, nativas del altiplano mexicano, y *Egeria densa* y *Ceratophyllum* sp., residentes de los cuerpos de agua del centro de México (Macías García, 1991).

Los peces se distribuyeron en las pozas de la siguiente manera: en las pozas 1 y 3 se pusieron peces provenientes de Acambay, mientras que en las pozas 2 y 4, se introdujeron peces provenientes de Zempoala (55 hembras y 45 machos en cada poza).

Tres meses después de establecidas las colonias de peces, se colectaron aleatoriamente 26 hembras grávidas (con vientres abultados) de las pozas con peces provenientes de Acambay y 22 provenientes de Zempoala. Las hembras se mantuvieron en promedio 10 días en el laboratorio en peceras individuales de 40 litros con trampas de maternidad, para evitar que las crías fueran comidas por sus madres. Las hembras fueron alimentadas diariamente entre las 11:00 y las 12:00 horas con una cucharada de *Artemia* sp. o con *Daphnia* sp. Para cada hembra se midieron la longitud cotándar, peso y asignación reproductiva, también se registró el peso de la camada, número de crías y el peso promedio por cría. La longitud estándar de cada hembra se midió el primer día utilizando un vernier (± 0.05 mm). Cada hembra era medida mientras se encontraba en una bolsa de plástico transparente con poca agua. Asimismo, las hembras se pesaron diariamente (antes de ser alimentadas) a partir de la fecha de colecta y hasta el día del parto. Para esto se taró una báscula electrónica de 30.0 ± 0.05 g, con un recipiente con agua. Antes de introducir al pez se le eliminó el exceso de agua utilizando una red seca, después de pesado se le aplicó una solución (Aquarium conditioner) para proteger su cuerpo y se regresó a su pecera. El peso de la camada se obtuvo mediante la diferencia entre el peso de la madre el día del parto y el peso del día anterior. Esta medida se dividió entre el número de crías paridas para

obtener el peso promedio por cría. Por último, para obtener la asignación reproductiva se dividió el peso de la camada entre el peso de la hembra antes de parir.

El método más utilizado para obtener la asignación reproductiva en peces es el propuesto por Reznick (1982) que consiste en utilizar el peso seco de los peces (ver Apéndice), sin embargo, en este trabajo no se sacrificaron los animales debido a que se podrían utilizar en estudios posteriores a largo plazo.

En todos los casos se reportan los promedios de las variables analizadas y su desviación estándar.

3.2 Resultados

Las hembras grávidas de Acambay fueron 1.13 veces más grandes que las de Zempoala ($t_{(46)}=2.23$, $p=0.024$; Fig. 3).

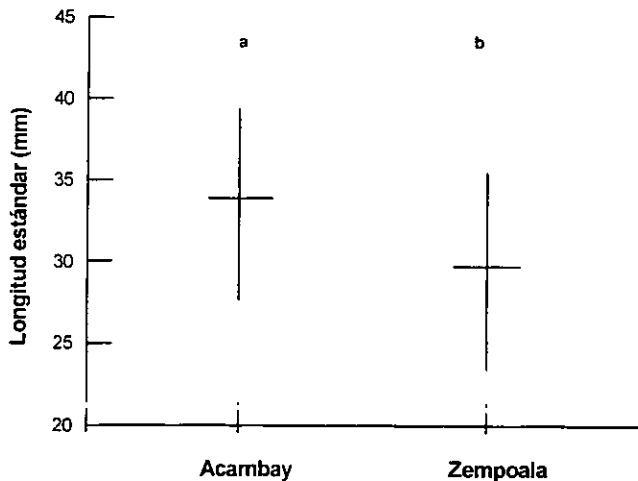


Figura 3. Valores promedio de la longitud estándar de las hembras de Acambay y de Zempoala. Letras diferentes representan diferencias significativas.

Con el objeto de estimar las diferencias en los atributos de historias de vida entre ambos sitios se realizó un análisis de varianza múltiple. En el modelo se incluyeron como variables de respuesta: el número y peso promedio de las crías así como la asignación reproductiva de las madres. Debido a que estas variables probablemente estén relacionadas con la talla de las hembras, se incluyó como covariable la longitud

estándar de las madres. Las pruebas multivariadas de Wilks, Pillai, Hotelling-Lawley y la de Roy (SAS Institute, Inc. 1988) mostraron la misma tendencia.

El modelo general mostró diferencias altamente significativas en la variación en el número de crías, su peso promedio y la asignación reproductiva de las madres. Sin embargo, se encontró que el sitio no tuvo un efecto significativo y que en contraste, la variación en la longitud estándar de las hembras si se relacionó con las variables analizadas (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de varianza múltiple sobre el número de crías, el peso promedio por cria y la asignación reproductiva considerando el efecto de sitio y la longitud estándar como covariable.

Prueba	Valor	F aprox.	GL num	GL den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.3271351	10.4774	6	84	0.0000
Pillai's Trace	0.6828039	7.4301	6	86	0.0000
Hotelling-Lawley	2.026459	13.8475	6	82	0.0000
Roy's Max Root	2.0113538	28.8294	3	43	0.0000

Sitio

Prueba	Valor	F exacta	GL num	GL den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.9446752	0.8199	3	42	0.4902
Pillai's Trace	0.0553248	0.8199	3	42	0.4902
Hotelling-Lawley	0.0585649	0.8199	3	42	0.4902
Roy's Max Root	0.0585649	0.8199	3	42	0.4902

Longitud estándar

Prueba	Valor	F exacta	GL num	GL den	Prob>F
Wilks' Lambda	0.4240339	19.0162	3	42	0.0000
Pillai's Trace	0.5759661	19.0162	3	42	0.0000
Hotelling-Lawley	1.3583021	19.0162	3	42	0.0000
Roy's Max Root	1.3583021	19.0162	3	42	0.0000

De acuerdo a los análisis anteriores, la longitud de las madres influyó sobre las diferencias en los promedios del número y peso de las crías (Acambay 11.96 ± 4.8 ; 0.023 ± 0.005 y Zempoala 7.90 ± 1.82 ; 0.019 ± 0.005 respectivamente) entre ambos sitios. Sin embargo, no se encontraron diferencias sobre la asignación reproductiva aún considerando la longitud de las madres (Acambay 0.305 ± 0.066 y Zempoala $0.3014 \pm$

0.067). Pero además, es probable que la longitud de las madres tenga un efecto diferente sobre estos atributos, incluyendo la asignación reproductiva, dentro de cada población. Para probar si las pendientes de estas relaciones variaban entre sitios, se realizaron análisis de regresión para cada atributo, incluyendo la longitud de las madres, el efecto de sitio y la interacción entre ambas, como variables independientes. Un valor significativo de la interacción determina diferencias en las pendientes entre los sitios (Sokal y Rohlf, 1982). El estudio de los residuales mostró un residual extremadamente alto que posiblemente podía ser un valor atípico. Mediante los índices D de Cook, de palanqueo y los residuales estudentizados (Neter *et al.*, 1997) se demostró que además de ser un valor atípico era un valor influyente en el ajuste, y por tal motivo se decidió eliminarlo corriendo los análisis nuevamente.

El análisis para el número de crías fue significativo y explicó el 37% de la varianza. Ni el sitio ni la interacción fueron significativos indicando que las pendientes no difirieron entre ambas poblaciones. La longitud de las madres se relacionó positivamente con el número de crías, ya que un cambio de una unidad de longitud produjo un incremento de 0.39 unidades en la producción de crías (Fig. 4a).

El modelo para el peso promedio de las crías fue significativo y con una varianza explicada de 37%. Como en el modelo anterior, únicamente la longitud de las madres tuvo un efecto significativo sobre la variable de respuesta (Fig. 4b).

Por otra parte ninguno de los regresores se relacionó significativamente con la asignación reproductiva de las madres (Fig. 4c).

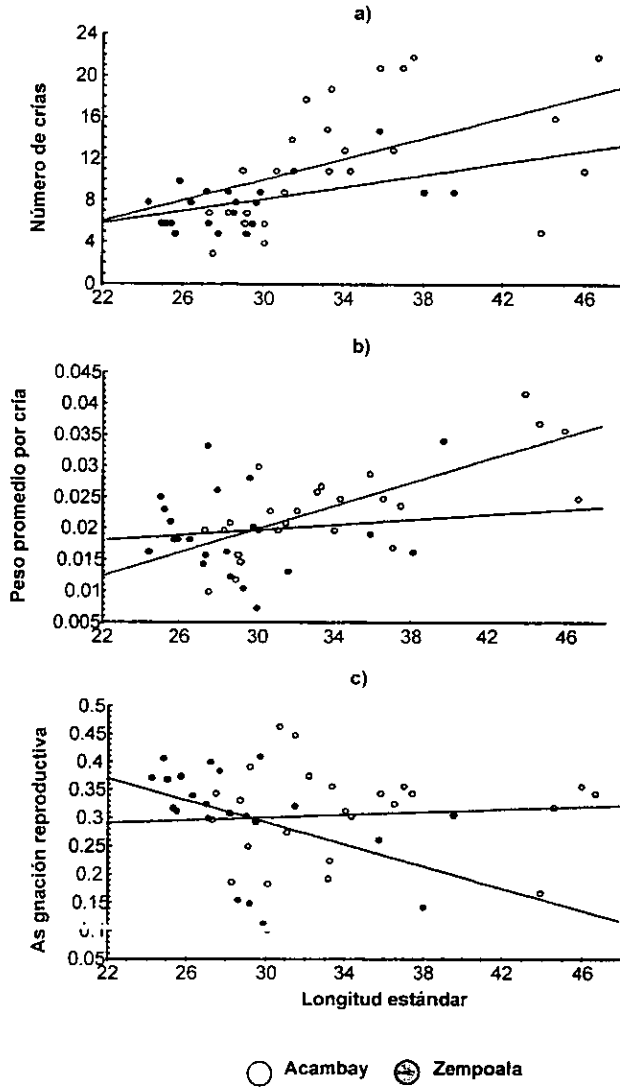


Figura 4. Relación de la longitud estándar de la madre con: el número de crías en a) con el peso promedio por cría b) y con la asignación reproductiva c).

4 ESTUDIO EN POZAS ARTIFICIALES

El efecto de *T. melanogaster* sobre la estructura de tamaños del pez amarillo se evaluó manipulando el nivel de depredación; introduciendo depredadores en la poza con peces de Zempoala que en la naturaleza viven libres de éstos y eliminando a este depredador de la poza que contenía peces provenientes de Acambay.

4.1 Métodos

Seis meses después de establecidas las pozas y dos meses después de iniciado el estudio en laboratorio, se introdujeron tres culebras de agua *T. melanogaster* con una longitud promedio hocico-cloaca de 30 cm, en las pozas 2 y 3. El número de culebras utilizadas en las pozas simuló valores intermedios de depredación (C. Macías com. pers.).

La asignación de tratamientos en las pozas fue de la siguiente manera:

As) peces de Acambay que en la naturaleza conviven con culebras y que estuvieron libres de éstas,

Zc) peces de Zempoala, en donde no hay culebras y en la poza estuvieron expuestos a ellas,

Ac) peces que en Acambay están expuestos a depredación por culebras,

Zs) peces de Zempoala que no estuvieron sujetos a depredación por culebras.

Un año después de que se introdujeron las culebras, se obtuvo la longitud estándar de cada pez sobreviviente. Con los valores de las longitudes se obtuvo posteriormente la distribución de frecuencias de los tamaños de los individuos.

Para coleccionar los peces fue necesario sacar las culebras y remover la mayor cantidad posible de plantas y algas. Posteriormente se hicieron chinchorros utilizando una red de 3 m x 1 m con malla de 5 mm. Cuando se habían coleccionado la mayoría de los peces, se vaciaron las pozas y los peces que escaparon al chinchorro se coleccionaron con redes de mano. Los peces se mantuvieron, mientras se llenaban las pozas con agua corriente, en contenedores grandes en donde fueron medidos. Después de la manipulación se les aplicó el protector de escamas y piel, se aclimataron por un lapso de 10 min y se regresaron a la poza correspondiente.

4.2 Resultados

Con el objeto de determinar un posible efecto de la depredación sobre la estructura de tamaños de los peces, se obtuvo la longitud estándar de los individuos de cada poza y se analizó su distribución. La manera de determinar el efecto de las culebras fue restar

la frecuencia relativa en cada clase de edad de la población sujeta a depredación, de la frecuencia de la población libre de depredadores (poza As- poza Ac; y poza Zs - poza Zc). Se esperaba que en los intervalos que representaban los tamaños promedio de los peces ingeridos por las culebras los valores fueran negativos. Se encontraron valores negativos tanto en peces provenientes de Acambay como en aquellos provenientes de Zempoala (Fig. 5), lo que indicó un efecto directo de las culebras sobre la estructura de tamaños de los peces. De acuerdo con estos resultados, se puede sugerir que los peces sufrieron una depredación diferencial en función de su tamaño y que el tamaño crítico promedio, con mayor probabilidad de depredación por *T. melanogaster*, es de 25.4 ± 4.82 mm.

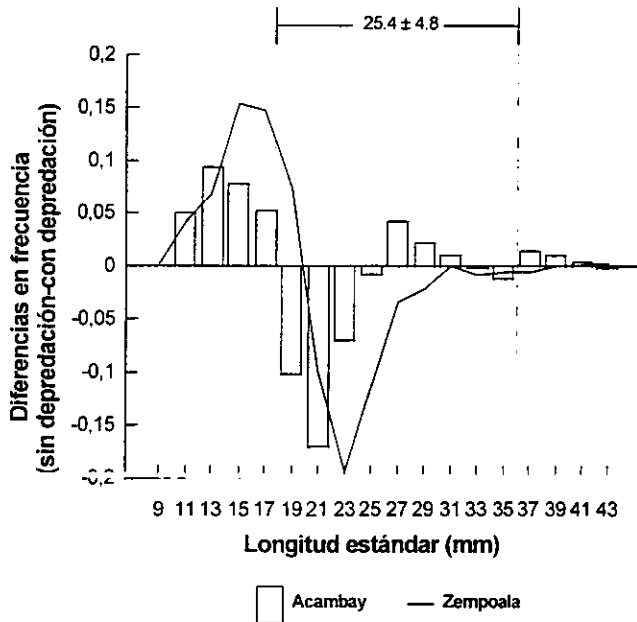


Figura 5. Efecto de la depredación por *T. melanogaster* sobre la distribución de tamaños de los peces en Acambay y Zempoala. Se muestra el intervalo del tamaño de peces que la culebra ingiere con mayor frecuencia.

5 DISCUSIÓN

Se ha propuesto que la amplia gama de historias de vida observadas en los peces está determinada por diferentes factores, pero varios autores coinciden en que la depredación es uno de los más determinantes (Seghers, 1974b; Liley y Seghers, 1975; Law, 1979; Michod, 1979; Reznick y Endler, 1982; Reznick, 1983; 1990; Belk y Hales, 1993; Reznick *et al.*, 1996). El efecto de la depredación puede reflejarse tanto en la intensidad como en la selectividad del depredador, es decir, la depredación puede variar en la densidad de depredadores y de acuerdo a si los depredadores seleccionan alguna característica de sus presas, como el sexo, la edad, etc. (Seghers, 1974b; Liley y Seghers, 1975; Reznick y Endler, 1982).

Se ha encontrado que uno de los atributos de historias de vida más variable entre las diferentes especies de peces estudiadas es el tamaño corporal (Stearns, 1992; Reznick *et al.*, 1996). Macías García (1991) encontró que la longitud estándar de la población de *G. multiradiatus* en Acambay fue 8% mayor que en los peces de Zempoala e interpretó esta diferencia como resultado de la depredación por *T. melanogaster*. En este trabajo se estimó la influencia del depredador en la longitud estándar de hembras grávidas en ambas poblaciones, y se encontró que las hembras de Acambay fueron, en promedio 5 mm mayores (13%) que las de Zempoala. Es importante mencionar que es probable que estas diferencias en el tamaño promedio estén estrechamente relacionadas no sólo con la presencia de *T. melanogaster*, sino además con el hecho de que este depredador parece seleccionar el tamaño de sus presas. En el estudio en las pozas artificiales se encontró que la frecuencia de peces de tamaños intermedios (juveniles) fue menor en las pozas donde el depredador estaba presente, es decir, que el promedio (\pm d.e.) en la longitud de los peces mayormente consumidos fue de 25.4 ± 4.8 mm. Macías García (1991) encontró mediante el análisis de contenidos estomacales de *T. melanogaster* que los peces amarillos ingeridos presentaban un tamaño promedio de 26.3 ± 8.5 .

De acuerdo a Gadgil y Bossert (1970), Liley y Seghers (1975) y Reznick y Endler (1982), en *Poecilia reticulata*, las diferencias en la edad a la que se alcanza la madurez están relacionadas con el nivel de depredación en la clase de tamaño en la que ésta

incide. En Acambay, los peces juveniles tuvieron mayor probabilidad de ser consumidos, por lo que es posible que se favorezca alcanzar tallas mayores más rápidamente que disminuyan el riesgo de depredación por *T. melanogaster* y, como una consecuencia de ello, se observó un retraso en la madurez. Sería muy difícil para estas hembras, adelantar la madurez para asegurar la reproducción antes de llegar al tamaño de mayor riesgo de depredación que comienza a los 18 mm. Este tamaño puede estar por debajo del tamaño que representa el umbral reproductivo de esta especie, determinado probablemente por restricciones fisiológicas, ya que en Zempoala, sitio donde no hay culebras, el tamaño mínimo de las hembras reproductivas fue de 24 mm.

En contraste, en la población de Zempoala dado que los peces no tienen que escapar de los depredadores, los individuos podrían comenzar a reproducirse a tallas más pequeñas. Un patrón similar a éste fue reportado por Reznick y Endler (1982), ya que encontraron que en poblaciones con depredadores, que selectivamente operan sobre los adultos, el tamaño promedio de *Poecilia reticulata* era algunos milímetros menor que en poblaciones en donde los depredadores consumen peces de tamaños pequeños.

Sin embargo, también es probable que las diferencias en la longitud estándar pudieran estar relacionadas con variables ambientales propias de los sitios de crecimiento y no directamente con la depredación (temperatura, altitud, etc.). Trendall (1982) y Reznick y Bryga (1987), encontraron que en condiciones controladas, existían variaciones en el crecimiento y en algunos atributos relacionados con la reproducción en *Gambusia affinis* y en *Poecilia reticulata*, respectivamente, de acuerdo a diferentes niveles de alimentación. Asimismo, Seghers (1974b) y Liley y Seghers (1975) encontraron que el tamaño del cuerpo en *Poecilia reticulata* y la temperatura del agua se correlacionaron negativamente.

No obstante, en este sistema de estudio se tiene evidencia de que probablemente las condiciones ambientales no estén jugando un papel preponderante en la expresión de los atributos de *G. multiradiatus*, ya que por una parte, tanto la temperatura como la disponibilidad de alimento son similares en ambas localidades.,.

Asimismo, en los experimentos realizados en las pozas artificiales, en donde se minimizaron las diferencias ambientales, se encontró que la longitud de los peces sujetos a depredación fue significativamente mayor en ambas poblaciones, ya que se encontraron menos peces de la talla vulnerable. Esta evidencia apoya el hecho de que la depredación es un factor que actúa directamente sobre la longitud estándar del pez amarillo, específicamente sobre los juveniles, y que podría ser un factor de selección que moldeara las diferencias de tamaño entre ambas poblaciones.

Existe evidencia además, de que la expresión de diferentes atributos de los peces, sobre todo aquellos que tienen que ver con la reproducción, puede estar relacionada directamente con la variación en el tamaño de los individuos (Reznick, 1982; Shine, 1988; Belk y Hales, 1993). Este hecho es relevante porque en este caso se encontró que la adecuación de las hembras, en términos tanto del número como del peso promedio de las crías, no varió de manera independiente entre ambos sitios, sino que su variación fue una consecuencia de las diferencias en el tamaño de las madres entre las poblaciones de Acambay y Zempoala. En este caso, presumiblemente, las culebras estarían seleccionando direccionalmente el tamaño corporal, que indirectamente podría estar influyendo en el número de crías por camada y en el peso promedio de las crías.

Reznick y Endler (1982) encontraron, en *Poecilia reticulata*, que el peso de las crías se relacionó con la longitud de las hembras pero no así la asignación reproductiva. En Acambay, tanto el número como el peso de las crías se incrementaron con el aumento en la longitud de las hembras, mientras que la asignación reproductiva fue independiente del tamaño de éstas. Esto explica el que las hembras de Acambay no redujeran su asignación reproductiva esperada, una vez alcanzada la madurez, en eventos reproductivos subsecuentes. En Zempoala se encontró que el tamaño de las madres posiblemente confirió ventajas en el desempeño de la descendencia, pero en este caso, únicamente hubo asociación con el número de crías. Es probable que debido a que las hembras de Zempoala son 13% más pequeñas que las de Acambay no cuenten con los recursos necesarios para invertir también en el peso de las crías. La asignación tampoco se relacionó con la longitud de las madres. Estos resultados

indican que *G. multiradiatus* no responde de manera general mediante la presencia de un fenotipo de historias de vida, sino que más bien, realiza ajustes de acuerdo a la presencia de depredadores en términos de variación independiente entre los atributos medidos. Por ejemplo, la variación en la asignación reproductiva fue independiente de la variación en el tamaño de las hembras. Resultados similares se han encontrado para *Poecilia reticulata* y para *Gambusia affinis*, en donde se encontró variación sólo en algunos atributos (Reznick y Endler, 1982; Trendall, 1983).

Por otra parte, además de la cantidad de recursos que las hembras asignan a la reproducción, es importante conocer la forma en la que el pez amarillo invierte dichos recursos, es decir, puede invertir en el tamaño de la camada o en el tamaño de los críos, en función de la presencia de depredadores. Se esperaba que en relación con los valores registrados en Zempoala, las hembras de la población con depredadores produjeran menor cantidad de crías, pero más grandes que les permitiera escapar pronto del tamaño crítico de depredación. Sin embargo, los resultados en este caso no coincidieron con las predicciones, sugiriendo que las hembras de Acambay están asignando más recursos a producir mayor cantidad de críos pequeños. Probablemente esta estrategia está relacionada con la temporalidad ambiental presente en este sitio, ya que ésta es una laguna que baja su nivel durante los meses secos. Por ello, a pesar de los depredadores, las hembras podrían estar adoptando la estrategia de producir una mayor cantidad de críos pequeños que podría otorgar mayores beneficios al producir la mayor cantidad de descendencia posible ante la incertidumbre del ambiente. Esto daría más oportunidad de que algunos de los críos pudieran escapar de estas condiciones adversas y colonizar nuevos sitios. Por el contrario, en Zempoala se observó una mayor asignación proporcional de recursos hacia el tamaño de las crías, ya que las hembras son relativamente más pequeñas que las de Acambay. La ventaja en este caso radicaría en un incremento en la adecuación debido a que los críos alcanzarían el tamaño reproductivo más rápidamente.

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

6 CONCLUSIONES

A partir de este trabajo se puede concluir que:

- 1) Las poblaciones de *G. multiradiatus* de Acambay y Zempoala mostraron diferencias en la longitud estándar de las hembras, siendo las de Acambay 13% mayores.
- 2) Dentro de cada población, la variación en este atributo determinó, de manera alométrica, la variación tanto en el número de crías como en el peso promedio de éstas, y al parecer, la asignación reproductiva es un carácter independiente del tamaño de las madres.
- 3) En condiciones controladas, *Thamnophis melanogaster* consumió principalmente peces juveniles (25.4 ± 4.82 mm).
- 4) La depredación tuvo un efecto selectivo sobre la longitud estándar del pez amarillo y presumiblemente sobre la edad a la madurez, lo que posiblemente implicaría un efecto en el crecimiento de la población.
- 5) Con base en los resultados obtenidos en las pozas artificiales, y dado que las condiciones físicas de ambos sitios son similares (v. gr. nutrientes, temperatura del agua) se puede establecer que las diferencias en la longitud de las hembras puede estar determinada por el efecto de *T. melanogaster*, más que por el efecto del medio ambiente.
- 6) De acuerdo a la presencia del depredador, los peces de Acambay deben de crecer primero, luego, conforme sea posible, reproducirse y aumentar el número de crías por camada. Dado que Acambay es un ambiente poco estable posiblemente los individuos tengan que asegurar gran cantidad de progenie y así garantizar, con mayor probabilidad, que al menos parte de su descendencia explotará los recursos del cuerpo de agua o colonizará otros sitios y escapará a la depredación intensa.
- 7). Por el contrario, en Zempoala los peces no retrasan la madurez, además de que viven en un ambiente relativamente estable por lo que se reproducen a tallas pequeñas, esto da lugar a que los adultos no alcancen tallas muy grandes y produzcan pocas crías de mayor tamaño.

BIBLIOGRAFÍA

- Arnold, S.J. 1992. Constraints on phenotypic evolution. *Amer. Natur.* **140** (supl). 85-107.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1993. *Population Ecology. A Unified Study of Animal and Plants*. Blackwell Scientific Publications.
- Belk, M y S Hales Jr. 1993. Predation-induced differences in growth and reproduction of bluegills (*Lepomis macrochirus*). *Copeia* **1993**:1034-1044.
- Benabib, M. 1993. Los vertebrados y las historias de vida. *Ciencias* No. especial **7**:23-31 Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Boyce, M. S. 1984. Restitution of r- and k-selection as a model of density-dependent natural selection. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**:427-448.
- Bradshaw, A. D. .1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* **13**: 115-155.
- Caswell, H. 1989. Life-history strategies. En Chevet J. M. (eds) *Ecological concepts*. Blackwell Scientific, Oxford
- Charlesworth, B. 1980. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Cole, C. L. 1954. The population consequences of life history phenomena. *The Quart. Rev. Biol* **29**:103-137.
- Dobzhansky, T., 1950. Evolution in the tropics. *Am Sci* **38**:209-221
- Endler, J. A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Endler, J. A. 1995. Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies.¹ *TREE* **10**: 22 - 99.
- García, E. 1988. *Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen*.
- Gadgil, M. y W. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. *Amer. Nat.* **104**: 1-24.
- Krause, J. y J. Godin 1995. Predator preferences for attacking particular prey group sizes; consequences for predator hunting success and prey predation risk. *Anim. Behav.* **50**:465-473

- Law, R. 1979. Optimal life histories under age-specific predation. *Amer. Nat.* **114**: 399-417.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press.
- Lewontin, R. C. 1965. Selection for colonizing ability. En: Baker, H. G. y G. L. Stebbins (eds) *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York.
- Liley, N.R. y B.H. Seghers. 1975. Factors affecting the morphology and behaviour of guppies in Trinidad. Pp. 92-118. En: Baerends, G.P., C. Beer y A. Manning (eds) *Function and Evolution in Behaviour*. Oxford Clarendon Press.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson. 1967. *The theory of Island biogeography*. Princeton Univ. Press.
- Macías García, C. 1991. Sexual behaviour and trade-offs in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. Ph. D. thesis. University of East Anglia, Norwich, Inglaterra.
- Macías García, C. 1994. Social behavior and operational sex ratios in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Copeia* **1994**: 919-925.
- Macías García, C, G. Jiménez y B. Contreras. 1994. Correlational evidence of a sexually-selected handicap. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **35**: 253-259.
- Mattingly, H. T. y M. J. Butler. 1994. Laboratory predation on the Trinidadian guppy: implications for the size-selective predation hypothesis and guppy life history evolution. *Oikos* **69**: 54-64.
- Mitchou, R. E. 1970. Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. *Amer. Nat.* **113**: 531-550.
- Neter, J., Wasserman, W. y Kutner, M. H. 1997. *Applied linear regression models*. Irwin, Homewood, Illinois.
- Partridge, L. 1990. An experimentalist's approach to the role of costs of reproduction in the evolution of life-histories. En Grubb, P. J. y I. Whittaker (eds) *Towards a more exact ecology*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Pearl, R. y J. R. Miner. 1935. Experimental studies on the duration of life, XIV. The comparative mortality of certain lower organisms. *Quart. Rev. Biol.* **10**:60-79.

- Phillips, P. C. y S. J. Arnold. 1989. Visualizing multivariate selection. *Evolution* **43**: 1209-1222.
- Pianka, E. R. 1970. On "r" and "K" selection. *Am Nat.* **104**:592-597.
- Reznick, D. N. 1982. The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies: genetic basis of observed life history patterns. *Evolution* **36**: 1236-1250.
- Reznick, D. N. 1983. The structure of guppy life histories: the tradeoff between growth and reproduction. *Ecology* **64**: 862-873.
- Reznick, D. y J. A. Endler. 1982. The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Evolution* **36**: 160-177.
- Reznick, D. N. y H. Bryga. 1987. Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*):1. Phenotypic and genetic changes in an introduction experiment. *Evolution* **41**: 1370-1385.
- Reznick, D. N., H. Bryga y J. A. Endler. 1990. Experimentally induced life - history evolution in a natural population. *Nature* **346**: 357-359.
- Reznick, D. N., M. J. Butler IV, F. H. Rodd y P. Ross. 1996. Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*: Poeciliidae). 6 Differential mortality as a mechanism for natural selection. *Evolution* **50**:1651-1660.
- SAS Institute, Inc. 1988. *SAS/STAT User's Guide, Release 6.03 Edition*. Cary, NC: SAS Institute, Inc.
- Seghers, B. H. 1974a. Schooling behavior in the guppy (*Poecilia reticulata*): an evolutionary response to predation. *Evolution* **28**: 486-489.
- Seghers, B. H. 1974b. Geographic variation in the responses of guppies (*P. reticulata*) to aerial predators. *Oecologia* **14**:93-98.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "Fecundity advantage" model. *Am. Nat.* **131**:124-131
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1982. *Biometry*. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Stearns, S. C. 1976. Life history tactics: A review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* **51**:3-47
- Stearns, S. C. 1983. The impact of size and phylogeny on patterns of covariation in the life history traits of mammals. *Oikos* **41**:173-187.

- Stearns, S. C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press.
- Trendall, J. T. 1983. Life history variation among experimental populations of the mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Copeia* **1983**: 953-963.
- Werner, E. E., J. F. Gilliam, D. J. Hall y G. G. Mittelbach. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* **64**:1540-1548.
- West-Eberhard, M. J. 1989. Sex change and the size-advantage model. *TREE* **3**: 133-136.

APÉNDICE

Durante la primera fase del proyecto se compararon dos métodos para evaluar la asignación reproductiva de las hembras del pez amarillo. El primer método fue el de peso fresco que se mencionó en la sección de métodos, y el segundo fue el que ha utilizado Reznick (1982), que consistió en:

a) obtener peces adultos (n=13 hembras grávidas) en el sitio de estudio (Acambay),

b) inmediatamente después de que se capturaron los ejemplares se fijaron en formol al 5%,

c) en el laboratorio, se les midió longitud estándar, longitud de la base de la aleta dorsal y altura máxima, utilizando un vernier,

d) se les extrajo el tracto gastrointestinal, órganos reproductivos y embriones, todo se secó y pesó por separado,

e) los embriones se contaron y se evaluó su estado de desarrollo con base en el desarrollo de los ojos estableciendo cinco etapas: 1) cuando aun no presentan ojos, 2) cuando se ve una mancha oscura, 3) cuando la mancha es negra, 4) al momento en que se diferencian las partes del ojo, y 5) cuando el ojo se aprecia claramente (Reznick, 1982),

f) se secaron por espacio de 18 a 24 horas, en un horno de secado a 55° C,

g) se pesaron en una balanza Sartorius de peso máximo de 30.00 g, obteniéndose el peso somático seco (total del peso seco menos el peso seco de los órganos reproductivos) y el peso seco total de los embriones,

h) se obtuvo la asignación reproductiva de la siguiente manera:

$$Ar = \frac{\text{peso seco de los embriones}}{\text{peso seco somático} + \text{peso seco de los embriones}}$$

(Reznick, 1982).

Como se puede observar en la Fig. 13 el valor de A_r obtenido por el método de peso seco ($x=0.2126\pm 0.0824$, $n=13$) es menor que el de pesos frescos ($x=0.3015\pm 0.0755$, $n=20$; $t_{(31)}=-3.1884$, $p=0.0032$). Aunque ambos métodos no fueron directamente comparables, se decidió que el método a seguir para evaluar la asignación reproductiva de las hembras, en todos los casos, iba a ser el de pesos frescos, ya que no implica el sacrificio de los individuos. Como se mencionó anteriormente, dicha medida se obtuvo dividiendo la diferencia del peso de la hembra antes del parto menos el peso de la hembra después del parto, entre el número de crías.

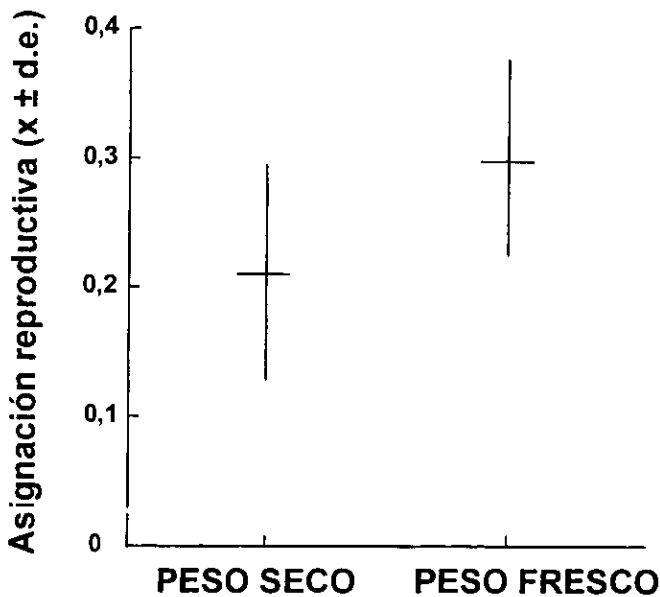


Figura 8. Asignación reproductiva obtenida por dos métodos diferentes.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis no estaría completa sin agradecer a todas las personas que de alguna manera estuvieron cerca de mi, durante la realización de este trabajo. Agradezco el apoyo y la confianza de mi asesor el Dr. Constantino Macías, al Dr. José Luis Osorno por su exhaustiva revisión y por su invaluable ayuda para que este trabajo tuviera un final feliz. A la Dra. Miriam Benabib y al Dr. Eduardo Morales, por su asesoría y su maravillosa actitud ante la enseñanza. Al Dr. Miguel Franco, al Dr. Juan Nuñez y al M. en C. Javier Manjarrez por sus comentarios y sugerencias para el mejoramiento de esta tesis. Agradezco también a CONACYT por la beca otorgada durante el estudio de maestría, y al laboratorio de conducta animal del Instituto de Ecología, UNAM, por el apoyo logístico y académico durante el curso de la maestría y el desarrollo de esta tesis. Un especial reconocimiento al personal de la División de Estudios de Posgrado y del Departamento de Biología, que tuvieron que lidiar conmigo y yo con ellos.

A mi mamá por enseñarme el deseo de superación, y el acercamiento y amor por uno mismo. A mi hermano Alfredo por esa enorme sensibilidad y preocupación por los demás. A mi hermana Claudia por su decisión y su gran capacidad de comprensión. A mi hija Mariana, con ella he aprendido lo hermoso de una sonrisa, lo importante que es compartir y respetar, y lo indispensable de un “te quiero”. A mi papá que me enseñó el gusto por la investigación.

Vaya un reconocimiento especial a los que le dan sentido a la palabra amigo. Un agradecimiento enorme a Raúl Alcalá porque esta tesis lleva mucho de él y porque durante este proceso he aprendido mucho del pensamiento científico y del punto de vista masculino. A Eduardo Vadillo, que tiene una de esas voces..., por las largas pláticas que alimentan y abrazan al espíritu y por esas discusiones en las que arreglamos el universo pero que casi nunca ponemos en práctica. A Xochitl Blanco por su eterna sonrisa y su optimismo ante la vida. A Beatriz Contreras porque sabe estar, a Guille por esa simpleza casi extinta en el ser humano, a Manolo Gellida porque fue uno de mis primeros mejores amigos, y aunque ha pasado mucho tiempo y mil cosas sigue estando presente, a Jorge Pérez León el eterno.

Por supuesto también a los compañeros de aventuras y buenos momentos alrededor de una mesa ataviada de manjares y un buen vino o una espumosa cerveza, vaya pues a Luis Zambrano, Deny Rayn, Daniel Ruiz, Lalo Pérez, Yessica Montiel, Tania del Río, Teresa Saavedra, Horacio Bonfil y Juan Manuel Becerril.