

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD IZTACALA

"ORDENAMIENTOS Y CORTEJO COMO SEÑALES QUE INDICAN CALIDAD FENOTÍPICA EN LA ESPECIE XENOPHORUS CAPTIVUS"

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

BIOLOGO

PRESENTA:

EDGAR GALILEO AVILA LUNA.

DIRECTOR DE TESIS:

DR. CONSTANTINO MACIAS GARCIA

INSTITUTO DE ECOLOGIA, U.N.A.M.



2002





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.



DEDICATORIAS:

A mis padres: Fco. Javier Ávila y Na, del Carmen Luna, gracias por su apoyo y comprensión que me han brindado, desde mi existencia y el amor que siempre he recibido.

> A mis Abuelos: León Ávila y Suadalupe Domínguez Que aunque ya no se encuentran entre nosotros, espero que estén bien

A mis hermans: Pascal, Copernico y Atenea Regina, gracias por haber estado en los buenos y malos momentos de mi vida.

> A mis líos: Isaac Luna y José Luis Tejeda, gracias por su motivación durante y después de mi carrera.

A mis amugos: Fabiola Núñez, Fabián Rivera, Roberto Kernández, Verónica Rivera, por su amistad incondicional.

Especialmente a la muerte parque aun na me ha visitado.

AGRADECIMIENTOS:

Al Dr., Constantino Macías Garcia por haberme dado la oportunidud, y la confianza de aceptarme en su equipa de trabajo.

 ${\mathfrak A}$ mis padres, por el apoyo y la confianza que me tienen

A Paola Cuerro, por su comprensión y apayo por haberla encontrado no antes ni después sino en el momento justo.

> A mis compañeros del Instituto de Ecología, en especial a César González y Marina de la Vega por su apoyo para la realización de esta Fesis.

INDICE

I. RESUMEN	1
II. INTRODUCCIÓN	2
III. ANTECEDENTES	7
IV. OBJETIVO	9
V. HIPÓTESIS	9
VI. PREDICCIONES	9
VII. MÉTODO	17 17 21
IX. DISCUSIÓN	26
X. CONCLUSIONES	29
XI. BIBLIOGRAFÍA	30
XII APENDICE	37

RESUMEN

Los caracteres sexuales secundarios son estructuras o conductas que incrementan la probabilidad de obtener pareja. Están presentes por lo común solo en un sexo (típicamente los machos) y pueden ser astas, cuernos, cantos, alas o aletas grandes, coloración vistosa, conducta de cortejo, etc. Darwin (1871) definió a la selección sexual como el proceso que conduce a la existencia de tales atributos y distinguió dos tipos. 1) La selección intrasexual es la competencia entre machos por tener acceso a las hembras, en la cual pueden haber varios mecanismos por los cuales los machos intentan monopolizar a las hembras. 2) La selección intersexual es la elección de pareja por parte de las hembras, quienes prefieren a ciertos machos por sus ornamentos muy desarrollados, la conducta de cortejo o su salud, reflejada en los ornamentos. Ésta última posibilidad supone que los machos al cortejar reflejan su calidad fenotípica, ya que aquellos enfermos no podrían cortejar. Un caso extremo sería aquel en que la conducta de cortejo incrementa la probabilidad de contagio por parásitos. En éste trabajo exploré ésta posibilidad usando como modelo al pez nativo Xenoophorus captivus (Goodeidae), en parte puesto que su cortejo incluye agitar su cuerpo en contacto con el sustrato, a lo que llamé "barrerse". Específicamente evalué: 1) en qué medida las preferencias de las hembras se basan en la morfología o en la conducta de los machos; 2) si los machos de X. captivus al cortejar se exponen más a los ectoparásitos; y 3) si los machos al estar contagiados por ectoparásitos (Ichthyophthirius multifiliis) interrumpen el cortejo. Encontré que las hembras son más atraídas por la intensidad de cortejo de los machos que por el tamaño (atributo morfológico blanco de la selección intersexual en goodeidos). También encontré experimentalmente que los machos al estar cortejando son más susceptibles al contagio por I. multifiliis, pero no encontré un efecto substancial del contagio en la cantidad de cortejo bajo mis condiciones experimentales. Propongo que el cortejo de X. captivus es un atributo o conjunto de atributos sexualmente seleccionado(s), que incluye elementos que incrementan el peligro de contagio, y que el contagio puede ser evaluado instantáneamente por las hembras al "rascarse" los machos (lo que consiste en frotar los flancos o el vientre enérgicamente contra objetos sólidos, y es independiente del contexto social). Concluyo que se trata de un atributo que muy probablemente evoluciona como un indicador de calidad fenotípica de los machos usado por las hembras al evaluar parejas potenciales.

INTRODUCCIÓN

Los caracteres epigámicos son atributos sexuales secundarios presentes típicamente en los machos (Andersson, 1994; Macías Garcia, 1998) y son por lo común estructuras o conductas que incrementan la probabilidad de obtención de pareja reproductiva mediante la atracción de parejas, o el combate entre miembros de un sexo por acceso a ellas (selección inter- e intrasexual respectivamente Darwin 1859, 1871).

La selección intrasexual es la consecuencia de la competencia, típicamente entre machos, para tener acceso a apareamientos. Un resultado de éste tipo de selección es que los machos evolucionan atributos como astas y espolones, que les ayudan a competir por el acceso a las hembras, pero hay también formas más sutiles de competencia entre machos. Una posibilidad es que éstos cuenten con mecanismos para remover o incapacitar el esperma previamente depositado por otros machos, o bien para manipular la receptividad de las hembras (Cordero 1995). Por ejemplo, en roedores los machos al final del eyaculado transfieren un coagulante al tracto reproductivo de la hembra, lo que forma un tapón que presumiblemente reduce la posibilidad de que otro macho la insemine. La competencia entre machos ha llevado a la aparición de mecanismos para remover dicho tapón. Algunos insectos transfieren junto con el esperma sustancias que induce a las hembras a ovular y/o disminuyen su receptividad (Eberhard; Cordero, 1995). Otra consecuencia de la selección intrasexual es la ocurrencia de machos satélite, los cuales no gastan energía en emitir señales para atraer a las hembras, sino que interceptan a aquellas que son atraídas por otros machos (Ryan, 1993).

La competencia entre machos puede ser menos directa, por ejemplo incrementando la probabilidad de encontrarse con hembras receptivas, al promover la movilidad o la capacidad de detectar hembras. Una forma particular de incrementar la tasa de encuentro con hembras es atrayéndolas mediante feromonas, llamadas o la exhibición de ornamentos. Como en éste caso las hembras eligen entre machos, el resultado es la selección intersexual (ver adelante).

La selección intersexual o elección de pareja, se refiere a la preferencia de las hembras por aparearse con solo ciertos machos, aceptándolos en función de la calidad de sus ornamentos (Macías Garcia, 1993; 1998). Darwin (1859, 1871) definió a la selección sexual como el proceso que conduce a la existencia de ornamentos en los machos, siendo éstos atributos que tienen como única función atraer a las hembras o combatir por ellas. Lo que no hizo Darwin fue explicar porqué las hembras prefieren a machos con ornamentos ni porqué ellas mismas carecen de ornamentos y de coloración llamativa (Darwin, 1871). Éstas preguntas fueron abordadas por Wallace (1889), quien propuso que la carencia de ornamentos en hembras les confiere protección. Wallace (1889) propuso además que los caracteres ornamentales secundarios en los machos pueden indicar vigor (Wallace, 1889; Zuk, 1984).

Aunque Darwin probablemente no lo percibió, la crítica de Wallace es un tanto innecesaria: es posible que los ornamentos evolucionen por elección de pareja incluso si no se relacionan con el vigor o calidad de los machos (esto es, aún sí se trata de atributos arbitrarios). Esta forma de selección intersexual por atributos arbitrarios se conoce ahora como selección sexual Fisheriana (Fisher 1915, 1958) o proceso desbocado ("runaway"). La idea es que un macho con un carácter ornamental es elegido por hembras, como una consecuencia de la expresión de preferencias arbitrarias. En este esquema, los machos desprovistos de ornamentos no se aparean con las hembras selectivas, pero los machos ornamentados se aparean con las hembras selectivas y con las no selectivas, teniendo una ventaja reproductiva que conduce a que cada vez haya más machos con ornamentos. Como las hembras selectivas siempre se aparean con los machos ornamentados, al final se heredan conjuntamente los ornamentos (que se expresan solo en machos) y las preferencias (que se expresan solo en hembras; Lande 1981, Kirkpatrick, 1982 O'donald 1962, 1967). Si las hembras eligen no solamente a machos con ornamentos (preferencias absolutas), sino con los ornamentos más grandes (preferencias relativas), el proceso desbocado puede conducir a la exageración de los ornamentos hasta el punto en que la selección natural los penalice (Fisher, 1953; Pomiankowski, 1988).

Las idea de Wallace (1889), sin embargo, no es descabellada. Aunque el proceso desbocado puede conducir a la exageración de atributos arbitrarios, es también posible que los ornamentos que indiquen el valor o calidad de los machos sean promovidos por la elección de pareja al representar beneficios para las hembras. Por ejemplo, si la probabilidad de sobrevivir de un macho decrece en función del tamaño de sus ornamentos, un macho adulto con grandes ornamentos será sin duda un individuo de gran calidad, ya que ha sobrevivido a pesar de tal impedimento ("handicap"); ésta idea fue propuesta por Zahavi (1975). Las razones por las cuales las hembras se pueden beneficiar de elegir a machos en función de atributos que indiquen su calidad son de dos tipos: directas (fenotípicas) e indirectas (genéticas). Los beneficios directos pueden incluir compartir territorios de buena calidad, recibir regalos nupciales, garantizar cuidado parental de buena calidad, o el que la pareja sexual esté libre de parásitos (Zuk, 1984; Hamilton & Zuk 1982). Los beneficios indirectos serían de tipo genético, incluyendo el que los hijos de machos ornamentados hereden genes que les confieren viabilidad, resistencia a parásitos, (Hamilton & Zuk 1982), capacidad para escapar de depredadores (Macías Garcia, et al 1994). Para que un ornamento sea un buen indicador es preciso que sea costoso (Zahavi, 1977) y que por tanto su expresión sea un indicador "honesto" de la calidad del macho. Un carácter afectado de este manera por la Selección sexual pudiera estar correlacionado a la desventaja impuesta sobre este macho (Zahavi, 1975). El problema con ese modelo es que si la selección (sexual y natural) privilegia por muchas generaciones a los organismos más viables, al cabo de un tiempo todos serán igualmente viables y no habrá de donde elegir, es decir, que no habrá varianza genética ni en ornamentos ni en viabilidad (Maynard, 1978).

En rescate al Modelo del Handicap surgió la propuesta de que la existencia de los ornamentos refleja la resistencia a los parásitos (Zuk, 1984; Hamilton & Zuk 1982), y las hembras pueden seleccionar al macho capaz de mostrar que está sano y libre de parásitos (Hamilton & Zuk 1982; Dugatkin & Godin 1998), Si consideramos que los parásitos y sus hospederos co-evolucionan, en el mediano plazo las defensas que servirán contra un parásito dejan de ser operantes. Esto rompe la correlación entre el desarrollo del ornamento y la resistencia al parásito, estableciendo la varianza en adecuación y ornamentación de los machos.

Hamilton y Zuk (1982) propusieron el modelo del parásito-hospedero, el cual explica un posible escenario para la evolución de preferencias de las hembras por machos resistentes a los parásitos. En el modelo se postula la existencia de dos morfos entre los machos del hospedero, y en ambos la expresión de los ornamentos es una función negativa del grado de parasitismo que experimentan, y dos tipos de parásitos, los cuales solo atacan a un morfo cada uno. Al inicio, los machos de uno de los morfos son exitosos porque la población del parásito que los ataca es muy pequeña. Como la virulencia en los parásitos evoluciona rápidamente, en un segundo momento evolutivo el parásito es más eficiente en infectar al hospedero, y los machos del morfo inicialmente exitosos son ahora más vulnerables a la infección. Consecuentemente los machos del morfo alternativo incrementan en la población ya que el parásito que los ataca es ahora el menos virulento; ahora a las hembras les conviene seleccionar a éste tipo de macho. Este modelo supone que los parásitos y el hospedero nunca llegan a un equilibrio, por lo que siempre hay varianza sobre la que puede operar la selección sexual. Hamilton y Zuk también propusieron que en especies que son más vulnerables a los parásitos la selección sexual favorece gradualmente el desarrollo de características que permitan a la hembra evaluarlos (Read & Weary, 1990).

La hipótesis de Hamilton y Zuk ha abierto un área de estudio que incorpora cada vez más la investigación fisiológica en el estudio de la selección sexual. Por ejemplo, se ha encontrado que la testosterona compromete el sistema inmune de los machos (Folstad, & Karter, 1992). Si esto es cierto, algunos machos, los de más "calidad", serán los únicos que puedan pagar los costos inmunológicos derivados de mantener altos niveles de testosterona (y con ello caracteres epigámicos muy desarrollados), pero los machos de menor calidad no podrán pagar ese costo; usarán menos testosterona y tendrán ornamentos menos desarrollados. Es también posible que los machos regulen los niveles de testosterona, elevándola cuando encuentran a una hembra para cortejarla, o reduciendo su circulante cuando se infectan por algún parásito (Folstad & Karter, 1992).

Existen algunas demostraciones empíricas de la hipótesis de Hamilton y Zuk. Møller (1990) observó que las hembras de golondrinas (*Hirundo rustica*) prefieren a machos con la cola larga, presumiblemente porque la longitud de la cola se correlaciona

negativamente con la carga de parásitos. Esto fue posteriormente verificado por el mismo autor (Møller 1994) quien encontró que la cola larga de machos de golondrinas de granja es alterada por la interacción de parásitos, y las hembras prefieren a machos con el plumaje de la cola en buenas condiciones. Møller (1990) también determinó que los parásitos influyen en la conducta del hospedero.

Más evidencia en apoyo a la hipótesis de Hamilton y Zuk (1984), esta vez con peces, fue presentada por Milinski y Bakker (1990). Ellos trabajaron con el pez espinoso (Gasterosteus aculeatus), que presenta en la estación de crianza una coloración rojo brillante, foco de la elección por las hembras, y que realiza despliegues estereotipados de cortejo (el baile en zig-zag) para atraer hembras a que ovipositen en el nido que construye en el centro de su territorio (Tinbergen, 1989). Milinski y Bakker encontraron que al macho espinoso al infectarse con parásitos (Ichthyophthirius multifiliis) disminuye la intensidad de su coloración roja, pero en cambio incrementa la intensidad de su cortejo. Las hembras, por su parte, manifiestan preferencias por los machos más rojos (no infectados), pero no por los que cortejan más. Milinski y Bakker (1990) concluyeron que la coloración del macho espinoso decrece cuando es infectado por parásitos, por lo que es un buen revelador del Handicap. En cambio, el cortejo no tuvo efecto en la elección de pareja, y los autores argumentaron que, dado que el cortejo no conlleva información sobre la calidad de los machos en términos de parasitismo, ésta es una variable irrelevante para las hembras ya que el macho es el que se encarga del cuidado de los huevos en el nido. Es posible que en especies en que los machos no tienen coloración diferente de las hembras, pero sí exhiben bailes de cortejo, éstos despliegues hayan evolucionado en parte como indicadores de calidad (incluyendo resistencia a parásitos). Nosotros evaluamos esa idea usando a Xenoophorus captivus (Hubbs & Turner, 1939), un pez de la familia Goodeidae, endémico de México y oriundo del Estado de San Luis Potosí. Además de tener aletas más desarrolladas que en las hembras, en éste goodeido los machos al cortejar ejecutan una serie de "barridas" que parecerían exponerlo a patógenos del substrato.

ANTECEDENTES

De *X. captivus* se conoce muy poco, su localidad típica se ubica en Jesús María, Río Panuco en San Luis Potosí, y algunos de sus datos merístiscos se presentan en la Tabla 1:

No. Radios en la aleta Dorsal	12-14	
No. Radios de la aleta Anal	13-16	
Longitud Total (cm)	4-6	
Cariotipo 2n= 48	2	Cromosomas Submetacéntricos
	46	Cromosomas Subtelocéntricos

Tabla 1.- Datos merísticos de Xenoophorus captivus a partir de Hubbs y Turner (1939).

Se ha reportado la presencia de X. captivus en lagunas y ríos como Agua del Medio, Moctezuma, Presa de San Isidro, Río Santa María, Río Panuco, El Venado, Tierra Quemada y los Rodrigo, todos en San Luis Potosí, ya ha desaparecido de varias localidades. Otros elementos nativos de la ictiofauna en esas localidades son Goodea gracilis y Xenotoca variata. Aunque el género Xenoophorus incluía originalmente a 3 especies, ahora se considera que se trata solamente de variedades locales de X. captivus, que persiste en por lo menos cinco poblaciones, incluyendo las localidades tipo de las tres especies reconocidas por Hubbs y Turner (1939).

En este trabajo decidimos utilizar al ectoparásito *Ichthyophthirius multifiliis* (el mismo usado por Milinski y Bakker). Se trata de un parásito cosmopolita, conspicuo y típicamente no es letal para su hospedero. Es un protozoario ciliado, uniforme holótrofico, su macronúcleo tiene forma de herradura y su reproducción es por fisión múltiple. El ciclo de vida de *I. multifiliis* es muy corto. Dependiendo de la temperatura, a 22°C el ciclo se completa de 10 a 14 días, pero si se sube la temperatura se puede acelerar, (Post, 1984; Reichenbach 1982). Se reproduce en el sustrato y al salir los tomites se enquistan en su hospedero, el cual lo envuelve con células epidérmicas para enquistarlo, dando lugar al característico punto blanco. Si los tomites en 48 horas y a una temperatura entre los 24 y 26°C no encuentran hospedero estos morirán (Kudo, 1980; Post, 1984; Reichenbach 1982).

Es un parásito frecuente de peces de acuario y tanto su reproducción en cautiverio, como su tratamiento, son relativamente simples. En infecciones prolongadas puede infectar órganos internos y causar la muerte (Post, 1984; Reichenbach 1982).

OBJETIVO

Caracterizar el cortejo y la elección de pareja en *X. captivus* con base a la hipótesis propuesta por Hamilton y Zuk (1982)

HIPÓTESIS

El cortejo en *Xenoophorus captivus* incluye señales que indican calidad fenotípica.

PREDICCIONES

- Las hembras de X. captivus eligen a los machos en función de los atributos del cortejo.
- 2) El estilo de cortejo de *X. captivus* (barrerse cuando cortejan) expone a los machos a parásitos en el sustrato.
- 3) La infección de la piel afecta negativamente al cortejo.

MÉTODO

Los peces fueron colectados de tres localidades, utilizando el método de captura con red de mano, trampas y red de chinchorro, en el mes de mayo de 1999 (Tabla 2).

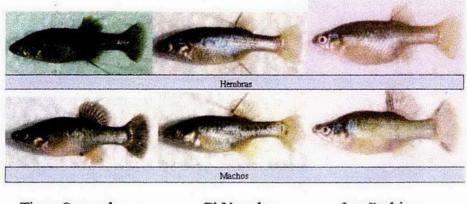
- El Venado, un manantial al Norte de San Luis Potosí (ocho parejas de peces adultos).
- 2) Los Rodrigo, una presa al Sureste de San Luis Potosí (tres parejas de peces adultos).
- Tierra Quemada, un río al Sur de San Luis Potosí sobre la carretera No. 57 (Querétaro-S.L.P.) en el Kilómetro 138.5 (tres parejas de peces adultos).

Tabla 2. Características de las localidades en donde se colectó Xenoophorus captivus.

Características	El Venado	Los Rodrigo	Tierra Quemada
Localización	1800 msnm	1862 msnm	1756 msnm
	N 22°56'35"	N 21°54'16"	N 21°43'28"
	W 101°05'21"	W 100°57'41"	W 100°44'21"
Ph	7.5	6.5	8.0
Temperatura (°C)	24	21	24
Profundidad (cm.)	35	50	30
Transparencia (%)	100	30	100
Sedimento	Poco fangoso	Arenoso	Poco fangoso
Algas	Poca variedad	Ninguna	Gran variedad Filamentosas
Rocas	Pocas	Bastantes	Pocas
Otras sp.	Cyprinus carpio	Cyprinus carpio	Goodea gracilis
			Hyla sp.
Coloración del pez	Verde	Verde azulosa	Azul

Los peces de ésta especie presentan dimorfismo sexual en color y morfología. En nuestra muestra fue evidente en los machos la presencia de aletas más grandes que las de las hembras y en el borde de la aleta caudal presentaron una banda amarilla, que era más evidente durante interacciones con otros peces, cuando el resto del cuerpo y aletas se

tornaban más obscuros. La coloración general era verdosa o azulada, y variaba entre poblaciones (Figura 1).



Tierra Quemada

El Venado

Los Rodrigo

Figura 1.- Hembras y machos de X. captivus de las poblaciones usadas en éste estudio.

I - CUIDADOS EN EL LABORATORIO.

Al llegar los peces al laboratorio, los instale en peceras de 40 litros, agregándoles un medicamento general basándose en sales de plata (acuarisol®), así como sal (NaCl) sin yodatar. Aquellos peces que a pesar de los medicamentos preventivos enfermaron, fueron tratados con medicamentos específicos en función de la enfermedad presentada (ver Apéndice 1). En las peceras se mantuvieron con aeración y temperatura constante (24°C aproximadamente), con un fotoperíodo de 12 horas de luz (8:00 a 20:00), y con musgo

como refugio. Los peces fueron alimentados dos veces al día con hojuelas (seravipan®) y en ocasiones se le dio alimento vivo (*Artemia* sp.).

II - OBSERVACIÓN DE CORTEJO.

Puesto que no es posible cuantificar cortejo sin una descripción previa, el objetivo de ésta parte del proyecto fue obtener una descripción detallada de la conducta de cortejo de *X. captivus*. Los siguientes procedimientos los efectué con los peces de las tres poblaciones.

Una vez que los peces estuvieron adaptados en laboratorio y libres de infecciones se procedió a separarlos por sexo; ello garantiza una alta motivación para cortejar al ser puestos de nuevo en contacto con miembros del otro sexo. Después de dos semanas inicie una serie de observaciones de conducta. Dos machos fueron separados cada día, y cada uno fue puesto en una pecera de observación de 40 litros, que incluía un filtro de esponja, musgo, y un sustrato de grava. Tras un periodo de habituación de 24 horas se introduje en una de las peceras una hembra de tamaño similar al del macho, y observe la conducta de cortejo durante 20 minutos, repitiéndose posteriormente el procedimiento con el otro macho, al que le presente una hembra distinta. Repetí este procedimiento diariamente por tres meses (exceptuando fines de semana) hasta que obtuve una descripción completa de la conducta de cortejo en *X. captivus*.

III - PREFERENCIA POR ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS Y CONDUCTUALES.

Para evaluar la primera predicción, en esta parte del proyecto busque determinar si la talla de los machos o la duración del cortejo influyen en la preferencia de las hembras. En ésta serie de observaciones los peces continuaron separados por sexo. Cada individuo fue medido (longitud estándar o patrón; LP) y le asigne una identidad a cada pez, que fue mantenido individualmente en un compartimiento dentro de su acuario (tres por pecera).

Realice dos observaciones por día. En cada una tome dos machos de distinto tamaño (X=0.145±0.1461), y una hembra elegida arbitrariamente (no implemente un procedimiento estrictamente aleatorio), que fueron colocados en una pecera de 60 litros (100 X 25 X 25 cm) dividida transversalmente en tres compartimentos mediante láminas de vidrio. Un macho fue puesto en cada uno de los compartimentos de los extremos, y la hembra en el central (Fig. 1). Durante las 24 horas del periodo de habituación, los peces no podían verse ya que coloque cubiertas opacas en cada una de las divisiones de vidrio. Después de 24 horas quite las cubiertas opacas e inicie el registro de conducta que duró 1 h 45 min. En éste registre frecuencia y duración con que la hembra visitaba a cada macho, usando como criterio de visita el que la hembra estuviera a un cuerpo de distancia o menos del vidrio que la separaba del macho. Además cuantifique la frecuencia y duración de los despliegues de cortejo de los machos (una vez descritos siguiendo el procedimiento explicado más arriba, y cuyas definiciones se reportan en la sección de RESULTADOS). Este procedimiento lo realice con las 14 hembras, lo que implicó que en ocasiones usara repetidamente algunos machos (solo había 14 peces, y se necesitaban 14 pares), cuidando que los tres peces fueran de la misma población. Nunca use más de una vez el mismo par de machos, para evitar pseudo-replicación.

Al término de las observaciones procedí a realizar una repetición, sólo que ahora los machos fueron cambiados de lugar, es decir, que el macho que se encontraba a su lado izquierdo ahora estaría del lado derecho y viceversa.

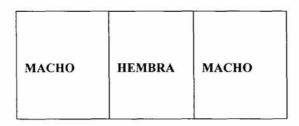


Figura 2.- Diagrama del acuario usado para evaluar la preferencia de hembras por atributos morfológicos (tamaño) de los machos.

IV - RELACION CORTEJO/ECTOPARASITO.

En esta serie de observaciones busqué evaluar las predicciones 2 y 3 de mi hipótesis, o sea determinar si algún aspecto del cortejo, particularmente la conducta denominada "barridos" (ver descripción en RESULTADOS), incrementa la probabilidad de infecciones por "Ich", y si al ocurrir tales infecciones la duración del cortejo se reduce.

Éste experimento requería mantener una población de parásitos en estado infeccioso (tomites), y puesto que el ciclo de vida de *I. multifiliis* se acelera a altas temperaturas fue preciso mantener éstas peceras a 31°C.

Los peces se mantuvieron separados por sexo, y les asigne un número por pareja, es decir, un macho con una hembra. Para esta parte utilice tres peceras de 40 litros (A-C; Tabla 3) cada una con una condición. El experimento consistió en exponer a cada pareja (macho-hembra) a las siguientes condiciones: Día 1, aclimatación + línea de base (medición de la tendencia basal de ejecutar las conductas de cortejo), Días 2-6 aclimatación + exposición a parásitos, Día 7 aclimatación + línea de base (30 min. por cada condición).

Los frecuentes cambios de temperatura entre peceras pueden ser dañinos para los peces, por lo que tuve que hacerlo gradualmente, y ello determinó agregar una paso (aclimatación) al protocolo experimental. Establecí entonces una pecera de aclimatación (A), con la misma temperatura y aspecto general al de las demás peceras experimentales, de las que difería en dos detalles: no contenía parásitos, y agregué una barrera opaca para evitar que macho y hembra se vieran. En ésta pecera cada pareja pasó 30 minutos aclimatándose a las condiciones experimentales, pero sin verse, por lo que no afectaba en ésta parte la tendencia de los machos a cortejar. Cada pez se mantuvo dentro de una bolsa de plástico con agua de su propia pecera hasta que las temperaturas en la bolsa y en la pecera de aclimatación fueran iguales (30 min).

Tabla 3. Condiciones experimentales para la evaluación del efecto del cortejo sobre la probabilidad de que los machos de *X. captivus* sean infectados por ectoparásitos.

	PECERA "A"	PECERA "B"	PECERA "C"	
TRATAMIENTO	No Ich	No Ich	Ich	
TEMPERATURA	31°C	31°C	31°C	
PAREDES	Opacas	Opacas	Opacas	
FONDO	Grava	Grava	Grava+musgo	
USO	Aclimatación	Linea de base	Exposición	

Una vez concluido el periodo de aclimatación, el macho y la hembra de la pareja eran transferidos a la pecera "B" (para medir la línea de base, lo que solo ocurrió los días l y 7) o a la pecera "C" (donde se medía la conducta en presencia de parásitos; ver Tabla 3); ello ocurrió los días 2 al 6). En ambos casos (línea de base o exposición a parásitos) el macho era liberado en la pecera y la hembra se mantenía dentro de la bolsa. Durante la medida de la línea de base (días 1 y 7), todas las hembras fueron mantenidas en el fondo mediante un plomo dentro de su bolsa, para controlar el efecto de fondo. Durante las exposiciones a parásitos (días 2 al 6), las hembras de pareja con números non fueron primero mantenidas en el fondo, y las de pareja con números par se mantuvieron flotando en sus bolsas sin plomos. Ello determinó que los machos de parejas nones pudieran efectuar la conducta de "barridos", y los de parejas con números pares no, ya que se veían forzados a cortejar cerca de la superficie. En todos los casos (días 1 al 7) se registró la conducta de los machos durante 30 minutos, y posteriormente se regresaron los peces a su pecera original en bolsas con agua a 31 °C, donde permanecieron por 30 minutos antes de ser liberados, a fin de evitar shocks térmicos. En una segunda serie se repitió el procedimiento invirtiendo el tratamiento (i.e. las hembras de parejas nones se mantuvieron ahora flotando, v viceversa).

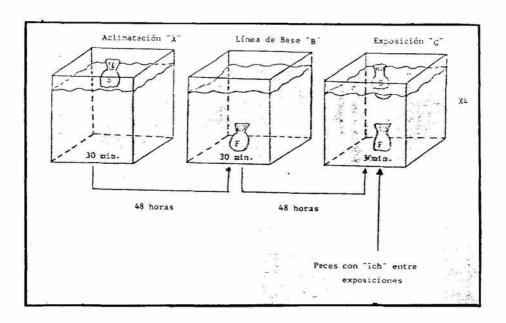


Figura 3.- Esquema del procedimiento experimental para evaluar el efecto del cortejo en la infección por *I. multifiliis*. (Ver texto). F=fondo, S=superficie. Cada pez fue evaluado 4 veces consecutivas en la condición "C", pero solo una vez en "A" y dos veces, una al principio y otra al final, en "B" (A,B,C,C,C,C,B).

Entre observaciones, en la pecera "A" se mantuvieron peces (*Poeciliopsis gracilis*) infectados con Ich, que eran sacados durante las observaciones.

RESULTADOS

I - DESCRIPCIÓN DEL CORTEJO.

Xenoophorus captivus presentó las siguientes conductas al cortejar:

A) ACERCAMIENTOS.

Descripción: Es la aproximación de un pez a otro, por ejemplo un macho hacia una hembra,

manteniéndose a un cuerpo de distancia aproximadamente; en algunas ocasiones el macho

se acerca a la hembra, la rodea y efectúa movimientos lentos y aparentemente cautelosos.

Ubicación: Superficie, fondo o en la parte media del cuerpo de agua.

Contexto: Ocurre en peleas y cortejo.

Frecuencia: Ocurre varias veces durante el encuentro.

B) EL MACHO SE EXHIBE A LA HEMBRA.

i) Aletas exhibidas.

Descripción: Ocurre típicamente cuando la hembra permanece inmóvil. El macho maniobra

hasta ubicarse frente a ella ya sea lateralmente o rodeándola. Al final el macho ocupa el

campo visual de la hembra. Desde ésta posición el macho se acerca a un cuerpo de

distancia en el mismo plano horizontal de la hembra, y extiende las aletas dorsal, anal y

caudal, mientras que las pectorales son usadas para maniobrar.

Ubicación: Fondo o parte media y en pocas ocasiones en la superficie del cuerpo de agua.

Contexto: Ocurre en peleas y cortejo.

Frecuencia: Ocurre varias veces durante el encuentro.

ii) Barrida.

Descripción: Después de que el macho se ha exhibido a la hembra, se separa de ella,

aproximadamente de uno a tres cuerpos de distancia (y siempre en el mismo plano

horizontal de la hembra); el macho sé mueve lateralmente hacia atrás mientras se agita, y

eventualmente toca el sustrato con su región opercular (y ocasionalmente ventral),

posteriormente se aproxima de nuevo a la hembra. Durante este despliegue el macho dirige

su cabeza hacia la cabeza de la hembra (i.e. están frente a frente).

Ubicación: Fondo del cuerpo de agua, es decir, en el sustrato.

Contexto: Solamente ocurre durante el cortejo.

17

Frecuencia: No es muy frecuente y casi siempre va acompañado después de un flagging.

iii) Respuesta de la hembra cuando el macho se exhibe.

Descripción: Desde que el macho empieza a efectuar acercamientos y a exhibirse hacia la hembra, ésta permanece inmóvil, aparentemente viendo los movimientos del macho si es receptiva al cortejo de ese macho, en caso contrario, huye o efectúa movimientos de sumisión (ver más abajo).

Ubicación: Fondo o parte media y en pocas ocasiones en la superficie del cuerpo de agua.

Contexto: Ocurre durante el cortejo, como una respuesta de la hembra hacia el macho.

Frecuencia: No es frecuente ya que solo ocurre una sola vez por evento de cortejo o se alarga dependiendo de la insistencia del macho al cortejar a la hembra.

iii)Flagging.

Descripción: Se observa cuando el macho después de efectuar varios acercamientos hacia la hembra y exhibirse, extiende sus aletas dorsal, pélvica y caudal ondulándolas como si estuviera efectuando un "bandereo" a menos de un cuerpo de distancia de la hembra y aproximándose lateralmente a ella.

Ubicación: Fondo o parte media y en pocas ocasiones en la superficie del cuerpo de agua.

Contexto: Ocurre únicamente en el cortejo.

Frecuencia: Esta conducta es uno de los despliegues más frecuentes durante el cortejo (y parece ser compartida con muchas otras especies de goodeidos).

C) RASCADO.

Esta conducta aparece en dos contextos:

- Cuando el macho o la hembra se frotan con cualquier objeto que se encuentre dentro de la pecera, como respuesta a un estímulo, probablemente un ectoparásito.
- 2) Cuando el macho está cortejando a la hembra puede interrumpir el curso normal de esta conducta y restregarse varias veces seguido de un flagging. Generalmente esto sucede cuando el macho efectúa lo que he llamado como "barrida".

Ubicación: En cualquier parte del cuerpo de agua donde se encuentren objetos contra los cuales restregar el cuerpo.

Frecuencia: La frecuencia es una función de la intensidad de la infección.

D) CÓPULA.

Descripción: El macho se acerca a la hembra lateralmente doblando las aletas hacia ella, como si la estuviera abrazando; posteriormente pega el gonopodio (aleta anal modificada) a la cloaca de la hembra. Aparentemente es entonces cuando ocurre la eyaculación.

Ubicación: En el fondo o parte media del cuerpo de agua.

Contexto: Ocurre solamente en el cortejo.

Frecuencia: No es tan frecuente como el cortejo (Flagging).

U.HAM CANTU

E) SUMISIÓN.

Descripción: Esta conducta la presentan el macho y la hembra. En el caso de los machos cuando hay una pelea, el macho subordinado pliega las aletas (dorsal, anal y caudal), quedándose inmóvil, el cuerpo inclinado a 45° aproximadamente y con la cabeza abajo-cola arriba. En las hembras cuando no aceptan que un macho las corteje, también se inclinan a 45° aproximadamente, plegando las aletas.

Ubicación: En cualquier parte del cuerpo de agua.

Contexto: Ocurre solamente en peleas.

Frecuencia: Dependiendo del número de machos o hembras que haya en el cuerpo de agua, y de la receptividad de éstas.

F) PELEA.

Descripción: Se observan principalmente en los machos para establecer una jerarquía o bien para tener acceso a las hembras. La pelea consiste en que los machos extienden y hacen vibrar las aletas, realizando con ello ondas en el agua, lo que presumiblemente le indica al otro macho cual es el tamaño del combatiente. Si ambos machos persisten, puede ocurrir que dirijan mordidas uno al otro, hasta que uno de ellos manifiesta "sumisión". A partir de ese momento el macho ahora dominante muestra una coloración más intensa, nadando con la cabeza arriba-cola abajo y con una inclinación de 45° aproximadamente. En contraste la coloración del macho derrotado es muy tenue, y se mueve con la cabeza abajo-cola arriba y con una inclinación de 45° aproximadamente. En las hembras al igual que en los machos existe una jerarquía, las hembras dominantes persiguen a las hembras subordinadas. Esta

conducta no es muy común que sé de entre hembras y no se ha visto que hagan una

ondulación de las aletas antes de la pelea.

Ubicación: Cualquier parte del cuerpo de agua.

Contexto: Cuando hay conflicto entre peces por algún recurso (espacio, alimento, hembras,

etc.).

Frecuencia: Es muy frecuente.

G) MORDIDAS.

Descripción: Esta conducta se observa en las peleas. Cuando un macho subordinado se

acerca a una hembra, el macho dominante persigue al macho subordinado intentando

morderlo en su aleta caudal, hasta alejarlo de la hembra. Casi no se presenta entre hembras

o entre un macho y una hembra.

Ubicación: En cualquier parte del cuerpo de agua.

Contexto: Ocurre durante las peleas.

Frecuencia: Es la conducta más frecuente durante las peleas.

H) ESCAPE.

Descripción: Esta conducta se presenta siempre después de una pelea. El pez dominante

persigue al otro cuando se acerca a su territorio o a una hembra, entonces el pez

subordinando huye de él (ver pelea).

Ubicación: En cualquier parte del cuerpo de agua.

Contexto: Ocurre en peleas, o en estado silvestre cuando hay algún depredador cerca.

Frecuencia: Dependiendo del contexto.

I) ESCONDER.

Descripción: Normalmente ocurre con un pez subordinado. Como resultado del escape, un

pez permanece inmóvil y bajo las rocas o cualquier objeto que le oculte del macho

dominante. (ver pelea).

Ubicación: En cualquier parte del cuerpo de agua, siempre y cuando puedan ocultarse.

Contexto: Al termino de una pelea o cuando algún depredador está cerca.

Frecuencia: Depende del contexto.

20

II - PREFERENCIA POR ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS Y CONDUCTUALES.

Las hembras pasaron en promedio 3512 ± 2025 segundos (49% del tiempo de observación) cerca de cada macho (98% visitando a un macho o al otro). La mitad de las hembras (5 de 10) pasaron más tiempo en la vecindad del macho mayor que cerca del macho menor. De hecho, la diferencia en tamaño entre los machos (tamaño del macho mayor menos el tamaño del menor) no se correlacionó con la diferencia en el tiempo que las hembras pasaron con cada uno (tiempo con el mayor menos tiempo con el menor; r = 0.12, gl. = 8, p = 0.7). Las hembras visitaron a los machos un promedio de 272 ± 164 veces a cada macho (en las dos exposiciones). Un número menor de hembras visitó mas veces al macho mayor (3 de 10) que al menor (7 de 10), una diferencia que no fue significativa ($x^2 = 1.6$, gl. = 1, p = 0.2). De nuevo, la diferencia en talla de los machos no se correlacionó con la diferencia en el número de visitas recibidas (r = 0.23, gl. = 8, p = 0.53).

Si las hembras no seleccionan a machos únicamente por su talla, es posible que lo hagan en función de su conducta, de acuerdo con nuestra hipótesis. De hecho, la diferencia en el tiempo que pasaron las hembras con el macho mayor menos el tiempo que pasaron con el macho menor, se explica mayoritariamente ($r^2 = 0.83$) por la diferencia en la frecuencia de despliegues (flagging) entre los machos ($F_{(3,6)}=15.42$, p=0.003) cuando se aplica una función sigmoide (Gompertz; Figura 4). Aún más dramático fue el efecto de la diferencia en tiempo cortejando (flagging) del macho mayor menos el macho menor, que explicó la mayor parte de la varianza ($r^2 = 0.92$) de la diferencia en tiempo que la hembra pasó con los machos ($F_{(3,6)}=34$, p<0.001; Figura 5), de nuevo ajustando una función Gompertz. Éste ajuste revela que hay una interacción entre tamaño y conducta en la responsividad de las hembras (el efecto del cortejo es más dramático cuando el macho mayor es el que corteja más, que cuando es el menor el más activo).

Sabemos que la correlación entre cortejo y permanencia de las hembras en la vecindad refleja causalidad, ya que en el 99% de las veces (n=14) la visita de la hembra concluyó después de que terminó el tren de cortejo. Ello indica que fue el cortejo lo que mantenía a la hembra cerca del macho, y no que la cercanía de la hembra motivaba al macho a cortejar.

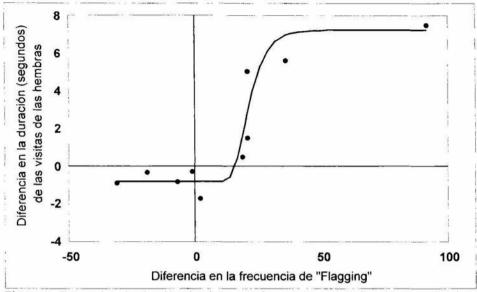


Figura 4.- En pruebas de elección simultánea, la frecuencia total de flagging (cortejo) tiene un efecto significativo en la cantidad de tiempo que la hembra pasa con un macho.

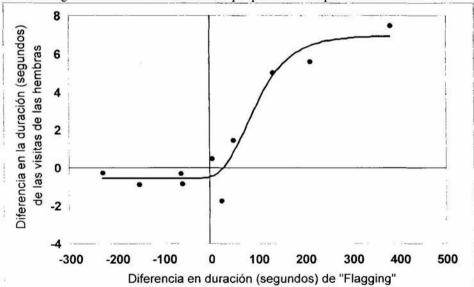


Figura 5.- En las mismas pruebas. La duración total de flagging prolonga la duración de acercamientos de la hembra; 99% de las aproximaciones de las hembras terminaron después de que el macho cesó de efectuar flagging.

III - RELACIÓN CORTEJO/ECTOPARÁSITO

Cuando la hembra se presentaba en el fondo, los machos tenían la oportunidad de efectuar barridos. En esas condiciones la frecuencia de machos que se rascaron contra objetos en la pecera fue siempre mayor que cuando la hembra se presentaba en la superficie y no se rascaban. La diferencia fue significativa en los días dos y tres de la primera ronda de encuentros (prueba de la probabilidad exacta de Fisher, p = 0.05; Figura 6). El efecto en la repetición fue menos evidente en la segunda ronda de encuentros, pero al final (día de retorno a la línea de base) fue nuevamente significativa (Figura 7). Los datos en estas pruebas (1ª y 2ª ronda) no se juntaron al analizarlos ya que los resultados de la segunda ronda no salieron parecidos o la primera ronda.

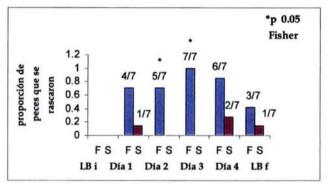


Figura 6.- Proporción de machos que se rascaron (presumiblemente por ataques de *I. multifiliis*) durante la primera ronda de observaciones. F = peces cuya hembra se presentó en el fondo, S = peces cuya hembra se presentó en la superficie, LB = línea de base.

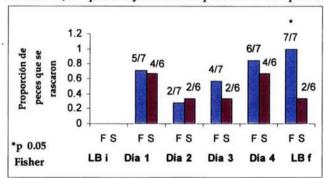


Figura 7.- Proporción de peces que se rascaron durante la segunda ronda de observaciones. Terminología igual que en la Figura 5. Nótese que los tamaños de muestra cambiaron debido a que un pez murió entre las rondas, al quedar atrapado tras el filtro de su pecera. El último día de observación todos los peces de F se rascaron.

Si la exposición y subsecuente infección por ectoparásitos reducen la continuidad del cortejo, esperaríamos que hubiese una correlación negativa entre la cantidad de eventos de rascado (frecuencia acumulada en la ronda de pruebas) y la proporción del tiempo que dedicaron al cortejo. Tal correlación es sugerida por los datos de la primera ronda de pruebas ($R^2 = 0.39$, 0.1 > p > 0.05; Figura 8), pero la cantidad de cortejo fue tan baja en la segunda ronda ($x = 11.4 \pm 7.4$ segundos dedicados a cortejo por cada pez en cada día de tratamiento, en comparación con $x = 21.4 \pm 15.3$ en la primera ronda; Figura 9) que no es posible evaluar adecuadamente ésta predicción.

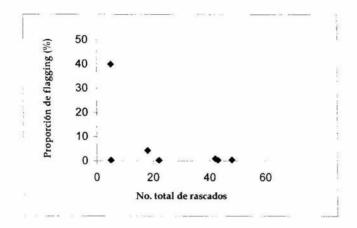


Figura 8.- Proporción de flagging (%) total de tiempo que pasaron haciendo flagging el día 4 entre el total de tiempo que dedicaron a flagging durante la línea de base como función del total de rascados que efectuaron los peces durante los cuatro días de exposición al parásito.

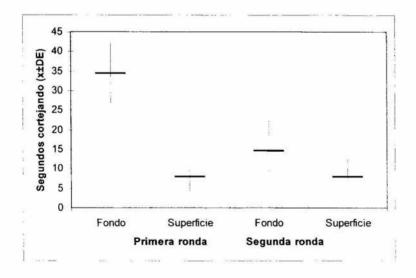


Figura 9.- Tiempo (segundos) dedicado por cada pez al cortejo en cada día de las observaciones. Nótese que el cortejo disminuyó sensiblemente en la segunda ronda.

DISCUSIÓN

1) En nuestro estudio encontramos que las hembras de X. captivus prefieren a los machos con caracteres sexuales secundarios exagerados como lo supone la teoría de selección sexual (ver Macías García 1998), pero en éste caso el atributo objeto de selección por las hembras no es solamente la morfología (los machos en efecto tienen aletas mayores que las hembras; Figura 1), sino es también la conducta de despliegues durante el cortejo (Milinski y Bakker, 1990; Schall y Staats, 1997). Lo que encontramos fue que los machos que realizan cortejo por más tiempo son preferidos por las hembras, aún si el macho que corteja más es menor que su rival. Esto es importante porque en la familia Goodeidae parece común que las hembras utilicen el tamaño de los machos como un importante atributo en el que basan su elección (Macías Garcia 1994; Bisazza 1997). Un análisis de las funciones ajustadas a los datos de las Figuras 4 y 5 de hecho confirma que el efecto del cortejo en las preferencias de las hembras se ve potenciado cuando es el macho mayor el que más corteja (función sigmoide asimétrica Gompertz). También evidencian nuestros resultados que, aunque la atracción inicial de la hembra por los machos haya estado basada en su morfología, sus visitas se prolongaban mientras éste se mantuviera cortejando. El que las hembras hayan pasado 98% de cada prueba (de 1h 45min) a menos de un cuerpo (ca. 5 cm) de distancia de un macho o del otro (aún cuando disponía de 23 cm de acuario fuera de la zona de vecindad de alguno de ellos), y de que la duración de esas estancias se correlacionara muy significativamente con la conducta de los machos, nos sugiere que nuestros resultados reflejan fielmente las preferencias de pareja de las hembras de X. Captivus. Esto supone que el tiempo que pasa una hembra en la vecindad de un macho incrementa la probabilidad de que copule con él. No hemos evaluado esta suposición en X. captivus, pero sí en otro goodeido (G. miltiradiatus; Valero y Macías Garcia, datos no publicados), y se ha evaluado en otros peces (ver Houde 1997).

- 2) Los machos al estar cortejando a la hembra son más susceptibles a los parásitos (Milinski & Bakker 1990). La selección sexual propone que los machos que logran mantenerse libres de parásitos (y lo reflejan sus con ornamentso), o capaces de exhibir sus atributos sexuales secundarios aún cuando fuertemente parasitados, deberán ser elegidos por las hembras (Hamilton & Zuk 1982). Nótese que en ambos casos las hembras eligen en función de los ornamentos, lo que difiere es la relación entre ornamentos y parasitismo. En el caso del presente estudio se propone que la expresión de los ornamentos (el cortejo) se deteriora con el parasitismo, pero falta evaluar si las hembras pueden distinguir el grado de parasitismo a partir de observar el cortejo (no medí preferencias de las hembras por machos parasitados y no parasitados). En un trabajo de Zuk en 1984 se demostró que los machos de paserinos al estar cortejando se les pegan más los parásitos, pero siguen cortejando. Ello concuerda con nuestros resultados, ya que los machos de X. captivus al cortejar y pegárseles los parásitos (evidenciado al rascarse) seguían cortejando, aunque con menor frecuencia que los no parasitados. Queda por determinar por cuanto tiempo pueden seguir cortejando en un ambiente fuertemente infestado por parásitos. En todo caso el que un macho sea resistente a un parásito no garantiza que sea resistente a los demás parásitos, y una forma de cortejo como la de X. captivus debería seleccionar resistencia en general a parásitos de la piel.
- Encontramos que los machos al contagiarse de ectoparásitos parecen disminuir la duración y frecuencia de su cortejo, ya que lo interrumpen para rascarse. Ello podía provocar que las hembras no los elijan como pareja reproductiva, ya que ellas se mantienen interesadas únicamente mientras dura el cortejo, como muestran nuestros resultados de la primera parte. En nuestra segunda réplica el efecto no fue significativo, y es posible que eso se deba a que los machos efectuaron una cantidad de flagging muy baja. Suponemos que estos resultados fueron consecuencia de que iniciamos la segunda ronda de pruebas cuando los peces no estaban del todo recuperados del ataque de 1. multifiliis, y que necesitarían más tiempo para recuperarse del tratamiento. Zuk (1984) propuso

que los machos son capaces de demostrar que están sanos y libres de parásitos, y que las hembras son capaces de discriminar esta condición (Hamilton & Zuk 1982). Nuestros resultados apuntan fuertemente en esa dirección, pero necesitaríamos evaluar experimentalmente si las hembras discriminan entre machos con o sin infección, con base en su cortejo.

4) Finalmente, parece probable que haya una asociación entre los niveles de testosterona y la intensidad de despliegue sexual, y es también probable que la producción de testosterona afecte negativamente al sistema inmune. Si consideramos que la cubierta mucosa de X. captivus forma parte del sistema inmune, la cantidad y/o calidad que se produce puede verse mermada por la producción de testosterona para el cortejo, y además verse dañada por la actividad misma del cortejo.

CONCLUSIONES

Concluimos que en primera instancia las hembras no parecen preferir machos en función de su morfología únicamente; lo que parece influir más en su elección es que el cortejo sea prolongado. En ésta especie, los machos persistentes en el cortejo están más expuestos a parásitos, por lo que la duración del cortejo es un candidato a ser el objeto de selección por las hembras al reflejar la resistencia de los machos al ataque de *I. multifiliis*. Tal resistencia podría deberse a la integridad de la cubierta mucosa de los peces, o a sus propiedades antisépticas. Ambas posibilidades requieren una aproximación experimental. Una tercera hipótesis es que los machos seleccionan el microhábitat en el que realizan barridos, pero parece poco probable ya que la ubicación del macho durante el cortejo está determinada en parte por los movimientos de la hembra.

El estilo particular de cortejo de ésta especie parece exponer a los machos a infecciones y constituye por tanto un buen indicador, para las hembras, de calidad fenotípica.



BIBLIOGRAFÍA

- Andersson, M. 1994. Sexual selection, Monographs in behavior and ecology, Princeton University Press, U.S.A.
- Bisazza, A. 1997. Sexual selection constrained by internal fertilization in the livebearing fish Xenotoca eiseni. Anim. Behav. 54:1347-1355
- 3. Cordero, C. 1995. Ejaculate substances that affect female insect reproductive physiology and behavior: honest or arbitrary traits?. J. Theor. Biol. 174:453-461
- Darwin, C. 1859. On the Origin of Species by Means of Natural Selection. John Murray, Londres.
- Darwin, C. 1871. El origen del hombre y la selección en relación al sexo. Publicado en México. 1964. Editorial Diana. 7ª. Ed. México.
- Dugatkin, A. & Godin, J. G. 1998. How females choose their mates. Scientific American. Abril:46-51
- Eberhard, W. G.& Cordero, C. 1995. Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products – a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. Perspectives TREE no. 12 10:493-496
- 8. Fisher, R.A. 1915. The evolution of sexual preference. Eugenics Review. 7:184-192
- Fisher, R.A. 1958. The genetical theory of natural selection. 2^a Ed. Dever publications. New Yok. USA
- Folstad, I. & Karter A. J. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. The American Naturalist. 139. No.3. 603-622
- Hamilton, W. D. & Zuk, M. .1982. Heritable true fitness and bright birds: A role for parasites?. Science. 218: 384-387
- Houde, A. E. 1997. Sex, color and mate choice in guppies. Princeton University Press, Princeton.
- Hubbs C. L. & Turner C. L. 1939. Studies of the fishes of the order cyprinodontes XVI. A revision of the Goodeiade. Misc. Publ. Mus. Zoology University Michigan. 42:80
- Kirkpatrik, M. 1982. Selection sexual and the evolution of female choice. Evolution. 36:1-12

- Kudo, R. R. 1980. Protozoologia. 6ª Edición. Editorial Continental. México. pag. 706-707
- 16. Lagler, K. F. 1984. Ictiologia. AGT editor S.A. 1ª Ed. México. pag. 102
- Lande, M. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits.
 Proceedings of the natural academy of sciences. USA. 78: 3721-3225
- Macías Garcia, C. 1993. Una panorámica sobre selección sexual en Tópicos de biología evolutiva. Diversidad y adaptación. Instituto de Ecología. UNAM. México.pag. 83-95
- Macías Garcia, C. 1994. Social behavior and operational sex ratios in the viviparous fish Girardinichthys multiradiatus. Copeia 1994(4):919-925
- Macías Garcia, C.; Jiménez, G. & Contreras, B. 1994. Correlational evidence of a sexually-selected handicap. Behavior ecology sociobiology. 35:253-259
- 21. Macías Garcia, C. 1998. Conducta, conflicto sexual y especiación en Bases neurobiologicas y ecológicas de la conducta. Editado por M. Martinez-Gomez (U.A.T.) y J. Velazquez-Moctezuma (U.A.M.) Tlaxcala, México. pag. 45-62
- 22. Maynard, S. J. 1978. The evolution of sex. Cambridge University Press. Cambridge
- Milinski M. & Bakker, T. C. M. 1990. Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. Nature 344:330-333
- Møller, A. P. 1994. Sexual selection and the barn swallow. Oxford University Press. Oxford
- 25. O'donald, P. 1962. The theory of sexual selection. Heredity. 17:541-552
- O'donald, P. 1967. A general model of sexual and natural selection. Heredity. 22:499-518
- Pomiankowski, N. A. 1988. The evolution of female mate preferences for male genetic quality. Oxford surveys in evolutionary bioplogy. 5:136-184
- 28. Post, G. 1987. Textbook of fish health. T.F.H. publications, Inc. 2ª Ed. U.S.A.
- Radda, A. C. 1984. Synopsis der goodeiden Mexikos. Killifische aus aller welt. Vienna: Verlag Otto Hofmann pag. 48
- 30. Read A. F. & Weary D. M. 1990. Sexual slection and the evolution of bird song: A test of the Hamilton-Zuk hypothesis. Behavioral ecology and sociobiolgy. 26:47-56

- Reichenbach, K. H. H. 1982. Enfermedades en los peces. Edit. Acribia. 2ª Ed. España. pag. 205-211
- Ryan, M. J. & Rand A S. Sexual selection and signal evolution: the ghost of biases past. Phil Trans R Soc. Lond B. 340:187-195.
- 33. Schall J. J. & Staas. 1997. Parasites and the evolution of extravagant male characters: <u>Anolis lizards</u> on Caribbean islands as a test of the Hamilton-Zuk hypothesis. Oecologia 111:543-548
- 34. Tinbergen, N. 1989. El estudio del instinto. 10ª Ed. Editorial Siglo XXI. México
- 35. Uyeno, T.; Miller, R. R. & Fitzsimons M. J. 1983. Kariology of the cyprinodontoid fishes of the Mexican Goodeidae. Copeia. 2:497-510
- 36. Wallace, A. R. 1889. Darwinism Macmillan, London
- Zahavi, A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. Journal of theoretical biology. 53:205-214
- Zahavi, A. 1977. The cost honesty (further remarks on the handicap principle). Journal of theoretical biology 67:603-605
- 39. Zuk M. 1984. A charming resistence to parasites. Natural history. 4:28-34

APENDICE 1

En los siguientes textos se muestra el tratamiento al igual que el nombre de las

enfermedades que se presentaron en el transcurso de este provecto.

Enfermedad: Ichthyophthiriasis (Punto blanco)

Agente Causante: Ichthyophthirius multifiliis (Protozooario)

Síntomas: Es un parásito externo, se presenta como pequeños puntos blancos que dan al

pez el aspecto de estar espolvoreado de azúcar, aletas pegadas al cuerpo y se rascan contra

cualquier objeto. En un estado avanzado crecen los puntos, uniéndose y formando manchas

amarillentas. El I. multifiliis infesta normalmente las branquias, aletas epidermis, en esta

ultima las células epidérmicas cubren al quiste formando el punto blanco, el quiste se

alimenta de estas células.

Tratamiento: Probablemente existan otras formas de tratamiento, pero las que use fue:

Verde de malaquita o azul de metileno de 25 a 35 gotas por pecera (40 litros) diariamente

combinado con 25 gr. de sal sin Yodo (cada tercer día NaCl); repitiendo este tratamiento

hasta los tres días de haber desaparecido los puntos blancos. Otro tratamiento es la

herytromicina activada (Maracid® de 250mg) se agregó dos tabletas por cada 40 litros. En

los dos tratamientos, al tercer día realice un cambio de agua del 50%, y posteriormente si

mejoraban los peces efectué un cambio de agua del 25%, agregando la mitad de la dosis. En

varias ocasiones combine los dos tratamientos con la mitad de la dosis de cada uno,

habiendo una mejoramiento más rápido y satisfactorio.

Enfermedad: Saprolegniasis

Agente Causante: Saprolegnia sp (Hongo)

Síntomas: Es una parásito externo e interno, se presenta como una excrecencia algodonosa

apareciendo en uno o en varios puntos. Infecta la piel, branquias, se produce por la

presencia de rasguños en la epidermis, cuando es interno se presenta en el intestino, otro

manera de infectarse fue por el sobrealimento el cual al no comérselo los peces este se

pudre. Esta micosis empieza a infectar por lo general en las aletas pectorales o caudales, en

esta última se corre al pedúnculo caudal y por último a todo el cuerpo, el movimiento del

33

pez es muy lento, en ocasiones esta micosis suele estar unida a una enfermedad bacteriana (Ver Furunculosis).

Tratamiento: Existen otros tratamientos, pero el que mejor me resulto fue el agregar Micostatin-V® de la marca Squibb en tabletas vaginales, la dosis fue de 1 tableta por cada 20 litros de agua agregándole 25 gr. de sal sin yodo, al tercer día cambie el 50% del agua y agregue nuevamente la dosis, en el caso de que los peces no se observe mejoría entonces se seguirán efectuando cambios de agua del 50% y la dosis completa, hasta que se observe una mejoría en ellos se efectuaran cambios del 25% y media dosis del tratamiento, cuando los peces estaban totalmente recuperados se efectúo un cambio de agua del 75% sin agregar el tratamiento.

Enfermedad: Furunculosis (Podredumbre de las aletas)

Agente Causante: Aeromona y Pseudomona sp.

Síntomas: Es un parásito externo. Se presenta una línea blanquecina en el borde de las aletas, la línea aumenta y se extiende a la base de las aletas, los radios se necrotizan y deshilachan y por ultimo no comen alimento especialmente al termino de la enfermedad.

Tratamiento: El tratamiento que mejor funciono para esta enfermedad fue usar Tetrex® (Tetraciclina hidroxiclorada de 250mg) o Bactrim® (250mg) combinado con sal sin yodatar; en cualquiera de los dos tratamientos, usar 1 cápsula por cada 20 litros de agua combinado con 25 gr. de sal, al tercer día efectuar un cambio de agua del 50% y media dosis del tratamiento, si los peces mejoran al tercer día, entonces efectuar cambios del 25% de agua y media dosis del tratamiento, en caso de que no sea así efectuar cambios cada tercer día del 50% de agua y la dosis completa del tratamiento, hasta que se observe un mejoramiento, efectuar cambios del 25% de agua y la mitad de la dosis, hasta su total recuperación se efectuara un ultimo cambio del 75% del agua sin tratamiento.

En el laboratorio se encontró que esta enfermedad va acompañada en ocasiones de una micosis, por lo que se puede combinar los medicamentos utilizando la mitad de la dosis de cada uno o dependiendo de cual enfermedad este más avanzada.