



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

“Evolución de un atributo sexual mediante la explotación de un sesgo sensorial preexistente en peces de la familia Goodeidae”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

ELVIA MARIA RAMÍREZ CARRILLO

Director de Tesis:
Dr. Constantino de Jesús Macías García





Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

DRA. MARÍA DE LOURDES ESTEVA PERALTA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a Usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Evolución de un atributo sexual mediante la explotación de un sesgo sensorial
preexistente en peces de la familia Goodeidae".

realizado por Elvia María Ramírez Carrillo con número de cuenta 9853743-3

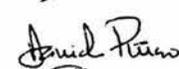
quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Constantino de Jesús Macías García 

Propietario Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau 

Propietario Dr. Carlos Rafael Cordero Macedo 

Suplente Dr. Eduardo Morales Guillaumin 

Suplente Dr. Alejandro Córdoba Aguilar 

Consejo Departamental de BIOLÓGIA


M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



A mi Mamá

*Gracias por cuidarme y quererme siempre,
y por enseñarme que siempre hay
que luchar por lo que uno quiere.*

A mi Papá

*Gracias por apoyarme siempre en todo lo que
se me ocurrió, por enseñarme que podía
alcanzar mis sueños y
por siempre confiar en mí.*

A Juan

*Gracias por siempre estar conmigo,
por tu apoyo y por ser un remanso
de paz en donde puedo descansar.*

y a Oliver

*Gracias por tu cariño y paciencia, por
siempre estar junto a mí, por hacerme
sonreír, y siempre estar dispuesto a
ayudarme.*

Agradecimientos

Al doctor Constantino Macías García por todas las cosas que me enseñó, por ser un verdadero maestro y lograr que me encantará la teoría conductual, por todo el apoyo que me brindo en todas las cosas y por su paciencia cuando se me ocurría andar haciendo mil cosas.

A los doctores Daniel Piñero, Carlos Cordero, Alejandro CórdobaAguilar y Eduardo Morales, por su tiempo para revisar mi trabajo y sus comentarios para ayudarme a mejorarlo.

A Edgar por su interés, esfuerzo y cooperación para que mi trabajo tuviera éxito, por enseñarme como cuidar y manejar a los peces, por siempre estar dispuesto a ayudarme y por su paciencia con mis múltiples olvidos.

Al doctor José Luis Ozorno y la doctora Roxana Torres por su esfuerzo para enseñarme como se hace una buena investigación científica y lo interesante que es la conducta animal.

Al doctor Alejandro Córdoba por todas las horas que dedicó para ayudarme a entender mejor como se relacionaba mi trabajo dentro de las teorías actuales, por su paciencia y su interés para enseñarme.

A Yani y Andrés por su gran ayuda y cooperación para la realización de este trabajo, y por toda su amistad, apoyo y cariño que siempre me brindó y me brinda la fuerza y los ánimos para seguir adelante.

A Martha por convertirse desde inicios de mi carrera en un modelo a seguir para mí, por todo el apoyo que me ha brindado desde entonces y porque siempre me ha regalado una sonrisa.

A Aldo por sus enseñanzas, por su ayuda para que encontrara el campo en el que me gustaba trabajar y por todo el apoyo que me ha brindado desde que lo conozco.

A Yolanda Corona y Oscar López por apoyarme siempre, por todo su cariño, por sus cuidados y atenciones, porque siempre me brindaron sus manos extendidas y sus puertas abiertas.

A mis tíos Clau y Héctor, y Ale y Pedro por todo su cariño y apoyo, por siempre estar junto a mí.

A Rocío por su apoyo y sus sonrisas porque siempre me ha dado ánimos.

A Israel Laurel por la amistad que me ha brindado desde hace muchos años.

A Irais, Yani, Andrés, Jessica, Jaime, Odeth, Sergio, Minako, Orestes, Arlene, Diego, por su amistad y por hacer de la universidad un tiempo maravilloso.

A todos los integrantes del Laboratorio de conducta animal por enseñarme en las reuniones del laboratorio lo que era discutir sobre ciencia, por compartir sus experiencias y siempre pasar un buen rato.

INDICE

1. Resumen.....	3
2. Introducción.....	4
3. Especie de estudio.....	17
4. Objetivos.....	20
5. Hipótesis.....	21
6. Capítulo 1. ¿Explotación sensorial?	
6.1. Hipótesis particular y predicciones.....	22
6.2. Método	
6.2.1. Experimento 1: <i>Respuesta sexual en especies que presentan la FAT muy y medianamente marcada</i>	25
6.2.2. Experimento 2: <i>Respuesta sexual en especies que presentan la FAT débilmente marcada</i>	27
6.2.3. Experimento 3: <i>Respuesta sexual en especies que no presentan la FAT</i>	27
6.3. Resultados	
6.3.1. Experimento 1: <i>Respuesta sexual en especies que presentan la FAT muy y medianamente marcada</i>	29
6.3.2. Experimento 2: <i>Respuesta sexual en especies que presentan la FAT débilmente marcada</i>	35
6.3.3. Experimento 3: <i>Respuesta sexual en especies que no presentan la FAT</i>	38
6.4. Discusión.....	43
7. Capítulo 2. Respuesta alimenticia	
7.1. Hipótesis particular y predicciones.....	47
7.2. Método	
7.2.1. Experimento 4: <i>Respuesta alimenticia frente a la FAT</i>	48
7.2.2. Experimento 5: <i>Respuesta alimenticia: larva vs FAT</i>	49
7.2.3. Experimento 6: <i>Respuesta alimenticia frente a diferentes grados de intensidad de la FAT</i>	49

7.3. Resultados	
7.3.1. Experimento 4: <i>Respuesta alimenticia frente a la FAT</i>	52
7.3.2. Experimento 5: <i>Respuesta alimenticia: larva vs FAT</i>	57
7.3.3. Experimento 6: <i>Respuesta alimenticia frente a diferentes grados de intensidad de la FAT</i>	58
7.4. Discusión.....	60
8. Capítulo 3. Evolución del atributo en los machos y de la preferencia en las hembras.	
8.1. Hipótesis particular y predicciones.....	63
8.2. Método.....	63
8.2.1. Experimento 7: <i>Respuesta alimenticia de ambos sexos: larva vs FAT</i>	64
8.3. Resultados.....	66
8.3.1. Experimento 7: <i>Respuesta alimenticia de ambos sexos: larva vs FAT</i>	74
8.4. Discusión.....	76
9. Discusión general.....	81
10. Referencias.....	89

1. Resumen

Dentro de la familia Goodeidae, de peces vivíparos cyprinodontoideos, varias especies presentan en el extremo terminal de la aleta caudal una franja vertical de color amarillo (FAT), la cual semeja al moverse a una larva de damisela (Odonato; Zygoptera). Experimentalmente demostramos que la evolución de éste atributo se puede explicar mediante el modelo de la trampa sensorial, el cual nos dice que las hembras responden a la FAT de los machos porque su sistema sensorial ha tenido una exaptación para ese tipo de estímulos, las hembras presentan un sesgo sensorial preexistente por la FAT que pudo evolucionar mimetizando un estímulo alimenticio que provocaba una respuesta positiva en las hembras. Así se encontró que el atributo FAT evolucionó gracias a que explotó un sesgo sensorial relacionado con la alimentación. El atributo se encuentra bajo selección sexual en las especies que lo presentan, donde la respuesta sexual aumenta mientras que la respuesta alimenticia disminuye al incrementarse la elaboración de dicho ornamento. El sesgo sensorial que le dio origen no desaparece, más bien se da una separación de las respuestas en ambos sexos; y otros procesos explican la evolución tanto del atributo en los machos como de la preferencia en las hembras. Al separarse las respuestas, los peces no pierden su respuesta ante estímulos alimenticios verdaderos. Finalmente, este trabajo proporciona evidencia experimental que apoya la idea de una coevolución mutualista donde el ornamento se va a mantener y exagerar vía elección de la hembra por favorecer a su adecuación, y se opone a que las hembras tengan que ser siempre seducidas por los machos aunque esto vaya en detrimento de su adecuación.

2. Introducción

2.1. Conflicto entre sexos

Las hembras y los machos de diferentes especies pueden ser muy distintos o muy parecidos a simple vista pero siempre presentan diferencias fisiológicas, morfológicas y conductuales; además tienen intereses distintos, aunque ambos sexos "busquen" aumentar su adecuación, la forma en que lo hacen es distinta y continuamente se contraponen. Esto genera un conflicto entre ambos.

2.1.1. Anisogamia

El conflicto entre ambos sexos empieza desde la divergencia morfológica y funcional de los gametos (anisogamia). Los eucariontes primitivos producen gametos de un solo tipo (isogamia). Sus gametos son móviles y pequeños (microgametos), que necesitan de un medio acuoso para dispersarse y llegar a unirse con el gameto de otro individuo. Estos organismos producen gametos tan pequeños como lo permite la efectividad para el desarrollo del gameto pero a cambio pueden producir un gran número de ellos. En los eucariontes multicelulares, de mayor tamaño, cuando se unen dos microgametos, la probabilidad de supervivencia del cigoto hasta la etapa adulta es muy baja (Smith 1978). La masa del cigoto es la suma de las masas de cada gameto, así la probabilidad de supervivencia depende de la masa total y no de la masa que aporta cada gameto por separado. Esto indica que la selección actúa maximizando la suma total de la masa de los gametos. Por esto en una población no tienden a aumentar de tamaño los gametos de ambos sexos sino que surge como una estrategia estable la anisogamia. Aunque la contribución del material nuclear se mantiene igual, una célula se encarga de almacenar alimento y se queda fija mientras la otra pierde todo y se mueve para encontrar a la primera. Así las células sexuales masculinas (espermatozoides) tendieron a ser pequeñas, móviles y muy numerosas, mientras que las células

sexuales femeninas (óvulos) tendieron a ser cada vez más grandes y estacionarias (Margulis & Sagan 1983). Desde aquí podemos ver una diferencia morfológica y funcional.

2.1.2. Tasa de apareamientos

Las hembras quienes presentan pocos gametos pero grandes y con los nutrientes necesarios para el crecimiento del embrión, limitan la reproducción de los machos, que aunque producen gran cantidad de gametos dependen de cuántos óvulos pueden fecundar. Para la hembra, el número de óvulos totales que puede fecundar está determinado más o menos por su fisiología, de tal forma que la hembra puede tener solo cierto número promedio de crías en toda su vida, mientras que los machos están limitados por su capacidad para atraer hembras y el número de crías que pueden tener es muy variable. Por esto se dice que la anisogamia causa que haya un sexo limitado (los machos) y otro limitante (las hembras). Conforme a esto podemos decir que el éxito reproductivo de las hembras tiene un valor promedio poco variable, pero el de los machos puede tener una gran variación. Por ejemplo, en un experimento con *Drosophila melanogaster* se observó que algunos machos tuvieron hasta tres veces más éxito reproductivo que las hembras. Pero mientras que solo un 4% de hembras no se reprodujeron, un 21% de machos no tuvieron descendencia (Smith 1956; Trivers 1972).

Visto de otra forma, la hembra no aumenta su éxito reproductivo al incrementar el número de apareamientos que tenga, en especial cuando la fertilización es interna, porque solo va a poder fecundar un número limitado de óvulos; en cambio, los machos a diferencia de las hembras muestran un incremento lineal de su éxito reproductivo con el incremento de apareamientos, por lo que los machos para maximizar su éxito reproductivo tienden a buscar copular con varias hembras (Andersson 1994).

La tasa de apareamientos que cada sexo puede tener para maximizar su éxito reproductivo es muy distinta y va a determinar que machos y hembras tengan intereses distintos y por lo tanto entren en conflicto. Un macho determinado tiene potencialmente una tasa mayor de apareamientos que la hembra, y los machos cuyos atributos logran atraer a más hembras y conseguir un mayor número de cópulas producen un mayor número de descendientes (tienen una mayor adecuación), y presumiblemente promueven en la población los atributos que los hicieron exitosos. Por su parte, las hembras, con una tasa menor de apareamientos, se benefician si logran, mediante elección de pareja, que cada uno de sus descendientes tengan una mayor probabilidad de sobrevivir, ello promueve la selectividad en la elección de parejas reproductivas. Una de las consecuencias más importantes de esto es la selección sexual. La cuál podemos definir como la adecuación diferencial entre los individuos de una población que resulta de la competencia de los miembros de un sexo por conseguir pareja (Bradbury & Andersson 1987).

2.2. Selección sexual: competencia entre machos y elección de la hembra.

Darwin reconoció dos principales formas de competencia sexual: intrasexual e intersexual; donde la primera está dada por la competencia entre los machos y la segunda por la elección de la hembra (Darwin 1871).

Ambas formas de competencia provocan diferencias morfológicas y conductuales entre ambos sexos. La primera tiende a seleccionar machos más grandes, más agresivos y/o con mejores armamentos (entendiendo por esto cualquier atributo que favorezca a un macho en la competencia directa con otros machos para tener acceso a las hembras); mientras que la segunda da lugar a ciertos comportamientos y características morfológicas que pueden influir o restringir la elección de la hembra como son la aparición de ornamentos costosos en los machos, la evolución de conductas de cortejo,

regalos nupciales (cualquier sustancia nutritiva que ofrece el macho a la hembra y aumenta su éxito reproductivo), la participación en el cuidado parental, la protección contra depredadores, prevención de hostigamiento por parte de otros machos, etc. (Lande 1987).

La intensidad de la competencia entre los machos está determinada por varios factores como pueden ser la cantidad de hembras que hay por unidad de área, la cantidad de hembras que estén sexualmente disponibles y el tiempo en que están disponibles, la disponibilidad de territorios para anidar o en algunas especies la disponibilidad de territorios en donde las hembras llegan para ovopositar (Trivers 1972). Sin embargo es la elección de la hembra la que en el mayor de los casos determina la formación de una pareja.

2.3. Elección de la hembra

La elección de la hembra puede darse de dos formas (West- Eberhard 1987): al azar o pasiva, donde la hembra no tiene preferencias marcadas por algún tipo específico de macho y en el sistema domina la competencia entre machos; o selectiva o activa, donde la hembra muestra una marcada preferencia por machos con ciertas características. Una elección activa favorece la evolución de sistemas polimórficos o con dimorfismo sexual, donde en los machos se tienden a aumentar o exagerar los caracteres que seleccionan las hembras, hasta el punto donde la selección natural se los permite. Es importante notar que no es fácil determinar qué tipo de selección domina en un sistema, ya que en ocasiones los atributos seleccionados pueden no ser percibidos por el investigador, como es el caso de las marcas en el ultravioleta que presentan los machos en el pez amarillo *Girardinichthys multiradiatus*, carácter que tiene una función importante en la elección de pareja y que el humano no puede ver a simple vista (Macías-García & Burt de Perera 2002).

La elección de la hembra estará al fin y al cabo determinada por sus preferencias. Sin embargo debemos tener en cuenta que las preferencias

pueden presentar cierta plasticidad, en especial cuando hay cambios en los costos y beneficios que obtiene al aparearse con el macho de su preferencia (Gibson & Langen 1996; Reynolds & Jones 1999). La alteración del balance costo-beneficio puede ser causada por cambios en los costos que tiene para los machos expresar los ornamentos. La variación también puede ser debida a cambios abióticos como por ejemplo la concentración de oxígeno en el agua. Se ha documentado que las hembras de varias especies prefieren a machos que ya tienen huevos en el nido, sin embargo, bajo condiciones de poco oxígeno la preferencia se revierte. La reversión puede deberse a que las hembras rechazan a machos que no tengan la capacidad de satisfacer las demandas de una segunda puesta bajo condiciones de poco oxígeno, ya que necesitan aumentar la ventilación hasta tres veces más. Por lo tanto en este caso, la concentración de oxígeno puede influir en las preferencias de las hembras (Reynolds & Jones 1999).

Otro factor que puede influir en las preferencias de las hembras son los costos en que ella incurre al elegir. Algunos de estos costos son: la presión de depredación mientras está buscando o comparando parejas potenciales, y durante el cortejo y la cópula; el tiempo que gasta en el cortejo y la comparación de los machos o en esperar a que llegue el mejor macho; el gasto energético que sufre en la comparación de machos así como el gasto neural o de las conductas del cortejo; transmisión de enfermedades como parásitos y la posible pérdida de pareja por esperar demasiado por un mejor macho (Pomiankowski 1987).

Dentro de la elección activa se puede reconocer un tipo especial de selección por parte de la hembra, conocido como elección críptica, en el sentido de que es oculta o interna y es una decisión hecha por la hembra durante o después de la cópula. La elección críptica es posible ya que el acoplamiento de genitales no necesariamente resulta en una intromisión exitosa, una intromisión exitosa no necesariamente resulta en una inseminación, una inseminación no asegura la llegada de los espermatozoides

al lugar apropiado para la fertilización, y el almacenamiento no asegura la fertilización de los huevos. Por lo tanto existen varios niveles en los que se puede afectar la fertilización (Eberhard 1996). Por ejemplo, en un pez de la familia de los poecílidos, *Gambusia holbrooki*, donde los machos copulan sin el aparente consentimiento de las hembras, éstas no obstante, pueden influir y tener cierto control sobre la paternidad de la descendencia (Bisazza et al. 2000). Se ha determinado que la probabilidad de inseminación es influida por el tiempo que las hembras pasan sin un macho además de que aceptan mejor a machos más grandes y mas pigmentados. Por lo tanto, la elección femenina puede tener lugar aun en sistemas donde parezca que el macho determina el apareamiento (Sparkers et al. 2000).

2.4. Evolución de las preferencias de las hembras y los atributos en los machos.

Existen diferentes hipótesis que tratan de explicar como evolucionan las preferencias de las hembras y los atributos en los machos (Darwin 1871; Fisher 1958; O'Donald 1962,1967,1973,1983;Trivers 1972; Zahavi 1975; Maynard Smith 1976; Lande 1981; Kirkpatrick 1982; Borgia 1987; Ryan et al.1989; Ryan & Rand 1990; Ryan & Keddy- Hector 1992;Tobias & Hill 1998; Basolo 1990 a, 1990b, 1995; Pizzari & Snook 2003). En sistemas que se encuentran bajo selección sexual vía elección femenina, uno de los modelos más importantes para explicar como puede iniciarse la evolución de un ornamento en los machos es el modelo de los sesgos sensoriales preexistentes (Ryan & Keddy-Hector 1992), debido a que es el único que establece la existencia de la preferencia antes de la aparición del atributo, condición necesaria para que pueda mantenerse en la población. Esto debido a que propone la existencia de sesgos en el sistema sensorial o cognitivo de la hembra, preexistentes a la aparición del atributo, que pueden actuar como una restricción genética para la elección de pareja (Basolo 1990a; Getty 1998). De tal suerte que aún cuando un ornamento surgiera incipientemente, bastaría que la señal rebasara el umbral de la hembra para que estimulara su sistema

sensorial, y ésta se sintiera atraída por dicho ornamento (Payne & Pagel 2001). Existen diversos estudios en donde se propone este modelo para entender la evolución de ornamentos en los machos (Ryan & Wagner 1987; Basolo 1990b; Crapon de Caprona 1990; Ryan & Rand 1990; Proctor 1991; Proctor 1992; Ryan & Rand 1993; Basolo 1995; Córdoba-Aguilar 1999). Por ejemplo, el modelo de los sesgos sensoriales preexistentes explica la evolución de la preferencia y la evolución de la cola de espada en el género *Xiphophorus*. Experimentalmente se ha demostrado que las hembras de la especie *X. helleri* prefieren machos con la cola de espada más larga. Las hembras de las especies *X. maculatus* y *X. variatus*, especies que no presentan el atributo, prefieren a machos con colas de espada. Y las hembras de la especie *Priapella olmecae*, género hermano que no presenta el atributo, prefieren también a los machos con espadas artificiales. Esto apoya la existencia de un sesgo preexistente que favoreció la evolución de la espada antes de la divergencia de los dos géneros. Esta interpretación descansa en el supuesto de que la cola de espada surgió por primera vez en el género *Xiphophorus*; sin embargo, es necesario ser cautelosos, ya que la cola de espada es un atributo que aparece y desaparece repetidamente en la familia Poeciliidae (Meyer 1997).

Dentro del modelo de los sesgos sensoriales preexistentes se puede reconocer principalmente dos hipótesis diferentes dependiendo del punto que enfatizan: (1) la explotación sensorial, y (3) la trampa sensorial (Endler & Basolo 1998). La explotación sensorial enfatiza que un atributo en los machos evoluciona por la explotación de un sesgo preexistente en el sistema sensorial de la hembra, mientras que la trampa sensorial enfatiza que el sesgo sensorial evoluciona por factores independientes a la selección sexual, de tal forma que algunos atributos de los machos pueden mimetizar los estímulos a los que naturalmente responde la hembra, y así incrementar su tasa de fertilización (Christy 1995; Córdoba-Aguilar 2002). Por ejemplo, durante la copulación, en varias especies de caballito del diablo el macho primero desplaza mecánicamente el esperma almacenado en la espermateca de la hembra por medio de su apéndice genital. Sin embargo, en la especie *Calopteryx*

haemorrhoidali, esto no sucede así, debido a que el apéndice del macho es demasiado grueso. Los machos de esta especie logran expulsar el esperma almacenado en la hembra gracias a que estimulan las papilas de la vagina que controlan la expulsión de éste. Lo interesante es que demostraron que el apéndice del macho estimula la vagina de la hembra mimetizando la salida de un huevo, de esta forma el macho explota una respuesta preexistente en la hembra que evolucionó en el contexto de la fertilización y puesta de huevos (Córdoba-Aguilar 2002). Otro ejemplo, se tiene en un estudio realizado por Proctor (1991,1992) con el ácaro de agua *Neumania papillator* se encontró una relación entre el cortejo del macho y el comportamiento depredatorio no sexual de la hembra. En esta especie los machos vibran sus patas a frecuencias similares de las que producen las presas copépodos al nadar, con lo que logra atraer a la hembra como si el fuera una presa; de hecho, las hembras se orientan hacia los machos con la postura característica de caza. Mediante esta estrategia para que la hembra se acerque, el macho tiene la oportunidad de cortejar a la hembra y la posibilidad de ganar más cópulas. Además se probó que las hembras se unen más a los machos que tiemblan cuando se encuentran hambrientas. Lo anterior sugiere que la conducta vibratoria del cortejo pudo evolucionar gracias a que existía un sesgo sensorial en las hembras relacionado con su conducta predatoria que lo favoreció, en donde la preferencia se originó fuera del contexto de la elección de pareja.

Dentro de la familia goodeidae, de peces vivíparos cyprinodontoideos, varias especies presentan en el extremo terminal de la aleta caudal una franja vertical de color amarillo. Cuando el pez agita la cola, la franja recuerda una larva de caballo del diablo (Odonata; Zygoptera) moviéndose en el agua. En el laboratorio se observó (Macías García obs. pers.) a hembras de *Xenotaenia resolanae* mordisqueando la cola de los machos, lo que dio lugar a la pregunta de si en general las hembras de goodeidos perciben a la franja como si fuese una larva (alimento), y si tal responsividad podría subyacer el origen de dicho atributo. En el presente estudio se pone a prueba la hipótesis de la trampa

sensorial para explicar como pudo evolucionar la franja amarilla terminal en los machos de diferentes especies en la familia goodeidae.

Lo importante del modelo de los sesgos sensoriales preexistentes es que las hembras responden a señales particulares de los machos porque su sistema sensorial ha tenido una adaptación para ese tipo de estímulos (Basolo 1990; Ryan & Keddy-Hector 1992; Basolo 1995; Dawkins & Guilford 1996). La estimulación del sistema sensorial puede ser a nivel del sistema nervioso periférico u otros niveles dentro del proceso cognitivo y de síntesis de información. La estimulación neuronal se puede dar de diferentes maneras dependiendo el sistema (Ryan & Keddy-Hector 1992), como por ejemplo:

1. Por una mayor tasa de estimulación de las neuronas.
2. Por una estimulación a un mayor número de neuronas.
3. Por una mayor probabilidad de obtener una respuesta neuronal por alguna característica del detector.

Sin importar el nivel al que ocurren, los sesgos sensoriales pueden afectar la naturaleza y la dirección de la selección sexual cuando aparezca un atributo que los estimule (Basolo 1995). Esto sugiere que el sistema sensorial de las hembras definiría la evolución de las posibles alternativas de atributos que hicieran a los machos más atractivos para las hembras y serían las restricciones morfológicas y fisiológicas las que al final determinarían cual de esas alternativas puede efectuarse (Ryan & Rand 1990). Por ejemplo, Ryan & Rand (1990, 1993) demostraron que en la especie de ranas *Physalaemus pustulosus* las hembras prefieren acercarse a machos que cantan llamados complejos, aún cuando los machos de su especie no los presenten. Los llamados pueden ser simples y constar solo de un gemido o complejos al presentar además un cloqueo. Los cloqueos son sonidos con un mayor rango de frecuencias que estimulan las dos papilas auditivas que presentan las hembras. Experimentalmente se demostró que los cloqueos eran preferidos sobre las llamadas simples, tanto si eran específicamente de alta o baja frecuencia o no eran selectivos y presentaban las dos frecuencias. El que los

machos puedan en la naturaleza emitir este sonido se debe a que aumentó la masa fibrosa en la laringe que vibra independiente de las cuerdas vocales. Pero da lugar a un cloqueo no selectivo. Para ser selectivo en el espectro tendría que tener cambios más específicos pero este cambio es el que resulta más sencillo visto morfológica y fisiológicamente.

Por otro lado, es importante entender como evolucionan el ornamento y la preferencia, una vez que ha aparecido el atributo en la población, existen varias hipótesis además del modelo de los sesgos sensoriales que pueden explicarlo, las principales hipótesis propuestas son:

1. La hipótesis de calidad genética, de los buenos genes o el principio de handicap, propuesta por Zahavi (1975), la cuál sugiere que las preferencias de las hembras están bajo selección directa porque aumentan su éxito reproductivo. Esto ocurre gracias a que el atributo que prefiere la hembra es un indicador real de la calidad genética del macho. Así, al elegirlo las hembras aumentan su adecuación. En diferentes estudios (Zahavi 1975; Zahavi 1977; Andersson 1986a, 1986b; Hill 1990; Macías-García et al. 1994; Møller & De Lope 1994; Macías-García et al. 1998; Gil et al. 1999; Figuerola et al. 1999; Peters et al. 2000; Poiani et al. 2000) se ha mostrado que ornamentos preferidos por las hembras pueden indicar calidad genética; como es el caso de las largas aletas en el pez *Girardinichthys multiradiatus* (Macías-García et al. 1994). Las hembras de esta especie prefieren machos con aletas más largas, medidas en relación con su cuerpo, las cuáles dificultan la movilidad del pez y aumentan su probabilidad de ser capturado por serpientes. Por lo tanto, los machos con grandes aletas que sobreviven deben ser proporcionalmente más rápidos y vigorosos. Esto permite ver que la hembra al preferir machos con el ornamento gana buenos genes para su descendencia. Este modelo nos permite entender porqué se da la evolución de ornamentos exagerados en los machos vía

beneficios para la progenie. Debido a que mientras mayor sea el atributo, mejor deberá ser la calidad genética del macho para soportarlo. Estos machos serán más elegidos por las hembras y dejarán más descendencia.

2. Hipótesis de selección sexual desbocada ("runaway") o hipótesis de Fisher, la cuál sugiere que las preferencias de las hembras y los atributos en los machos se encuentran genéticamente correlacionados. Fisher (1958) propuso que la descendencia de machos elegidos hereda tanto el carácter que estos portan como la preferencia por éste. De esta forma las hijas habrán de mostrar también la preferencia por machos con el carácter y por lo tanto también aumentarán su adecuación por tener descendencia con machos preferidos. Entonces la proporción de hembras con la preferencia aumenta en la población y así se mantiene tanto la preferencia como el atributo (O'Donald 1983). Una conclusión de esto es que si una preferencia brinda ventajas de apareamientos por tener hijos atractivos entonces se puede mantener un atributo menos viable en la población, y el grado de elaboración que alcance lo determinara la selección natural (Kirkpatrick 1982). Este argumento muestra cómo una preferencia puede evolucionar y mantenerse en la población pero no es claro que se dé la evolución de atributos exagerados (O'Donald 1983). Sin embargo la correlación genética entre la preferencia y el atributo puede desarrollarse porque las hembras con las preferencias más extremas se aparean con los machos más extravagantes y producen valores extremos para el atributo y para la preferencia (Kirkpatrick & Ryan 1991).
3. La hipótesis de los beneficios directos, donde las hembras escogen a un macho por los beneficios directos que le provee a su adecuación como nutrientes, cuidado paternal o protección. En este caso, la elección de la hembra se encuentra bajo selección directa positiva e

impone una selección direccional en los machos (Pizzari & Snook 2003).

4. El modelo del "chase away" propone que el conflicto entre sexos promueve una coevolución antagonista, en lugar de mutualista. Este modelo predice que los machos manipulan las decisiones reproductivas de las hembras para favorecer su adecuación, aunque esto conlleve a un decremento en la adecuación de las hembras. En respuesta a esto la hembra evoluciona una resistencia hacia la manipulación del macho aumentando el umbral al cual responde, entonces, a su vez el macho responde exagerando sus formas de manipulación (Holland & Rice 1998; Pizzari & Snook 2003). Este modelo está fuertemente relacionado con la hipótesis de la explotación sensorial y la trampa sensorial, ya que son los sesgos sensoriales los que proporcionan a los machos las herramientas necesarias para seducir a las hembras. Este modelo es muy importante porque proporciona un mecanismo por el cual las hipótesis de los sesgos sensoriales preexistentes podrían explicar el mantenimiento y la exageración de los ornamentos en los machos.
5. La hipótesis de los beneficios indirectos donde se ha planteado principalmente que la hembra aumenta su adecuación simplemente por aparearse con machos que atraen más hembras ("hijos sexis") (Camerun *et al.* 2003).

En las hipótesis anteriores se pueden reconocer dos vertientes que nos explican como se da la coevolución de los atributos en los machos y las preferencias en las hembras: una mutualista y otra antagonista. En la primera ambos sexos se ven beneficiados, mientras que en la segunda uno aumenta su adecuación a costa del detrimento en la adecuación del otro sexo por lo que se da una lucha entre ambos.

Si bien el modelo de los sesgos sensoriales preexistentes nos brinda una excelente explicación de cómo puede originarse el diseño de las señales de cortejo, su futura evolución, va a estar sujeta a otras fuerzas de selección (Basolo 1990a; Ryan & Keddy-Héctor 1992; Dawkins & Guilford 1996). Una vez que el comportamiento está presente, la selección natural habrá de modificar su especialización para ser utilizado bajo diferentes contextos (Emlen et al. 1991). La disyuntiva que quiero plantear en este trabajo es hasta qué punto, la hipótesis de la trampa sensorial, puede explicar el mantenimiento y la exageración de un ornamento, entendiendo por ornamento un atributo del macho que se encuentra bajo selección sexual por ser favorecido por las hembras. Visto de otra forma, me pregunto si en realidad, el mantenimiento y exageración de un ornamento puede explicarse totalmente por una coevolución antagonista, donde la hembra es seducida por el macho (en detrimento de su adecuación) vía la explotación de un sesgo sensorial en su sistema.

3. Especie de estudio

Los peces goodeinse (Goodeinae) constan de aproximadamente 36 especies vivíparas agrupadas en 16 géneros, 7 de los cuáles son monotípicos. Se distribuyen principalmente a través de la Meseta Central de México, aunque también se encuentran algunas especies en sistemas del Pacífico y del Atlántico que drenan los márgenes de las tierras altas. Estos peces son el componente principal de la ictiofauna de la región. Habitan en altitudes desde aproximadamente 1000 a 2300 m.s.n.m, aunque algunas especies pueden encontrarse hasta los 2800m. Su tamaño varía de 50mm a 150mm de longitud estándar; su color también varía mucho, pueden ser pardos o muy brillantes y varias especies presentan dimorfismo sexual (Webb et al. en prensa). El grupo hermano de los Goodeinae son los peces ovíparos Empetrichthynae, los cuáles habitan en el oeste de los Estados Unidos. Este grupo solo consta de 4 especies agrupadas en dos géneros (Webb et al. 2002).

Los Goodeidae presentan una alta tasa de especiación en comparación con su grupo hermano, lo cuál se puede deber a la compleja geomorfología de su hábitat. El principal proceso para la especiación parece ser la vicarianza, de tal forma que el patrón de distribución de los grupos refleja los procesos geológicos subyacentes. Eventos de divergencia pueden estar relacionados con la actividad volcánica. También se pueden encontrar patrones de especiación alopátrica (Webb et al. 2002).

La degradación del hábitat, principalmente por la urbanización del centro de México han puesto en peligro de extinción a diez de las cuarenta especies conocidas y dos han sido ya extirpadas de la naturaleza.

Webb et al.(en prensa) establecieron las relaciones filogenéticas entre los taxa de la familia goodeidae utilizando parte de la secuencia del gen para la subunidad I del citocromo c oxidasa mitocondrial (627 pb) y la región control (300 pb) de 36 especies representativas de la familia, tomando en cuenta

todos los géneros que la componen. Para realizar nuestro estudio empleamos seis especies de la familia, las cuáles presentan un grado diferente de elaboración de una franja vertical color amarillo en el extremo de la aleta caudal (FAT) y pensamos que la FAT apareció en el clado como un evento independiente (Fig.1).

Las especies utilizadas son: *Characodon audax*, la cual nunca ha desarrollado el atributo; "*Xenotoca*" *eiseni*, la cual se piensa muy probablemente presentó y perdió el atributo, y cuya nomenclatura está ahora en revisión; *Xenophorus captivus*, la cual presenta muy pobremente el atributo; *Xenotoca variata*, la cual muestra ya bien marcado el atributo pero menos que las especies *Chapalichthys pardalis* y *Ameca splendens*, las cuales muestran muy marcado el atributo (Fig.1).

Los peces han sido recolectados en el campo y luego criados en pozas dentro del Instituto de Ecología de UNAM. Para los experimentos los peces fueron tomados de las pozas y se introdujeron en peceras de 40 Lt de capacidad con aireación, donde fueron alimentados diariamente.

4. OBJETIVOS

- 4.1. Determinar si la franja amarilla terminal, presente en la cola de los machos de diferentes especies de la familia Goodeidae, pudo evolucionar gracias a la existencia de un sesgo sensorial preexistente relacionado con la conducta alimenticia (hipótesis de la trampa sensorial).
- 4.2. Analizar la evolución que han sufrido la preferencia y el atributo en machos y en hembras; así como en distintas especies que presentan diferentes grados en la intensidad del atributo.
- 4.3. Brindar pruebas experimentales que apoyen la coevolución mutualista para explicar el mantenimiento y la exageración de un ornamento.

5. Hipótesis generales

- 5.1. El atributo franja amarilla terminal (FAT) presente en machos de varias especies de peces goodeidos, pudo evolucionar gracias a que explotó un sesgo sensorial preexistente.
- 5.2. El sesgo sensorial preexistente está relacionado con la conducta alimenticia.
- 5.3. La respuesta alimenticia provocada por un sesgo sensorial puede cambiar en el tiempo, es decir las preferencias pueden cambiar en función de la relación entre costos de responder y los beneficios obtenidos.

¿Explotación sensorial?

Para demostrar que un atributo evolucionó como resultado de un sesgo sensorial preexistente, Basolo (1990a) propuso seguir ciertos criterios:

- 1) Probar que existe una elección por parte de la hembra entre variantes del atributo. Las hembras prefieren al atributo cuando los machos de su especie lo presentan, y prefieren a los que lo muestran más desarrollado dentro de su especie.
- 2) Se tiene que establecer que el atributo no es el estado ancestral en el clado.
- 3) Se tiene que probar que en especies con el estado primitivo, la respuesta sensorial femenina muestra una preferencia hacia el atributo.

Por lo anterior, es necesario tener una buena filogenia de los grupos para saber si realmente se habla de un sesgo preexistente (Pomiankowski 1994; Axel Meyer et al. 1994), ya que es muy probable que los sesgos sensoriales puedan existir por razones históricas relacionadas con la elección de pareja (Ryan & Keddy-Hector 1992; Phelps & Ryan 2000), como cuando se pierde un atributo pero la preferencia se conserva. Esto es debido a que los atributos de los machos son más susceptibles de variación bajo condiciones ambientales, ya que tienen una mayor presión de selección natural en comparación con las preferencias de las hembras (Meyer 1997; Schluter & Price 1993). Sin embargo, los sesgos sensoriales en las hembras también pueden tener gran variación y pueden diferir aún en especies emparentadas, particularmente si estas son el resultado a la adaptación a diferentes condiciones ecológicas (Dawkins & Guilford 1996).

6.1. Hipótesis particular y predicciones:

El atributo franja amarilla terminal (FAT) presente en machos de muchos goodeidos, pudo evolucionar gracias a que explotó un sesgo sensorial preexistente.

Predicciones:

- El estado primitivo o ancestral es la ausencia del atributo FAT.
- Las hembras prefieren de entre los machos de su especie, a aquellos que presentan la FAT más marcada.
- Las hembras de especies con el estado primitivo (ausencia de FAT) se asocian a machos que presentan artificialmente la FAT, donde la asociación puede darse hacia la franja aislada, sin que el pez este visible.

Para evaluar esta hipótesis primero se revisó la filogenia de la familia goodeidae y se comprobó que el estado primitivo es la no presencia de la franja. La filogenia utilizada se basa en parte de la secuencia del gen para la subunidad I del citocromo c oxidasa mitocondrial (627 pb) y la región control (300 pb) de 36 especies representativas de la familia, tomando en cuenta todos los géneros que la componen (Webb et al. en revisión). Para el presente trabajo se emplearon seis especies de la familia, las cuales presentan un grado diferente de elaboración del ornamento estudiado como se puede observar en la Figura 1.

Las especies utilizadas presentan el atributo FAT con una intensidad diferente. Para poder cuantificar el grado de elaboración del ornamento se obtuvieron imágenes digitales de 10 machos y 10 hembras de cada especie. Las imágenes se analizaron con una versión de prueba de Paint shop pro 7. Para tomar la fotografía siempre se mantuvo constante la iluminación y cada pez era fotografiado junto a una escala y el mismo color patrón. Los datos utilizados fueron los datos de color divididos entre la tarjeta patrón. El programa toma en cuenta para el análisis las siguientes características: cantidad de rojo, azul y verde, croma, saturación del color, luminosidad y escala de grises. Para el análisis se consideraron todos los individuos de un

mismo sexo, de tal forma que el grado de elaboración se obtuvo como un promedio de todas las medidas para cada especie. Como no es posible decidir a priori que significa un FAT muy elaborado, las medidas de la zona de la FAT de los machos de cada especie se compararon tomando como valor cero, la medición de las hembras de "*Xenotoca*" *eiseni* (no presentan ninguna coloración visible) la comparación se llevo a cabo mediante un análisis de discriminantes multivariado, donde las distancias euclidianas de Mahalanobis se usaron como sucedáneo del grado de elaboración. Sin embargo, a los machos de *Characodon audax* y "*Xenotoca*" *eiseni* les asignamos arbitrariamente un valor de cero, debido a que no presentan la FAT pero su medición de color es diferente de cero puesto que presentan color negro y naranja en sus aletas caudales.

Basándome en estos resultados asigné un valor numérico a la intensidad de la franja en cada especie, de esta forma la medida de intensidad refiere el grado de elaboración del ornamento en cada especie, los valores asignados son los siguientes:

Especie	Grado de elaboración (distancia euclidiana)
<i>Ameca splendens</i>	68.6
<i>Chapalichthys pardalis</i>	26.68
<i>Xenotoca variata</i>	18.29
<i>Xenoophorus captivus</i>	8.2
<i>Xenotoca eiseni</i>	0 (definido a priori)
<i>Characodon audax</i>	0 (definido a priori)

6.2. Método

Para demostrar que la FAT está sujeta a una selección sexual por parte de las hembras primero se utilizaron hembras de tres especies cuyos machos presentan el atributo, aunque en diferente grado. Las especies utilizadas

fueron: *Ameca splendens*, *Xenotoca variata* y *Xenophorus captivus*, las cuales presentan la FAT muy marcada (68.6), medianamente marcada (18.29) y poco marcada (8.2) respectivamente. Después se eligió una especie que no presenta la FAT, *Xenotoca eiseni*, cuya ubicación en el clado hace igualmente posible que haya perdido el atributo o que nunca lo haya tenido. Por último se eligió la especie, *Characodon audax*, perteneciente al clado más basal de los Goodeinae, que presenta la condición ancestral (ausencia de FAT).

En una primera fase de los experimentos se aislaba en una pecera a diez hembras de la especie que se estuviera trabajando, introduciendo a cada una dentro de cilindros de plástico con perforaciones para permitir la circulación de agua. Esto permitía identificar a cada hembra durante las observaciones, además de que las mantenía sin contacto con otros machos.

6.2.1. Experimento 1:

Respuesta sexual en especies que presentan la FAT muy y medianamente marcada.

Para el primer experimento se utilizaron hembras de las especies cuyos machos presentan la FAT muy marcada y medianamente marcada, *Ameca splendens*, *Chapalichthys pardalis* y *Xenotoca variata*. Se utilizó un tanque experimental (Fig.2) de 40 litros dividido en tres compartimentos; primero se dividía a la mitad, una mitad formaba un compartimiento y luego la otra mitad se volvía a dividir para formar los otros dos compartimentos, todos con aireación independiente. La primera separación, de acrílico transparente, permitía al pez en el primer compartimiento observar el interior de los otros dos. La separación de los dos compartimentos del fondo consistía en dos espejos mirando en direcciones opuestas. En éstos compartimentos se colocaban dos machos similares en tamaño y dimensiones, uno con la franja amarilla terminal muy marcada y otro con la franja poco vistosa. El espejo servía para evitar interacciones visuales entre los machos, al tiempo que proveía de un ambiente social estandarizado a cada pez. Los machos se dejaban en la pecera por un día para que se habituaran.

La segunda fase del experimento consistía en introducir a una hembra dentro del compartimiento frontal, desde el cual podía observar ambos machos. Primero se introducía a la hembra dentro de un cilindro de plástico transparente por cinco minutos. Durante este tiempo la hembra podía observar (y evaluar) a ambos machos pero no acercarse a ninguno. Pasado el tiempo impuesto se levantaba el cilindro dejando libre a la hembra, después se observaba su conducta por los siguientes cinco minutos. Durante la observación se registraban las siguientes conductas: a cuál de los dos machos se acercaba primero la hembra, el número de veces que la hembra se acercaba a cada macho y el tiempo que permanecía cada hembra con cada uno de los dos machos. Para considerar que la hembra estaba con algún macho tenía que tener el cuerpo dirigido a éste y estar junto al acrílico que los separaba. Este procedimiento se repetía con cada hembra diferente y después se cambiaban los machos por una pareja nueva. Se utilizaban diez hembras y cinco parejas de machos diferentes (*Ameca splendens* y *Xenotoca variata*) ó nueve hembras y cuatro parejas de machos diferentes (*Chapalichthys pardalis*).

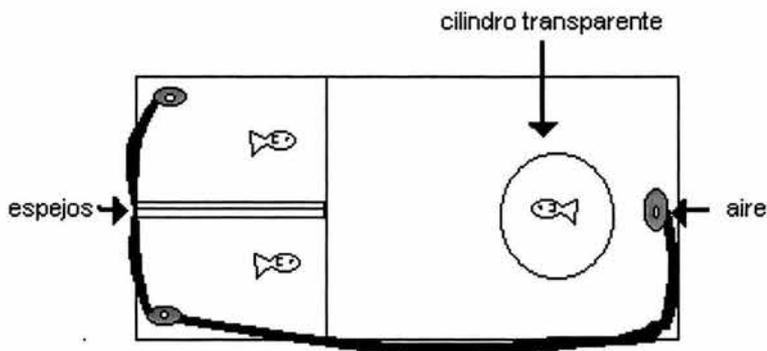


Figura 2. Tanque experimental utilizado para los experimentos de selección sexual. La hembra dentro del cilindro transparente podía observar a los dos machos. Al ser liberada podía dirigirse a uno u otro.

6.2.2. Experimento 2:

Respuesta sexual en especies que presentan la FAT débilmente marcada.

En el segundo experimento se utilizó la especie que presenta pobremente desarrollado el ornamento; *Xenoporphorus captivus*. Una consecuencia de que tenga la FAT pobremente desarrollada es que no es posible encontrar organismos que contrasten en su expresión al grado en que lo hacen en especies con FAT muy elaboradas. Por ello, para conocer si las hembras de esta especie manifiestan la preferencia por el ornamento se manipuló a uno de los dos machos con el objeto de exagerar el atributo. Se escogían dos machos de similar tamaño y dimensiones pero que variaran en la intensidad del ornamento, y se introducían en diferentes compartimentos de la pecera experimental. Al siguiente día, antes de introducir a la hembra dentro del cilindro, se escogía el macho con la franja más visible para la manipulación; se sostenía el pez en la mano y con cuidado se secaba un poco su cola con una toalla. El extremo de la cola se pintaba con un barniz de color amarillo de un tono similar al de la franja en las especies que lo presentan. Al otro pez se le hacía la misma manipulación, sin agregar color. Después de esto, se introducía a la hembra al cilindro de plástico y se seguía con el procedimiento descrito anteriormente. Utilizamos siete hembras y cuatro parejas de machos en el experimento.

6.2.3. Experimento 3:

Respuesta sexual en especies que no presentan la FAT.

El último experimento se realizó con las especies que no presentan el atributo. Para realizar el experimento primero se elegían a dos machos de igual talla y se colocaban en el tanque experimental. Antes de introducir cada hembra se tomaba al azar uno de los dos machos para ser sometido a la manipulación descrita en el experimento dos. Después de exponer a cada hembra frente a esta pareja de machos, se le pintaba la franja amarilla terminal al otro macho

y se volvían a enfrentar con todas las hembras. De este modo, ambos machos de la pareja se presentaban con la franja a cada hembra, esto con el objeto de evitar que la hembra en estas especies en que normalmente las hembras no eligen con base en FAT, eligiera a los machos en función de otros atributos y no del ornamento que nos interesaba. Para realizar el experimento con la especie *Xenotoca eiseni* se utilizaron diez hembras y con la especie *Characodon audax* se utilizaron siete hembras. En ambas especies se utilizaron dos parejas diferentes de machos, realizando el experimento reverso con las dos parejas.

Los datos obtenidos fueron analizados por medio de la prueba estadística ANOVA usando un diseño balanceado con el programa estadístico MINITAB. Para realizar la prueba se introdujeron las observaciones de todas las hembras con las diferentes parejas de machos a las que se enfrentaron. Gracias a que las hembras se encontraban aisladas se podían identificar y así conocer la conducta que presentaba cada una frente a las distintas parejas de machos. Para el modelo del análisis se introdujeron los siguientes factores: tratamiento, el cual tenía dos niveles, 1 para machos que presentaban o tenían exagerado el atributo y 2 para machos que no presentaban la franja o la presentaban pobremente; el siguiente factor era la pareja de machos y por último la hembra a la que pertenecían las observaciones. Como variables de respuesta se utilizaron el total de acercamientos realizados por cada hembra a uno y a otro macho y la duración o tiempo total que permaneció la hembra con cada uno. Para analizar la respuesta del primer acercamiento y del número de hembras que pasaron el tiempo máximo con uno u otro macho se utilizó una prueba de X^2 cuadrada de bondad de ajuste. En los resultados solamente reportamos el valor exacto de la X^2 cuando este era menor o muy cercano a 0.05, valor que estandarizamos para considerar si había o no diferencias significativas.

6.3. Resultados

6.3.1. Experimento 1

Respuesta sexual en especies que presentan la FAT muy y medianamente marcada.

En general observamos que en las especies que presentan el atributo más desarrollado, las hembras se acercan más y pasan más tiempo con los machos que muestran la FAT más marcada (Tabla 1).

En la mayoría de pruebas las hembras de *Ameca splendens* (grado de elaboración del ornamento=68.6) se acercaron más veces a los machos con la FAT más marcada (62% de 50 pruebas) y la frecuencia total de acercamientos para este tipo de machos fue mayor (el 60.43% de 273 acercamientos totales). Las hembras prefieren acercarse al macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,85)=4.05$, $p=0.047$; Fig.3). El comportamiento frente a las diferentes parejas de machos no presentó diferencias estadísticamente significativas (ANOVA: $F(4,8)=2.27$, $p=0.068$) y las diferentes hembras mostraron patrones de conducta similares (ANOVA: $F(9,85)=1.21$, $p=0.297$). Esto nos asegura que el patrón de conducta no se vio alterado y se mantuvo constante sin importar que eran diferentes hembras o diferentes machos.

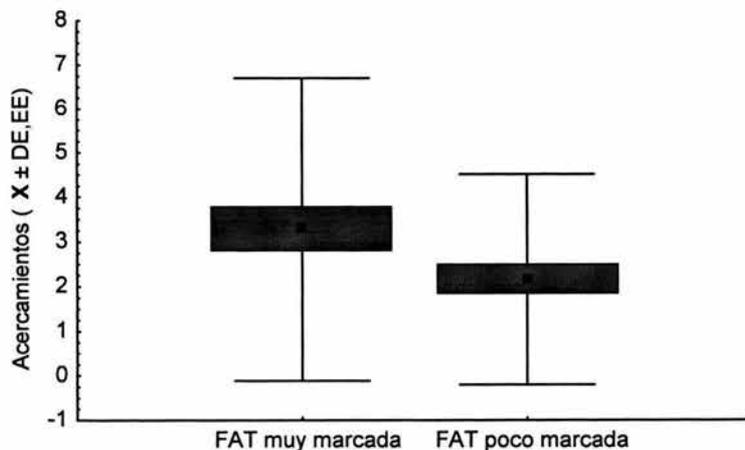


Figura 3. Las hembras de *Ameca splendens* prefirieron acercarse al macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,85)=4.05$, $p=0.047$).

Del total de pruebas, también más hembras pasaron una cantidad de tiempo mayor frente a los machos que mostraban la FAT más marcada (70% de 50 pruebas) y el tiempo total en segundos que pasaron las hembras cerca de los machos con la FAT más marcada fue mayor (el 67.12% de un total de 11766 segundos). Las hembras además de que prefieren acercarse al macho con la FAT más marcada, también pasan más tiempo cerca de él (ANOVA: $F(1,85)=11.40$, $p=0.001$; Fig.4). Las diferentes parejas de machos no evocaron diferentes respuestas (ANOVA: $F(4,85)=0.64$, $p=0.634$), y tampoco hubo diferencias entre hembras (ANOVA: $F(9,85)=0.30$, $p=0.974$).

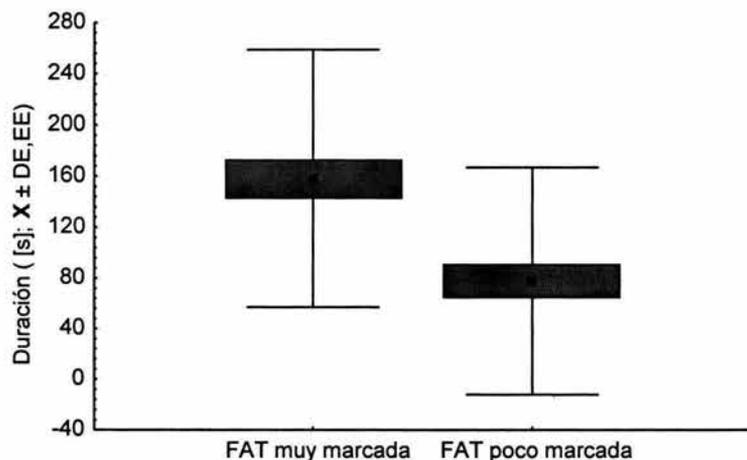


Figura 4. Las hembras de *Ameca splendens* pasaban más tiempo cerca del macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,85)=11.40$, $p=0.001$).

En *Chapalichthys pardalis* (grado de elaboración del ornamento: 26.68) las hembras se acercaron más al macho que mostraba la franja más marcada (58.33% de 36 pruebas) y el total de acercamientos para este tipo de machos fue mayor (59.72% de 360 acercamientos). Las hembras de ésta especie también prefieren acercarse al macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,59)= 6.83$, $p=0.011$; Fig.5). La conducta entre las hembras no mostró diferencias estadísticamente significativas (ANOVA: $F(8,59)=1.62$, $p=0.139$) pero si hubo diferencias entre las diferentes parejas de machos (ANOVA: $F(3,59)=3.10$, $p=0.033$), esto nos dice que no con todas las parejas de

machos se mantuvo igual la preferencia o que en alguna pareja pudo intervenir otro factor como la movilidad de cada macho en particular.

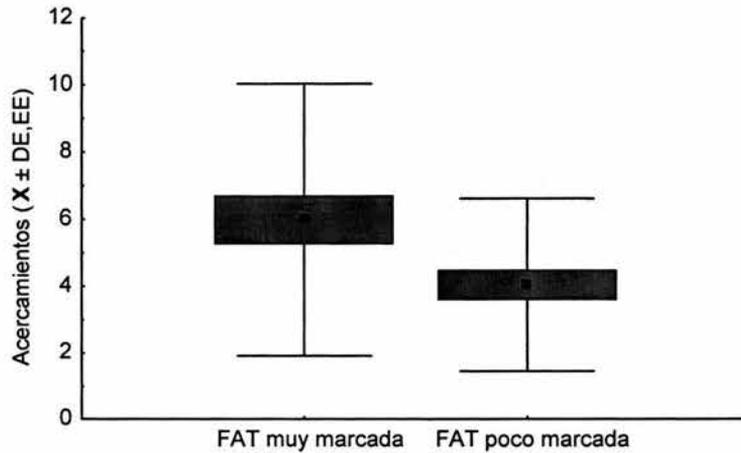


Figura 5. Las hembras de *Chapalichthys pardalis* prefirieron acercarse al macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,59) = 6.83$, $p = 0.011$).

Un mayor número de veces las hembras *Chapalichthys pardalis* permanecieron más tiempo con los machos con el atributo más marcado (75% de 36 pruebas) y el tiempo total en segundos pasado con este tipo de machos fue mayor (70.88% de 3545 segundos). Por esto, podemos decir que las hembras de ésta especie pasan más tiempo frente la macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,59) = 13.16$, $p = 0.001$; Fig.6). Respecto a la duración, no hubo diferencias en el comportamiento frente las diferentes parejas de machos (ANOVA: $F(3,59) = 0.73$, $p = 0.539$) ni entre las distintas hembras (ANOVA: $F(8,59) = 0.90$, $p = 0.521$).

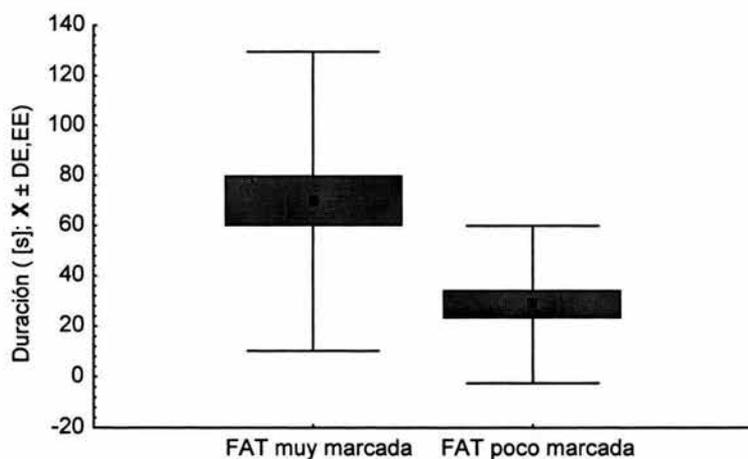


Figura 6. Las hembras de *Chapalichthys pardalis* pasaban más tiempo cerca del macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,59)=13.16$, $p=0.001$).

Para *Xenotoca variata*, especie que muestra el atributo medianamente marcado (18.29), se observó que un mayor número de veces las hembras se acercan más a los machos con la FAT más marcada (68% de 50 pruebas) y el total de acercamientos fue mayor para este tipo de machos (59.64% de 741 pruebas). Por esto decimos que las hembras prefieren acercarse a los machos con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,85)=16.75$, $p<0.0001$; Fig.7). Se encontraron diferencias entre las parejas de machos (ANOVA: $F(4,85)=2.81$, $p=0.030$) pero no entre las diferentes hembras (ANOVA: $F(9,85)=1.92$, $p=0.060$).

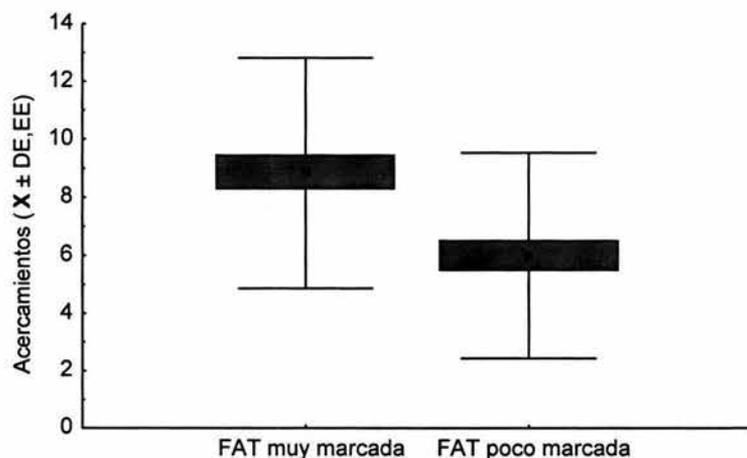


Figura 7. Las hembras de *Xenotoca variata* prefirieron acercarse al macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,85)=16.75$, $p<0.0001$).

Cuando analizamos la respuesta de duración, encontramos que un mayor número de veces, las hembras permanecieron una cantidad de tiempo mayor frente a los machos con la franja más marcada (78% de 50 pruebas) y el tiempo total pasado por las hembras frente a estos machos fue mayor (62.19% de 3751 segundos). También las hembras de *Xenotoca variata* prefieren pasar más tiempo frente al macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,85)=15.65$, $p<0.0001$; Fig.8). Respecto al tiempo que permanecían las hembras con cada tipo de macho no se encontraron diferencias estadísticamente significativas en el comportamiento frente a las diferentes parejas de machos (ANOVA: $F(4,85)=0.25$, $p=0.912$) pero si entre las diferentes hembras (ANOVA: $F(9,85)=2.44$, $p=0.016$).

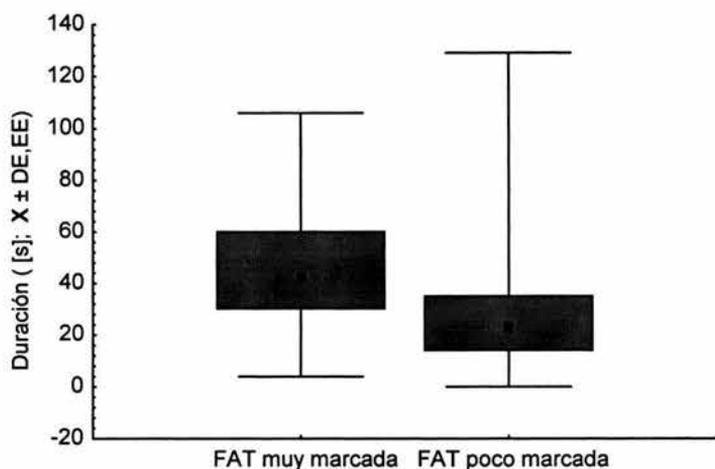


Figura 8. Las hembras de *Xenotoca variata* pasaban más tiempo cerca del macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,85)=15.65$, $p<0.0001$).

Las otras medidas analizadas fueron: a) a cuál de los dos machos se acercaba primero la hembra y b) con cuál de los dos, pasaba su acercamiento de mayor duración, al cual llamamos tiempo máximo.

En las tres especies las hembras se acercaron primero y pasaron el tiempo máximo más veces con el macho con la FAT más marcada (Tabla 4). Las frecuencias en que las hembras se acercaban primero a cada tipo de macho y las veces que pasaba su tiempo máximo con cada uno se compararon por medio de una prueba de χ^2 de bondad de ajuste. Se encontró que las hembras de *Ameba splendens* se acercaron primero más veces al macho con la FAT más marcada (66%; $\chi^2=5.12$, $gl=1$, $N=50$, $P=0.0237$) y pasaban el tiempo máximo más veces con este mismo tipo de macho (70%; $N=50$, $\chi^2=8$, $p=0.0047$). También las hembras de *Xenotoca variata* se acercaron primero más veces al macho con la FAT más marcada (64%; $\chi^2=3.92$, $gl=1$, $N=50$,

$P=0.0477$) y pasaron su tiempo máximo también más veces con este tipo de macho (66%; $N=49$, $\chi^2=9$, $p=0.0027$). Las hembras de la especie *Chapalichthys pardalis* se acercaron primero más veces al macho con la FAT más marcada (58.33% de 36 pruebas), sin embargo esta preferencia no fue estadísticamente significativa ($\chi^2=1.00$, $gl=1$, $P=0.3173$). De igual forma más hembras pasaron su tiempo máximo con el macho de la FAT más marcada (58.33% de 36 pruebas) pero la diferencia no fue estadísticamente significativa ($\chi^2=1.00$, $gl=1$, $p=0.3173$).

	<i>Ameba splendens</i>	<i>Chapalichthys pardalis</i>	<i>Xenotoca variata</i>
% / frecuencia total de acercamientos	60.43%	59.72%	59.64%
% (se acercaron más) / total de pruebas	62%	58.33%	68%
Diferencias estadísticas	ANOVA: $F(1,85)=4.05$, $p=0.047$	ANOVA: $F(1,59)=6.83$, $p=0.011$	ANOVA: $F(1,85)=16.75$, $p<0.0001$
% / duración total	67.12%	70.88%	62.19%
% (duraron más) / total de prueba	70%	75%	78%
Diferencias estadísticas	ANOVA: $F(1,85)=11.40$, $p=0.001$	ANOVA: $F(1,59)=13.16$, $p=0.001$	ANOVA: $F(1,85)=15.65$, $p<0.0001$
Primer acercamiento	66%	64%	58.30%
Diferencias estadísticas	$\chi^2=5.12$, $gl=1$, $N=50$, $P=0.0237$	$\chi^2=3.92$, $gl=1$, $N=50$, $P=0.0477$	$\chi^2=1.00$, $gl=1$, $P=0.3173$
Tiempo máximo	70%	66%	58.30%
Diferencias estadísticas	$\chi^2=8$, $gl=1$, $N=50$, $p=0.0047$	$\chi^2=9$, $gl=1$, $N=49$, $p=0.0027$	$\chi^2=1.00$, $gl=1$, $N=36$, $p=0.3173$

Tabla 1. Resultados resumidos para el experimento 1.

6.3.2. Experimento 2

Respuesta sexual en especies que presentan la FAT débilmente marcada.

En *Xenophorus captivus*, especie que muestra el atributo muy débilmente (8.2), se observó que las hembras no se acercaron más veces al macho con la franja exagerada (44.44% de 18 pruebas) aunque el total de acercamientos fue mayor para el macho con la franja (52.47% de 101 acercamientos). En esta especie no encontramos una preferencia significativa de las hembras para acercarse al macho con la FAT exagerada (ANOVA: $F(1,13)=1.15$, $p=0.304$; Fig. 9). La conducta fue similar entre las diferentes parejas de machos (ANOVA: $F(1,13)=0.41$, $p=0.532$) y entre las distintas hembras (ANOVA: $F(4,13)=0.79$, $p=0.555$).

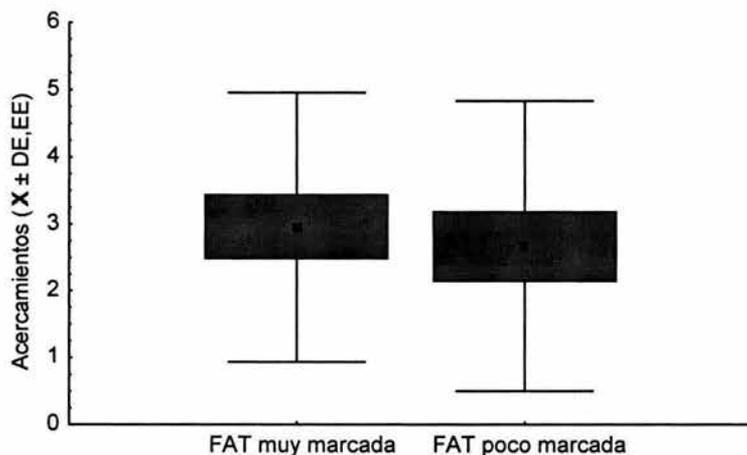


Figura 9. Las hembras de la especie *Xenophorus captivus* no se acercaban significativamente más a ninguno de los dos tipos de machos (ANOVA: $F(1,13)=1.15$, $p=0.304$).

Sin embargo, un mayor número de veces las hembras pasaron más tiempo frente al macho de la FAT exagerada (66.66% de 18 pruebas) y el total de tiempo pasado con estos machos fue mayor (64.19% de 2628 segundos). La diferencia sí es estadísticamente significativa, por lo que podemos decir que las hembras de *Xenophorus captivus* están dispuestas a pasar más tiempo

frente a un macho que tenga la FAT exagerada (ANOVA: $F(1,13)= 5.80$, $p=0.032$; Fig.10). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas para el comportamiento de las hembras con las diferentes parejas de machos (ANOVA: $F(1,13)=0.41$, $p=0.532$) ni entre las hembras (ANOVA: $F(4,13)=0.28$, $p=0.884$).

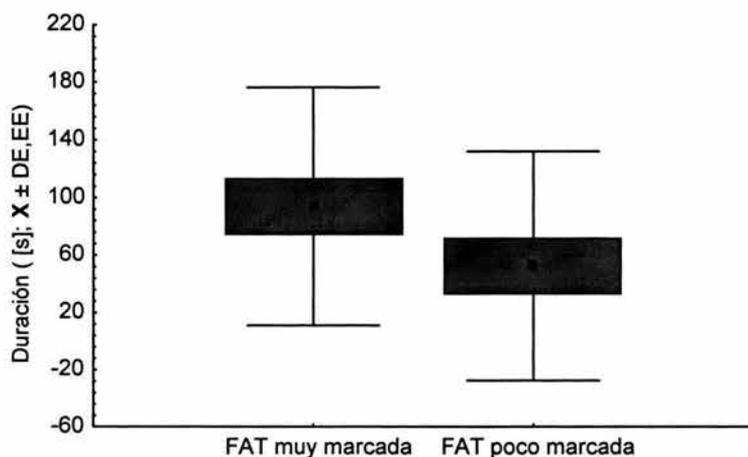


Figura 10. Las hembras de *Xenoophorus captivus* pasaban más tiempo cerca del macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,13)= 5.80$. $p=0.032$).

Las hembras de *Xenoophorus captivus* se acercaron primero igual número de veces a cada uno de los machos (50% de 18 pruebas; Tabla 4), pero la mayoría de veces pasaron el tiempo máximo con el macho con la franja exagerada (66.66% de 18 pruebas). Sin embargo no se encontraron diferencias estadísticamente significativas para ninguna de las dos respuestas.

	<i>Xenophorus captivus</i>
% / frecuencia total de acercamientos	52.47%
% (se acercaron más) / total de pruebas	44%
Diferencias estadísticas	ANOVA: F(1,13)=1.15, p=0.304
% / duración total	64.19%
% (duraron más) / total de prueba	67%
Diferencias estadísticas	ANOVA: F(1,13)= 5.80, p=0.032
Primer acercamiento	50%
Diferencias estadísticas	No fue significativa
Tiempo máximo	67%
Diferencias estadísticas	No fue significativa

Tabla 2. Resultados resumidos para el experimento 2.

6.3.3. Experimento 3

Respuesta sexual en especies que no presentan la FAT

Un mayor número de veces las hembras de "*Xenotoca eiseni*", cuyos machos no presentan la FAT, se acercaron más veces al macho manipulado, al cual se le pintó la franja (57.5% de 40 pruebas) y el total de acercamientos fue mayor para los machos con la franja marcada (59.44% de 217acercamientos). Sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas (ANOVA: F(1,66)=2.63, p=0.110; Fig.11). El comportamiento de las hembras frente a las diferentes parejas de machos no fue diferente (ANOVA: F(3,66)=0.25, p=0.862) pero si se encontraron diferencias entre las diferentes hembras (ANOVA: F(9,66)=2.05, p=0.047).

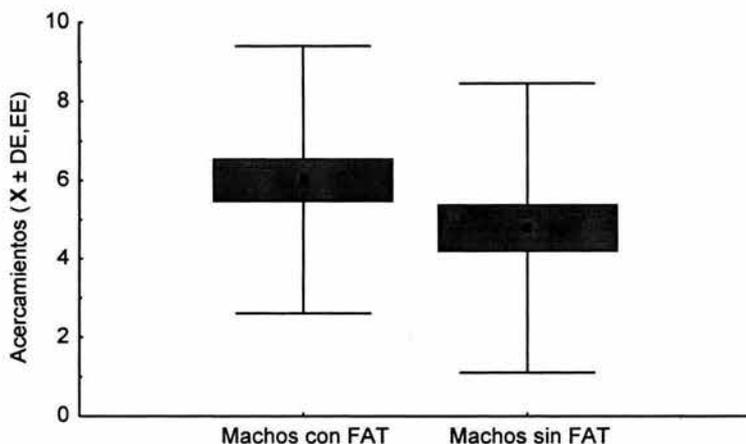


Figura 11. Las hembras de la especie "*Xenotoca eiseni*" no se acercaban significativamente más a ninguno de los dos tipos de machos (ANOVA: $F(1,66)=2.63$, $p=0.110$).

Aunque las hembras de "*Xenotoca eiseni*" no se acercaron significativamente más veces al macho con franja, si más veces las hembras pasaron más tiempo junto a este tipo de macho (55% de 40 pruebas) y el tiempo total pasado frente al macho marcado fue mayor (62.94% de 1808 segundos). En este caso sí encontramos diferencias estadísticamente significativas, por lo que podemos decir que las hembras de "*Xenotoca eiseni*" pasan más tiempo frente al macho que muestra la FAT (ANOVA: $F(1,66)=4.37$, $p=0.040$; Fig.12). Para esta respuesta la conducta de las hembras tuvo diferencias estadísticamente significativas entre los distintos pares de machos (ANOVA: $F(3,66)=2.97$, $p=0.038$) pero no entre las diferentes hembras (ANOVA: $F(9,66)=1.94$, $p=0.062$).

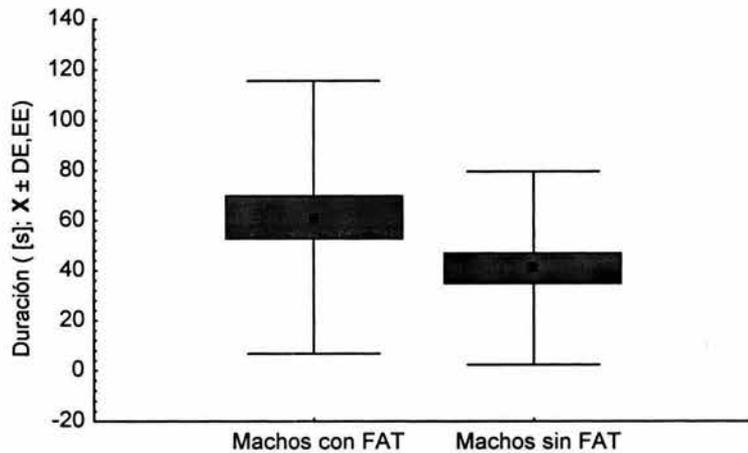


Figura 12. Las hembras de "*Xenotoca*" *eiseni* pasaban más tiempo cerca del macho con la FAT más marcada (ANOVA: $F(1,66)=4.37$, $p=0.040$).

Aunque no se encontraron diferencias estadísticamente significativas, un mayor porcentaje de hembras hicieron su primer acercamiento hacia el macho con franja (62.5% de 40 pruebas; Tabla 4) y también más hembras pasaron su tiempo máximo junto a los machos marcados (57.5% de 40 pruebas; Tabla 4).

Las hembras de *Characodon audax*, especie cuyos machos no han desarrollado el atributo, aunque presentaron una respuesta en la dirección predicha, no se encontraron preferencias significativas hacia ninguno de los dos machos. Las hembras de *Characodon audax* se acercaron igual número de veces al macho con la franja que sin la franja (50% de 30 pruebas), aunque el total de acercamientos fue mayor para los machos con la franja marcada (54.12% de 194 acercamientos). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas (ANOVA: $F(1,45)=0.23$, $p=0.63$; Fig.13). La conducta frente a las diferentes parejas de machos no mostró diferencias

(ANOVA: $F(3,45)=2.66$, $p=0.060$) ni entre las diferentes hembras (ANOVA: $F(6,45)=1.48$, $p=0.207$).

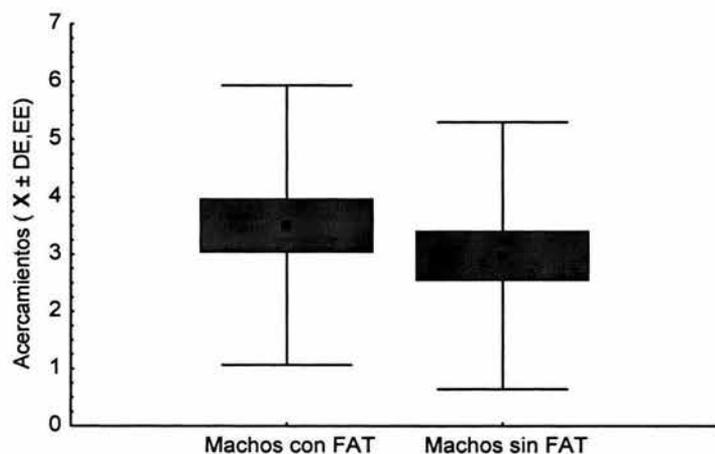


Figura 13. Las hembras de *Characodon audax* no se acercaban significativamente más a ninguno de los dos tipos de machos (ANOVA: $F(1,45)=0.23$, $p=0.63$).

El tiempo total que las hembras pasaron frente a cada macho fue mayor para el macho con la franja (53.96% de 1299 segundos), aunque no fue mayor en número de hembras que permanecieron más tiempo con él (46.66% de 30 pruebas). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas (ANOVA: $F(1,45)=0.20$, $p=0.66$; Fig.14). Para ésta conducta tampoco se encontró diferencias entre las parejas de machos (ANOVA: $F(3,45)=0.70$, $p=0.555$) ni entre las hembras (ANOVA: $F(6,45)=1.52$, $p=0.192$).

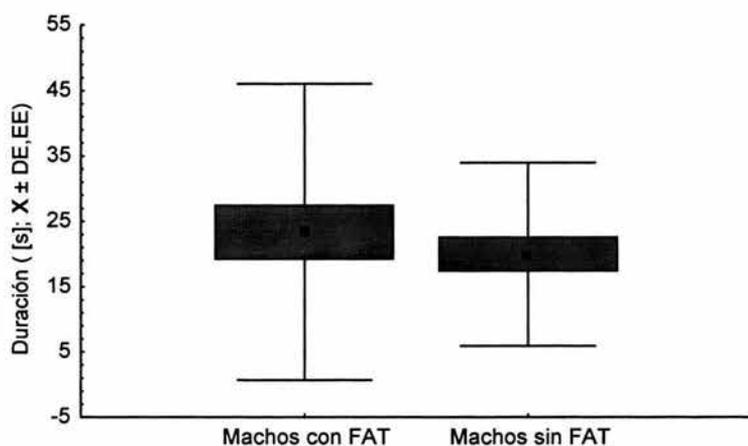


Figura 14. Las hembras de *Characodon audax* no pasaban más tiempo frente a ninguno de los dos tipos de machos (ANOVA: $F(1,45)=0.20$, $p=0.66$).

Las hembras se acercaron primero más veces al macho con franja (63.33% de 30 pruebas) y más veces pasaron su tiempo máximo frente al macho con franja (60% de 30 pruebas). A pesar de que ambos porcentajes son mayores no se encontraron diferencias estadísticamente significativas estadísticamente ni para la respuesta del primer acercamiento ($\chi^2=2.133$, $gl=1$, $N=30$, $p=0.1441$) ni para el tiempo máximo ($\chi^2=1.690$, $gl=1$, $N=30$, $p=0.1936$).

	<i>"Xenotoca" eiseni</i>	<i>Characodon audax</i>
% / frecuencia total de acercamientos	59.44%	54.12%
% (se acercaron más) / total de pruebas	57.50%	50%
Diferencias estadísticas	ANOVA: F(1,66)=2.63, p=0.110	ANOVA: F(1,45)=0.23, p=0.63
% / duración total	62.94%	53.96%
% (duraron más) / total de prueba	55%	47%
Diferencias estadísticas	ANOVA: F(1,66)=4.37, p=0.040	ANOVA: F(1,45)=0.20, p=0.66
Primer acercamiento	63%	63.33%
Diferencias estadísticas	No fue significativa	$\chi^2=2.133$, gl=1, N=30, p=0.1441
Tiempo máximo	58%	60.00%
Diferencias estadísticas	No fue significativa	$\chi^2=1.690$, gl=1, N=30, p=0.1936

Tabla 3. Resultados resumidos para el experimento 3.

Respuesta:	Primer acercamiento		Tiempo máximo	
	FAT muy marcada	FAT poco marcada	FAT muy marcada	FAT poco marcada
<i>Ameca splendens</i>	33	17	35	15
<i>Chapalichthys pardalis</i>	21	15	21	15
<i>Xenotoca variata</i>	32	18	33	14
<i>Xenoophorus captivus</i>	9	9	12	6
<i>Xenotoca eiseni</i>	25	15	23	16
<i>Characodon audax</i>	19	11	18	11

Tabla 4. Muestra el total de hembras de todas las réplicas que realizaron su primer acercamiento a cada uno de los dos tipos de machos: con la FAT muy marcada y poco marcada; así como el total de hembras que pasaron su tiempo máximo con cada uno de ellos.

6.4. Discusión

En diversos estudios sobre comportamiento, se ha observado que cambios en la coloración y patrones de pigmentación en los machos, son utilizados como señales de agresión o señales para atraer a las hembras (Heiligenberg 1976; Kingston 1980; Matin & Hengstebeck 1981; Neil 1984; Thresher 1984). Morris,

Mussel y Ryan (1995) encontraron que el patrón de barras verticales en los machos de peces cola de espada (*Xiphophorus multilineatus*) servía como señales tanto en la competencia entre machos como en la elección de pareja. Este fenómeno también se ha observado en diferentes especies de la familia goodeidae, que presentan una franja vertical amarilla al extremo de su aleta caudal, la cual al igual que el color negro que la antecede, se intensifican cuando van a cortejar o cuando se encuentran entre varios machos. En primera instancia, este cambio de intensidad nos indica que la FAT interviene en la elección de pareja y por lo tanto que puede estar evolucionando bajo el proceso de la selección sexual, y en segundo lugar nos ayuda a comprobar que los machos están cortejando durante nuestros experimentos.

Con nuestros experimentos comprobamos que en especies cuyos machos presentan el atributo, las hembras se acercan y permanecen más tiempo frente al macho que presenta el atributo más marcado, cuando tienen que elegir entre dos machos que las cortejan. Las hembras de *Ameca splendens*, *Chapalichthys pardalis* y *Xenotoca variata*, presentan entonces una preferencia sexual en función de la intensidad de la FAT.

En *Xenophorus captivus*, los machos muestran la FAT con muy poca intensidad aún cuando están cortejando, por lo tanto se exageró artificialmente la franja para ver la respuesta de las hembras. Encontramos que las hembras pasaban más tiempo frente a estos machos manipulados. En esta especie no encontramos diferencias en la frecuencia de acercamientos, las hembras se movían entre uno y otro macho, lo interesante es que evaluando a ambos, ellas preferían pasar más tiempo frente al macho con la FAT exagerada, lo cuál si estuvieran libres le daría más oportunidad al macho para copular, en otros estudios del laboratorio se ha encontrado una correlación positiva entre el tiempo que pasa la hembra cerca de un macho y la probabilidad de copular (Valero & Macías-García datos sin publicar). Por lo anterior decimos que las hembras de *Xenophorus captivus* muestran también una preferencia sexual por el atributo. De esta manera se comprobó experimentalmente que en las

especies que presentan el atributo, yendo desde la mayor a la menor intensidad, en todos los casos la FAT está bajo selección sexual, ya que las hembras muestran una preferencia con los machos que la presentan más marcada.

Para determinar si la preferencia por el atributo existe en especies que no presentan la franja utilizamos a *Characodon audax* y "*Xenotoca*" *eiseni*. Basándonos en la filogenia sabemos que *Characodon audax* presenta el estado primitivo que es la no presencia del atributo, es decir que en ella nunca ha evolucionado la FAT. En cambio "*Xenotoca*" *eiseni* que tampoco presenta el atributo, pudo no haberlo desarrollado en absoluto, sin embargo es igualmente probable que en algún momento la haya desarrollado para después perderlo. Comprobamos que las hembras de "*Xenotoca*" *eiseni*, al igual que las hembras de *Xenophorus captivus* prefieren pasar más tiempo frente a los machos con la FAT artificial; sin embargo esto puede tener dos explicaciones distintas dependiendo del porque no presenta la franja. En la especie se pudo conservar la preferencia pero no el atributo, o existe un sesgo en el sistema sensorial de las hembras que provoca que sean atraídas por la FAT. En cualquier caso existe la preferencia sexual en las hembras.

A diferencia de los experimentos anteriores los resultados no fueron tan claros para la especie *Characodon audax*. Las hembras de esta especie son más sensibles a la manipulación, por lo que se mostraron menos selectivas. Por otro lado es más difícil comprobar que los machos estén cortejando ya que no muestran cambio de coloración debido a que toda su aleta caudal es de color negro. En datos absolutos, la respuesta se encontró en la dirección predicha y las hembras se acercaron y pasaron más tiempo con los machos manipulados, sin embargo no obtuvimos resultados estadísticamente significativos. Para obtener más información sobre el comportamiento de las hembras realizamos un experimento preliminar para el cuál colocamos diez hembras de *Characodon audax* en una pecera y las enfrentamos a dos aletas caudales aisladas, una con franja y otra sin ningún tipo de marca. La aleta con

franja recibió notoriamente más visitas que la aleta sin franja (83.75% de 80 visitas; $\chi^2=36.95$, $P<0.0001$, $gl=1$, $N=80$). Este tipo de experimentos se detallan en el siguiente capítulo pero por ahora, el que los resultados se hayan sesgado en la dirección predicha y el que las hembras se acerquen más a la FAT cuando se les presenta aislada, nos permite decir que existe una atracción por parte de las hembras hacia la FAT.

Finalmente de lo anterior sabemos que el atributo provoca un estímulo positivo en las hembras, aún cuando no lo presentan, ni lo han presentado los machos de su especie. Esto prueba que la FAT estimula de alguna forma su sistema sensorial. Esta preferencia puede influir en las consecuencias evolutivas que van a tener los atributos en los machos, logrando que si aparece el atributo este se mantenga y se después se exagere (Ryan & Rand 1990).

Tomando en cuenta los experimentos de selección sexual podemos explicar la evolución de la preferencia y del atributo FAT en la familia goodeidae utilizando el modelo de los sesgos sensoriales preexistentes. Es importante recalcar que esta hipótesis establece que las preferencias de las hembras existen antes de que evolucione el ornamento; que las preferencias han evolucionado bajo contextos distintos a la selección sexual pero que condicionan el tipo de atributos en los machos que pueden ser favorecidos por ésta y su futura evolución (Ryan & Rand 1990).

Nuestros experimentos nos dejan ver que existe un sesgo sensorial preexistente por el cual las hembras son atraídas por la FAT, aún sin tomar en cuenta la razón por la cual pudo evolucionar este sesgo en el sistema sensorial de las hembras, este fue de vital importancia para que pudiera evolucionar el atributo.

Respuesta alimenticia

La hipótesis de la trampa sensorial predice que (Christy 1995):

1. La selección sexual vía elección de la hembra favorece las señales miméticas.
2. Las características a las que responden las hembras tienen funciones fuera de los contextos de elección de pareja.
3. Ambos estímulos, el mimético y el modelo provocan la misma respuesta.

7.1. Hipótesis particular y predicciones:

El sesgo sensorial preexistente está relacionado con la conducta alimenticia.

Predicciones:

- Si se aísla el atributo FAT, los peces de especies que lo presentan se acercarán y lo mordisquearán.
- Los peces de especies que no presentan FAT, serán también atraídos y mordisquearán las colas de peces con FAT.
- Las respuestas frente al atributo FAT, serán cualitativamente similares a las respuestas frente a una larva de odonato de tamaño y color similares.

Para poner a prueba la hipótesis de que el atributo franja amarilla terminal (FAT) pudo evolucionar gracias a que explotó un sesgo preexistente relacionado con la alimentación se intenta mostrar que el atributo aislado puede provocar una respuesta conductual similar a la que se tendría frente a un estímulo alimenticio verdadero

7.2. Método

7.2.1. Experimento 4

Respuesta alimenticia frente a la FAT

Para mostrar que existe una respuesta alimenticia frente a la FAT primero se buscó la forma de aislar el atributo. Se fabricaron dos cajas de plástico color verde oscuro de aproximadamente 4 x 2.5 x 2.5 cm, tamaño aproximado del cuerpo de un pez sin considerar la cola. Para adecuar el tamaño a cualquier pez de los que se trabajaron tenía una puerta fija en un extremo y la otra ajustable en diferentes distancias. La puerta fija del extremo se abría lateralmente de forma que al cerrarla atrapaba el cuerpo del pez justo donde inicia la cola (Fig.15). La puerta tenía un filo de silicón suave para no lastimar al pez. Por fuera de la caja se pegaron fibras de estropajo deshilado que, junto el color verde de las cajas y ramas de musgo acuático a los lados, confirieron a las cajas un aspecto de montones de musgo. Se agregó un peso (piedras sujetas a la base) a las cajas para conferirles flotabilidad negativa. Para el experimento se utilizó un tanque de 40 litros con aireación continua. En un extremo del tanque se colocaron las dos cajas de plástico junto con un poco de musgo y piedras. Las cajas quedaban suspendidas a unos 2 cm del fondo sostenidas por hilo transparente que las unía a un pequeño motor. Durante las observaciones el motor proporcionaba a las cajas un ligero movimiento con el objeto de que los peces dentro de las cajas no dejarán de mover un poco las colas (Fig.16). Es este movimiento ondulatorio el que le confiere a la franja el aspecto de una larva de zygóptero nadando. Un día antes de realizar el experimento se introducían los peces que se iban a observar para que se habituaran a las condiciones experimentales. Los peces eran privados de alimento durante todo este día con el objeto de que al realizar el experimento estuvieran motivados para comer. Para realizar las observaciones primero se colocaba una lámina de plástico opaca que dividía al tanque en dos compartimentos, el de los peces y el de las cajas. Tomados de otra pecera, se introducía en una caja a un macho con franja evidente en una caja y en la otra a una hembra (cuya cola típicamente no presenta franja, por lo que serviría de control). Para minimizar el estrés en los peces que se introducían a las cajas, antes de colocarlos dentro se les tranquilizaba agregando al recipiente donde se guardaba a los peces, de aproximadamente unos 300ml, unas 20 gotas de benzocaina (1 gr/100 ml de acetona). Se introducían las cajas a la pecera y se encendía el motor. Con



cuidado se pasaba una pareja de peces con una red al compartimento donde colgaban las cajas y se observaba durante 10 min. La pareja de peces podía ser de una hembra y un macho o dos hembras o dos machos, porque había veces que hembra y macho cortejan demasiado y no se podía observar otras conductas. El criterio para aceptar mantener una pareja en observación era que no cortejasen demasiado y que se pudiesen reconocer individualmente. Se decidió registrar parejas de peces ya que frecuentemente un pez solo se mantenía aparentemente nervioso e inhibido. Terminado el tiempo de observación se sacaban de la pecera a los peces observados y a los peces de las cajas. Se introducían a las cajas otro macho y otra hembra diferente para evitar que las respuestas fueran a individuos específicos y se pasaba a la siguiente pareja para empezar la observación. Las conductas que se registraban durante los 10 min de observación eran: latencia, hacia que cola hacían el primer acercamiento, el número de acercamientos que hacían a cada cola, el tiempo que permanecían cerca y el número de mordiscos que le daban a cada cola.

La respuesta alimenticia se evaluó en las especies: *Ameca splendens*, *Chapalichthys pardalis*, *Xenotoca variata*, *Xenophorus captivus*, "*Xenotoca*" *eiseni* y *Characodon audax*. El estímulo siempre fue dado por machos y hembras de la especie *Xenotoca variata*, menos en el caso de las especies *Ameca splendens* y *Chapalichthys pardalis*, con las cuáles se utilizaron colas de *Ameca splendens* debido a que muestran el atributo más exagerado.

Los datos fueron analizados por medio de una prueba de t pareada utilizando el programa estadístico Minitab y por medio de la prueba de X^2 de bondad de ajuste.

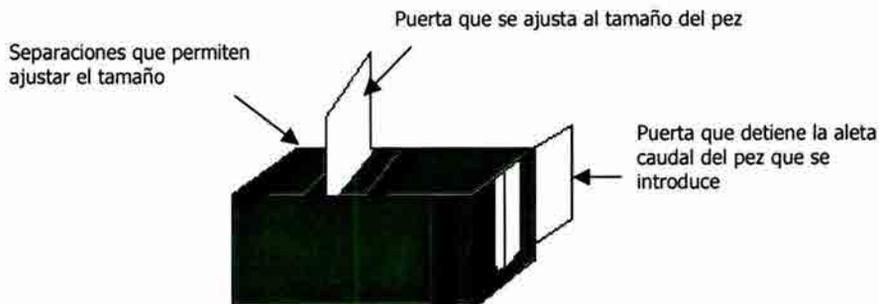


Figura 15. Caja en la que se introduce a los peces para que solo muestren la aleta caudal.

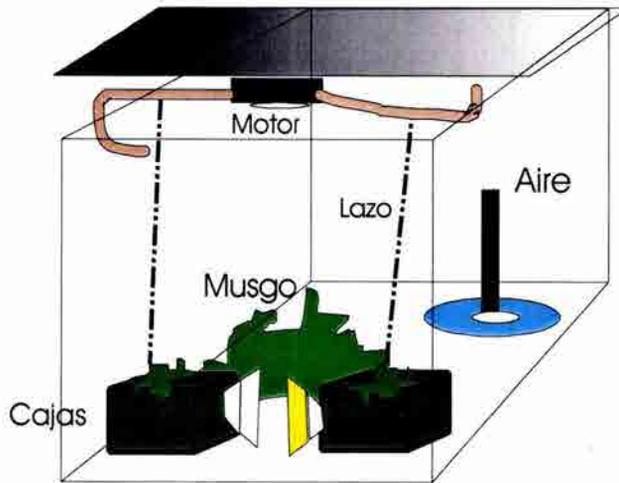


Figura 16. Tanque experimental utilizado en los experimentos para respuesta alimenticia. Las cajas dejan ver solo la aleta caudal aislada. Y el motor hace que la franja no deje de moverse.

7.2.2. Experimento 5

Respuesta alimenticia :larva vs FAT

Para mostrar que la respuesta ante la FAT provocaba una respuesta alimenticia cualitativamente similar a la que mostraba frente a un estímulo alimenticio se comparó la respuesta de los peces frente a la cola aislada presentada simultáneamente con una larva de libélula, la cual se les ha visto comer en observaciones en el campo.

El primer paso consistió en recolectar las larvas de las pozas que se tienen en el Instituto de Ecología. Las larvas se mantenían dentro de una pecera con sedimentos llenos de alimento obtenido de las mismas pozas. Para el experimento se utilizó la especie *Characodon audax*, la cual presenta el carácter primitivo (la ausencia del atributo). Se utilizaron diez hembras y diez machos. Las observaciones se hicieron por separado para las diez hembras y los diez machos. Se utilizó el mismo tanque experimental utilizado en el experimento 4, de igual forma se introducían los peces un día antes para que se acostumbraran a la pecera y no se les daba de comer. El experimento consistía en introducir las dos cajas de plástico a la pecera con los diez peces de la especie *Characodon*

audax. En una de las cajas se introducía un macho de la especie *Xenotoca variata* con una FAT evidente y en la otra caja se ponía, adherido a la puerta, un trozo delgado de acrílico transparente, de cuyo extremo pendía una larva pegada con pegamento de contacto. La larva se pegó por debajo de la cabeza para que tuviera la cola suelta y pudiera moverse. Como los peces son pequeños se eligieron larvas de pequeño tamaño. Dado que los peces provenían de las pozas se presume que estarían acostumbrados a comer larvas: de hecho se las comían rápidamente, lo cual nos permitió comprobar que funcionan como un estímulo alimenticio eficaz en desencadenar la conducta estudiada. Una consecuencia fue que las observaciones terminaban cuando los peces se comían a la larva. El experimento se repitió diez veces para hembras y machos (20 repeticiones en total). La conducta que se registró para analizar fue a cuál de los dos estímulos se acercaban primero los peces. Los datos fueron analizados por medio de una X^2 de bondad de ajuste en la cual se comparó si las primeras respuestas hacia la cola o hacia la larva ocurrieron significativamente más veces a un estímulo que al otro .

7.2.3. Experimento 6

Respuesta alimenticia frente a diferentes grados de intensidad de la FAT

Para conocer específicamente como variaba la respuesta alimenticia cuando aumentaba la intensidad del atributo FAT se comparó la respuesta de una misma especie frente a atributos con diferente intensidad. Para realizar el experimento se siguió el mismo protocolo seguido en el experimento 4 y se utilizó siempre a peces de la especie *Xenotoca variata* como sujetos experimentales, especie que muestra medianamente marcado el atributo (18.29). Se ocuparon los datos obtenidos para esta especie con ella misma dentro de las cajas. Las nuevas observaciones se tomaron con esta misma especie en la pecera pero dentro de las cajas se pusieron primero un macho y una hembra de la especie *Chapalichthys pardalis* que muestra la franja un poco más marcada (26.68) y luego se utilizó la especie *Ameba splendens* que es la especie con la franja aún más marcada (68.6).

Las conductas registradas fueron las mismas: el número de acercamientos a cada aleta caudal, el tiempo que pasaban junto a ella y número de mordiscos. Los datos fueron

analizados por medio de una prueba de t pareada, con el programa Minitab, y la prueba de χ^2 de bondad de ajuste.

7.3. Resultados

7.3.1. Experimento 4

Respuesta alimenticia frente a la FAT

La repuesta alimenticia frente a la FAT mostró gran variación entre las especies utilizadas. Mientras que las especies cuyos machos presentan muy marcado y medianamente marcado el atributo no mostraron una respuesta significativa frente a la cola con franja, las especies que lo presentan pobremente y que no lo presentan si mostraron respuesta alimenticia ante el estímulo FAT.

En *Ameca splendens*, la cual muestra la franja muy marcada (68.6) pocos peces se acercaron a las aletas (30%, N=20), de los que se acercaron, lo hicieron más veces a la aleta con franja (5 de 6 que se acercaron), y el total de acercamientos fue mayor hacia la franja (87.5% de 8 acercamientos). Por la poca respuesta niquiera se pudo obtener un valor estadístico. De los peces que se acercaron, la mayoría paso más tiempo frente a la aleta con franja (5 de 6 que se acercaron), y del total de tiempo en segundos pasado frente a las aletas, el mayor fue hacia la franja (90.9% de 11 segundos). Las diferencias tampoco fueron significativas por lo que estos peces tampoco pasan más tiempo frente a la franja. Los peces *Ameca splendens* no presentan típicamente una respuesta alimenticia frente al estímulo FAT. Solo un macho de está especie mordió a la aleta con franja. El fenómeno no es frecuente pero existe.

En *Chapalichthys pardalis* prácticamente no se encontró respuesta hacia las aletas, solo 2 de 14 peces se acercaron y de estos cada uno lo hizo a diferente aleta. El pez que se acercó a la aleta con franja realizó dos acercamientos, mientras que el que se acercó a la aleta con franja solo lo hizo una única vez. Por consiguiente, el tiempo total pasado frente a la aleta fue mayor (3 segundos vs 1 segundo). No se encontraron diferencias significativas ni para la respuesta de acercamientos ($t=1.00$, $P=0.336$), ni para la de duración ($t=1.00$, $P=0.336$); es decir, los peces *Chapalichthys pardalis* no presentan una respuesta alimenticia frente a la FAT. Ningún pez mordió las aletas.

En *Xenotoca variata*, especie que muestra la franja medianamente marcada (18.29), también se encontró muy poca respuesta alimenticia frente al estímulo (la franja de su misma especie). Pocos peces se acercaron a las aletas (30%, N=20). Del total de acercamientos y de duración el porcentaje mayor fue para la aleta con la franja (71.42% de 7 acercamientos; 76.47% de 17 segundos). No se encontraron diferencias significativas para la respuesta de acercamientos ($t=1.00$, $P=0.33$; Fig. 24) ni para la respuesta de duración ($t=0.91$, $P=0.374$; Fig. 25). Los peces de esta especie no mordisquearon. *Xenotoca variata* no presenta una respuesta alimenticia frente al estímulo FAT aislado cuando este pertenece a su misma especie.

En *Xenoophorus captivus*, especie cuyos machos muestran la franja pobremente (8.2), encontramos una mayor respuesta hacia el estímulo FAT (55.55%, N=18). De los que se acercaron la mayoría lo hicieron más veces hacia la aleta caudal con franja (8 de 10 que se acercaron), y del total de acercamientos más fueron hacia la aleta con franja (84.61% de 13 acercamientos). Los peces *Xenoophorus captivus* se acercan más al estímulo alimenticio FAT ($t=2.15$, $p=0.046$).

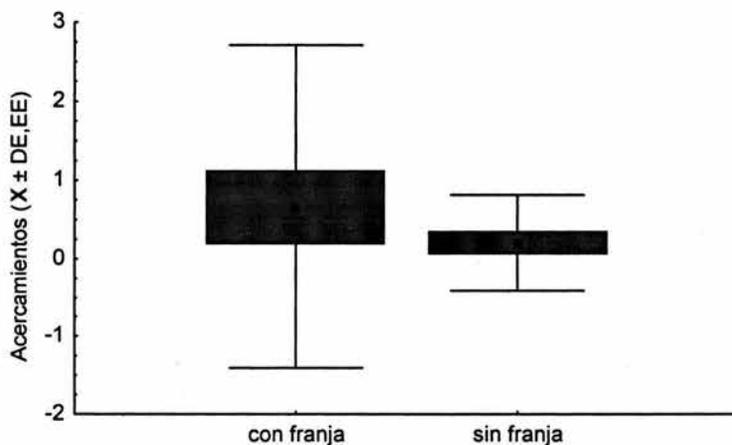


Figura 17. Los peces *Xenoophorus captivus* que se acercaban lo hacen más a la aleta con franja ($t=2.15$, $p=0.046$).

De los 10 peces *Xenophorus captivus* que se acercaron a las aletas, la mayoría permanecieron más tiempo cerca de la cola con franja (80%), además el tiempo total pasado con la aleta con franja fue mayor (85.45% de 55 segundos). Se obtuvieron diferencias marginalmente significativas utilizando la prueba de χ^2 ($\chi^2=3.6$, $dl=1$, $N=10$, $P=0.057$), no se encontraron diferencias estadísticamente significativas utilizando la prueba de t ($t=1.94$, $P=0.069$). Por esto podemos decir que los peces *Xenophorus captivus* si son atraídos por la FAT, ya que se acercan más a ella y pasan más tiempo cerca de ella (Figuras 17 y 18). Los peces de esta especie si mordisquearon la FAT (27.77%, $N=18$), y la mayoría lo hicieron más veces hacia la aleta con franja (4 de 5 que mordieron). El total de mordiscos hacia esta aleta fue mucho mayor con respecto al total (aleta con franja, 17 mordiscos; aleta sin franja, 2 mordiscos), sin embargo no se obtuvieron resultados significativos para esta respuesta (Tabla 5).

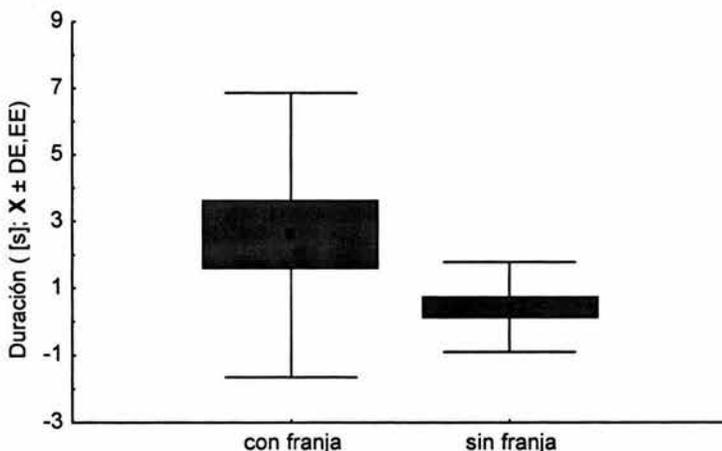


Figura 18. Los peces *Xenophorus captivus* que se acercaban pasan marginalmente más tiempo frente a la aleta con franja ($\chi^2=3.6$, $dl=1$, $N=10$, $P=0.057$; $t=1.94$, $P=0.069$).

En "*Xenotoca eiseni*", que no presenta la FAT, más peces se acercaron a las aletas (70.83%, $N=24$), de los cuales todos se acercaron más a la aleta con franja, y el total de acercamientos fue mayor para la aleta con franja (96.15% de 52 acercamientos). La especie es atraída significativamente por la franja ($t=4.15$, $P=0.000$). Para el tiempo que

pasaron cerca de cada una de las dos aletas la respuesta fue similar. El total de tiempo pasado con la aleta con la franja fue mayor (97.97% de 99 segundos) y se encontraron diferencias significativas ($t=3.53$, $P=0.002$). También encontramos que de los peces que mordieron (29.16%, $N=24$) todos mordieron únicamente a la aleta con franja. Los peces de esta especie mordisquearon significativamente más a la cola con franja que a la cola sin franja ($\chi^2=7$, $gl=1$, $N=7$, $P=0.0082$). Los peces "*Xenotoca eiseni*" presentan una respuesta alimenticia significativa hacia el estímulo FAT (Tabla 5; Figuras 19 y 20).

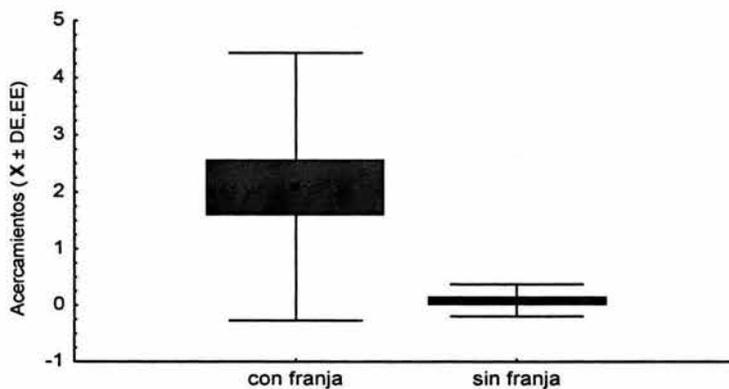


Figura 19. Los peces "*Xenotoca eiseni*" se acercaban más a la aleta con franja ($t=4.15$, $P=0.000$).

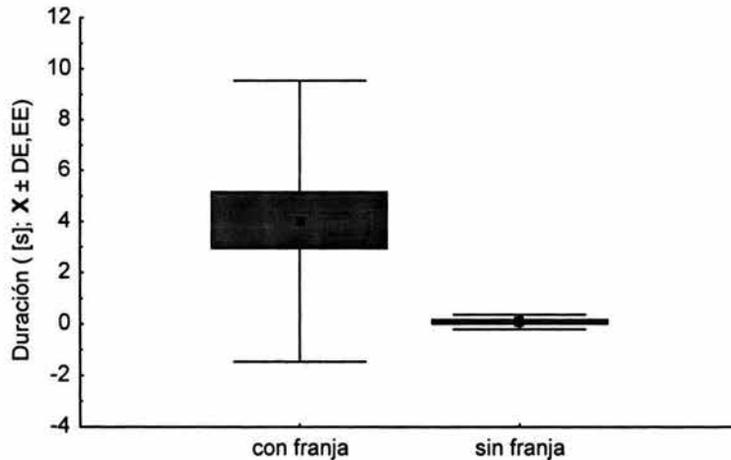


Figura 20. Los peces "*Xenotoca eiseni*" pasaban más tiempo frente a la aleta con franja ($t=3.53$, $P=0.002$).

Por último, en *Characodon audax*, especie que nunca ha desarrollado el atributo FAT, encontramos que los peces eran muy atraídos por la cola con franja, todos los peces mordieron (100%, $N=10$), y todos mordieron únicamente a la aleta con franja (100%, $N=10$). Encontramos que la especie se acerca significativamente más a la aleta con franja ($\chi^2=40$, $gl=1$, $N=40$, $P<0.0001$). De igual forma todas las hembras pasaron más tiempo frente a la aleta con franja y el total de tiempo pasado con esta aleta fue mayor (100% de 117 segundos). Se encontró que los peces pasan significativamente más tiempo frente a la aleta con franja ($t=4.67$, $P=0.0012$, $gl=9$). Todos los peces mordieron la FAT (100%; $N=10$) y por lo tanto el total de mordiscos fue mayor y alto para la aleta con la franja (28 mordiscos). Los peces de esta especie mordisquean significativamente más a la aleta con franja ($\chi^2=28$, $gl=1$, $N=28$, $P<0.0001$; Fig.21). *Characodon audax* es una especie que presenta una gran respuesta alimenticia hacia la FAT aislada.

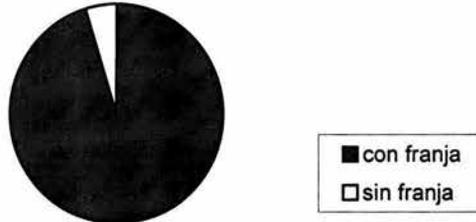


Figura 21. Mordiscos que dieron los peces de la especie *Characodon audax* a cada uno de los dos tipos de aletas.

Especie observada	Especie dentro de las cajas	Mordiscos a la	
		aleta con franja	aleta sin franja
<i>Ameca splendens</i>	<i>Ameca splendens</i>	2	0
<i>Xenotoca variata</i>	<i>Xenotoca variata</i>	0	0
<i>Xenotoca variata</i>	<i>Ameca splendens</i>	0	0
<i>Xenotoca variata</i>	<i>Chapalichthys pardalis</i>	2	0
<i>Xenophorus captivus</i>	<i>Xenotoca variata</i>	17	2
" <i>Xenotoca</i> " <i>eisèni</i>	<i>Xenotoca variata</i>	15	0
<i>Characodon audax</i>	<i>Xenotoca variata</i>	28	0

Tabla 5. Presenta el total de mordiscos que recibieron la aleta caudal con franja y sin franja cuando se les presentaban aisladas.

7.3.2. Experimento 5

Respuesta alimenticia frente a la FAT y frente a la larva

Los peces de la especie *Characodon audax* se acercaron primero al atributo FAT aislado que a una larva (Fig. 22). Su respuesta ante la franja no sólo fue similar que ante un estímulo alimenticio verdadero sino que fue mayor. De las veinte repeticiones que se hicieron, en 16 casos (el 80% de las veces) los peces se acercaron primero al atributo FAT. Y el 55% de las veces mordisquearon primero a la cola con franja, en tres ocasiones

más de una vez. Se analizó la respuesta con una prueba de χ^2 cuadrada de bondad de ajuste y se encontraron diferencias significativas ($\chi^2=7.2$, $gl=1$, $N=20$, $P=0.0073$). Los peces eran más atraídos por la FAT que por una larva, pero ambos estímulos les provocaban el mismo tipo de respuestas.

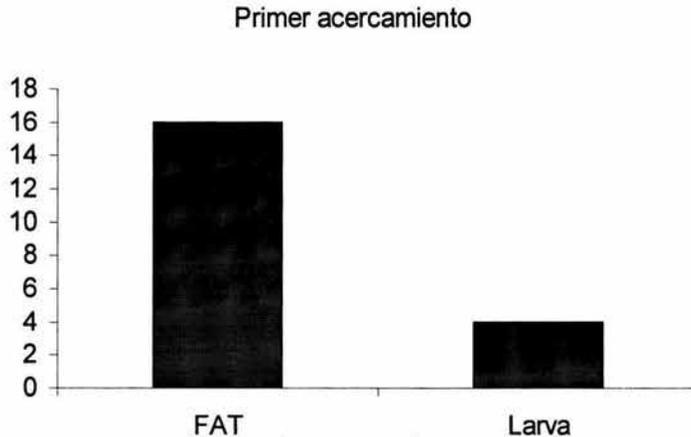


Figura 22. Compara la cantidad de veces que los peces se acercaron primero a cada estímulo para la especie *Characodon audax* ($\chi^2=7.2$, $gl=1$, $N=20$, $P=0.0073$).

7.3.3. Experimento 6

Respuesta alimenticia frente a diferentes grados de intensidad de la FAT

Utilizando una prueba de t pareada se encontró que los peces de la especie *Xenotoca variata* cuando se les presentaba aislado el atributo de su misma especie, no se acercaban preferentemente ni al macho que mostraba la FAT, ni al que no la presentaba ($t=1.00$, $P=0.33$). Tampoco permanecían significativamente más tiempo con uno o con otro macho ($t=0.91$, $P=0.374$). En ningún caso llegaron a mordisquear ninguna cola.

Cuando la aleta caudal aislada era de un macho de la especie *Ameca splendens*, especie con un mayor grado de elaboración del ornamento, se encontró por medio de una prueba de t pareada que los peces se acercan más a la cola con franja ($t=2.04$, $P=0.055$), y por medio de una prueba de χ^2 cuadrada se obtuvo que pasaron más tiempo frente a ésta misma ($\chi^2=3.5714$, $N=7$, $P=0.0588$), aunque no se encontraron diferencias

estadísticamente significativas con la prueba de t ($t=1.93$, $P=0.068$). Aunque se acercaron y permanecieron más tiempo frente a esta cola no hubo mordiscos.

Cuando la aleta caudal pertenecía a un macho de la especie *Chapalichthys pardalis*, la cual muestra la franja más marcada que los machos de la especie *Xenotoca variata*, y cuando se realizó este experimento resultaron ser los machos con la franja más llamativa. Se encontró por medio de la prueba de t pareada que los peces se acercaban preferentemente a la aleta caudal con franja ($t=2.67$, $P=0.015$), y también que pasaban significativamente más tiempo frente a esta ($t=2.41$, $P=0.026$). Las hembras mordisquearon dos veces a la cola con franja y no hubo ningún mordisco para la cola sin franja, no se encontraron diferencias significativas.

Los resultados dejan ver que el grado de respuesta frente a la FAT aislada está en relación con la diferencia que existe entre la intensidad del atributo en la especie probada y la intensidad del atributo aislado en las cajas experimentales. Así la respuesta aumenta cuando el atributo aislado tiene más intensidad que al atributo del sujeto experimental (Fig. 23).

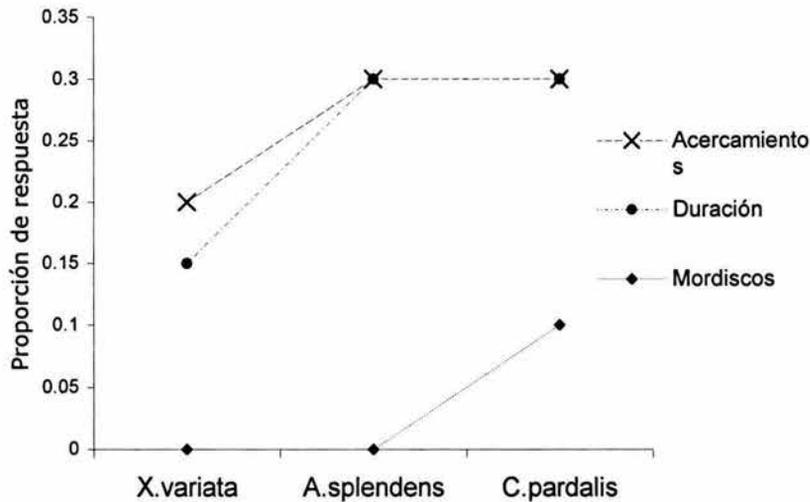


Figura 23. En el eje x se encuentra la especie a la que pertenecía la FAT aislada, mientras que en el eje y se encuentran los valores para las diferentes variables todos divididos entre el total para obtener proporciones. Aquí se puede observar como la respuesta ante el estímulo FAT aumenta al aumentar la intensidad del atributo.

7.4. Discusión

La hipótesis de la trampa sensorial explica los caracteres sexuales secundarios como adaptaciones para explotar respuestas de las hembras que evolucionaron bajo contextos no sexuales. Proctor (1991,1992) da un ejemplo de la existencia de un sesgo sensorial relacionado con una respuesta alimenticia, en particular del acoplamiento entre el cortejo del macho y el comportamiento depredatorio no sexual de la hembra en el ácaro de agua *Neumania papillator*. La alimentación es una necesidad básica de todos los animales y causa la adaptación de diversas respuestas en las diferentes especies. Es muy probable que los especímenes respondan a varios estímulos alimenticios, lo que causa la evolución de ciertos sesgos en su sistema sensorial. En nuestros experimentos se observó que algunas especies de peces de la familia goodeidae mostraban una respuesta similar frente a una larva que frente a la FAT. La respuesta consistía en acercarse, quedarse cerca y mordisquear.

En una especie de la misma familia pero que nunca ha desarrollado el atributo FAT se encontró una respuesta alimenticia frente al atributo cuando se le presentaba aislado. Machos y hembras de la especie *Characodon audax* se acercaban y mordisqueaban la franja coloreada como si se tratara realmente de alimento. La FAT tiene una coloración amarilla muy llamativa y el color negro que la antecede la da mucho realce, por lo tanto no solo semeja un estímulo alimenticio sino que lo exagera. De tal modo, los peces eran más atraídos por la FAT que por una larva real y al tener de frente a los dos estímulos se acercaban primero preferentemente a la FAT.

“*Xenotoca eiseni*”, especie que tampoco muestra el atributo pero se piensa pudo haberlo desarrollado alguna vez y luego perdido, sigue manteniendo la respuesta alimenticia frente a la FAT. Cuando la aleta caudal se les muestra aislada, esta los atrae para que se acerquen y aún de cerca la siguen confundiendo con alimento y la mordisquean.

Los peces *Xenophorus captivus*, que muestran muy poco marcada la franja, también presentaron una respuesta alimenticia ante la FAT cuando se les mostró una aleta caudal aislada, de una especie que tiene la franja mucho más marcada que la de sus propios machos. Aún cuando mordieron la FAT, lo hicieron mucho menos que las especies que nunca están en contacto con este tipo de estímulo.

Las especies que presentan marcado el atributo ya no fueron atraídas por la FAT y no la mordisqueaban. Esto nos permite ver la variación que tiene la respuesta alimenticia en relación con el desarrollo de la FAT. Cuando los peces no están en contacto con el atributo son muy atraídos por la FAT, sin embargo la atracción va disminuyendo a medida que el atributo FAT en los machos de la especie aumenta su intensidad.

Al analizar la respuesta alimenticia mostrada por *Xenotoca variata*, ante diferentes niveles de intensidad de la franja aislada, se encontró que cuando la FAT era de su misma especie, en efecto los peces ya no presentaban la respuesta alimenticia, pues ya no confundían el ornamento de sus machos con comida. Sin embargo cuando se encontraban frente a un estímulo superior, la FAT más marcada que en su especie, los peces si mostraron una respuesta alimenticia (Fig.23). Esto nos deja ver que aún cuando puedan ya no responder ante cierta intensidad de la FAT como alimento, estando esta relacionada con el grado de elaboración que tiene el atributo en su especie, pueden hacerlo cuando se incrementa su intensidad.

Lo importante es que antes de que apareciera el atributo, ya debió existir una respuesta a favor de él, debido a que en especies donde no existe la FAT si existe una respuesta alimenticia hacia ella. La existencia de ésta respuesta se explica por la evolución de un sesgo sensorial que les permitía, en general, a hembras y machos responder frente a un estímulo alimenticio, lo cual les facilitaba obtener su alimento. De esta forma cuando por mutación surgió el atributo, los machos que lo tenían lograban que las hembras se acercaran a ellos, lo que les facilitaba ganar más cópulas. Por esto decimos que el atributo FAT pudo evolucionar gracias a la explotación de un sesgo sensorial preexistente relacionado con la alimentación.

8. Capítulo 3:

Evolución del atributo y de la preferencia en machos y en hembras

Un atributo pudo evolucionar gracias a que explotó un sesgo sensorial preexistente, pero una vez que ha surgido va a estar sujeto a otras fuerzas de selección. La hipótesis que quiero probar es que así como el atributo evoluciona, el sesgo sensorial que dicta las preferencias sufre también cambios en el tiempo.

8.1. Hipótesis particular y predicciones:

La respuesta alimenticia provocada por un sesgo sensorial puede cambiar en el tiempo, es decir las preferencias pueden cambiar en función de la relación entre costos de responder y los beneficios obtenidos.

Predicciones sobre la respuesta alimenticia:

- Machos y hembras de especies con el estado ancestral mostrarán respuestas parecidas frente al atributo FAT.
- Los machos de especies con el atributo medianamente desarrollado serán menos responsivos que las hembras ante el atributo FAT, ya que para ellos sería más costoso mantener el sesgo puesto que serían atraídos a otros machos.
- En especies con el atributo FAT exagerado se espera que las hembras separen la respuesta alimenticia de la respuesta sexual. Esto se debe a que al elevar su umbral de estimulación ya no responderían ante un estímulo alimenticio verdadero, lo cuál podría ser penalizado por selección natural. Alternativamente especies con el atributo exagerado podrían modificar su dieta.

Predicciones sobre la respuesta sexual:

- En especies donde el atributo no existe en los machos, las hembras presentarán una preferencia sexual por machos con la FAT exagerada y mostrarán una clara respuesta alimenticia frente al atributo aislado.
- En especies donde el atributo FAT es poco marcado en los machos, las hembras presentarán una preferencia sexual por machos con la FAT exagerada y mostrarán una clara respuesta alimenticia cuando se les aísla este atributo.
- En especies donde el atributo FAT es medianamente marcado en los machos, las hembras presentarán una preferencia sexual por aquellos machos de su especie que presenten la FAT más marcada y mostrarán mediana o poca respuesta frente al atributo aislado.
- En especies donde el atributo FAT es muy marcado en los machos, las hembras presentarán una preferencia sexual por machos con la FAT más marcada y mostrarán poca respuesta frente al atributo aislado.
- En especies donde el atributo no existe habrá una mayor responsividad ante la FAT de una especie con el atributo exagerado que ante el modelo (larva de odonato), ya que el modelo de evolución por sesgos sensoriales supone que el atributo exagera las características atractivas del modelo.

8.2. Método

Para conocer como cambia el sesgo sensorial con respecto a la evolución del atributo, se comparó la respuesta alimenticia que tenían machos y hembras de las diferentes especies frente al atributo aislado. Estos datos nos daban información de si machos y hembras de las diferentes especies, mostraban y mantenían el sesgo sensorial relacionado con una respuesta alimenticia. Se utilizaron los datos obtenidos en el experimento 4, pero el análisis se realizó por separado para hembras y machos. Utilizando la prueba de X^2 de bondad de ajuste para comparar las frecuencias de acercamientos, mordiscos e individuos que duraron más tiempo con uno u otro macho. Después se comparó la respuesta que tenían hembras y machos frente a la FAT para encontrar si existían diferencias estadísticamente significativas. El análisis se hizo por medio de una X^2 de bondad de ajuste.

8.2.1. Experimento 7

Respuesta alimenticia de ambos sexos: larva vs FAT

Por otro lado, necesitábamos conocer como el sesgo sensorial podía alterar la respuesta que tenían los machos y las hembras de las diferentes especies ante un verdadero estímulo alimenticio, una larva. Para este experimento se escogieron tres especies: una que no presentara el atributo, *Characodon audax*; otra que lo presentara medianamente marcado, *Xenotoca variata*; y por último una que lo presentara muy marcado, *Ameca splendens*.

Para el experimento se utilizó el tanque experimental utilizado en los experimentos 4 y 5. Para la especie *Characodon audax* se utilizaron los datos obtenidos en el experimento 5. Para las especies *Xenotoca variata* y *Ameca splendens* primero se introducían los peces que se iban a observar al tanque experimental y se les dejaba por un día sin alimento para lograr que se encontraran hambrientos y se acostumbraran a la pecera y a las cajas. Para realizar las observaciones el primer paso consistía en colocar dentro de una de las cajas a un macho de la misma especie para que mostrara la FAT aislada. Del otro lado se ponía una larva de libélula de mayor tamaño que en el experimento 5, ya que los peces de estas especies son más grandes. Por la diferencia de tamaño, en este caso la larva era sostenida por un hilo que colgaba de la parte superior. La larva era pegada con cuidado al hilo por la parte posterior ya que se observó que era la mejor forma de que la larva se moviera como se quería. Se dejaban las dos cajas y un poco de musgo para que pareciera que tanto la larva como la cola se movían entre vegetación.

De nuevo se hacían las observaciones para diez hembras y para diez machos juntos y se comparó si los acercamientos totales y los mordisqueos diferían en frecuencia entre la larva y la FAT. Los datos se analizaron por medio de una X^2 de bondad de ajuste.

8.3. Resultados

Machos y hembras de *Characodon audax* respondieron de la misma forma hacia la aleta con franja analizando la frecuencia de acercamientos (hembras, 19 acercamientos, N=5; machos, 21 acercamientos, N=5). También ambos permanecieron un tiempo similar frente a la aleta con franja (hembras, 63 segundos, N=5; machos, 53 segundos, N=5). Sin embargo no mordisquean la franja de la misma forma; del total de mordiscos que recibió cada aleta, el mayor porcentaje lo dieron las hembras (71.42%, $\chi^2=5.143$, $gl=1$, $N=28$, $P=0.0233$).

En "*Xenotoca eiseni*", encontramos resultados similares que en la especie anterior. Del total de acercamientos, machos y hembras se acercaron un número similar de veces a la franja (hembras, 27 acercamientos, N=12; machos, 23 acercamientos, N=12; Fig.24). Considerando el total de tiempo que ambos sexos pasaban frente a la aleta con franja, encontramos que fue un poco mayor para las hembras (hembras, 58 segundos, N=12; machos, 39 segundos, N=12); sin embargo encontramos que tanto todas las hembras como todos los machos pasaron más tiempo con la aleta con franja que con la aleta sin franja (Fig.25). En el caso de los mordiscos la respuesta varió mucho entre ambos sexos. Las hembras mordisquearon significativamente más a la aleta con franja que los machos. De los 15 mordiscos que recibió la franja, 14 (93.33%) los dieron las hembras ($\chi^2=11.267$, $gl=1$, $P=0.0008$).

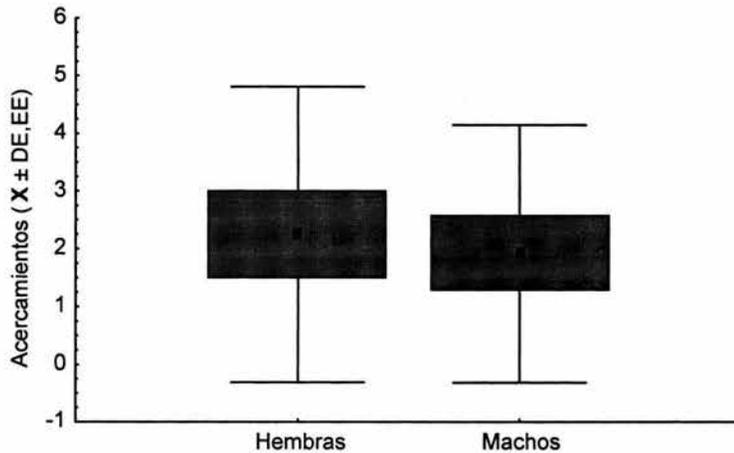


Figura 24. Hembras y machos de "*Xenotoca eiseni*" se acercaban de forma similar a la aleta con franja.

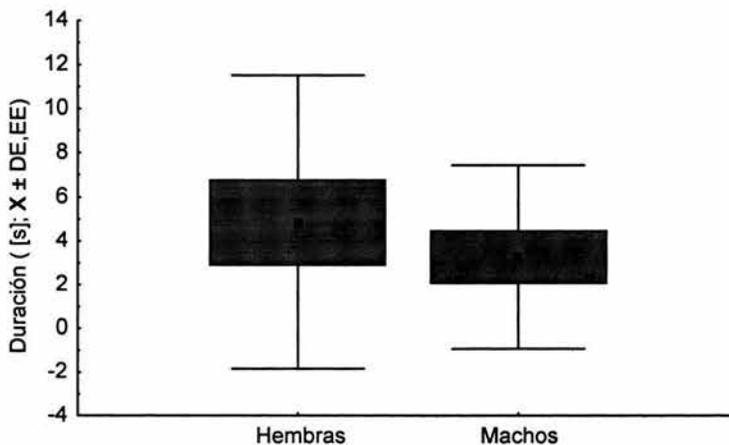


Figura 25. Hembras y machos de *Xenotoca eiseni* pasaban cantidades de tiempo similares frente a la aleta con franja.

En *Xenophorus captivus*, las hembras mostraron una frecuencia mayor de acercamientos hacia la aleta con franja (8 acercamientos, 72.72%). Aunque un mayor número de hembras pasaron más tiempo junto a la franja (6 hembras, N=9; 2 machos, N=9), el total de tiempo que pasaron ambos frente a la aleta con franja fue similar (hembras, 21 segundos, N=9; machos 26

segundos, N=9). Al analizar la respuesta de mordiscos encontramos que fueron los machos quienes dieron más mordiscos a la FAT (12 mordiscos, 70.5%). Sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas para ninguna de las respuestas por lo que podemos decir que en esta especie ambos sexos responden de forma similar ante el estímulo FAT (Figuras 26 y 27).

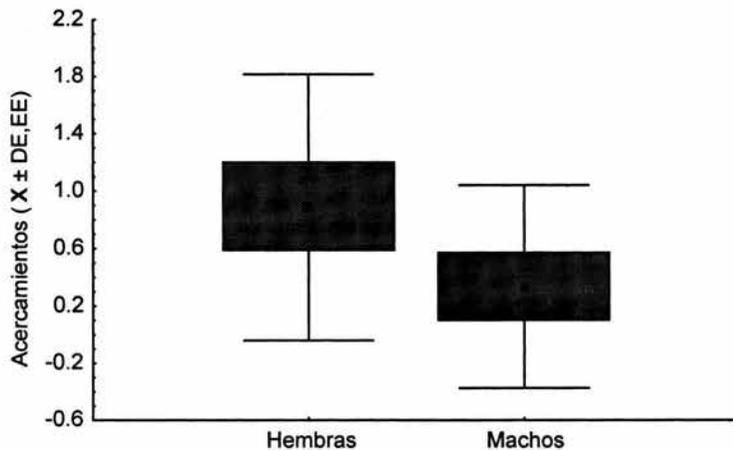


Figura 26. Hembras y machos de *Xenoophorus captivus* se acercaban estadísticamente de forma similar a la aleta con franja.

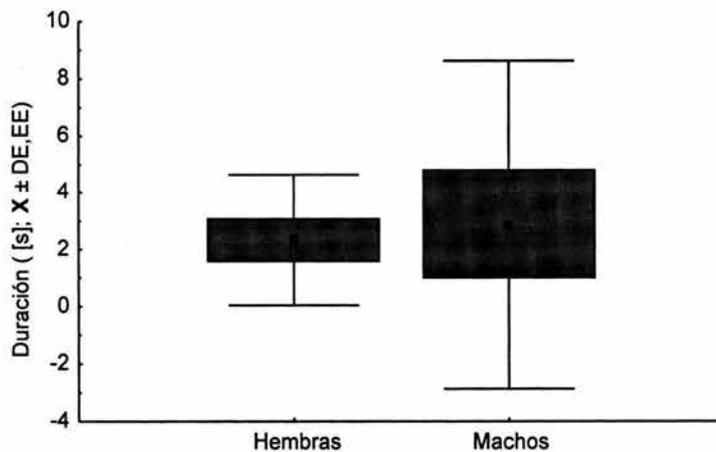


Figura 27. Hembras y machos de *Xenoophorus captivus* pasaban una cantidad de tiempo similar frente a la aleta con franja.

Cuando se observó la respuesta de *Xenotoca variata* frente a la FAT aislada de su misma especie se encontró que la respuesta de machos y hembras no mostraban diferencias estadísticamente significativas en la respuesta de acercamientos (hembras, 3 acercamientos, N=10; machos, 2 acercamientos, N=10). Asimismo un número similar de hembras y machos pasaron más tiempo frente a la franja (3 hembras, N=10; 2 machos, N=10). Y en este caso ninguno de los dos sexos presentó la respuesta de mordiscos. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre ambos sexos (Figuras 28 y 29).

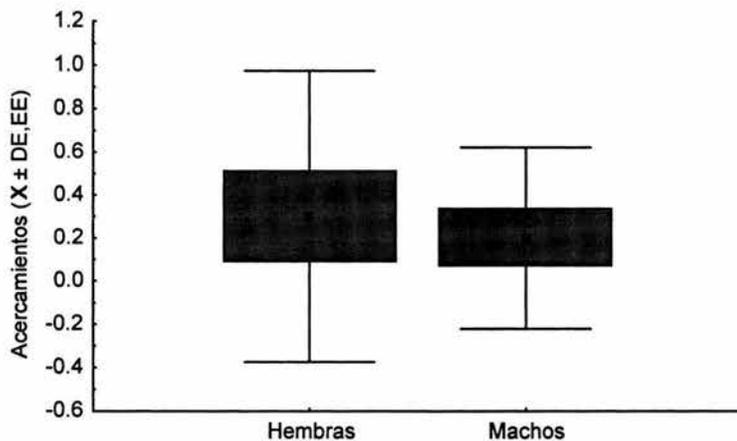


Figura 28. Hembras y machos de *Xenotoca variata* se acercaban un número similar de veces a la aleta con franja, cuando la FAT aislada era de su misma especie.

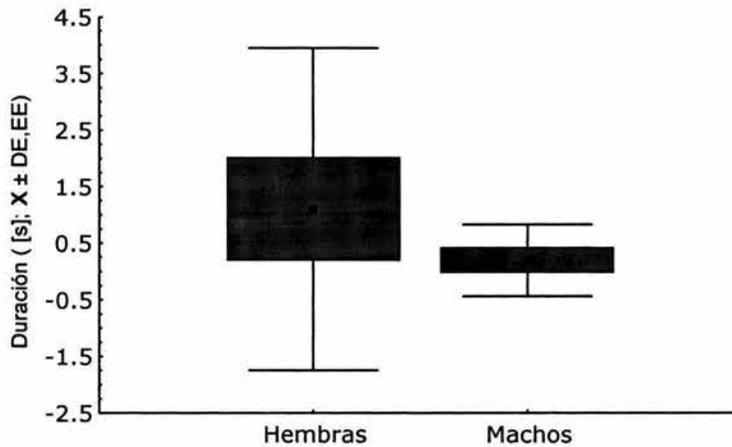


Figura 29. La respuesta de duración fue similar en hembras y machos de *Xenotoca variata* cuando la FAT aislada era de su misma especie.

Cuando se comparó la respuesta que tenía *Xenotoca variata* frente a la FAT aislada de *Ameca splendens*, se encontró que las hembras realizaron un mayor número de acercamientos a la franja (hembras, 6 acercamientos, N=10; machos, 1 acercamiento, N=10). También fueron las hembras las que pasaron un total de tiempo mayor frente a la franja (hembras, 16 segundos, N=10; machos, 2 segundos, N=10). En general los machos casi no respondieron al estímulo y su respuesta no fue preferente hacia ninguna de las dos aletas. Ni machos ni hembras mordieron ninguna de las dos colas. La respuesta entre machos y hembras se considera estadísticamente la misma (Figuras 30 y 31).

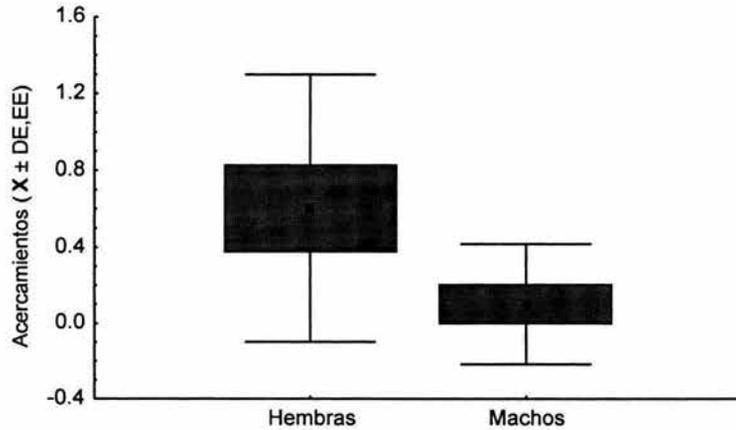


Figura 30. La frecuencia de acercamientos de machos y hembras de *Xenotoca variata* a la aleta con franja fue similar cuando la FAT aislada es de *Ameca splendens*.

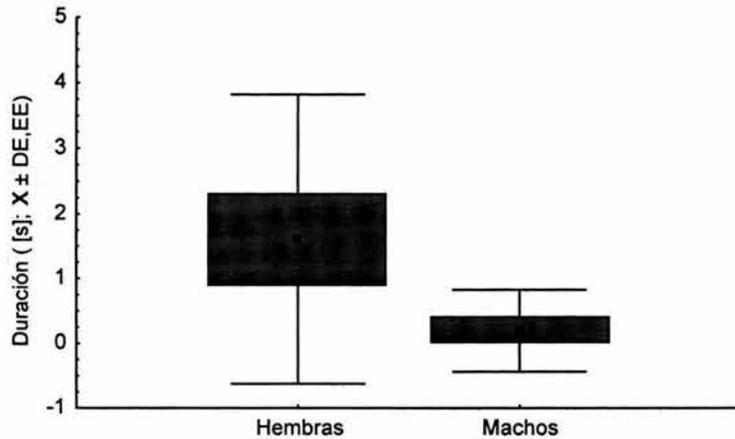


Figura 31. En la respuesta de duración para hembras y machos de *Xenotoca variata* frente a la franja hay diferencias en la gráfica, pero no se encontraron diferencias significativas en las pruebas estadísticas cuando la FAT aislada es de *Ameca splendens*.

Por último cuando se comparó la respuesta de *Xenotoca variata* frente el atributo de la especie *Chapalichthys pardalis*, aunque también pocos peces respondieron al estímulo, se encontró que fueron los machos los que se acercaron más (machos, 5 acercamientos, N=10; hembras, 2 acercamientos, N=10) y de los que lo hicieron todos se acercaron a la aleta con franja. Por consiguiente, más machos pasaron más tiempo frente a la franja; en todo caso ambos sexos pasaron un total de tiempo similar frente a la franja (hembras, 12 segundos, N=10; machos, 11 segundos, N=10). Sin embargo, los machos no dieron ningún mordisco y las hembras si lo hicieron.

Al comparar la respuesta de machos y hembras frente a la aleta caudal con franja no se encontraron diferencias estadísticamente significativas para ninguna de las respuestas (Figuras 32 y 33).

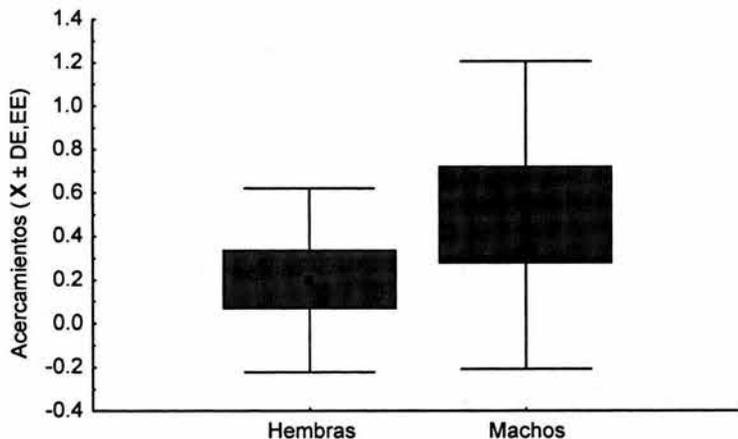


Figura 32. La frecuencia de acercamientos de machos y hembras de *Xenotoca variata* a la aleta con franja fue similar cuando la FAT aislada es de *Chapalichthys pardalis*.

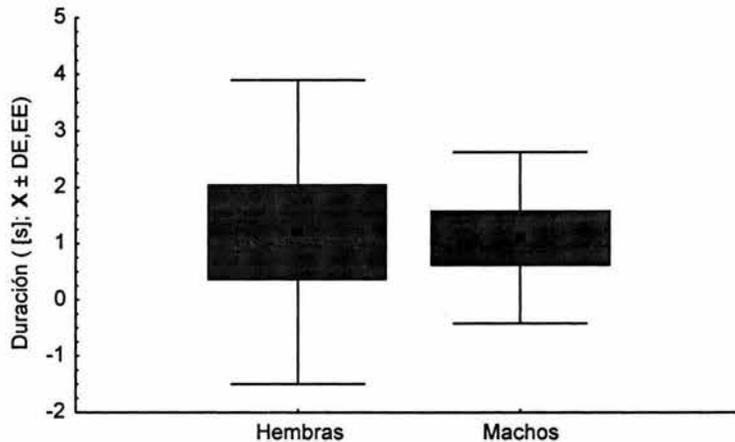


Figura 33. La respuesta de duración para hembras y machos de *Xenotoca variata* frente a la franja no presentó diferencias significativas cuando la FAT aislada es de *Chapalichthys pardalis*.

En *Chapalichthys pardalis* los machos no respondieron hacia la franja y las hembras respondieron muy poco (2 acercamientos, N=10). Ninguno de los dos sexos mordió a la franja. No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la respuesta de ambos sexos.

Por último se comparó la respuesta que tenían machos y hembras de la especie *Ameba splendens* cuando se les ponía frente al atributo aislado de su misma especie se encontró que ninguno de los dos respondía significativamente ante ninguna de las dos aletas, con franja y sin franja. Sin embargo, un macho mordió la franja por lo que demuestra que el fenómeno sigue existiendo (10%, N=10). La respuesta de machos y hembras no mostró diferencias estadísticamente significativas.

8.3.1. Experimento 7

Respuesta alimenticia de ambos sexos: larva vs FAT

En el siguiente experimento se comparó la respuesta que tenían hembras y machos frente a la FAT aislada y una larva.

Para la especie *Ameba splendens* se encontró que las hembras no respondieron casi a ninguno de los dos estímulos y no mordieron a ninguno de los dos. En cambio de los acercamientos que hicieron los machos significativamente fueron más hacia la larva (33 acercamientos a la larva de un total de 49; $\chi^2=5.898$, $p=0.0152$), y mordieron a ambos en igual frecuencia (13 mordiscos a la franja, 13 mordiscos a la larva). Al comparar la respuesta que tuvieron machos y hembras frente a la larva se encontró que los machos se acercaron significativamente más que las hembras (machos, 33 acercamientos, $N=10$; hembras, 2 acercamientos, $N=10$; $\chi^2=27.457$, $p=0.0001$). De forma similar los machos mordieron significativamente más a la larva que las hembras (machos, 13 mordiscos; hembras, 0 mordiscos; $\chi^2=13$, $p=0.0003$). Al comparar la respuesta que tenían machos y hembras frente a la FAT se encontró que los machos se acercaron también significativamente más a la FAT que las hembras (machos, 16 acercamientos, $N=10$; hembras, 0 acercamientos, $N=10$; $\chi^2=16$, $p=0.0001$) y también mordieron más a la FAT que las hembras, las cuales no mordieron (machos, 13 mordiscos; hembras, 0 mordiscos; $\chi^2=13$, $p=0.0003$). En general, los machos respondieron más a ambos estímulos (Tabla 6).

Es importante notar que cuando se le muestra a esta especie la FAT aislada solamente, no se encontró respuesta ante ella; sin embargo cuando la FAT esta junto a un verdadero alimento que pueden morder, entonces los peces confunden más la FAT y la muerden.

En *Xenotoca variata* encontramos que las hembras preferían acercarse a la larva y no a la franja (18 acercamientos, 78.26% N=10; $\chi^2=7.348$, $p=0.0067$). Las hembras no solo mordían preferentemente más a la larva, de hecho solo mordieron a ésta (5 mordiscos, 100%; N=5, $\chi^2=5$, $p=0.0253$). Al igual que las hembras los machos se acercaron preferentemente a la larva (25 acercamientos, 92.59%, N=10; $\chi^2=19.593$, $p=0.0001$), de igual forma los machos solo mordieron a la larva (13 mordiscos, 100%, N=10; $\chi^2=13$, $p=0.0003$). Al comparar la respuesta que tuvieron machos y hembras frente a la larva se encontró que tanto machos como hembras se acercaban más a la larva y lo hacían de forma similar, aunque un poco más los machos (machos, 25 acercamientos, N=10; hembras, 18 acercamientos, N=10; $\chi^2=1.140$, $p=0.2858$), y fueron los machos los que mordieron más a la larva (machos, 13 mordiscos, N=10; hembras, 5 mordiscos, N=10; $\chi^2=3.556$, $p=0.0593$). Al comparar la respuesta de ambos frente a la FAT no se encontraron diferencias en los acercamientos y ninguno de los dos mordieron a la FAT (Tabla 6).

Especie	Sexo	Acercamientos			
		Acercamientos a la larva	Acercamientos a la FAT	Mordiscos a la larva	Mordiscos a la FAT
<i>Ameca splendens</i>	Hembras	2	0	0	0
	Machos	33	16	13	13
<i>Xenotoca variata</i>	Hembras	18	5	5	0
	Machos	25	2	13	0

Tabla 6. Presenta los acercamientos totales y los mordiscos totales que hicieron hembras y machos a la larva y a la FAT cuando se les presentaron ambos al mismo tiempo.

En *Characodon audax* se analizó la respuesta del primer acercamiento, debido a que al primer mordisco se comían completamente a la larva. Lo que encontramos fue que la mayoría de hembras, al presentarles la larva y la aleta con franja aisladas, se acercaban primero más veces a la FAT que a la larva (7 de 10 hembras, 70%; $\chi^2=6.4$, $gl=1$, N=10, $p=0.0114$), también más veces los machos se acercaron primero a la FAT (9 de 10 machos, 90%; $\chi^2=6.4$, $gl=1$,

N=10, p=0.0114). Entre machos y hembras no encontramos diferencias estadísticamente significativas al comparar la respuesta que tenían ambos frente a la larva ($\chi^2=1$, gl=1, N=4, p=0.3173) ni frente a la FAT ($\chi^2=0.25$, gl=1, N=16, p=0.6171) (Tabla 7).

Especie	Sexo	Primer acercamiento hacia la larva	Primer acercamiento hacia la FAT
<i>Characodon audax</i>	Machos	1	9
	Hembras	3	7

Tabla 7. Presenta la cantidad de machos y de hembras que realizaron su primer acercamiento a la larva o a la FAT.

8.4. Discusión

En principio, sabemos que existe un sesgo sensorial que pudo evolucionar gracias a una respuesta alimenticia. Existen diferentes estudios en donde se plantea la evolución de un atributo por la explotación de un sesgo sensorial presente en las hembras (Ryan & Wagner 1987; Basolo 1990a; Basolo 1990b; Craon de Craona 1990; Ryan & Rand 1990; Proctor 1991; Proctor 1992; Ryan & Rand 1993; Basolo 1995) pero hay muy poca información sobre la evolución en los machos. Fue hasta hace poco que Basolo (2002) propuso que el sesgo sensorial no tendría porque estar limitado a un sexo, sin embargo, no se ha estudiado como evoluciona éste en los machos. Se propone que un sesgo sensorial evoluciona bajo contextos diferentes al de la selección sexual, por lo tanto no hay razón para pensar que este limitado a un sexo en particular. Por lo anterior, en principio el sesgo sensorial debería existir tanto en machos como en hembras. Con nuestros experimentos buscamos conocer como es la evolución del sesgo sensorial en ambos sexos, y como va cambiando este en relación con la evolución del atributo.

Para *Characodon audax*, especie que presenta el estado primitivo, es decir, la no presencia del atributo, se comparó la respuesta entre machos y hembras frente a la FAT y una larva, encontrando que ambos sexos se acercan primero más veces a la FAT que al verdadero estímulo alimenticio. La FAT exagera el estímulo alimenticio provocando que machos y hembras se acerquen al atributo y lo mordisquen como si realmente fuera alimento. Esto comprueba que tanto machos como hembras responden ante la FAT y por lo tanto ambos tienen en su sistema sensorial este sesgo. Cuando se compara su respuesta ante aletas caudales aisladas, una con franja y otra sin franja, tanto machos como hembras se acercan y mordisquean más, a la aleta con la FAT. Sin embargo, aunque los dos responden, son las hembras las que muestran ser más responsivas ante el estímulo. Esto nos deja ver que desde antes de la evolución del atributo, machos y hembras presentaban ya el sesgo sensorial que posteriormente lo favorecería, siendo importante el hecho de que desde entonces las hembras son más responsivas. El que las hembras respondan más ante el estímulo alimenticio puede deberse a diferencias conductuales entre ambos sexos. Las diferencias en la conducta no reproductiva entre machos y hembras, pueden ser causadas por el dimorfismo sexual o hasta ser una repercusión indirecta del sistema de apareamiento (Magurran & Macías García 2000). Dussault & Kramer (1981) encontraron que las hembras de los guppies se alimentan seis veces la tasa de alimentación de los machos, suelen innovar más en su forrajeo y muestran ser mejores para localizar y utilizar nuevas fuentes de alimento (Laland & Reader 1999 a,b); además se ha visto que las hembras hambrientas están dispuestas a correr más riesgos que los machos para alimentarse (Abrahams & Dill 1989). Estas diferencias conductuales pueden explicar porque en casi todos los casos, en nuestros experimentos las hembras mostraron ser más responsivas que los machos ante el estímulo alimenticio.

En "*Xenotoca eiseni*", especie que se piensa pudo presentar y perder el atributo, machos y hembras también se acercan y pasan más tiempo frente a la FAT, siendo ambos atraídos de igual forma por el atributo; sin embargo, son

las hembras las que lo mordisquean más. Los resultados concuerdan con los obtenidos para *Characodon audax*, ambos sexos presentan el sesgo sensorial, y aunque las hembras tienen una mayor respuesta, esto puede explicarse por las mismas razones conductuales.

En *Xenophorus captivus* ambos sexos muestran una respuesta alimenticia frente a la FAT, cuando la aleta pertenece a una especie que tiene la franja más elaborada. El sesgo sensorial sigue presentándose de la misma forma en machos que en hembras, aún cuando el atributo ha aparecido ya en la especie aunque incipientemente aún. Pero en este caso, aunque las hembras respondieron más en las respuestas de acercamientos y duración, fueron los machos los que la mordisquearon un poco más.

Para *Xenotoca variata* y *Ameba splendens*, especies que presentan medianamente y muy marcado el atributo, encontramos que ninguno de los dos sexos presenta una respuesta alimenticia frente a la FAT, cuando ésta pertenece a su misma especie y por lo tanto muestra el mismo nivel de intensidad. Esto quiere decir que ambos sexos reconocen que la FAT ya no es un estímulo alimenticio, en ninguno de los dos sexos de las dos especies, los peces siguen siendo presa de la trampa sensorial. Los machos, no responden frente a su atributo como un estímulo alimenticio ni se acercan a otros machos por ser atraídos por la FAT, aún cuando tengan el atributo más marcado que ellos, lo cual sucede dentro de la misma especie por la variación que tiene el atributo entre individuos. En el caso de las hembras, a pesar de que ya no responden ante su atributo aislado como un estímulo alimenticio, si son atraídas por los machos que muestran la FAT más marcada. Esto nos lleva a pensar que las hembras han separado la respuesta alimenticia de la respuesta sexual. Pero los machos responden a la FAT cuando se encuentran en presencia de la larva. Ello podría indicar que en los machos han evolucionado la utilización de otras señales, como señales químicas, que podrían desencadenar la conducta alimenticia, lo que explicaría los mordiscos a la FAT solo en presencia de la larva.

Considerando el balance costo-beneficio podemos entender fácilmente porque los machos han separado las respuestas. Para ellos, caer en la trampa de su sesgo sensorial traería grandes costos como peleas y pérdida de cópulas al perder oportunidades de acercarse a más hembras. Sin embargo, si por selección se han separado las respuestas en los machos, ¿por qué no en las hembras?, si suponemos que prefieren el atributo sexual por ser víctimas de su trampa sensorial como lo suponen las hipótesis existentes. Esto nos lleva a pensar que las hembras conservan la preferencia por estos machos, debido a que reciben beneficios por aparearse con ellos. Por estos beneficios las hembras elegirían aparearse siempre con los machos que presentaran la FAT más marcada, de tal forma que con el tiempo promoverían la continua exageración del ornamento en la población. Con la continua exageración del ornamento promovido por las hembras, también se dará un continuo aumento del umbral que ellas presentan ante el estímulo, este proceso explicaría porque en un momento determinado se encuentran totalmente separadas las respuestas, sin presumir la desaparición total del sesgo sensorial.

Otro punto que apoya la idea de que las hembras pueden obtener beneficios por aparearse con los machos con la FAT más marcada, es que la expresión del atributo se encuentra limitada a un sexo en la mayoría de las especies, sólo los machos lo presentan. Debido a que se ha observado en algunas especies que las hembras cuando ya son viejas, llegan a mostrar la FAT (Macías-García obs. pers.), lo cual puede deberse a que aumentan su nivel de testosterona, pensamos que es esta hormona sexual esteroide, la que actúa como factor regulador del desarrollo de este carácter, fenómeno que también se ha visto en otros estudios (Hillgarth et al. 1996). Si la expresión del ornamento es costosa, se espera que las hembras no presenten el atributo debido a que les traería más costos que beneficios, ya que ellas no aumentan su adecuación al aumentar el número de cópulas. Pero los machos pueden pagar el costo de presentar el ornamento porque los beneficios en su adecuación van a ser mayores. Si la expresión del ornamento es costosa para

los machos, las hembras al aparearse con los machos de FAT más marcada, se aparean con machos de mejor calidad genética. Las hembras aumentan su adecuación al tener descendencia de los mejores machos.

El hecho de que en las especies que presentan bien marcado el atributo FAT, se aumente el umbral al cual responden al sesgo sensorial podría afectar su responsividad ante estímulos alimenticios verdaderos. Utilizando la especie *Xenotoca variata* encontramos que al presentarles el atributo aislado y una larva, tanto machos como hembras se acercan más veces a la larva; sin embargo son los machos los que mordieron más. Las hembras respondieron muy poco ante ambos estímulos. Estos resultados nos indican que los machos han separado totalmente la respuesta ante un estímulo alimenticio y ante la FAT. De tal forma que al disminuir su respuesta ante la FAT no disminuyen su respuesta ante una larva. Sin embargo, en las hembras no es tan claro. Aunque se acercan más a la larva parecen ser menos responsivas que los machos.

9. Discusión general

El modelo de los sesgos sensoriales es de vital importancia para explicarnos la causa y el inicio de la evolución de un atributo (Ryan & Keddy-Hector 1992). El modelo propone la existencia de sesgos en el sistema sensorial o cognitivo de la hembra, preexistentes a la aparición del atributo, que pueden ser una restricción genética para la elección de pareja (Basolo 1990a; Getty 1998). En especial, la hipótesis de la trampa sensorial propone que las hembras son seducidas por señales particulares de los machos, porque su propio sistema sensorial ha tenido una adaptación para ese tipo de estímulos, sin importar si el aparearse con este tipo de machos beneficia su adecuación (Basolo 1990a,b; Ryan & Keddy-Hector 1992; Basolo 1995; Dawkins & Guilford 1996). De nuestros experimentos sabemos que la hipótesis de la trampa sensorial puede explicar la causa de la evolución de la FAT y también la preferencia sexual de las hembras por este ornamento en los peces Goodeinae, ya que cuando el pez agita la cola la franja mimetiza una larva de un caballo del diablo (odonata; zygoptera) moviéndose en el agua, de tal forma que las hembras se acercan respondiendo a un estímulo alimenticio, y los machos ganan una mayor oportunidad para copularlas. Un hecho que apoya la idea de que los peces son atraídos por estas larvas es que, cuando hay depredadores presentes, las larvas bajan la tasa de respiración y por lo tanto de movimiento, debido a que este atrae a los peces e incrementa su posibilidad de ser cazadas (Miller 1995). De esta forma los machos explotaron un sesgo preexistente en el sistema sensorial de las hembras relacionado con la alimentación que causaba una reacción positiva ante este tipo de estímulos.

En este estudio se demostró experimentalmente, que la franja vertical de color amarillo que se encuentra en el extremo final de la aleta caudal de varias especies de peces goodeidos, se encuentra bajo selección sexual en las especies cuyos machos presentan dicho ornamento (Fig.37). Se sabe que el estado primitivo en la familia es la no presencia del atributo (Fig.37). Se encontró que *Characodon audax*, quién presenta el estado ancestral en el clado, es atraída por la FAT como un estímulo alimenticio y que la respuesta a dicho estímulo es mayor en hembras que en machos. Esto nos dice que existe

una atracción por parte de las hembras hacia el ornamento, y que la FAT provoca un estímulo positivo en las hembras aún cuando no lo presentan, ni lo han presentado los machos de su especie. La respuesta sexual ante la FAT parece incrementar su intensidad al aumentar la elaboración del atributo (Fig. 34). Sin embargo, tal como se esperaba, esta curva no puede incrementar indefinidamente debido a que, en algún momento la elaboración del atributo va a ser detenida por la selección natural, el atributo se va a fijar en la población y dejará de ser un indicativo del estado del macho para las hembras, en el momento que deje de actuar la selección a favor del ornamento es muy probable que este se pierda (por selección) si es costoso (p.e. si atrae depredadores).

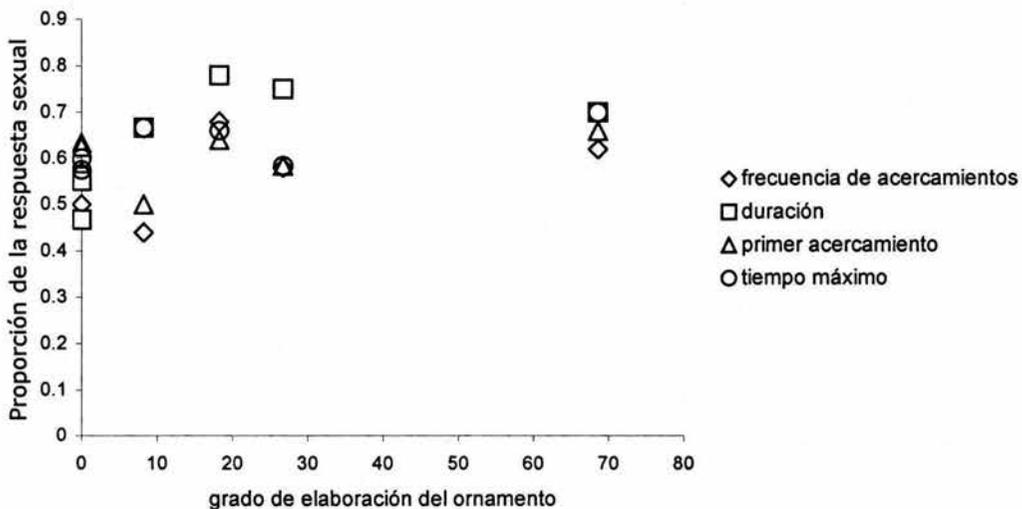


Figura 34. Muestra como cambia la preferencia sexual en las diferentes especies con diferente grado de elaboración del atributo FAT.

Debido a que el sesgo surge bajo diferentes contextos de la selección natural, es lógico pensar que en un principio existe en las hembras pero también en los machos. De tal forma que en un principio ambos deberían responder ante determinadas señales para las cuales su sistema sensorial había tenido una exaptación. En la especie con el estado ancestral, encontramos que efectivamente, machos y hembras responden ante la FAT de manera similar que ante un estímulo alimenticio. La FAT tiene una coloración amarilla más llamativa y el color negro que la antecede la da mucho realce, por lo tanto no solo semeja un estímulo alimenticio sino que puede exagerarlo. De tal modo que los peces de *Characodon audax*, eran más atraídos por la FAT que por la larva. Al tener de frente a los dos estímulos se acercaban primero preferentemente a la FAT.

"*Xenotoca eiseni*", la cual tampoco muestra el atributo pero se piensa pudo haberlo desarrollado alguna vez y luego perdido; junto con la especie *Xenophorus captivus*, que muestra muy poco marcada la franja, también respondieron ante la FAT aislada como un estímulo alimenticio, cuando está se manipulaba para que exagerara la intensidad de su propio atributo. Fueron las especies que nunca están en contacto con este tipo de ornamento, *Characodon audax* y "*Xenotoca eiseni*", las que mordieron más a la FAT. Las especies que presentan bien marcado el atributo (*Xenotoca variata*, *Chapalichthys pardalis* y *Ameba splendens*) ya no fueron atraídas por la FAT y no la mordisqueaban. Por esto concluimos que la magnitud de la respuesta alimenticia va disminuyendo a medida que el atributo FAT en los machos de la especie aumenta su intensidad (Fig. 35 y 37).

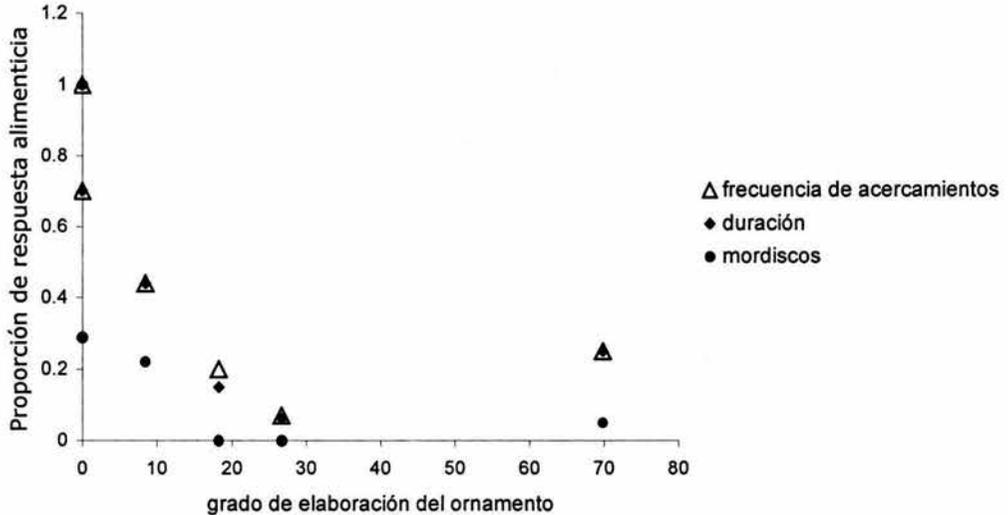


Figura 35. Muestra la magnitud de las respuestas alimenticias al ir aumentando la elaboración del atributo FAT.

Al analizar por separado la respuesta de machos y hembras ante las dos aletas caudales aisladas una con FAT y la otra sin ella, se encontró que las hembras son más responsivas en casi todos los casos ante el estímulo alimenticio. La diferencia más clara se encontró en la especie *Characodon audax*, la cual nunca ha presentado el atributo, y aunque ambos sexos responden de manera clara ante la FAT como alimento, son las hembras las que se acercan y lo morderían más. Esto puede deberse a las diferencias conductuales intrínsecas que hay entre ambos sexos (Magurran & Macías García 2000; Dussault & Kramer 1981; Laland & Reader 1999 a,b; Abrahams & Dill 1989). Así, el que las hembras sean más activas para encontrar su alimento, puede explicar porque en casi todos los casos mostraron ser más responsivas que los machos ante el estímulo alimenticio. Pero esto no afecta el hecho de que el sesgo existe de igual forma en los machos.

El sesgo sensorial en machos y en hembras parece no perderse al evolucionar el atributo, sin embargo si cambia el umbral al cual responden ante él. Este cambio responde al nivel de intensidad que muestra el atributo en su propia especie. En el caso particular de *Xenotoca variata* observamos que ya no responden ante su atributo aislado como un estímulo alimenticio, aunque sí cuando se les presenta uno con mayor intensidad.

A pesar de que la respuesta alimenticia disminuye al aumentar el grado de elaboración del atributo, las hembras, a diferencia de los machos, conservan la preferencia sexual por él, lo que nos indica que ambos han logrado separar la respuesta alimenticia de la sexual. Una vez que reconocen la FAT como atributo sexual, la preferencia en las hembras debe permanecer a causa de factores distintos a la explotación sensorial. El que exista limitación del atributo a un sexo, brinda información sobre los costos que implica su expresión (ej. mordiscos). Si la expresión de la FAT trae costos para los machos que la producen, éste atributo sería un buen indicador de la calidad genética de ellos. De esta forma las preferencias de las hembras podrían estar bajo selección directa porque aumenta su éxito reproductivo. En diferentes estudios (Andersson 1986a; Hill 1990; Macías-García et al. 1994; Moller & De Lope 1994; Macías-García et al. 1998; Gil et al. 1999; Figuerola et al. 1999; Peters et al. 2000; Poiani et al. 2000) se ha mostrado que los atributos que prefieren las hembras indican calidad genética como lo propone el modelo de los buenos genes o el principio de handicap propuesto por Zahavi (1975) o la hipótesis de los beneficios directos. Por otro lado, también podría estar funcionando el modelo desbocado de Fisher (Fisher 1958; Kirkpatrick 1982; O'Donald 1983; Kirkpatrick & Ryan 1991); de cualquier forma, las hembras podrían conservar la preferencia sexual y perder la respuesta alimenticia ante un atributo determinado, si aparearse con machos de FAT más marcada les diera beneficios en su adecuación, de todas formas permanecería el sesgo en su sistema sensorial.

En general, lo que puede observarse es que al aumentar el grado de elaboración de la FAT aumenta la preferencia sexual y disminuye la respuesta alimenticia (Fig. 36y 37).

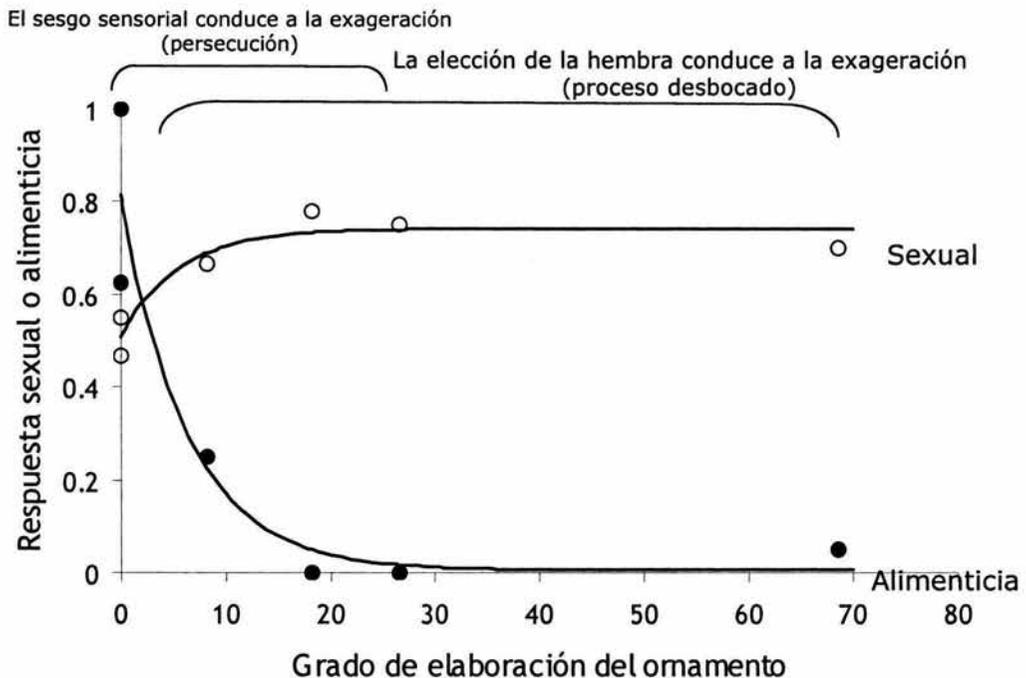


Figura 36. Muestra como van disminuyendo las respuestas alimenticias medidas y como aumenta la preferencia sexual al ir aumentando el grado de elaboración del atributo. La preferencia sexual se tomó aquí como un promedio de todas las respuestas medidas (sexual: $s=82.5$, $ES=0.0503$, $P=0.034$; alimenticia: $s=84.9$, $ES=0.159$, $P=0.027$).

Esto nos permite explicar que tipo de procesos podrían estar controlando la evolución del atributo en cada momento. En un principio sería el sesgo sensorial el que favorecería la evolución del atributo y su exageración (vía "chase-away"), pero como puede verse en la figura 36, muy pronto se daría la separación de las respuestas, entonces la futura evolución del atributo y de la preferencia, deberán explicarse bajo otros procesos. El que exista una separación de las respuestas sexual y alimenticia es una evidencia fuerte que apoya una coevolución mutualista de los atributos contra una antagonista. Si

seguimos esta idea, el modelo de la explotación sensorial solo podría funcionar en el inicio de la evolución del ornamento pero no podría explicar su mantenimiento y exageración, el mecanismo de coevolución antagonista donde el macho seduce a la hembra a pesar de ir en detrimento de su adecuación (la hipótesis de "chase-away") también sería difícil de explicar si se cumple que la hembra no sólo pone resistencia y sube su umbral sino que realmente hay una evolución complicada en su sistema neurológico que le permite separar las dos respuestas. La hembra de esta forma reconoce el ornamento como un atributo sexual y lo selecciona vía elección de pareja, aquí la hembra debe estar aumentando su adecuación.

Por otro lado, queda el problema de saber si las especies que presentan bien marcado el atributo FAT, afectan su respuesta ante estímulos alimenticios verdaderos por elevar el umbral al cual responden a este. Utilizando a *Xenotoca variata* y *Ameba splendens* encontramos que tanto machos como hembras se acercan más veces a la larva. Estos resultados nos dejan ver claramente que los machos no perdieron la respuesta alimenticia ante este tipo estímulo, sino que la han separado totalmente de la respuesta sexual, de tal forma que al disminuir su respuesta ante la FAT no disminuyen su respuesta ante la larva. Sin embargo, en las hembras no fue tan claro, pues aunque se acercan más a la larva parecen ser menos responsivas que los machos.

	<u>A</u>	<u>RS</u>	<u>RA</u>
C.pardalis	++	+++	0
A.splendens	+++	++++	0
X.variata	++	+++	0
X.captivus	+	++	+
X.eiseni	0	+	++
C.audax	0	-	+++

Figura 37. En esta figura se puede observar la intensidad del atributo (A) que muestra cada especie probada y la intensidad de las respuestas: sexual (RS) y alimenticia (RA) que presentan.

En conclusión, el atributo FAT evolucionó gracias a que explotó un sesgo sensorial relacionado con la alimentación. El atributo se encuentra bajo selección sexual en las especies que lo presentan, donde la respuesta sexual aumenta mientras que la respuesta alimenticia disminuye al incrementarse la elaboración de dicho ornamento. El sesgo sensorial que le dio origen no desaparece, más bien se da una separación de las respuestas en ambos sexos; y otros procesos explican la evolución tanto del atributo en los machos como de la preferencia en las hembras. Al separarse las respuestas, los peces no pierden su respuesta ante estímulos alimenticios verdaderos. Finalmente, este trabajo da evidencia experimental que apoya la idea de una coevolución mutualista donde el ornamento se va a mantener y exagerar vía elección de la hembra por favorecer a su adecuación, y se opone a que las hembras tengan que ser siempre seducidas por los machos aunque esto vaya en detrimento de su adecuación.

10. Referencias

- Abrahams, M.V. & Dill, L.M. 1989. A determination of the energetic equivalence of the risk of predation. *Ecology* 82:116-126.
- Andersson, M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature (London)* 299:818- 820.
- Andersson, M. 1986a. Evolution of condition-dependent sex ornament and mating preferences: sexual selection based on viability differences. *Evolution* 40:804-816.
- Andersson, M. 1986b. Sexual selection and the importance of viability differences. *Journal of Theoretical Biology* 120:251- 254.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Basolo, A.L.1990a. Female preference for male sword length in the green swordtail, *Xiphophorus helleri* (Pisces: Poeciliidae). *Animal Behavior* 40:332-338.
- Basolo, A.L.1990b. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* 250:808-810
- Basolo, A.L. 1995. Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London series B-Biological science* 259:307-311.
- Basolo, A.L. 2002. Congruence between the sexes in preexisting receiver responses. *Behavioral Ecology* 13(6):832-837.
- Bisazza, A.; Vaccari, G. & Pilastro, A. 2001. Female mate choice in a mating system dominated by male sexual coercion. *Behavior Ecology* 12:59-64.
- Borgia, G. 1986. Selección sexual en los pájaros jardineros. *Scientific American* No.116.
- Bradbury, J.W. & Andersson, M.B. (eds). 1987. *Sexual selection: testing the alternatives*. A Wiley-Interscience publication. Great Britain Pp180-196.
- Cameron, E., Day, T. & Rowe, L. 2003. Sexual conflict and indirect benefits. *Journal of evolutionary biology* 16(5): 1055-1060.
- Córdoba-Aguilar, A. 1999. Male copulatory sensory stimulation induces female ejection of rival sperm in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society of*

London series B- Biological science 266:779-784.

- Córdoba-Aguilar, A. 2002. Sensory trap as the mechanism of sexual selection in a damselfly genitalic trait (Insecta:Calopte rygidae). *The American naturalistic* 160: 594-601.
- Crapon de Crapona, D. 1990. Conspecific mate recognition in swordtails, *Xiphophorus nigrensis* and *X. Pygmaeus* (Poeciliidae): olfactory and visual cues. *Animal Behavior* 39:290-296.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- Dawkins, S. M. & Guilford, T.1996. Sensory bias and the adaptiveness of female choice. 148:937-942.
- Dussault, G.V. & Kramer, D.L. 1981. Food and feeding behavior of the guppy, *Poecilia reticulata* (Pisces:Poeciliidae). *Canadian Journal of Zoology* 59:684-701.
- Eberhard, W. G. 1996. *Female control: sexual selection by female cryptic choice*. Princeton Univ. Press. Princeton, N.Y.
- Emlen, S.T. 1991. Adaptive versus nonadaptive explanations of behavior: The case of alloparental helping. *The American Naturalist* 138:259- 270.
- Enquist, M. & Arak, A.1993. Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses. *Nature* 361:446-448.
- Figuerola, J. ;Muñoz, E.; Gutierrez, R. & Ferrer, D. 1999. Blood parasites, leucocytes and plumage brightness in the Cirl Bunting, *Emberiza cirlus*. *British Ecological Society* 13:594-601.
- Fisher, R.A. 1958. *The genetical theory of natural selection*. Dover, N.Y.
- Getty, T. 1998. Handicap signalling: when fecundity and viability do not add up. *Animal Behavior* 56:127-130.
- Gibson, Robert. M. & Langen Tom M. 1996. How does animals choose their mates? *Tree* 11:468-470.
- Gil, D.; Graves, J.; Hazon, N. & Wells, A. 1999. Male attractiveness and differential testosterone investment in Zebra finch eggs. *Science* 286:126-128.
- Halliday, T.R. 1983. *The study of mate choice*. In: *Mate choice*, ed. P.Bateson.

Cambridge University Press PP:3 -32.

- Hamilton, W.D. And Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites. *Science* 218:384-387.
- Heiligenberg, W. 1976. A probabilistic approach to the study of motivation. In: *Simpler networks and behavior*. Fentress, J. Ed. Sunderland, Massachusetts: Sinauer 301- 313.
- Hill, G.E. 1990. Female house finches prefer colorful males: sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behavior* 40:563- 572.
- Hill, J. A.; Enstrom, D. A.; Ketterson, E. D.; Nolan, V. Jr. & Ziegenfus, C. 1999. Mate choice based on static versus dynamic secondary sexual traits in the dark-eyed junco. *Behavior Ecology* 10:91-96.
- Hillgarth, N.; Ramenofsky, M. & Wingfield, J. 1996. Testosterone and sexual selection. *Behavior Ecology* 8:108-112.
- Holland, B. & Rice, W. 1998. Perspective: chase- away selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 52(1):1-7.
- Jacobs, L. F. 1996. Sexual selection and the brain. *Tree* 11:82- 86.
- Jamieson, I. 1991. The unselected hypothesis for the evolution of helping behavior: too much or too little emphasis on natural selection?. *The American Naturalist* 138:271-282.
- Kempnaers, B. ; Verheyen, G.R.; & Dhondt, A. 1997. Extrapair paternity in the blue tit (*Parus Caeruleus*): female choice, male characteristics, and offspring quality. *Behavioral Ecology* 8:481 -492.
- Kingstone, D.L. 1980. Eye color changes during aggressive displays in the goodeid fish. *Copeia* 1980:169- 171.
- Kirkpatrick, M & Ryan, M.J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature (London)* 350:33-38.
- Kirkpatrick, M. 1982. Sexual selection and evolution of female choice. *Evolution* 36:1-12.
- Kirkpatrick, M. 1986. The handicap mechanism of sexual selection does not work. *American Naturalistic* 127:222 -240.
- Laland, K.N. & Reader, S.M. 1999a. Foraging innovation is inversely related to competitive ability in male but not in female guppies. *Behavioral Ecology*

10:270-274.

- Laland, K.N. & Reader, S.M. 1999b. Foraging innovations in the guppy. *Animal Behavior* 57:331-340.
- Lande, R. & Arnold, S.J. 1984. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210-1226.
- Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic characters. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 78:3721-3725.
- Lande, R. 1987. Genetic correlation between the sexes in the evolution of sexual dimorphism and mating preferences. *Sexual selection: testing the alternatives*. J. Bradbury & M.B. Andersson 83-94.
- Macías García, C. & Burt de Perera, T. 2002. Ultraviolet-based female preferences in a viviparous fish. *Behavioral Ecology and sociobiology* 52:1-6.
- Macías García, C. & Valero, A. 2001. Context-dependent sexual mimicry in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Ethology Ecology & Evolution* 13:331-339.
- Macías García, C. et al. 1994. Correlational evidence of a sexually-selected handicap. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35:253-259.
- Macías García, C. et al. 1998. Does male-biased predation lead to male scarcity in a viviparous fish?. *Journal of Fish Biology* 53:104-117.
- Magurran, A.E. & Macías Gracia C. 2000. Sex differences in behavior as an indirect consequence of mating system. *Journal of Fish Biology* 57:839-857.
- Margulis, L. & Sagan, D. 1983. *Origins of sex*. Yale University press. USA pp195-201.
- Martin, F. & Hengstebeck, M. 1981. Eye color and aggression in juvenile guppies *Poecilia reticulata*. *Animal Behavior* 29:325-331.
- Maynard Smith, J. 1978. *The evolution of sex*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. 1956. Fertility mating behavior and sexual selection in *Drosophila subobscura*. *Journal of Genetics* 54:261-279.

- Maynard Smith, J. 1976. Sexual selection and the handicap principle. *Journal of Theoretical Biology* 57:239-242.
- Maynard Smith, J. 1985. Sexual selection, handicaps and their fitness. *Journal of Theoretical Biology* 115:1-8.
- Meyer, A. 1997. The evolution of sexually selected traits in male swordtail fishes (*Xiphophorus*: Poeciliidae). *Heredity* 79:329-337.
- Meyer, A.; Morrissey, J. M. & Schart, M. 1994. Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny. *Nature* 368: 539-542.
- Miller, Peter. 1995. *Dragonflies*. The Richmond Publishing 2^o edition.
- Moller, A.P. & de Lope, F. 1994. Differential costs of a secondary sexual character: an experimental test of the handicap principle. *Evolution* 48:1676-1683.
- Moller, A.P. & Ninni, P. 1998. Sperm competition and sexual selection: a meta-analysis of paternity studies of birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43:345-358.
- Morris, M. R.; Mussel M. & Ryan, M. J. 1995. Vertical bars on male *Xiphophorus multilieatus*. A signal that deters rival males and attracts females. *Behavior Ecology* 6:274-279.
- Neil, S.J. 1984. Field studies of the behavioral ecology and agonistic behavior of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae). *Environmental Biology of Fishes* 10:59-68.
- 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.
- O'Donald, P. 1973. Models of sexual and natural selection in polygynous species. *Heredity* 31:145-156.
- O'Donald, P. 1983. En: *Mate choice*, ed. P. Bateson. Cambridge University Press.
- Payne, H.R. & Pagel, M. 2001. Inferring the origins of state dependent courtship traits. *The American Naturalist* 157:42-50.

- Peters, A.; Astheimer, B.; Boland, C.R.J. & Cockburn, A. 2000. Testosterone is involved in acquisition and maintenance of sexually selected male plumage in superb fairy-wrens, *Malurus Cyaneus*. Behavioral Ecology and Sociobiology 47:438-445.
- Phelps, S.M & Ryan, M.J. 2000. History influences signal recognition: neural network models of Túngara frogs. Proceedings of the Royal Society of London series B- Biological science 267(1453):1633-1639.
- Pizzari, T. & Snook, R. 2003. Sexual conflict and sexual selection: chasing away paradigm shifts. Evolution 57(6):1223 -1236.
- Poiani, A.; Goldsmith, A. & Evans, M. 2000. Ectoparasites of house sparrows (*Passer domesticus*): an experimental test of the immunocompetence handicap hypothesis and new model. Behavioral Ecology and Sociobiology 47:230-242.
- Pomiankowsky, A. 1987. The costs of choice in sexual selection. Journal of Theoretical Biology 128:195-218.
- Pomiankowski, A. 1994. Swordplay and sensory bias. Nature 368:494-495.
- Proctor, H. C. 1992. Sensory exploitation and the evolution of male mating behavior: a cladistic test using water mites (Ac ari: Parasitengona). Animal Behavior 44:745-752.
- Proctor, H.C. 1991. Courtship in the water mite *Neumatia papillator*: males capitalize on female adaptations for predation. Animal Behavior 42:589-598.
- Reynolds, J. D. & Jones, J.C. 1999. Female preference for preferred males is reversed under low oxygen conditions in the common goby (*Pomatoschistus microps*). Behavioral Ecology 10:149- 154.
- Ryan, M. J. & Keddy-Hector, A. 1992. Directional patterns of female mate choice and the role of sensory biases. The American Naturalist 139:s4-s35.
- Ryan, M. J. 1992. Species recognition and sexual selection as a unitary problem in animal communication. Evolution 47:647 -657.
- Ryan, M. J.; Fox, J. H.; Wilczynski, W. & Rand A. S. 1989. Sexual selection for

- sensory exploitation in the frog *Physalaemus pustulosus* . Nature 343:66-67.
- Ryan, M.J. & Rand, A. S. 1990. The sensory basis of sexual selection for complex calls in the Túngara frog, *Physalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation). Evolution 44:305-314.
- Ryan, M.J. & Wagner, W.E. 1987. Asymmetries in mating preferences between species: female swordtails prefer heterospecific males. Science 236:595 - 597.
- Ryan, M.J.& Rand, A.S. 1993. Sexual selection and signal evolution- the cost of biases past. Phil. Proceedings of the Royal Society of London series B - Biological science 340:187-195.
- Schluter, D. & Price, T. 1993. Honesty, perception and population divergence in sexually selected traits. Proceedings of the Royal Society of London series B- Biological science 253:117-122.
- Sparkes, T.C.; Keogh, D. P. & Haskins, K. E. 2000. Female resistance and male preference in a stream-dwelling isopod: effects of female molt characteristics. Behavioral Ecology and Sociobiology 47:145-155.
- Thresher, R.E. 1984. Reproduction in reef fishes. Neptune City, New Jersey: TFH.
- Tobias, C.M. & Hill, G.E. 1998. A test of sensory bias for long tails in the house finch. Animal Behavior 56:71-78.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection . In: Sexual selection and the descent of man. Ed B. Campbell 136 -179.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. Journal of Theoretical Biology 53:205-214.
- Zahavi, A.1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). Journal of Theoretical Biology 67: 603-605.