



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**"DESEMPEÑO DE NADO EN MACHOS DE
Xiphophorus montezumae:
EL COSTO DE UN ORNAMENTO"**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

BIOLOGA

PRESENTA

KARLA KRUESI CORTES

DIRECTOR DE TESIS

DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDEA



2004

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

**ESTA TESIS NO SALI
DE LA BIBLIOTECA**



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Karla Kruesi Cortés

FECHA: 28 / Enero / 2004

FIRMA: [Firma]

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:

"Desempeño de nado en machos de *Xiphophorus montezumae*: el costo de un ornamento."

realizado por Karla Kruesi Cortés con número de cuenta 9854889-7

quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia

Propietario Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara

Propietario Dr. Fernando Alvarez Noguera

Suplente Dra. Ruth Cecilia Vanegas Pérez

Suplente M. en C. Maribel Badillo Alemán

[Firma]
[Firma]
[Firma]
[Firma]

Consejo Departamental de Biología

[Firma]
M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA
DE BIOLOGÍA

A mis padres Ofelia Cortés y Rudolf Kruesi por enseñarme a luchar por alcanzar mis sueños y por su gran esfuerzo e incondicional apoyo.

A mi madre, que en la vida ha estado siempre junto y apoyándome con el amor que sólo ella sabe dar. Gracias mamá por todo tu esfuerzo y por ayudarme a mantenerme siempre en este camino y con la vista al frente.

A mi mejor amiga y mi hermana Daniela por la vida que hemos compartido y por estar siempre a mi lado.

Indice	Pag.
Agradecimientos	i
Resumen	ii
Introducción	1
Características generales de <i>Xiphophorus montezumae</i>	4
Historia evolutiva del grupo	6
Selección sexual y costos del ornamento	9
Teoría de las desventajas	11
Objetivos	13
Hipótesis	14
Material y métodos	15
Sitio de colecta, transporte y aclimatación al laboratorio	15
Morfometría	17
Velocidad crítica de nado	18
Diseción de la espada	23
Análisis de los datos	23
Resultados	25
Relación entre de la velocidad crítica de nado con las medidas corporales	26
Efecto de la espada en el desempeño locomotor	29
Costo de la espada en el desempeño de nado	29
Discusión y conclusiones	32
Bibliografía	43

Agradecimientos

A la directora de esta tesis, Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia, por todo su apoyo, dedicación y su asesoría en la realización del presente trabajo. Por su enorme interés y valiosa guía en mi desarrollo académico. Gracias Guille por tu amistad, tu confianza y por haberme brindado la oportunidad de iniciar mi experiencia científica en el Laboratorio de Ecofisiología, de la Facultad de Ciencias.

A los miembros del sínodo, Dr. Xavier Chiappa Carrara, Dr. Fernando Álvarez Noguera, Dra. Ruth Cecilia Vanegas Pérez y M. en C. Maribel Badillo Alemán por sus comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo otorgado a través del Proyecto de Investigación IN31728.

Al Dr. Xavier Chiappa por su colaboración en el análisis estadístico.

A la Dra. Cecilia Vanegas por su interés en mi desarrollo académico y en este trabajo.

A la M. en C. Maribel Badillo y M. en C. Sebastián Zúñiga por su apoyo técnico y disponibilidad en todo momento.

A los Sres. Jesús Sáenz, Coordinador de Servicios del taller mecánico de la Facultad de Ciencias, y Benjamín Díaz por su apoyo en la construcción del sistema de nado utilizado.

A la Dra. Alexandra Basolo por su interés, apoyo y grandes enseñanzas en el tema.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecofisiología.

A Vania, Ise y Elizabeth por su amistad y por los momentos vividos durante la carrera. A mis amigos Daniela, Ormella, Luis, Pablo, Armando, Irina, Katharina, Mauricio, Carlos, Rogelio, Oscar, Armando, Fernando, Arturo y Felipe.....gracias por su apoyo y gran amistad. A Isabel, Mariana, Emiliano, Sofía y Chepe por su apoyo y el calor de familia, muchas gracias.

Resumen

En algunas especies del género *Xiphophorus*, como es el caso de *X. montezumae*, los machos presentan una elongación de los rayos inferiores de la aleta caudal llamada espada. Esta estructura es considerada un carácter sexual secundario derivado en donde el carácter ancestral es la ausencia de la espada. Las hembras de este grupo prefieren machos con espadas desarrolladas como parejas para la reproducción, esto incrementa el éxito reproductivo de los machos portadores de espadas grandes (Basolo, 1990). La hipótesis de este trabajo plantea que debido a que la espada incrementa el área corporal del pez, esta estructura podría generar costos en el desempeño de nado de los organismos, estimado a través de la velocidad crítica de nado. Esta estimación representa la velocidad máxima a la que el organismo puede nadar cuando es expuesto a incrementos constantes de la velocidad en un canal de nado (Brett, 1986). El desempeño de nado es un componente muy importante de la adecuación en peces (Plaut, 2000).

Los resultados en este trabajo mostraron que existe una relación entre la U_{crit} y la longitud estándar de los organismos ($R^2 = 0.34$, $p < 0.05$). Sin embargo, la longitud de la espada presentó un efecto menos representativo en la U_{crit} ($R^2 = 0.23$, $p < 0.05$). Se observó una diferencia significativa entre la velocidad crítica de machos en las pruebas con y sin espada ($p < 0.01$). Sin embargo, los individuos con espadas más largas no presentaron un mayor costo en el desempeño de nado ($p > 0.05$).

La espada en machos de *X. montezumae* representa entonces una desventaja en términos del desempeño de nado. Aunque el portar espadas más largas resulta en una ventaja para los machos favorecidos por las hembras que los seleccionan, estas estructuras confieren a los organismos un decremento en su adecuación al medio al disminuir su desempeño de nado. Esto indicaría que probablemente las hembras seleccionen a machos con espadas más desarrolladas al ser un indicador de una mejor condición física por soportar los costos de la espada en actividades que involucran al nado. De esta manera, mientras que el incremento en la longitud de la espada puede ser favorecido por la selección sexual, la dirección de la Selección Natural es distinta por no favorecer espadas más largas debido a su costo en el desempeño de nado y por lo tanto en la adecuación de los organismos portadores al medio.

Introducción

Los peces de la familia Poeciliidae constituyen un grupo muy diverso. Se distribuyen de manera general desde el este de Estados Unidos, hasta Sudamérica y en África. Los poecílidos son un grupo bien representado en el Neotrópico y su origen es Central o Sudamericano (Rosen y Bailey, 1963). Este grupo de peces consta de 30 géneros con aproximadamente 293 especies. Casi todos habitan en aguas dulces, sin embargo, existen algunos de aguas salobres y pocas especies pueden sobrevivir en aguas marinas, como el pez mosquito, *Gambusia affinis* y el "molly", *Poecilia latipinna* (Nelson, 1994). Son principalmente peces de aguas someras y generalmente omnívoros (Endler, 1984). Este grupo incluye especies que forman parte de la fauna de ornato por presentar estructuras muy coloridas, o bien, aletas muy desarrolladas. Ejemplos de esto son peces como el "guppy" o "molly" del género *Poecilia*, o el pez de espada y el "plati", ambos del género *Xiphophorus*, entre otros.

La familia Poeciliidae está conformada por dos subfamilias: Poeciliinae y Fluviphylacinae. La primera agrupa a los organismos vivíparos y la segunda a los no vivíparos. La subfamilia de los vivíparos, Poeciliinae, presenta una talla máxima de 18 cm. Los machos presentan un gonopodio (formado principalmente por la elongación del tercero, cuarto y quinto rayo de la aleta anal); presentan fertilización interna; las escamas se distribuyen en series laterales de 30-34 piezas y presentan 37 vértebras, entre otras características (Nelson, 1994). De acuerdo con la clasificación de Parenti y Rauchenberger (1989), la subfamilia Poeciliinae se divide en dos supertribus. Una de ellas (Tomeurini) presenta solamente un género con una sola especie (*Tomeurus gracilis*). La segunda supertribu está compuesta por 190 especies y su nombre es Poeciliini. Dentro de esta última se encuentra el género *Xiphophorus* (Meffe y Snelson, 1989; Fig. 1).

El género *Xiphophorus* es un grupo de peces vivíparos que habita en aguas dulces. Actualmente cuenta con 23 especies descritas, sin embargo, se han encontrado algunas subespecies en los últimos años. Todas ellas se encuentran en ríos poco profundos o arroyos de los afluentes del Atlántico en México, Guatemala, Belice y Honduras (Rosen y Bailey, 1963). De las 23 especies, 21 se encuentran en México (Espinoza *et al.*, 1993) y es en la cuenca del Pánuco, que drena la Sierra Madre Oriental en donde se presenta una mayor diversidad de especies de este género (Rauchenberger *et al.*, 1990).

Álvarez (1950) realizó la descripción del género de la siguiente manera:

El quinto radio de la aleta anal termina en un gancho dirigido hacia atrás. Los radios inferiores de la aleta caudal en el macho terminan en prolongaciones con forma de espada. La aleta dorsal es un poco más larga con respecto a la de la hembra. En este género existe un marcado dimorfismo sexual: las hembras presentan una talla mayor a la de los machos y estos últimos se caracterizan por presentar una coloración más intensa y por el desarrollo de la cola de espada. Su período de vida es de aproximadamente tres años y el número de crías depende de la especie, así como de la talla de la hembra y su alimentación (Piña, 1985).

En algunas especies de *Xiphophorus*, los machos presentan una espada, mientras que en otros éstos organismos carecen del ornamento, que es un carácter sexual secundario. La división taxonómica de este grupo se ha establecido en gran parte de acuerdo a la posesión de la espada, entre otros caracteres. Es por esta razón que divergen principalmente estos dos grupos. Los peces sin espada, comúnmente llamados "platis", son un grupo formado por 9 especies. El resto de las especies está considerado dentro del grupo de los peces de espada.

Gran parte de la investigación científica que se ha realizado con especies del género *Xiphophorus* se ha basado en la presencia o ausencia de esta estructura. Sin embargo, la denominada espada no constituye un solo carácter sino que está conformada por 9 caracteres accesorios de la aleta caudal. Estos caracteres son los siguientes: (*p*),

habilidad genética para expresar una protrusión en el extremo distal inferior de la aleta caudal (en algunas especies no se expresa al menos que se induzca de manera hormonal); (**P**), expresión de la protrusión de la aleta caudal; (**E**), elongación; (**C**), coloración amarilla, verde y/o naranja; (**G**), mancha gris; (**L**), línea melanófora inferior; (**PU**), línea melanófora proximal superior; (**MDU**), línea melanófora distal superior (se desarrolla desde la mitad hasta la punta de la espada); (**DMU**), línea melanófora distal superior (se desarrolla desde el extremo distal de la espada hacia el extremo proximal). Todos los peces de este género, excepto *X. continens*, presentan al menos uno de estos nueve caracteres que componen en conjunto una espada visible (Basolo, 1996). De acuerdo con Basolo (1998) la elongación de la espada está determinada genéticamente para cada especie más que ambientalmente. La espada se desarrolla en los machos al alcanzar la madurez sexual, cuando un grupo específico de rayos en el margen ventral de la aleta caudal comienza a alargarse y a adquirir su patrón de coloración.

Históricamente, las especies con machos portadores de espada del género *Xiphophorus* se han dividido en dos grupos. Las especies que geográficamente están distribuidas en el norte; al noreste de México, en las cuencas del Río Pánuco desde el sudoeste de Tamaulipas hasta el Río Samantha en Hidalgo. Por otro lado, las especies del sur, localizadas al sureste del país, desde la cuenca del Río Nautla en Veracruz hasta Guatemala, Belice y el norte de Honduras. Los peces cola de espada del norte y los del sur son de origen monofilético y comparten la presencia de este ornamento que está constituido por varios de los caracteres antes mencionados pero siempre presentan 4 caracteres únicos de este grupo que en conjunto describen lo que es una verdadera espada. Estos caracteres son la elongación (**E**), una línea inferior de pigmento oscuro (melanófora) (**L**), una coloración en la superficie de la espada (**C**) y una porción proximal de la línea oscura superior (**PU**) (Basolo, 1996).

Características generales de *Xiphophorus montezumae*

Ubicación taxonómica

Orden: Cyprinodontiformes
Familia: Poeciliidae
Subfamilia: Poeciliinae
Supertribu: Poeciliini
Tribu: Poeciliini
Género: <i>Xiphophorus</i> (Heckel, 1848)
Especie: <i>Xiphophorus montezumae</i> (Jordan y Snyder, 1900)

Fig. 1. Ubicación taxonómica de *Xiphophorus montezumae*.

La especie *Xiphophorus montezumae* fue descrita por Jordan y Snyder en 1900 (Fig. 2), de acuerdo a Álvarez (1950). Esta descripción señala que el tamaño de los machos adultos es mayor de 5 cm. Las hembras miden en promedio alrededor de 6.5 cm. La prolongación de la aleta caudal de los machos es muy grande, a veces mayor que la mitad de la longitud estándar. Tanto hembras como machos presentan de 27 a 29 escamas en una serie longitudinal. La altura máxima del cuerpo es de 3 a 3.5 veces y la longitud cefálica de 4 a 4.3 veces la longitud estándar. La aleta dorsal consta de 11 a 13 radios. La aleta anal de las hembras presenta de 6 a 8 radios. Los machos son generalmente de color amarillento, con las escamas de la región dorsal marginadas en negro (Fig. 2). Habitan en ambientes bentopelágicos, de agua dulce, con un pH entre 7 y 8. Esta es una especie tropical que se encuentra a temperaturas de 20-26 °C.

Su nombre común es pez cola de espada de Montezuma y se encuentra en cuerpos de agua del noreste de México, en las cuencas del río Tamesí en Tamaulipas, al norte de

Veracruz y en los afluentes del río Pánuco en San Luis Potosí, México (Rauchenberger *et al.*, 1990; Espinoza *et al.*, 1993). Es una especie endémica de México. La localidad típica de *Xiphophorus montezumae* es Río Verde, cerca de Rascón, en San Luis Potosí (Espinoza *et al.*, 1993; Fig. 3).

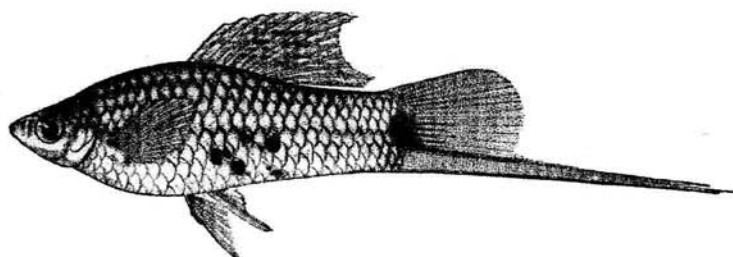


Fig. 2. Esquema de *Xiphophorus montezumae* (Jordan y Snider, 1900).

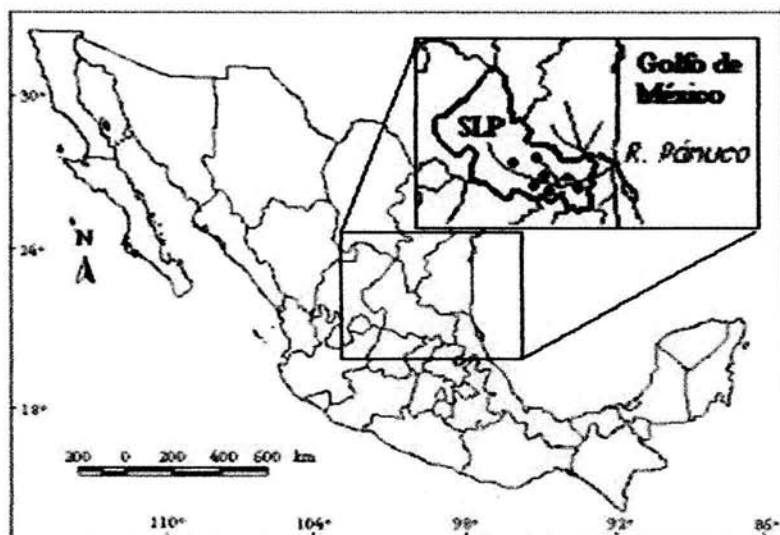


Fig. 3. Distribución geográfica de las localidades en las que se encuentra *Xiphophorus montezumae* (puntos) en la cuenca del río Pánuco, en el estado de San Luis Potosí.

Historia evolutiva del grupo

Actualmente se cuenta con diferentes hipótesis acerca de la historia evolutiva del género *Xiphophorus*. Cada una de éstas considera caracteres distintos, ya sea de tipo morfológico, conductual, biogeográfico, bioquímico o genético.

La hipótesis basada en caracteres bioquímicos, genéticos y morfológicos fue propuesta por Rosen en 1979. En ésta se relaciona al género *Xiphophorus* con su grupo hermano *Priapella*, que consiste en 5 especies descritas y todas ellas carecen de espada. Esta hipótesis propone un origen monofilético para todos los peces de espada. Además, que la carencia de la espada es un carácter ancestral por lo que la presencia de la estructura es el carácter novedoso en este grupo. Lo anterior implica que el origen del género *Xiphophorus* sucedió a partir de peces sin espada (Basolo, 1996). Esto lo demuestra la posición de las especies de *Xiphophorus* que no presentan una espada y que se encuentran filogenéticamente separadas de las especies de espada (Fig. 4A).

La segunda hipótesis corresponde a un trabajo de Haas (1993) y fue construida utilizando caracteres morfológicos y conductuales. En esta hipótesis también aparece la presencia de la espada después de la divergencia entre los peces "plati" y los de espada, lo cual sugiere que este ornamento es un carácter compuesto derivado. Sin embargo, la hipótesis de Haas agrupa a ciertas especies de una manera distinta a la hipótesis anterior. De acuerdo a esta historia evolutiva, *X. maculatus* está ubicado filogenéticamente como base evolutiva del género. Además tanto *X. xiphidium* como *X. andersi*, que no presentan una espada, constituyen una rama secundaria que tuvo su origen entre los "plati" y los peces de espada (Basolo, 1996) (Fig. 4B).

La tercera historia evolutiva corresponde a la hipótesis de Meyer *et al.* (1994); ésta se basa en la información adquirida a partir del análisis de secuencias parciales de tres genes. Existe una gran diferencia en cuanto al criterio de la espada. De acuerdo a estos autores, la espada puede considerarse también como la presencia de una protuberancia

de la aleta caudal que en la mayoría de los trabajos que existen sobre el grupo no es representativa de una espada como tal (Basolo, 1996). Con esta diferencia en la definición de la espada y de acuerdo a los caracteres genéticos analizados por Meyer y colaboradores, la espada es un carácter ancestral de este grupo el cual ha surgido varias veces a lo largo de la historia evolutiva de las especies con espada, y se ha perdido una sola vez. De esta pérdida se derivan las 9 especies de peces plati (Fig. 4C).

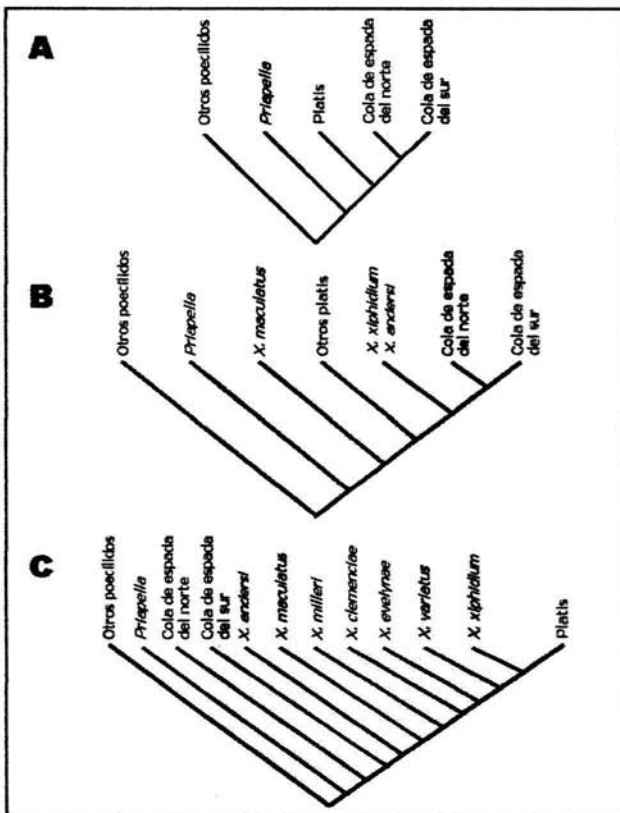


Fig. 4. Hipótesis propuestas sobre la historia evolutiva del género *Xiphophorus*. (A): Basado en caracteres bioquímicos, genéticos y morfológicos (Rosen, 1979). (B): Utilizando caracteres morfológicos y conductuales (Haas, 1993). (C): Hipótesis basada en caracteres moleculares (Meyer *et al.*, 1994).

Desde hace varias décadas se ha utilizado a los peces del género *Xiphophorus* para realizar diversos estudios. Algunos de los más importantes fueron realizados en torno a la investigación genética. En muchas especies domesticadas se manipula genéticamente a los organismos por medio de la producción de híbridos para lograr peces con coloraciones más llamativas. En particular, con *Xiphophorus montezumae* se ha producido un híbrido con el que se logra en los machos la coloración roja que es tan popular en los peces de ornato que se encuentran en los acuarios (Gordon, 1943; 1948).

Debido a que varias especies de *Xiphophorus* presentan un patrón de pigmentación muy diverso, se han realizado estudios sobre la genética de la pigmentación en estas especies (Meffe y Snelson, 1989). Estos patrones los presentan típicamente los machos, es decir, los genes responsables están a menudo ligados al sexo. En términos ecológicos, esto es importante ya que existe evidencia que indica que la pigmentación conspicua puede ser una ventaja para los machos en cuestiones de cortejo y comportamiento agonístico (Endler, 1980). En las últimas décadas, la genética y caracterización celular de melanomas que son encontrados en la superficie del cuerpo de *X. helleri*, han sido el tema de estudios realizados en todo el mundo (Setlow, 2001; Wellbrock, et al. 2002). En las últimas décadas, éstos han sido trabajos de investigación de gran importancia para la medicina debido a su aportación al estudio del cáncer.

En particular, los organismos que pertenecen a este género han sido utilizados para estudiar la evolución de las preferencias sexuales en las hembras por caracteres secundarios. Es un grupo sumamente importante en el estudio de la selección sexual. Ya desde la propuesta por Darwin en 1859 de la selección sexual, como un mecanismo para explicar la evolución de caracteres elaborados en los machos, se comenzó a estudiar este género (Basolo, 1990a). Debido al alto dimorfismo sexual que existe en estas especies y a la forma de expresión de los caracteres sexuales secundarios masculinos, estos organismos son un modelo biológico adecuado para el estudio de la selección sexual y la evolución.

Selección sexual y costos del ornamento

Los machos que presentan una espada más desarrollada son preferidos por las hembras de este género. Esta estructura representa por definición una ventaja adaptativa para los mismos (Basolo, 1996). Se ha comprobado que entre las especies de *Xiphophorus* en las que el macho desarrolla la espada, las hembras prefieren las espadas más grandes. Sin embargo, la preferencia por las espadas la presentan también las hembras de especies en las que los machos no poseen este carácter. De acuerdo con la filogenia de este grupo, la ausencia de una espada es el carácter primitivo, mientras que esta estructura es un carácter derivado (Basolo, 1990b). De esta manera, la preferencia por la espada en las hembras es un mecanismo de selección sexual preexistente al origen de la estructura. Es decir, se piensa que la espada evolucionó debido a un sesgo preexistente en las hembras por el carácter (Basolo, 1990b). Los beneficios que brinda el elegir estas estructuras para las hembras no son claros. Si la espada y su longitud están determinados genéticamente y el desarrollo de esta estructura se relaciona con la calidad del macho portador, entonces es posible que el beneficio (para las hembras) de la selección de machos de espadas más largas sea genético para su descendencia, resultando en un éxito reproductivo para ellas. Asimismo, se desconoce si además de ser ventajosa para la selección sexual, la posesión de la espada en los machos brinde alguna otra ventaja en cuanto a locomoción. Sin embargo, debido a la longitud que la espada alcanza en algunas especies (*X. montezumae* y *X. helleri*) es fácil suponer que debe representar algún costo para los machos portadores en términos de locomoción.

Los ornamentos representan ventajas adaptativas para los organismos que los poseen. Sin embargo, la presencia un ornamento también puede representar costos en términos de adecuación al medio. Una estructura vistosa, como la espada que poseen los machos de algunas especies de *Xiphophorus*, brinda ventajas en la selección de pareja de las hembras. Sin embargo, el tamaño y la coloración de la espada pueden facilitar que el depredador encuentre con mayor facilidad a su presa, ya que esta estructura puede ser difícil de ocultar.

Otro posible costo puede estar asociado al mantenimiento de los ornamentos. Existen pocos estudios en los que se ha medido el costo asociado al mantenimiento y desarrollo de ciertos caracteres sexuales secundarios. Basolo (1998) comprobó que el crecimiento de la espada tiene un menor costo energético que el crecimiento corporal. En condiciones poco favorables, en las que el alimento escasea, los machos de los espadas verdes (*X. helleri*) utilizan la energía disponible para maximizar su éxito reproductivo. La estrategia en estas condiciones de restricción es invertir en el desarrollo de la espada antes que en el crecimiento corporal.

Por otro lado, la espada podría restar al organismo capacidad para desplazarse, con respecto a otros con espadas más cortas, o con machos de otras especies que carecen de ellas. Esto significaría un costo a pagar debido a una desventaja locomotora a cambio de tener una ventaja reproductiva. Es decir, el costo locomotor de la espada podría incluir el aumento en el riesgo de depredación al disminuir la eficiencia de escape ante depredadores, y en la capacidad de nado.

Debido a que el área de la espada de estos organismos es relativamente grande, es probable que represente un costo para los portadores en el desempeño de nado. Este costo se interpreta como una disminución en la capacidad los peces (machos) para mantener una posición en un canal de nado (desempeño de nado), con aumento gradual y continuo de la velocidad de corriente, como consecuencia de portar una espada. La estructura, aunque es delgada y ligera, puede producir arrastre físico al generar una fuerza de fricción contra el agua (Bone y Marshall, 1982). Esta fuerza de arrastre podría resultar en un decremento en la capacidad de nado para estos peces. De esta manera, el aumento en la dimensión de la espada podría incrementar también el arrastre durante el nado, resultando en una disminución en el desempeño de nado de los peces con espadas de mayor tamaño. Ésto quiere decir que el costo de la posesión de la estructura que incrementa el éxito reproductivo puede ser alto en términos de adecuación al medio, al disminuir la capacidad de nado de los organismos con ornamentos muy desarrollados.

El desempeño de nado, estimado por la velocidad crítica máxima, es actualmente reconocido como un indicador de la adecuación de los organismos al ambiente (Plaut, 2001). La velocidad crítica máxima de nado (U_{crit}) se define como la velocidad máxima que un organismo puede alcanzar al ser expuesto a incrementos de velocidad por intervalos de tiempo determinados. Ésta se mide en un sistema de nado (canal) con flujo laminar que permite incrementar la velocidad de la corriente en niveles determinados. Así, la velocidad de corriente va incrementando de manera progresiva durante un tiempo hasta que el organismo se fatiga. El punto de fatiga se identifica cuando el organismo es arrastrado corriente abajo del canal y no reinicia el nado en por lo menos 3 segundos (Reidy *et al.*, 1995). El punto de fatiga y la velocidad crítica de nado dependen de la forma corporal y la condición fisiológica de los individuos. La capacidad de nado es un integrador de la condición fisiológica del organismo y es esencial para el éxito de diversas actividades ecológicamente relevantes como pueden ser los encuentros depredador-presa, actividades de forrajeo, conductas reproductivas y antagónicas (Webb, 1984; Plaut, 2001), así como en actividades de rutina donde es importante mantener una posición en la corriente.

Teoría de las desventajas

En diversos estudios se asume que la presencia de ornamentos genera costos en los organismos que los portan (Slater y Halliday, 1994; Kotiaho, 2000; Candolin, 1999). Sin embargo, sólo en pocos estudios estos costos han sido demostrados, más aun tratándose de costos energéticos en donde la demostración representa complejidades experimentales. El demostrar los costos generados por los ornamentos puede fundamentar o explicar la evolución de las preferencias sexuales a través de la hipótesis de las desventajas (handicap) (Grafen, 1990). Esta hipótesis señala que ciertos caracteres sexuales secundarios que presentan algunos organismos de manera exagerada y que representan un éxito reproductivo para los portadores, son a la vez

una desventaja, ya que pueden ser costosos en varios aspectos relacionados con la adecuación al medio (Zahavi, 1975).

Como se señala, una de estas desventajas puede deberse a que son caracteres muy vistosos que representan un incremento en el riesgo de depredación, con respecto a individuos que presenten una menor expresión del mismo carácter. De igual manera, un ornamento que sea exageradamente grande puede representar un costo locomotor significativo que se puede traducir en un costo de adecuación del organismo portador en términos de la disminución de la capacidad locomotora. Asimismo, tanto el desarrollo como el mantenimiento de dicho ornamento pueden ser metabólicamente costosos para el organismo que lo presenta. De acuerdo a esto último, este principio es un posible mecanismo mediante el cual las hembras pueden reconocer a los machos que son de buena "calidad" por realizar ciertas actividades de manera efectiva a pesar de estas desventajas (Candolin, 1999). Lo anterior fundamenta la importancia de estimar los costos que puede generar la ornamentación. En este trabajo se estimó el costo de la espada en el desempeño de nado de los machos de *X. montezumae* ya que la tendencia evolutiva de este grupo es a presentar espadas que son cada vez más largas. Aunque esta estructura ornamental incrementa el éxito reproductivo a los machos portadores, puede a su vez representar un costo alto en términos de locomoción. Así, la preferencia de las hembras por este carácter ha producido una tendencia en los machos del género *Xiphophorus* a presentar espada.

Objetivo

El objetivo principal de este estudio fue estimar la velocidad crítica de nado (U_{crit}) como un indicador del desempeño locomotor en machos del pez cola de espada (*Xiphophorus montezumae*), así como determinar la posible relación entre la capacidad de nado y diferentes características morfométricas individuales. Al mismo tiempo, se pretende demostrar el costo de la espada en el desempeño locomotor de machos adultos de *X. montezumae*.

Objetivos particulares

1). Estimar la relación que existe entre la velocidad crítica de nado con las siguientes unidades morfométricas:

- a) Peso
- b) Longitud total
- c) Longitud estándar
- d) Área corporal
- e) Longitud de la espada
- f) Extensión de la espada
- g) Área de la espada

2). Demostrar que la espada de *X. montezumae* genera costos en términos del desempeño locomotor para los machos portadores.

Hipótesis

La presencia de la espada incrementa la superficie corporal de los machos de *X. montezumae*. Si esta estructura incrementa el arrastre generado durante la actividad de nado de los machos, entonces es posible esperar que el desempeño de los machos con espadas más desarrolladas sea menor que el de otros organismos con espadas más pequeñas.

Si la presencia de la espada disminuye el desempeño de nado de los machos portadores, entonces es posible predecir que el desempeño de nado de cada organismo se incrementará al eliminar la extensión de la espada. Es decir, la velocidad crítica de nado de los machos será mayor una vez que se elimine la extensión de la espada.

Si existe un costo del ornamento en su capacidad locomotora (calculado por medio de la diferencia entre el desempeño de nado en cada macho con y sin espada), se espera que éste se relacione con su dimensión. Es decir, el costo de la espada en términos del desempeño de nado será mayor en los machos portadores de espadas más grandes.

La hipótesis predice que las medidas que describen la dimensión corporal de los organismos (peso, longitud estándar y el área corporal) deben presentar una relación negativa con respecto a la velocidad crítica de nado relativa.

Material y método

Sitio de colecta, transporte y aclimatación al laboratorio

Los peces empleados en este estudio son machos adultos de la especie *Xiphophorus montezumae*. Estos fueron capturados en febrero de 2001 en el estado de San Luis Potosí. El sitio de colecta corresponde al Manantial Capuchinas, que vierte sus aguas al Río Capuchinas (Fig. 5). El manantial se localiza a poco menos de 50 km. dirección oeste de Ciudad Valles, en la huasteca potosina. El sitio de colecta se localiza a 21° 46' 30.5" latitud N y 99° 18' 13.2" longitud oeste, a una altitud de 296 m.s.n.m. El manantial presenta una salida de agua hacia el río que tiene una profundidad promedio de 31.6 cm. Las condiciones del agua son considerablemente malas, ya que el riachuelo es utilizado por las mujeres de la comunidad como lavaderos. Esto lo indica también la presencia de una capa de lirios que cubren la mayor parte del manantial y del río. El pH promedio del agua fue de 7 unidades y su temperatura tuvo un promedio de 25.4 °C. La velocidad de corriente es muy variable en todo el cuerpo de agua, ya que en la zona del manantial, en donde también se encuentra *X. montezumae*, el flujo llega a ser prácticamente nulo. En el riachuelo que se forma a un costado, las velocidades de corriente son muy bajas ($V_{\min} = 2.3 \text{ cm s}^{-1}$ y $V_{\max} = 9 \text{ cm s}^{-1}$) pero son altas en la caída de agua después del manantial (30 cm s^{-1}).

Se utilizó una red tipo jábega que permitió capturar a los organismos de las orillas del manantial y del río. En el campo los organismos se mantuvieron en tanques pequeños de una capacidad de 2 litros con agua del sitio de colecta. Se realizaron recambios parciales cada día con agua fresca del mismo sitio, retirando los desechos orgánicos acumulados. El transporte de los organismos al laboratorio fue dentro de una caja térmica para conservar su temperatura y evitar el movimiento excesivo y los cambios drásticos de condición en el agua. No recibieron alimento durante el día de colecta y transporte hacia la Ciudad de México.



Fig. 5. Fotografía de sitio de colecta manantial Capuchinas, en el poblado Capuchinas. San Luis Potosí.

Los peces se transportaron al Laboratorio de Ecofisiología, Departamento de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias, U.N.A.M. Los organismos se colocaron y se mantuvieron en tanques de una capacidad de 20 litros bajo condiciones constantes, a una temperatura ambiente (25°C) que es prácticamente la misma que presenta el agua del sitio de colecta. El agua de los acuarios se obtuvo de un filtro de carbón activo permanente (Omnifilter) y se preparó utilizando sal sin yodo de (0.3 g L^{-1}) y un decolorador (Kent-Ammonia Detox; 0.75 ml L^{-1}). El agua de los tanques se recambió completamente una vez cada mes y se mantuvo la calidad del agua mediante filtros externos y filtros de plataforma. Los organismos se alimentaron dos veces por día con alimento para peces en presentación de hojuelas (Tetramin Tropical Fish) y de manera alternativa (cada 15 días) con una cantidad permanente de alimento vivo (gusanos *Tubifex*). Cada tanque tiene la capacidad de mantener a dos machos que están separados por una pared de malla plástica, con el fin de permanecer identificados durante la fase experimental. Cada macho se colocó con una hembra de la misma especie durante su mantenimiento y acimatación. Por lo tanto, durante la fase experimental se mantuvieron 4 organismos (2 hembras y 2 machos) por cada tanque.

Morfometría

Antes de iniciar los experimentos para estimar la velocidad crítica de nado se hicieron mediciones morfométricas de cada uno de los organismos. Se utilizó un total de 26 machos. Estos fueron aislados para después registrar sus características merísticas y numerarlos por separado.

Se registró el peso de los peces y se les tomó una fotografía fuera del agua con una cámara digital, sobre una superficie plástica y utilizando una regla como referencia. Las medidas morfométricas se estimaron en el programa analizador de imágenes "Image J" para Windows, disponible en internet.**

Las características morfométricas utilizadas se describen de la siguiente manera (Fig. 6):

- a) Peso (**P**); en gramos (balanza de plato OHAUS $\pm 0.01g$).
- b) Longitud total (**LT**); comprende el cuerpo del pez desde el extremo anterior del rostro, hasta el extremo posterior de la aleta caudal, manteniendo una línea recta entre estos dos puntos. En esta estimación también se considera el largo de la espada, que forma parte de la aleta caudal.
- c) Longitud estándar (**LS**); es la distancia desde el extremo anterior del rostro hasta el centro de la línea de nacimiento de la aleta caudal.
- d) Área corporal (**AC**); es el área total del cuerpo del organismo, sin considerar el área correspondiente a las aletas.
- e) Longitud de la espada (**LE**), desde el nacimiento de la espada, a partir de la línea que separa al cuerpo de la aleta caudal en su parte inferior, hasta el extremo posterior de la elongación caudal.
- f) Extensión de la espada (**EE**); es la distancia desde el extremo posterior de la aleta caudal (en su parte inferior) hasta el extremo posterior de la espada.

** Fuente de obtención del programa analizador de imágenes <http://rsb.info.nih.gov/ij/>.

g) Área de la espada (**AE**). Área correspondiente a la espada marcada por las líneas de pigmentación oscura y desde el margen interior de la aleta caudal.

Se consideró como talla a las medidas morfométricas características del cuerpo de los organismos excepto el peso. Las medidas características de la espada en este estudio fueron referidas como la dimensión del ornamento.

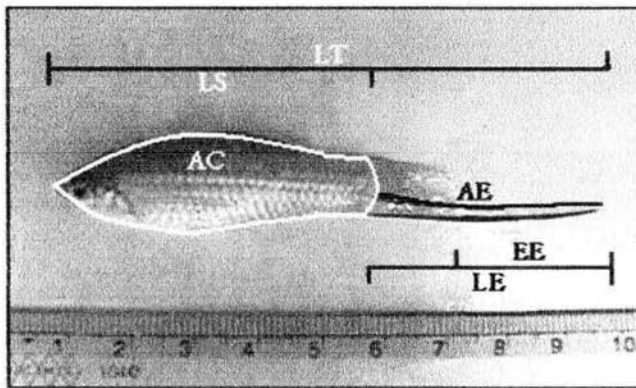


Fig. 6. Medidas morfométricas que describen el tamaño corporal y de la espada en los organismos. **LS**: Longitud Estándar; **LT**: Longitud Total; **LE**: Longitud Espada; **EE**: Extensión Espada; **AC**: Área Cuerpo (contorno blanco); **AE**: Área Espada (contorno negro).

Velocidad crítica de nado (U_{crit})

La velocidad crítica de nado (U_{crit}) se mide utilizando un sistema de túnel o cámara de nado de Brett (Plaut, 2000). Se trata de un sistema con velocidad de flujo de agua regulable en el que el flujo del agua es de tipo laminar. Las dimensiones particulares del canal de nado empleado son de 70 cm (largo) por 6 cm (ancho) y 7 cm de alto. De tal manera que el área de trabajo o nado corresponde a 42 cm² y a un volumen de 2940 cm³. Con el fin de lograr que el flujo del agua sea de tipo laminar se colocó una barrera

de popotes de 15 cm de largo y 0.5 cm de diámetro en la parte anterior de la cámara. Para contrarrestar la turbulencia generada por la bomba en el sistema de nado se utilizó una cámara previa a la de nado (de 3375 cm³), en la que se acumula el agua antes de pasar por los popotes que generan el flujo laminar. La bomba de agua que se utilizó para generar el flujo de agua en la cámara fue una SEDRA sumergible (modelo KSP-20000; 200W). La velocidad del flujo de agua se regula mediante válvulas que controlan la entrada y salida de agua en el sistema. El sistema está construido completamente de acrílico y la tubería tiene un diámetro de 1 ¼".

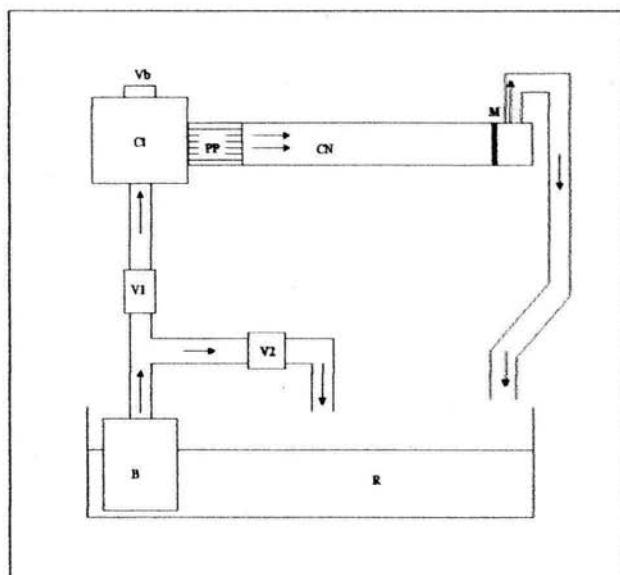


Fig. 7. Esquema de la cámara de nado. Bomba sumergible (B); reservorio de agua (R); cámara de nado (CN); cámara antiturbulencia (Ct); malla de acero inoxidable (M); barrera de popotes (pp); válvula 1 (V1); válvula 2 (V2); válvula de escape de aire (Vb).

La medición de la velocidad de flujo se realiza utilizando un flujómetro. En este caso no se utilizó uno incorporado al sistema de nado ya que este provocó una resistencia contra el agua que limitó las velocidades de corriente deseadas. De esta manera se tuvo

que eliminar el flujómetro y utilizar un sistema más sencillo para estimar la velocidad del flujo de agua. Las medidas de la velocidad de flujo en el sistema se calculó registrando el tiempo de aforo de un recipiente con capacidad de 4 litros. Para calibrar el sistema de cálculo de flujo realizamos pruebas antes de retirar el flujómetro con ambos métodos de medición.

Método de medición de flujo

Antes de comenzar las pruebas con los organismos se estimó la repetibilidad del método de medición de aforo. Para esto se tomaron cuatro registros del tiempo de aforo del recipiente con una capacidad de 4 litros para cada velocidad. Este procedimiento fue realizado siempre por la misma persona para evitar diferencias en la utilización del cronómetro. Las diferentes velocidades determinadas en unidades de cuerpos (*body length*) por segundo (BL s^{-1}) se marcaron de acuerdo a los grados de apertura de la válvula 1 y la válvula 2, desde 36° (velocidad mínima: 0.5 BL s^{-1}) hasta 126° (velocidad máxima: 10 BL s^{-1}).

Medición de la velocidad crítica de nado (U_{crit})

Una vez transcurrido el tiempo de adaptación de 15 días, se inició la fase experimental. Los peces se mantuvieron sin alimento 24 horas previas a los experimentos. Cada organismo se colocó dentro de la cámara de nado y permaneció en adaptación durante una hora a una velocidad de 0.5 BL s^{-1} (cuerpos por segundo). Este valor corresponde a una velocidad de corriente de aproximadamente 2.5 cm s^{-1} . Este periodo permitió disminuir el estrés provocado por el manejo y manipulación de los organismos al sacarlos de sus acuarios e introducirlos en la cámara de nado. Una vez transcurrido el tiempo de adaptación al sistema, se incrementó la velocidad de nado en 0.5 BL s^{-1} (2.5 cm s^{-1}) en intervalos de tiempo de 5 minutos. Estos incrementos de 0.5

BL s^{-1} se repitieron de manera sucesiva hasta lograr la fatiga del organismo. El punto de fatiga se observó cuando el pez fue arrastrado hasta la malla metálica en el extremo posterior de la cámara de nado y permaneció en esa posición durante un mínimo de 3 segundos. En este punto se registró el tiempo en que ocurrió la fatiga (s) y la velocidad de corriente del intervalo de prueba (Vii).

Estos experimentos se realizaron inicialmente con machos de *X. montezumae* con espada completa. Una vez realizada la prueba los machos permanecieron 2 días en su tanque. Tras este periodo los peces fueron retirados del acuario para realizar la disección de la espada. Después del corte, los peces permanecieron aislados en su tanque durante 1 semana antes de medir por segunda vez la velocidad crítica de nado. Las condiciones del agua del tanque de recuperación fueron las señaladas anteriormente, es decir, no se alteró ni la temperatura ni la composición química del agua.

Esta repetición del experimento con machos sin espada permite comparar las velocidades críticas de nado para cada uno de los organismos con y sin espada. De esta manera se puede estimar si existe una diferencia en la U_{crit} entre machos con y sin la estructura, a la que nos referimos en este trabajo como **costo**. La estimación del costo en el desempeño de nado al portar las espadas permite un análisis más profundo acerca del efecto que presenta un ornamento en las conductas para las cuales es necesaria la locomoción.

Para este trabajo se midió la velocidad crítica de nado de 26 peces. Se utilizaron primero 11 organismos en los cuales se estimó en la cámara de nado la U_{crit} solamente con espada. Estos datos fueron incluidos tanto en el análisis por regresiones (simples y múltiples, para datos con espada) como en el análisis de pendientes, aún cuando no se les haya realizado la prueba sin la espada. El resto de los organismos (15) se examinó en la cámara en dos ocasiones; la primera con la espada y la segunda después de su disección.

Durante el transcurso de los experimentos se registraron datos acerca de las características del nado de manera individual y se anotaron los cambios importantes como la posición de los organismos en la cámara de nado (anterior o posterior) y en la columna de agua (superior o inferior). Se registraron también las frecuencias de patrones de nado como el bajar la cabeza y ser arrastrado por la corriente, el voltearse con el flujo de agua y el momento (velocidad) de pliegue de la aleta dorsal.

Cálculo de la velocidad crítica de nado

Para el cálculo de la velocidad crítica de nado (absoluta) se utilizó la fórmula de Brett (Plaut, 2000):

$$U_{crit} = U_i + [U_{ii} (T_i / T_{ii})]$$

En donde U_i es la velocidad más alta mantenida por los 5 minutos completos; U_{ii} es la tasa de incremento de la velocidad de nado (2.5 cm s^{-1}); T_i es el tiempo (s) en que ocurrió la fatiga dentro del intervalo de 5 minutos (300 s.); T_{ii} es el tiempo entre intervalos de velocidad (300 s).

Esta forma de cálculo de la velocidad crítica da como resultado la velocidad de corriente absoluta (cm s^{-1}) a la que el organismo puede mantener el nado por intervalos de velocidad creciente en tiempos determinados. En este trabajo se utilizó como unidad de la U_{crit} la velocidad crítica relativa de nado. Ésta se expresa en largos de cuerpo por segundo (BL s^{-1} , "body length") y se calcula dividiendo la U_{crit} absoluta (cm s^{-1}) entre la longitud estándar promedio de los machos. Se utilizó esta unidad para la velocidad crítica de nado ya que expresa la razón que existe entre la velocidad crítica y una de las medidas descriptivas de la talla más significativas. Esto nos da una perspectiva más sencilla y directa para la comparación de la velocidad crítica de nado entre los machos y su relación con las diferentes medidas morfométricas.

Disección de la espada

Para cumplir con la segunda fase del experimento fue necesario eliminar la espada de cada organismo. Ésta se llevó a cabo de una manera rápida y precisa para evitar el estrés excesivo en los machos debido al manejo fuera del agua. Para llevar a cabo la disección se utilizó solamente una tabla de plástico como plataforma de disección y una navaja desechable y estéril. El corte se realizó exactamente en el extremo distal de la aleta caudal, es decir, se eliminó solamente la extensión de la espada (EE).

Cada organismo fue depositado inmediatamente después de la disección dentro de un tanque independiente para evitar el contacto con otros organismos y facilitar su recuperación. Las condiciones del agua de los tanques de recuperación fueron exactamente las mismas que en el resto de los acuarios. Se utilizó el aislamiento como único tratamiento. Estos organismos no se alimentaron el día de la operación para evitar infecciones. El tiempo de recuperación fue de una semana. Después de este lapso, los organismos presentaron patrones de conducta de alimentación y nado normales, como el resto de los peces en los otros tanques. Posteriormente fueron examinados dentro de la cámara de nado para medir la velocidad crítica sin espada.

Análisis de los datos

Los datos calculados de la velocidad crítica de nado fueron relacionados, en los casos de presencia de la espada y después de su disección, con las diferentes medidas morfológicas. Estas relaciones se establecieron a través de regresiones lineales en las que se calculó (en cada caso) el valor de R^2 y la significatividad de la relación (p) para comprobar la correlación entre la U_{crit} relativa y las diferentes medidas morfométricas. Se comparó la ecuación de la pendiente y la ordenada al origen de los organismos con y sin espada de las relaciones de la U_{crit} con las diferentes medidas morfométricas a través de un análisis de covarianza (ANCOVA). La U_{crit} se relacionó con las medidas descriptivas

de tamaño corporal, peso y de la espada a través de regresiones múltiples. Para esto utilizamos el paquete estadístico básico "Statistics".

Asimismo se aplicó una prueba de "t" (de 2 colas para datos pareados) para corroborar la diferencia entre la U_{crit} de los machos con espada y sin espada de los 15 individuos en los que se estimó el desempeño de nado en ambas ocasiones.

Resultados

1. Aspectos generales

Las pruebas realizadas para comparar la confiabilidad de los dos procedimientos de medición de la velocidad de corriente en el canal de nado ($2.5 - 13.5 \text{ cm s}^{-1}$) mostraron que los flujos de agua cuantificados, utilizando el método de medición de flujo directo (aforo) son similares a las medidas utilizando el flujómetro digital ($t = 0.96$; $p < 0.05$).

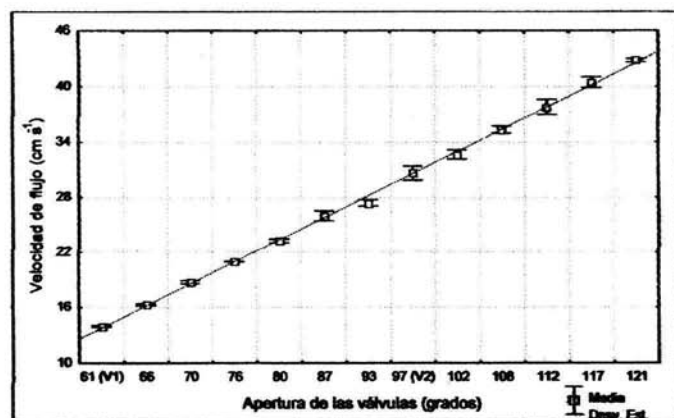


Fig. 7. Sensibilidad del método de aforo para la medición de la velocidad de flujo en el canal de nado. La válvula 1 (V1) y la válvula 2 (V2) fueron utilizadas de manera secuencial.

A partir de 13.5 cm s^{-1} sólo se cuantificó el flujo de agua en el canal de nado con el primer método. Por otro lado, la sensibilidad del método de aforo (considerando la desviación estándar) mostró que el procedimiento realizado fue adecuado en términos de la confiabilidad de respuesta ($R^2 = 0.998$; Fig. 7).

Determinación del punto de fatiga

De manera adicional se realizaron pruebas para confirmar el punto de fatiga de los peces en estudio. Todos los organismos ($N = 5$) a los cuales se les suspendió el flujo de agua una vez que se alcanzó el punto final de la prueba de la U_{crit} (arrastre de los peces hacia la malla) volvieron a ser arrastrados de manera casi inmediata al reiniciar la corriente. Por esta razón, se consideró confiable el determinar como punto de fatiga la velocidad y el tiempo en que el organismo es arrastrado por la corriente hacia la malla, sin recuperar su actividad en los subsiguientes tres segundos. Al finalizar los experimentos de nado, los peces fueron regresados a su tanque y observados de manera ocasional. En todos los casos en un periodo menor a dos horas, los organismos desplegaron actividades de cortejo y alimentación. Todos los organismos sobrevivieron después de realizadas las pruebas de nado.

2. Relación de la velocidad crítica de nado (U_{crit}) relativa con las medidas morfométricas de los organismos

Con respecto a la relación entre el desempeño de nado relativo (U_{crit} rel.; $BL s^{-1}$) y las diferentes medidas morfométricas de machos íntegros (con espada) se observó solo una relación significativa entre la U_{crit} con la longitud estándar ($p < 0.003$, $R^2 = 0.34$; Tabla 1; Fig. 8). La U_{crit} relativa de los organismos no se relacionó con el peso ni con el área corporal (Tabla 1; Fig. 8). Tampoco se observó una relación de la velocidad crítica de nado con la dimensión de la espada (Tabla 1), ya que los datos de estas medidas mostraron una baja representatividad en las regresiones ($R^2 < 0.23$).

Al eliminar la espada, la relación entre la velocidad crítica y el peso, la longitud estándar y el área corporal fueron significativas ($p < 0.03$, $R^2 > 0.3$). En este caso tampoco se observó una relación entre la U_{crit} y la dimensión de la espada (Tabla 1).

Tabla 1. Relación de la U_{crit} relativa ($BL\ s^{-1}$) con las medidas morfométricas de los organismos. El asterisco marca las relaciones significativas.

Variables (x)	Con espada (n= 26)				Sin espada (n= 15)			
	R^2	p	a	b	R^2	p	a	b
Peso	0.16	0.06	8.72	-0.44	0.48	0.004*	11.93	-0.81
Longitud estándar	0.34	0.003*	13.69	-1.30	0.49	0.004*	18.13	-1.78
Área corporal	0.19	0.04	9.02	-0.24	0.30	0.03*	11.58	-0.33
Longitud espada	0.23	0.02	9.44	-0.32	0.14	0.16	11.69	-0.35
Extensión espada	0.19	0.04	8.94	-0.32	0.12	0.21	11.14	-0.35
Área espada	0.03	0.44	7.76	-0.10	0.02	0.60	9.76	-0.10

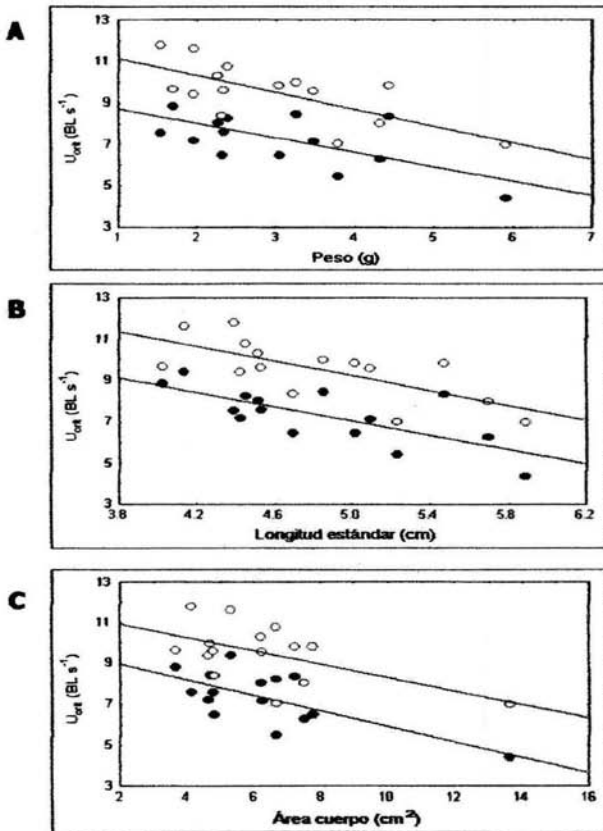


Fig. 8. Efecto de la dimensión corporal en el desempeño de nado (U_{crit} ; $BL\ s^{-1}$) en machos con (negro) y sin espada (blanco).

Las regresiones múltiples realizadas con una variable descriptiva para la dimensión corporal y otra para la de la espada, en relación con la velocidad crítica de nado (relativo), mostraron solamente 2 modelos significativos en la fase experimental de organismos con espada (longitud estándar y longitud espada; peso y área espada). Sin embargo, en estas regresiones se observó que la U_{crit} relativa está relacionada en mayor grado con la dimensión corporal que con la dimensión de la espada (Tabla 2).

De acuerdo con las regresiones múltiples realizadas para los organismos sin espada, se observó una relación significativa entre la U_{crit} con tres pares de variables morfométricas: el área corporal y el área de la espada, la longitud estándar junto con la extensión de la espada y la longitud estándar con el área de la espada. Sin embargo, en estas relaciones, las medidas merísticas que presentaron un efecto en velocidad crítica de nado fueron únicamente las que describen la talla de los organismos ($p= 0.011$; Tabla 2).

Tabla 2. Efecto de las dimensiones corporales y de la espada en organismos (con y sin espada) en la U_{crit} relativa. Se señalan los valores de R^2 y p de la regresión y el valor de significancia para cada una de las variables. El asterisco (*) marca las regresiones significativas.

		Medida merística	R^2	p	Significancia
Con espada	1	Longitud estándar	0.37	0.009*	0.05*
		Longitud espada			0.31
	2	Área corporal	0.21	0.09	0.04*
		Área espada			0.45
	3	Peso	0.26	0.05*	0.40
		Longitud espada			0.11
Sin espada	1	Longitud estándar	0.49	0.02*	0.01*
		Extensión espada			0.73
	2	Área corporal	0.40	0.05*	0.02*
		Área espada			0.20
	3	Longitud estándar	0.49	0.02*	0.006*
		Área espada			0.96

3. Efecto de la espada en el desempeño locomotor de los organismos

Al comparar las pendientes y ordenadas al origen que describen la relación entre la velocidad crítica máxima y las diferentes medidas morfométricas corporales de peces con y sin espada (Fig. 8.), se observó el efecto de la espada en el desempeño locomotor de los organismos portadores (Tabla 3.).

Tabla 3. Comparación de pendientes y ordenadas al origen en ecuaciones de la relación entre la U_{crit} y la talla corporal (longitud estándar, área cuerpo y peso) en machos con y sin espada. Efecto de la espada en machos de *X. montezumae*. Los valores de "t" mayores a 2.03 ($p < 0.05$; $DF = 35$) muestran una diferencia significativa entre las pendientes u ordenadas al origen, marcadas aquí con asterisco.

	Longitud estándar	Área cuerpo	Peso
Pendiente	0.76	0.52	1.14
Ordenada	6.43*	5.34*	5.86*

De acuerdo al análisis, las pendientes que describen la relación entre la velocidad crítica de nado con las dimensiones corporales de los machos con y sin espada no mostraron diferencias significativas ($t < 1.15$; $p > 0.05$), mientras que las ordenadas al origen de estas relaciones para machos íntegros (con espada) fueron significativamente menores ($t > 5.34$; $p < 0.05$) que las calculadas para los organismos sin espada (Tabla 3).

4. Costo de la espada en el desempeño de nado

Los organismos examinados en la cámara de nado con y sin espada permitieron comparar las velocidades medias relativas que presentaron los peces al nadar con y sin espada. La velocidad crítica de nado en machos con y sin espada fue diferente. Entre los organismos con la espada íntegra, la U_{crit} varió de 28.71 a 45.73 cm s^{-1} (media = $35.23 \pm 4.6 \text{ cm s}^{-1}$, $N = 23$) ó de 5.49 a 10.02 BL s^{-1} (media = $7.52 \pm 1.18 \text{ BL s}^{-1}$, $N = 23$).

Al eliminar la espada, los organismos presentaron una capacidad de nado que varió de 36.86 a 53.8 cm s^{-1} (media = $45.48 \pm 5.01 \text{ cm s}^{-1}$ N= 15) ó de 6.99 a 11.79 BL s^{-1} (media = $9.53 \pm 1.42 \text{ BL s}^{-1}$ N= 15).

Los peces sin espada mostraron un notable incremento en la U_{crit} media relativa, en comparación con los machos sin la estructura. De esta manera se estimó que el desempeño locomotor de estos organismos se incrementó en un 21% al eliminar la extensión de este carácter (Fig. 9).

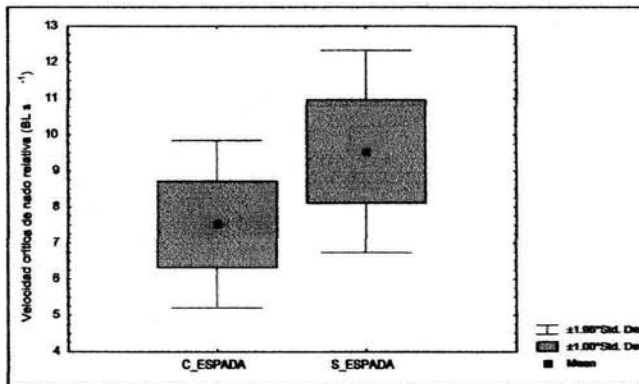


Fig. 9. Distribución de las medias de la velocidad crítica de nado (U_{crit}) relativa de los peces con y sin espada.

De acuerdo con la prueba de "t", realizada para números pareados, la diferencia entre ambos grupos fue significativa ($p = 0.0068$ y g. l.= 14; Fig. 9).

Es importante señalar que todos los organismos en los que se estimó la velocidad crítica de nado (U_{crit} absoluta; cm s^{-1}) con la espada y posteriormente sin la espada, presentaron un incremento en el desempeño de nado al eliminar el ornamento (Fig. 10). Sin embargo, el costo de la espada en la capacidad locomotora (estimada como la diferencia entre la U_{crit} sin espada y la U_{crit} con espada) no presentó relación alguna con las dimensiones de la espada o con la talla de los organismos ($R^2 = 0.25$; $p = 0.39$; Fig.

11). La relación entre el costo de la espada en el desempeño de nado de cada individuo y el porcentaje de la superficie que ésta ocupa respecto al total del área del cuerpo (%), mostraron que esta relación no fue significativa a pesar del evidente costo que tuvo el ornamento en el desempeño de nado en machos de *X. montezumae* (Fig. 10 y 11).

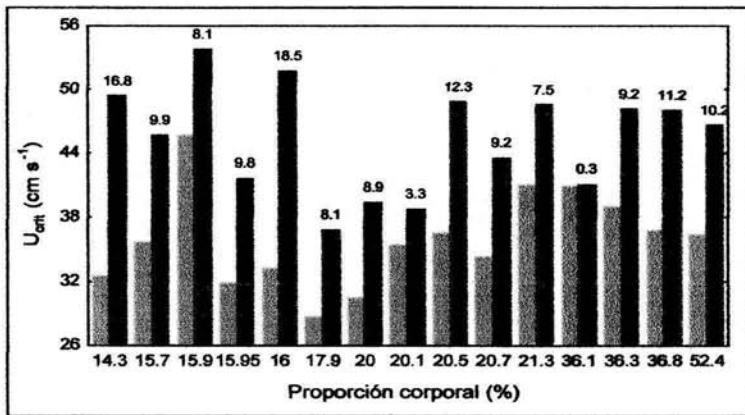


Fig. 10. Velocidad crítica de nado (cm s^{-1}) para organismos con espada (barras claras) y sin espada (barras oscuras) en relación a la proporción de la espada respecto al área corporal total del pez (%). El valor que se encuentra sobre cada par de columnas corresponde al costo absoluto de la espada en la capacidad de nado.

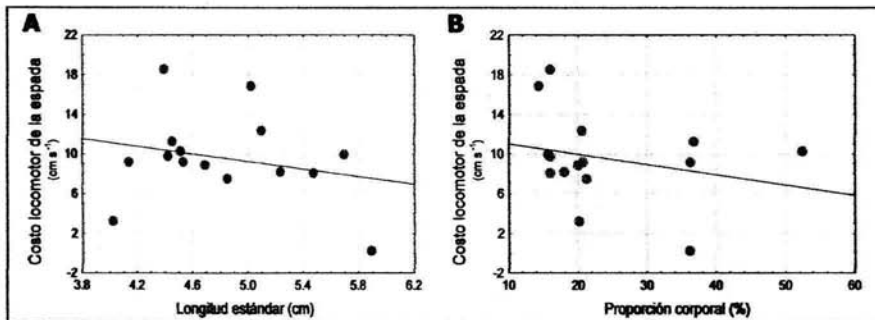


Fig. 11. Relación de la longitud estándar (A) y la proporción de la espada en el área corporal total (B) con los costos absolutos del nado en machos de *X. montezumae*.

Discusión y conclusiones

Los peces requieren realizar actividades básicas como obtener alimento, así como competir con organismos de su misma especie y con otras por recursos como el espacio. Muchas especies requieren llevar a cabo la búsqueda y el cortejo de una pareja reproductiva, así como dar persecución o escapar de sus depredadores potenciales. En estas actividades que son vitales para la adecuación de los organismos al medio, la locomoción tiene un papel fundamental. De esta manera podemos afirmar que el desempeño de nado en los peces es muy importante ya que la habilidad de los organismos para llevar a cabo estas actividades básicas depende de su capacidad locomotora (Plaut, 2001). La cuantificación de la velocidad crítica de nado (U_{crit}) ha sido propuesta por Plaut (2001) como el método más sencillo y confiable para estimar el desempeño de nado de los peces. Numerosos estudios han presentado relaciones significativas entre la U_{crit} y diferentes caracteres ecológicamente relevantes como el cortejo (Nicoletto y Kodric-Brown, 1999), conducta del nado (Boyd y Parsons, 1998), la capacidad metabólica (Tolley y Torres, 2002; Milligan *et al.*, 2000; Gallagher *et al.*, 2001; Garland y Else, 1987), entre otros. Muchos autores asumen que la velocidad crítica de nado puede influir fuertemente en la habilidad de un pez para obtener alimento, encontrar una pareja, así como evitar condiciones desfavorables (Kolok, 1999; Plaut, 2000; Plaut, 2001; Swanson *et al.*, 1998). De esta manera se sugiere que la velocidad crítica de nado es un indicador de la adecuación al medio, siendo que los organismos con mayor desempeño locomotor estarán mejor capacitados para presentar

entonces una mayor habilidad para realizar diferentes actividades básicas (Plaut, 2001). En este trabajo se estimó la relación de la espada con el desempeño de nado de *X. montezumae*, utilizando la velocidad crítica de nado como indicador de la capacidad de nado de los peces y para explicar la desventaja locomotora que confiere la espada.

En este trabajo, la velocidad crítica máxima relativa ($BL\ s^{-1}$, largos por segundo) disminuyó con la talla de los machos (Fig. 8). Ésto debido a que la U_{crit} expresada en términos relativos es una razón de la capacidad de nado en función del tamaño corporal, en la que los organismos más pequeños presentan una capacidad de nado más elevada debido a su menor longitud estándar. Estos resultados concuerdan con lo señalado en la literatura. Diversos trabajos en los que se estima una relación entre la velocidad crítica de nado y la talla de los peces señalan que el desempeño de nado se relaciona de manera negativa con la talla (longitud estándar), cuando los datos se expresan en unidades de velocidad relativa (ej. largos por segundo; Tolley y Torres, 2002). La relación que describe la disminución de la U_{crit} en función de la talla corporal para diferentes especies ha sido reportada por numerosos autores (Plaut, 2001; Nicoletto y Kodric-Brown, 1999; Young y Cech, 1996; Swanson *et al.*, 1998; Boyd y Parsons, 1998; Lowe, 1996 y Reidy *et al.*, 1995).

A partir de los análisis de regresión múltiple se observó que entre las medidas consideradas, la longitud estándar y el área corporal mostraron mayor relación con la U_{crit} relativa (Tabla 2 y 3). En el caso de *X. montezumae*, los peces más largos y

grandes tuvieron una menor capacidad relativa de nado que los de menor talla (Fig. 8). Estos resultados están de acuerdo con lo que se esperaba y son similares a los reportados por Tolley y Torres (2002), quienes señalaron que la velocidad crítica de nado decrece de manera isométrica en relación con el tamaño de los peces.

Se puede señalar que existe una relación entre el desempeño de nado de diferentes especies de peces en función de la talla corporal (Fig. 12). La velocidad crítica de nado de *X. montezumae* fue similar a la reportada por diversos autores para peces de ambiente (cuerpos lóticos) y longitud estándar similares a esta especie (5.3 ± 0.6 cm). Este es el caso del eperlano (*Hypomesus transpacificus*, LS= 4.4 cm; Swanson *et al.*, 1998), o el "shiner" dorado (*Notemigonus crysoleucas*, LS= 6.1 cm) que habita en aguas claras, tranquilas y poco profundas cercanas al río Mississippi (Boyd y Parsons, 1998).

En la figura 12 podemos observar que los peces "zebra" (*Danio rerio*, LS= 3.6) y "guppy" (*Poecilia reticulata*, LS= 1.75 cm) presentan una longitud estándar que se acerca a la del pez cola de espada de Montezuma y sin embargo, su velocidad crítica de nado (relativa) es por mucho mayor a la de esta especie. La longitud estándar del pez "zebra" es 2 cm menor que la media para *X. montezumae* (LS= 5.3 cm). Es posible que una diferencia de 2 cm sea suficiente para que la velocidad crítica relativa (U_{crit}) de estos organismos se dispare hacia los 15 BL s^{-1} . Sin embargo, la U_{crit} absoluta en esta

especie presentó un valor medio de 56 cm s^{-1} (Plaut, 2000), que refleja un desempeño locomotor muy alto para esta especie.

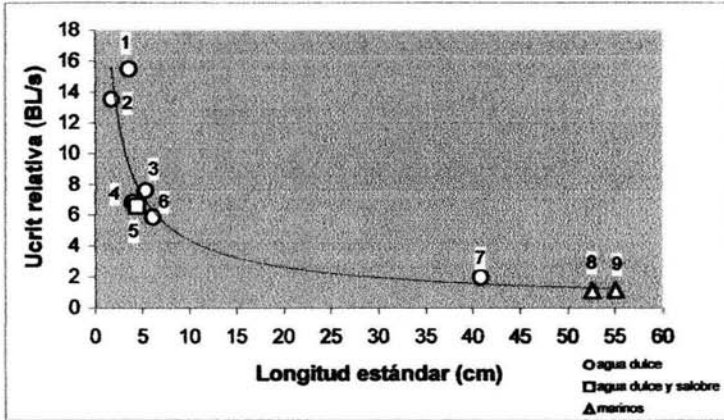


Fig. 12. Relación entre la U_{crit} expresada en BL s^{-1} (media) y la longitud estándar (media) de diferentes especies de peces de agua dulce (O), marinos (Δ) y aguas dulces y salobres (\square): 1. "Zebra" (*Danio rerio*; Plaut, 2001); 2. "Guppy" (*Poecilia reticulata*; Nicoletto y Kodric-Brown, 1999); 3. Cola de espada montezuma (*Xiphophorus montezumae*; este trabajo); 4. "Splittail" (*Pogonichthys macrolepidotus*; Young y Cech, 1996); 5. Eperlano delta (*Hypomesus transpacificus*; Swanson *et al.*, 1998); 6. "Shiner" dorado (*Notemigonus crysoleucas*; Boyd y Parsons, 1998); 7. Trucha arcoiris (*Oncorhynchus mykiss*; Kiceniuk y Jones, 1977); 8. Bacalao del Atlántico (*Gadus morhua*; Reidy *et al.*, 1995); 9. Tiburón martillo (*Sphyrna lewini*; Lowe, 1996)

De acuerdo a esta agrupación de especies y los valores registrados (por diversos autores) de la U_{crit} relativa en relación con la longitud estándar (revisados para este estudio), podríamos decir que las especies que presentan una talla corporal similar (longitud estándar) también presentan una capacidad de nado relativa semejante.

Las cuatro especies agrupadas cerca de *X. montezumae* son muy similares en longitud estándar y U_{crit} . Respecto a las otras tres especies, *N. crysoleucas* es la que presenta una longitud estándar mayor dentro de este grupo, siendo ésta la que presenta una capacidad relativa de nado menor en comparación con las demás (Fig. 13). Es decir, que de acuerdo con esta comparación, los organismos que presentan una longitud estándar de entre 4 y 5.3 cm tienen una capacidad de nado similar, mientras que la especie más grande (*N. crysoleucas*) presenta una U_{crit} relativa menor (Fig. 13).

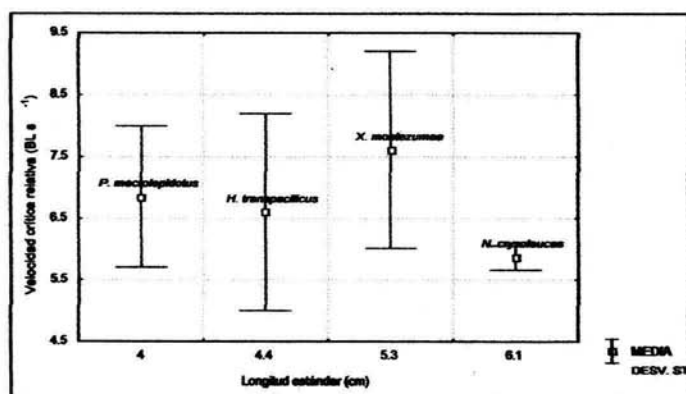


Fig. 13. Velocidad crítica de nado ($BL s^{-1}$) de 4 especies de peces dulceacuícolas de ambientes lóticos. "Splittail" (*Pogonichthys macrolepidotus*; Young y Cech, 1996), eperlano delta (*Hypomesus transpacificus*; Swanson et al., 1998), cola de espada montezuma (*X. montezumae*; este trabajo), "shiner" dorado (*Notemigonus crysoleucas*; Boyd y Parsons, 1998).

El análisis en este estudio estimó que la extensión de la espada no se relaciona de manera significativa con la velocidad crítica de nado (Tabla 1), de manera contraria a lo que se esperaba. Ésto puede explicarse en función de que la superficie corporal de los

organismos enfrenta en mayor proporción la fuerza de la corriente de agua. Es decir, a pesar de que la extensión de la espada correspondió entre el 28 y el 51% (más largo que el individuo) de la longitud corporal total y entre el 5 y el 37% del área total de los organismos, es posible que la proporción de la estructura no fuera lo suficientemente grande para detectar su efecto.

De esta manera y contrario a lo esperado, ninguna estimación de la dimensión de la espada presentó relación con la capacidad de nado de los organismos. Este ornamento, aunque es muy delgado y ligero, al presentar un área considerable y una longitud en ocasiones similar o mayor a la longitud estándar, se esperaba que podría estar relacionada de manera inversa con la capacidad de locomoción (U_{crit}). Es decir, a mayor dimensión de la espada, mayor sería el contacto con el agua y por lo tanto, la fuerza de arrastre generada por el ornamento se incrementaría. De esta manera de acuerdo a la hipótesis, la capacidad de nado del organismo portador se vería reducida. Sin embargo, no se observó relación entre la longitud o el área de la espada con la capacidad de nado, aun cuando los organismos presentaron dimensiones de la espada muy variables. Esto podría indicar que la espada, independientemente de su dimensión, no modifica la capacidad de nado de los machos de *X. montezumae* en un sistema contracorriente.

Sin embargo, existe una explicación alternativa basada en la posibilidad de que los machos tengan una capacidad de nado (metabólica) diferencial. Es decir, el efecto de una estructura mayor podría no ser evidente debido a que estos organismos presentan

mayor potencial de nado que los organismos con estructuras más pequeñas y viceversa, siendo el costo generado por la espada relativamente menor. Así, es importante considerar la posibilidad de que para los organismos con un mayor potencial de nado el costo marginal de portar un ornamento más desarrollado pudiera ser menor (Grafen, 1990; Kotiaho, 2000). En este trabajo el eliminar la espada permitió estimar la capacidad de nado innata de los individuos a través de la U_{crit} de cada uno con y sin espada.

Aunque en el experimento anterior no se observó relación entre la longitud de la espada y el desempeño de nado entre los diferentes machos, los resultados en este trabajo mostraron que en todos los individuos, el desempeño de nado se incrementó al eliminar la extensión de la espada. Es decir, al eliminar la extensión de la espada los machos de *X. montezumae* presentaron una velocidad crítica de nado mayor respecto al desempeño estimado con la estructura (Fig. 11). Esto es, la presencia de la espada representa un costo en el desempeño del nado de los machos portadores. Este hecho se observó en todos los machos utilizados en este experimento. Así, se puede concluir que el aumento en el desempeño de nado se atribuye a la eliminación de la estructura. Es decir, la presencia de la estructura representa una disminución en el desempeño de nado para cada individuo y esto podría implicar un efecto negativo en el desempeño locomotor general de los peces.

Este efecto negativo en el desempeño de nado se atribuye a la fuerza de arrastre que genera la espada. El arrastre está definido como la fuerza que se opone al movimiento del organismo ocasionada por las moléculas de agua. Esta fuerza depende del área superficial que está en contacto con el fluido, de la longitud, el área transversal del cuerpo sumergido y de la velocidad de la corriente del agua (Bone y Marshall, 1982). En este caso, al eliminar la extensión de la espada, la longitud y el área en contacto con el agua disminuyeron. Ésto disminuye el arrastre, incrementando así la velocidad crítica de nado de los organismos.

La hipótesis de este trabajo predecía que el costo debería de incrementarse con la dimensión de la estructura. Es decir, la U_{crit} de los machos debería aumentar de manera proporcional a la porción eliminada del ornamento. Sin embargo, no se observó una relación entre la longitud del ornamento eliminado y el costo en el desempeño de nado de estos organismos.

La baja relación entre la dimensión de la espada eliminada y el costo en el desempeño del nado podría explicarse con base en que la diferencia en el área de la espada entre los machos fuera demasiado pequeña para poder relacionar estas dos variables. Es decir, al tener los peces extensiones de espada de tamaño similar, la diferencia en los costos podría verse minimizada resultando la relación entre ambas no significativa. Sin embargo, la extensión de la espada varió entre 2.01 y 7.83 cm, lo que corresponde a 28 y 51% de la longitud corporal total (longitud estándar y longitud de espada) de los

machos, lo cual debería resultar importante en términos del arrastre generado por esta estructura. Por otro lado, de acuerdo a la ecuación planteada por Gutiérrez (datos no publicados) para el cálculo de la fuerza de arrastre estimado de manera experimental para un macho ($LS= 4.85$ cm y $EE= 4.14$ cm), al eliminar la extensión de la espada disminuye el arrastre en aproximadamente 3.5% en machos adultos de *X. montezumae*. De la misma manera, si la espada de un individuo de LT promedio (10 cm) disminuyera en un 50%, la fuerza de arrastre que ésta genera disminuiría poco más del 1% del arrastre total del cuerpo del pez (considerando la espada). Estas cifras no presentan una diferencia importante en números reales y esta podría ser la causa por la que no se encontró una correlación significativa entre el desempeño de nado y la longitud de la espada. Sin embargo el aumento de aproximadamente 3.5% en la fuerza de arrastre del cuerpo de un pez al desarrollar una espada pudiera resultar importante en términos de desempeño locomotor de los organismos.

Otra posible explicación se puede fundamentar en que otros factores influyeran sobre la capacidad de nado de los machos, incluyendo diferencias en la capacidad metabólica o de nado de los individuos. La literatura señala que pueden existir diferencias entre la capacidad metabólica y el desempeño locomotor de los individuos de una misma población (Bennett, 1987; Garland y Else, 1987). De esta manera, el costo de portar una extensión de espada similar podría resultar diferente para individuos con mayor o menor capacidad de nado.

La teoría de las desventajas propone que la selección sexual de las hembras por ciertos ornamentos se puede fundamentar en los costos que éstos generan al portador, siendo los portadores de mayores ornamentos los que presentan una mayor calidad o capacidad (Zahavi, 1975; Iwasa y Pomiankowski, 1999). La calidad del individuo puede evaluarse en términos de su supervivencia o capacidad en el despliegue de cierta actividad (como el cortejo, la competencia entre machos, la capacidad de nado, etc.) a pesar de portar ornamentos con mayores costos respecto a otros peces (Kotiaho, 2000). Es decir, si a pesar de portar una espada más larga el individuo es capaz de sobrevivir o desplegar ciertas conductas, esto indica que presenta mayor capacidad o calidad. En particular, se ha demostrado que la presencia de la espada en machos de *X. montezumae* representa un costo metabólico para los portadores durante las actividades de nado espontáneo y cortejo (Basolo y Alcaraz, 2003). Ni los datos obtenidos de este estudio ni los publicados anteriormente permiten concluir si los machos con espadas más grandes tienen mayor calidad o son metabólicamente más capaces.

En este trabajo se estimó que la presencia de la espada genera un costo en términos de la capacidad de nado de los machos portadores del ornamento. Esto demuestra que la presencia de esta estructura reduce el desempeño locomotor y por lo tanto puede reducir también la capacidad para realizar ciertas actividades básicas en las que esté implicado el nado. Así la presencia de la espada genera desventajas en términos de la adecuación de los organismos al medio, en el sentido de que afecta ciertas actividades básicas que implican a la locomoción como un factor clave para el desempeño general

del individuo. En este estudio se muestra un caso en donde un carácter sexual seleccionado tiene un costo en términos de adecuación. Es decir, este caso muestra que la selección sexual y la Selección Natural siguen direcciones opuestas. Mientras que la selección sexual tiende a favorecer el incremento de la dimensión de la espada, dada la preferencia de las hembras por una estructura mayor (Basolo, 1996), la Selección Natural favorecería la reducción o la eliminación de la estructura debido a sus costos en el desempeño de nado y por lo tanto en la adecuación de los organismos al medio.

Bibliografía

ALVAREZ J. 1950. Claves para la determinación de especies en los peces de las aguas continentales mexicanas. Secretaría de Marina. Dirección General de Pesca e Industrias Conexas. México.

BASOLO, L. A. 1990a. Female preference for male sword length in the green swordtail *Xiphophorus helleri* (Pisces, Poeciliidae). Anim. Behav. 40: 332-338.

BASOLO, L. A. 1990b. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. Science. 250: 808-810.

BASOLO, L. A. 1996. The phylogenetic distribution of a female preference. Syst. Biol. 45 (3): 290-307.

BASOLO, L. A. 1998. Shift in investment between sexually selected traits: tarnishing of the silver spoon. Anim. Behav. 55: 665-671.

BASOLO, L. A. y G. ALCARAZ. 2003. The turn of the sword: length increases the cost of courtship in swordtails. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 270: 1631-1636.

BENNETT, A. F. 1987. Interindividual variability: an underutilized resource. Pp. 147-166. *En* New Directions in Ecological Physiology. Eds. Feder, E. M., Bennett, F. A., Burggren, W. W. e Huey, B. R. Cambridge University Press.

BONE, Q. y N. B. MARSHALL. 1982. Biology of fishes. Swimming. Pp. 46 – 60. Blackie & Son Limited. Nueva York.

BOYD, G. L. y G. R. PARSONS. 1998. Swimming performance and behavior of golden shiner, *Notemigonus crysoleucas*, while schooling. 2: 467-471.

CANDOLIN, U. 1999. The relationship between signal quality and physical condition: is sexual signaling honest in the three – spined stickleback?. Animal Behavior. 58: 1261 – 1267.

ENDLER, J. A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. Evolution. 34: 76-91.

ENDLER, J. A. 1984. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. Environmental Biology of Fishes. 9: 137-90.

- ESPINOZA, H. P. et al.** 1993. Listados faunísticos de México III. Los peces dulceacuicolas mexicanos. Depto. de Zoología, I. B. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- GALLAUGHER, P. E., H. THORARENSEN, A. KIESSLING y A. P. FARRELL.** 2001. Effects of high intensity exercise training on cardiovascular function, oxygen uptake, internal oxygen transport and osmotic balance in chinook salmon (*Onchorhynchus tshawytscha*) during critical speed swimming. J. Exp. Biol. 204: 2861-2872.
- GARLAND, T. Jr. y P. L. ELSE.** 1987. Seasonal, sexual and individual variation in endurance and activity metabolism in lizards. Am. Physiol. Soc. R439-R449.
- GORDON, M.** 1943. Genetic studies of speciation in the swordtail-platyfish group and of the experimentally produced hybrids. Trans. N.Y. Acad. Sci. II. 5: 63-71.
- GORDON, M.** 1948. Effects of five primary genes on the site of melanoma in fishes and the influence of two color genes on their pigmentation. En *The Biology of Melanomas*. Spec. Publ. N. Y. Acad. Sci. 4: 216-268.
- GRAFEN, A.** 1990. Biological signals as handicaps. J. Theor. Biol. 144: 517-546.
- HAAS, V.** 1993. *Xiphophorus* phylogeny, reviewed on the basis of the courtship behavior. En *Trends in ichthyology* (J. H. Schroeder, J. Bauer y M. Schartl, eds.). Blackwell, Londres. 279-288.
- IWASA, Y. y A. POMIANKOWSKI.** 1999. Good parent and good genes models of handicap evolution. J. Theor. Biol. 1: 97-109.
- LOWE, C. G.** 1996. Kinematics and critical swimming speed of juvenile scalloped hammerhead sharks. J. Exp. Biol. 199: 2605-2610.
- KICENIUK, J. W. Y D. R. JONES.** 1977. The oxygen transport system in trout (*Salmo gairdneri*) during sustained exercise. J. Exp. Biol. 69: 247-260.
- KOTIAHO, S. J.** 2000. Testing the assumptions of conditional handicap theory: costs and condition dependence of a sexual selected trait. Behavioral Ecol. Sociobiology. 48: 188 - 194.
- KOLOK, A. S.** 1999. Interindividual variation in the prolonged locomotor performance of ectothermic vertebrates: a comparison of fish and herpetofaunal methodologies and a brief review of the recent fish literature. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56, no. 4: 700-710.
- MEFFE, G. y F. F. SNELSON,** 1989. Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae). Prentice Hall. Englewoods Cliffs. Nueva Jersey.

- MEYER, A., J. MORRISSEY y M. SCHARTL.** 1994. Molecular phylogeny of fishes of the genus *Xiphophorus* suggests repeated evolution of a sexually selected trait. *Nature*. 368: 539-542.
- MILLIGAN, C. L., G. B. HOOKE y C. JOHNSON.** 2000. Sustained swimming at low velocity following a bout of exhaustive exercise enhances metabolic recovery in rainbow trout. *J. Exp. Biol.* 203: 921-926.
- NELSON, J. S.** 1994. Fishes of the world. 3ª edición. John Wiley & Sons. Nueva York.
- NICOLETTO, P. F. y A. KODRIC-BROWN.** 1999. The relationship among swimming performance, courtship behavior, and carotenoid pigmentation of guppies in four rivers of Trinidad. *Environ. Biol. Fishes.* 55 (3): 227-235.
- PARENTI, L. R. y M. RAUCHENBERGER.** 1989. Systematic overview of the poeciliinae. *En Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae).* Eds. C. K. Meffe y F. F. Snelson. Pp.1-12. Prentice Hall. New Jersey, E. U. A.
- PIÑA, V. Ma. H.** 1985. Efecto del tratamiento de nucleótidos cíclicos y factores liberadores de gonadotrofinas sobre la maduración gonadal del pez *Xiphophorus helleri* (Heckel, 1848). Tesis licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M.
- PLAUT, I.** 2000. Effects of fin size on swimming performance, swimming behavior and routine activity of zebrafish *Danio rerio*. *J. Exp. Biol.* 203: 813-820.
- PLAUT, I.** 2001. Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comp. Biochem. Phys. Parte A.* 113: 41-50.
- RAUCHENBERGER, M., K. D. KALLMAN y D. C. MORIZOT.** 1990. Monophyly and geography of the Panuco Basin swordtails (genus *Xiphophorus*) with descriptions of four new species. *Am. Mus. Novit.* 2974: 1-41.
- REIDY, S. P., J. A. NELSON, Y. TANG y S. R. KERR.** 1995. Post - exercise metabolic rate in Atlantic cod and its dependence upon the method of exhaustion. *Journal of Fish Biology.* 47: 377 - 386.
- ROSEN, D. E. y E. O. BAILEY.** 1963. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography and systematics. *Bull. American. Museum. of Natural. History.* 126 (1): 1-176.
- ROSEN, D. E.** 1979. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: Revisionary studies and comparative geography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 162: 267-376.

SETLOW, B. R. 2001. Human cancer: etiologic agents/dose responses/DNA repair/cellular and animal models. Mutation Research. 477: 1-6.

SLATER, P. J. B. y T. R. HALLIDAY. 1994. Behaviour and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge.

SWANSON, C., P. S. YOUNG y J. J. CECH. 1998. Swimming performance of delta smelt: maximum performance and behavioral and kinematic limitations on swimming at submaximal velocities. J. Exp. Biol. 201: 333-345.

TOLLEY, S. G. y J. J. TORRES. 2002. Energetics of swimming in juvenile salmon snook, *Centropomus undecimalis*. Environ. Biol. Fishes. 63: 427-433.

WEBB, P. 1984. Form and function of fish swimming. Sci. Am. 251: 58-68.

WELLBROCK, C., GÓMEZ, A. y SCHARTL, M. 2002. Melanoma development and pigment cell transformation in *Xiphophorus*. Microscopy Research Techniques. 58: 456-63.

YOUNG, P. S. y J. J. CECH. 1996. Environmental tolerances and requirements of splittail. Trans. Am. Fish. Soc. 125: 664-678.

ZHAVI, A. 1975. Mate selection- a selection for a handicap. J. Theor. Biol. 53: 205-214.