

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLOGICAS

Instituto de Ecologia

“SELECCION SEXUAL Y AISLAMIENTO
REPRODUCTIVO EN PECES DE LA FAMILIA
GOODEIDAE”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO
DE DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

CESAR ALBERTO GONZALEZ ZUART

DIRECTOR DE TESIS:
DR. CONSTANTINO MACIAS GARCIA

MEXICO, D.F.

FEBRERO, 2008



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

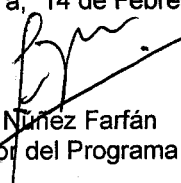
Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de Noviembre de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **CÉSAR ALBERTO GONZÁLEZ ZUARTH** con número de cuenta **85525667** con la tesis titulada: "**Selección Sexual y Aislamiento Reproductivo en Peces de la Familia Goodeidae**", realizada bajo la dirección del **DR. CONSTANTINO DE JESÚS MACÍAS GARCÍA:**

Presidente:	DR. LUIS ENRIQUE EGUIARTE FRUNS
Vocal:	DR. GUILLERMO SALGADO MALDONADO
Vocal:	DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER
Vocal:	DR. OSCAR RÍOS CÁRDENAS
Secretario:	DR. CARLOS RAFAEL CORDERO MACEDO

De acuerdo con lo anterior, el alumno se apegó a lo establecido en el Artículo 31 del Reglamento General de Estudios de Posgrado (29 septiembre de 2006).

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 14 de Febrero de 2008.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

Agradecimientos especiales

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por haberme concedido la oportunidad de cursar mis estudios de posgrado en un programa de mucho prestigio.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) le agradezco de manera especial por haberme otorgado la beca que me permitió cursar mis estudios sin ninguna presión económica.

Agradezco al Dr. Juan Nuñez Farfán y al Dr. Carlos Cordero, miembros de mi comité tutorial por su infinita paciencia durante los exámenes tutorales y por sus valiosos comentarios que enriquecieron de manera notable el contenido de esta tesis.

Al Dr. Constantino Macías García quien financió en su totalidad el desarrollo de esta tesis por medio de su presupuesto operativo.

A mi madre, la primera naturalista que conocí en mi vida



Agradecimientos

Al Dr. Constantino Macías Garcia por haber aceptado dirigir la tesis, por sus valiosos comentarios y sugerencias a través del largo y tortuoso camino hacia la obtención del doctorado, y principalmente por ser mi amigo.

Al Dr. Luís Eguiarte, Dr. Carlos Cordero, Dr. Enrique Martínez, Dr. Oscar Ríos y al Dr. Guillermo Salgado, miembros de mi comité de sinodales por sus comentarios que mejoraron de manera considerable la calidad de la tesis, pero sobre todo por haber hecho posible que pudiera presentar mi examen dentro del plazo fijado por el Posgrado.

A Adriana Vallarino por su valiosa ayuda en el registro de conducta y posterior análisis llevado a cabo en el capítulo de variación geográfica del cortejo y por la revisión minuciosa de todos los manuscritos que conforman esta tesis. Le agradezco también por haberme develado el misterio de ¿Qué es el tiempo? ¿Cuánto tiempo tarda realmente en transcurrir un minuto? Pero sobre todo por mostrarme que cualquier espacio donde ella habite, es el mejor lugar para vivir.

A Edgar Ávila por su participación en la colecta de los peces, su colaboración en el proceso de fotografiar a los peces para los análisis del capítulo de variación morfológica y su ayuda en el mantenimiento cotidiano de los acuarios. A Emilio Tobón por su ayuda en la colecta de peces.

A mis compañeros de laboratorio Larisa Lee, Alejandro Ríos, Miriam Calderón, Verónica Solares, Omar Arellano (sin olvidar a mi nueva sobrina: Sofía), Jimena Nieto, Alejandro González, Claudia Valderrábano, Alejandro

Moyaho, Miguel Serrano, Tanya Chavez, Cinthya Lira por hacer del laboratorio el mejor lugar para desarrollar una tesis.

A Cristina Rodríguez por ser mi guía durante mi tránsito por el intrincado camino de los trámites administrativos de la UNAM.

A los miembros del grupo de lunáticos por las estimulantes discusiones que han provocado no solamente que mantenga mi entusiasmo por la ciencia, sino también por las ideas frescas que aportaron a mis escritos.

A mi nueva familia Adriana y Daniela, por la amistad que me han brindado durante la etapa final de la tesis.

A mi sobrino y ahijado Carlos Alejandro, con la esperanza de que este trabajo le motive, en un futuro cercano, a involucrarse en el estudio de las ciencias biológica.

Muchas gracias a mis hermanos Faviola y Juan Carlos por todo el entusiasmo mostrado a lo largo del desarrollo de este trabajo, entusiasmo que contribuyó de manera significativa a convencerme de que realmente valía la pena finalizar este proyecto.

El mayor agradecimiento de todos a mis papás por el respaldo y apoyo incondicional que recibido, no solo durante el desarrollo de esta tesis, si no a lo largo de toda mi vida.

Por último, un agradecimiento especial a un angelito que me robó el corazón desde el día en que nació.....Fátima, no pierdo la esperanza de recuperar algún día nuestras tardes de juegos.

Índice

Agradecimientos especiales	ii
Agradecimientos	iii
Resumen General	vi
Abstract	ix
Lista de Tablas	xiii
Lista de Figuras	xiv
Capítulo I	1
Introducción General	
Capítulo II	7
Marco teórico respecto a la hipótesis de la selección sexual como promotora de diversidad.	
Barreras reproductivas	9
Selección sexual	10
Selección sexual y alopatría	12
Selección sexual y simpatría	13
Selección sexual y medio ambiente	14
Selección sexual y reforzamiento	16
Selección sexual y aprendizaje	18
Selección sexual y plasticidad	21
Variación geográfica de la conducta	24
Referencias	26
Capítulo III	42
Variación morfológica en poblaciones alopátricas del pez <i>Girardinichthys multiradiatus</i> : una consecuencia de la selección sexual.	
César González Zuarth y Constantino Macías García	
Resumen	42

Introducción	42
Métodos	46
Resultados	47
Discusión	52
Referencias	55
Capítulo IV	61
Phenotypic differentiation and pre-mating isolation between allopatric populations of <i>Girardinichthys multiradiatus</i> .	
César González Zuarth y Constantino Macías García	
Resumen	61
Introducción	61
Métodos	61
Resultados	63
Discusión	64
Referencias	66
Capítulo V	68
Courtship plasticity promotes the evolution of dialects in allopatric fish populations	
César González Zuarth, Adriana Vallarino y Constantino Macías García	
Referencias	72
Capítulo VI	77
Discusión General	
Referencias	81

Lista de tablas

CAPITULO III

Tabla 1 Morfometría de los peces de las cinco poblaciones (promedio \pm desviación estándar). 46

Tabla 2 Dimorfismo sexual entre las poblaciones de *G. multiradiatus*. 47

CAPITULO IV

Tabla 1 A discriminant analysis based on the tendency to perform dynamic display behaviours. (Análisis de discriminantes basados en la tendencia de presentar despliegues dinámicos). 66

Tabla 2 Females' response to homogametic and heterogametic males' courtship. (Respuesta de las hembras al cortejo de machos heterogaméticos y homogaméticos). 66

Tabla 3 Modification of the males' courtship pattern exposed to heterogametic females. (Cambios en el patrón de cortejo de los machos expuestos a hembras heterogaméticas). 67

Lista de Figuras

CAPITULO III

Figura 3.1	Atributos morfológicos analizados en las poblaciones de <i>G. multiradiatus</i> .	45
Figura 3.2	Variación morfológica en el área del cuerpo en ambos sexos (promedio \pm error estándar).	48
Figura 3.3	Variación morfológica en el área de las aletas en ambos sexos (promedio \pm error estándar).	48
Figura 3.4	Divergencia interpoblacional de los atributos asociados al CP-1 y CP-2 en los machos de <i>G. multiradiatus</i> (promedio \pm error estándar).	49
Figura 3.5	Divergencia interpoblacional de los atributos asociados al CP-1 y CP-2 en las hembras de <i>G. multiradiatus</i> (promedio \pm error estándar).	50

CAPITULO V

Figura 1a	Hydrographic map of central Mexico showing the distribution of <i>Girardinichthys multiradiatus</i> . (Mapa hidrográfico del altiplano central mexicano mostrando la distribución de <i>G. multiradiatus</i>)	70
Figura 1b	Morphological traits measurements for the study of variation. (Caracteres morfológicos utilizados para el estudio de la variación).	70
Figura 2a	Sexual dimorphism in body shape. (Dimorfismo sexual en la morfología).	72
Figura 2b	Principal component analysis estimating sexual dimorphism. (Análisis de componentes principales estimando dimorfismo sexual)	72
Figura 2c	Population divergente in non-sexually selected traits. (Divergencia poblacional en caracteres no seleccionados sexualmente).	72
Figura 3a	Population variance of the behaviour associated to the principal	72

	component 1. (Varianza poblacional de los caracteres conductuales asociados al componente principal 1).	
Figura 3b	Population variance of the behaviour associated to the principal component 2. (Varianza poblacional de los caracteres conductuales asociados al componente principal 2).	72
Figura 4a	Females preference for males from their own population when compared to males from other populations. (Comparación de la preferencia de las hembras ante machos de su misma población, comparado con machos de otras poblaciones).	73
Figura 4b	Measure of the intensity of pre-mating isolation. (Medida de la intensidad del aislamiento precópula).	73

Resumen General

El objetivo de este trabajo fue analizar la variación morfológica, conductual y de la preferencia de las hembras en poblaciones alopátricas del pez amarillo *Girardinichthys multiradiatus* (Goodeidae) e interpretar los resultados a la luz de la hipótesis respecto a la selección sexual como promotora de diversidad.

Los atributos morfológicos suelen ser blanco de la selección sexual, y trabajos previos han demostrado, en *G. multiradiatus*, la preferencia de las hembras por atributos morfológicos de los machos. En consecuencia, si la selección sexual está promoviendo la divergencia de estas poblaciones, se esperaría encontrar variación morfológica en esta especie en algunos de estos atributos. Los análisis morfológicos de las 5 especies muestran que existe un dimorfismo sexual (Porvenir: $F_{12,38}=31.28$, $p<0.001$; Salazar: $F_{12,21}=6.98$, $p<0.001$; Santiago: $F_{12,39}=14.85$, $p<0.001$; San Juanico: $F_{12,22}=8.11$, $p<0.001$; Zempoala: $F_{12,12}=15.62$, $p<0.001$). Dada la ausencia de una separación de nichos, consideramos estos resultados como evidencia de la acción de la selección sexual. Los análisis de componentes principales revelaron una mayor variación entre las poblaciones con respecto a los caracteres sexualmente seleccionados que aquellos caracteres no asociados a la elección de pareja, y los análisis de varianza confirmaron los resultados ($F_{4,156}=4.56$, $p=0.002$), siendo las variables más importantes, los caracteres asociados a las aletas, las cuales variaron geográficamente entre los machos ($F_{12,156}=4.42$, $p<0.001$) pero no entre las hembras ($F_{12,156}=1.385$, $p=0.149$). Por último encontramos que la morfología de los machos se encuentra evolucionando a una tasa más rápida que las hembras en los caracteres seleccionados sexualmente ($r=0.59$, Mantel test, $p=0.007$), mientras que ambos sexos están evolucionando a la misma velocidad en los atributos no asociados a la elección de pareja ($r=0.96$, Mantel test, $p=0.014$).

Se ha demostrado que durante el cortejo los machos emiten una serie de señales donde exhiben los atributos preferidos por las hembras. Los resultados de los análisis de discriminantes muestran que el patrón de cortejo

es diferente entre las poblaciones de *G. multiradiatus* al clasificar correctamente al 40.7% de los machos en sus poblaciones de origen ($F_{10,40}=2.708$, $p < 0.0001$). Las hembras respondieron de manera diferencial a los despliegues de sus propios machos y a los despliegues de los machos de otras poblaciones. Ello ocasionó que los machos trataran de ajustar su patrón de cortejo de acuerdo a la hembra que cortejaban pero sin conseguirlo. Ello sugiere que una falla en la comunicación durante el cortejo origina aislamiento reproductivo por lo tanto, la conducta también es influida por la selección sexual.

Una consecuencia de la acción de la selección sexual es la aparición de aislamiento precigótico. Las hembras de todas las poblaciones prefirieron a los machos de su propia población ($\bar{x}=235.3 \pm 22.5$ s, $n=20$) sobre los demás ($\bar{x}=140.8 \pm 33.3$ s) y se aparearon con ellos ($\chi^2=33.2$, g.l.=1, $p < 0.0001$).

Las hembras que fueron confinadas con machos de su propia población tendieron a quedar preñadas con mayor frecuencia que aquellas que fueron confinadas con machos de otras poblaciones ($\chi^2=8.23$, g.l.=1, $p=0.002$). La fecundidad no varió de manera significativa entre las cruzas homogámicas y heterogámicas ($t=0.5$, g.l.=6, $p=0.63$)

Los resultados encontrados nos permiten concluir que la selección sexual está jugando un papel preponderante en la divergencia de las poblaciones de *G. multiradiatus*.

Abstract

The purpose of this work was to analyse morphological, behavioural and sexual preference variation in allopatric populations of the Amarillo fish *Girardinichthys multiradiatus* (Goodeidae) and to interpret these results according to the sexual selection as a diversity promoter.

Morphological characters are usually sexually selected. Previous works have shown in *G. multiradiatus* females' preference for males' morphological characters. As a consequence, if sexual selection is promoting population's divergence of this species, one would expect to find morphological variation of some of these characters. Morphological analyses carried out in five populations studied show that there is a sexual dimorphism (Porvenir: $F_{12,38}=31.28$, $p<0.001$; Salazar: $F_{12,21}=6.98$, $p<0.001$; Santiago: $F_{12,39}=14.85$, $p<0.001$; San Juanico: $F_{12,22}=8.11$, $p<0.001$; Zempoala: $F_{12,12}=15.62$, $p<0.001$). Due to the absence of niche separation of the sexes, these results are evidence of the action of sexual selection. Principal component analyses showed a higher variation between populations in characteristics selected by sexual selection than those not associated with partner election and variance analyses confirmed these results ($F_{4,156}=4.56$, $p=0.002$). The main variables from these analyses were those associated with the fin's size. Fins' size varied geographically between males ($F_{12,156}=4.42$, $p<0.001$) but not in females ($F_{12,156}=1.385$, $p=0.149$). Lastly, we found that males' morphology is evolving at a faster rate than females' sexually selected characters ($r=0.59$, Mantel test, $p=0.007$) while characters not associated to mate's selection are evolving at the same rate in males and females ($r=0.96$, Mantel test, $p=0.014$).

During courtship males make a series of signs where they show female's favourite morphological characteristics. Results from discriminant analyses show that courtship pattern differs between the different populations of *G. multiradiatus*. This test classified 40.7% of the males on their origin populations ($F_{10,40}=2.708$, $p<0.0001$). Moreover, females responded

differentially to the courtship of the males from their own population and to that from different population males. This in consequence, provoked that males tried to adjust their courtship pattern according to the female's population but they did not succeed. This fail suggest that a fault in the communication during courtship could origin reproductive isolation and behaviour could be influenced as well by sexual selection.

A consequence of sexual selection is the pre-cigotic isolation. Females from all the populations preferred males from their own population ($\bar{x}=235.3\pm 22.5$ s, $n=20$) than males from any other population ($\bar{x}=140.8\pm 33.3$ s) and they prefer to copulate with males from their own population ($\chi^2=33.2$, g.l.=1, $p<0.0001$).

Females that were isolated with males from the same population were pregnant in a higher frequency than those that were isolated with males from a different population ($\chi^2=8.23$, g.l.=1, $p=0.002$). Fecundity did not vary significant between homogametic and heterogametic crosses ($t=0.5$, g.l.=6, $p=0.63$).

All these results allow us to conclude that sexual selection is in fact playing a very important role in the divergence of the populations of *Girardinichthys multiradiatus*.



Capítulo I

Introducción General

Resumen

En el capítulo presente planteamos la necesidad de diseñar una investigación sobre la hipótesis sobre la selección sexual como un mecanismo para promover aislamiento reproductivo y por ende nuevas especies. A lo largo de este, damos una pequeña introducción del porque de la existencia de cada capítulo. Así como el orden en que el trabajo es presentado.

La selección sexual puede promover la evolución de caracteres sexuales asociados a la adquisición de pareja (Darwin 1871, Turelli et al. 2001, Ritchie 2007). Debido a que comúnmente estos caracteres están asociados al sistema de reconocimiento específico de pareja, se ha propuesto que la selección sexual puede ocasionar la divergencia de este sistema y con ello originar nuevas especies (Ptacek 2000). La selección sexual puede promover la aparición de nuevas especies, aunque la evidencia que apoya esta hipótesis continua siendo limitada. Panhuis et. al. (2001) han propuesto que se deben cumplir ciertos requisitos para afirmar que las poblaciones de una especie están divergiendo por selección sexual. Deben existir diferencias en los caracteres sexualmente seleccionados (tanto morfológicos como conductuales) de los machos entre las diferentes poblaciones y una correspondencia de la preferencia de las hembras a la variación de los machos; en caso de que las poblaciones vuelvan a entrar en contacto, éstas se mantendrán separadas por medio del aislamiento precigótico; si individuos de las diferentes poblaciones llegan a aparearse, existirá poca o ninguna reducción en la viabilidad de los híbridos. A lo largo de esta tesis estudié si entre poblaciones alopátricas del pez amarillo *Girardinichthys multiradiatus* se cumplen estos supuestos que permitan sugerir que efectivamente la selección sexual está jugando un papel relevante en la divergencia de estas poblaciones.



Girardinichthys multiradiatus

El pez amarillo (*Girardinichthys multiradiatus*), es originario de la cuenca del río Lerma y de algunas localidades aledañas. Dado que la región ha pasado por muchos eventos de actividad tectónica, el hábitat de esta especie se ha visto fragmentado, originando poblaciones aisladas entre sí que han evolucionado de manera independiente en alopatría. Existe evidencia de que la selección sexual está actuando sobre esta especie: se ha demostrado que las hembras usan el tamaño de las aletas mediales en la elección de pareja y como consecuencia, estas aletas presentan un gran desarrollo comparadas con las de las hembras haciéndolos más vulnerables a los depredadores (Macias Garcia *et al.*1994; Macias Garcia *et al.*1998). A diferencia de los poecilidos, los machos de *G. multiradiatus* carecen de un verdadero órgano intromitente, por lo que les resulta imposible fertilizar a las hembras sin la cooperación de éstas (Macías Garcia y Saborio 2004). Por último se ha demostrado que estos peces están sujetos a una intensa depredación (Macías Garcia *et al.* 1998) y que en una especie de la misma familia (*Xenotoca variata*), el criterio de elección de pareja puede estar siendo modificado por el medio ambiente y por la depredación (Moyaho 2002, Moyaho *et al.* 2004). Todos estos factores sugieren que se trata de un modelo adecuado para indagar la relación entre la selección sexual y la divergencia entre las poblaciones.

Marco teórico de la hipótesis de selección sexual y especiación.

¿Son las especies entidades reales? ¿Cómo se originan las especies? El criterio para definir que es una especie y el mecanismo por el cual se origina la diversidad biológica continúan siendo motivo de un intenso debate. La complejidad que rige los procesos evolutivos en la naturaleza sugiere que son diversos factores, actuando por si solos o en conjunto, los que intervienen en la creación de nuevos linajes evolutivos. En el capítulo número 2 reseño las principales hipótesis que se han propuesto para explicar el origen de la



diversidad biológica que existe en nuestro planeta a través de la selección sexual y cómo otras fuerzas selectivas pueden potencializar su efecto.

Variación morfológica. La morfología es un factor importante en el estudio de la evolución de los individuos porque sus distintos componentes influyen de manera directa sobre la adecuación de dichos individuos. Así, el tamaño corporal, el tamaño de las aletas, la altura, etc., son con frecuencia blanco tanto de la selección natural como de la selección sexual. Dado que las condiciones del medio ambiente y las preferencias de las hembras suelen variar entre poblaciones, la acción de cada una de estas fuerzas, o una combinación de ambas, es capaz de crear variación morfológica entre poblaciones alopátricas. Por esa razón investigamos en el capítulo número 3 y con la ayuda de imágenes digitales, si existe variación en la morfología en ambos sexos de *G. multiradiatus* y si era posible conocer cuál de las dos fuerzas es la principal causa de la generación de dicha variación.

Variación del cortejo. Durante una fase previa al apareamiento se establece una comunicación entre la pareja, donde los machos emiten señales y las hembras interpretan, evalúan y responden en consecuencia. Algunas condiciones del medio ambiente como la turbiedad del agua y la presencia de distintos tipos de depredadores o variaciones aleatorias, pueden promover en alopatria diferencias en el “lenguaje” utilizado durante el cortejo. De existir estos “dialectos” locales, aunado con el hecho de que en *G. multiradiatus* las hembras son quienes deciden con cuál macho aparearse, individuos provenientes de poblaciones alopátricas quedarían aislados reproductivamente. Es por ello que investigamos, analizando la conducta sexual de machos y de hembras en encuentros tanto homogaméticos como heterogaméticos, si existe variación entre las poblaciones en los patrones de cortejo de los machos y si esta variación esta asociada a la respuesta de las hembras ante tales despliegues.



Aislamiento reproductivo. Se ha propuesto que la variación geográfica en la conducta sexual puede ser el primer paso en la aparición de nuevas especies. Sin embargo, la simple variación no es suficiente, se debe demostrar que existe una coevolución entre la preferencia de las hembras y el cortejo de los machos. De acuerdo con ello analizamos la variación tanto del cortejo como de la morfología y, mediante pruebas de elección de pareja, buscamos conocer si existe aislamiento precigótico entre los individuos de las distintas poblaciones. Uno de los debates que aún persiste en el tema del origen de las especies se refiere a si en alopatria el aislamiento precigótico aparece antes, después o al mismo tiempo que el aislamiento postcigótico (Coyne y Orr 1989), por lo que también buscamos conocer si existe evidencia de la aparición de algún tipo de aislamiento postcigótico, como pueden ser la viabilidad y fertilidad de los críos.

Plan General de la Tesis

Uno de los temas que más polémica ha causado en la biología evolutiva es el origen de las especies. Una de las hipótesis para explicar el origen de la diversidad que más ha despertado el interés, propone que la selección sexual es capaz de generar variación en los caracteres sexuales secundarios y generar aislamiento reproductivo a través de la preferencia de las hembras. No obstante a pesar de los múltiples trabajos teóricos que demuestran lo plausible esta hipótesis, existen pocos ejemplos empíricos que demuestren que la selección sexual es la responsable de la aparición de aislamiento reproductivo entre poblaciones alopátricas. Para evaluar esta hipótesis elegí a *Girardinichthys multiradiatus* (Goodeidae), una especie oriunda del altiplano mexicano se consideró adecuada para un estudio sobre el tema por ser una especie con un acentuado dimorfismo sexual, presentar un elaborado cortejo, capacidad de las hembras para elegir con quien aparearse y contar con varias poblaciones alopátricas.

En el capítulo 2 hicimos una revisión de la literatura sobre los mecanismos por los cuales la selección sexual puede promover aislamiento



reproductivo y por ende originar nuevas especies. Se analizan factores como el medio ambiente, la plasticidad, el aprendizaje y el reforzamiento son analizados con detalle.

Mediante imágenes de peces de diferentes poblaciones en el capítulo 3 analizamos la morfología de estos peces y establecimos que existe un marcado dimorfismo sexual en las cinco poblaciones de esta especie que estudiamos y que la variación morfológica se encuentra principalmente en los atributos seleccionados sexualmente.

En el capítulo 4 demostramos que existe variación geográfica en el patrón de despliegues empleado por los machos durante el cortejo, y que sus patrones de despliegues se modifican como consecuencia de la variación de la respuesta de las hembras ante los despliegues de los machos de las distintas poblaciones. Con base en estos resultados proponemos que existe plasticidad en el cortejo dentro de esta especie y que dicha plasticidad puede estar generando aislamiento reproductivo.

En el capítulo 5 establecimos que la variación encontrada esta asociada a un nivel casi completo de aislamiento reproductivo precigótico (preferencia de las hembras por los machos de sus propias poblaciones), pero no postcigótico (ausencia de inviabilidad o infertilidad de los críos). Con base en estos resultados concluimos que si bien no puedo descartar la acción de otras fuerzas, la selección sexual es la principal responsable de la divergencia en estas poblaciones.

Por último, en el capítulo 6 hacemos una recapitulación de los resultados encontrados a lo largo de toda la tesis y los discutimos a la luz de la hipótesis sobre el origen de nuevas especies generadas como consecuencia de la acción de la selección sexual.

Referencias



- Coyne, J. A. y Orr, H. A. 1989. Patterns of speciation in *Drosophila*. *Evolution* **43** 362-381
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Segunda edición. London: John Murray.
- Macías García, C. y Saborio, E. 2004. Sperm competition in a viviparous fish. *Environmental biology of fishes* **70**, 211-217.
- Macías García, C., Jimenez, G. y Contreras, B. 1994. Correlational evidence of sexually selected handicap. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **35**, 253-259.
- Macías García, C., Saborio, E. y Berea, C. 1998. Does male biased predation lead to male scarcity in viviparous fish? *Journal of Fish Biology* **53**, s104-s107.
- Moyaho, A. 2002. La elección de pareja en los goodeidos: diferencias dentro y entre especies. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Moyaho, A., Macías García, C. y Manjares, J. 2004. Predation risk is associated with the geographic variation of a sexually selected trait in a viviparous fish (*Xenotoca variata*). *Journal of Zoology* **262**, 265-270.
- Pahnuis, T.M., Butlin, N., Zuk, M. y Tregenza, T. 1998. Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 364-371.
- Ptacek, M. B. 2000. The role of mating preferences in shaping interspecific divergence in mating signals in vertebrates. *Behavioural Processes* **51**, 111-134.
- Ritchie, M. G. 2007. Sexual selection and speciation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**, 79-102.
- Turelli, M., Barton, N. H. y Coyne, J. A. 2001. Theory and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 330-343.



Capítulo II

Selección sexual y especiación ¿Pueden las hembras al elegir a sus compañeros de apareamiento promover la aparición de nuevas especies?

Resumen

Una hipótesis sobre el origen de las especies que recientemente ha cobrado mucha importancia propone que la selección sexual a través de la elección de pareja por parte de las hembras es capaz de originar aislamiento reproductivo tanto en simpatria como en alopatria. Sin embargo, a pesar de la enorme cantidad de información que se ha generado continúa debatiéndose bajo que condiciones la acción de esta fuerza es capaz de originar nuevas especies. A lo largo de este capítulo hacemos una revisión de la evidencia encontrada hasta ahora.

El estudio del origen de las especies ha sido probablemente el debate central en la biología evolutiva. La controversia inicia con una pregunta que aparentemente es muy simple de responder ¿En verdad existen las especies? O simplemente es un concepto creado para agrupar de manera práctica a los seres vivos. De ser así, ¿Cómo definir las? Ésta es una de las preguntas más antiguas en la biología (Dobzhanski 1937).

Investigadores interesados en los procesos de especiación, genética evolutiva, ecología evolutiva, sistemática y conservación se han enfrentado regularmente al problema de definir que es una especie. Inevitablemente, conforme se generan nuevas herramientas metodológicas, la información que generan alimenta el debate y conduce a nuevas definiciones o a modificaciones del concepto que reflejan las distintas preguntas evolutivas o incluso el grupo de organismos con el cual los autores están familiarizados (Mayden 1997). Como consecuencia de esta disparidad de criterios se han propuesto decenas de definiciones, ninguna de las cuales ha sido aceptada de



manera unánime y únicamente han conseguido alejarnos cada vez más del objetivo de alcanzar un concepto unificado de especie (Hey 2001).

El concepto de especie que ha predominado entre los estudiosos de la biología evolutiva es conocido como concepto biológico de especie. Mayr (1963) definió a las especies como grupos que se reproducen o que tienen el potencial de reproducirse entre sí y que están aislados reproductivamente de otros grupos. Dobzhansky (1937) mencionó además que las especies son grupos de organismos que comparten una poza génica, mantienen la cohesión mediante el intercambio de genes entre sus miembros y evitan la hibridación mediante algún mecanismo de aislamiento reproductivo. De este modo Dobzhansky y Mayr redujeron la variabilidad genética de la naturaleza a entidades genéticas discretas separadas por barreras que impiden el flujo génico con otras especies. Por lo tanto, si la poza génica de una determinada especie se fisiona mediante una fuerza de selección disruptiva, ocasionando que los individuos que inicialmente se apareaban de manera exitosa se aislen reproductivamente, se origina el fenómeno de especiación (Kirkpatrick y Ravigné 2002). Si bien el concepto biológico de especie ha tenido gran popularidad, no ha estado exento de críticas. Por ejemplo, Paterson (1985) ha puntualizado que el concepto no es adecuado cuando se piensa en el proceso de especiación. En particular, la especiación alopátrica ocurre cuando las poblaciones se encuentran separadas por barreras geográficas, por lo que durante el proceso de especiación los mecanismos de aislamiento reproductivo son totalmente irrelevantes dado que no se relacionan con el aislamiento que ocurriría en simpatria. En otras palabras, el proceso de especiación alopátrica no se encuentra ligado a la evolución de barreras reproductivas (Templeton 1979). Sin embargo, si mediante pruebas de laboratorio se pueden producir críos estériles o inviables, que usualmente reflejan incompatibilidades genómicas, entonces sí se pueden definir a los miembros de poblaciones totalmente alopátricas como especies diferentes bajo el concepto biológico de especie. En la naturaleza no es raro encontrar que especies cercanas se apareen entre sí originando críos fértiles (Solomon y



Child 1978, Hammar et al. 1991). Aparentemente estos ejemplos son pruebas de una falla en este concepto, sin embargo, si aceptamos dentro de la definición un intercambio bajo de genes, entonces el concepto es correcto (Mayr 1996). Por ejemplo, en el género *Drosophila* se ha encontrado una fuerte correlación entre la capacidad de reproducirse y el grado de similitud morfológica y genética (Coyne y Orr 1989). Por otra parte, la evidencia proveniente de las zonas de hibridación sugiere que la presencia de híbridos no implica necesariamente un intercambio masivo de genes entre las especies, por lo que gran parte del genoma no puede moverse entre especies porque los alelos están siendo seleccionados de manera divergente. Por último, los posibles híbridos podrían ser simplemente variantes geográficas de unos pocos caracteres, o variables no genéticas producidas por las condiciones locales (Coyne y Orr 2004).

A pesar de esas críticas, el concepto de aislamiento reproductivo continúa siendo la herramienta más efectiva que tenemos para estudiar los mecanismos que intervienen durante el proceso de especiación. Ello es consecuencia de que reducimos el problema del origen de las especies a la simple búsqueda de barreras reproductivas y al estudio de su origen (Coyne y Orr 2004). Su efectividad ha sido demostrada en múltiples trabajos teóricos y experimentales sobre el origen de las especies (Mayr 1996). Por todo ello, ningún otro concepto ha facilitado tanto el estudio de los procesos de especiación como el concepto biológico (Noor 2002).

Barreras Reproductivas

De acuerdo con el concepto biológico, la evolución del aislamiento reproductivo es la característica principal del proceso de evolución, ello porque su aparición permite la creación de linajes que evolucionan independientemente (Ridley 1996). Dobzhansky (1937) propuso la existencia de dos tipos de barreras reproductivas que mantienen a las especies como entidades discretas: aquellas que evitan los entrecruzamientos (barreras precigóticas) y las que afectan la supervivencia y fertilidad de los híbridos



(barreras postcigóticas). Comprender la importancia de estas barreras es fundamental en el estudio del proceso de especiación, ya que estas fuerzas son las principales responsables de generar y mantener la biodiversidad (Coine y Orr 2004). Los estudios más completos llevados a cabo hasta ahora sobre estas barreras son los de Coyne y Orr (1989, 1997), quienes al estudiar numerosas especies de la mosca de la fruta del género *Drosophila* encontraron que en simpatría el aislamiento precigótico aparecía antes que el aislamiento postcigótico, mientras que en alopatría aparecían simultáneamente. Sin embargo, existe evidencia de que en los peces las barreras precigóticas evolucionan más rápidamente que las barreras postcigóticas (Mendelson 2003, Hurt et al. 2005). Se considera entonces, que el factor más importante que mantiene la cohesión de una especie es el aislamiento precigótico, debido a que puede aparecer rápidamente y sin necesidad de grandes cambios genéticos (Hisgashi et al. 1999, Kondrashov & Kondrashov 1999). Por lo tanto, para entender cómo se originan nuevas especies, es necesario entender cómo surge una barrera que interrumpe la reproducción entre la nueva especie y su ancestro o entre linajes divergentes.

Selección sexual

La selección sexual es el resultado de un éxito reproductivo diferencial entre los individuos de una población (Williams 1966, Wade y Arnold 1980, Arnold 1994). Como consecuencia de la anisogamia y la baja tasa de reapareamiento, las hembras usualmente muestran menor variación en su éxito reproductivo que los machos (Bateman 1948, Sutherland 1985). Esto implica que los costos son mayores para las hembras cuando se equivocan en los apareamientos. Por esta razón son normalmente ellas quienes deben poner mayor cuidado en la selección de sus parejas reproductivas, mientras que los machos deben competir por conseguir la mayor cantidad posible de apareamientos. El proceso mediante el cual las hembras identifican, evalúan y deciden cuándo aceptar o rechazar a un macho, tiene dos objetivos: identificar a la pareja



potencial como genéticamente compatible y evaluar los beneficios que obtendría para sí misma o para sus críos.

Dado que la selección sexual es capaz de generar divergencia entre poblaciones, actuar independientemente del medio ambiente y frecuentemente ejercer efectos sobre atributos involucrados en la identificación de homoespecíficos, actualmente se le ha considerado como una fuerza promotora de especiación (West-Eberhard 1983, Ptacek 2000, Boughman 2001, Panhuis et al. 2001, Mank 2006, Ritchie 2007). Además se ha propuesto que su acción es aún más poderosa que la selección natural en cuanto a promover divergencia entre poblaciones (Carson 2003, Svensson et al. 2006). Sin embargo aún no se ha establecido de manera precisa cómo esta fuerza origina el aislamiento reproductivo (Ritchie 2007) ¿Actúa sola o en conjunto con factores ecológicos? ¿Es suficiente su acción sobre la conducta de cortejo para originar aislamiento reproductivo? ¿Puede promover especiación en alopatría, en simpatría o en ambas?

Fisher (1930) propuso que ciertos atributos de los machos podían evolucionar si eran atractivos para las hembras. Cuando un nuevo tipo de atributo aparece en algunos machos de una población que les da ventaja en términos de supervivencia, las hembras que se aparean con ellos tendrán hijos que heredarán tanto el atributo como la preferencia por dicho atributo. De esta manera, las parejas formadas por machos con el atributo ventajoso y hembras con la preferencia por el atributo, prosperarán en la población y heredarán conjuntamente los genes que codifican para el ornamento y los que determinan la preferencia. Al no segregarse de forma independiente, se dice que tales genes están ahora en desequilibrio (con respecto a Hardy-Weinberg) gamético o por ligamiento. Así pues, se inicia un proceso desbocado porque una vez iniciado, las hembras no solamente seleccionarán a los machos más "llamativos", sino que de manera indirecta ocasionaran una mayor prevalencia de la preferencia femenina.



Inicialmente se consideró a los trabajos comparativos como la principal evidencia a favor del origen de las especies a través de la selección sexual. Barraclough et al. (1995) encontraron una asociación positiva entre la tendencia a especiarse y el dimorfismo sexual en aves. Por su parte, Mitra et al. (1996) encontraron que los taxa con sistemas de apareamiento promiscuos tenían más especies que sus taxa hermanas no promiscuas. Sin embargo, trabajos extensos con muchos taxa de aves, arañas y mariposas mostraron que la especiación entre esos grupos era explicable sin la intervención de la selección sexual (Gage et al. 2002). El tamaño de los testículos (un índice de selección sexual post apareamiento) y el dimorfismo sexual (un índice de selección sexual pre apareamiento) tampoco pudieron explicar la riqueza de especies en las aves (Morrow et al. 2003). En los peces goodeidos tampoco se encontró evidencia clara al respecto al usar en las comparaciones medidas morfológicas de dimorfismo sexual (Ritchie et al. 2005). Entonces ¿De qué evidencia se dispone para afirmar que realmente la selección sexual puede originar nuevas especies?

Selección sexual y alopatría

Cuando dos poblaciones quedan aisladas por algún tipo de barrera física ambas evolucionarán de manera independiente y como consecuencia diferentes genes se fijarán en cada una de ellas, ya sea por deriva génica o por adaptación. En consecuencia no es raro que entre ellas aparezca un cierto grado de aislamiento reproductivo. Se ha sugerido que a través del proceso de Fisher, se puede generar un desequilibrio gamético y por lo tanto generar aislamiento reproductivo (O'Donald 1979; Lande 1981; Kirkpatrick 1982, Iwasa y Pomiankowski 1995), al amplificar diferencias en los patrones de variación geográfica de los machos (Payne y Krakauer 1997). Sin embargo, dichos modelos suponen que la preferencia de las hembras está sujeta a muy poca o ninguna selección directa (Kirkpatrick 1996). Esto es bastante improbable porque las hembras pueden incurrir en costos por demorar su reproducción al invertir tiempo evaluando a los machos y energía rechazando



pretendientes subóptimos. Si esto es cierto, entonces la selección vía proceso desbocado y la divergencia por deriva génica se verían limitados (Price et al. 1993). No obstante esta crítica a los modelos basados en el proceso desbocado, existe evidencia de que realmente la selección sexual podría estar contribuyendo a la divergencia de las poblaciones. Estudios teóricos han mostrado que este tipo de modelos puede llegar a funcionar bajo ciertas restricciones (Wu 1985, Hall et al. 2000). Sin embargo, dado que estos modelos sugieren que los atributos que facilitan los apareamientos entre individuos semejantes (tamaño del cuerpo en los peces espinosos o el pico de los pinzones) están ligados a nichos específicos, aún persiste mucha polémica respecto a si estos modelos describen la evolución de nuevas especies por selección sexual o selección natural (Kondrashov y Kondrashov 1999).

La evidencia empírica también apoya la hipótesis de especiación alopátrica causada por selección sexual. Las especies de peces *Poeciliopsis occidentalis* y *Poeciliopsis sonoriensis* presentan una morfología tan similar que se les llegó a considerar miembros de una misma especie, sin embargo estudios genéticos han confirmado que efectivamente se tratan de especies diferentes. Hurt et al. (2005) encontraron que la conducta de apareamiento varía entre estas especies y que esta variación ha promovido aislamiento reproductivo. Estudios genéticos llevados a cabo en los cíclidos del género *Apistogramma* en Sudamérica, muestran la existencia de al menos tres linajes alopátricos. Dado que también se ha encontrado un fuerte aislamiento precigótico, se ha sugerido que estas especies han surgido como consecuencia de la acción de la selección sexual (Ready et al. 2006). También en otros grupos existe evidencia de que la selección sexual efectivamente puede promover divergencia en alopatría en aves (Tonnis et al. 2005) y en grillos (Ritchie 1992).

Selección sexual y simpatría

En ocasiones, puede llegar a surgir una barrera reproductiva entre individuos de una especie sin necesidad de aislamiento geográfico. El proceso por el cual



surgen estas barreras que aíslan reproductivamente a los individuos se conoce como especiación simpátrica. Se han elaborado modelos que exploran la posibilidad que la selección sexual por sí sola sea capaz de generar aislamiento reproductivo en simpatría. Por ejemplo, los modelos de Turner y Burrows (1995), Higashi et al. (1999) y Lande et al. (2001) muestran que, de cumplirse las condiciones de los modelos, la selección sexual efectivamente puede generar aislamiento reproductivo en simpatría sin necesidad de la intervención de presiones ecológicas. Sin embargo, para que estos modelos funcionen requieren de apareamientos entre individuos con características similares. Dado que este tipo de apareamiento también origina una selección estabilizadora, la selección sexual actuará contra los fenotipos nuevos restringiendo así la especiación (Arnegard y Kondrashov 2004, Kirkpatrick y Nuismer 2004). Burger y Schneider (2006) sugirieron que la divergencia en simpatría se da únicamente bajo condiciones muy restrictivas. Es por ello que actualmente se considera que este tipo de especiación ocurre rara vez en la naturaleza (Turelli et al. 2001, Ritchie 2007). La evidencia empírica también apoya la idea de que en simpatría no es probable que la selección sexual por sí sola pueda originar nuevas especies (Barluenga et al. 2006).

Selección sexual y medio ambiente

Como hemos visto anteriormente, existen problemas para modelar escenarios en los cuales la selección sexual por sí sola pueda originar aislamiento reproductivo tanto en alopatría como en simpatría.

Adaptaciones locales al medio ambiente pueden alterar la fuerza y frecuencia de la preferencia de las hembras originando que las poblaciones sigan diferentes trayectorias de selección sexual (Lande 1982, Blows 2002). Algunos trabajos teóricos también sugieren que la selección natural puede promover la aparición de nuevas especies (Revisado en Orr y Smith 1998, Schluter 2001). Existen numerosos ejemplos en los cuales se ha podido comprobar que el medio ambiente promueve modificaciones en las preferencias de las hembras y/o los atributos sexualmente seleccionados de



los machos y ejerce una fuerte presión de selección para que los individuos desarrollen señales, receptores, y conductas que maximicen el cortejo dentro de las condiciones particulares en que viven (Endler 1992). En poblaciones naturales de *Poecilia reticulata* los patrones de coloración y el cortejo de los machos son afectados tanto por la preferencia de las hembras como por el riesgo de depredación y por las características del medio ambiente (Stoner y Breden 1988, Endler 1992, Nicoletto 1996). Seehausen et al. (1997) mostraron que en los cíclidos, cambios ambientales alteran la percepción de las hembras y que este cambio en la percepción modifica las reglas mediante las cuales los machos compiten por las hembras.

Lorchet et al. (2003) propusieron que atributos de los machos cuya expresión es dependiente de la condición pueden acelerar la evolución de las señales ocasionando un aumento en la velocidad a la que ocurre la especiación en alopatría, ya que simultáneamente actúan sobre estas señales la selección natural y la selección sexual. Trabajos empíricos aportan evidencia de que efectivamente una acción conjunta de estas dos fuerzas conduce a la generación de nuevas especies. La variación (morfológica y conductual) encontrada en los peces espinosos (*Gasterosteus aculeatus*) es originada por el ambiente donde viven (limnético o bentónico; Schluter y McPhail 1992, McPhail 1994, Rundle 2002), sugiriendo con ello a la selección natural como origen de dicha variación. Sin embargo, Boughman (2007) encontró que también la selección sexual juega un papel importante en el aislamiento. Una manera de ejemplificar esta interacción es la siguiente: los machos que viven en aguas turbias tienden a perder su coloración nupcial. Dado que en dichos ambientes la coloración no es un buen indicador para las hembras, ellas usarían otro tipo de señal para elegir a los machos. Ello originaría una divergencia de señales entre poblaciones y por lo tanto, de volver a entrar en contacto, los individuos ya no se reconocerían como miembros de la misma especie (Endler 1992, Boughman 2001, Boughman 2002). En Nicaragua se ha observado un patrón de especiación simpátrica en el grupo de especies del género *Amphilophus* sp. En un principio se sugirió



que este patrón era debido a la selección sexual y no a factores ecológicos (Wilson et al. 2000). Sin embargo, trabajos posteriores han mostrado que la selección natural ha intervenido en el origen de estas especies (Barluenga y Meyer 2004, Barluenga et al. 2006). Es de recalcar que en este grupo de especies se ha cuestionado recientemente la especiación en simpatria (Schliewen et al. 2006).

La existencia de numerosas especies recientemente originadas en los grandes lagos africanos ha llamado la atención de muchos investigadores. La explicación más popular hasta ahora propone que estas especies han surgido como consecuencia de la selección sexual (Turner 1999). Como evidencia de ello, se ha demostrado que diferentes especies se distinguen entre ellas únicamente por la coloración de los machos y que ello se asocia a la ocurrencia de apareamientos asortativos (Seehausen y van Alphen 1998) que promueven el aislamiento reproductivo (Knight et al. 1998, Knight y Turner 2004). No obstante, también se ha encontrado entre estas especies divergencia en su morfología, que ha sido asociada al tipo de hábitat en el cual viven (Danley y Kocher 2001). Por su parte, Maan et al. (2006) sugirieron que la acción de la selección natural sobre las propiedades visuales de los individuos que habitan en ambientes con condiciones espectrales de luz distintas, pueden modificar la acción de la selección sexual sobre la coloración nupcial de estos peces.

Selección sexual y reforzamiento

Como se menciona anteriormente, cuando las poblaciones viven en poblaciones aisladas geográficamente (alopatria), evolucionan de manera independiente en su esfuerzo por adaptarse a las condiciones específicas de cada lugar. Si dichas poblaciones entran nuevamente en contacto, ya sea por migración o porque las barreras que las mantenían aisladas desaparecen, podría ocurrir que las poblaciones se fusionen como consecuencia de un aislamiento incompleto, o bien que el aislamiento sea efectivo y se confirme así la fisión de la especie en dos. Dobzhansky (1940) propuso que de entrar



nuevamente en contacto, se favorecerían mecanismos que reforzaran el aislamiento precigótico y con ello evitar la producción de críos inviables o de baja calidad. Butlin (1987) refinó el concepto propuesto por Dobzhansky al mencionar que el reforzamiento se debía aplicar únicamente cuando los críos eran fértiles pero de baja calidad. Un posible mecanismo por el cual dicho aislamiento se mantendría es si la selección sexual reforzara el aislamiento reproductivo actuando contra los híbridos generados por las cruas heteroespecíficas. Una característica de este modelo es que al momento de entrar en contacto, las poblaciones deberían haber desarrollado un cierto grado de aislamiento postcigótico. De lo contrario el número de híbridos prosperaría por causa del flujo génico ocasionando que una de las poblaciones pudiera llegar a extinguirse. Sin embargo, si la adecuación de dichos híbridos es suficientemente baja, el aislamiento mantendría a los dos grupos separados (Liou y Price 1994). Por su parte la selección sexual no requiere necesariamente la acción del reforzamiento para mantener el aislamiento después de un contacto secundario. Otra característica del modelo es que predice que como consecuencia del reforzamiento se originaría un desplazamiento de caracteres. Rundle y Schluter (1998) encontraron en los peces espinosos (*Gasterosteus aculeatus*) que la preferencia de las hembras ha evolucionado para reducir la hibridación y sugirieron que como consecuencia ha ocurrido un desplazamiento de caracteres reproductivos entre las formas limnéticas y bentónicas. Una evidencia más sobre la acción disruptiva de la selección sexual contra los híbridos proviene de las mariposas *Heliconius cydno* y *H. melpomene* en las que la preferencia de las hembras se basa en la coloración de los machos que está asociada a la protección contra depredadores a través del mimetismo mulleriano. En cruas entre estas especies realizadas en laboratorio, se encontró que los híbridos que menos se parecían a los individuos “puros” eran también los menos exitosos apareándose (Naisbit et al. 2001). En un estudio llevado a cabo con dos especies cercanas de grillos (*Gryllus texensis* y *G. rubens*) que viven tanto en alopatria como en simpatria y que solo se diferencian por su canto, se



encontró que existe una correlación genética entre la preferencia de las hembras y el canto de los machos en ausencia de inviabilidad de los híbridos, por lo que se propuso que en la especiación de estas taxa el reforzamiento no ha jugado un papel importante (Gray y Cade 2000).

Selección sexual y Aprendizaje

Generalmente los modelos de selección sexual suponen que las preferencias de apareamiento de los individuos están genéticamente determinadas (Bakker 1999). Sin embargo, cada vez existe más evidencia respecto a que dichas preferencias tienen un fuerte componente cultural, esto es, que dichas preferencias pueden transmitirse a través del aprendizaje (Irwin y Price 1999, Laland 1994, Westneat et al. 2000).

Cuando los individuos se enfrentan a problemas como encontrar alimento, buscar una pareja para reproducirse o evitar a los depredadores, es común que utilicen información generada por otros individuos (Brown y Laland 2003). Esta estrategia que es una forma de aprendizaje social, conlleva un beneficio para los machos “inexpertos” porque les permite adquirir rápidamente conductas exitosas ejecutadas por machos con mayor experiencia, sin asumir los costos asociados con el aprendizaje (Wade y Pruet Jones 1990). En peces se ha encontrado abundante evidencia sobre su capacidad de aprender y “mejorar” diversas conductas. A través de la información obtenida mejoran su respuesta ante depredadores (Magurran y Higham 1988) o evitan lugares peligrosos (Chivers y Smith 1995). El aprendizaje social les permite mejorar su sentido de la orientación y con ello conocer las rutas hacia sus lugares de apareamiento (Warner 1988), localizar los sitios de forrajeo (Anthouard 1987, Laland y Williams 1997), o mejorar su técnica para capturar presas (Sundstorm y Jonson 2001). Como puede verse, el aprendizaje puede repercutir de manera directa en la adecuación de los individuos, por lo que indudablemente es un blanco de la selección natural. Dado que es muy costoso elegir a una pareja de apareamiento incorrecta, el



aprender de manera apropiada las señales propias de su grupo se convierte en una prioridad. Así el aprendizaje también es blanco de la selección sexual.

El proceso para aprender a reconocer a los coespecíficos y discriminar a heteroespecíficos empieza en muchas especies desde muy temprano en la vida a través de un proceso conocido como impronta (Witte 2006). Esta impronta ocurre siempre y cuando al menos uno de los padres esté al cuidado de los críos el tiempo suficiente, o en el momento adecuado, para que aprendan a reconocer los atributos de los padres. En peces existe evidencia de que al menos en los cíclidos este proceso puede ser importante. Se ha demostrado en el cíclido convicto, *Cichlasoma nigrofasciatum*, que el color de los padres influye en la posterior preferencia de los críos (Fernö y Sjölander 1976).

La formación de la preferencia por miembros de su propio grupo no termina en las etapas tempranas de la vida sino que continúa después de alcanzada la madurez (Witte 2006). Por ejemplo, la molinesia partenogenética *Poecilia formosa* vive en simpatria ya sea con *P. latipinna* o *P. mexicana*. En experimentos de laboratorio, se ha encontrado que las hembras de *P. formosa* prefieren a los machos de la población con los cuales han sido criadas (Korner et al. 1999). Cuando los individuos interactúan entre sí, los observadores pueden obtener información de dicha interacción (eavesdropping). Las hembras del pez combatiente *Betta splendens* adquieren información a través de las interacciones agresivas entre machos, que utilizan al elegir con quién aparearse (Doutrelant y McGregor 2000). Por su parte, los machos del pez cola de espada, *Xiphophorus helleri*, suelen monitorear los combates de otros machos para obtener información sobre su habilidad combativa (Earley y Dugatkin 2002). Para evitar cometer un error durante la elección de pareja, las hembras, sobre todo las jóvenes, pueden obtener información sobre la calidad de los machos observando las preferencias de otras hembras (Dugatkin 1992, Dugatkin y Godin 1993). En la molinesia *Poecilia latipinna*, se ha encontrado que ambos sexos son capaces de copiar la preferencia de otros individuos (Witte y Ryan 2002).



Diversos investigadores han propuesto que el aprendizaje puede acelerar la tasa de especiación (West-Eberhard 1989, Witte et al. 2000, Nikolakakis et al. 2003). Por ejemplo, si dos poblaciones entran en contacto después de un periodo de aislamiento geográfico, se podrían evitar los apareamientos heteroespecíficos si las hembras adquirieron preferencias distintas debido al proceso de impronta. A partir de los resultados de los experimentos con el gorrión *Zonotrichia leucophrys gambelii*, Baker y Cunningham (1985) propusieron que las hembras aprenden las preferencias por su propio dialecto, ocasionando con ello la aparición de una barrera precigótica al evitar el flujo de genes entre grupos con diferente dialecto. Lachlan y Servedio (2004) demostraron que la especiación por este mecanismo podía darse también en alopatria a través de la divergencia vía deriva génica de los cantos y de la predisposición de los machos a aprender dichos cantos. Si los costos asociados a la preferencia de las hembras son altos, o la preferencia y el atributo de los machos no están ligados, el sistema anterior no funciona (Ritchie 2007).

Los estudios empíricos muestran resultados contradictorios. En el paserino capuchino de Java (*Lonchura leucogastroides*) se ha visto que la impronta juega un papel relevante en la evolución de la preferencia sexual de ambos sexos, lo que podría influir en la aparición del aislamiento reproductivo (Witte et al. 2000). En los pinzones cebra (*Taeniopygia guttata*), Burley (2006) encontró que los pollos de ambos sexos se imponentaban con las características de los adultos con los cuales fueron criados y cuando adultos preferían asociarse con individuos que poseían dichas características. No obstante, usando el mismo procedimiento, Slagsvold et al. (2002) encontraron que la impronta solo afectó el éxito reproductivo del carbonerillo *Parus major*, pero no en su congénere *P. caeruleus* ni en el papa moscas *Ficedula hypoleuca*. Las moscas del género *Drosophila* también ejemplifican la falta de claridad respecto a la acción del aprendizaje. En *D. pseudoobscura* no se ha hallado evidencia respecto a que los machos puedan aprender a discriminar a las hembras heteroespecíficas (Kandul 2006), pero en *D. melanogaster* es un factor



importante que moldea la preferencia de las hembras y los machos pueden evitar a través de la experiencia, cortejar hembras heteroespecíficas (Dukas 2004). Ello sugiere que el aislamiento reproductivo debido a la selección sexual podría ser facilitado por el aprendizaje en *D. melanogaster*, pero no en *D. pseudoobscura*.

Selección sexual y plasticidad

El medio ambiente generalmente no es estático, lo que evita que un solo fenotipo sea el óptimo con el transcurso del tiempo. El medio ambiente no es solamente un agente de selección en el sentido de ser el escenario donde diversos fenotipos compiten por alcanzar un mayor éxito reproductivo. Al contrario, es también un agente de desarrollo que influye sobre el rango de fenotipos que pueden ser producidos por un genotipo determinado. Por esta razón, la selección natural favorecerá a aquellos individuos que puedan alterar su desarrollo y producir el fenotipo adecuado para adaptarse a los cambios del medio ambiente. A esta habilidad de los individuos para adaptarse se le conoce como plasticidad fenotípica y se le puede definir como la habilidad de un genotipo para expresar diferentes fenotipos dependiendo de las condiciones ambientales (West-Eberhard 1989).

En un principio, los estudios de la variación fenotípica fueron descuidados a favor de los estudios genéticos, a pesar de que se había demostrado que podía originar variación en diversos aspectos de la historia de vida de las especies (Rodd, et al. 1997). Más aún, la propagación de los genes en una población depende básicamente del éxito reproductivo de los individuos que los portan, por lo que la selección debería actuar sobre la variación fenotípica, sin importar si tiene bases genéticas (West-Eberhard 1989, 2005, Agrawal 2001). En todo caso, la dirección y la intensidad de la respuesta de los organismos plásticos al medio ambiente sí están controladas genéticamente (Gupta y Lewontin 1982) y responden a la acción de la selección (Stearns 1982, Schlichting 1986). Por ejemplo, la polilla *Nemoria arizonaria* puede producir dos formas larvales diferentes. Las orugas que



emergen temprano en el año se alimentan de los robles y mimetizan a sus inflorescencias, mientras que las que emergen tardíamente se alimentan de las hojas y mimetizan a las ramitas de esos árboles (DeWitt y Scheiner 2004). De este ejemplo podemos concluir lo siguiente: las polillas son organismos plásticos, la aparición de uno de los dos fenotipos se da por modificaciones del desarrollo y sin necesidad de un cambio genético. Por último, estos fenotipos son sujetos de la acción de la selección natural.

Sin embargo, para que los cambios se perpetúen en las siguientes generaciones, de alguna manera estas modificaciones del desarrollo deben traducirse en modificaciones genéticas. Probablemente el mecanismo más popular que se conoce es el denominado asimilación genética que postula básicamente que cambios del fenotipo por causas estrictamente medioambientales pueden convertirse en genéticamente determinados (Waddington 1961, Price et al. 1993). Supongamos que unos pinzones llegan a una isla donde existen semillas más grandes que las que solían comer. Si la conducta de estos pinzones es plástica, podrían desarrollar una conducta que les permita consumir dichas semillas. Entonces, la selección natural favorecería aquellos individuos de mayor tamaño que fueran capaces de romper las semillas con mayor eficiencia. Si las condiciones duran por mucho tiempo, se perdería la plasticidad en ese atributo debido a los costos que conlleva (Scheiner y Berrigan 1998, DeWitt et al. 1998). Esta pérdida de la plasticidad ocasionaría que de entrar en contacto nuevamente esta población con la población ancestral, ocupara un nicho ecológico distinto.

El desarrollo de los renacuajos del sapo *Spea bombifrons* y *Spea multiplicata*, es considerado plástico en cuanto a que pueden desarrollar un morfo omnívoro que se alimenta de detritos o un morfo carnívoro que se especializa en crustáceos. Cuando las dos especies son criadas juntas, *S. multiplicata* gana la competencia cuando compiten por crustáceos, mientras que *S. bombifrons* gana la competencia cuando compiten por detritos. Además, a diferencia de cuando viven solas, cuando conviven en un mismo lugar *S. multiplicata* produjo más críos carnívoros, mientras que *S. bombifrons* produjo



más críos omnívoros. Así, por medio de un desplazamiento de caracteres, la plasticidad fenotípica debería ser capaz de crear aislamiento reproductivo (Pfenning et al. 2006). Un mecanismo alternativo por el cual la plasticidad, a través de un polimorfismo trófico podría crear nuevas especies, lo propuso Wimberger (1994) al sugerir que la plasticidad crea fenotipos especializados en distintas técnicas de forrajeo. Las diferencias morfológicas surgidas de la plasticidad refuerzan las especializaciones al alterar la eficiencia de forrajeo de los híbridos y dada la desventaja de éstos, ocasionaría aislamiento reproductivo.

En peces se ha encontrado que la morfología es un atributo plástico (Robinson y Parsons 2002) y que ésta junto con un componente genético, explican una porción significativa del polimorfismo trófico en el género *Lepomis* (Robinson y Wilson 1996) en el género *Silvenius* (Adams y Huntingford 2002), en *Poecilia* (Robinson y Wilson 1995) y en *Gasterosteus* (Day y McPhail 1996).

Comúnmente, la aportación de la plasticidad al origen de aislamiento reproductivo ocurre al reforzar la acción de la selección natural. Sin embargo, también podría en algunos casos reforzar la acción de la selección sexual. En teoría, los atributos sexualmente seleccionados son indicadores plásticos que señalan la calidad o condición de los individuos (Grafen 1990, Griffith y Sheldon 2001, Qvarnström y Price 2001). Esto porque el exhibir los atributos con gran intensidad es recompensado con un mayor éxito reproductivo, lo que solo puede ocurrir si están en condiciones suficientemente buenas como para asimilar los costos que conlleva desarrollar al extremo dichos atributos. En el mosquero *Ficedula albicollis* la preferencia de las hembras por el tamaño del parche de color que los machos tienen en la frente varía conforme transcurre la época de reproducción. Qvarnström et al. (2000) encontraron que las hembras que se aparean tardíamente prefieren a los machos con el parche más grande, y además encontraron que la correlación entre un mayor tamaño del parche y el éxito reproductivo solo se daba entre estas hembras. Esta variación en la preferencia de las hembras por los diferentes tamaños de



parche, y su correlación con el éxito reproductivo podría, al menos en teoría, provocar aislamiento reproductivo entre los fenotipos que se reproducen tempranamente y aquellos que se reproducen tardíamente. Un ejemplo más lo encontramos en los insectos del género *Enchenopa*, en el que los machos usan como cortejo señales vibratorias que se difunden a través de la planta. Cuando los machos se encuentran en plantas diferentes a aquellas donde suelen vivir, modifican su patrón de señales de cortejo (Sattman y Cocroft 2003). Esto podría establecer una correlación entre la preferencia de las hembras y el cortejo de los machos en cada especie de planta, ocasionando con ello la desaparición de los apareamientos entre individuos que viven en las diferentes especies de plantas.

Variación geográfica de la conducta

Anteriormente se pensaba que debía existir poca variación en la conducta sexual de los animales. Ello debido a que se aceptaba que ésta había evolucionado para asegurar el aislamiento reproductivo entre las especies (Timbergen 1953) y con ello evitar el gasto energético de producir híbridos con baja adecuación (Dobzhansky 1937). Sin embargo, estudios recientes en una gran variedad de taxa han revelado una enorme variación geográfica en prácticamente todas las conductas analizadas (Foster 1999; Verrell 1999). Por mencionar algunos ejemplos: la interacción de limpieza en los peces de arrecifes (Bansemer et al. 2002), la conducta agonística (Rosenau y McPhail 1987) y la conducta antidepredatoria (Giles y Huntingford 1984) entre otras. Como consecuencia, se ha visto que esta variación es capaz de originar incompatibilidades sexuales que impiden a individuos de distintas poblaciones aparearse (Herring y Verrell 1996, Verrell y Arnold 1989).

Los atributos involucrados en la selección sexual también presentan variación geográfica. Un ejemplo muy descriptivo lo encontramos en *Poecilia reticulata*. En esta especie, las hembras eligen a su compañero de apareamiento basándose en la morfología (Endler y Houde 1995), en el patrón de coloración (Endler 1983, Houde 1987) y en la tasa de cortejo (Farr 1980, Luyten y Liley



1985). Estas 3 características pueden variar entre las poblaciones (Houde y Endler 1990, Kodric-Brown y Nicoletto 1996, Alexander y Breden 2004).

Otros caracteres sexualmente seleccionados que presentan variación geográfica son: la coloración nupcial (Reimchen 1989, Hamilton y Poulin 1999, Seehausen y Schluter 2004), el tamaño del gonopodio (Kelly et al. 2000) y la competencia espermática (Kelly et al. 1999, Pitcher y Evans 2001, Soucy y Travis 2003).

Las causas de esta variación pueden tener múltiples orígenes (Rodd y Sokolowski 1995). La acción de las condiciones del medio ambiente o el peligro de depredación que limitan la evolución de la coloración de los machos o la intensidad de los despliegues, la selección sexual que favorece la expresión de estos mismos atributos, o incluso el conflicto entre sexos.

Como otros aspectos de la conducta, el aprendizaje y la plasticidad pueden variar geográficamente y ser sujetos a la acción tanto de la selección natural como de la selección sexual (Foster 1999). Estas diferencias en la habilidad para aprender contribuyen a la variación geográfica de la conducta y van, desde la capacidad de las aves para memorizar cantos (Nelson 1998) hasta la preferencia de las hembras por ciertos atributos de los machos (Nowicki et al. 2002).

Si aceptamos que la especiación alopátrica es el mecanismo más común por el cual se generan nuevas especies, entonces estudiar la variación geográfica de poblaciones que se encuentran aisladas se vuelve imprescindible. Además, el estudiar la variación entre las poblaciones facilita el estudio del origen del aislamiento reproductivo porque éstas tienen menos tiempo de haberse separado que taxa superiores. Como consecuencia de ello, es probable que vivan todavía en sus hábitats originales y solo unos pocos caracteres hayan diferido entre sí, evitando con ello que caracteres covariables compliquen la interpretación de los resultados. De este modo, si elegimos a las poblaciones adecuadas, podemos estudiar los estadios tempranos de la especiación. Una ventaja adicional es que también nos permitirá estudiar los mecanismos que pueden facilitar la acción de la selección sexual



promoviendo el aislamiento reproductivo, como la plasticidad fenotípica o la acción de la selección natural.

Referencias

- Adams, C. E. y Huntingford, F. A. 2002. Inherited differences in head allometry in polymorphic Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland. *Journal of Fish Biology* **60**, 515-520.
- Agrawal, A. A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* **294**, 321-326.
- Albert, A. Y. K. 2005. Mate choice, sexual imprinting, and speciation: a test of a one-allele isolating mechanism in sympatric sticklebacks. *Evolution* **59**, 927-931.
- Alexander, H. J. y Breden, F. 2004. Sexual isolation and extreme morphological divergence in the Cumana guppy: a possible case of incipient speciation. *Journal of Evolutionary Biology* **17**, 1238-1254.
- Anthouard, M. 1987. A study of social transmission in juvenile *Dicentrarchus labrax* (pisces, serranide) in an operant-conditioning situation. *Behaviour* **103**, 266-275.
- Arnegard, M. E. y Kondrashov, A. S. 2004. Sympatric speciation by sexual selection alone is unlikely. *Evolution* **58**, 222-237.
- Arnold, S. J. 1994. Is there a unifying concept of sexual selection that applies to both plants and animals? *The American Naturalist* **144**, s1-s12.
- Baker, M. C. y Cunningham, M. A. 1985. The biology of bird song dialects. *Behavioral and Brain Sciences* **8**, 85-133.
- Bakker, T. C. M. 1999. The study of intersexual selection using quantitative genetics. *Behaviour* **136**, 1237-1265.
- Bansemer, C., Grutter, A. S. y Poulin, R. 2002. Geographic variation in the behaviour of the cleaner fish *Labroides dimidiatus* (Labridae). *Ethology* **108**, 353-366.



- Barluenga, M. y Meyer, A. 2004. The Midas cichlid species complex: incipient sympatric speciation in Nicaraguan cichlid fishes? *Molecular Ecology* **13**, 2061-2076.
- Barluenga, M., Stölting, K. N., Salzburger, W., Muschick, M. y Meyer, A. 2006. Evolutionary Biology: Evidence for sympatric speciation? *Nature* **439**, 719-723.
- Barraclough, T. G., Harvey, P. H. y Nee, S. 1995. Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **259**, 211-215.
- Bateman, A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* **2**, 349-368.
- Blows, M. W. 2002. Interaction between natural and sexual selection during the evolution of mate recognition. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **269**, 1113-1118.
- Boughman, J. W. 2001. Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks. *Nature* **411**, 944-948.
- Boughman, J. W. 2002. How sensory drive can promote speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 571-577.
- Boughman, W. 2007. Condition-dependent expression of red colour differs between stickleback species. *Journal of Evolutionary Biology*. **In Press**.
- Brown, C. y Laland, K. N. 2003. Social learning un fishes: a review. *Fish and Fisheries* **4**, 280-288.
- Burger R. y Schneider, K. A. 2006. Intraspecific competitive divergence and convergence under assortative mating. *The American Naturalist* **167**, 190-205.
- Burley, N. T. 2006. An eye for detail: selective sexual imprinting in zebra finches. *Evolution* **60**, 1076-1085.
- Butlin, R. 1987. Speciation by reinforcement. *Trends in Ecology and Evolution* **2**, 8-13.



- Carson, H. L. 2003. Mate choice theory and the mode of selection in sexual populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **100**, 6584-6587.
- Chivers, D. P. y Smith, J. E. 1995. Chemical recognition of risky habitats is culturally transmitted among fathead minnows, *Pimephales promelas* (Osteichthyes: Cyprinidae). *Ethology* **99**, 286-296.
- Coyne, J. A. y Orr, H. A. 1989. Patterns of speciation in *Drosophila*. *Evolution* **43**, 362-381.
- Coyne, J. A., y Orr, H. A. 1997. "Patterns of speciation in *Drosophila*" revisited. *Evolution* **51**, 295-303.
- Coyne, J. A. y Orr, H. A. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Day, T. y McPhail, J. D. 1996. The effect of behavioural and morphological plasticity on foraging efficiency in the threespine stickleback (*Gasterosteus* sp.). *Oecologia* **108**, 380-388.
- Danley, P. D. y Kocher, T. D. 2001. Speciation in rapidly diverging systems: lessons from Lake Malawi. *Molecular Ecology* **10**, 1075-1086.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.
- Dewitt, T. J., Sih, A. y Wilson, D. S. 1998. The costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 77-81.
- DeWitt, T. J. y Scheiner, S. M. 2004. The role of phenotypic plasticity in diversification. En *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches* (Editado por T. J. DeWitt y S. M. Scheiner). Pp. 191-200. Oxford, Oxford University Press.
- Dobzhansky, T. G. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Dobzhansky, T. 1940. Speciation as a stage in evolutionary divergence, *The American Naturalist* **74**, 312-321.
- Doutrelant, C. y McGregor, P. K. 2000. Eavesdropping and mate choice in female fighting fish. *Behaviour* **137**, 1655-1668.



- Dukas, R. 2004. Male fruit flies learn to avoid interspecific courtship. *Behavioral Ecology* **15**, 695-698.
- Dukas, R. 2005. Learning affects mate choice in female fruit flies. *Behavioural ecology* **16**, 800-804.
- Dugatkin, L. A. 1992. Sexual selection and imitation: females copy the mate choice of others. *The American Naturalist*. **139**, 1384-1389.
- Dugatkin, L. A. y Godin, J.-G. J. 1993. Female mate copying in the guppy (*Poecilia reticulata*): age-dependent effects. *Behavioral Ecology* **4**, 289-292.
- Earley, R. L. y Dugatkin, L. A. 2002. Eavesdropping on visual cues in green swordtail (*Xiphophorus helleri*) fights: a case for networking. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **269**, 943-952.
- Endler, J. A. 1983. Natural and sexual selection on color patterns in Poeciliid fishes. *Environmental Biology of fishes* **9**, 173-190.
- Endler, J. A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *The American Naturalist* **139**: s125-s153.
- Endler, J. A. y Houde, A. E. 1995. Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution* **49**, 456-468.
- Ereshefsky, M. 2000. Species and the Linnaean hierarchy. In: *Species: New Interdisciplinary Essays* (Editado por R. A. Wilson), pp. 285-306. MIT Press, Cambridge, MA
- Farr, J. A. 1980 Social behavior patterns as determinants of reproductive success in the guppy, *Poecilia reticulata* Peters (Pisces : Poeciliidae) : an experimental study of intermale competition, female choice, and sexual selection. *Behaviour* **74**, 38-91.
- Fernö, A. y Sjölander, S. 1976. Influence of previous experience of the mate selectiof of two colour morphs of the convict cichlid, *Cichlasoma nigrofasciatum* (pisces, Cichlidae). *Behavioural Processes* **1**, 3-14.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Foster, S. A. 1999. The geography of behaviour: an evolutionary perspective. *Trends in Ecology and Evolution* **14**, 190-195.



- Gage, M. J. G., Parker, G. A., Nylin, S. y Wiklund, C. 2002. Sexual selection and speciation in mammals, butterflies and spiders. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **269**, 2309-2316.
- Giles, N. y Hungtinford, F. A. 1984. Predation risk and inter-population variation in anti-predator behaviour in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Animal Behaviour* **32**, 264-275.
- Grafen, A. 1990. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* **144**, 517-546.
- Gray, D. A. y Cade, W. H. 2000. Sexual selection and speciation in field crickets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **97**, 14449-14454.
- Griffith, S. C. y Sheldo, B. C. 2001. Phenotypic plasticity in the expression of sexually selected traits: neglected components of variation. *Animal Behaviour* **61**, 987-993.
- Gupta, A. P. y Lewontin, R. C. 1982. A study of reaction norms in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution* **36**, 934-948.
- Hamilton, W. J. y Poulin, R. 1999. Female preference and male nuptial colouration in the freshwater fish *Gobiomorphus breviceps*: geographic variation among populations. *Canadian Journal of Zoology*. **77**, 463-469.
- Hammar, J; Dempson, J. B. y Verspoor, E. 1991. Natural hybridization between Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brook trout (*S. fontinalis*): Evidence from northern Labrador. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 1437-1445.
- Herring, K. y Verrell, P. A. 1996. Sexual incompatibility and geographical variation in mate recognition systems: tests in the salamander *Desmognathus ochrophaeus*. *Animal Behaviour* **52**, 279-287.
- Hey, H. 2001. The mind of the species problem. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 326-329.
- Higashi, M., Takimoto, G. y Yamamura, N. 1999. Sympatric speciation by sexual selection. *Nature* **402**, 523-526.



- Houde, A. E. 1987 Mate choice based upon naturally occurring color pattern variation in a guppy population. *Evolution* **41**, 1-10.
- Houde, A. E. y Endler, J. A. 1990. Correlated evolution of female mating preferences and male color patterns in the guppy *Poecilia reticulata*. *Science* **248**, 1405-1408.
- Hurt, C. R., Farzin, N. y Hedrick, P. W. 2005. Premating, not postmating, barriers drive genetic dynamics in experimental hybrid populations of the endangered sonoran topminnow. *Genetics* **171**, 655-662.
- Irwin, D. E., y Price, T. 1999. Sexual imprinting, learning and speciation. *Heredity* **82**, 347-354.
- Iwasa, Y. y Pomiankoski, A. 1995. Continual change in mate preference. *Nature* **377**, 420-422.
- Kandul, N. P. Wright, K. M., Kandul, E. V. y Noor, M. A. F. 2006. No evidence for learned mating discrimination in male *Drosophila pseudoobscura*. *BMC Evolutionary Biology* **6**, 54.
- Kaneshiro, K. Y. 1980. Sexual isolation, speciation, and the direction of evolution. *Evolution* **34**, 437-444.
- Kelly, C. D., Godin, J-G. J. y Wright, J. M. 1999. Geographical variation in multiple paternity within natural populations of the guppy (*Poecilia reticulata*). *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **266**, 2403-2408.
- Kelly, C. D., Godin, J-G. J. y Abdallah, G. 2000. Geographical variation in the male intromittent organ of the Trinidadian guppy (*Poecilia reticulata*). *Canadian Journal of Zoology* **78**, 1674-1680.
- Kirkpatrick, M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* **36**, 1-12.
- Kirkpatrick, M. 1996. Good genes and direct selection in the evolution of mating preferences. *Evolution* **50**, 2125-2140.
- Kirkpatrick M. y Nuismer S. L. 2004. Sexual selection can constrain sympatric speciation. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **271**, 687-693.



- Kirkpatrick, M. y Ravigné, V. 2002. Speciation by natural and sexual selection: models and experiments. *The American Naturalist*, **159**, s22-s35.
- Knight, M. E. y Turner, G. F. 2004. Laboratory mating trials indicate incipient speciation by sexual selection among populations of the cichlid fish *Pseudotropheus zebra* from Lake Malawi. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **271**, 675-680.
- Knight, M. E., Turner, G. F., Rico, C., van Oppen, M. J. H. y Hewitt, G. M. 1998. Microsatellite paternity analysis on captive Lake Malawi cichlids supports reproductive isolation by direct mate choice. *Molecular Ecology* **7**, 1605-1610.
- Kodric-Brown A. y Nicoletto, P. F. 1996. Consensus among females in their choice of males in the guppy *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **39**, 395-400.
- Kondrashov, A. S. y Kondrashov, F. A. 1999. Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation. *Nature* **400**, 31-354.
- Korner, K. E., Lutjens, O, Parzefall, J y Schlupp, I. 1999. The role of experience in mating preferences of the unisexual amazon molly. *Behaviour* **136**, 257-268.
- Lachlan, R. F. L. y Servedio, M. R. S. 2004. Song learning accelerates allopatric speciation. *Evolution* **58**, 2409-2063.
- Laland, K. N. 1994. On the evolutionary consequences of sexual imprinting. *Evolution* **48**, 477-489.
- Laland, K. N. y Williams, K. 1997. Shoaling generates social learning of foraging information in guppies. *Animal Behaviour* **53**. 1161-1169.
- Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **78** 3721-3725.
- Lande, R. 1982. Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline. *Evolution* **36**, 213-223.
- Lande, R., Seehausen, O. y van Alphen, J. M. 2001. Mechanisms of rapid sympatric speciation by sex reversal and sexual selection in cichlid fish. *Genetica* **112**, 435-443.



- Liou, L. W. y Price, T. D. 1994. Speciation by reinforcement of premating isolation. *Evolution* **48**, 1451-1459.
- Lorch P. D, Proulx, S., Rowe, L. y Day, T. 2003. Condition-dependent sexual selection can accelerate adaptation. *Evolutionary Ecology Research*. **5**, 867-881.
- Luyten, P. H. y Liley, N. R. 1985. Geographic variation in the sexual behavior of the guppy, *Poecilia reticulata* (Peters). *Behaviour* **95**, 164-179.
- Maan, M. E., Hofker, K. D., van Alphen, J. J. M. y Seehausen, O. 2006. Sensory drive in cichlid speciation. *The American Naturalist* **167**, 947-954.
- Macías Garcia, C. 1994. Social behavior and operational sex ratios in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Copeia* **1994**, 919-925.
- Macías Garcia, C., Jimenez, G. y Contreras, B. 1994. Correlational evidence of sexually selected handicap. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **35**, 253-259.
- Macías Garcia, C. y Saborío, E. 2004. Multiple paternity and male phenotype in a viviparous fish. *Environmental Biology of Fishes* **70**, 211-217.
- Macías Garcia, C., Saborio, E. y Berea, C. 1998. Does male-biased predation lead to male scarcity in viviparous fish? *Journal of Fish Biology* **53** (Supplement A), 104-117.
- McPhail, J. D. 1994. Speciation and the evolution of reproductive isolation in the stickleback (*Gasterosteus*) of south-western British Columbia. En *The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback* (Editado por M.A. Bell y S.A. Foster). Pp. 399-437. Oxford: Oxford University Press.
- Magurran, A. E. y Higham, A. 1988. Information transfer across fish shoals under predation threat. *Ethology* **78**, 153-158.
- Magurran, A. E. y Ramnarine, I. W. 2005. Evolution of mate discrimination in a fish. *Current Biology* **15**, R867-R868.
- Mank, J. E. 2006. Mating preferences, sexual selection and patterns of cladogenesis in ray-finned fishes. *Journal of Evolutionary biology* **20**, 597-602.



- Mayden, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement of the species problem. En *The Units of Biodiversity -Species in Practice* Special Vol. 54 (editado por M. F. Claridge, H. A. Dawah y M. R. Wilson). Systematics Association.
- Mayr, E. 1963. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. 1996. What is a species and what is not? *Philosophy of Science* **63**, 262-277.
- Mendelson, T. C. 2003. Sexual isolation evolves faster than hybrid inviability in a diverse and sexually dimorphic genus of fish, Percidae: *Etheostoma*. *Evolution* **57**, 317-327.
- Mishler, B. 2000. Getting rid of species? *Species: New Interdisciplinary Essays* (Editado por R. A. Wilson), pp. 307-315. MIT Press, Cambridge, MA
- Mitra, S., Landel, H. y Pruett-Jones, S. 1996. Species richness covaries with mating system in birds. *Auk* **113**, 544-551.
- Morrow, E. H., Pitcher, T. E. y Arnqvist, G. 2003. No evidence that sexual selection is an engine of speciation in birds. *Ecology Letters* **6**, 228-234.
- Moyaho, A. 2002. *La elección de pareja en los goodeidos: diferencias dentro y entre species*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Moyaho, A., Macías García, C. y Manjares, J. 2004. Predation risk is associated with the geographic variation of a sexually selected trait in a viviparous fish (*Xenotoca variata*). *Journal of Zoology* **262**, 265-270.
- Naisbit, R. E., Jiggins, C. D. y Mallet, J. 2001. Disruptive sexual selection against hybrids contributes to speciation between *Heliconius cydno* and *Heliconius melpomene*. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **268**, 1849-1854.
- Nelson, D. A. 1998. Geographic variation in song of Gambel's white-crowned sparrow. *Behaviour* **135**, 321-342.
- Nicolakakis, N., Sol, L. y Lefebvre, L. 2003. Behavioural flexibility predicts species richness in birds, but not extinction risk. *Animal behaviour* **65**, 445-452.



- Nicoletto, P. F. 1996. The influence of water velocity on the display behavior of male guppies, *Poecilia reticulata*. *Behavioral Ecology* **7**, 272-278.
- Noor, M. A. F. 2002. Is the biological species concept showing its age? *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 153-154.
- Nowicki, S.; Searcy, W. A. y Peters, S. 2002. Quality of song learning affects female response to male bird song. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **269**, 1949-1954.
- O'Donald, P. 1979. *Genetic models of sexual selection*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Orr, M. R. y Smith, T. B. 1998. Ecology and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 502-505.
- Otte, D. y Endler, J. A. Edits. *Speciation and its consequences*. Sunderland, Massachusetts, Sinauer.
- Panhuis T. M., Butlin, R., Zuk, M. y Tregenza T. 2001. Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 364-371.
- Paterson, H. E. H. 1985. The recognition concept of species. En *Species and speciation* (editado por E. S. Vrba). Pp. 21-29. Transvaal Museum Monograph No. 4, Pretoria.
- Payne, R. J. H. y Krakauer, D. C. 1997. Sexual selection, space and speciation. *Evolution* **51**, 1-9.
- Pfennig, D. W.; Rice, A. M. y Martin, R. A. 2006. Ecological opportunity and phenotypic plasticity interact to promote character displacement and species coexistence. *Ecology* **87**, 769-779.
- Pitcher, T. E. y Evans, J. P. 2001. Male phenotype and sperm number in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Canadian Journal of Zoology* **79**, 1891-1896.
- Pleijel, F. 1999. Phylogenetic taxonomy, a farewell to species, and a revision of *Heteropodarke* (Hesionidae, Polychaeta, Annelida). *Systems Biology* **48**, 755--789.
- Price, T., Schluter, D. y Heckman, N. E. 1993. Sexual selection when the female directly benefits. *Biological Journal of the Linnean Society*. **48**, 187-211.



- Ptacek, M. B. 2000. The role of mating preferences in shaping interspecific divergence in mating signals in vertebrates. *Behavioural Processes* **51**, 111-134.
- Qvarnström, A. y Price, T. D. 2001. Maternal effects, paternal effects and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 95-100.
- Qvarnström, A. Part, T. y Sheldon, B. C. 2000. Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort. *Nature* **405**, 344-347.
- Price, T., Qvarnström, A. y Irwin, D. E. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **270**, 1433-1440.
- Ready, J. S., Sampaio, I., Schneider, H., Vinson, C., Dos Santos, T. y Turner, G. F. 2006. Colour forms of Amazonian cichlid fish represent reproductively isolated species. *Journal of Evolutionary Biology* **19**, 1139-1148.
- Reimchen T. E. 1989. Loss of nuptial color in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Evolution* **43**, 450-460.
- Ridley, M. 1996. *Evolution*. Segunda edición. Blackwell Scientific Publications, Massachusetts.
- Ritchie, M. G. 1992. Variation in male song and female preference within a population of *Ephippier ephippiger* (Orthoptera : Tettigoniidae). *Animal Behaviour* **43**, 845-855.
- Ritchie, M. G. 2007. Sexual selection and speciation. *Annual Review of Evolution and Systematics* **38**, 79-102.
- Ritchie, M. G., Webb, S. A., Graves, J. A., Magurran, A. E. y Macias Garcia, C. 2005. Patterns of speciation in endemic Mexican Goodeid fish: sexual conflict or early radiation? *Journal of Evolutionary Biology* **18**, 922-929.
- Robinson, B. W. y Parsons, K. J. 2002. Changing times, spaces, and faces: tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 1819-1833.



- Robinson, B. W. y Wilson, D. S. 1995. Experimentally induced morphological diversity in trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Copeia* **1995**, 294-305.
- Robinson, B. W. y Wilson, D. S. 1996. Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolutionary Ecology* **10**, 631-652.
- Rodd, F. H. y Sokolowski, M. B. 1995. Complex origins of variation in the sexual behaviour of male Trinidadian guppies, *Poecilia reticulata*: interactions between social environment, heredity, body size and age. *Animal Behaviour* **49**, 1139-1159.
- Rodd, F. H., Reznick, D. N. y Sokolowski, M. B. 1997. Phenotypic plasticity in the life history traits of guppies: responses to social environment. *Ecology* **78**, 419-433.
- Rosenau, M. L. y McPhail, 1987. Inherited differences in agonistic behavior between two populations of coho salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **116**, 646-654.
- Rundle, H. D. 2002. A test of ecologically dependent postmating isolation between sympatric sticklebacks. *Evolution* **56**, 322-329.
- Rundle, H. D. y Schluter, D. 1998. Reinforcement of stickleback mate preferences: sympatry breeds contempt. *Evolution* **52**, 200-208.
- Sattman, D. A. y Cocroft, R. B. 2003. Phenotypic plasticity and repeatability in the mating signals of *Enchenopa* treehoppers, with implications for reduced gene flow among host-shifted populations *Ethology* **109**, 981-994.
- Scheiner, S. M. y Berrigan, D. 1998. The genetics of phenotypic plasticity. VIII. The cost of plasticity in *Daphnia pulex*. *Evolution* **52**, 545-555.
- Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**, 667-693.
- Schliewen, U. K., Kocher, T. D., McKaye, K. R., Seehausen, O. y Tautz, D. 2006. Evolutionary biology: Evidence for sympatric speciation? *Nature* **444**, E12-E13.



- Schluter, D. 2001. Ecology and the origins of species. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 372-380.
- Schluter, D y McPhail, J. D. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American Naturalist* **140**, 85-108.
- Schluter, D. y Rambaut, A. 1996. Ecological speciation in postglacial fishes ecological speciation in postglacial fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* **351**, 807-814.
- Scott, R. J. 2001. Sensory drive and nuptial colour loss in the three-spined stickleback. *Journal of Fish Biology* **59**, 1520-1528.
- Seehausen, O y Schluter, D. 2004. Male-male competition and nuptial-colour displacement as a diversifying force in Lake Victoria cichlid fishes. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **271**, 1343-1353.
- Seehausen, O., van Alphen, J. J. M y Witte, F. 1997. Cichlid fish diversity threatened by eutrophication that curbs sexual selection. *Science* **277**, 1808-1811.
- Seehausen, O. y van Alphen, J. J. M. 1998. The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei* complex). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **42**, 1-8.
- Slagsvold, T., Hansen, B. T., Johannessen, L. E. y Lifjeld, J. T. 2002. Mate choice and imprinting in birds studied by cross-fostering in the wild. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **269**, 1449-1455.
- Solomon, D. J. y Child, A. R. 1978. Identification of juvenile natural hybrids between Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) *Journal of Fish Biology* **12**, 499-501.
- Soucy, S. y Travis, J. 2003. Multiple paternity and population genetic structure in natural populations of the poeciliid fish, *Heterandria formosa*. *Journal of Evolutionary Biology* **16**, 1328-1336.
- Stearns, S. C. 1982. The evolution of life-history traits in mosquitofish since their introduction to Hawaii in 1905: rates of evolution, heritabilities, and developmental plasticity. *American Zoology* **23**, 65-75.



- Stoner, G. y Breden, F. Phenotypic differentiation in female preference related to geographic variation in male predation risk in the Trinidad guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **22**, 285-291.
- Sundstorm, L. F. y Johnsson, J. I. 2001. Experience and social environment influence the ability of young brown trout to forage on live novel prey. *Animal behaviour* **61**, 249-265.
- Sutherland, W. J. 1985. Chance can produce a sex difference in variance in mating success and explain Bateman's data. *Animal Behaviour* **33**, 1349-1352.
- Svensson, E. I., Eroukhmanoff, F. y Friberg, M. 2006. Effects of natural and sexual selection on adaptive population divergence and premating isolation in a damselfly. *Evolution* **60** 1242-1253.
- Timbergen, N. 1953. *Social behaviours in animals*. Methuen, London.
- Templeton, N. 1979. Once again, why are there so many species of *Drosophila*? *Evolution* **33**, 513-51.
- Tonnis, B., Grant, P. R., Grant, B. R. y Petren, K. 2005. Habitat selection and ecological speciation in Galápagos warbler finches (*Certhidea olivacea* and *Certhidea fusca*). *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **272**, 819-826.
- Turelli, M., Barton, N. H. y Coyne J. A. 2001. Theory and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 330-343.
- Turner, G. F. 1999. Explosive speciation of African cichlid fishes. En *Evolution of biological diversity* (editado por A. E. Magurran y R. M. May). Pp. 113-129. Oxford University Press.
- Turner, G. F. y Burrows, M. T. 1995. A model of sympatric speciation by sexual selection. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **260**, 287-292
- Verrell, P. A. 1999. Geographic variation in sexual behavior. En *Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms* (editado por S. A. Foster y J. A. Endler). Pp 262-286. Oxford University Press.



- Verrel, P. A. y Arnold, S. J. 1989. Behavioral observations of sexual isolation among allopatric populations of the mountain dusky salamander *Desmognathus ochrophaeus*. *Evolution* **43**, 745-755.
- Wade, M.J. y Arnold, S.J. 1980. The intensity of sexual selection in relation to male sexual behaviour, female choice, and sperm precedence. *Animal Behaviour* **28**, 446-461.
- Wade, M. J. y Pruett-Jones, S. G. 1990. Female copying increases the variance in male mating success. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **87**, 5749-5753.
- Waddington, C. H. 1961. Genetic assimilation. *Advances in genetics* **10**, 257-290.
- Warner, R.R. 1988. Traditionality of mating-site preferences in a coral reef fish. *Nature* **335**, 719-721.
- West-Eberhard, M. J. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *Quarterly Review of Biology* **58**, 155-183.
- West-Eberhard, M. J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **20**, 249-278.
- West-Eberhard, M. J. 2005. Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**, 6543-6549
- Westneat D.F., Walters A., McCarthy T.M., Hatch M.I. y Hein W.K. 2000. Alternative mechanisms of nonindependent mate choice. *Animal Behaviour* **59**, 467-476.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton.
- Wilson, A.B., Noack-Kunnmann, K. y Meyer. 2000. A. Incipient speciation in sympatric Nicaraguan crater lake cichlid fishes: sexual selection versus ecological diversification. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **267**, 2133-2141.
- Wimberger, P. H. 1994. Trophic polymorphisms, plasticity, and speciation in vertebrates. En *Theory and Application in Fish Feeding Ecology* (editado por D. J. Stouder, K. Fresh y R. J. Feller). Pp. 19-43. University of South Carolina Press, Columbia, SC.



- Witte, K. 2006. Learning and mate choice. En *Fish cognition and behavior* (editado por C. Brown, K. Laland. y J. Krause). Pp. 70-95. Blackwell Publ.
- Witte, K. y Ryan, M. J. 2002. Mate choice copying in the sailfin molly, *Poecilia latipinna*, in the wild. *Animal Behaviour* **63**, 943-949.
- Witte, K., Hirschler, U. y Curio, E. 2000. Sexual imprinting on a novel adornment influences mate preferences in the Javanese Mannikin *Lonchura leucogastroides* *Ethology* **106**, 349-363.
- Wu, C-I. 1985. A stochastic simulation study on speciation by sexual selection. *Evolution* **39**, 66-82.
- 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.



Capítulo III

Variación morfológica en poblaciones alopátricas del pez *Girardinichthys multiradiatus*: una consecuencia de la selección sexual.

C. González Zuarth y C. Macías Garcia

Resumen

Se ha planteado que tanto la selección natural, a través de factores físicos o bióticos como la selección sexual, a través de la elección de pareja reproductiva, pueden originar aislamiento reproductivo entre poblaciones alopátricas. La importancia que tiene cada una de estas fuerzas en la generación de nuevas especies continúa siendo motivo de debate. En ausencia de separación de nicho entre los sexos, ambos procesos (selección natural y selección sexual) producirían patrones distintos de variación geográfica de los atributos sobre los que operan. En este trabajo investigamos si existe variación geográfica en la morfología del pez *Girardinichthys multiradiatus* y si el patrón de esta variación permite discernir si es consecuencia de la selección sexual o de la adaptación a las condiciones locales. Las aletas de los peces son estructuras vitales para la locomoción y por tanto blanco permanente de la selección natural. Además, se ha encontrado que son utilizadas en algunos taxa en la elección de pareja. Por lo tanto nos enfocamos en analizar la variación interpoblacional de estos apéndices mediante imágenes digitales de organismos de ambos sexos provenientes de 5 poblaciones aisladas entre sí. El patrón de variación encontrado fue comparado contra el patrón de variación encontrado en caracteres que se sabe no están involucrados en la elección de pareja. Encontramos que el patrón de variación morfológica de los machos es como se esperaría si fuese consecuencia conjunta de la selección sexual y la selección natural, mientras que la variación entre las hembras sigue un patrón que se explica de manera suficiente como resultado de la acción de la selección natural. Concluimos que la elección de pareja por parte de las hembras de *G. multiradiatus* está promoviendo divergencia morfológica entre poblaciones.

Introducción



Entre poblaciones aisladas de una misma especie es común encontrar variación en atributos fenotípicos (Sandlung et al. 1992, Schluter y McPhail 1992, Oliveira y Almada 1995, Kristjánsson et al. 2002). La adecuación de los individuos depende en gran medida de su morfología, ya que ésta suele ser blanco de la selección sexual y la selección natural (Quinn et al. 2001), por lo que generalmente la acción de ambas fuerzas moldea la morfología de los individuos. Bajo condiciones particulares, estas dos fuerzas pueden generar variación entre poblaciones aisladas.

La selección natural es capaz de generar y mantener variación morfológica debido a que puede operar de manera distinta en diferentes poblaciones a lo largo de gradientes en las condiciones ambientales (Rice y Hostert 1993, Robinson et al. 1996, Orr y Smith 1998). En particular, la necesidad de maniobrar en un ambiente acuático, determina que sobre los peces actúen presiones de selección substanciales sobre las estructuras involucradas en la natación (Boily y Magnan 2002). Al modificarse dichas estructuras, se altera la eficacia de la natación de los peces en varios aspectos: la habilidad de maniobrar, la capacidad de acelerar y modificar la dirección del nado, los costos energéticos de mantenerse en movimiento, etc. (Web 1982, 1984). Las diferencias ambientales que generan presiones diferentes sobre estas estructuras y pueden generar variación entre las poblaciones como consecuencia de una adaptación al medio ambiente local, incluyen el riesgo de depredación (Brönmark y Miner 1992, Chipps et al. 1994, Moyaho et al. 2004), la competencia por conseguir alimento (Ehlinger 1990, Magnhagen y Heibo 2001) y factores físicos del ambiente como la velocidad de la corriente (McLaughlin y Grant, 1994). La selección natural puede entonces generar aislamiento reproductivo entre las poblaciones como consecuencia de la acumulación de diferencias adaptativas de los organismos a un medio ambiente particular (Mayr 1963, Jiggins et al. 2001) o bien, de entrar nuevamente en contacto, reforzar el aislamiento reproductivo a través de la



inviabilidad o poca competitividad de los híbridos (Dobzhansky 1937, Butlin 1995, Noor 1999).

La selección sexual también es capaz de generar variación en la morfología. Dado que la calidad de los machos varía dentro de las poblaciones, la selección sexual actúa promoviendo éxito reproductivo diferencial entre ellos (Verrell 1999). Únicamente los machos elegidos por las hembras o los vencedores en la competencia con otros machos transmiten sus genes a las siguientes generaciones (Andersson 1994). Ciertos atributos morfológicos de los machos suelen ser evaluados por las hembras al momento de decidir con quién reproducirse y por lo tanto determinan el éxito reproductivo de los machos. Por ejemplo, las aletas de los peces son blanco de la selección sexual. Las hembras de *Poecilia reticulata* usan el tamaño de la aleta caudal como criterios en la elección de pareja, (Bischoff et al. 1985). Mientras que las hembras del pez espinoso *Gasterosteus aculeatus* prefieren a los machos con aletas pectorales más desarrolladas no solamente por la capacidad para airear los huevos, sino porque se ha demostrado que pueden reflejar la resistencia a las infecciones (ej. el acantocéfalo *Pomphorhynchus lavis*; Bakker y Mundwiler 1999). Como consecuencia de estas preferencias se establece una coevolución entre los sexos mediante una correlación entre la preferencia de las hembras y los caracteres "atractivos" de los machos (Fisher 1930), o bien a través de una correlación entre la preferencia de las hembras, y caracteres de los machos que reflejen calidad genética (Williams 1966, Zahavi 1975, 1977). Este proceso ocasionaría un desarrollo más allá del óptimo esperado, como se ha demostrado en *Girardinichtys multiradiatus* y en *Poecilia reticulata*, donde el aumento en el tamaño de las aletas ha provocado que los machos nadan de una manera menos eficiente (Macías García et al. 1994, Karino et al. 2006).

Bajo cualquiera de las hipótesis, la magnitud de los atributos de los machos evolucionará hasta el punto en que los beneficios de conseguir más apareamientos se vea contrarrestado por la acción de otras fuerzas selectivas.



Dado que en alopatría las diferentes condiciones del medio ambiente ocasionan que los costos y beneficios de aparearse con un determinado fenotipo sean diferentes, las poblaciones evolucionarán a puntos de equilibrio particulares, originando con ello variación interpoblacional de los caracteres de los machos y de la selectividad de las hembras (Basolo y Wagner 2004). Esta variación en la morfología explicaría en parte el aislamiento reproductivo encontrado entre algunas poblaciones de *P. reticulata* (Alexander y Breden 2004).

Si bien existe evidencia de que la variación morfológica puede ser originada tanto por la selección sexual (Wilson et al. 2000, Svensson et al. 2006) como por la selección natural (Møller 1995, Dynes et al. 1999), la pregunta sobre cuál fuerza es la principal responsable del origen de esta variación continúa siendo motivo de debate (Price 1998, Arnegard y Kondrashov 2004).

El hábitat de *Girardinichthys multiradiatus* lo componen diferentes cuerpos de agua inmersos en un paisaje volcánico cuya historia ha dejado varias poblaciones aisladas entre si, y en consecuencia han evolucionando de manera independiente en ambientes distintos. Además, Macías Garcia et al (2004) demostraron que la morfología es un aspecto importante en la elección de pareja de esta especie. Es entonces factible que alguna o ambas fuerza evolutivas puedan originar variación geográfica en la morfología de las poblaciones y dado que existe evidencia respecto a que la variación morfológica puede llevar a la aparición de aislamiento reproductivo entre las poblaciones (Endler 1977, Coyne 1992, Møller 1995), es de considerable importancia conocer cual es el impacto de ambas fuerzas en el origen de dicha variación.

Debido a que la selección sexual y la selección natural pueden modificar los atributos morfológicos de manera distinta, la comparación del tipo de modificaciones y la intensidad de estos cambios puede ayudarnos a entender la importancia de estas fuerzas en la generación de variación dentro



de una especie. Para ello se pusieron a prueba las siguientes predicciones. Dada la ausencia de evidencia respecto a que los sexos de *G. multiradiatus* estén ocupando nichos ecológicos distintos (Macías Garcia 1994), la presencia de dimorfismo sexual es una evidencia de la acción de la selección sexual. Una mayor varianza interpoblacional en los machos que en las hembras de aquellos atributos que definen el dimorfismo sexual indica que es la acción de la selección de pareja por parte de las hembras la responsable de dicha divergencia. En cambio esperaríamos variación correlacionada en ambos sexos en atributos sexualmente monomórficos si las diferencias entre poblaciones se debieran a la selección natural.

Método

Se colectaron 157 individuos de 5 poblaciones aisladas entre sí. Santiago (18 hembras, 21 machos) y Salazar (16 hembras, 13 machos) pertenecientes a la cuenca del Lerma. Zempoala (12 hembras, 11 machos) y Porvenir (18 hembras, 20 machos) que se encuentran en la cuenca del río Balsas y San Juanico (16 hembras, 12 machos) que se halla en la cuenca del río Pánuco (ver mapa en el capítulo 5). Los peces se trasladaron al laboratorio, en donde se les mantuvo bajo fotoperíodos de 12 horas luz y fueron alimentados 2 veces al día con alimento comercial en hojuelas.

Los peces fueron anestesiados colocándolos en un recipiente con benzocaína diluida en acetona al 1%, y fotografiados junto a una escala con una cámara digital Olympus C2500-L bajo condiciones estandarizadas. Después de tomar la fotografía, cada pez fue colocado en un recipiente con agua e intensa aireación hasta que se recuperó de la anestesia. Con el programa de cómputo Image Tool™ medimos estructuras que han sido implicadas en la selección sexual y estructuras para las cuales no existe evidencia de que intervengan en la elección de pareja (figura 1).

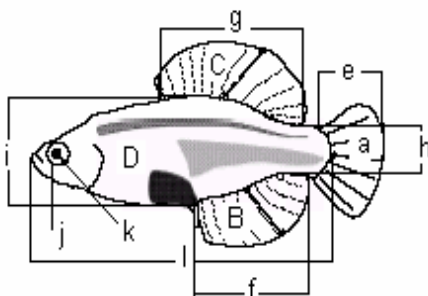




Figura 1. Datos morfológicos analizados en las poblaciones de *G. multiradiatus*. A, área de la aleta caudal; B, área de la aleta anal; C, área de la aleta dorsal; D, área del cuerpo; e, longitud de la aleta caudal, f, longitud de la base de la aleta anal; g, longitud de la base de la aleta dorsal; h, altura mínima; i, altura máxima; j, diámetro del ojo; k, diámetro de la pupila.

Resultados

Los análisis se llevaron a cabo usando como variables diferentes medidas de las aletas (área y longitud) que no se habían medido directamente en trabajos previos y sugieren que son blanco de la elección de pareja (tabla 1). La información obtenida de los siguientes análisis fue complementada con pruebas adicionales (ver detalles en el capítulo 4).

Tabla 1. Dimorfismo sexual en las poblaciones de *G. multiradiatus* (Machos= 77; hembras= 80). Agrupando los datos de las 5 poblaciones, las pruebas de t para datos independientes muestran la existencia de dimorfismo sexual en casi todos los caracteres morfológicos comparados. Los coeficientes de variación muestran mayor variación en los machos que en las hembras ($T=6$, g.l.=8, $p=0.0003$; $t=-0.998$, g.l.=12, $p=0.338$).

Carácter	Machos		Hembras		p
	x ± d.e.	c.v.	x ± d.e.	c.v.	
Longitud Estándar	3.126 ± 0.031	12.13	3.368 ± 0.409	9.80	0.04
Altura Máxima	0.941 ± 0.074	12.32	0.915 ± 0.113	12.21	0.09
Altura Mínima	0.418 ± 0.030	7.18	0.427 ± 0.031	7.15	0.07
Diámetro del Ojo	0.261 ± 0.018	10.61	0.245 ± 0.026	6.96	<0.001
Diámetro de la pupila	0.122 ± 0.010	8.54	0.125 ± 0.011	8.41	0.1
Área Total	3.987 ± 0.529	11.07	3.168 ± 0.351	13.28	<0.001
Longitud de la Base de la Aleta Anal	0.8705 ± 0.108	15.92	0.575 ± 0.092	12.45	<0.001
Longitud de la Base de la Aleta Dorsal	1.243 ± 0.138	11.58	0.834 ± 0.096	10.09	<0.001
Longitud de la Aleta Caudal	0.570 ± 0.043	7.57	0.519 ± 0.037	7.09	<0.001
Área de la Aleta Anal	0.618 ± 0.159	36.108	0.202 ± 0.073	25.82	<0.001
Área de la Aleta Dorsal	0.878 ± 0.238	30.05	0.272 ± 0.106	23.13	<0.001
Área de la Aleta Caudal	0.494 ± 0.054	11.28	0.422 ± 0.048	11.05	<0.001



Los datos de las medidas lineales fueron estandarizados para evitar que diferencias en el tamaño de los peces entre las poblaciones sesgara los resultados de las mediciones de los demás caracteres. Dado que las áreas de las aletas no pueden estimarse a partir de una regresión lineal, las medidas involucrando áreas se estandarizaron ajustándolas como una proporción del total del área del cuerpo.

La hipótesis de la selección sexual predice que si las poblaciones están sujetas a la acción de esta fuerza, se originará un dimorfismo sexual como consecuencia de la preferencia de las hembras sobre atributos específicos de los machos. Las pruebas de t para datos independientes muestran que la especie *G. multiradiatus* es sexualmente dimórfica (tabla 1), y los coeficientes de variación muestran mayor variación en los machos que en las hembras. Los análisis de varianza mostraron que dicho dimorfismo existe en todas las poblaciones estudiadas, siendo los atributos más importantes en el origen del dimorfismo, los atributos asociados a las aletas, confirmándose con ello que estos atributos en los machos están siendo seleccionados por parte de las hembras (tabla 2).

Tabla 2. Dimorfismo sexual en las poblaciones de *G. multiradiatus* con los atributos morfológicos que contribuyeron a dicho dimorfismo en cada una de las poblaciones estudiadas.

	Porvenir F _(12,38) =31.28 P<0.001	Salazar F _(12,29) =6.98 P<0.001	San Juanico F _(12,28) =8.11 P<0.001	Santiago F _(12,39) =14.85 P<0.001	Zempoala F _(12,23) =15.62 P<0.001
Longitud estándar	p=0.407	p=0.364	p=0.03	p<0.001	p=0.001
Diámetro ojo	p=0.082	p<0.001	p=0.103	p=0.09	p=0.15
Diámetro pupila	p=0.557	p=0.089	p=0.115	p=0.282	p=0.239
Altura mínima	p=0.670	p=0.918	p=0.157	p=0.011	p=0.101
Altura máxima	p=0.03	p=0.232	p=0.838	p=0.775	p=0.866
Área aleta caudal	p<0.001	p<0.001	p=0.009	p=0.012	p=0.008



Área aleta anal	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001
Área aleta dorsal	p<0.001	P<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001
Longitud aleta caudal	p<0.001	p=0.009	p=0.011	p=0.005	p=0.018
Longitud base aleta anal	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001
Longitud base aleta dorsal	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001	p<0.001

Analizando la variación interpoblacional del área de las aletas (figura 2), encontramos que existen diferencias en los machos entre las poblaciones ($F_{12,77}=4.42$, $p<0.001$). La prueba post hoc de la honestidad de Tukey encontró diferencias en el área de la aleta anal entre Zempoala con Santiago ($p=0.037$) y San Juanico ($p=0.047$); en el área de la aleta dorsal entre Porvenir y las demás poblaciones (Santiago $p=0.008$, Zempoala $p<0.001$, Salazar $p=0.01$, San Juanico $p=0.002$); en el área de la aleta caudal entre Salazar y las demás poblaciones (Porvenir $p<0.001$, Santiago $p<0.001$, Zempoala $p<0.001$, San Juanico $p<0.001$). En las hembras no se encontraron diferencias ($F_{12,80}=1.385$, $p=0.149$).

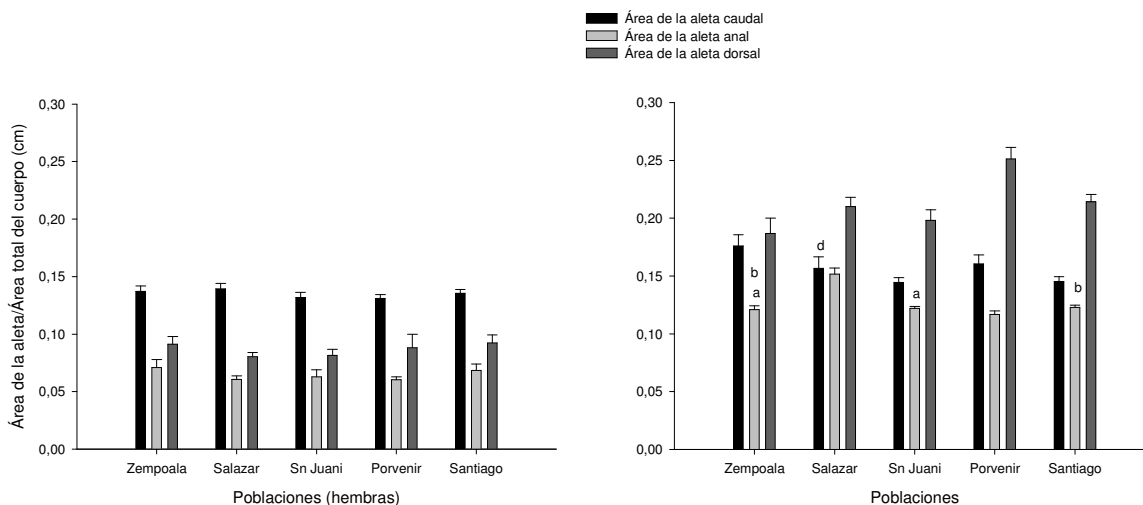




Figura 2. Variación morfológica en el área de las aletas de ambos sexos (promedio \pm error estándar). Los análisis de varianza mostraron variación morfológica en machos pero no en hembras (machos=77, hembras=80).

Entre los machos existe variación tanto en la longitud de la base de la aleta anal ($F_{12,77}=5.962$, $p=0.001$) como en la longitud de la base de la aleta dorsal ($F_{12,77}=4.984$, $p=0.004$; figura 3). En las hembras por el contrario no se encontraron diferencias significativas en ninguna de las variables (longitud de la base de la aleta anal: $F_{4,80}=1,180$, $p=0.32$, $F_{4,80}=1.532$, $p=0.12$, figura 3).

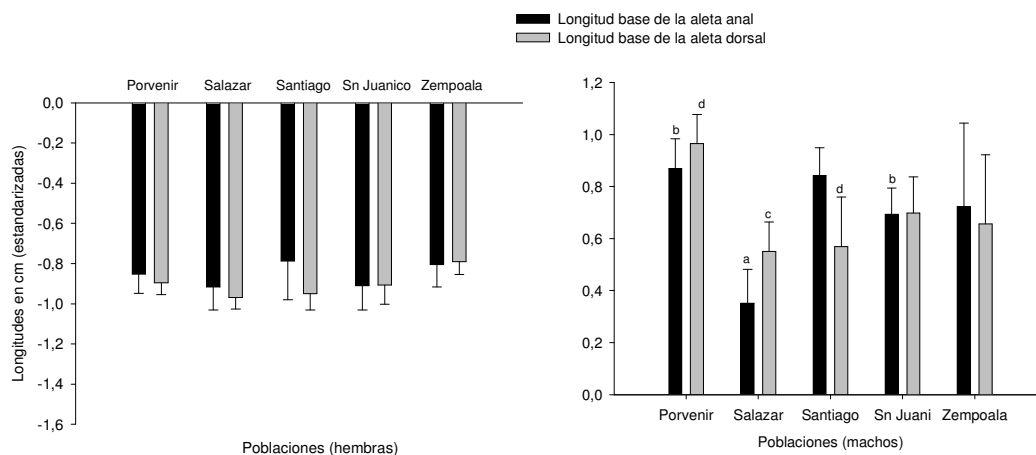


Figura 3. Variación en las longitudes de las aletas anal y dorsal (promedio \pm error estándar). Se encontraron diferencias interpoblacionales en estos atributos en machos pero no en hembras (machos=77, hembras=80).

Los análisis del diámetro del ojo y diámetro de la pupila (figura 4), así como la altura máxima y altura mínima (figura 5) mostraron diferencias tanto en machos ($F_{12,77}=4.898$, $p<0.001$) como en hembras ($F_{12,80}=5.123$, $p<0.001$). Las pruebas post hoc de la honestidad de Tukey revelaron diferencias entre las poblaciones en el diámetro del ojo entre Santiago y Porvenir ($p=0.006$); diámetro de la pupila entre Salazar con San Juanico ($p=0.02$) y con Zempoala ($p=0.045$), altura máxima entre Porvenir y Salazar ($p=0.001$), Santiago



($p=0.001$), San Juanico ($p=0.001$), entre Zempoala con Salazar ($p=0.02$) y San Juanico ($p=0.01$); en la altura mínima entre Porvenir con Salazar ($p=0.004$) y San Juanico ($p=0.003$). En cuanto a las hembras, las pruebas post hoc de la honestidad de Tukey mostraron diferencias entre las poblaciones en el diámetro de la pupila entre el Porvenir y las demás poblaciones (Salazar $p=0.001$, Santiago $p=0.001$, San Juanico $p=0.001$, Zempoala $p=0.002$); Altura máxima entre San Juanico y el Porvenir ($p=0.007$); altura mínima entre el Porvenir con Salazar ($p=0.031$) y San Juanico ($p=0.048$).

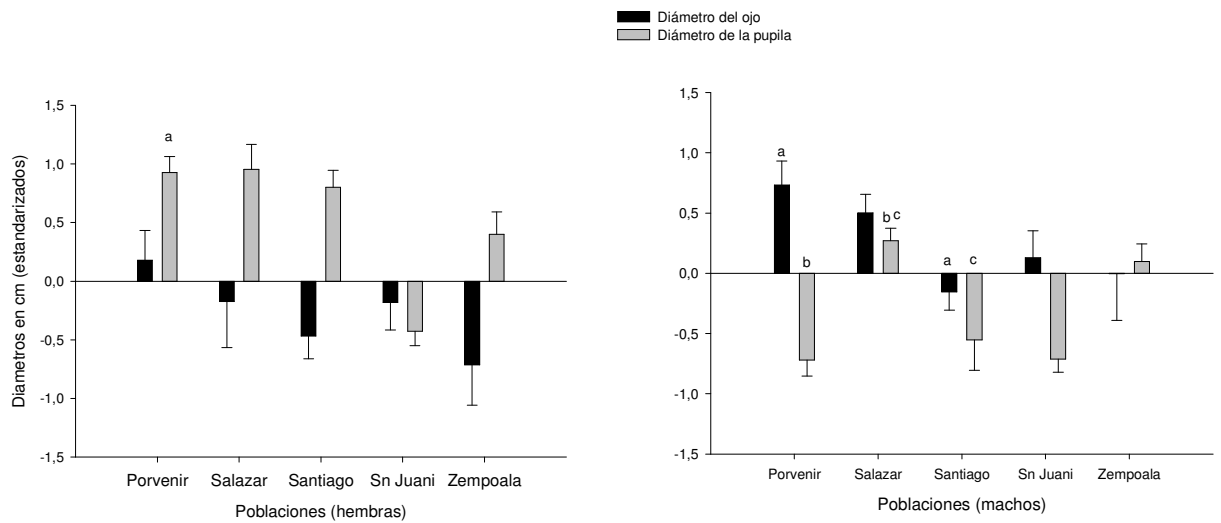


Figura 4. Variación en el diámetro del ojo y la pupila (promedio \pm error estándar). Se encontraron diferencias interpoblacionales tanto en machos como en hembras (machos=77, hembras=80).

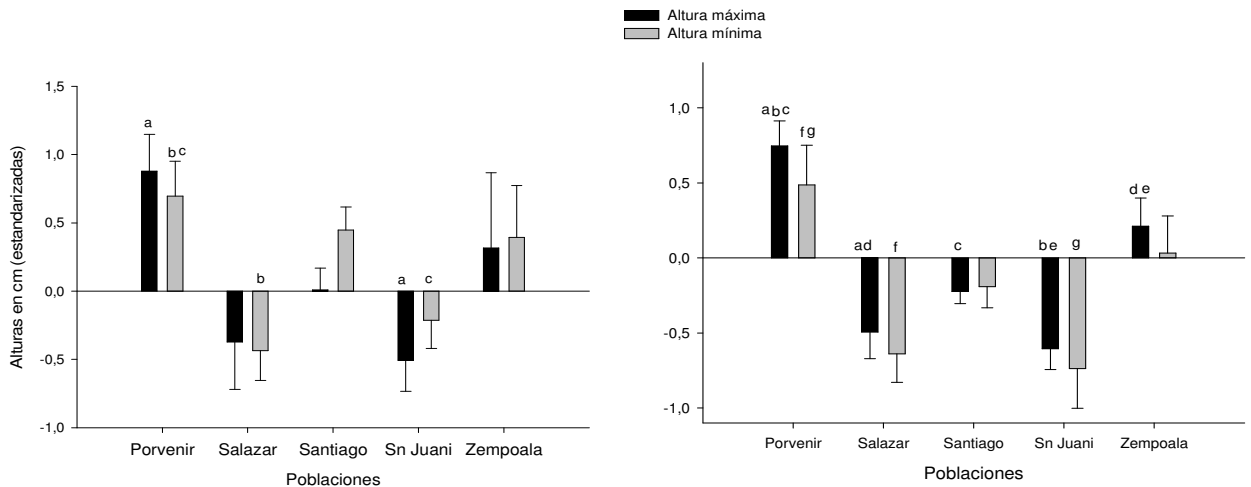




Figura 5. Variación en las alturas mínima y máxima (promedio \pm error estándar). Se encontraron diferencias significativas interpoblacionales tanto en hembras como en machos (machos=77, hembras=80).

Discusión

La presencia de dimorfismo sexual es evidencia de la acción de selección sexual (sensu Panhuis *et al.* 1998). Por lo tanto, el haber encontrado que en todas las poblaciones de *G. multiradiatus* existe dimorfismo sexual, sugiere que la selección sexual está actuando en esta especie. Una explicación alternativa apela a la selección natural, al argumentar que si los sexos ocupan diferentes nichos ecológicos, ocasionando que las presiones de selección sean distintas, se originaría un dimorfismo ecológico entre los sexos (Ligon 1968, Slatkin 1984). Sin embargo no hay evidencia de que los sexos de esta especie estén ocupando nichos ecológicos diferentes (Macías García 1994).

Las aletas de los peces son muy importantes para una natación eficiente y por ello se espera que sean blanco de la selección natural (Domeneci y Blake 1997, Dynes *et al.* 1999, Pakkasmaa y Piironen 2001). Así se ha encontrado que en la trucha café (*Salmo trutta*), los individuos con aletas caudales más grandes pueden nadar contra corriente por periodos de tiempo más largos (Ojanguren y Braña 2003). Mientras que en la rocha (*Rutilus rutilus*) la presencia de depredadores ocasiona que la morfología de las aletas sea diferente a la de los individuos que viven en ambientes sin depredadores (Eklöv y Jonsson 2007). Como consecuencia de la adaptación de los individuos a las condiciones locales en las cuales viven, se esperaría que la morfología sufriera modificaciones que les permitiera evadir a los depredadores o forrajear con mayor eficacia y por lo tanto generar variación geográfica en estas estructuras. Por ejemplo, en el pez sol (*Lepomis macrochirus*) individuos que ocupan ambientes distintos (bénticos y limnéticos) muestran variaciones morfológicas en concordancia con el ambiente en el que viven (Chipps *et al.* 2004). Sin embargo, esto no explica por qué en *G. multiradiatus*, existe una variación interpoblacional en el tamaño



de las aletas en los machos pero no en las hembras dado que como se mencionó anteriormente, los sexos no ocupan nichos ecológicos distintos.

Por otra parte, las aletas también pueden estar evolucionando bajo la dirección de la selección sexual. Las hembras son capaces de promover el desarrollo de las aletas caudales de los machos al preferirlas. Esto se ha encontrado en *Poecilia reticulata* (Bischoff et al. 1985) y en *Xiphophorus helleri* (Rosenthal y Evans 1998). Las hembras pueden causar el mismo efecto en las aletas dorsales de los mollies (*Poecilia mexicana*), donde las hembras prefieren a los machos con estas estructuras más desarrolladas (Jordan et al. 2006).

Dadas las ventajas que el desarrollo de las aletas les confiere a los individuos de ambos sexos en términos de sobrevivencia, se esperaría que estas estructuras evolucionaran hasta alcanzar un óptimo que sería determinado por las condiciones particulares del ambiente en el que viven. Sin embargo, esto no es así. En *P. reticulata* los machos han desarrollado aletas caudales más grandes que las hembras, ocasionando con ello que los machos sean nadadores poco eficientes en comparación con las hembras (Karino et al. 2006) y gasten más energía en la natación (Basolo y Alcaraz 2003). Lo mismo sucede en *Xiphophorus montezumae*, donde la presencia de la espada disminuye la eficiencia de la natación de los machos sin importar el tamaño de esta estructura (Kruesi y Alcaraz 2007). Estos ejemplos sugieren fuertemente que la selección sexual y la selección natural tienen efectos opuestos en la evolución de las aletas.

Usando una medida indirecta del tamaño de las aletas se encontró que en *G. multiradiatus* el tamaño de estas estructuras se ha desarrollado más allá del esperado para un óptimo desempeño en la natación (Macías García et al. 1994) ya que disminuyen su capacidad de movilidad haciéndolos más vulnerables a los depredadores en comparación con las hembras. Existe una coincidencia entre los machos de *G. multiradiatus*, *P. reticulata* y *X. montezumae*: los machos con mayor desarrollo de las aletas y por lo tanto con un pobre desempeño en la natación, son los preferidos por las hembras.



Entonces, el haber encontrado que las aletas son las principales estructuras que diferencian a los machos de las hembras y la existencia de una mayor varianza de estos atributos entre los machos de las distintas poblaciones, sugiere que es la elección de pareja por parte de las hembras, y no la selección natural quien rige la evolución morfológica en estas poblaciones y por lo tanto es la responsable de la variación morfológica encontrada entre las poblaciones de *G. multiradiatus*.

El haber desarrollado las aletas más allá del óptimo para nadar, también descarta que hayan evolucionado a consecuencia de la competencia interespecífica, ya que los individuos con aletas más desarrolladas tienen más problemas maniobrando durante los combates con otros machos (Macías Garcia et al. 1994, Macías Garcia et al. 1998). Si bien existe la posibilidad de que el tamaño de las aletas y la coloración hayan evolucionado como señales de advertencia hacia otros machos, dichas señales también podrían servir a las hembras como indicadores de calidad y por lo tanto terminar siendo ellas quienes dirijan el desarrollo de estos apéndices.

Fleming y Gross (1994) encontraron en el salmón *Oncorhynchus kisutch* que sobre la morfología de las hembras actuaba principalmente la selección natural, mientras que en los machos la selección sexual era la principal responsable de la morfología de los machos. Nuestros resultados van en la misma dirección y se ven apoyados por el hecho de que no existe variación en los atributos sexualmente seleccionados (tamaño de las aletas) entre las hembras de las poblaciones estudiadas y sí existe variación en dichos atributos en los machos entre las mismas poblaciones.

Para que dicha variación pueda conducir a que los individuos de distintas poblaciones queden aislados reproductivamente es necesario que exista una correspondencia en la preferencia de las hembras. En este trabajo hemos encontrado que los machos de las distintas poblaciones se diferencian de las demás. Los machos de Zempoala parecen estar diferenciándose de las demás con respecto al área de la aleta anal, los de Porvenir en el área de la



aleta dorsal y los de Salazar en el área de la aleta caudal. Dado que estas estructuras son al menos parcialmente sexualmente seleccionadas, sugerimos que es la elección de pareja quien está promoviendo la divergencia de caracteres entre estas poblaciones.

Sin embargo, los resultados de los análisis de varianza presentan variación tanto en el tamaño de las aletas como en los atributos que han evolucionado bajo la dirección de la selección natural. No así en las hembras en las cuales solo encontramos variación en los atributos que se han desarrollado bajo la presión de la selección natural. Ello permite concluir que la morfología de los machos se encuentra divergiendo bajo la acción tanto de la selección sexual como de la selección natural, mientras que la morfología de las hembras solo se encuentra divergiendo como consecuencia de la acción de la selección natural. Existe evidencia respecto a que en muchas ocasiones una interacción entre las dos fuerzas determina la morfología de los individuos (Gray y Cade 1999, Basolo y Wagner 2004). Nuestros resultados así lo sugieren, aunque cada una de las fuerzas actúa de manera diferencial en cada sexo.

Referencias

- Alexander, H. J. y Breden, F. 2004. Sexual isolation and extreme morphological divergence in the Cumaná guppy: a possible case of incipient speciation. *Journal of Evolutionary Biology* **17**, 1238-1254.
- Andersson. M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, New Jersey.
- Arnegard, M. E. y Kondrashov, A. S. 2004. Sympatric speciation by sexual selection alone is unlikely. *Evolution* **58**, 222.-237.
- Bakker, T. C. M. y Mundwiler, B. 1999. Pectoral fin size in a fish species with paternal care: a condition-dependent sexual trait revealing infection status. *Freshwater Biology* **41**, 543-551.



- Basolo, A. L. y Alcaraz, G. 2003. The turn of the sword: length increases male swimming costs in swordtails. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **270**, 1631-1636.
- Basolo, A. L. y Wagner, W. E. 2004. Covariation between predation risk, body size and fin elaboration in the green swordtail, *Xiphophorus helleri*. *Biological Journal of the Linnean Society* **83**, 87-100.
- Bischoff, R. J., Gould, J. L. y Rubenstein, D. I. 1985. Tail size and female choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* **17**, 253-255.
- Boily, P. y Magnan, P. 2002. Relationship between individual variation in morphological characters and swimming costs in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) and yellow perch (*Perca flavescens*). *Journal of Experimental Biology* **205**, 1031-1036.
- Butlin, R. K. 1995 Reinforcement: an idea evolving. *Trends in Ecology and Evolution* **10**, 432-433.
- Brönmark, C. y Miner, J. 1992. Predator-induced phenotypical change in body morphology in Crucian carp. *Science* **258**, 1348-1350.
- Chipps, S. R., Dubar, J. A. y Wahl, D. H. 2004. Phenotypic variation and vulnerability to predation in juvenile bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Oecologia* **138**, 32-38.
- Coyne, J. L. 1992. Genetics and speciation. *Nature* **355**, 511-515.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. 2d ed. Murray, London.
- Dobzhansky, T. G. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Domeneci, P. y Blake, R. 1997. The kinematics and performance of fish fast-start swimming. *J. Exp. Biol.* **200**, 1165-1178.
- Dynes, J., Magnan, P., Bernatchez, L. y Rodriguez, M.A. 1999. Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *Journal of Fish Biology* **54**, 955-972.



- Ehlinger, T.J. 1990. Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology* **71**, 886-896.
- Eklov P y Jonsson P. 2007. Pike predators induce morphological changes in young perch and roach *Journal of Fish Biology* **70**, 155-164.
- Endler, J. A. 1977. *Geographic variation, speciation, and clines*. Princeton University Press, Princeton.
- Fisher, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.
- Fleming, I. A. y Gross, M. R. 1994. Breeding competition in a pacific salmon (Coho: *Oncorhynchus kisutch*): Measures of natural and sexual selection *Evolution* **48**, 637-657.
- Gislason, D., Ferguson, M. M., Skúlason, S. y Snorrason, S. S. 1999. Rapid and coupled phenotypic and genetic divergence in Icelandic arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 2229-2234.
- Gonzalez Zuarth, C. y Macías Garcia, C. 2006. Phenotypic differentiation and pre-mating isolation between allopatric populations of *Girardinichthys multiradiatus*. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **273**, 301-307.
- Gray, D. A. y Cade, W. H. 1999. Sex, death, and genetic variation: natural and sexual selection on cricket song. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **266**, 707-709.
- Jiggins, C. D., Naisbit, R. E., Coe, R. L. y Mallet, J.M. 2001. Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. *Nature* **411**, 302-305.
- Jordan, R. C., Howe, D. V., Knight, T y Gould, J. L. 2006. Female choice linked to male dorsal fin height in a shortfin molly. *Journal of Ethology* **24**, 301-304.
- Karino, K., Orita, K. y Sato, A. 2006. Long tails affect swimming performance and habitat choice in the male guppy. *Zoological Science* **23**, 255-260.



- Kristjánsson, B. K., Skúlason, S. and Noakes, D. L. G. 002. Morphological segregation of Icelandic threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L). *Biological Journal of the Linnean Society* **76**, 247-257.
- Kruesi, K. y Alcaraz, G. 2007. Does a sexually selected trait represent a burden in locomotion? *Journal of Fish Biology* **70**, 1161-1170.
- Ligon, J.D. 1968. Sexual differences in foraging behavior in two species of *Dendrocopus* woodpeckers. *Auk* **85**, 203-215.
- Macías Garcia, C., Jimenez, G. y Contreras, B. 1994. Correlational evidence of sexually selected handicap. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **35**, 253-259.
- Macías Garcia, C., Saborio, E. y Berea, C. 1998. Does male biased predation lead to male scarcity in viviparous fish? *Journal of Fish Biology* **53**, s104-s107.
- Macías Garcia, C. y Saborío, E. 2004. Multiple paternity and male phenotype in a viviparous fish. *Environmental Biology of Fishes* **70**, 211-217.
- Mayr, E. 1963 *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Magnhagen, C. y Heibo, E. 2001. Gape size allometry in pike reflects variation between lakes in prey availability and relative body depth. *Functional Ecology* **15**, 754-762.
- McLaughlin, R. L. and Grant, J. W. A. 1994. Morphological and behavioural differences among recently-emerged brook charr, *Salvelinus fontinalis*, foraging in slow- vs. fast-running water. *Environmental Biology of Fishes* **39**, 289-300.
- Møller, A. P. 1995. Sexual selection in the barn swallow (*Hirundo rustica*). V. Geographic variation in ornament size. *Journal of Evolutionary Biology* **8**, 3-19
- Moyaho, A., Macías Garcia, C. y Manjares, J. 2004. Predation risk is associated with the geographic variation of a sexually selected trait in a viviparous fish (*Xenotoca variata*). *Journal of Zoology* **262**, 265-270.
- Noor, M. A. F. 1999 Reinforcement and other consequences of sympatry. *Heredity* **83**, 503-508.



- Ojanguren A. F., Braña, F. 2003. Effects of size and morphology on swimming performance in juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 241-246.
- Oliveira, R.F. y Almada, V.C. 1995. Sexual dimorphism and allometry of external morphology in *Oreochromis mossambicus*. *Journal of Fish Biology* **46**, 1055-1064.
- Orr, M. R., and T. B. Smith. 1998. Ecology and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **13**, 502-506.
- Pahnuis, T.M., Butlin, N., Zuk, M., Tregenza, T. 1998. Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 364-371.
- Pakkasmaa, S. y Piironen, J. 2001. Morphological differentiation among local trout (*Salmo trutta*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society* **72**, 231-239.
- Price, T. 1998. Sexual selection and natural selection in bird speciation. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **353**, 251-260.
- Quinn, T. P. Hendry, A. P. y Buck, G. B. 2001. Balancing natural and sexual selection in sockeye salmon: interactions between body size, reproductive opportunity and vulnerability to predation by bears. *Evolutionary Ecology Research* **3**, 917-937.
- Rice, W. R., and E. E. Hostert. 1993. Laboratory experiments on speciation: What have we learned in 40 years? *Evolution* **47**, 1637-1653.
- Robinson, B. W., D. S. Wilson, and G. O. Shea. 1996. Trade-offs of ecological specialization: An intraspecific comparison of pumpkinseed sunfish. *Ecology* **77**:170-178.
- Rosenthal, G. G. y Evans, C. S. 1998. Female preference for swords in *Xiphophorus helleri* reflects a bias for large apparent size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* **95**, 4431-4436.
- Sandlund O.T., Gunnarsson K., Jónasson P.M., Jonsson, B., Lindem T., Magnússon K.P., Malmquist H. J., Sigurjónsdóttir H., Skúlason S.,



- Snorrason S. S. 1992. The arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn. *Oikos* **64**, 305-351.
- Schluter D, McPhail J. D. 1992. Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American Naturalist* **140**, 85-108.
- Svensson, E. I., Eroukmanoff, F. y Friberg, M. 2006. Effects of natural and sexual selection on adaptive population divergence and premating isolation in a damselfly. *Evolution* **60**, 1242-1253.
- Slatkin, M. 1984. Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution* **38**, 622-630.
- Verrell, P.A. 1999. Geographic variation in sexual behavior. En *Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms*. Pp 262-286. (editado por S.A. Foster y J.A. Endler). Oxford University Press.
- Webb, P. W. (1982). Locomotor patterns in the evolution of Actinopterygians fishes. *American Zoology* **22**, 329-342.
- Webb, P. W. 1984. Form and function in fish swimming. *Scientific American* **251**, 58-68.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton University Press, Princeton.
- Wilson, A. B., Noack-Kunnmann, K. y Meyer, A. 2000. A. Incipient speciation in sympatric Nicaraguan crater lake cichlid fishes: sexual selection versus ecological diversification. *Proceedings of the Royal Academy of Sciences of London B* **267**, 2133-2141.
- 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.

Phenotypic differentiation and pre-mating isolation between allopatric populations of *Girardinichthys multiradiatus*

Cesar González Zuarth and Constantino Macías García*

Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, UNAM A.P. 70-275. México City, CP 04510, México

Sexual selection may lead to reproductive isolation between populations through divergence in female mate choice, and population differentiation driven by female mate choice is expected to produce pre- but not post-mating isolation. We tested these hypotheses by looking at whether allopatric populations of the Amarillo (*Girardinichthys multiradiatus*), a sexually dimorphic viviparous fish with effective female choice, (i) have undergone phenotypic differentiation that may be attributed to divergence in female mate choice, and (ii) are already separated by pre- and/or post-mating reproductive barriers. We found substantial divergence in morphological traits which are the target of female mate choice, and in male courtship behaviour. Strong female preferences for homogametic males indicate substantial and symmetric pre-copulatory isolation, but the few successful heterogametic crosses produced in confinement yielded litters of the same size as those produced in homogametic matings, suggesting that post-copulatory isolation between populations is non-existent or weak. It appears that the studied populations have undergone incipient speciation with a pattern that is consistent with speciation driven by sexual selection, yet further work should assess whether divergence in female preferences has promoted male phenotypic differentiation or whether variation in male attributes has driven divergence in female preferences.

Keywords: *Girardinichthys multiradiatus*; reproductive isolation; sexual selection; pre-mating isolation; population differentiation

1. INTRODUCTION

Species remain distinct because there are barriers that prevent gene flow between them (Dobzhansky 1937). In contrast to extrinsic barriers such as geographic discontinuity, which can be ephemeral, post-zygotic and behavioural (mostly pre-zygotic; Butlin & Ritchie 1994) barriers are diagnostic of the specific status of related organisms. Post-zygotic barriers are thought to result from the accumulation through time of allelic (Dobzhansky–Muller, or M–D) incompatibilities between isolated populations (Dobzhansky 1937; Muller 1942; Orr 1995). Behavioural barriers to gene flow are thought to evolve more rapidly. These often involve a suite of signals and responses known as the Specific Mate Recognition System (SMRS; Paterson 1985). Since sexual selection frequently acts on the same characters involved in the SMRS, it has been considered as a sufficiently powerful force to generate reproductive isolation (Panhuis *et al.* 2001). Furthermore, as traits involved in sexual selection can diverge quickly and with little genetic differentiation (Coyne 1994; Sehausen & Van Alphen 1998; Uy & Borgia 2000), and given that it frequently operates before genetic incompatibilities may be expressed, sexual selection is expected to promote rapid speciation (Panhuis *et al.* 2001), but demonstrations that this process creates effective pre-mating barriers are scarce (see Magurran 1998). Here, we sought evidence that sexual selection promotes interpopulation differentiation and pre-mating isolation in a fish with effective female choice.

Girardinichthys multiradiatus is a viviparous fish from the Mexican plateau. Males possess big and colourful fins which make them vulnerable to snake predation (Macías García *et al.* 1994, 1998), and display conspicuous courtship behaviour. Both male morphology and behaviour are the targets of female mate choice (Macías García *et al.* 1994; Macías García & Saborío 2004), and the lack of an intromittent gonopodium means that males cannot circumvent female mate choice because internal insemination requires female cooperation (Macías García & Saborío 2004). As a result of a complex geomorphological history (Webb *et al.* 2004; Gesundheit & Macías García 2005), the distribution of *G. multiradiatus* has been fragmented and populations have had the opportunity to diverge. This species therefore constitutes a good model to investigate the hypothesis of rapid population divergence led by sexual selection.

2. MATERIAL AND METHODS

We used wild-caught fish from five isolated localities selected to represent the complete geographic range of the Amarillo fish. Santiago and Salazar, in the upper Lerma basin, lie at the core of this species' distribution; Porvenir and Zempoala represent two of the three groups of populations in the Balsas drainage, and San Juanico represents one of the two tributaries of the Tula (Pánuco drainage) which are occupied by *G. multiradiatus* (figure 1a).

(a) Morphological variation

Between nine and 31 males ($\bar{x} = 17$, s.d. = 8.7) and 10–18 females ($\bar{x} = 14.4$, s.d. = 3.3) of each population were

* Author for correspondence (maciasg@servidor.unam.mx).

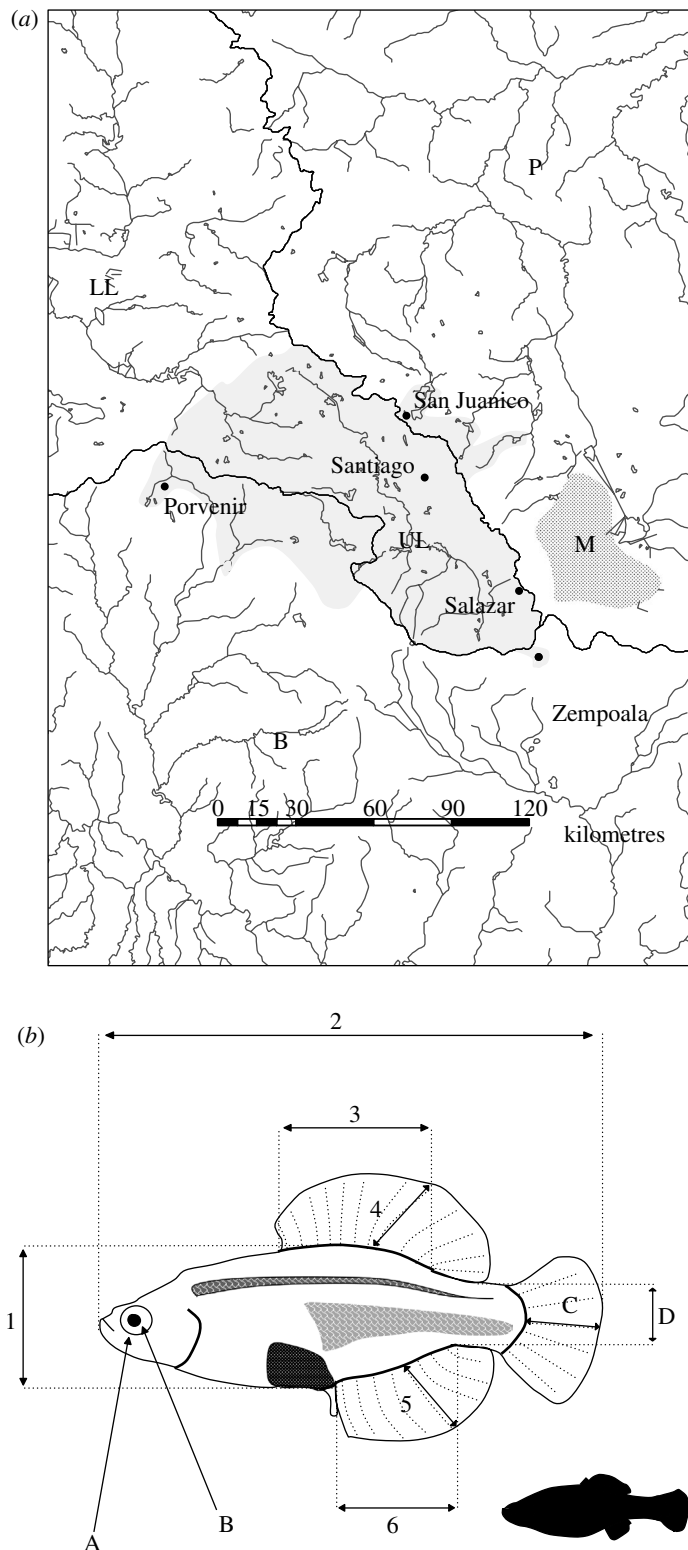


Figure 1. (a) Hydrographic map of Central Mexico showing the distribution of *Girardinichthys multiradiatus* (in gray) and the watershed divides (black lines). Most populations are found in the upper River Lerma basin (UL), but some inhabit localities in the upper reaches of a few tributaries of the Balsas (B) and Pánuco (P) basins (M=approximate location of Mexico City conurbation). (b) Male body depth (1) total length (2; an average of 3.98 cm in this study) and dorsal and anal fin morphology (3–6) have been shown to influence female mate choice. We also measured eye (A) and pupil (B) diameter, as well as caudal peduncle height (D) and caudal fin length (C) as examples of attributes presumably unrelated to sexual selection (see §3). The reduced black silhouette of a female is shown for comparison (both drawings based on fish from Zempoala).

anaesthetized with drops of 1 g benzocaine/100 ml acetone, and digital pictures were taken under standardized conditions. Using the software IMAGE TOOL, we measured six attributes related to body and fin shape, which have

previously been shown to be targets of intersexual selection in this species (Macías García *et al.* 1994; Macías García *et al.* 1998) and four attributes which have not been implicated in intersexual selection (figure 1b).

(b) Behavioural variation

Male behaviour towards females from their own population was quantified. A female was placed in a plastic bag and introduced into the experimental tank. A male was then introduced and after 15 min the female was released and the trial began, recording the duration and frequency of male displays (lateral fin display, frontal fin display, courtship fin folding, flagging and figure-of-eight dance; Macías García 1991). This was repeated for 8–12 males ($\bar{x} = 10.4$, s.d. = 1.28) from each population, each exposed only to one female. These 52 males and females were used only once in this experiment.

(c) Female mating preferences

Between 20 and 25 females from each population ($\bar{x} = 22.6$, s.d. = 1.7) were exposed to a male of their own and a male from one of the other populations (5–7 replicates per combination; $\bar{x} = 5.65$, s.d. = 0.52). We placed two males in plastic bags at opposite ends of a 40 l tank during 20 min trials. After 10 min, a female was introduced into the tank and the time that she remained at a distance of less than one body-length from each male was measured, which was facilitated by the fact that males always move towards approaching females. We also recorded the frequency of copulation attempts (mutual embraces of male and female through the plastic bag). Mate choice in these conditions is probably based on male morphology and, to a lesser degree, on behaviour (since males in bags cannot fully perform courtship displays). Dorsal fin colour (yellow in males) may have influenced sexual preference, but some wavelengths such as UV, which are used in mate choice (Macías García & Burt de Perera 2002), were not present. Chemical information was also not available.

(d) Post-mating isolation

We placed in an experimental tank one male and one female which had recently given birth in isolation, and left them undisturbed for 20 days. Then the male was removed and the female remained in the tank for a further two months (gestation in captivity = 53 ± 7.9 days, $n = 13$; E. Saborio and Macías García, unpublished data), when pregnancy was scored. Pregnancy was the result of mating with the provided male, as Goodeid females do not store sperm for consecutive broods. Five pairs were formed of each of the 25 combinations.

3. RESULTS**(a) Morphological variation**

A principal component analysis was performed to quantify the inter-population divergence in morphology and to assess whether traits involved in sexual selection are more divergent than other morphological traits. This analysis used 157 fish from both sexes and five populations. The first component (48.2% of variance explained) assigned large (absolute) loadings to the variables that have been implicated in sexual selection ($\bar{x} = 0.385 \pm 0.057$, $n = 6$), and low loadings to the eye (0.168 and 0.255) and caudal (0.041 and 0.002) measurements (see figure 1b). The second component (17.2%) gave more weight to the caudal morphology (0.684 and 0.693) than to that of the eye (0.056 and 0.015) or to morphological attributes reportedly involved in female mate choice ($\bar{x} = 0.0702 \pm 0.062$). Males and females were readily

differentiated along the dimension of PC1, but not of PC2 (figure 2a). That PC1 is a measure of sexual dimorphism in body shape was confirmed by an ANOVA ($F_{1,156} = 331.05$, $p = 0.000$), which also revealed significant differences among populations ($F_{4,156} = 4.56$, $p = 0.002$), as well as a significant sex-by-population interaction ($F_{4,156} = 3.25$, $p = 0.014$). *Post hoc* comparisons showed that some male populations were significantly different, but there were no differences between female populations (figure 2a). All of the per-population comparisons between sexes were significant.

If population differentiation were only the consequence of local differences in naturally selected morphology, male and female morphology should evolve in similar directions and at similar pace (in the absence of evidence of niche partitioning between sexes in *G. multiradiatus*; see Macías García 1994). We found that population differences in the sexually dimorphic PC1 co-varied between sexes, but a slope of greater than one suggests that male morphology is evolving more rapidly than female morphology ($r = 0.59$, Mantel test, $p = 0.007$; figure 2b). This inference is supported by the fact that the average absolute inter-male population difference (i.e. its magnitude, regardless of the direction of the difference; $\bar{x} = 0.907 \pm 0.610$) was larger than the average difference between female populations ($\bar{x} = 0.412 \pm 0.338$; paired *t*-test = 2.41, $p = 0.039$, $n = 10$). Male and female population differences in PC2 scores were almost perfectly concordant ($r = 0.96$, Mantel test, $p = 0.014$; figure 2c) and of equal magnitude (males, $\bar{x} = 0.946 \pm 0.562$; females, $\bar{x} = 0.896 \pm 0.539$; paired *t*-test = 0.49, $p = 0.635$, $n = 10$), as expected in the case of attributes which are not the target of sexual selection.

(b) Behavioural variation

The 10 recorded behavioural variables were subjected to a principal component analysis. The first principal component (PC1) explained 41.8% of the variance and gave large loadings to high-intensity courtship behaviours (i.e. flagging and figure-of-eight dance; Macías García & Saborio 2004), and the second principal component (PC2; 23.4% variance explained) gave more weight to relatively static postural displays (e.g. lateral fin display). There were substantial differences between populations in both PC1 ($F_{4,47} = 5.66$, $p < 0.001$) and PC2 ($F_{4,47} = 5.66$, $p < 0.001$; figure 3).

(c) Female mating preferences

Females of all populations spent more time with the homogametic ($\bar{x} = 235.3 \pm 22.5$ s, $n = 20$ contrasts) than with the heterogametic males ($\bar{x} = 140.8 \pm 33.3$ s). This preference was significant in 16 out of the 20 contrasts (figure 4a), and a combined analysis using data from each population only once (i.e. contrasting the mean proportion of time with homogametic versus time with heterogametic males without separating these by population) was highly significant ($t = 12.5$, d.f. = 8, $p < 0.0001$). The proportion of time spent with homogametic males ($\bar{x} = 63.2 \pm 5.7$, range 52.6–76%, $n = 20$) varied symmetrically, with reciprocal trials showing similar degrees of homogametic preference (figure 4b). Time next to a male reflects female mating preferences; 53 out of the 61 female copulation attempts were with homogametic males ($\chi^2 = 33.2$, d.f. = 1, $p < 0.0001$) and the two measures

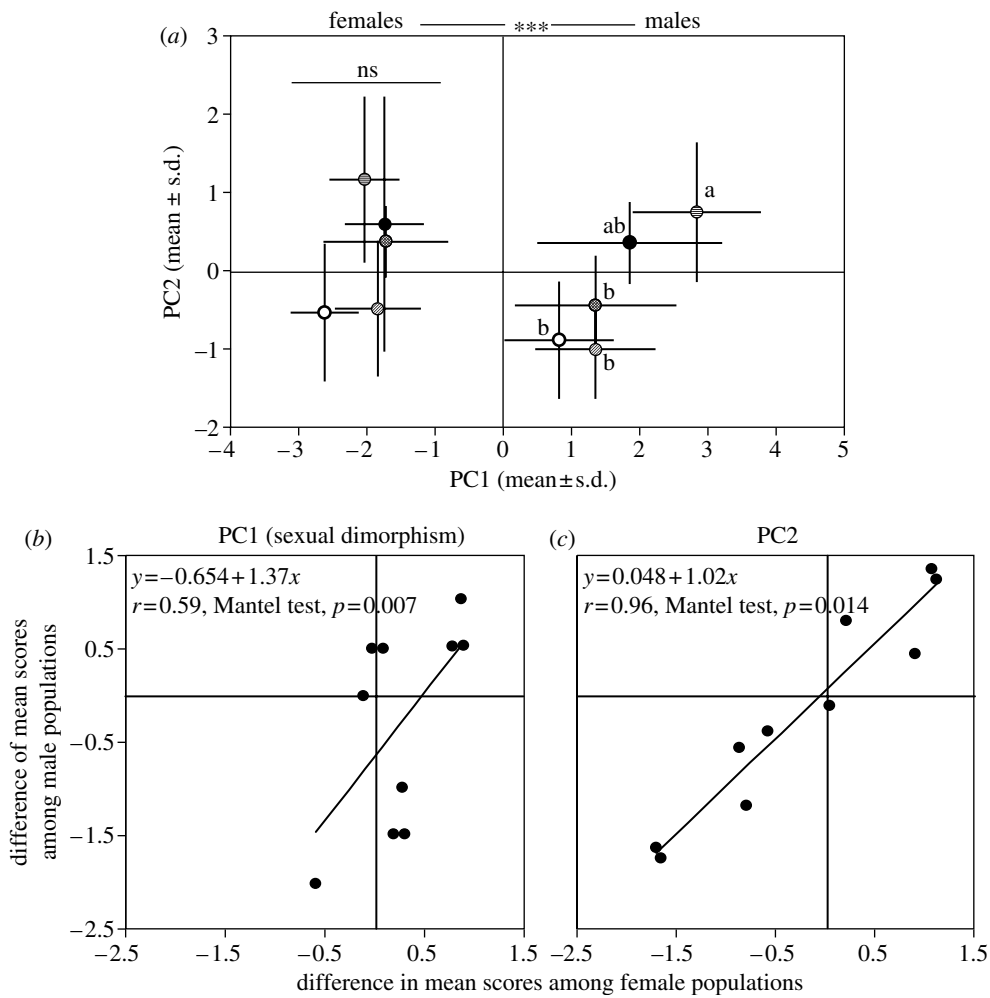


Figure 2. (a) Sexual dimorphism in body shape is captured by the first principal component (48.2% of variance explained), which differentiates between sexes and among male, but not among female populations (different letters indicate significant contrasts). (b) Although, sexes co-vary, male populations are more differentiated than female populations in their mean PC1 scores (sexual dimorphism). (c) Population divergence in non-sexually selected traits (PC2; 17.2% of variance explained) is the same for both sexes.

(tendency to copulate with homogametic male and time next to it) were significantly correlated (ordinal logistic regression; $Z = -2.66$, $p = 0.008$, $n = 113$ females).

(d) Post-mating isolation

Fourteen (56%) of the 25 females confined with homogametic males became pregnant, whereas only 24 of the 100 females confined with heterogametic males did ($\chi^2 = 8.23$, d.f. = 1, $p = 0.002$). This pattern of differential fecundity was shared by most populations, although there was some variance between populations (homogametic mating success $\bar{x} = 0.56 \pm 0.22$, heterogametic $\bar{x} = 0.24 \pm 0.17$, t -test on arcsine-transformed data, $t = 2.81$, d.f. = 4, $p = 0.048$). Fecundity (= brood size), however, was not different between homogametic ($\bar{x} = 18.2 \pm 4.3$) and heterogametic pairs ($\bar{x} = 16.2 \pm 7.3$; $t = 0.5$, d.f. = 6, $p > 0.63$).

4. DISCUSSION

A way to detect the action of the sexual selection is to quantify the magnitude of sexual dimorphism (Barraclough *et al.* 1995). We verified that sexual dimorphism, as measured by a canonical variable (PC1) largely influenced by traits that have been implicated in female mate choice (Macías García *et al.* 1994, 1998,

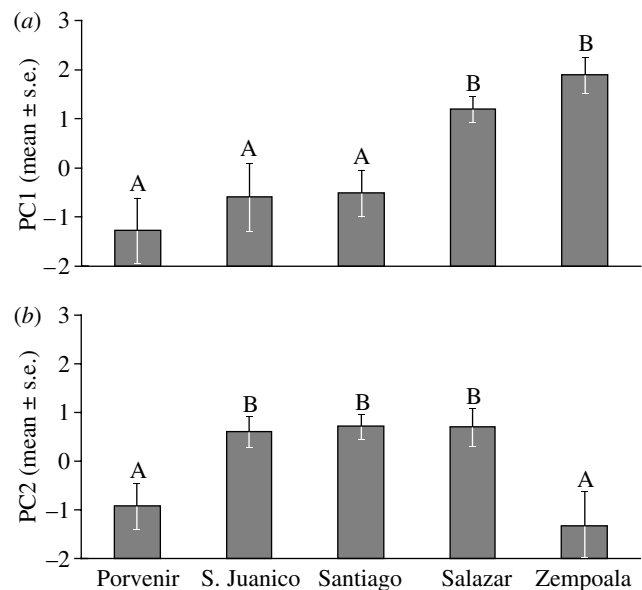


Figure 3. (a) We reduced the number of behavioural variables to two principal components, which together explain 65.2% variance in courtship. (b) Significant differences between populations (indicated with different letters) were not the same in both components, suggesting that behavioural differences are not simply the consequence of some populations being more and some less active during courtship.

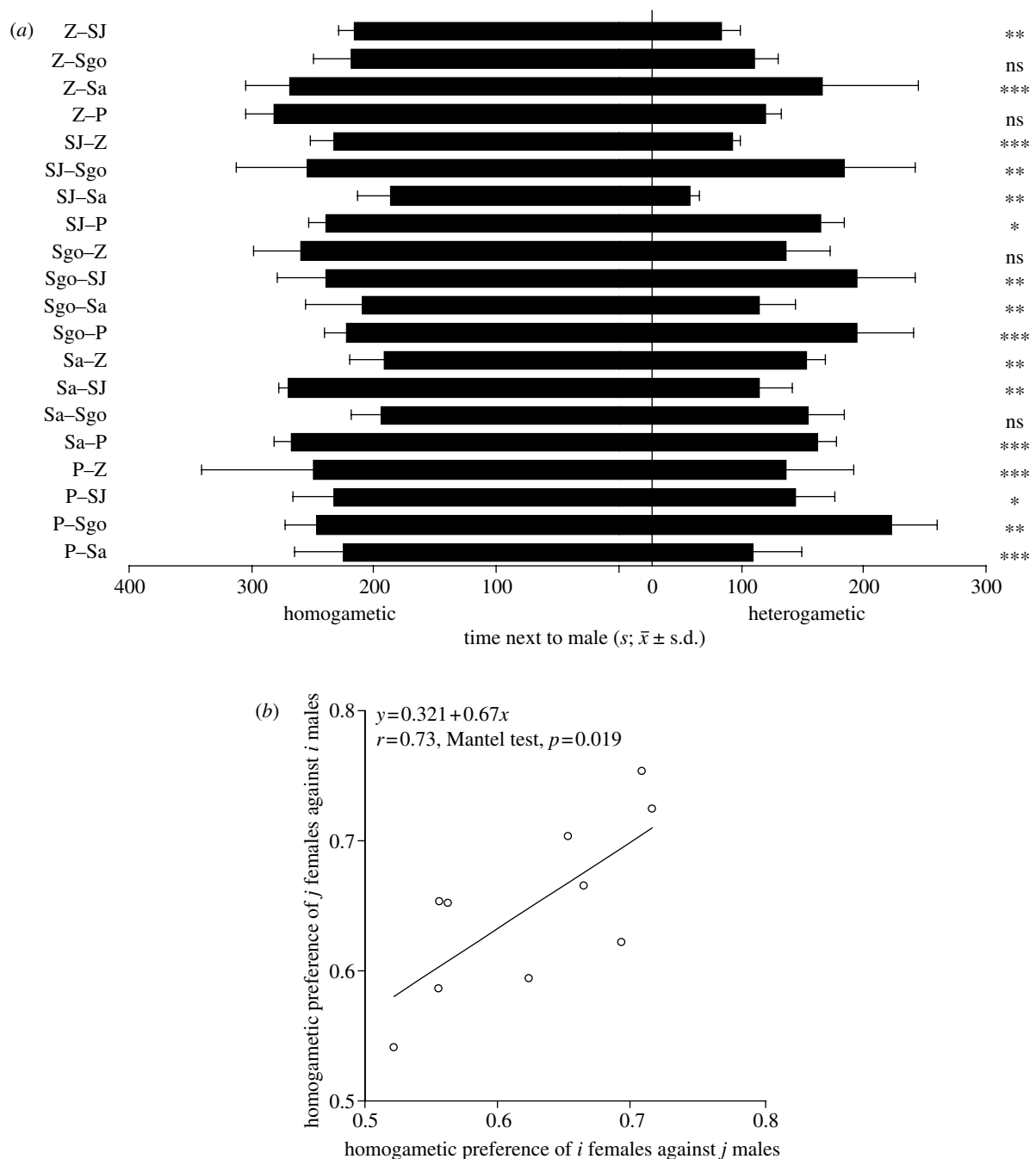


Figure 4. (a) Bars represent the mean (\pm s.d.) time spent by 5–7 females of the population indicated by the first letter in the left column (i.e. Zempoala in the first four rows) with the homogametic (left bars; note that values are positive in both directions) or the heterogametic male (SJ=San Juanico, Sgo=Santiago, Sa=Salazar and P=Porvenir) during 10 min trials. In all combinations, females spent more time with the homogametic male, but the difference was not always significant (paired *t*-tests; one, two and three asterisks denote *p*-values less than 0.05, 0.01 and 0.001, respectively). (b) The mean proportion of time with homogametic males was averaged for all the females of each population. This measure of the intensity of pre-mating isolation was symmetric, with female discrimination being correlated in reciprocal tests.

Macías García & Saborío 2004) is substantial in the Amarillo fish, and that it varies considerably between populations. We further found that variation in sexually selected morphology is greater than variation in non-sexually selected morphology and that male morphology diverged faster among populations than female morphology (this may also apply to colour, which we did not measure, since only males have yellow fins, which are the target of female choice and appear to vary in brightness between populations). These findings are consistent with the hypothesis that sexual selection drives population differentiation in this fish (Panhuis *et al.* 2001).

Population differences were not confined to body shape. Males from the five populations performed the same courtship displays, but varied markedly in their tendency to use them. Our data confirm that at least some aspects of the sexual behaviour of *G. multiradiatus* are substantially different between populations (Macías García 1994). Since we used wild-caught fish, it is possible that these differences reflect exposure to different environments before capture. We argue that this is not the case because the behaviour of fish from different populations remains distinctive in aquaria through life even if the fish are very young when captured (C. Macías García,

personal observation), and show significant additive genetic variance (Berea de la Rosa and Macías García, unpublished data). If congenital, the observed differences may be the result of local variation in the selective forces that constrain the expression of epigamic characters (with or without the involvement of differences in female mate choice), random population divergence in female choice, or both. We have identified one geographically variable constraint on ornament elaboration in *G. multiradiatus*: the prevalence of its main predator (the snake *Thamnophis melanogaster*; Macías García 1994; Macías García *et al.* 1994, 1998). Since we lack appropriate snake censuses we cannot at present determine whether variation in ecological constraints or random differences in female choice account for the observed population differentiation. We now know that female mate choice is involved.

Females from all localities demonstrated a strong predisposition to mate with homogametic males. This has been shown in other species (Endler & Houde 1995; Herring & Verrell 1996; Ritchie 1996), but in addition we found that the strength of the female preference for homogametic males was symmetrical, with females of a given population being as discriminating in favour of their own males when presented alongside males of another locality, as were females from the latter population when the reciprocal test was applied. This pattern implies that female *G. multiradiatus* do not have open-ended preference functions, since that would produce asymmetries in female homogametic preference as males from populations where ornaments are more developed would be preferred by females from their own as well as from other populations. The observed pattern rather suggests that female Amarillo fish have convex mating preference functions that are not completely overlapped between populations, probably due to local differences in the costs of displaying the male ornaments. This inference should be experimentally verified. It must also be experimentally verified to what extent female preferences translate into mating isolation in the presence of male–male competition (Macías García 1994).

Females given access to only one male were more likely to become pregnant if the male was homogametic than if it was heterogametic. This pattern has four possible explanations: (i) females copulated with both types of male but the capacity of heterogametic sperm to inseminate ova was reduced; (ii) both copulation rate and fecundity were similar between homogametic and heterogametic pairs, but heterogametic embryos were less viable; (iii) females copulated only with males that were genetically compatible, which was more likely to occur in homogametic pairs; or (iv) fertility was the same between homogametic and heterogametic pairs, but females refused more often to mate with heterogametic than with homogametic males. Some pairs of each combination were fertile, thus heterogametic sperm appears capable of inseminating ova (explanation (i), above). Litter size was not different between the two types of pair, therefore heterogametic embryos are not necessarily unviable (ii). We cannot rule-out the possibility that females can detect post-zygotic compatibility with a male prior to copulation (iii), but a more parsimonious explanation given the results of the female-choice tests (and since female *G. multiradiatus* can avoid unwanted copulations; Macías García & Saborío 2004) is that females were more likely to

mate with homogametic males (iv), and that no obvious post-copulatory barriers exist between populations. We propose that sexual selection through diverging female mate choice has promoted the evolution of pre- but not post-mating barriers in *G. multiradiatus*, and that these have led to population differentiation in both the extent of sexual dimorphism and in the style of male courtship displays, thus constituting a case of incipient speciation.

We thank E. Avila and E. Tobón for considerable help in the field, A. Vallarino for reviewing an earlier version, and two anonymous reviewers for useful advice and corrections. This project was partially supported with a grant from CONACyT, and is part of C.G.Z.'s Ph.D. thesis. This research adhered to the Association for the Study of Animal Behaviour/Animal Behavior Society Guidelines for the Use of Animals in Research, local legislation and institutional code of conduct.

REFERENCES

- Barracough, T. G., Harvey, P. H. & Nee, S. 1995 Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds. *Proc. R. Soc. B* **259**, 211–215.
- Butlin, R. K. & Ritchie, G. M. 1994 Behaviour and speciation. In *Behaviour and evolution* (ed. P. J. B. Slater & T. R. Halliday), pp. 43–79. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Coyne, J. A. 1994 Ernst Mayr and the origin of species. *Evolution* **48**, 19–30.
- Dobzhansky, T. 1937 *Genetics and the origin of species*, 1st edn. New York: Columbia University Press.
- Endler, J. A. & Houde, A. E. 1995 Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution* **49**, 456–468.
- Gesundheit, P. & Macías García, C. 2005 Biogeografía cladística de la familia Goodeidae. In *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática* (ed. J. Llorente Bousquets & J. J. Morrone), pp. 319–338. Mexico City: UNAM.
- Herring, K. & Verrell, P. 1996 Sexual incompatibility and geographical variation in mate recognition systems: tests in the salamander *Desmognathus ochrophaeus*. *Anim. Behav.* **52**, 279–287. (doi:10.1006/anbe.1996.0173)
- Macías García C. 1991 *Sexual behaviour and trade-offs in the viviparous fish Girardinichthys multiradiatus*. Ph.D. thesis, University of East Anglia, Norwich.
- Macías García, C. 1994 Social behavior and operational sex ratios in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Copeia* **1994**, 919–925.
- Macías García, C. & Burt de Perera, T. 2002 Ultraviolet-based female preferences in a viviparous fish. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **52**, 1–6. (doi:10.1007/s00265-002-0482-2)
- Macías García, C. & Saborío, E. 2004 Multiple paternity and male phenotype in a viviparous fish. *Env. Biol. Fish.* **70**, 211–217. (doi:10.1023/B:EBFI.0000033335.58813.fc)
- Macías García, C., Jiménez, G. & Contreras, B. 1994 Correlational evidence of a sexually-selected handicap. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **35**, 253–259. (doi:10.1007/s002650050096)
- Macías García, C., Saborío, E. & Berea, C. 1998 Does male-biased predation lead to male scarcity in viviparous fish? *J. Fish. Biol.* **53**, 104–117. (doi:10.1006/jfbi.1998.0811)
- Magurran, A. E. 1998 Population differentiation without speciation. *Phil. Trans. R. Soc. B* **353**, 275–286. (doi:10.1098/rstb.1998.0209)
- Muller, H. J. 1942 Isolating mechanisms, evolution, and temperature. *Biol. Symp.* **6**, 71–125.

- Orr, H. A. 1995 The population genetics of speciation: the evolution of hybrid incompatibilities. *Genetics* **139**, 1805–1813.
- Paterson, H. E. H. 1985 The recognition concept of species. In *Species and speciation* (ed. E. S. Vrba) *Monograph no. 4*, pp. 21–29. Pretoria: Transvaal Museum.
- Panhuis, T. M., Butlin, R., Zuk, M. & Tregenza, T. 2001 Sexual selection and speciation. *Trends Ecol. Evol.* **16**, 364–371. (doi:10.1016/S0169-5347(01)02160-7)
- Ritchie, M. G. 1996 The shape of female mating preferences. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **93**, 14628–14631. (doi:10.1073/pnas.93.25.14628)
- Sehausen, O. & Van Alphen, J. J. M. 1998 The effect of male coloration on female choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis neyrei*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **42**, 1–8. (doi:10.1007/s002650050405)
- Uy, J. A. C. & Borgia, G. 2000 Sexual selection drives divergence in bowerbird display traits. *Evolution* **54**, 273–278.
- Webb, S. A., Graves, J. A., Macías-García, C., Magurran, A. E., Ó Foighil, D. & Ritchie, M. G. 2004 Molecular phylogeny of the live-bearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Mol. Phyl. Evol.* **30**, 527–544. (doi:10.1016/S1055-7903(03)00257-4)

As this paper exceeds the maximum length normally permitted, the authors have agreed to contribute to production costs.



Capítulo V

Courtship plasticity reveals the evolution of dialects in allopatric fish populations

César González-Zuarth¹, Adriana Vallarino^{1,2} and Constantino Macías García¹

¹Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. A.P. 70-275. México D.F. 04510. ²Division of Environmental and Evolutionary Biology, University of Glasgow, UK.

Traditionally, reproductive isolation between disjoint populations has been thought to emerge as a result of the accumulation of different mutations, genetic drift, or through the effects of natural and sexual selection¹. Yet it has been proposed that phenotypic plasticity, or the ability of an organism to express different phenotypes depending on the environment, could be enough to produce reproductive isolation^{2,3}. Sexually selected traits are expected to be phenotypically plastic and can result in modifications of the species recognition system and thus originate new species⁴. Here we show that the population-characteristic male courtship behaviour of a fish (*Girardinichthys multiradiatus*) is modified in the presence of females from other populations, that this is due to the males responding to subtle cues from females, and that they fail to emulate the female's population-characteristic behaviour. We conclude that plasticity has led to the creation of local dialects in the courtship pattern that hampers communication between heterogametic individuals and promotes pre-mating isolation.

Phenotypic plasticity evolves to maximize fitness in variable environments^{5,6}. It has been proposed that behaviour is an especial aspect of

the phenotype and can initiate new directions of evolutionary change because it is labile and can be modified abruptly without the necessity of genetic change^{2, 3}. In isolation, populations evolve independently from each other as a result of random or adaptive differences in the trajectory of males' traits⁷. As a consequence the pattern of courtship of males becomes a sign of local identity⁸. Thus the pattern of courtship can be used by females as a signal indicating that males are adapted to a particular environment, and females can increase their fitness by choosing local males to mate with⁹. Because a mistake in the identification of the males can imply an increase in the cost of reproduction, females are being pressed by sexual selection to mate with the appropriate male. Through frequency-dependent selection, developmental plasticity may generate divergence and contribute to the evolution of reproductive isolation. Courtship behaviour evolves because it attracts potential partners and evokes in them mating behaviour. Courtship can vary between populations within the bounds permitted by the environment^{10, 11}. This variation can be the result of 1) selection acting on congenital variants, or 2) phenotypic plasticity, for instance song or display learning¹².

Girardinichthys multiradiatus is a viviparous fish from Central México with an elaborated courtship pattern and effective female mate choice^{8, 13}. In a previous work we found that males of this species showed geographic variation on sexual behaviour⁸, so we test if this variation was a consequence of communication failure between heterogametic individuals during courtship. As a preliminary step we re-analysed data published elsewhere⁸ and determined that the tendency to perform different elements of the courtship sequence varies predictably between males from five populations. Moreover, these sequences allocated males to their population of origin with substantially greater accuracy than expected by chance (Table 1). Therefore we demonstrated that males of all populations have developed a particular pattern of courtship. We then evaluated whether females choice was responsible of the geographical variation in males' courtship. We recorded female behaviour during courtship, and found that females respond to the courtship from heterogametic males in a different way to that used to respond their own males (Table 2). Finally we compared the courtship style of males when confronting females from their own populations with the way they display when facing females from the other populations to investigate if the males' courtship sequence was influenced by the behaviour of the females to which it was directed¹³⁻¹⁵. We found that males' courtship to females from their population significantly differed from the courtship showed to heterogametic females (Table 3). These results indicate that males are capable of recognizing homogametic from heterogametic females and adjust their courtship depending on each females' behaviour.

We established that when males court allopatric females they evoke unfamiliar patterns of female responses, causing males to modify their courtship style. This behavioural modification demonstrates that courtship in

the Amarillo fish is plastic, even if the adjustment is insufficient to establish appropriate communication with heterogametic females. Such signal mismatch is characteristic of bird song dialects, whose origin is unknown. In the Amarillo fish local variation in courtship style may be ultimately due to different environmental constraints such as water turbidity or type of predators¹⁷, but may arise through behavioural plasticity which enables fish to adjust their courtship patterns and become more efficient on their particular environment, giving rise to population-specific courtship styles.

If males are plastic in their courtship behaviour, why then were they unable to adjust their behaviour (using the females' feedback) so as to emulate the courtship style of the female's population? The reason cannot be that individuals incur in costs for the ability to be plastic^{18,19}, for they did modify their courtship style. What seems to be the case is that both male courtship style and female responses to courtship behaviours of males have co-diverged within populations, so that males confronted to unexpected female reactions did adjust their behaviour as they would have done if an homogametic female had thus reacted, which was not the case. Our data are thus compatible with the idea that populations of the Amarillo fish have courtship dialects evidenced by differences in 1) male courtship style, 2) female reactions to male courtship elements, and 3) male reactions to female behavioural feedback. Our findings support the idea that phenotypic plasticity is capable of originating reproductive isolation between allopatric populations.

Methods.

We collected 270 males and 270 females from 5 allopatric populations along the range of distribution of this species¹¹. Fish were taken to the laboratory and placed in 40l tanks where they were fed with commercial flakes twice a day and were exposed to a 12h light photoperiod. After 15 days fish were separated by sexes and they were placed into individual plastic containers. This procedure not only allowed us to identify the fish individually but as previous works had shown, let us also increase the motivation of the fish to court.

In order to study the geographical variation in the courtship of males, we compared the pattern of displays used by males when courting homogametic and heterogametic females registering frequency and time that males executed behaviours associated with intense courtship (i.e. dynamic display behaviours: fin folding, flagging, and figure of eight), behaviours associated with fins' exhibition (static display behaviours: lateral fin display and frontal fins display) and copulation attempts¹². This procedure was repeated with each combination of populations and each fish was used in only one trial. In order to know the variation in females' responses, the sequence of displays of males during courtship and the correspondent female responses (vibration, escape, biting, approach to the male, swimming together with the male, no response to the displays, were filmed for 15 minutes. Five homogametic females and five heterogametic females from each of the other five populations were filmed.

Discriminant analysis

The main use of discriminant analysis is to predict group membership from a set of predictors giving the maximum ratio of difference between groups. In order to know the geographical variation in the courtship pattern of males, we analyzed the displays patterns of males, to the females from their own populations with a discriminant analysis²⁰ as it been done in previous works^{21,22,23} and the results were cross validated

using the software S-Plus v.2 (MathSoft Inc.). To do that, we use males' populations as grouping variable and behavioural displays used by males during courtship as independent variables. Indicar que una mayor capacidad de discriminar entre poblaciones indica una mayor divergencia en el patrón de cortejo.

Cochran's Q test

The Cochran Q test is an extension of McNemar's Chi-square test for changes in frequencies or proportions to k (more than two) dependent samples. Specifically, it tests whether several matched frequencies or proportions differ significantly among themselves. In order to analyze female responses to dynamic display behaviours (fin folding, flagging, figure of eight and copulation attempt) and to postural fin displays (lateral display and frontal display) were quantified as 0 or 1 according to whether the heterogametic female did perform the same response that the homogametic female (1) or not (0) and the responses to the homogametic males always were quantified as 1. Transformed data were analysed using Cochran's Q tests comparing the responses of females to homogametic males versus their responses heterogametic males. This test has been used previously to analyze changes in the response of females to changes in the courtship of males²⁴.

1. Coyne, J. A. & Orr, H. A. The evolutionary genetics of speciation. *Phil Trans. Roy. Soc. Lond. B.* 353, 287-305 (1998).
2. West-Eberhard, M. J. Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 6543-6549 (2005).
3. West-Eberhard, M. J. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20, 249-278 (1989).
4. Pomiankowski, A. & Iwasa, Y. What causes diversity in male sexual characters. *Revue Suisse De Zoologie* 102, 883-893 (1995).
5. Via, S. et al. Adaptive phenotypic plasticity - Consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 212-217 (1995).
6. Pigliucci, M. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution* 20, 481-486 (2005).
7. Tregenza, T. Divergence and reproductive isolation in the early stages of speciation. *Genetica* 116, 291-300 (2002).
8. Gonzalez Zuarth, C. & Macías Garcia, C. Phenotypic differentiation and pre-mating isolation between allopatric populations of *Girardinichthys multiradiatus*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273, 301-307 (2006).
9. Joshi, A. Inbreeding and sex: canalization, plasticity and sexual selection. *Journal of Genetics* 84, 13-15 (2005).

10. Endler, J. A. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34, 76-91 (1980).
11. Endler, J. A. Variation in the appearance of guppy color patterns to guppies and their predators under different visual conditions. *Vision Research* 31, 587-608 (1991).
12. Lachlan, R. F. & Servedio, M. R. Song learning accelerates allopatric speciation. *Evolution* 58, 2049-2063 (2004).
13. Coleman, S. W., Patricelli, G. L. & Borgia, G. Variable female preferences drive complex male displays. *Nature* 428, 742-745 (2004).
14. Smith, C. B. & Martins, E. P. Display plasticity in response to a robotic lizard: Signal matching or song sharing in lizards? *Ethology* 112, 955-962 (2006).
15. Patricelli, G. L., Coleman, S. W. & Borgia, G. Male satin bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*, adjust their display intensity in response to female startling: an experiment with robotic females. *Animal Behaviour* 71, 49-59 (2006).

We thank E. Avila and E. Tobón for considerable help in the field. This project was partially supported with a grant from CONACyT, and is part of C.G.Z.'s Ph.D. thesis. This research adhered to the Association for the Study of Animal Behaviour/ Animal Behavior Society Guidelines for the Use of Animals in Research, local legislation and institutional code of conduct.

Correspondence and requests for materials should be addressed to C. Gonzalez Zuarth (calbert@miranda.ecologia.unam.mx).

Table 1. A discriminant analysis based on the tendency to perform dynamic display behaviours classified accurately 40.70% of the males by their population of origin ($F_{10,40} = 2.708$, $p < 0.0001$). Correct assignments are marked with bold characters.

Population in which males were classified					
Population of origin	Porvenir	Salazar	Santiago	San Juanico	Zempoala
Porvenir	6	0	2	3	1
Salazar	0	5	1	4	0
Santiago	2	1	3	6	0
San Juanico	1	4	4	2	1
Zempoala	0	0	1	1	6

Table 2. Cochran's Q tests showed that females differed systematically and significantly in their responses to homogametic and heterogametic males' courtship. Each row shows the result of comparing the responses of females from each population (i.e. Zempoala in the first row) to heterogametic (Salazar in the first row) and to homogametic males.

Comparison	Dynamic display behaviours			Static display behaviours		
	N(df)	Q	p	N(df)	Q	P
Zempoala Salazar	35(1)	5.00	0.025	8(1)	4.00	0.045
Zempoala San Juanico	31(1)	8.00	0.005	14(1)	6.00	0.01
Zempoala Porvenir	31(1)	11.00	0.000	14(1)	4.00	0.045
Zempoala Santiago	35(1)	7.00	0.014	14(1)	6.00	0.014
Salazar Zempoala	31(1)	9.00	0.003	14(1)	4.00	0.046
Salazar San Juanico	35(1)	10.00	0.002	14(1)	6.00	0.01
Salazar Porvenir	35(1)	9.00	0.003	14(1)	4.00	0.046
Salazar Santiago	35(1)	7.00	0.008	14(1)	6.00	0.01
San Juanico Zempoala	31(1)	12.00	0.001	14(1)	4.00	0.045
San Juanico Salazar	31(1)	11.00	0.001	8(1)	4.00	0.045
San Juanico Salazar	35(1)	10.00	0.002	8(1)	1.00	0.317

<i>Porvenir</i>						
<i>San Juanico</i>	35(1)	15.00	0.000	14(1)	3.00	0.08
<i>Santiago</i>						
<i>Porvenir</i>	31(1)	5.00	0.02	14(1)	4.00	0.045
<i>Zempoala</i>						
<i>Porvenir</i>	35(1)	10.00	0.002	6(1)	n.c	n.c
<i>Salazar</i>						
<i>Porvenir</i>	31(1)	5.00	0.02	14(1)	4.00	0.045
<i>San Juanico</i>						
<i>Porvenir</i>	35(1)	7.00	0.008	14(1)	3.00	0.08
<i>Santiago</i>						
<i>Santiago</i>	31(1)	6.00	0.01	14(1)	1.00	0.317
<i>Zempoala</i>						
<i>Santiago</i>	35(1)	7.00	0.058	14(1)	1.00	0.317
<i>Salazar</i>						
<i>Santiago</i>	31(1)	7.00	0.008	14(1)	3.00	0.083
<i>San Juanico</i>						
<i>Santiago</i>	35(1)	8.00	0.005	8(1)	3.00	0.083
<i>Porvenir</i>						

Table 3. Planned comparisons showed that males modified their courtship pattern when they were exposed to heterogametic females.

Males population	Females population	F	p
<i>Porvenir</i>	<i>Salazar</i>	$F_{(4,45)}=11.560$	0.001
<i>Porvenir</i>	<i>Santiago</i>	$F_{(4,45)}=5.841$	0.019
<i>Porvenir</i>	<i>San Juanico</i>	$F_{(4,45)}=17.586$	0.000
<i>Porvenir</i>	<i>Zempoala</i>	$F_{(4,45)}=7.754$	0.007
<i>Salazar</i>	<i>Porvenir</i>	$F_{(4,36)}=1.288$	0.264
<i>Salazar</i>	<i>Santiago</i>	$F_{(4,36)}=4.387$	0.043
<i>Salazar</i>	<i>San Juanico</i>	$F_{(4,36)}=3.302$	0.077
<i>Salazar</i>	<i>Zempoala</i>	$F_{(4,36)}=5.979$	0.019
<i>Santiago</i>	<i>Porvenir</i>	$F_{(4,48)}=5.434$	0.024
<i>Santiago</i>	<i>Salazar</i>	$F_{(4,48)}=4.184$	0.046
<i>Santiago</i>	<i>San Juanico</i>	$F_{(4,48)}=12.428$	0.000
<i>Santiago</i>	<i>Zempoala</i>	$F_{(4,48)}=0.609$	0.439
<i>San Juanico</i>	<i>Porvenir</i>	$F_{(4,44)}=0.098$	0.755
<i>San Juanico</i>	<i>Salazar</i>	$F_{(4,44)}=4.822$	0.033
<i>San Juanico</i>	<i>Santiago</i>	$F_{(4,44)}=1.933$	0.171
<i>San Juanico</i>	<i>Zempoala</i>	$F_{(4,44)}=4.201$	0.045
<i>Zempoala</i>	<i>Porvenir</i>	$F_{(4,27)}=3.903$	0.058
<i>Zempoala</i>	<i>Salazar</i>	$F_{(4,27)}=7.022$	0.013



V. Courtship dialects in allopatric fish

<i>Zempoala</i>	<i>Santiago</i>	$F_{(4,27)}=5.418$	0.027
<i>Zempoala</i>	<i>San Juanico</i>	$F_{(4,27)}=7.850$	0.009

Capítulo VI

Discusión General

César Alberto González Zuarth

Hasta ahora persiste mucha polémica respecto al papel que juegan las diversas fuerzas evolutivas sobre el origen de las especies. Numerosos trabajos empíricos sugieren la acción de cada una de estas fuerzas: la selección natural (Mayr 1963, Rundle et al. 2000, Jiggins et al 2001), la selección sexual a través de la elección de pareja (West-Eberhard 1983, Panhuis et al 2001) y la acción del reforzamiento para completar de manera definitiva el aislamiento reproductivo (Dobzhansky 1951, Butlin 1995, Rundle & Schluter 1998). Diferenciar la importancia de cada una de estas hipótesis es complicado debido a que comparten muchas predicciones. Panhuis et al (2001) han propuesto que para demostrar que las poblaciones de una especie están divergiendo por selección sexual, se debería encontrar lo siguiente: diferencias entre las poblaciones en los caracteres sexualmente seleccionados de los machos, y una sincronización entre la preferencia de las hembras con la variación de los machos. En caso de que las poblaciones volvieran a entrar en contacto, éstas se mantendrían separadas por medio del aislamiento precigótico, además, si individuos de diferentes poblaciones llegan a aparearse, existiría poca o ninguna reducción en la viabilidad de los híbridos. La poca diferenciación genética presente entre las poblaciones sugiere una rápida divergencia.

A lo largo de este trabajo encontré que, entre las poblaciones de *G. multiradiatus* existe variación en caracteres morfológicos sexualmente seleccionados y en el cortejo (capítulos 3 y 4). Las hembras de todas las poblaciones prefieren a los machos homogaméticos (capítulo 5) y que no existe evidencia de aislamiento postcigótico (capítulo 5). Toda esta evidencia

en su conjunto me permite concluir que efectivamente, la selección sexual está originando la divergencia de estas poblaciones de *G. multiradiatus*.

La selección natural puede ejercer una presión lo suficientemente fuerte sobre los caracteres morfológicos y conductuales de los organismos como para originar aislamiento reproductivo, sobre todo al invadir nuevos ambientes (Losos et al. 1997, Reznick et al. 1997). Al invadir *G. multiradiatus* nuevas cuencas, encontró nuevos nichos susceptibles de ser colonizados, pero que planteaban nuevos retos adaptativos. Ello sugiere que la selección natural podría estar influyendo en la evolución de esta especie. La variación encontrada en la morfología de *G. multiradiatus* sugiere que efectivamente la selección natural es al menos en parte responsable de la divergencia de las poblaciones de esta especie (capítulo 3). Sin embargo, la existencia de una variación interpoblacional en los caracteres sexualmente seleccionados entre las poblaciones de machos pero no entre las hembras de dichas poblaciones y el hecho de que los sexos estén evolucionando en distintas direcciones (capítulo 5) indica que la selección sexual es la principal responsable de la divergencia morfológica de estas poblaciones.

Los machos de la mayoría de las especies utilizan despliegues de cortejo y aquellos que despliegan a mayor frecuencia tienen mayores probabilidades de encontrar hembras receptivas (Farr 1980). Las hembras por su parte suelen preferir a los machos con altas tasas de despliegues (Karino et al. 2006). Sin embargo, se ha propuesto que en los cíclidos africanos, la competencia entre machos puede ser un agente diversificador (Seehausen & Schluter 2004). En algunos casos los machos usan el cortejo para ambos fines como sucede en las aves *Phasianus colchicus* donde las hembras utilizan caracteres de los machos usados en la competencia intraespecífica para elegir a su pareja (Mateos & Carranza 1999). En otros casos los machos dominantes no son los preferidos por las hembras como sucede en los peces gobios *Pomatoschistus minutus* (Forsgreen 1997). La complejidad de la interacción de estos componentes más el hecho de que existen pocos datos experimentales

que separen ambos efectos provoca que aún no exista una buena comprensión acerca del papel que juega cada componente en la evolución de la relación entre ambos sexos durante el cortejo (Bradbury & Davies 1987). G.

multiradiatus muestra patrones definidos de despliegues tanto para el cortejo como en las conductas agonísticas (Macías García 1991) y en ambos atributos muestran variación geográfica. Es por ello que en el presente estudio sobre aislamiento reproductivo por selección sexual era importante conocer si la preferencia de las hembras o la competencia intraespecífica es quien origina dicho aislamiento. El haber encontrado que los componentes del cortejo asociados a la elección de pareja explicaban una mayor cantidad de la varianza sugiere que estos componentes están divergiendo más que los componentes asociados a la competencia intraespecífica. No obstante, encontramos diferencias interpoblacionales en ambos componentes, lo que sugiere que es la conducta social de los individuos (West Eberhard 1983) durante la reproducción la que provoca el aislamiento reproductivo encontrado.

Si la diferencia en el patrón de cortejo de los machos se debiera únicamente a la diferencia en la preferencia de las hembras, podríamos esperar que los machos cortejaran usando los mismos despliegues que resultan exitosos con las hembras de su población, pero esto no sucedió. Los resultados del capítulo 3 sugieren que los machos tienen cierta capacidad de modificar sus despliegues dependiendo de las respuestas de las hembras emitidas por las hembras durante el cortejo. West Eberhard (2003, 2005) ha sugerido que la plasticidad fenotípica puede promover divergencia entre las poblaciones.

Durante el proceso de especiación en alopatría es difícil determinar qué mecanismo de aislamiento es el que aparece primero (Turelli et al 2001). Coyne y Orr (1989) han propuesto que en simpatría el aislamiento precigótico surge antes que el aislamiento postcigótico, mientras que en alopatría los dos

aparecen de manera simultánea. Coyne y Orr (1999) han propuesto que las poblaciones separadas únicamente por un aislamiento sexual, serían inestables si al volver a entrar en contacto ocuparan el mismo nicho. Los resultados de esta tesis no respaldan esta hipótesis, sino que están de acuerdo con otros resultados como los de Mendelson (2003), ya que entre las poblaciones de *G. multiradiatus* ha aparecido aislamiento precigótico, pero no así el aislamiento postcigótico ¿Podrían entonces las poblaciones de *G. multiradiatus* mantenerse aisladas de volver a entrar en contacto? En *Drosophila melanogaster* se ha demostrado que si es factible (Haerty et al. 2002), por lo que esta opción además de los resultados obtenidos, no se puede descartar.

Futuros estudios

Existe evidencia respecto a que las hembras frecuentemente eligen a los machos usando más de un caracter (Candolin 2003). La variación encontrada tanto en el cortejo como en la morfología de los machos, junto con la probable existencia de la variación en la coloración, sugiere que las hembras utilizan más de un caracter en la evaluación de sus potenciales parejas. Es necesario entonces analizar el papel que desempeñan cada uno de estos elementos en la elección de pareja y por consiguiente en el origen del aislamiento reproductivo de esta especie.

La coloración de los machos es un caracter frecuentemente empleado por las hembras para evaluar a sus parejas (Kodric-Brown 1985, Milinski & Bakker 1990, Seehausen & van Alphen 1998). En *G. multiradiatus* existe un fuerte dimorfismo sexual en la coloración y dicha coloración parece presentar una gran variación entre las poblaciones. Es por ello que un futuro trabajo sobre especiación en *G. multiradiatus*, deberá incluir un análisis de la variación en la coloración del cuerpo y las aletas de los machos.

La depredación puede ser un factor muy importante en la evolución de los caracteres fenotípicos de las especies. Este factor puede modificar la preferencia de las hembras (Forsgreen 1992, Godin & Briggs 1996), la tasa de



VI. Discusión General

cortejo de los machos (Candolin 1997), impactar sobre la morfología de los machos (Macías Garcia et al. 1994) o incluso sesgar la proporción de sexos (Macías Garcia et al. 1998) y con ello modificar la intensidad de la selección sexual. Por todo ello es necesario cuantificar de manera detallada el tipo de depredadores y la intensidad de la depredación en cada una de las poblaciones.

De acuerdo con Panhuis et al. (2001), un punto importante en la hipótesis de especiación por selección sexual se refiere a que debe existir poca variación genética entre las poblaciones. Así que se necesita hacer un estudio de la genética de las poblaciones de esta especie.

Referencias

- Bradbury, J. W. & Davies, N. B. 1987. Relative roles of intra- and intersexual selection. En: *Dahlem Workshop on Sexual Selection: Testing the Alternatives* (Edit. por J. W. Bradbury & M. B. Andersson), pp. 143-163. Chichester: John Wiley.
- Butlin, R. K. 1995 Reinforcement: an idea evolving. *Trends in Ecology and Evolution* **10**, 432-433.
- Coyne, J. A. & Orr, H. A. 1989. Patterns of speciation in *Drosophila*. *Evolution* **43**, 362-381.
- Coyne, J. A. & Orr, H. A. 1999. The evolutionary genetics of speciation. En *Evolution of biological diversity* (Edit. Por A.E. Magurran & R.M. May), pp 1-36. Oxford: Oxford University Press.
- Candolin, U. 1997. Predation risk affects courtship and attractiveness of competing threespine stickleback males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. **41**, 81-87.
- Candolin, U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Reviews*. **78**, 575-595.
- Dobzhansky, T. 1951. *Genetics and the origin of species*. New York: Columbia University Press.

- Farr, J. A. 1980. Social behavior patterns as determinants of reproductive success in the guppy, *Poecilia reticulata* Peters (Pisces: Poeciliidae) an experimental study of the effects of intermale competition, female choice, and sexual selection. *Behaviour* **74**, 38-90.
- Forsgreen, E. 1992. Predation risk affects mate choice in a gobiid fish. *The American Naturalist* **140**, 1041-1049.
- Forsgreen, E. 1997. Female sand gobies prefer good fathers over dominant males. *Proceedings of the Royal Society of London B* **264**, 1283-1286.
- Godin, J. G-J. & Briggs, S. E. 1996. Female mate choice under predation risk in the guppy. *Animal Behaviour* **51**, 117-130.
- Haerty, W., Jallon, J. M., Ronault, J. & Capy, P. 2002. Reproductive isolation in natural populations of *Drosophila Melanogaster* from Brazzaville (Congo). *Genetica* **116**, 215-224.
- Jiggins, C. D., Naisbit, R. E., Coe, R. L. & Mallet, J.M. 2001. Reproductive isolation caused by colour pattern mimicry. *Nature* **411**, 302-305.
- Karino, K., Orita, K. & Sato, A. 2006. Long tails affect swimming performance and habitat choice in the male Guppy. *Zoological science* **23**, 255-260.
- Kodric-Brown, A. 1985. Female preference and sexual selection for male coloration in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 199-205.
- Losos, J. B., Warheit, K. B. and Schoener, T. W. 1997. Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards, *Nature* **387**, 70-73.
- Macías Garcia, C. 1991. Sexual behavior and trade-offs in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. PhD Thesis University of East Anglia.
- Macías Garcia, C. 1994. Sexual behavior and operational sex ratios in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Copeia* **1994**, 919-925.
- Macias Garcia, C., Saborio, E. & Berea, C. 1998. Does male biased predation lead to male scarcity in viviparous fish? *Journal of Fish Biology* **53**, s104-s107.

- Mateos, C. & Carranza, J. 1999. Effects of male dominance and courtship display on female choice in the ring-necked pheasant. *Behavioural Ecology and Sociobiology* **45**, 235-244.
- Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Mendelson, T. C. 2003. Sexual isolation evolves faster than hybrid inviability in a diverse and sexually dimorphic genus of fish (Percidae: Etheostoma). *Evolution* **57**, 317-327.
- Milinski, M. & Bakker, T. C. M. 1990. Female sticklebacks use male coloration in mate choice and hence avoid parasitized males. *Nature* **344**, 331-333.
- Panhuis, T. M., Butlin, R., Zuk, M. & Tregenza, T. 2001. Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 364-371.
- Reznick, D.N. et al. 1997. Evaluation of the rate of evolution in natural populations of guppies (*Poecilia reticulata*), *Science* **275**, 1934-1937.
- Rundle, H. D. & Schluter, D. 1998 Reinforcement of stickleback mating preferences: sympatry breeds contempt. *Evolution* **52**, 200-208.
- Rundle, H. D., Nagel, L., Boughman, J. W. & Schluter, D. 2000. Natural selection and parallel speciation in sympatric sticklebacks. *Science* **287**, 306-308.
- Seehausen, O. & van Alphen, J.J.M. 1998. The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei* complex) *Behavioural Ecology and Sociobiology* **42**, 1-8.
- Seehausen, O. & Schluter, D. 2004. Male-male competition and nuptial-colour displacement as a diversifying force in Lake Victoria cichlid fishes. *Proceedings of the Royal Society of London B* **271**, 1345-1353.
- Turelli, M., Barton, N. H. & Coyne, J. A. 2001. Theory and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* **16**, 330-343.
- West-Eberhard, M. J. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *Quarterly Review of Biology* **58**, 155-183

- West Eberhard, M. J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **20**, 249-78.
- West-Eberhard, M. J. 2002. [Development and selection in adaptive evolution](#). *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 65-65.
- West Eberhard, M. J. 2005. Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the Natural Academy of Science of USA* **102**, 6543-6549.