



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**COEVOLUCIÓN ANTAGONISTA: REDUCCIÓN DE LA
EFICIENCIA EN EL FORRAJE COMO CONSECUENCIA DE
TRAMPAS SENSORIALES**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

YOLITZI SALDÍVAR LEMUS



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. CONSTANTINO DE JESÚS MACÍAS
GARCIA**

2010



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno
Saldívar
Lemus
Yolitzí
56454912
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
301136763
2. Datos del tutor
Dr.
Constantino de Jesús
Macías
García
3. Datos del Sinodal 1
Dra.
Guillermina
Alcaraz
Zubeldía
4. Datos del Sinodal 2
Dra.
Maite
Mascaró
Miquelajauregui
5. Datos del Sinodal 3
M. en C.
Elvia María
Ramírez
Carrillo
6. Datos del sinodal 4
Biól.
Pablo
Gesundheit
Montero
7. Datos del trabajo escrito
Coevolución antagonista: reducción de la eficiencia en el forrajeo como consecuencia de trampas sensoriales.
68p
2010

AGRADECIMIENTOS

Al Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología, UNAM.

A mi asesor el Dr. Constantino Macías, que me apoyó todo el tiempo y me ayudó con todas las dudas que tuve.

A los miembros de mi jurado, cuyas correcciones me ayudaron mucho, no sólo en el escrito, sino también en mi formación académica.

Al técnico del laboratorio, Biól. Edgar Ávila Luna, que me ayudó en el campo y con el trabajo de laboratorio.

A mis amigos del laboratorio, que me apoyaron en la realización de la investigación y/o que me dieron tantos ánimos para titularme (Gina, Ruth, Irene, Marce, Eira, Elvia, Oscar, todos).

A Aravid Torres que me orientó tanto en la parte estadística.

A mis amigos biólogos, cuya amistad es invaluable, y que me han echado tantas porras para terminar mi tesis (Carlitos, Elba, Vlad, Alfredo, Mari, Esthelita, Karlita, Alexander, Aravid, Laura, todos). Gracias también por todos los momentos de risa que tuvimos y por los que tendremos.

A todos mis amigos físicos, Paco, Radillo, Heinrich, Roli, Rober, Yaxkin, Cajas, Lalo, Tavo, Zai, Ale, por tantos años de amistad y de confianza, tantos momentos juntos, y por todas esas fiestas tan divertidas.

A mis amigos del tenis, Leo, Pao, Marcelo 1, Don Fer, Manu, Gabo, Abel, Jean, Marina, Emma, Marcelo 2, John, que me han dado tantos ánimos para acabar este escrito, que me han brindado su amistad y que me han ayudado con mis lecciones de tenis.

A mis amigos de la prepa, Azya, Sonia, Rodrigo, Carlita, Josué, por tantos años de amistad, de confianza y de apoyo. Gracias por seguir ahí después de todo este tiempo.

A mi amigo Danee, que nunca perdió la confianza en mí.

A mi mejor amiga Thelmita, una persona increíble que ha estado ahí siempre. Gracias por todos estos momentos increíbles. Eres la mejor, TQM.

A toda mi familia:

Mamá, gracias por todo tu apoyo y por estarme moliendo para que me pusiera a trabajar y para que me titulara. Gracias por nunca perder la confianza en mí.

Papá, gracias por todo el apoyo emocional y por darme a Keshia. No sabes lo mucho que todo eso ha significado para mí.

Itzel, gracias por toda una vida de molestarme, regañarme y cuidarme. Has interpretado bien tu papel de hermana mayor... sobre todo en la parte de molestarme. Jaja no es cierto, sabes que es con cariño.

A Toby, por toda una vida a mi lado y por tantos momentos de alegría.

A mis abuelitos por todo su cariño.

ÍNDICE

1. Introducción.....	1
1.1. Selección natural y sexual.....	1
1.2. Sesgos sensoriales.....	2
1.3. Modelo de la persecución y coevolución antagonista.....	4
1.4. El modelo de las trampas sensoriales.....	5
1.5. Costos que imponen a los machos los atributos que explotan sesgos sensoriales.....	8
1.6. Efectos negativos de las trampas sensoriales que involucran sesgos en la conducta de forrajeo.....	8
2. Especies de estudio.....	10
3. Objetivos.....	13
3.1. Objetivo general.....	13
3.1.1. Objetivos particulares.....	13
4. Hipótesis.....	14
5. Descripción y justificación de los experimentos.....	15
5.1. Experimento 1: ¿Responder a las FAT es costoso para las hembras?.....	15
5.1.1. Hipótesis particulares.....	16
5.1.2. Predicciones.....	16
5.2. Experimento 2: Control que demuestra que las hembras responden a las FAT y no a la presencia de otros peces.....	17
5.2.1. Hipótesis particular.....	18
5.2.2. Predicciones.....	18
5.3. Experimento 3: Experimento 3: Un cambio de dieta para mitigar los costos impuestos por las FAT.....	18
5.3.1. Hipótesis particular.....	19
5.3.2. Predicciones.....	19
6. Método.....	20
6.1. Experimento 1.....	20

6.1.1. Mediciones conductuales.....	21
6.1.2. Obtención de alimento.....	22
6.1.3. Ganancia o pérdida de peso.....	22
6.2. Experimento 2.....	23
6.3. Experimento 3.....	23
7. Resultados.....	25
7.1. Experimento 1.....	25
7.1.1. El caso de <i>C. audax</i>	28
7.1.2. El caso de <i>A. splendens</i>	28
7.1.3. El caso de <i>X. eiseni</i> , <i>X. captivus</i> , <i>X. variata</i> y <i>C. pardalis</i>	29
7.2. Experimento 2.....	31
7.3. Experimento 3.....	40
8. Discusión.....	45
8.1. Experimento 1.....	45
8.1.1. El caso de <i>C. audax</i>	45
8.1.2. El caso de <i>A. splendens</i>	50
8.1.3. El caso de <i>X. eiseni</i> , <i>X. captivus</i> , <i>X. variata</i> y <i>C. pardalis</i>	50
8.2. Experimento 2.....	52
8.3. Experimento 3.....	54
9. Discusión general.....	57
10. Conclusiones.....	60
11. Bibliografía.....	63

1. INTRODUCCIÓN

“El éxito en el forrajeo mediado por la visibilidad del alimento también puede tener efectos directos en la evolución del sistema sensorial [...] ya que el sistema sensorial está bajo selección directa de las funciones no directamente relacionadas a la elección de pareja, tales como detección de comida y escape de depredadores, la dirección de la evolución de la elección de pareja y otras conductas pueden ser afectadas por la biología sensorial.” (John A Endler, 1992)

1.1. Selección natural y sexual

Darwin en su libro El Origen de las Especies (1859) fue el primero en hablar del mecanismo evolutivo que hoy conocemos como selección natural, que es definida como la reproducción diferencial entre los individuos de una población, donde as condiciones del medio ambiente favorecen o dificultan, es decir, seleccionan la reproducción de los organismos según sean rasgos peculiares. Sin embargo, al observar en los organismos ciertos rasgos que, bajo selección natural se esperaría que experimentaran una presión de selección negativa (como el plumaje llamativo de las colas de los pavorreales) pero que lejos de desaparecer se mantienen, Darwin invocó la presencia de otro proceso: la selección sexual (1871), la cual explica la permanencia de dichos rasgos en las especies como producto de la preferencia de las hembras y/o de la ventaja que les confieren sobre otros machos en el acceso a las hembras.

La selección sexual depende de la supervivencia y del éxito reproductivo que tienen ciertos individuos sobre otros del mismo sexo gracias a la presencia de atributos ventajosos; mientras que la selección natural depende de la supervivencia y del éxito reproductivo de ambos sexos, de todas las edades, en relación con las condiciones generales de vida (Darwin 1871).

A menudo se cree que los rasgos expresados en animales reflejan un balance entre estas dos fuentes de selección opuestas; donde por ejemplo, la selección natural es consecuencia de la depredación, y la selección sexual es debida a la elección de pareja (Basolo & Wagner 2004). Por consiguiente, en los sistemas donde domina la elección de la hembra, los criterios de elección de

pareja sesgan fuertemente la dirección de la evolución de los rasgos de los machos, resultando en que los que son preferidos se esparcen a expensas de los no preferidos (Endler 1992), culminando a veces en la aparición o desarrollo de rasgos costosos para los machos. Sin embargo, aunque todos estos rasgos pueden traer consigo grandes desventajas a los portadores, también les son beneficiosos. Los machos pueden incrementar su éxito reproductivo ya que, o son más atractivos para las hembras, o aumentan la tasa de encuentro con ellas. Esto incrementa su probabilidad de tener cópulas y con ello dejar más descendencia, lo cual puede ocurrir de dos formas generales 1) incrementando la capacidad de monopolizar hembras (selección intrasexual), o 2) incrementando la habilidad de ser encontrados por ellas (Macías García 1998).

Las hembras sólo son atraídas a los machos si éstos exhiben caracteres que son llamativos para ellas (Darwin 1871). Por ejemplo si las características de los rasgos de los machos evolucionan para “explotar” el sistema sensorial de las hembras. En estos casos las señales que estimulan más fuertemente el sistema sensorial tienen una ventaja sobre las que resultan en una estimulación menor (Endler 1992).

1.2. Sesgos sensoriales

La selección natural puede favorecer sistemas cognitivos y sensoriales para procesar datos de determinadas maneras, y esto desemboca en sesgos hacia ciertas propiedades y tipos de señales (Endler & Basolo 1998). Aunque se espera que los mecanismos de reconocimiento respondan apropiadamente ante aquellas imágenes que han sido seleccionados para identificar, los sistemas de reconocimiento no son perfectos. Además, ya que existe un número considerable de señales a las que están expuestos los organismos (y algunas son muy similares entre sí pero más conspicuas que otras), podría ocurrir que varias de ellas provocaran una respuesta mayor que las señales particulares a las cuales el sistema ha sido seleccionado para responder (Enquist & Arak 1993).

Los sesgos sensoriales no siempre son limitados a un sexo (Basolo 2002; Macías García & Ramírez 2005), y la selección puede promover cambios paralelos en los sesgos de cada sexo (Basolo 2002). En muchos casos no se sabe cómo se produjeron estos sesgos, pero ciertos modelos sugieren que se generan en el proceso de reconocimiento de determinadas señales como una consecuencia del contexto en el que se encuentra el organismo (Enquist & Arak 1993). El sesgo está presente en el sistema de procesamiento de la información antes de la aparición del rasgo (Basolo 1990b).

En el caso de las hembras, éstas están adaptadas para responder de modos particulares a un rango de estímulos de modo que, por ejemplo, encuentren comida exitosamente, eviten depredadores, y se alimenten a tasas, en momentos y lugares adecuados (Arnqvist 2006). Esto es producto de respuestas a una variedad de señales; sin embargo, este grado de respuesta crea en las hembras la posibilidad de aparición de una gran cantidad de sesgos sensoriales. Estos pueden ser específicos de un rasgo de los machos, pueden ser generales en la naturaleza pero favoreciendo a cierto rasgo, y/o pueden ser específicos de uno o más componentes de un rasgo complejo (Basolo 1998).

Por ello, estos repertorios de respuesta crean sesgos sensoriales que son blancos potenciales para rasgos novedosos en los machos, los cuales manipularían la conducta o la fisiología de las hembras, quienes serían presas de trampas sensoriales. Sin embargo, dichos sesgos no están necesariamente fijados genéticamente y pueden evolucionar, presentándose una disminución o un aumento en la preferencia hacia dicho rasgo (Basolo 1998; Macías García & Ramírez 2005).

En los casos donde los rasgos que explotan los sesgos sensoriales son costosos, sólo si los beneficios que proporcionan a sus portadores son mayores a los costos que les imponen, van a ser mantenidos vía selección sexual.

1.3. Modelo de la persecución y coevolución antagonista

La reproducción sexual aumenta considerablemente la probabilidad del conflicto evolutivo entre los sexos; por ello, probablemente varias características de la conducta sexual hayan evolucionado parcialmente como resultado de dicho conflicto (Partridge & Hurst 1998).

El modelo de la persecución (Chase-away; Holland & Rice 1998, Rice & Holland 1999) hace énfasis en los conflictos evolutivos de intereses entre los sexos, los cuales son ubicuos en la naturaleza. Los machos se benefician si logran una tasa alta de apareamientos sin importar si esto trae costos para las hembras, mientras que las hembras deberían evitar pagar dichos costos. En tal conflicto se genera una coevolución antagonista, durante la cual, adaptaciones en un sexo (que son perjudiciales para los individuos del otro sexo) evocan contraadaptaciones en el segundo para mitigar los costos impuestos por las adaptaciones del primero (Arnqvist & Rowe, 2002; Holland & Rice 1999). En el contexto de los sesgos sensoriales, los machos manipulan las decisiones reproductivas de las hembras a través de sesgos en su sistema sensorial, y por lo tanto las hembras serán seleccionadas para minimizar los costos de la explotación de los machos y los machos lo serán para explotar más eficientemente los sesgos sensoriales de las hembras. Por ello, el modelo de la persecución predice una disminución en la atracción de las hembras hacia el rasgo de despliegue de los machos, como consecuencia de una reducción en la adecuación de las hembras producida por la atracción hacia dicho rasgo (Forstmeier 2004).

Según este modelo dicha resistencia en las hembras puede evolucionar de dos maneras diferentes cuando su adecuación se ve disminuida: i) las preferencias de las hembras se volverán más estrictas, y requerirán de una mayor exageración del rasgo para ser excitadas, esto es, un aumento en el umbral de respuesta, o ii) las hembras perderán la preferencia por ignorar el rasgo del macho, esto es, desaparece el sesgo sensorial.

Este modelo está fuertemente relacionado con las hipótesis de la explotación sensorial y de la trampa sensorial, ya que los sesgos sensoriales

proporcionan a los machos herramientas para obtener un mayor número de cópulas. Este modelo es muy importante porque proporciona un mecanismo por el cual las hipótesis de los sesgos sensoriales preexistentes podrían explicar el mantenimiento y la exageración de los ornamentos en los machos (Ramírez & Macías García 2005).

1.4. El modelo de las trampas sensoriales

Según la revisión de Endler y Basolo (1998), hay tres modelos relacionados que buscan explicar el diseño de las señales y la evolución del nivel de la preferencia de las hembras hacia las señales de los machos, a partir de sesgos generados en el sistema sensorial y la mente de éstas. Tales modelos son: los sesgos preexistentes, la explotación sensorial (Ryan 1990) y las trampas sensoriales (Christy 1995).

El modelo de los sesgos preexistentes es el más general de todos e incluye a los otros dos; sin embargo, los tres difieren en lo que enfatizan. El modelo de los sesgos preexistentes enfatiza la evolución de rasgos nuevos como resultado de sesgos inherentes del sistema sensorial y de la mente, el de la explotación sensorial enfatiza la modificación evolutiva de rasgos de los machos ya existentes como respuesta al sistema sensorial de la hembra, y el de la trampa sensorial se centra en una desviación del rol original (por ejemplo un intercambio) de funciones sensoriales de contextos que no estuvieron previamente relacionados con la elección de pareja, es decir, los sesgos de las diferentes conductas que las trampas sensoriales (rasgos de los machos) comprometen son comúnmente ventajosos para las hembras fuera del contexto de la elección de pareja, como en el forrajeo (Bilde *et al.* 2006; Macías García & Ramírez 2005; Proctor 1992; Rodd *et al.* 2002; Sakaluk 2000), escape de depredadores (Christy 1988; Greenfield & Weber 2000), el cuidado parental (Stålhandske 2002) y liberación/fecundación de huevecillos (Córdoba-Aguilar 2002).

En el modelo de las trampas sensoriales las señales de los machos imitan los estímulos a los cuales las hembras responden en otros contextos, y provocan conductas en las hembras que aumentan el éxito de los machos en la fertilización (Christy 1995). Para que pueda operar y para que se genere un intercambio en algún sistema neurológico complejo de procesamiento sólo se necesita de una respuesta fuera del contexto en el que la señal se asemeje lo suficiente al modelo (Endler & Basolo 1998).

El modelo de las trampas sensoriales propone que las preferencias de las hembras son debidas a sesgos en el sistema sensorial de los individuos (Tobias & Hill 1998); que la preferencia fue establecida antes de que el rasgo evolucionara (Ryan 1990; Ryan & Keddy-Hector 1992), que cuando un rasgo aparece, aumenta su frecuencia rápidamente en la población como consecuencia de la preferencia de las hembras (Tobias & Hill 1998); y finalmente, que los sesgos sensoriales, sin importar su razón, explican la evolución inicial del rasgo en dichas especies (Basolo 1990a).

Christy (1995) propuso la hipótesis de la trampa sensorial para explicar la preferencia de las hembras hacia ciertos rasgos de los machos, y Basolo (1990b; 1995) estableció 4 criterios para que las trampas sensoriales sean consideradas como la base para la coevolución de dichos rasgos de los machos y las preferencias de apareamiento de las hembras (Tabla 1).

Las trampas sensoriales pueden llegar a ser beneficiosas, por ejemplo al facilitar la detección de parejas potenciales (Stamp & Guilford 1996), pero normalmente son sumamente costosas para el sexo engañado (generalmente las hembras). Conforme los machos obtienen control en las decisiones de apareamiento, las hembras experimentan costos de adecuación a través de tasas subóptimas de apareamiento o de explotación postcopulatoria (Macías Garcia & Ramírez 2005). Si la respuesta en forma de preferencia por una pareja es costosa, la selección favorecería a las hembras que discriminen contra la imitación, llevando por un lado a una mejor imitación por parte de los machos (i.e. manchas que asemejen frutos) y por otro a una mayor capacidad de

discriminación por parte de las hembras. Sin embargo, la discriminación puede ser costosa por sí misma, y las hembras que ignoran a la imitación pueden ignorar por error el modelo y perder los beneficios de responder a él. Por ello, el beneficio de la discriminación puede disminuir conforme las señales se vuelven mejores imitaciones (Christy 1995).

Tabla 1. Predicciones de la hipótesis de la Trampa Sensorial (Christy 1995) y supuestos propuestos por Basolo (1990b, 1995) para la coevolución entre los rasgos de los machos y las preferencias de las hembras.

Predicciones de la hipótesis de la Trampa Sensorial (Christy 1995)	Criterios para que las trampas sensoriales sean tomadas en cuenta como la base para la coevolución entre los sexos (Basolo 1990b, 1995)
<ul style="list-style-type: none"> • La selección sexual vía elección de la hembra favorece las señales de cortejo miméticas. • Las características a las que responden las hembras tienen funciones fuera de los contextos de elección de pareja o de cortejo. • Ambos estímulos, el mimético y el modelo provocan la misma respuesta. • Un cambio en el umbral de respuesta de la hembra hacia el modelo, debe producir un cambio igual en su umbral de respuesta a la mímica. 	<ul style="list-style-type: none"> • La ausencia de dicho rasgo es el estado ancestral. • En las especies que exhiben ese rasgo, hay una elección de la hembra basada en la variación (natural o artificial) en el rasgo. • En las especies que no exhiben el rasgo (estado ancestral), las hembras lo prefieren. • Hay un sesgo en el sistema sensorial o en la mente que, con bastante precisión y específicamente, predice la dirección de la preferencia.

De acuerdo al modelo de la Trampa Sensorial, las hembras muestran preferencia por los rasgos más exagerados, los cuales evocan una respuesta más fuerte en el sistema sensorial de las hembras (Ryan & Keddy-Hector 1992; e.g. Basolo 1990a; Basolo & Trainor 2002).

1.5. Costos que imponen a los machos los atributos que explotan sesgos sensoriales

Un rasgo exagerado, puede aumentar el éxito reproductivo del portador, pero también puede afectar negativamente su adecuación por otras vías. Algunos rasgos de los machos que atraen más a las hembras, a menudo incrementan la probabilidad de que sean depredados (Macías Garcia *et al.* 1998; Basolo & Wagner 2004), o su presencia genera costos energéticos a los portadores (Basolo & Alcaraz 2003; Backwell *et. al.* 1995) y/o de conservación (Velando *et al.* 2003), como por ejemplo con los bobos de patas azules, cuya coloración de las patas depende de la ingesta de pigmentos antioxidantes (carotenoides) y que es una señal honesta de calidad del individuo.

Sin embargo, si los ornamentos y su despliegue persistente son costosos para los machos y su expresión depende de la condición de los individuos, estas señales podrían reflejar honestamente la calidad genética del macho y la adecuación de su fenotipo (Zahavi 1975; 1977). Mientras haya una preferencia de apareamiento lo suficientemente fuerte, el carácter se mantendrá y se exagerará, pero también será más grande la desventaja para los machos (Kirkpatrick 1982; Zahavi 1975), tal como fue demostrado por Macías Garcia y Jiménez (1994).

Por ello, mientras la ventaja neta en la adecuación debida a la elección de pareja sea mayor que la desventaja debida a la selección natural, el aumento en la complejidad del rasgo continuará sin restricciones (Basolo 1990a).

1.6. Efectos negativos de las trampas sensoriales que involucran sesgos en la conducta de forrajeo

Las trampas sensoriales ligadas al contexto alimenticio pueden provocar costos muy elevados al sexo que es engañado. En sistemas donde las señales de los machos imitan estímulos alimenticios (i.e. los machos guppies presentan manchas en el cuerpo que asemejan frutos que forman parte importante de la dieta de las hembras), se espera que las hembras, al ser engañadas, sufran de una reducción

de su eficiencia de forrajeo, de una tasa de apareamiento subóptimo, o de una combinación de ambas. Por lo tanto, es de esperarse que en las hembras evolucione la capacidad de distinguir entre el estímulo verdadero y la imitación, ya que no pueden dejar de responder ante dichos estímulos o su tasa de ingesta podría verse sumamente afectada (Stuart-Fox 2005). Recientemente Macías Garcia y Ramírez (2005) descubrieron que en las hembras de algunos goodeíños ha evolucionado un aumento de la capacidad discriminadora, permitiéndoles separar la respuesta reproductiva de la alimenticia. En estos peces, las hembras han desarrollado la cualidad de discernir entre la mímica y el estímulo real, pero aún no se sabe si fue producto de la capacidad de evaluación utilizando la misma señal o de la utilización de otras señales propias de los machos para reconocerlos y así disminuir la respuesta hacia el estímulo ficticio. Entonces, lo que probablemente comenzó como una coevolución antagonista entre los sexos, es ahora mejor entendida como una coevolución mutualista, donde la imitación del estímulo real se convirtió en una señal honesta de calidad del macho.

2. ESPECIES DE ESTUDIO

La familia de peces dulceacuícolas Goodeidae consta de unas 40 especies, distribuidas mayoritariamente en territorio mexicano (Miller 2005). Se clasifica dentro del orden Cyprinodontiformes y ha sido dividida en las subfamilias Goodeinae, subfamilia utilizada en el estudio y que contiene aproximadamente 36 especies en 16 géneros, y Empetrichthyinae, compuesta por 4 especies en dos géneros (Webb *et al.* 2004).

Los goodeidos son peces vivíparos. Habitan aguas someras de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) (Goodeinae) y de la Gran Cuenca Occidental de los Estados Unidos (*Empetrichthyinae*), y aunque son considerados como peces tropicales, muchas especies habitan en hábitats templados. Su talla va de los 30 mm a los 150 mm, su color varía de opaco a muy brillante y todas las especies son sexualmente dimórficas.

Su dieta es omnívora, sin embargo, el grado de omnivoría varía mucho entre las especies, yendo de prácticamente carnívora a prácticamente herbívora.

Las adaptaciones reproductivas de estos peces son poco comunes en los peces teleósteos. Se trata de peces vivíparos y matrotroóficos. A través de una estructura que se conoce como trofotenia, los embriones se alimentan de nutrientes (tales como lipoproteínas y aminoácidos) que secreta la hembra en el lumen ovárico durante la gestación (Lombardi & Wourms 1985; Schindler 2005; Uribe *et al.* 2005)

Se encuentran en casi cualquier tipo de hábitat de agua dulce de la FVT, en donde son el componente principal de la ictiofauna. Viven en elevaciones de entre 400 y 2300 msnm aproximadamente, aunque una especie han sido encontrada se encuentra hasta los 2800 msnm.

Los goodeínos presentan una alta tasa de especiación en comparación con su grupo hermano (*Empetrichthyinae*), lo cual se puede deber a la compleja historia geológica de su área de distribución. El principal proceso causal de especiación parece haber sido la vicarianza, ya que el patrón de distribución de los

grupos parece reflejar los procesos geológicos subyacentes. Algunos eventos de divergencia pueden estar relacionados con la actividad volcánica (Webb *et al.* 2004).

Debido a la degradación de su hábitat principalmente provocada por la urbanización del México Central y por la industrialización, esta familia se enfrenta a graves problemas de conservación. Diez de las 40 especies reconocidas están amenazadas y tres especies han sido ya extirpadas de la naturaleza.

En este estudio se utilizaron 6 especies de la subfamilia Goodeinae, de acuerdo con la filogenia establecida por Webb *et al.* (2004), que está basada en una parte de la secuencia del gen para la subunidad I del citocromo C oxidasa mitocondrial (627 pb) y su región control (300 pb) (Figura 1). Dichas especies son las mismas que fueron empleadas por Macías García y Ramírez (2005).

Presentan un grado diferente de elaboración de una franja vertical color amarillo en el extremo de la aleta caudal de los machos (conocida como Franja Amarilla Terminal o FAT), y la cual se piensa apareció en el clado como un evento independiente en múltiples ocasiones y que en todos los casos evoca una respuesta alimenticia en las hembras al asemejarse a larvas de gusanos o de Zygópteros.. Las especies estudiadas son: *Characodon audax*, que no presenta el ornamento (nunca lo ha desarrollado); *Xenotoca eiseni*, de la que no se sabe si lo presentó y lo perdió o si nunca lo presentó; *Xenoophorus captivus*, que lo tiene apenas visible; *Xenotoca variata*, que lo tiene poco desarrollado; *Chapalichthys pardalis*, que tiene una FAT muy marcada; y *Ameca splendens*, cuyo ornamento es el más conspicuo de todos debido a su intenso color amarillo y al contraste con una banda negra adyacente.

Dada esta diferencia en la complejidad de la FAT y el nivel que respuesta que evoca, se ha pensado que conforme el nivel de elaboración aumenta en cada especie, la eficiencia de forrajeo se ve más afectada.

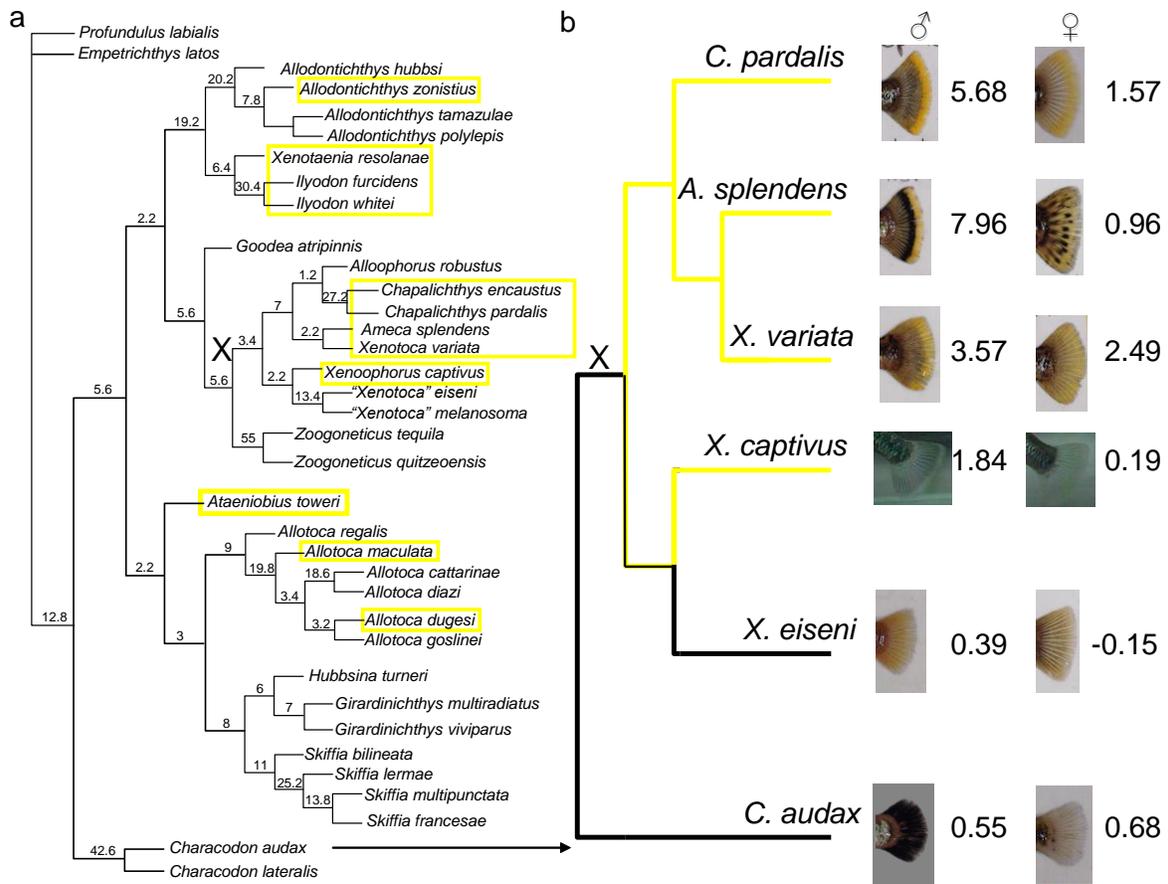


Figura 1. Filogenia de la subfamilia Goodeinae. Con una "X" se representa el clado en donde se encuentran las especies utilizadas en esta investigación y en la parte inferior del cladograma se observa a *C. audax*, especie utilizada como grupo externo por ser la especie más basal de la subfamilia. En las fotos se muestra la aleta caudal de machos y hembras y la FAT de los machos. Los números representan el grado de complejidad del ornamento. Tomado de Macías García & Ramírez (2005).

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general

Determinar el costo que durante el forrajeo sufren las hembras de algunas especies de la subfamilia Goodeinae al estar expuestas a las Franjas Amarillas Terminales (FAT) que presentan en la aleta caudal sus machos, y realizar pruebas experimentales que demuestren que las diferentes estrategias alternativas en las hembras han evolucionado para mitigar dichos costos.

3.1.1. Objetivos particulares

1. Describir la relación que existe entre el nivel de discriminación de las hembras hacia las FAT (descrito por Macías García & Ramírez 2005), y su éxito en la búsqueda y obtención del alimento.
2. Realizar ensayos experimentales que pongan a prueba la hipótesis de la coevolución antagonista para explicar:
 - a) la separación de las respuestas sexual y alimenticia, y
 - b) Un cambio en algunas especies hacia una dieta principalmente herbívora.

4. HIPÓTESIS

- Durante el forrajeo, las hembras serán atraídas hacia los machos si estos presentan una FAT conspicua.
- La respuesta alimenticia de las hembras a la FAT les impone un costo a través de una reducción en su eficiencia de forrajeo.
- La eficiencia de forrajeo de las hembras se verá afectada negativamente en especies 1) cuya dieta incluya de manera sustancial organismos cuyos atributos sean exagerados por las FAT, y 2) que reconozcan/persigan a sus presas usando primordialmente los atributos que son exagerados por las FAT.
- En ciertas especies, en ausencia de fuentes de alimentos alternativos, la eficiencia de forrajeo de las hembras expuestas a machos con FAT llamativas se verá afectada negativamente incluso si su dieta ya no se basa en alimentos cuyos atributos son exagerados por las FAT
- Entre las diferentes especies, este costo en la eficiencia de forrajeo mantendrá una relación inversamente proporcional con respecto a la complejidad de la señal (FAT) de los machos, y será menor conforme las respuestas sexual y alimenticia se han ido disociando en cada especie.

5. Descripción y justificación de los experimentos

5.1. Experimento 1: ¿Responder a las FAT es costoso para las hembras?

Los animales necesitan ingerir alimento 1) para proveer combustible (en términos de energía), para mantenerse vivos y para mantener los procesos del cuerpo, para la contracción muscular, etc. y 2) como materia prima para construir y mantener la maquinaria celular y metabólica, y para el crecimiento y la reproducción (Duke 1987). Una trampa sensorial que afecte la conducta de forrajeo va a ser sumamente costosa para el sexo engañado, llevándolo a una eficiencia de forrajeo reducida, a un apareamiento subóptimo o a una combinación de las dos (Stuart-Fox, 2005).

Macías García & Ramírez (2005) probaron que en algunas especies de goodeíno los machos explotaron un sesgo preexistente en el sistema sensorial de las hembras que estaba relacionado con la alimentación, suponiendo les generaba a las hembras costos considerables. La FAT de los machos de estas especies se asemeja a larvas de zygópteros o de pequeños gusanos, y evoca en las hembras tanto una respuesta alimenticia como una sexual. Sin embargo, las hembras, en vez de disminuir su umbral de respuesta hacia la trampa y como consecuencia al estímulo alimenticio verdadero, como fue propuesto por Holland & Rice (1998), escaparon a la trampa sensorial mientras que retuvieron la respuesta sexual hacia el atributo.

Para que tal discriminación haya evolucionado, los costos pagados por las hembras debieron de haber involucrado una disminución en su eficiencia de forrajeo, y el que los goodeidos sean vivíparos y matrotroáficos sugiere que las hembras gestantes debieron ser particularmente afectadas por esta trampa sensorial.

5.1.1. Hipótesis particulares

- La respuesta alimenticia de las hembras a las FAT impone un costo a las hembras, ya que produce una reducción en su eficiencia de forrajeo.
- La eficiencia de forrajeo de las hembras se verá afectada negativamente en especies 1) cuya dieta incluya de manera sustancial organismos cuyos atributos sean exagerados por las FAT, y 2) que reconozcan/persigan a sus presas usando primordialmente los atributos que son exagerados por las FAT.
- Entre las diferentes especies, este costo mantendrá una relación inversamente proporcional con respecto a la complejidad de la señal (FAT) de los machos, y será menor conforme las respuestas sexual y alimenticia se han ido disociando en cada especie.

5.1.2. Predicciones:

- Durante las observaciones conductuales, las hembras pasarán mucho tiempo siguiendo a los machos y reducirán su eficiencia de forrajeo (búsqueda y captura de larvas).
- Como consecuencia de la disminución en la eficiencia de forrajeo las hembras perderán peso, y dicha pérdida será inversamente proporcional a la complejidad de la FAT de la aleta caudal.

Para poner a prueba dichas hipótesis se utilizaron las 6 especies que fueron empleadas por Macías García & Ramírez (2005). El valor de la intensidad de la FAT se obtuvo midiendo la reflectancia de las bandas terminales y sub-terminales de 10 machos y 10 hembras de cada especie. Posteriormente, para obtener un valor de la complejidad de la FAT, se utilizó la diferencia de ambas cifras, tomando

el valor relativo de esa diferencia que se encontraba en la zona amarilla del espectro (Tabla 2).

Tabla 2. Grado de complejidad de las FAT de machos y hembras (Tomado de Macías Garcia & Ramírez, 2005).

Especie	Grado de complejidad (Contraste de la FAT)	
	♂	♀
<i>Ameoca splendens</i>	7.96	0.96
<i>Chapalichthys pardalis</i>	5.68	1.57
<i>Xenotoca variata</i>	3.57	2.49
<i>Xenoophorus captivus</i>	1.84	0.19
<i>Xenotoca eiseni</i>	0.39	-0.15
<i>Characodon audax</i>	0.55	0.68

5.2. Experimento 2: Control que demuestra que las hembras responden a las FAT y no a la presencia de otros peces

En el experimento uno se demostró que las hembras de las 6 especies estudiadas fueron distraídas por la presencia de machos con FAT conspicuas en el acuario adyacente al suyo; sin embargo, se podría pensar que las hembras eran distraídas por la simple presencia y el movimiento de los machos, y no por la FAT de sus colas.

Para corroborar que las hembras no seguían a los machos debido a tendencias sociales (como la de formar cardúmenes) sino al ornamento en su aleta caudal, en este experimento se utilizaron machos de *X. captivus*, cuya FAT es prácticamente invisible.

5.2.1. Hipótesis particular:

- Durante el forrajeo, las hembras serán atraídas hacia los machos solamente cuando estos presenten una FAT conspicua.

5.2.2. Predicciones

Cuando las hembras de *X. eiseni* sean expuestas a machos sin FAT conspicua, pasarán menos tiempo distraídas por los machos con respecto al experimento anterior, y por lo tanto:

- 1) Serán más eficaces encontrando a las larvas de libélula
- 2) Presentarán una ingesta más elevada, y
- 3) La pérdida de peso será menor.

5.3. Experimento 3: Un cambio de dieta para mitigar los costos impuestos por las FAT

En el experimento uno se encontró que *A. splendens*, contrario a lo esperado, fue la especie que menos larvas ingirió y de las que más peso perdió. Esta especie está categorizada como principalmente herbívora, y por ello suponemos que la pérdida de peso fue debida a que las hembras no tenían mucho alimento disponible.

Para poner a prueba nuestra hipótesis, repetimos el experimento uno pero esta vez colocando plantas de *Elodea* sp. en el acuario de la hembra focal. Como control se utilizó a *X. captivus*, especie omnívora que presentó resultados muy similares a los de *A. splendens* en cuanto al consumo de larvas y a la pérdida de peso. Por esta razón, *X. captivus* fue considerada como el control más apto para demostrar que el cambio en la dieta es otro camino evolutivo que pueden seguir las especies expuestas a la trampa sensorial, y que la presencia de plantas en el

acuatio de las hembras no tiene el mismo efecto en la eficiencia de forrajeo de todas las especies.

5.3.1. Hipótesis particular

- En ciertas especies, en ausencia de fuentes de alimentos alternativos, la eficiencia de forrajeo de las hembras expuestas a machos con FAT llamativas se verá afectada negativamente incluso si su dieta ya no se basa en alimentos cuyos atributos son exagerados por las FAT.

5.3.2. Predicciones.

- En presencia de materia vegetal *A. splendens* presentará una mayor ingesta de alimento y una menor pérdida de peso que una especie control cuya dieta no incluye materia vegetal (*X. captivus*).
- La cantidad de peso perdido por *A. splendens* será significativamente menor que la del experimento uno.

6. MÉTODO

6.1. Experimento 1

Para probar que las FAT son trampas sensoriales y que imponen un costo a las hembras se llevó a cabo el siguiente experimento. Se utilizaron las 6 especies de goodeínos de la Tabla 2, que presentan un diferente nivel de complejidad de la FAT.

Los individuos utilizados fueron organismos silvestres capturados y mantenidos en cautiverio, y organismos que nacieron dentro del Laboratorio de Conducta Animal del IE UNAM.

Se utilizaron 15 hembras preñadas (en sus últimas semanas de gravidez) de cada una de las 6 especies. Cada hembra fue colocada en un tanque de 40 l donde se buscó simular el ambiente natural de donde provenían los peces. Cada pecera contenía grava, 12 plantas sintéticas de tamaño estandarizado colocadas en hilera longitudinalmente, 5 larvas de libélula y un aspersor (Figura 2).

En un tanque adyacente a la parte trasera del tanque de la hembra focal se colocaron dos machos de las especies que presentan las FAT más conspicuas (*C. pardalis* o *A. splendens*). El tanque de los machos tenía el mismo diseño que el de la hembra focal pero a éste no se le colocaron larvas. Las hembras no eran del mismo tamaño, pero sí presentaban una longitud muy similar a la de los machos. Las larvas se escogieron con un tamaño semejante al de la aleta caudal de los peces para que las hembras las pudieran cazar e ingerir y para que fueran más parecidas a las FAT de los machos.

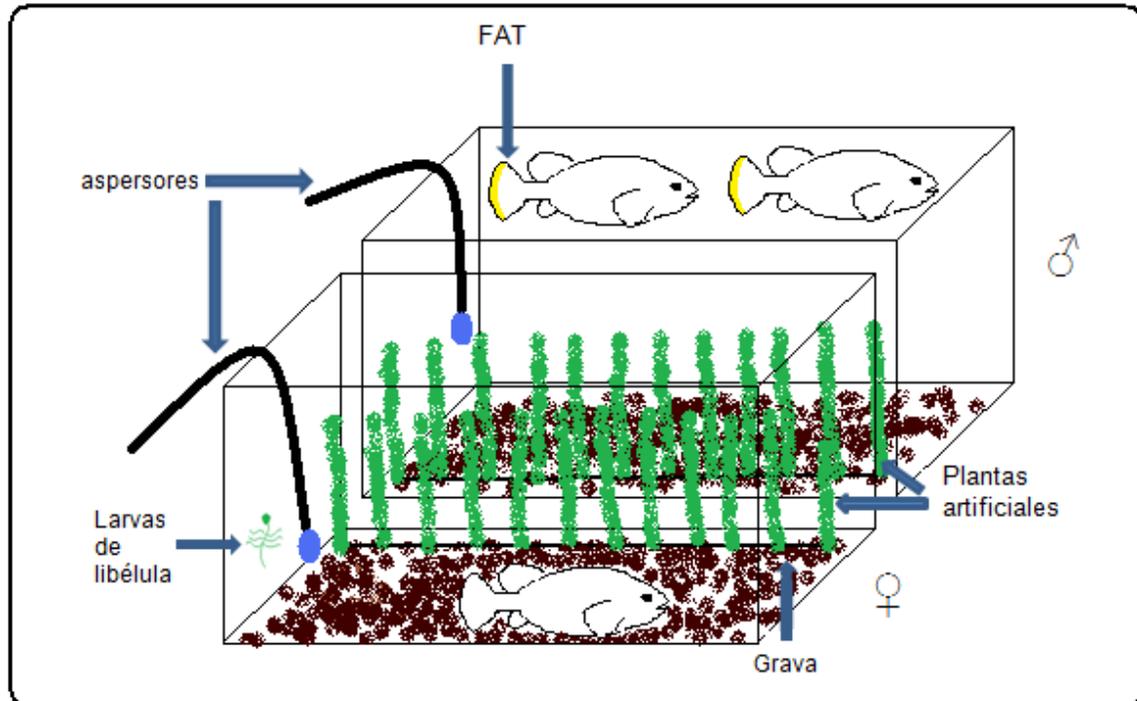


Figura 2. Esquema del acomodo de las peceras y de los peces.

Los peces fueron sometidos a ciclos de luz-oscuridad de 12 horas, y cada hembra fue colocada en la pecera 12 horas antes de comenzar las observaciones con el fin de que se adecuara a ella y de mantener un nivel similar de hambre entre todas las hembras focales.

Cada experimento tuvo una duración de una semana y diariamente se realizaron observaciones conductuales de 15 minutos por cada hembra focal. En cada sesión de observación se midieron las siguientes variables: a) conductuales, b) ingesta de larvas y c) ganancia o pérdida en peso que experimentó cada hembra.

6.1.1. Mediciones conductuales

Dentro de la conducta se midieron las respuestas que cada hembra mostró hacia los machos (FAT) y hacia el estímulo alimenticio (larvas de libélula).

Dentro de los 15 minutos diarios de observación se cuantificaron las siguientes conductas:

- Duración y frecuencia de las ocasiones que pasaba la hembra persiguiendo a los machos con una distancia no mayor a 10 cm.
- Duración y frecuencia de las ocasiones que la hembra pasó observando a los machos a una distancia mayor a 10 cm.
- Frecuencia de distracciones puntuales provocadas por los machos y que duraban menos de un segundo, pero que hacían que la hembra interrumpiera la actividad que estaba realizando durante esa pequeña fracción de tiempo.
- Duración y frecuencia de las ocasiones que la hembra se dedicó a buscar alimento (registrando el suelo y mordiendo pequeñas partículas).
- Frecuencia de los ataques a las larvas, ya sea que las ingirieran o no.
- Duración y frecuencia de las ocasiones en que la hembra realizó otras conductas no relacionadas al forrajeo ni a la respuesta hacia las FAT (i.e. flotar, nadar a lo largo de la pecera).

6.1.2. Obtención de alimento

En cada pecera se colocaron 5 larvas de libélula. Diariamente se llevaron a cabo dos conteos del número de larvas ingeridas por las hembras, y se agregó el número de larvas necesario a fin volver a completar la cantidad de 5.

6.1.3. Ganancia o pérdida de peso

Cada una de las hembras focales fue pesada al inicio y al final de los experimentos. Posteriormente se obtuvo el porcentaje del cambio de peso a lo largo de esa semana.

Debido a que ninguno de los resultados mostró una distribución normal se empleó estadística no paramétrica en el análisis de los datos, la cual fue realizada con el programa de estadística SPSS.

Para evaluar la correlación entre la complejidad de la FAT y 1) Ataques lanzados a las larvas, 2) Ingesta de larvas, y 3) Cambio de peso que mostraron las diferentes especies, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman.

Para la comparación del tiempo dedicado a la búsqueda de alimento y el que pasaron siguiendo a los machos, se utilizó la prueba de Wilcoxon.

6.2. Experimento 2

Posteriormente se llevó a cabo un control para demostrar que las hembras son distraídas por las FAT y no por la simple presencia de peces en el acuario adyacente al suyo. Para lograr esto se volvió a utilizar el modelo anterior, en donde se colocó una hilera de plantas sintéticas, grava y larvas de libélula en el tanque de la hembra focal, y en un tanque adyacente dos machos (Figura 2); sin embargo, en esta ocasión fueron machos de *X. captivus*, cuya coloración de la FAT es apenas visible. No se utilizaron machos de *C. audax* ni de *X. eiseni* por el patrón de colores que presentan los machos en su cuerpo y en su aleta caudal. *C. audax* tiene una aleta caudal totalmente negra y *X. eiseni* exhibe coloración una naranja en la aleta caudal y franjas naranjas y blancas a lo largo del cuerpo.

Se utilizaron 10 hembras de *X. eiseni* ya que ésta fue la especie que más peso perdió en el primer experimento.

Los resultados obtenidos fueron analizados con el programa estadístico SPSS. Para conocer si había diferencias significativas entre los datos de cada par de muestras independientes se utilizó la prueba no paramétrica de U de Mann-Whitney.

6.3. Experimento 3

Para probar que *A. splendens* una especie principalmente herbívora, cuya eficiencia de forrajeo ya no se ve afectada por la presencia de machos con FAT,

repetimos el primer experimento, colocando la grava, las 12 plantas sintéticas, las larvas de libélula y en una pecera contigua a los 2 machos de las especies *A. splendens* o *C. pardalis*; sin embargo, esta vez colocamos en la pecera de la hembra focal 3 plantas de *Elodea* sp.

Las variables que se registraron fueron las mismas, sólo con la adición de frecuencia de mordiscos a las plantas de *Elodea* sp.

Las especies utilizadas fueron *A. splendens* como experimental y *X. captivus* como control.

Los resultados obtenidos fueron analizados con el programa SPSS. Para detectar diferencias entre los diferentes pares de muestras se utilizaron las pruebas U de Mann-Whitney para muestras independientes y la de Wilcoxon para muestras relacionadas.

7. RESULTADOS

7.1. Experimento 1

En general observamos que las hembras sí se distrajeron con los machos, tanto respecto al tiempo que pasaban observándolos, así como con respecto a las distracciones puntuales; además, pasaron poco tiempo buscando alimento; no comieron muchas larvas y sí perdieron una cantidad considerable de peso (en los casos más extremos perdieron casi el 10% de su peso) (Figuras 3 a la 8).

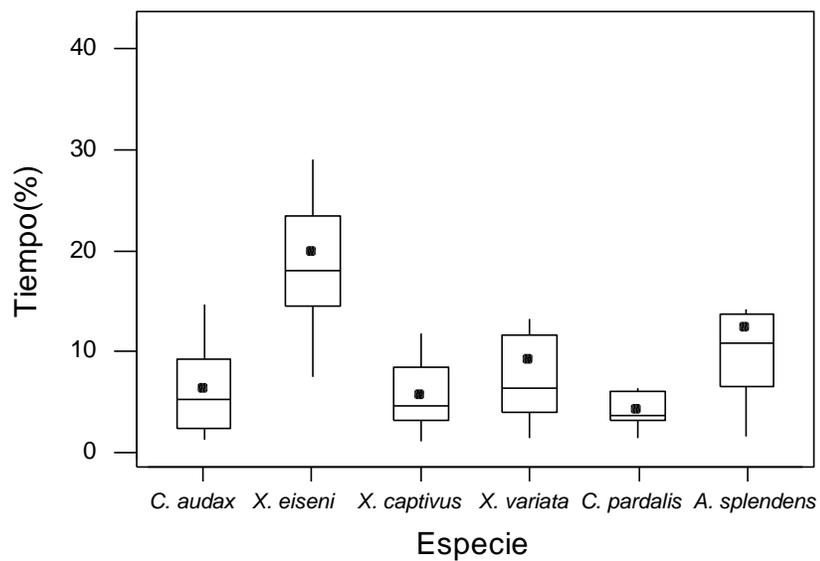


Figura 3. Porcentaje de tiempo promedio que pasaron las hembras de las diferentes especies observando y persiguiendo a los machos.

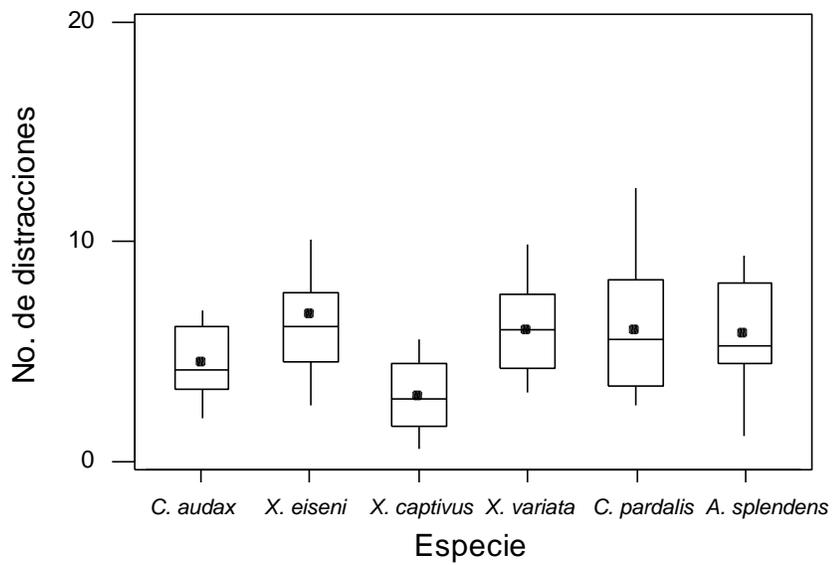


Figura 4. Frecuencia promedio de las ocasiones que la hembra se distrajo rápidamente con los machos y volvió a la actividad que estaba realizando (distracciones puntuales).

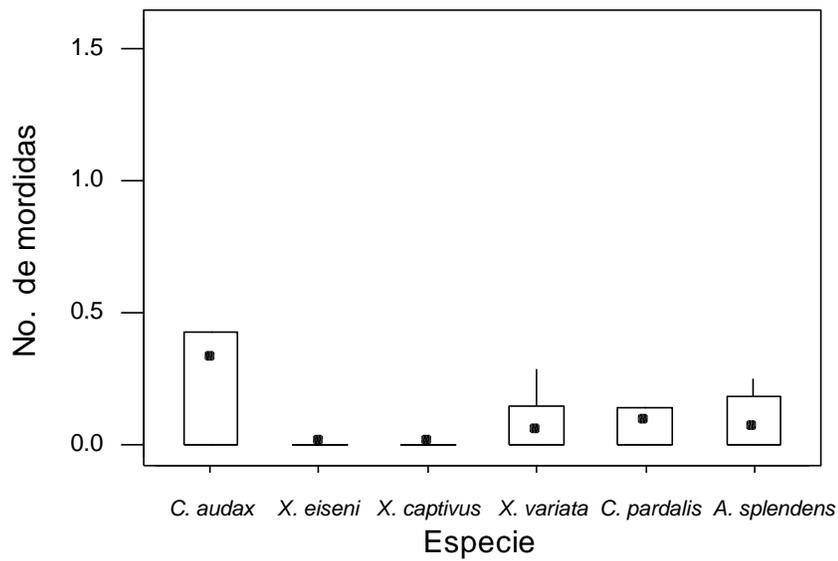


Figura 5. Número promedio de mordidas lanzadas a las larvas de libélula durante los 15 min. diarios de observación.

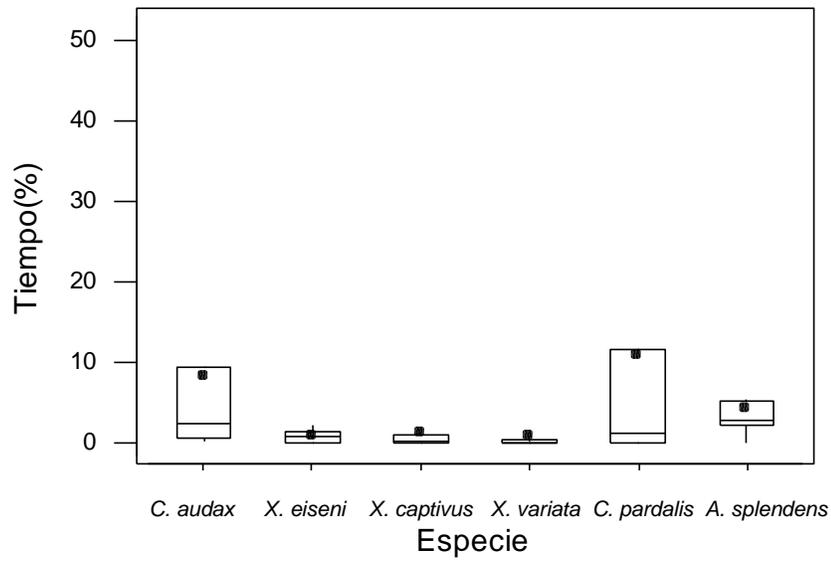


Figura 6. Porcentaje del tiempo promedio que las hembras de las diferentes especies pasaron buscando alimento.

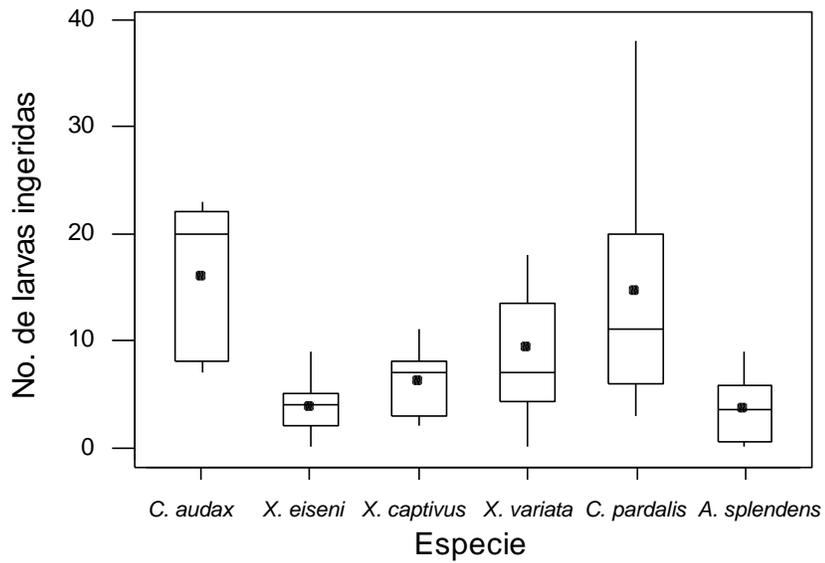


Figura 7. Promedio de la ingesta semanal de larvas de cada individuo.

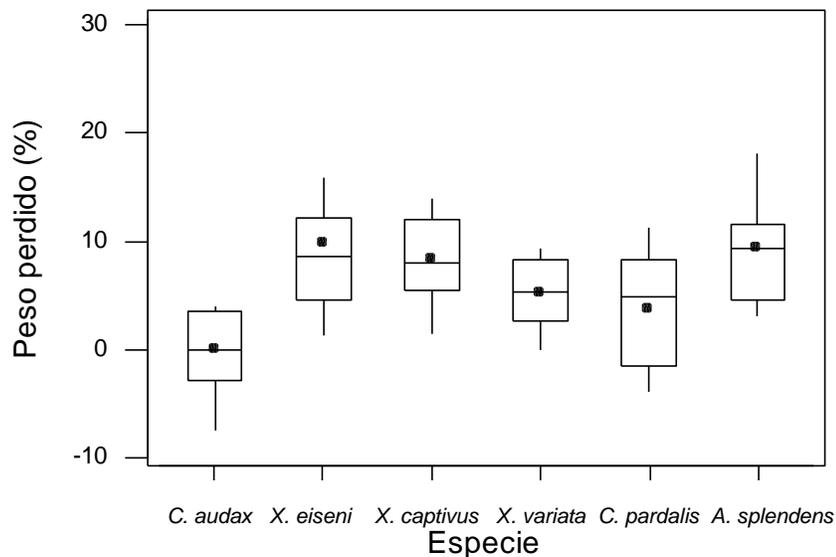


Figura 8. Porcentaje promedio del de peso perdido por individuo.

7.1.1. El caso de *C. audax*

Si observamos a *C. audax*, podemos darnos cuenta que presentó mejor desempeño que la mayoría de las otras especies, lo cual, a pesar de basarse en pequeñas diferencias numéricas, va en contra de nuestras predicciones dada la ausencia de FAT en los machos de esa especie. El tiempo que dedicó a buscar alimento fue superior al de las demás especies (8.18% de su tiempo total (exceptuando a *C. pardalis*) atacó más a las larvas (0.33 mordidas diarias); su ingesta semanal fue la mayor entre las 6 especies (casi 16 larvas por semana); y sólo perdió el 0.04 % de su peso durante las observaciones conductuales.

7.1.2. El caso de *A. splendens*

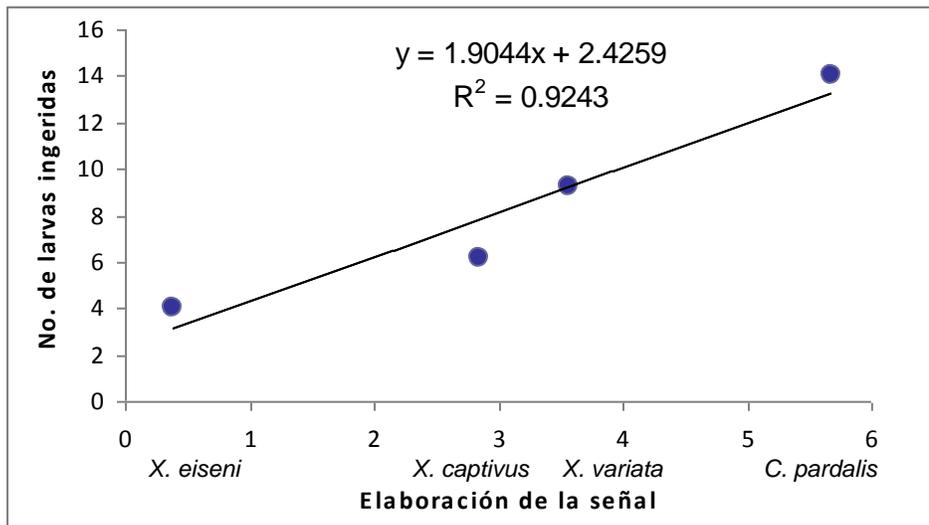
Contrario a lo que esperábamos por el nivel de complejidad de su FAT, la especie *A. splendens* casi no mordió larvas, tampoco las ingirió y sí perdió mucho peso.

Además, se distrajo mucho y pasó mucho tiempo siguiendo a los machos; sin embargo, también pasó mucho tiempo buscando alimento.

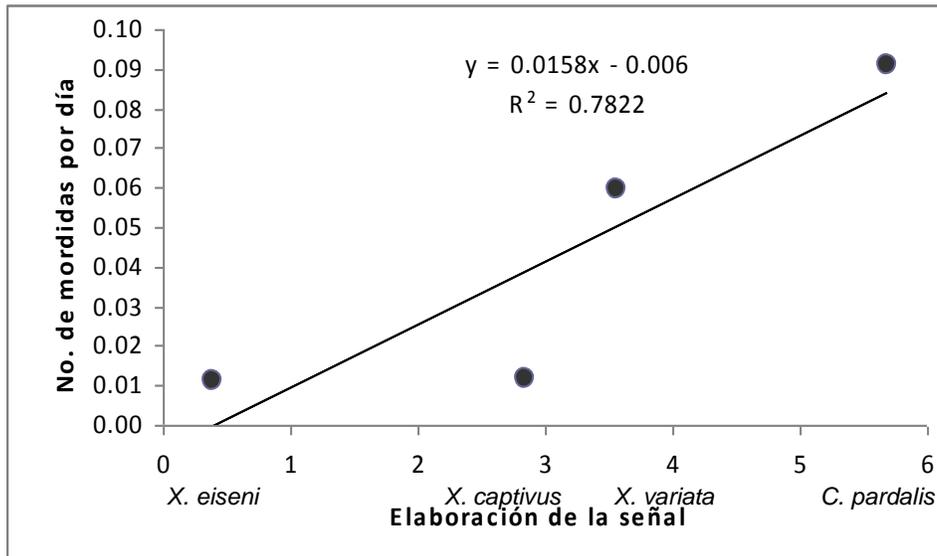
7.1.3. El caso de *X. eiseni*, *X. captivus*, *X. variata* y *C. pardalis*

Si tomamos en cuenta solamente a las 4 especies restantes, es decir, a *X. eiseni*, *X. captivus*, *X. variata* y *C. pardalis*, podemos observar que hay una relación directamente proporcional entre la complejidad de la señal de cada especie y i) las mordidas que dieron las hembras a las larvas y ii) la ingesta de las mismas, y una relación inversamente proporcional entre la complejidad de la FAT y el peso perdido por las hembras (Figura 9). Esto nos demuestra que como resultado de la eficacia de las hembras para encontrar, atacar e ingerir larvas, éstas pierden menos peso cuando se ven expuestas a trampas sensoriales. En la Figura 9 se puede observar que la correlación entre la complejidad del atributo de los machos y las otras tres variables (mordidas a larvas, ingesta semanal y ganancia/pérdida de peso) es altamente significativa (Coeficiente de correlación= 0.95, $P=0.05$; Coeficiente de correlación= 1.0, $P<0.001$; Coeficiente de correlación= -1.0, $P<0.001$ respectivamente).

a)



b)



c)

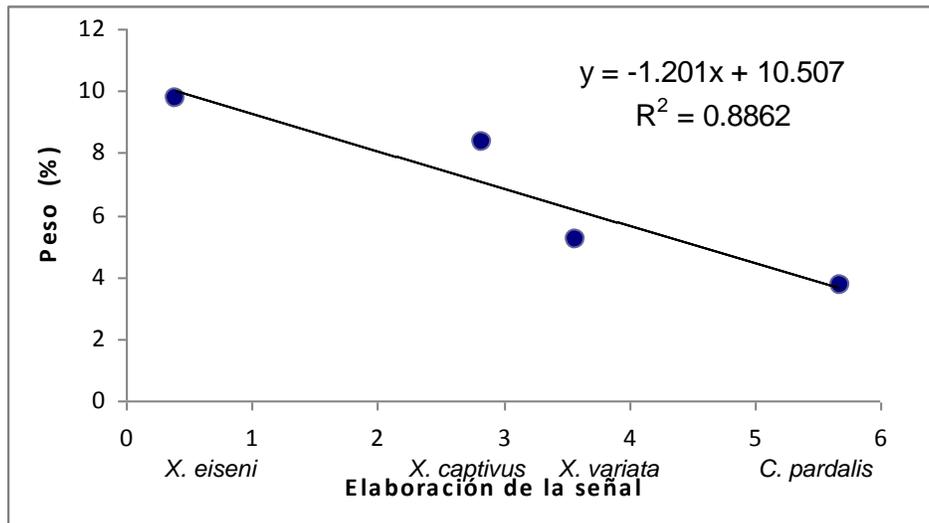
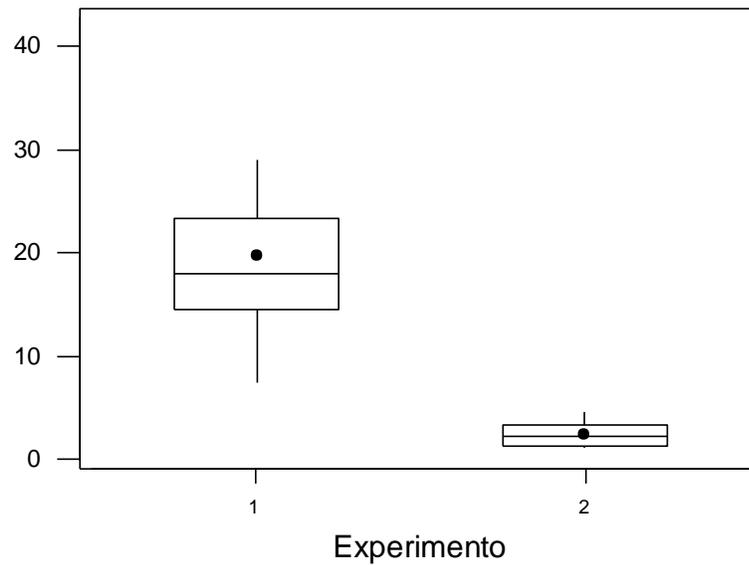


Figura 9. a) Ingesta semanal de larvas de zygóptero, b) frecuencia diaria de mordidas lanzadas a las larvas y c) pérdida de peso de las hembras durante el experimento.

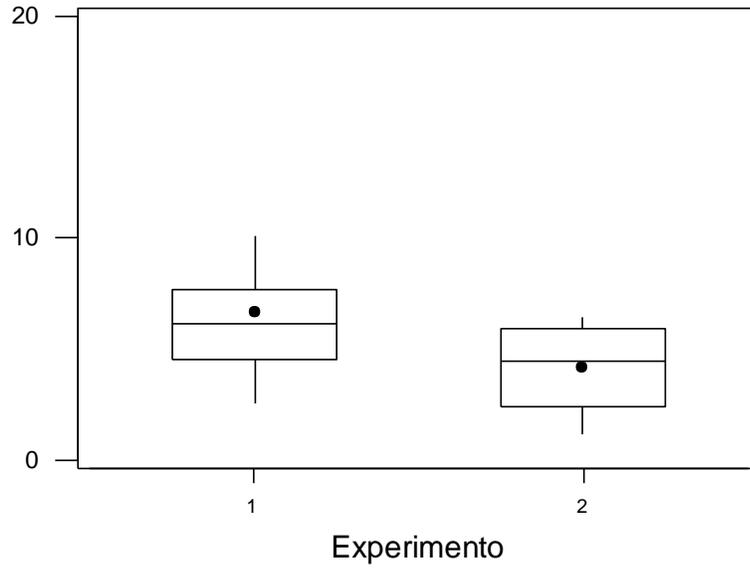
7.2. Experimento 2

Xenotoca eiseni fue la especie más afectada por la trampa sensorial en el primer experimento. Pasó el 19.74% de su tiempo distraída por la FAT de los machos y sólo el 8% buscando alimento (Figuras 3 y 6); presentó la frecuencia más alta de distracciones puntuales (Figura 4) y por ello su eficacia para encontrar a las presas y atacarlas fue sumamente baja (0.01 mordiscos diarios) (Figura 5). Su ingesta de larvas fue de apenas media larva diaria y como consecuencia perdió casi el 10 % de su peso durante el tratamiento.

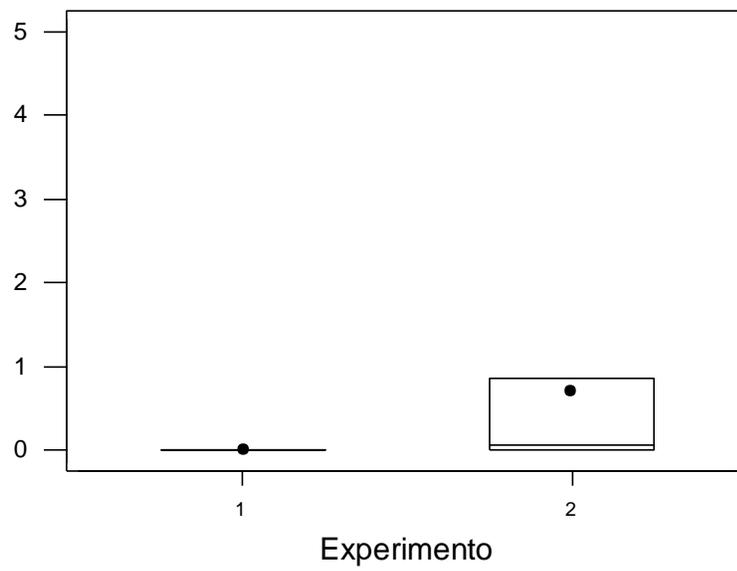
a)



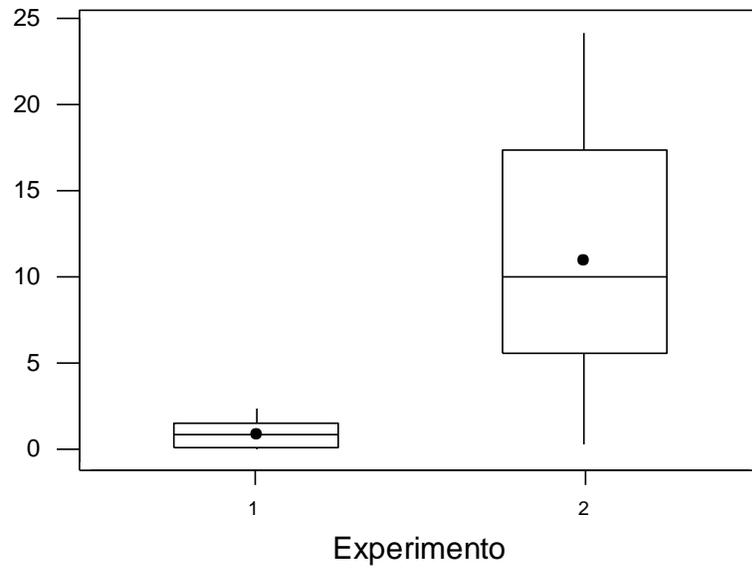
b)



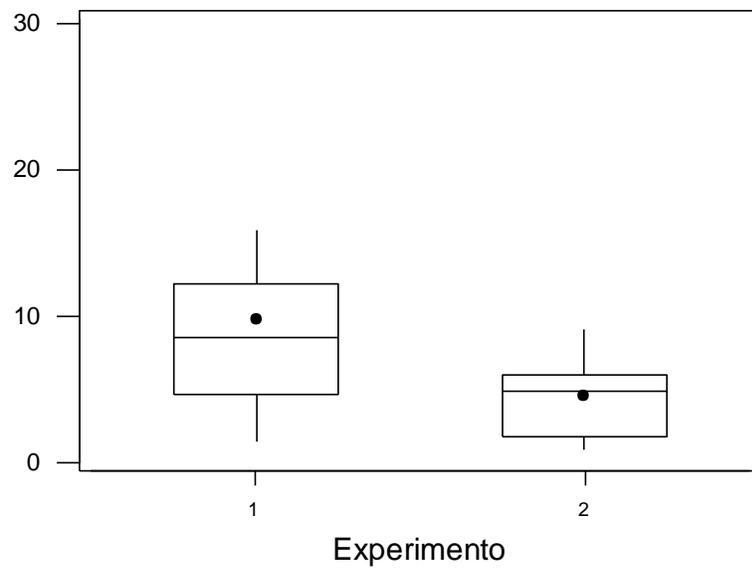
c)



d)



e)



f)

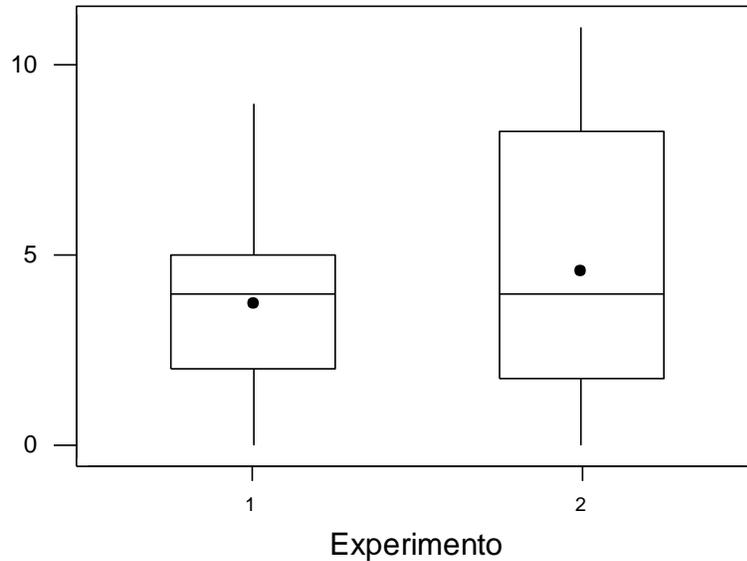
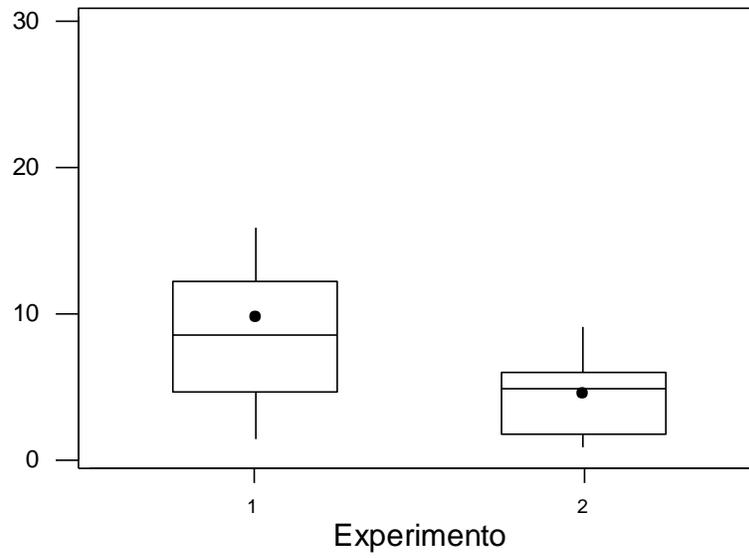


Figura 11. Conductas presentadas por las hembras de *X. eiseni* en los experimentos 1 y 2. a) Tiempo con machos (%), b) Frecuencia de distracciones, c) Mordidas a larvas, d) Tiempo buscando alimento (%), e) Peso perdido (%), f) Ingesta semanal de larvas.

Sin embargo, en su control los resultados fueron muy diferentes (Tabla 4). Primeramente, el tiempo que las hembras pasaron con los machos (ya sea persiguiéndolos u observándolos de lejos) se redujo del 19.74 al 2.41% de su tiempo total ($U=0$, $Z=-4.160$, $P<0.001$); las distracciones puntuales diarias disminuyeron de un promedio de 6.66 a 4.15 ($U=36$, $Z=-2.165$, $P=0.03$); el tiempo dedicado al forrajeo aumentó del 0.84% al 10.92% (Tabla 4), es decir, fue 13 veces mayor, los ataques a las larvas aumentaron de un promedio de 0.01 mordidas diarias a 0.7 (Figura 11); y finalmente, como resultado de todo esto, la pérdida en peso disminuyó del 9.77% al 4.53 % (Tabla 4, Figura 12).

a)



b)

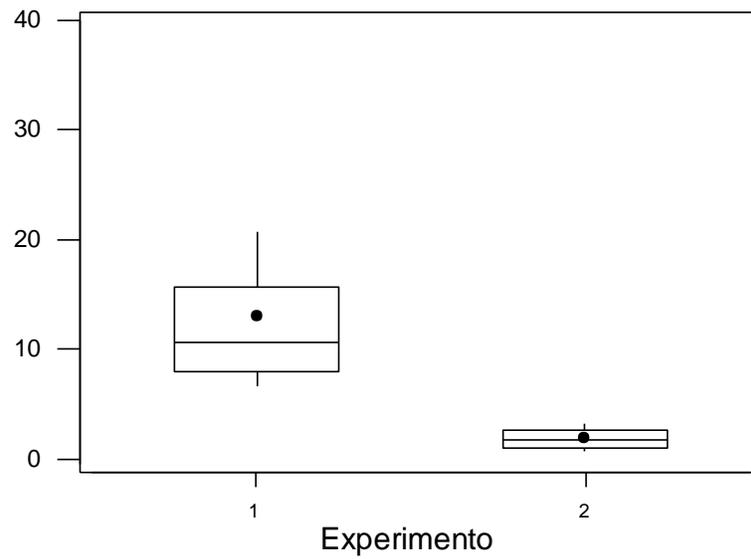


Figura 12. a) Porcentaje del peso perdido por las hembras de *X. eiseni* en el experimento 1 y en el 2, y b) Tiempo (%) que pasaron las hembras persiguiendo a los machos de cerca en el experimento 1 y en el 2.

El tiempo que las hembras pasaron siguiendo a los machos de cerca en sus acuarios fue significativamente menor cuando las hembras estaban en presencia de machos sin FAT que cuando los machos presentaban el ornamento ($U=0$, $Z=-4.16$, $P<0.001$) (Figura 12, Tabla 4) (13.03% del tiempo total en presencia de machos con FAT y 1.84% en presencia de machos sin FAT, es decir, una proporción de 7 veces menos cuando los machos no presentaban el ornamento). Durante esta conducta, las hembras cambiaban constantemente la velocidad y la dirección del nado (observaciones personales).

Tabla 4. Prueba de U de Mann-Whitney para las conductas de *X. eiseni* del primer y segundo experimento.

Conducta	U	Z	Significancia (P)	Promedio	
				1er. Experimento	2do. Experimento
Tiempo con machos de cerca	0.0	-4.16	<0.001	1.95	0.27
Tiempo con machos de lejos	2.0	-4.049	<0.001	1.01	0.08
Frecuencia de mordidas a larvas	42	-2.444	0.015	0.01	0.7
Ingesta diaria de larvas	67.5	-0.419	0.675	0.58	0.65
Frecuencia de búsqueda de alimento	0	-4.163	<0.001	1.10	4.37
Duración de búsqueda de alimento	0	-4.161	<0.001	0.13	1.64
Peso perdido	33	- 2.33	0.020	9.77	5.53

El desempeño de *X. eiseni* fue considerablemente mejor; los resultados son incluso equiparables a los de *C. pardalis*, una de las especies que logró alimentarse mejor y de las que menos peso perdió en el primer experimento. Comparando el desempeño general que presentaron las hembras de *X. eiseni* con respecto a las de *C. pardalis* del experimento anterior, podemos observar que los

resultados fueron muy similares. Como se muestra en la Figura 13 y en la Tabla 5, a excepción del tiempo que pasaron con los machos y de la ingesta diaria, las otras variables no mostraron una diferencia significativa entre ambas especies.

Tabla 5. Prueba de U de Mann-Whitney para las conductas de las especies de *X. eiseni* (segundo experimento) y *C. pardalis* (primer experimento).

Conducta	U	Z	Significancia (P)	Promedio	
				<i>X. eiseni</i>	<i>C. pardalis</i>
Tiempo con machos	22.000	-2.324	0.020	0.36	0.61
Duración búsqueda de alimento	35.000	-1.410	0.158	1.64	1.62
Pérdida de peso	54.000	-.070	0.944	5.53	3.71
Frecuencia de mordidas a larvas	39.000	-1.295	0.195	0.7	0.09±0.06
Ingesta diaria de larvas	15.500	-2.788	0.005	0.65	2±

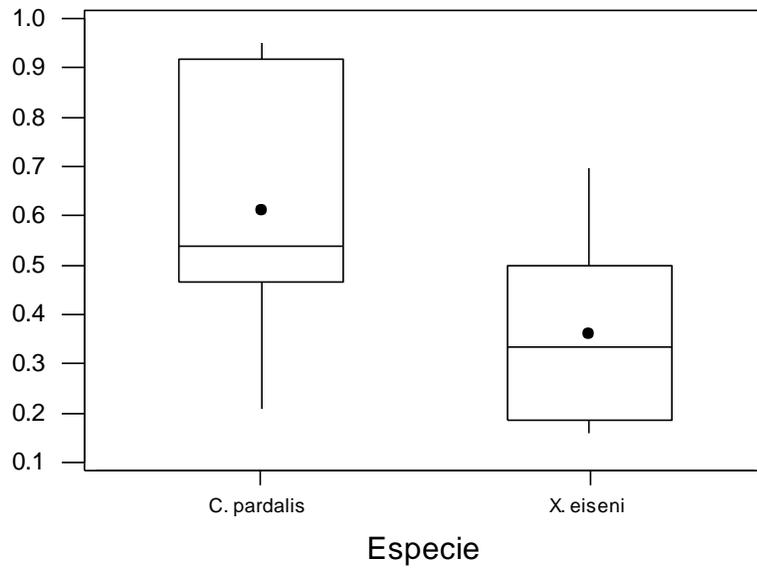
A pesar de que el tiempo que pasaron las hembras con los machos fue significativamente diferente entre ambas especies, de los 15 minutos diarios de observación, ninguna especie pasó más de un minuto observándolos; y cabe destacar que dicho tiempo fue menor en *X. eiseni* que en *C. pardalis* (0.36 min y 0.61 min respectivamente), lo cual representó el 2.4 y el 4 % del tiempo total de observación.

El tiempo que dedicaron a buscar alimento fue prácticamente el mismo (1.62 min *C. pardalis* y 1.64 min *X. eiseni*, Tabla 5), llegando a casi el 11% de su tiempo total en ambas especies.

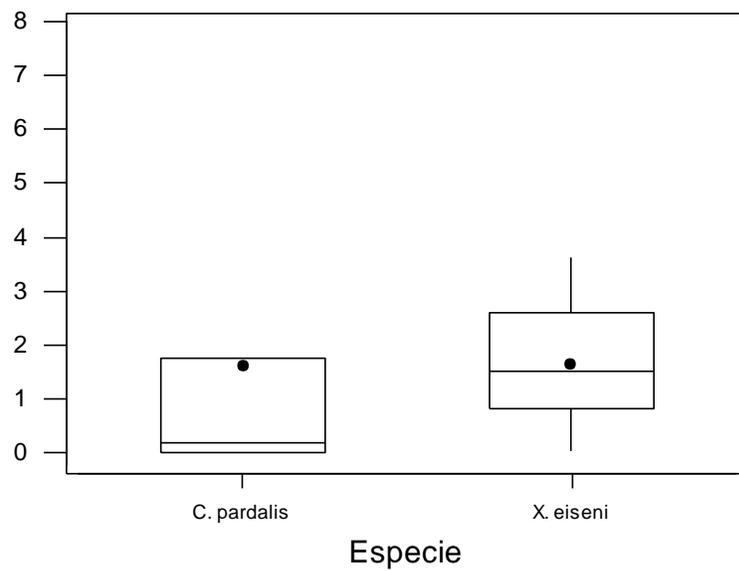
A pesar de que no hubo una diferencia significativa entre las mordidas a las larvas presentadas por ambas especies, *X. eiseni* lanzó casi 8 veces más

mordidas que *C. pardalis*; sin embargo, la cantidad de larvas ingeridas por *C.pardalis* fue 3 veces mayor.

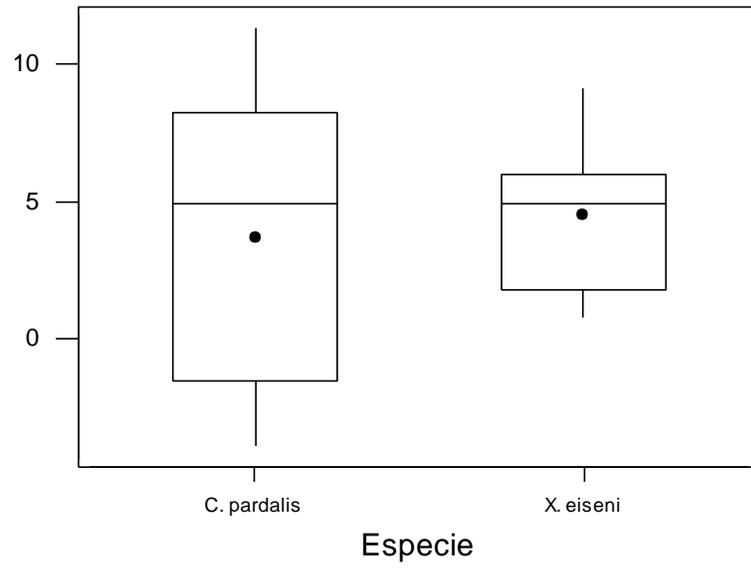
a)



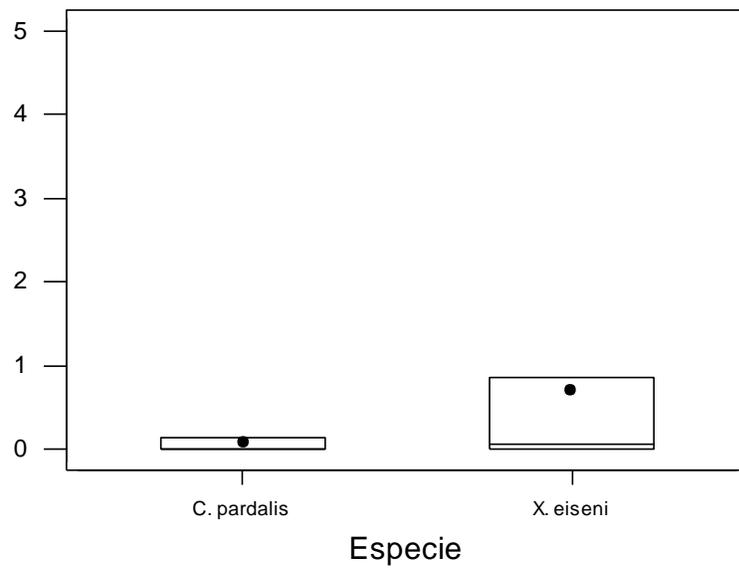
b)



c)



d)



e)

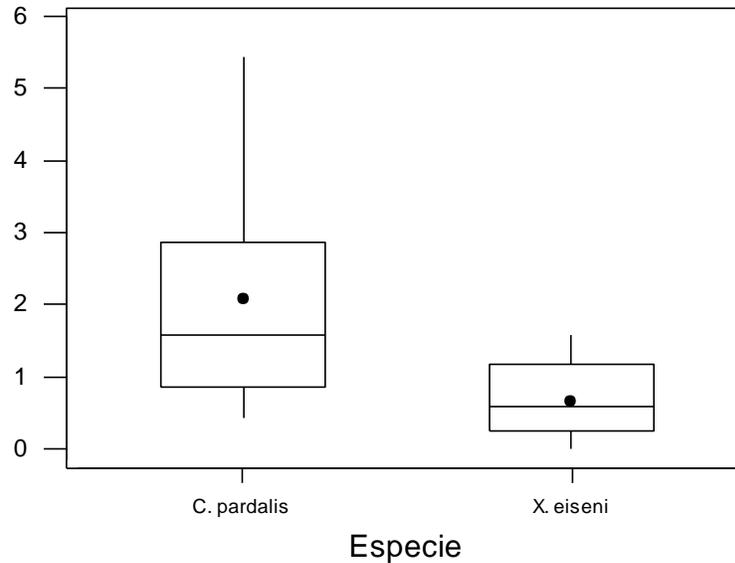


Figura 13. Comparación de algunas conductas presentadas por *C. pardalis* (experimento 1) y *X. eiseni* (experimento 2). a) Tiempo con machos, b) Tiempo buscando alimento, c) Peso perdido, d) Mordidas a larvas, e) Ingesta diaria.

En lo que se refiere al peso perdido, *X. eiseni* perdió casi 1% más que *C. pardalis* (4.53% *X. eiseni* y 3.71% *C. pardalis*), lo que en una prueba de U de Mann-Whitney no mostró ser una diferencia significativa (Tabla 5).

7.3. Experimento 3

En general, los resultados de *A. splendens* obtenidos en las variables registradas fueron muy similares entre los experimentos 1 y 3.

En el caso de *A. splendens*, sólo la frecuencia con que las hembras observaron a los machos desde lejos fue significativamente menor ($P= 0.05$) que en el segundo experimento, pero todas las demás conductas presentaron frecuencias, duraciones y porcentajes no significativamente diferentes en ambos tratamientos (Tabla 6).

Tabla 6. Prueba U de Mann-Whitney de las diferentes conductas de *A. splendens* entre ambos experimentos.

Conducta	U	Z	Significancia (P)	Promedio	
				Experimento 1	Experimento 3
Frecuencia macho cerca	27.500	-.264	.792	7.97	8.31
Duración macho cerca	29.000	-.105	.916	1.40	1.12
Frecuencia macho lejos	11.500	-1.956	.050	3.60	2
Duración macho lejos	17.000	-1.370	.171	0.44	0.23
Frecuencia total con machos	27.000	-.317	.752	11.57	10.31
Duración total con machos	24.000	-.632	.527	1.85	1.37
Distracciones	18.500	-1.214	0.225	5.79	7
Mordidas a larvas	24	-0.741	0.459	0.07	0.17
Frecuencia búsqueda de alimento	27.500	-0.264	0.792	2.77	3
Duración búsqueda de alimento	24.5	-0.580	0.562	0.64	0.64
Peso perdido (%) (una cola)	18	-1.265	0.103	9.33	6.04
Ingesta semanal	27.5	-0.266	0.790	3.58	4

En el caso de *X. captivus* ninguna conducta o variable medida mostró un valor significativamente diferente en comparación con el experimento 1 (Tabla 7).

En lo que concierne a la frecuencia de mordiscos que lanzaron las hembras a su alimento, si comparamos el número de mordidas que dieron las hembras de *A. splendens*, a las larvas y a las hojas de *Elodea*, no se encuentra una diferencia significativa (U= 7, Z= -1.22, P=0.22) (Tabla 8).

Tabla 7. Prueba de U de Mann-Whitney de las diferentes conductas de *X. captivus* entre ambos experimentos.

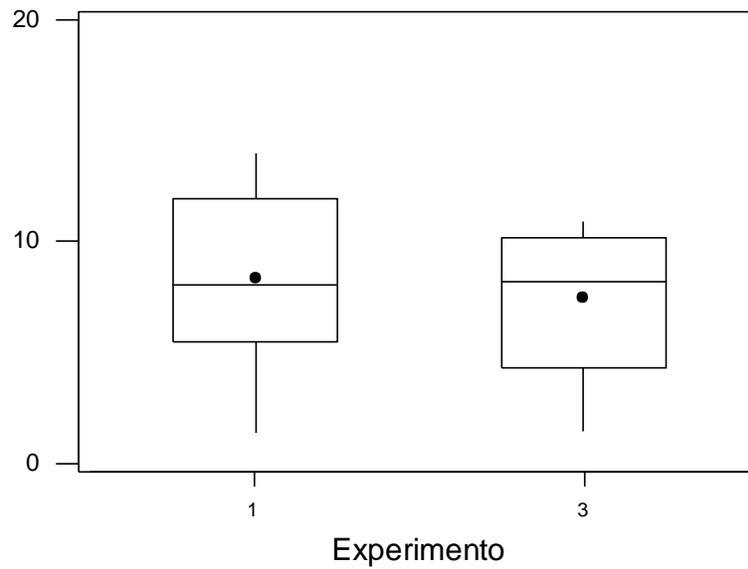
	U	Z	Significancia (P)	Promedio	
				Experimento 1	Experimento3
Frecuencia macho cerca	25.500	-.880	.379	2.89	4.05
Duración macho cerca	15.000	-1.852	.064	0.33	0.87
Frecuencia macho lejos	25.500	-.881	.378	3.17	2.54
Duración macho lejos	32.000	-.278	.781	0.49	0.40
Frecuencia total con machos	35.000	.000	1.000	6.06	6.60
Duración total con machos	31.000	-.370	.711	0.82	1.28
Distracciones	23.500	-1.068	.286	2.91	3.68
Mordidas a larvas	32.500	-0.365	.715	0.01	0.02
Frecuencia búsqueda de alimento	35.000	0	1.000	0.79	0.40
Duración búsqueda de alimento	35.000	0	1.000	0.19	0.10
Peso perdido (%)	31.000	-0.370	0.711	8.34	7.44
Ingesta semanal	31.000	-0.374	0.709	6.14	8.60

Aunque tampoco existe diferencia en el número de mordiscos que *A. splendens* y *X. captivus* lanzaron a las larvas, cabe mencionar que dichas frecuencias fueron sumamente bajas en ambos casos (menos de una mordida diaria) y donde sí se obtuvo una diferencia significativa fue en el número de mordidas a la planta ($P= 0.05$)(Tabla 8); y mientras que *A. splendens* mordió la *Elodea* poco más de una vez por periodo de observación, *X. captivus* no la mordisqueó ni una sola vez.

Tabla 8. Pruebas de U de Mann-Whitney y de Wilcoxon para la ingesta de *Elodea* y de larvas.

Conducta	Prueba	U	Z	Significancia (P)	Promedio	
Mordidas a <i>Elodea</i> (<i>A. splendens</i> y <i>X. captivus</i>)	U de Mann-Whitney	5.00	-1.92	0.05	<i>A. splendens</i> 1.371	<i>X. captivus</i> 0.00
Mordidas a larvas (<i>A. splendens</i> y <i>X. captivus</i>)	U de Mann-Whitney	9.000	-0.900	0.368	<i>A. splendens</i> 0.171	<i>X. captivus</i> 0.028
Mordidas a larvas y a <i>Elodea</i> (<i>A. splendens</i>)	Wilcoxon	-----	-1.604	0.109	Larvas 0.171	Hierba 1.371

a)



b)

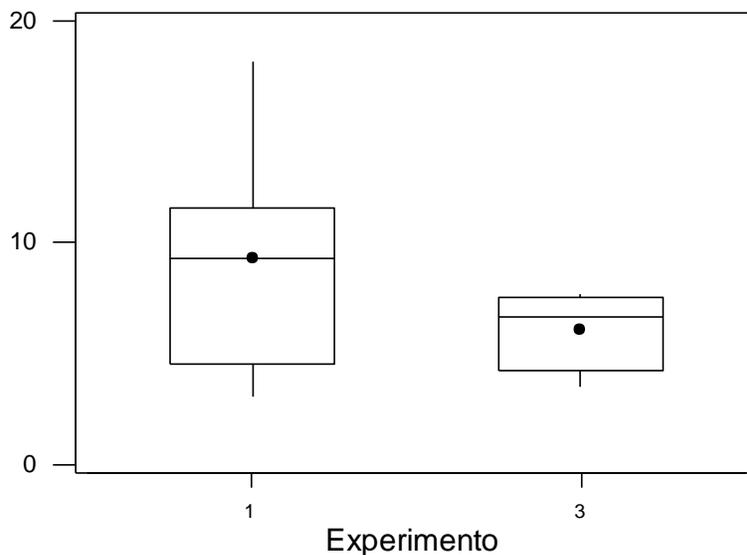


Figura 14. Diferencia del peso perdido por las hembras de *X. captivus* (a) y por las de *A. splendens* (b) entre el experimento 1 y el experimento 3.

Con respecto al peso perdido entre el primer y el segundo experimento, no encontramos diferencias significativas (*A. splendens* $U=18$, $Z= -1.265$, $P_{una\ cola}=0.103$; y *X. captivus* $U= 31$, $Z=-0.370$, $P=0.711$); sin embargo, cuando se les dio a los peces *Elodea* además de las larvas de libélula, *A. splendens* perdió en promedio un 35.26% menos peso, mientras que *X. captivus* sólo redujo dicha pérdida en un promedio de 10.79% (Figura 14), la cual, a pesar de no ser significativa ($U= 10$, $Z= -1.000$, $P= 0.317$), es 3 veces mayor.

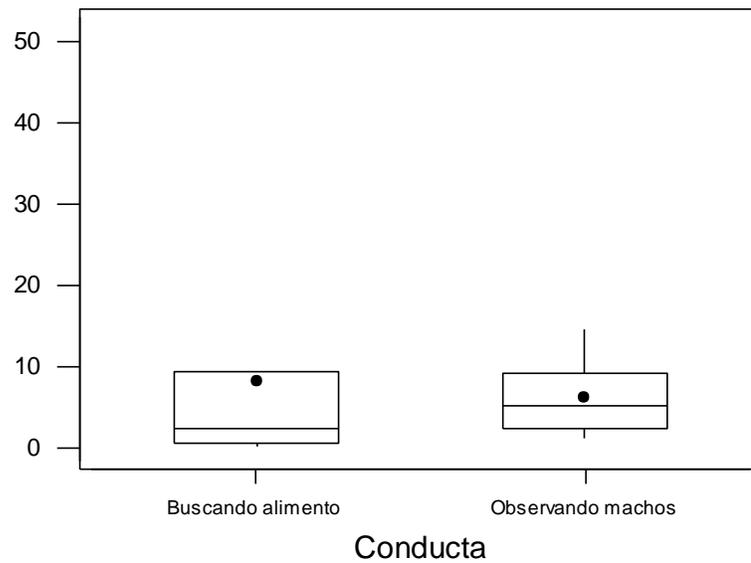
8. DISCUSIÓN

8.1. Experimento 1

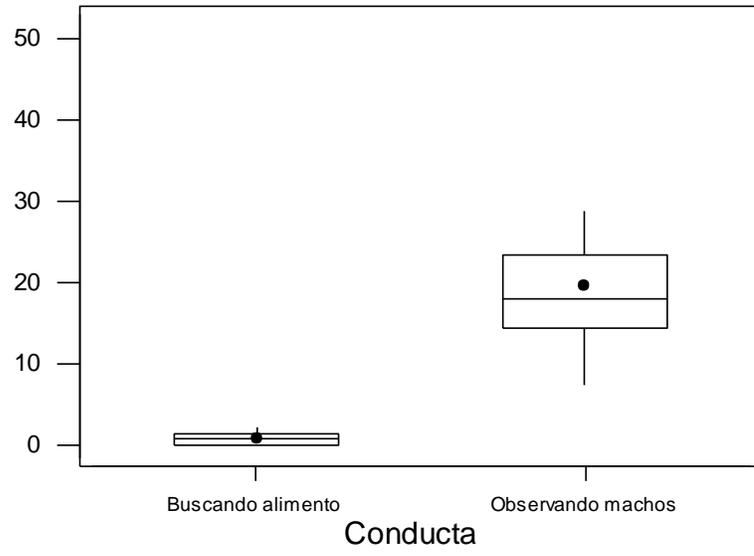
8.1.1. El caso de *C. audax*

Characodon audax es una especie en la cual las hembras, a pesar de presentar una respuesta alta (tanto sexual como alimenticia) hacia las FAT (Macías García & Ramírez, 2005), también presentaron un mejor desempeño alimenticio que las especies restantes y, por lo tanto, la pérdida en peso que experimentaron fue inferior a la de las demás.

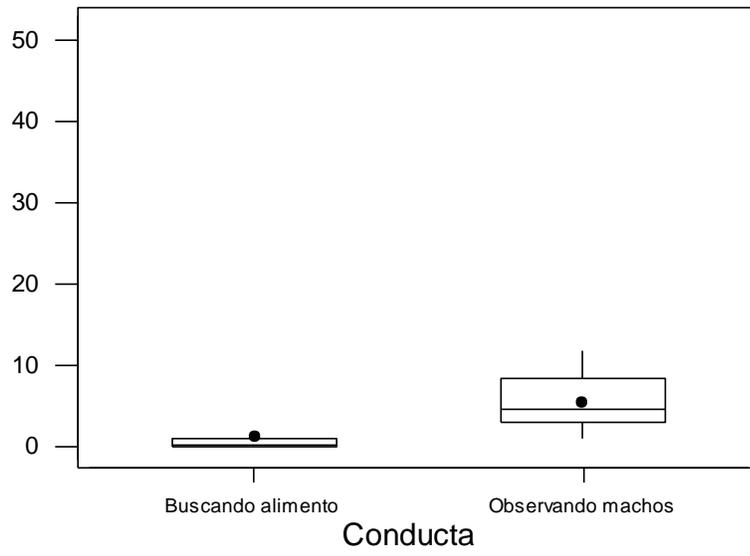
a)



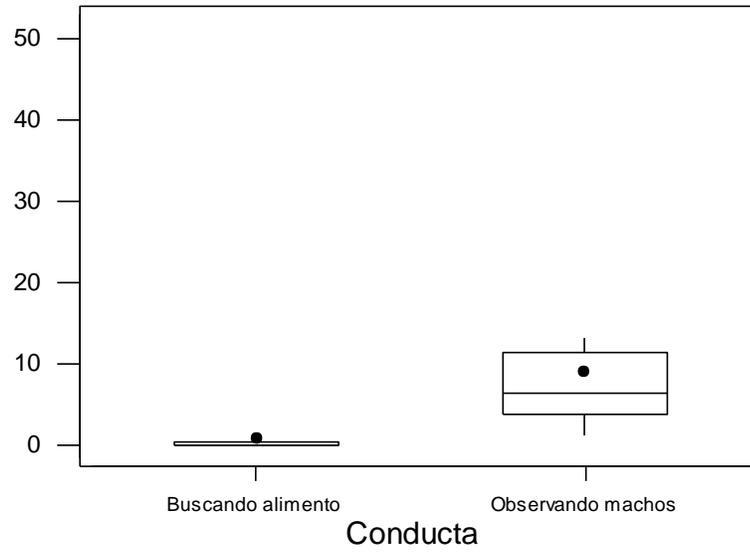
b)



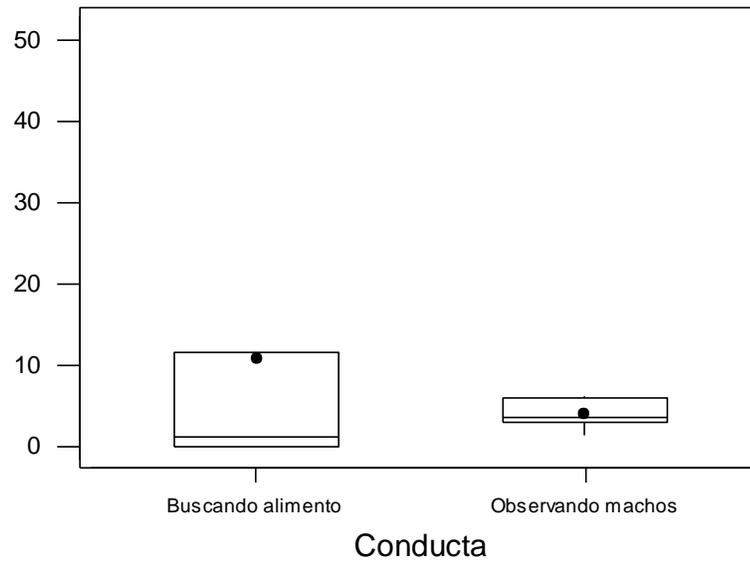
c)



d)



e)



f)

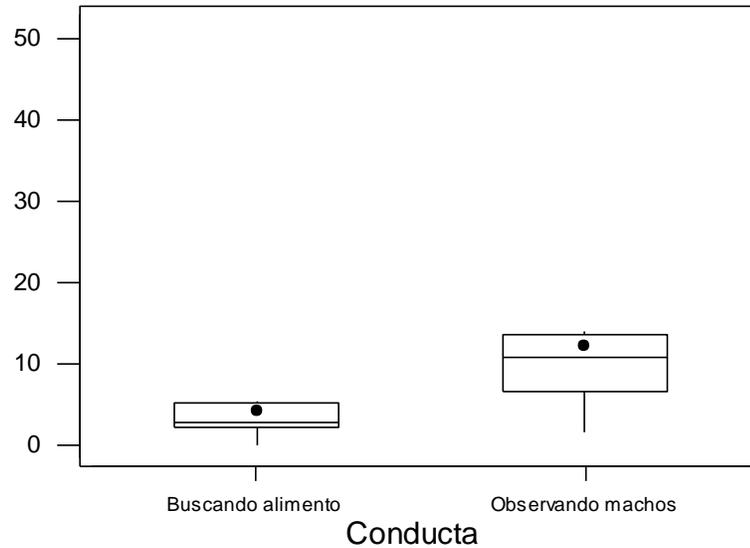


Figura 10. Tiempo promedio que las hembras pasaron buscando alimento y tiempo que pasaron observando y/o siguiendo a los machos. a) *C. audax*, b) *X. eiseni*, c) *X. captivus*, d) *X. variata*, e) *C. pardalis*, f) *A. splendens*

Characodon audax está en el clado más basal de la filogenia de los goodeidos y se separó de los demás grupos hace aproximadamente 14.9 millones de años; siendo éste el primer evento de especiación después de que se separaron las subfamilias Empetrichthyinae y Goodeinae (Webb *et al.* 2004). Por otro lado vive un área alejada del resto de las especies (más al norte). Mientras que *X. eiseni*, *X. captivus*, *X. variata*, *C. pardalis* y *A. splendens* habitan cuerpos de agua de los estados de Jalisco, San Luis Potosí, Michoacán y Jalisco, *C. audax* sólo se encuentra en la localidad de El Toboso, Durango (Webb *et al.* 2004; Miller 2005).

Por estas razones suponemos que esta especie tiene una ecología diferente a la de las demás, es decir, que no sólo su distribución geográfica es distinta, también es más activa y al parecer posee una mejor habilidad de forrajeo, al menos en presencia de esta trampa sensorial. Por otro lado, como se mencionó anteriormente, las hembras respondieron ante las FAT, sin embargo, también eran

capaces de localizar a las larvas de libélula ante el mínimo movimiento. De acuerdo a Macías Garcia & Ramírez (2005), *C. audax* cae en la trampa sensorial en presencia de una FAT, y ambos sexos la atacan como si fuera alimento. Con esto se constata que las FAT evocan una respuesta alimenticia en la especie; pero las hembras de *C. audax* no fueron tan afectadas por la trampa sensorial en comparación con otras especies, a pesar de no haber evolucionado jamás la capacidad de discriminación entre el estímulo verdadero y el ficticio, porque al parecer estos peces son más responsivos al movimiento que al color (observaciones personales), y aún en presencia de machos con FAT las hembras lograban detectar a las larvas de libélula con el mínimo movimiento que éstas presentaran; y dado que la principal característica de atracción en las FAT es el nivel de complejidad, es decir la intensidad del color amarillo y el contraste amarillo-negro, se puede entender el por qué éstas hembras pudieron encontrar el alimento más fácilmente que las otras especies a pesar de estar expuestas a las FAT.

Tabla 3. Comparación entre el tiempo (min) que las hembras pasaron distraídas por los machos y el que dedicaron a buscar alimento según la prueba de Wilcoxon.

Especie	Z	Significancia (P)	Promedio	
			Machos	Alimento
<i>C. audax</i>	-0.776	0.499	0.93	1.23
<i>X. eiseni</i>	-3.408	0.001	2.96	0.13
<i>X. captivus</i>	-2.982	0.003	0.82	0.19
<i>X. variata</i>	-2.497	0.013	1.35	0.12
<i>C. pardalis</i>	-0.800	0.424	0.61	1.62
<i>A. splendens</i>	-2.432	0.015	1.85	0.64

Finalmente, si comparamos el tiempo que esta especie dedicó a buscar alimento y el que estuvo distraída por los machos (Figura 10), presenta un patrón diferente al de las demás especies. Normalmente las especies pasaron mucho tiempo siguiendo a los machos con FAT y, como consecuencia, esto disminuyó el

tiempo que podían dedicarle a buscar comida (a excepción de *C. pardalis*); sin embargo, *C. audax* dedicó también una cantidad considerable de tiempo a la búsqueda de alimento (de hecho es la única especie junto con *C. pardalis* en donde no hay una diferencia significativa entre ambas conductas, Tabla 3). Esto podría significar que la baja pérdida de peso observada en *C. audax*, pudo ser debida a que, por un lado esta especie dedica una gran cantidad de tiempo a forrajear, y por otro, es muy hábil detectando presas, dando como resultado que la trampa sensorial no afecte tan marcadamente su eficiencia de forrajeo.

8.1.2. El caso de *A. splendens*

A pesar de que esta especie prácticamente no mordió ni ingirió larvas y por lo tanto perdió mucho peso, no le adjudicamos dichos costos a la presencia de los machos con FAT conspicuas. Varios autores han categorizado a la especie como herbívora o como omnívora principalmente herbívora (De La Vega Salazar & Macías Garcia 2003; Mercado-Silva *et al.* 2002; Miller 2005), por lo que consideramos que si las hembras no ingirieron larvas y sí perdieron una cantidad considerable de peso, no fue debido a las FAT, sino a que no les colocamos en sus acuarios el alimento adecuado.

En la discusión del experimento 3 se profundiza más sobre el caso de *A. splendens*, donde se trata de demostrar el por qué, a pesar de que las hembras son distraídas por los machos ya que siguen presentando ese sesgo sensorial hacia las FAT, estos ornamentos ya no les imponen el costo impuesto a aquellas que no son capaces de discriminar.

8.1.3. El caso de *X. eiseni*, *X. captivus*, *X. variata* y *C. pardalis*

Por las razones explicadas anteriormente (ecología diferente y cambio de dieta), las especies *C. audax* y *A. splendens* no entran dentro de nuestro modelo de costos con respecto al nivel de conspicuidad de las FAT; sin embargo, como se

describe a continuación, si tomamos en cuenta a las 4 especies restantes podemos ver que los resultados exhiben una tendencia en la dirección predicha,

La respuesta alimenticia hacia las FAT, descrita por Macías García & Ramírez (2005), está presente en las 6 especies; sin embargo, conforme dicha respuesta va decreciendo al ir aumentando la elaboración del atributo, también los costos pagados por las hembras van disminuyendo. Las hembras de especies con FAT conspicuas fueron capaces de detectar de manera eficaz a las presas, su alimentación fue relativamente buena y casi no perdieron peso, mientras que las especies con FAT inexistentes o apenas visibles perdieron mucho peso debido a la escasa alimentación que experimentaron; siendo el ejemplo más extremo *X. eiseni*, cuyas hembras comieron menos de una larva diaria y perdieron en promedio casi el 10% de su peso en tan sólo una semana de tratamiento.

Si tomamos en cuenta los diferentes estados de la FAT en estas 4 especies: la ausencia, la aparición y el desarrollo del ornamento, entonces podemos explicar no sólo cómo se fue dando su evolución, sino también cómo se fue amoldando la conducta de las hembras al estar expuestas a la FAT, y cómo, gracias a la selección natural, al aparecer la conducta de discriminación entre el verdadero estímulo y la trampa sensorial, las hembras portadoras de esta característica fueron más exitosas y por lo tanto su genotipo se fue esparciendo en la población.

De acuerdo a lógica de la teoría de la evolución de Darwin y su principal mecanismo la selección natural, se considera que en un inicio hubo una fuerza de selección sobre las hembras que eran incapaces de discriminar, y la aparición de dicha capacidad (aunque en un inicio fuera mínima) llevó a un aumento en la adecuación de las hembras que la poseían, ya que disminuía los costos que pagaban. Posteriormente, ésta cualidad se fue esparciendo en la población, provocando así que la complejidad del ornamento del macho fuera aumentando y entonces se produjera una coevolución antagonista entre los sexos (modelo de la persecución de Holland & Rice 1998). Finalmente esto desembocó en el nivel de

desarrollo del ornamento y el nivel de discriminación presente en las hembras (descritos por Macías García & Ramírez 2005) que son observados actualmente.

8.2. Experimento 2

El costo que impusieron las FAT a las hembras de *X. eiseni* fue considerable. Las distraían de sus actividades de forrajeo a tal modo que: 1) el tiempo dedicado a forrajear era sumamente bajo y 2) les impedían detectar a las larvas de libélula al ser éstas estímulos más llamativos, lo que provocó en las hembras una tasa de alimentación muy baja y un desperdicio de energía muy alto ya que seguían a los machos durante largos periodos de tiempo sin obtener ningún beneficio.

En presencia de machos sin FAT el tiempo dedicado a forrajear fue significativamente mayor, y por lo tanto, el número de mordidas a larvas también lo fue, sin embargo el número de larvas ingeridas no fue significativamente diferente entre ambos experimentos (Tabla 4). Esto podría ser un poco contradictorio ya que ¿Cómo se puede explicar una pérdida de peso significativamente menor si la ingesta de alimento no fue significativamente diferente con respecto al primer experimento? Otra variable que resultó significativamente diferente fue la de tiempo con machos cerca, que fue considerablemente menor en este segundo experimento, es decir, las hembras estuvieron menos activas (Tabla 4).

Para un organismo acuático el nado es fundamental en la captura de alimento (Webb 1984, Videler 1993). Sin embargo, los costos energéticos de la locomoción constituyen una gran proporción del presupuesto energético de un pez. Arriba del 40% del gasto de la energía total es usado para nadar (Jobling 1994, Hölker & Breckling 2002); por ello, el nado debe de ser eficiente y eficaz; y ya que es una actividad tan costosa energéticamente, es de suma importancia que los peces obtengan los beneficios proporcionales al gasto de tal cantidad de energía; los cuales, en este experimento, estarían dirigidos a la obtención de alimento.

Los costos del nado están positivamente relacionados con la velocidad y con la talla, ya que la resistencia al avance aumenta al incrementarse la velocidad y la superficie o el área frontal (Webb 1975). De acuerdo a diferentes estudios realizados, se estima que el peso y la velocidad de un pez explican entre el 80 y 97% de la variación de los costos en el nado espontáneo (Ohlberger *et al.* 2005; Tang *et al.* 2000; Boisclair & Tang 1993), es decir, aquel que incluye aceleraciones lineares y centrípetas, como por ejemplo en los cambios de dirección (Boisclair & Tang, 1993).

En el presente trabajo las hembras utilizadas estaban grávidas, por lo tanto presentaban mayor peso y volumen que una no preñada. Como consecuencia, el gasto energético que sufrieron al perseguir a los machos fue mucho más elevado que el que experimentaría cualquier co-específico que no estuviera bajo las mismas condiciones. El nado espontáneo es entre 6 y 14 veces más costoso que el forzado (Tang *et al.* 2000). El primero es aquel en el que el pez cambia constantemente de velocidad y de dirección, mientras que durante el segundo el organismo nada unidireccionalmente y a una velocidad constante.

Las hembras cambiaban constantemente de velocidad y de dirección durante sus persecuciones (observaciones personales), por ello la energía perdida inútilmente fue considerable. Quizás si el estilo de nado empleado al perseguir a los machos hubiera sido el forzado, las hembras no hubieran pagado costos tan altos al realizar esa conducta.

Todas las variables fueron significativamente diferentes entre los tratamientos de *X. eiseni* con excepción de la ingesta de larvas. Sin embargo, en este experimento las hembras no se vieron tan afectadas en términos de pérdida de peso. Seguramente se debe a que: 1) el número de larvas consumidas en este experimento, a pesar de ser similar al del experimento anterior (diferencia no significativa), sí resultó ser ligeramente mayor, y 2) las hembras no desperdiciaron la misma cantidad de energía en el nado.

Las FAT fueron responsables de una disminución en el tiempo de forrajeo, que tuvo como consecuencia una disminución de la eficiencia de detección de

presas y por lo tanto en la posibilidad de atacarlas; también tuvo repercusión en la ingesta de larvas, y provocó un malgasto de energía en nado innecesario.

8.3. Experimento 3

A pesar de que *A. splendens* no presentó diferencia significativa entre las mordidas que lanzó a las plantas y a las larvas de libélula ($P= 0.22$), y que tampoco la hubo en el número de mordidas lanzadas a las larvas entre ambas especies ($P= 0.36$), lo que sí resultó significativo fue la diferencia entre el número de mordiscos que dieron *A. splendens* y *X. captivus* a la *Elodea* ($P= 0.05$), siendo nulo el número de mordidas que le dieron las hembras de *X. captivus* (Tabla 8).

La FAT evolucionó gracias a la explotación de un sesgo sensorial preexistente relacionado con la conducta de forrajeo. La evolución del sesgo sensorial se explica por la existencia de una respuesta alimenticia que a hembras y machos les permitía responder frente a un estímulo alimenticio y les facilitaba obtener su alimento (Ramírez & Macías García, 2005).

Ameca splendens es una especie categorizada como principalmente herbívora (De la Vega & Macías García, 2003; Mercado-Silva *et al.* 2002), sin embargo mordió varias veces las larvas de libélula. De acuerdo a los resultados obtenidos, esta especie sigue presentando el sesgo sensorial hacia las FAT, es decir, sigue respondiendo ante ellas a pesar de que ya no representen a su principal estímulo alimenticio, dado el cambio evolutivo que sufrió hacia la herbivoría.

Puesto que *A. splendens* es la especie con la FAT más conspicua, es de suponerse que sus hembras fueron las que sufrieron una tasa de forrajeo más reducida debido a la intensidad de la señal, y por lo tanto, se esperaría que el grado de discriminación de las hembras fuera el más alto dentro de las 6 especies estudiadas. Sin embargo, el camino evolutivo que al parecer siguió esta especie fue diferente al de las demás. En este caso, según nuestros resultados, podríamos pensar que la selección natural no favoreció a las hembras que presentaran un

grado de discriminación (aunque fuera mínimo) superior al de sus co-específicas, sino que probablemente favoreció a aquellas que comenzaron a modificar su dieta hacia un tipo de alimento que no tuviera similitud con los atributos de las FAT, es decir, a aquellas que empezaran a preferir una dieta herbívora, y cuya búsqueda de alimento no fuera interferida por el color y el movimiento y de las FAT.

De este modo, a pesar de seguir respondiendo a las FAT, esto ya no repercutiría en el éxito de forrajeo de las hembras debido a que los atributos del estímulo alimenticio y de la imitación no serían equiparables. En *X. captivus*, por el contrario, la dieta de la especie sigue siendo la misma (no mordisqueó ni una sola vez la *Elodea*), y parece ser que el camino evolutivo que está siguiendo esta segunda especie es el desarrollo de la capacidad de discriminación entre el verdadero alimento y la FAT. Sin embargo, no es algo que se pueda asegurar dado que la intensidad del ornamento de los machos aún no provoca que se ejerza una presión de selección demasiado fuerte sobre las hembras.

Pero ¿Cómo probar que cambiar de dieta bastaría para mitigar los costos impuestos por las FAT?

Al comparar los resultados de las variables y conductas medidas en los experimentos 1 y 3 entre *X. captivus* y *A. splendens*, observamos que no hay diferencias significativas, a excepción de la conducta “macho lejos” de *A. splendens*. Sin embargo, con respecto a la diferencia de peso perdido entre ambas especies, en el caso de *A. splendens* no distó mucho de ser una cifra significativamente menor, a diferencia de *X. captivus* ($P=0.103$ y $P=0.711$ respectivamente, Tablas 6 y 7). Además, aunque el consumo de larvas no fue significativamente diferente entre ambos experimentos para ninguna de las dos especies, en el caso de *X. captivus*, la disminución en el porcentaje de pérdida de peso puede ser debida en parte a que consumieron un 40.06% más de larvas en este experimento, mientras que las hembras de *A. splendens* sólo ingirieron 11.73% más en comparación con el experimento 1.

Suponemos que a pesar de que en presencia de plantas *A. splendens* perdió en promedio el 6% de su peso total, esto no fue producto de la exposición de las hembras a las FAT, sino a un diseño experimental con deficiencias, dado que:

- 1) Sabíamos que la dieta de *A. splendens* era herbívora pero no conocíamos exactamente las especies vegetales de las cuales se alimentan. Sólo se les colocó ramas de una especie (*Elodea* sp.), pero desconocíamos si era la principal planta en la cual está basada la dieta de la especie, y
- 2) Sólo se puso 3 ramas de *Elodea* sp, lo cual pudo haber sido insuficiente. Además, no conocíamos el estado que las hojas deben de tener para que fueran apetecibles para dichos peces, y según observaciones personales, se percibió que los peces sólo mordisqueaban las hojas de *Elodea* que estaban más delgadas y más marchitas.

Si se observa la Figura 14, se puede constatar que si las hembras de *A. splendens* tienen una fuente vegetal para alimentarse, a pesar de estar expuestas a las FAT, su tasa de alimentación se incrementa. Debido a las razones expuestas anteriormente, y a la notable disminución en la pérdida de peso presentada por las hembras de este experimento, a pesar de que la diferencia estadística no fue significativa, se podría considerar que las FAT de los machos ya no imponen un costo a las hembras de *A. splendens*, y que, si en el experimento 1 éstas presentaron una disminución considerable en su peso, no fue debido a que cayeran en la trampa sensorial, sino a que no tenían una fuente adecuada de alimento.

9. DISCUSIÓN GENERAL

Macías Garcia & Ramírez (2005) explicaron la aparición de las FAT en los goodeínos por trampas sensoriales, donde los machos aprovechan que el sesgo sensorial hacia el ornamento presente en las hembras, les evoca una respuesta alimenticia. Esto genera un detrimento en la adecuación de las hembras pero favorece la de los machos, y por lo tanto, mientras la selección sexual actúa en favor de los machos con las FAT más conspicuas, la selección natural actúa en favor de las hembras que de alguna manera logran evadir la trampa sensorial, llevando así a una coevolución antagonista entre los sexos.

Dentro de los goodeínos el grado de elaboración de las FAT entre las especies es muy diferente, pero el costo que les impuso a las hembras en el momento de su aparición (debido al grado de respuesta que en un inicio presentaron) probablemente fue el mismo en todas. Por ello, conforme la elaboración de la señal ha ido aumentando, la capacidad de discriminación de las hembras entre la trampa sensorial y el verdadero alimento también lo ha hecho (Chase-away, Holland & Rice 1998).

Dentro de nuestro modelo experimental encontramos que no todas las especies se ven afectadas de la misma manera y con la misma intensidad por las FAT. De acuerdo a nuestros resultados, para que una trampa sensorial afecte la adecuación del sexo engañado, no sólo es importante la presencia de un sesgo sensorial que sea adaptativo en otros contextos, por ejemplo el de forrajeo (Christy 1995), también lo es considerar la ecología de los organismos. No todas las especies son igual de propensas a sufrir de un impacto en su adecuación por una trampa sensorial, ya que a pesar de compartir una dieta en común, no siempre se basan en los mismos atributos de las presas al momento de forrajear. Esto es producto de la suma del conjunto de eventos que ha sufrido cada especie a lo largo de su historia evolutiva, y que como consecuencia ha moldeado su ecología actual. Tal es el caso de *C. audax*, que debido a la distancia filogenética que presenta con respecto a las demás especies, su ecología fue lo suficientemente

diferente para que su tasa de forrajeo no se vieran tan afectada por la existencia de dicho sesgo sensorial.

Por otro lado, antes se pensaba que cuando los individuos de un sexo eran presos de trampas sensoriales, el único camino evolutivo posible para evitar pagar los costos que la selección natural favoreciera a aquellos individuos que aumentaran su umbral de respuesta a modo de no ser engañados (Holland & Rice 1998). Macías García & Ramírez (2005) demostraron que otro camino evolutivo es la aparición de la capacidad de discriminación entre el estímulo verdadero y el ficticio; y aquí se observó que existe una tercera alternativa que fue la que al parecer evolucionó *A. splendens*, donde las hembras que se vieron favorecidas fueron aquellas que cambiaron su dieta a un alimento con características totalmente diferentes a las de sus presas, y por lo tanto, a las de las FAT de los machos. En esta última especie la atracción hacia el rasgo sigue estando presente, pero si nuestra hipótesis es correcta y nuestros resultados no fueron significativos por un error en el diseño experimental, dicha atracción ya no impone un costo a las hembras ya que no necesitan diferenciar entre el estímulo verdadero y el ficticio, puesto que las FAT no son un estímulo alimenticio importante para dichas hembras.

Se desconoce qué fue lo que ocurrió en la historia evolutiva de *A. splendens*, sobre todo porque como es ampliamente sabido, la degradación del alimento vegetal es diferente y más difícil que la del animal. Sin embargo, presiones de selección muy fuertes tuvieron que haber actuado sobre esta especie para que siguiera este camino evolutivo. Una posible hipótesis sería que, dado que la FAT de los machos no sólo es la que tiene el color más intenso, sino que debido a la franja negra adyacente a la amarilla, se produce una conspicuidad de la señal aún mayor (Tabla 2), muy probablemente las hembras de esta especie fueron las que sufrieron más a través de una tasa de forrajeo reducida al estar expuestas a esta trampa sensorial. Estas FAT pudieron haber provocado una imposibilidad de diferenciar entre ambas señales, o un desarrollo de esa capacidad demasiado lento y, por lo tanto, provocar costos elevados en la adecuación. Por ello, quizás sería más factible un cambio de dieta (de una

omnívora principalmente carnívora a una principalmente herbívora), que la adquisición de la capacidad de diferenciación entre la FAT y la verdadera comida. Sin embargo, esto es sólo una hipótesis, y para comprobarla harían falta más estudios sobre este hecho.

Con respecto a las 4 especies restantes (*X.eiseni*, *X. captivus*, *X. variata* y *C. pardalis*), para las cuales las FAT sí imitan y resaltan los atributos de las presas de los peces (es decir el color), se observó que, como había sido predicho, conforme la complejidad de la señal en las diferentes especies es mayor:

1. Los ataques a las larvas por parte de las hembras también son más numerosos.
2. La ingesta diaria de larvas es mayor.
3. La pérdida de peso es menor.

Es decir, que conforme la FAT de cada especie es más conspicua, la selección natural ha favorecido a las hembras que han ido desarrollando la capacidad de discriminar entre la trampa y el verdadero alimento, y por ello, actualmente son capaces de encontrar más fácilmente a las larvas, atacarlas, ingerirlas, y por lo tanto perder menos peso, incluso cuando están preñadas.

Por otro lado, aunque el tiempo que las hembras dedicaron a seguir a los machos presentó una correlación no significativa (Coeficiente de correlación=0.8, $P=0.2$), se puede observar que existe una tendencia de los datos en la dirección predicha (Figura 15).

El impacto diferencial en la pérdida de peso que sufrieron las hembras de estas cuatro especies no es explicada por una diferencia en la habilidad de forrajeo, sino más bien es producto del nivel de complejidad de las FAT de los machos, y por lo tanto, de su eficiencia para explotar el sesgo sensorial presente en las hembras (demostrado por Macías García y Ramírez en 2005).

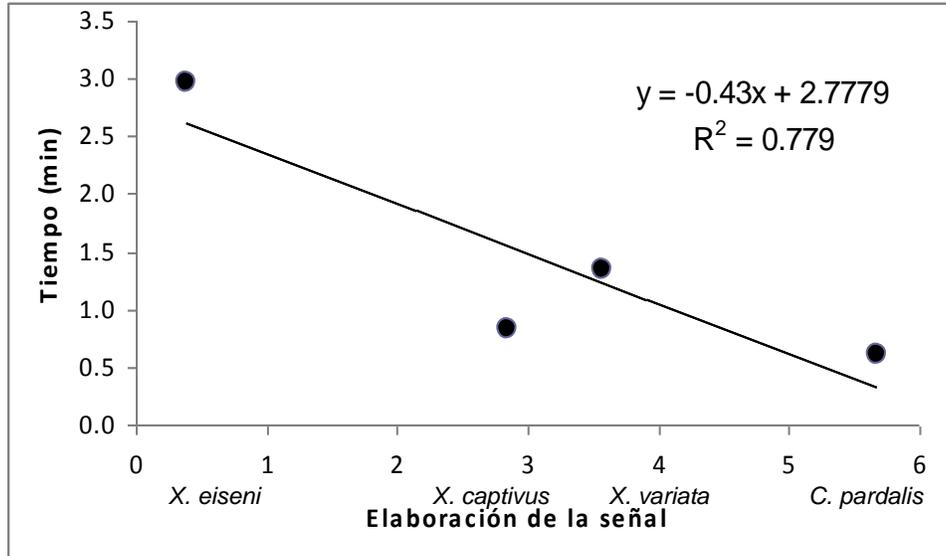


Figura 15. Tiempo que pasaron las hembras de *X. captivus*, *X. eiseni*, *X. variata* y *C. pardalis* con los machos.

En el caso de *X. eiseni* cuando estuvo en presencia de machos de *X. captivus* (no distractores), presentó un desempeño muy similar al de *C. pardalis* (especie que se alimentó mejor y que menos peso perdió durante el estudio); ya que no estuvo expuesta a la trampa sensorial, que además de distraerla a tal modo que no podía encontrar el verdadero alimento, le causó un desperdicio innecesario de energía debido al intenso nado en los múltiples intentos fallidos de obtención de alimento.

10. CONCLUSIONES

De acuerdo al modelo de la persecución (Holland & Rice 1998) se espera que los machos manipulen las decisiones reproductivas de las hembras para favorecer su adecuación, aunque esto conlleve a un decremento en la adecuación de las hembras. Éstas podrían responder aumentando su umbral de respuesta y posteriormente los machos exagerarían el estímulo aún más, llevándolos a una coevolución antagonista.

Los goodeidos son peces vivíparos. Por ello, una hembra grávida que sea presa de una trampa sensorial en el contexto alimenticio, va a pagar costos más elevados que un organismo ovíparo que sufra una disminución en su eficiencia de forrajeo. El impacto en su adecuación será mayor dado que sus requerimientos alimenticios son mayores. Dicha hembra debe de conseguir alimento no sólo para ella misma, sino para sus críos; y si su forrajeo no es adecuado, las consecuencias no sólo las sufrirá ella, sino también su descendencia.

Como consecuencia, en las especies aquí estudiadas, éste fenómeno resultó en una coevolución antagonista, en donde la FAT de los machos explotaba un sesgo sensorial en el contexto alimenticio de las hembras, y entonces una fuerte presión de selección actuó sobre las hembras que caían en la trampa sensorial y sólo sobrevivieron aquellas que lograron ir mitigando poco a poco esos costos provocados por los machos.

El camino evolutivo que siguió cada especie para responder ante la trampa sensorial y mitigar los efectos sobre su adecuación, dependió tanto de la intensidad de la señal (FAT) así como del costo que ésta les impuso. Unas especies desarrollaron la capacidad de discriminar ante ambas señales (la verdadera comida y la FAT); es posible que *C. audax* no necesite de esa capacidad en caso de que en algún momento sus co-específicos presenten la FAT en su aleta caudal, ya a pesar de presentar respuesta al ornamento es un depredador muy eficiente; y finalmente, *A. splendens* pasó de ser omnívora a principalmente herbívora, de modo que, aunque el sesgo sensorial sigue presente,

éste ya no afecte su adecuación al no interferir prácticamente con la obtención de su alimento.

Finalmente en este estudio se puede concluir que:

- Las trampas sensoriales no tienen por qué afectar de la misma manera y con la misma intensidad a cada una de las especies.
- Para escapar a la trampa, los organismos pueden separar los dos tipos de respuestas (sexual y alimenticia) o cambiar su dieta.
- Entre las especies para las que las FAT constituyen una exageración de los atributos usados durante la búsqueda de alimento, el costo de estar expuestas a las FAT es inversamente proporcional a la intensidad de la señal (lo cual es equivalente a la oportunidad evolutiva que han tenido las hembras de mitigar los costos), por lo que
- La separación de las respuestas sexual y alimenticia reportada previamente por Macías & Ramírez en 2005 se puede explicar como resultado de los costos en términos de una eficiencia de forrajeo reducida que experimentaron las hembras al estar expuestas a esta trampa sensorial

11. BIBLIOGRAFÍA

Arnqvist, G. 2006. Sensory exploitation and sexual conflict. *Phil. Trans. R. Soc. B* 361: 375–386.

Arnqvist, G. & Rowe, L. 2002. Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature* 415: 787-789.

Backwell, P. R. Y. et al. 1995. Pillar building in the fiddler crab *Uca beebei*: evidence for a condition-dependent ornament. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 185-192.

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

Basolo, A. L. 1990b. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* 250 (4982): 808-810.

Basolo, A.L. 1995. Phylogenetic evidence for the role of a pre-existing bias in sexual selection. *Proc. R. Soc. London Ser. B.* 259: 307-311.

Basolo, A. 1998. Evolutionary change in a receiver bias: a comparison of female preference functions. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 265: 2223-2228.

Basolo, A.L. 2002. Congruence between the sexes in preexisting receiver responses. *Behavioral Ecology* 13 (6): 832-837.

Basolo, A. & Alcaraz, G. 2003. The turn of the sword: length increases male swimming costs in swordtails. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270: 1631-1636.

Basolo, A. & Trainor, B. 2002. The conformation of a female preference for a composite male trait in green swordtails *Animal Behaviour* 63: 469-474.

Basolo, A. & Wagner, W. 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.

Bilde, T. et al. 2007. Nuptial gifts of female spiders: sensory exploitation of the female's maternal care instinct or foraging motivation?. *Animal Behaviour* 73: 267-273.

Boisclair, D., and Tang, M. 1993. Empirical analysis of the influence of swimming pattern of the net energetic cost of swimming in fishes. *J. Fish Biol.* 42: 169–183.

Christy, J.M. 1995. Mimicry, mate choice, and the sensory trap hypothesis. *Am. Nat.* 146 (2): 171-181

Córdoba-Aguilar, A. 2002. Sensory Trap as the mechanism of sexual selection in a damselfly genitalic trait (Insecta: Calopterygidae). *The American Naturalist* 160 (5): 594-601.

Dawkins, M.S. & Guilford, T.C. 1996. Sensory bias and the adaptiveness of female choice. *American Naturalist* 148: 937–942

Darwin, C. 1859. *On the Origin of species by means of Natural Selection*. John Murray. London.

Darwin, C. 1871. *The descent of man and selection in relation to sex*. John Murray. London.

De la Vega Salazar, M.Y. & Macías Gacía, C. 2003. Factores limnológicos y ecológicos asociados a la extinción de las especies de peces *Skiffia francesae* y *Zoogoneticus tequila*. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, UNAM. pp. 123.

Duke, J. 1987. *Animal physiology: Adaptations and environment*. Cambridge University press. USA. pp.137- 176.

Endler, J. A. 1992. Signals, signal conditions, and the direction of evolution. *American Naturalist* 139; S125-S153.

Endler, J. A. & Basolo, A. L. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends Ecol. Evol* 13: 415–420.

Enquist, M. & Arak, A. 1993. Selection of exaggerated male traits by female aesthetic senses. *Nature* 361: 446-448.

Forstmeier, W. 2004. Female resistance to male seduction in zebra finches. *Animal Behaviour* 68: 1005-1015.

Gesundheit, P. y C. Macías Garcia. 2005. Biogeografía cladística de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes), pp. 319-338. En: Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. J. Llorente Bousquets y J. J. Morrone (Eds.). Facultad de Ciencias, UNAM, México DF.

Greenfield, M. D. & Weber, T. 2000. Evolution of ultrasonic signalling in wax moths: discrimination of ultrasonic mating calls from bat echolocation signals and the exploitation of an anti-predator receiver bias by sexual advertisement. *Ethol. Ecol. Evol.* 12: 259–279.

Hölker F, Breckling B. 2002. Influence of activity in a heterogeneous environment on the dynamics of fish growth: An individual-based approach of roach. *J Fish Biol.* 60, 1170–1189.

Holland, B. & Rice, W. 1998. Perspective: chase-away selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 52(1):1-7.

Holland, B. & Rice, W. 1999. Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 5083-5088.

Jobling M. 1994. *Fish bioenergetics*. London: Chapman & Hall. 309 pp.

Kirkpatrick M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice. *International Journal of Organic Evolution* 36 (1): 1-12.

Lombardi J. & Wourms J.P. 1985. The trophotaenial placenta of a viviparous goodeid fish. I. Ultrastructure of internal ovarian epithelium, the maternal component. *J. Morphol.* 184: 277-292.

Macías García, C. 1989. Spotlight on livebearers: Amarillos- Livebear. *Aquarist and pondkeeper*. 30-31.

Macías García C. 1998. Conducta, conflicto sexual y especiación. En *Bases neurobiológicas y ecológicas de la conducta*. Martínez-Gomez M. & Velázquez-Moctezuma J. Ed. UAT, UAM, UV, UNAM. México. Pp. 45-62.

Macías García, C. & Jiménez G. 1998. Correlational evidence of a sexually-selected handicap. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 253-259.

Macías García, C. & Ramírez, E. 2005. Evidence that sensory traps can evolve into honest signals. *Nature* 434: 501-505.

Macías García, C, et al. 1998. Does male-biased predation lead to male scarcity in viviparous fish?. *Journal of Fish Biology* 53 (Supplement A): 104- 117.

Mercado-Silva, N. *et al.* 2002. Validation of a fish-based index of biotic integrity for streams and rivers of Central Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 179-191.

Miller, R. R. 2005. *Freshwater fishes of México*. The University of Chicago Press. USA. pp. 275-276.

Ohlberger, J, et al. 2005. Modelling Energetic Costs of Fish Swimming. *Journal of Experimental Zoology* 303A, 657–664.

Partridge, L. & Hurst L. D. 1998. Sex and conflict. *Science* 281: 2003-2008.

Ramírez Carrillo, E. & Macías García, C. 2005. Evolución de un atributo sexual mediante la explotación de un sesgo sensorial preexistente en peces de la familia Goodeidae. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 95 pp.

Rice, W. R. & Holland, B. (1999) Reply to comments on the chase-away model of sexual selection. *Evolution* 53: 302-306.

Rodd, F. H. et al. 2002. A possible non-sexual origin of mate preference : are male guppies mimicking fruit? *Proc. R. Soc. Lond. B.* 269: 475-481.

Ryan, M. J. 1990. Sexual selection, sensory systems, and sensory exploitation. *Oxford Surveys of Evolutionary Biology* 7: 156-195.

Ryan, M. J. & Keddy-Hector, A. 1992. Directional patterns of female mate choice and the role of sensory bias. *American Naturalist* 139 (Suppl.) S4-S35

Sakaluk, S. K. 2000. Sensory exploitation as an evolutionary origin to nuptial food gifts in insects. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 339-343.

Schindler J. 2005. Digestion of embryotrophic protein in Goodeid teleosts. En: *Viviparous fishes*. Mari Carmen Uribe & Harry J. Grier (Eds.) New Life Publication, Homestead, Florida. pp. 266-267.

Stuart-Fox, D. 2005. Deception and the origin of honest signals. *Trends in Ecology and Evolution* 20 (10): 521-523.

Tang, M. et al. 2000. Influence of body weight, swimming characteristics, and water temperature on the cost of swimming in brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 1482–1488

Tobias, M. & Hill, G. 1998. A test of sensory bias for long tails in the house finch. *Animal Behaviour* 56: 71-78.

Uribe MC., Rosa-Cruz G, García Alarcón A. 2005. The ovary of viviparous teleosts. Morphological differences between the ovaries of *Goodea atripinnis* and *Ilyodon whitei* (Goodeidae). En *Viviparous fishes*. Mari Carmen Uribe & Harry J. Grier (Eds.) New Life Publication, Homestead, Florida. pp. 217-235.

Velando A. et al. 2006. Pigment-based skin colour in the blue-footed booby: an honest signal of current condition used by female to adjust reproductive investment. *Behavioural ecology* 149: 535-542.

Videler, J. J. 1993. *Fish swimming*. Chapman & Hall, London.

Webb, P. W. 1975. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 190.

Webb, P. W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *Am. Zool.* 24: 107-120.

Webb, S. A. et al. 2004. Molecular phylogeny of the levebearing Goodeidea (Cyprinodontiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution.* 30: 527-544.

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

Zahavi, A. 1977. The cost of honesty (Further remarks on the Handicap Principle). *J. theor. Biol.* 67: 603-605.