



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Relación entre la complejidad del
cortejo y la tasa de especiación en la
Subfamilia Goodeinae (Pisces:
Cyprinodontiformes)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

Marcela Méndez Janovitz



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Constantino de Jesús Macías García
2011**

1. Datos del alumno



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno

Méndez

Janovitz

Marcela

59132004

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

30325436-6

2. Datos del tutor

Dr

Constantino de Jesús

Macías

García

3. Datos del sinodal 1

Dr

Oscar

Ríos

Cárdenas

4. Datos del sinodal 2

Dr

José Jaime

Zúñiga

Vera

5. Datos del sinodal 3

M en C

Víctor Manuel

Sánchez

Martínez

6. Datos del sinodal 4

Biol

Lev Orlando

Jardón

Barbolla

7. Datos del trabajo escrito.

Relación entre la complejidad del cortejo y la tasa de especiación en la Subfamilia Goodeinae (Pisces: Cyprinodontiformes)

55 p

2011

Agradecimientos

Me gustaría empezar agradeciendo a aquellas personas cuyo apoyo incondicional hicieron posible la elaboración de este trabajo y otros sueños cumplidos, mis padres y mi hermana.

Agradecer también a mi abuela por soportar la programación de Animal Planet y a Anita por no dejarme morir de hambre. A aquellos amigos de la infancia, de la prepa y de la carrera quienes me han acompañado constantemente en las buenas y en las malas, a Paul, Inés, Esteban, Amanda, Oso, Suyis, Eréndira, Alonso, Bárbara, Yola y Gonzo.

También a los compañeros y amigos del Laboratorio de Conducta Animal (Ruth, Eira, Yoli, Irene, Ale Valero, Elia, Nata, Maricela, Ornela, Nadia, René, Elvia, Checo, Momo, Oscar, Ale Ramos, Ania, Pablo y Chelén), quienes me ayudaron con una gran variedad de cosas, me permitieron salir a campo con ellos y sobretodo, hicieron de mi estancia en el laboratorio algo inolvidable.

Quiero hacer un especial agradecimiento para aquellas personas involucradas directamente en la realización de esta tesis, a Edgar, el técnico, por su ayuda constante tanto en el laboratorio y cuidado de los peces, como en el campo; a Pablo y Ania por hacer conmigo una larga travesía buscando pecesitos escurridizos, a Rebeca Rueda por permitirme conocer su acervo de especies, a mi prima Iti por su ayuda en la elaboración del modelo matemático, a Luis R. Ramírez por hacer tan útiles esquemas, a Víctor por soportar mis constantes interrupciones y enseñarme a usar distintos (y complicadísimos) programas y a Lev por ayudarme a analizar mis datos de una forma distinta e inesperada. A los sinodales Jaime Zúñiga, Oscar Ríos, Víctor Sánchez y Lev Jardón por darse el tiempo y la dedicación de revisar esta tesis y por supuesto, a la UNAM, por ser no sólo una escuela académica, sino también una escuela de vida.

Otro agradecimiento especial a Tino, por permitirme alcanzar uno de mis sueños, por creer en mí y enseñarme un sin número de cosas nuevas.

También me gustaría agradecer a aquellos adultos que marcaron mi vida y aprendizaje: Palazón (me gustaría que pudiera ver esta tesis), mis tios Maggie, Arturo y Carlos, Tino y por supuesto, Eva y Gerardo, mis padres.

Y finalmente a Gonzo, quien amerita otro agradecimiento especial, pues además de ser un amigo como ninguno, es capaz de enseñarme siempre algo nuevo y se ha convertido en un motor que me impulsa para seguir siempre hacia adelante.

A todos ellos, gracias.

Índice

☞ Resumen.....	4
☞ Introducción	
☞ Selección sexual.....	5
☞ Modelos de selección sexual.....	6
☞ Selección sexual y especiación.....	7
☞ ¿Cómo estudiar la influencia de la selección sexual en la especiación?.....	8
☞ Subfamilia Goodeinae.....	9
☞ Objetivo.....	11
☞ Hipótesis.....	11
☞ Métodos	
☞ Descripciones de los elementos de cortejo....	11
☞ Descripciones por especie.....	11
☞ Trazo en la filogenia.....	11
☞ Distribución de discordancias entre pares.....	14
☞ Resultados	
☞ Descripciones de los elementos de cortejo....	15
☞ Descripciones por especie.....	24
☞ Trazo en la filogenia.....	41
☞ Distribución de discordancias entre pares.....	45
☞ Discusión	
☞ Análisis de resultados.....	46
☞ Limitantes.....	48
☞ Relación entre dimorfismo y cortejo.....	48
☞ Conclusiones.....	49
☞ Referencias.....	51

Resumen

Atributos expuestos a selección intersexual suelen diversificar más (y más rápidamente) que atributos sujetos a otras formas de selección natural, lo que puede estar relacionado con la evolución de barreras a la reproducción. Este trabajo tiene el fin de evaluar la posible asociación entre la complejidad del cortejo y la tasa de especiación. Siguiendo la hipótesis de que la selección intersexual, mediante elección femenina de pareja, favorece los procesos de especiación, buscamos evaluar la predicción de que la intensidad de selección sexual (usando como medida sucedánea la complejidad de los patrones masculinos de cortejo) se correlaciona con la tasa de especiación en los Goodeinos. Los peces mexicanos de la Subfamilia Goodeinae fueron tomados como modelo de estudio ya que durante el apareamiento los machos requieren la cooperación de las hembras, por lo que el cortejo es importante para garantizar la cópula, y éste a su vez está sujeto a selección por parte de las hembras. Para evaluar la predicción de que la intensidad de selección sexual se relaciona con la tasa de especiación, primero describí la conducta de cortejo de estos peces, tras lo cual cuantifiqué el número de elementos de cortejo (pautas fijas de acción) en 28 especies. Posteriormente, siguiendo el principio de parsimonia (*i.e.* minimizando el número de cambios de estado -aparición/desaparición- de conductas), tracé la trayectoria de los elementos de cortejo en la filogenia modificada de la familia a partir de la elaborada por Webb y colaboradores (2004). Finalmente, calculé los valores ancestrales del número de elementos de cortejo por nodo, cuyo resultado combiné con el número de cambios de estado en cada uno de los nodos, para evaluar la asociación entre estos valores y la rapidez con que se produjo el evento siguiente de cladogénesis. Siempre que la importancia relativa dada a los cambios de estado con respecto al número total de elementos de cortejo fue <1 , el número de nodos a favor de la hipótesis (*i.e.* aquellos que representan ancestros de dos linajes en los que se cumple la asociación entre alta complejidad del cortejo y rápida especiación) fue mayor al número de nodos en contra, lo que sugiere que la versatilidad del cortejo -incluida la ganancia/pérdida de elementos-, está asociada positivamente con la tasa de especiación.

Introducción

Selección sexual

La selección sexual fue planteada por Darwin en dos de sus libros, “El origen de las especies por medio de selección natural” (1859) y el “El origen del hombre y la selección en relación al sexo” (1871), siendo este último donde explica la selección sexual en extenso. Darwin (1871) la definió como “la ventaja que algunos individuos tienen sobre otros del mismo sexo y especie, exclusivamente en relación con la reproducción”; además, para él la selección sexual actúa menos rigurosamente que la selección natural, esto debido a que, desde su punto de vista, la reproducción no compromete la supervivencia. Dicho razonamiento no es del todo acertado, pues para que la evolución por selección natural ocurra se requiere que haya variación, que dicha variación proporcione una ventaja y que ésta sea heredada. Así pues, si faltase alguno de estos pasos la evolución no sería posible. Citando a Gould y Grant (1997) “la supervivencia es una victoria vacía a menos que haya progenie que continúe la línea genética, e incluso la reproducción por sí misma no es un éxito suficiente en términos evolutivos: el éxito evolutivo de una planta o animal se mide con el número y en particular con la calidad de la progenie.”

Los caracteres sexuales secundarios son estructuras o conductas que incrementan la probabilidad de obtención de pareja reproductiva (Macías García, 1998). Se reconocen por ser caracteres que los juveniles y el sexo opuesto no poseen, por lo que no tienen una función en la alimentación o en la supervivencia. Los caracteres sexuales primarios vendrían siendo los órganos encargados directamente de la reproducción, como los órganos copulatorios; ahora sabemos que éstos también están sujetos a la selección sexual. Darwin notó que caracteres sexuales secundarios elaborados tendían a ocurrir en grupos con gran riqueza de especies, sugiriendo que los ornamentos seleccionados sexualmente podían causar diversificación en los taxa (Panhuis *et al.*, 2001).

Actualmente se concibe a la selección sexual como una importante fuerza selectiva capaz de generar especiación (Ritchie, 2007; Panhuis *et al.*, 2001), dicha fuerza reside en su capacidad de provocar cambios en caracteres encargados del reconocimiento de pareja (Panhuis *et al.*, 2001). Esta idea fue apoyada por West-Eberhard (1983), quien presentó una revisión donde argumenta que la selección inter e intrasexual pueden causar especiación. También parece que la selección sexual, así como tiene la capacidad de provocar eventos de cladogénesis, también tiene la capacidad de promover la extinción de especies, si ejerce demasiada presión en alguno de los sexos (Ritchie *et al.*, 2005).

Para los fines de esta investigación, al referirme a especies estaré empleando el concepto biológico, el cual indica que las especies son grupos de poblaciones naturales que se entrecruzan, las cuales se encuentran aisladas reproductivamente de otros grupos iguales (Mayr 1942; Coyne y Orr, 2004). Este concepto también señala que los organismos deben compartir un sistema de reconocimiento específico de pareja (SREP; Paterson, 1985) para ser considerados parte de la misma especie; como dicho sistema involucra la obtención de pareja, entonces se espera que sea modelado por la selección sexual (Macías García, 1998).

El SREP comprende un conjunto de señales y respuestas que representan una barrera conductual al flujo génico. Se tiene la idea de que dichas barreras evolucionan rápidamente (Paterson, 1985). Las barreras conductuales son un tipo de barrera de aislamiento precigótico. El concepto de barrera explica que estas son características biológicas de los organismos que impiden el intercambio de genes (flujo génico) con miembros de otras poblaciones (Coyne y Orr, 2004).

Como ya se mencionó, la selección sexual puede promover especiación ya que influye en el sistema de reconocimiento de pareja. Así, al modificarse algún carácter sexual secundario que influya en dicho reconocimiento, es posible que dos poblaciones diverjan. A partir de estas ideas, se puede entender el papel de la selección sexual en la especiación, ¿Pero cómo es que esto ocurre?

En primer lugar, los procesos de especiación originados por selección sexual ocurren sólo cuando en una población se da un cambio paralelo entre la preferencia y el carácter sexual secundario en cuestión, llevando al aislamiento precigótico entre poblaciones (Panhuis *et al.*, 2001; Ritchie, 2007; Coyne y Orr, 2004). Este aislamiento, es una consecuencia inevitable de la elección de pareja; por un lado está la existencia de preferencia de las hembras por aparearse con cierto tipo de machos (no se aparean aleatoriamente), y por el otro, que los machos difieren en caracteres que las hembras pueden usar para decidir con quién aparearse (Macías García, 1998).

Se habla de una elección (y por lo tanto de una discriminación) dado que los apareamientos raramente ocurren al azar. Las hembras son selectivas ya que la penalidad por aparearse con una pareja de mala calidad (o de otra especie) es muy alta (Daly y Wilson, 1978), pues implica un gasto energético importante que sería inútil si el resultado es una progenie inviable, infértil o de mala calidad.

Modelos de selección sexual

En cuanto a los caracteres que proveen información a las hembras para que decidan con quién aparearse, se han generado varios modelos para explicar su origen y evolución. Estos contestan preguntas distintas e incluso pueden complementarse mutuamente. Los modelos son los siguientes: Sesgos sensoriales (atañen al origen de los ornamentos), Runaway o proceso desbocado y Handicap o proceso de desventajas (explican la exageración del atributo).

El modelo de explotación de sesgos sensoriales explica el origen de los ornamentos como atributos que apelan a predisposiciones sensoriales de las hembras, ya que éstas pueden estar predispuestas para responder a determinados atributos del ambiente debido a su constitución física o fisiológica, por la forma en la que han evolucionado para responder a estímulos no sexuales, o por las restricciones que les impone su historia evolutiva (Martín-Vivaldi y Cabrero, 2002). Esto llevaría a las hembras a preferir caracteres sexuales que no dan información alguna sobre la calidad del macho. El resultado de que los machos exploten esas preferencias previas terminaría siendo igual al de los otros modelos (ver más abajo): caracteres exagerados y preferencia por esos caracteres, y puede ser que al final terminen convirtiéndose en una señal honesta (un ejemplo de éste fenómeno se puede ver en Macías García y Ramírez, 2005).

El modelo de proceso desbocado (Fisher, 1958) busca responder por qué se expande en la población la preferencia de las hembras por características específicas. Este modelo propone que la selección en desbocado comienza con un pequeño dimorfismo adaptativo por parte de algunos machos. Las hembras cuyos genes determinan la preferencia por estos machos serán favorecidas, pues su progenie tendrá tres beneficios: el adaptativo proveniente del dimorfismo, hijos más atractivos a las hembras y hembras que prefieran a machos con ese dimorfismo y que tendrán esos mismos tres beneficios (Fisher, 1958). El proceso puede continuar hasta que el dimorfismo es exagerado, deteniéndose cuando dicha exageración acarrea un costo idéntico al beneficio en adecuación.

El modelo de las desventajas (Zahavi, 1975; 1977) pretende demostrar que la elección femenina basada en ornamentos ocurre porque éstos conllevan un costo en términos de viabilidad. En este modelo se sugiere que aquellas hembras que detectan la calidad del macho acaban teniendo crías de mayor calidad genotípica que las que no se aparean con ellos. Se habla de calidad del macho cuando éste ha sobrevivido por ejemplo a la depredación y parasitismo a pesar de portar estructuras estorbosas y fisiológicamente costosas, por lo que machos de mayor calidad probablemente poseen genes “superiores” que convendría pasar a la progenie. Por otra parte, el decaimiento de estos caracteres secundarios puede entonces proveer de información a las hembras acerca del estado del macho.

Es posible generalizar el modelo de handicap, pues no sólo resulta un indicador de buenos genes, sino que también provee información honesta de otras características del organismo que pueden resultar benéficas para la hembra, como la calidad parental, evitar la infección con parásitos de la pareja y conseguir territorios de buena calidad; todo esto sin la necesidad de observar directamente el recurso (Martín-Vivaldi y Cabrero, 2002). Algo importante de reconocer es que posiblemente varias fuerzas estén actuando al mismo tiempo, y que estas presiones selectivas que guían la evolución de la elección femenina en una especie, no necesariamente actúan de la misma manera en otras especies (Andersson, 1994).

Selección sexual y especiación

Por todo lo visto anteriormente, es muy probable que la elección femenina juegue un papel primordial en la especiación. Parker y Partridge (1998) y Partridge y Parker (1999) han propuesto que la especiación facilitada por selección sexual ocurre con más facilidad cuando el conflicto sexual favorece a las hembras, pues una elección de pareja exitosa por parte de las hembras llevará a la restricción del flujo génico entre acervos genéticos divergentes. Por el contrario, si ocurren cópulas forzadas (conflicto favoreciendo a los machos), éstas promoverán el flujo génico entre poblaciones socavando la evolución de aislamiento reproductivo.

Panhuis y colaboradores en 2001, propusieron dos características que se deben cumplir para reconocer los fenómenos de especiación por selección sexual: 1) entre especies, las poblaciones han de variar en los atributos bajo selección sexual así como en las preferencias asociadas a estos, lo cual puede generar aislamiento precigótico entre las poblaciones; y 2) especies estrechamente emparentadas han de diferir de forma muy marcada en las señales que intervienen en el reconocimiento y las preferencias; dichas

diferencias deben de ser la principal barrera al flujo génico, difiriendo poco en otros atributos.

La distribución espacial de las poblaciones también puede afectar la probabilidad de que ocurra especiación. La evidencia sugiere que los taxa simpátricos desarrollan aislamiento conductual significativamente más temprano que taxa alopátricos de la misma edad (Coyne y Orr, 2004). Pero la biogeografía también puede proveer información que sustente el papel de la selección sexual en la especiación, ya que efectos en la distribución pueden resultar en un reforzamiento del aislamiento si las hembras eligen a los machos de su población en lugar de los de las otras poblaciones, independientemente de que ocurran de manera simpátrica o alopátrica.

Es claro que la selección sexual tiene el potencial de promover o facilitar la especiación. Los modelos de poblaciones tanto alopátricas como simpátricas indican que la selección sexual tiene el poder de llevar a una rápida divergencia y generar aislamiento reproductivo en ambos casos (Panhuis *et al.*, 2001). Martín-Vivaldi y Cabrero (2002) apoyan esta idea indicando que la selección sexual y la divergencia de caracteres sexuales secundarios, junto con la divergencia ecológica, pueden jugar un papel importante en la especiación de algunos taxa. Sin embargo el papel de este tipo de selección en promover especiación en simpatria resulta más polémico, ya los estudios empíricos son escasos y no del todo convincentes (Ritchie, 2007).

El ambiente y la estructura genética también influyen en la relación de la selección sexual con la especiación. Las adaptaciones al ambiente de señales y preferencias son una fuente poderosa de selección en la comunicación sexual y pueden ser una causa indirecta de aislamiento reproductivo (Ritchie, 2007). Así mismo, los genes involucrados en el reconocimiento sexual o gaméticos muestran fuertes indicios de selección direccional rápida, comparada con la de otros loci (Ritchie, 2007). Finalmente, el cambio rápido entre poblaciones como resultado de selección sexual también puede jugar un papel importante en la especiación, pues incrementa la tasa de divergencia entre poblaciones aisladas (Panhuis *et al.*, 2001).

¿Cómo estudiar la influencia de la selección sexual en la especiación?

Para probar que la selección sexual fue la causa de especiación, se requiere demostrar que los caracteres han evolucionado por selección sexual, y que fueron los primeros caracteres en divergir y causar el aislamiento reproductivo (Panhuis *et al.*, 2001).

Una de las estrategias frecuentemente usadas para demostrar esto y que ha sido recomendada por varios autores (entre ellos, Coyne y Orr, 2004), es el uso del método comparativo. Este método, como lo menciona Ritchie (2007), puede servir para evaluar si el número de especies o tasas de especiación son mayores en linajes que muestran señales de selección sexual mientras se controla el parentesco en la filogenia. Utilicé el método comparativo en este trabajo porque, en primer lugar, se trata de una comparación del cortejo de varias especies, y en segundo lugar, porque permite evaluar la relación entre selección sexual y tasas de especiación controlando las relaciones filogenéticas entre las especies involucradas.

Resultados anteriores usando el método comparativo sugieren que la selección sexual puede acelerar la tasa neta de especiación, como lo indican Panhuis y

colaboradores (2001). Estudios comparativos con aves e insectos, muestran una asociación positiva entre índices de selección sexual y tasa de diversificación biológica. El aumento en la diversificación probablemente refleja tasas de especiación aumentadas como resultado de aislamiento conductual, que es por sí mismo un sub-producto de selección sexual (Coyne y Orr, 2004). Además, estos estudios indican repetidamente mayor diversidad de especies en clados que presentan una mayor selección sexual, así como observaciones de patrones de divergencia entre poblaciones y especies que son consistentes con lo que se espera de un fenómeno de especiación por selección sexual (Panhuis *et al.*, 2001).

Modelos genéticos demuestran que la selección sexual puede causar evolución divergente y aumentar el aislamiento conductual, ya sea por proceso desbocado o por buenos genes (Coyne y Allen Orr, 2004). Para entender cómo ambos procesos contribuyen en los eventos de cladogénesis se puede pensar en el siguiente ejemplo hipotético: si una población de peces se divide en dos por un evento geológico, las poblaciones resultantes empezarán a divergir entre ellas. En un escenario Fisheriano las hembras preferirán a aquellos machos con una característica que en principio podría ser adaptativa, por ejemplo, si hay muchas plantas verdes los machos podrían tener grandes aletas pero con cierta coloración verde para así evitar la depredación. Siguiendo el modelo desbocado esta característica se irá exagerando con la elección femenina, mientras que en la otra población podría, por ejemplo, ocurrir lo mismo pero con el color amarillo por haber plantas amarillas en esa zona; si ambas poblaciones llegasen a juntarse otra vez, no ocurrirían apareamientos entre ambas pues las hembras sólo elegirían aparearse con machos verdes o amarillos respectivamente. En el caso del modelo de buenos genes, en cada población las hembras preferirán a machos con alguna característica que refleje su calidad, pero las presiones selectivas serían diferentes. Por ejemplo, en una localidad la abundancia de depredadores restringiría el desarrollo de las aletas, mientras que la ausencia de depredadores permitiría a las hembras elegir machos más ornamentados en la otra. Al juntar a ambas poblaciones se vería reflejado el aislamiento pues las hembras no se aparearían con machos de la población contraria por diferir en la magnitud del indicador de calidad que ellas reconocen.

Subfamilia Goodeinae

La presente tesis consiste en un estudio comparativo del cortejo de la Subfamilia Goodeinae. Los goodeinos, pertenecientes a la Familia Goodeidae, son peces vivíparos dulceacuícolas, endémicos de la meseta mexicana. Los machos de esta familia no cuentan con un gonopodio verdadero, por lo que, al no poder forzar cópulas, la cooperación de las hembras para que se lleve a cabo la reproducción es indispensable; siendo así, los machos deben emplear sus caracteres sexuales secundarios para inducir a las hembras a aparearse (Ritchie *et al.*, 2005; Macías García y Saborío, 2004).

La selección por parte de las hembras podría conducir a un aumento de la complejidad del cortejo. Para explicar la presencia de múltiples ornamentos existen tres hipótesis: la del mensaje múltiple, la de señal redundante y la de señal no confiable (Møller y Pomiankowski, 1993). Estas hipótesis exponen de tres formas distintas la variedad interespecífica en el grado de ornamentación. La de mensaje múltiple sugiere que cada ornamento señala una propiedad particular; la de señal redundante apunta a que múltiples ornamentos representan mejor la condición general del organismo; y la hipótesis de señal no confiable plantea que la mayoría de los caracteres sexuales

múltiples ya no representan la calidad del individuo. En el último caso la expresión fenotípica de los ornamentos pudo reflejar calidad en el pasado, cuando la preferencia de las hembras por dicho ornamento fue establecida. Posteriormente los ornamentos habrían dejado de ser una fuente confiable de información debido a, por ejemplo, la pérdida de la varianza genética y a altos costos para las hembras, pues para que se mantenga la exageración se requiere que la preferencia no sea costosa para las hembras (Møller y Pomiankowski, 1993).

En el caso específico del cortejo, el cambio en la complejidad de éste podría ser relevante en procesos de cladogénesis, ya que diferencias en el cortejo pueden constituir una barrera a la reproducción entre especies hermanas. Se pueden hacer estas suposiciones con los goodeinos pues se sabe que las hembras de algunas especies se reusan a aparearse con machos sub-óptimos, incluso si dicha decisión significa dejar de lado la reproducción (Macías García *et al.*, 1998). Además de que existe evidencia de que el cortejo es un atributo que influye en la elección femenina de pareja en algunas especies de este grupo (ver Macías García y Valero, 2010).

Existen trabajos anteriores con la misma Subfamilia como el elaborado por Ritchie y colaboradores (2005), en el cual se buscó evaluar la posible asociación entre el dimorfismo sexual (que es evidente en estos peces y puede también usarse como sucedáneo de la selección sexual) y la tasa de especiación. Los resultados apuntaban en la dirección predicha pero no fueron significativos. La presente investigación se enfoca en otro tipo de atributo, uno conductual, el cual, bajo los mismos supuestos busca encontrar una relación que haga evidente el papel de la selección sexual en la especiación.

El presente trabajo se enfoca en evaluar si existe asociación entre la complejidad del cortejo y la tasa de especiación, mediante un estudio comparativo donde se utiliza una filogenia modificada a partir de la elaborada por Webb *et al.* (2004) basada en el gen mitocondrial de la subunidad I de la citocromo c oxidasa (COI).

Objetivo

Investigar la relación entre complejidad de cortejo y la tasa de especiación en la Subfamilia Goodeinae.

Hipótesis

La selección intersexual mediante elección femenina de pareja favorece los procesos de especiación.

Predicción: La intensidad de selección sexual (usando como medida sucedánea la complejidad de los patrones masculinos de cortejo) se correlaciona positivamente con la tasa de especiación en los Goodeinos.

Se parte del supuesto de que un cortejo complejo será evidencia de que la especie ha estado sujeta a mayor presión de selección que una especie cuyo cortejo es menos complejo, y mientras mayor sea la presión de selección se espera que la cladogénesis ocurra con una mayor rapidez. Otro supuesto es que las barreras conductuales al flujo génico evolucionan más rápidamente si involucran los sistemas específicos de reconocimiento de pareja (Paterson, 1985).

Métodos

Descripciones de los elementos de cortejo y Descripciones por especie

Para llevar a cabo esta investigación primero describí la conducta de cortejo de estos peces a partir de videos, descripciones y notas en tesis y artículos relacionados, además de observaciones en el laboratorio, en mesocosmos y en su hábitat natural. Tomé como referencia para realizar las observaciones y cuantificar las pautas de acción los trabajos de Drummond (1984) y de Martin y Bateson (1993).

Durante las observaciones en vivo controlé las variables que menciono a continuación. La motivación del macho y la receptividad de la hembra se maximizaron aislando a los machos, y empleando hembras que acababan de parir, lo cual significa que estaban receptivas. Las observaciones en mesocosmos y en campo se realizaron entre las 12:00 y las 15:00 horas, que son los periodos de mayor actividad; mientras que las observaciones en laboratorio fueron entre las 12:00 y las 17:00 horas, este rango es más amplio debido a que los peces disponen de luz hasta las 20:00 horas y la temperatura no fluctúa de manera importante a lo largo del día.

Trazo en la filogenia

Cuantifiqué el número de elementos de cortejo (pautas fijas de acción) en 28 especies de las 34 que componen la Subfamilia Goodeinae. Tracé esos datos sobre la filogenia de la Familia siguiendo el principio de parsimonia (*i.e.* minimizando el número de cambios de estado -aparición/desaparición- de conductas).

Para esta investigación utilicé una filogenia modificada que contiene, únicamente, a las 28 especies cuyas observaciones fueron posibles de realizar. Esta

filogenia se generó mediante el método de máxima verosimilitud usando las secuencias publicadas por Webb *et al.* (2004), de manera que el cladograma resultante fuera ultramétrico (aquel en el cual el largo de las ramas es equivalente al tiempo, dado el supuesto de una tasa constante de sustitución de nucleótidos). De esta manera es posible obtener la medida de tasa temporal de especiación. El procedimiento fue implementado por un colaborador (Dr. M. Ritchie) usando el programa PAUP (Swofford, 1999).

Una vez reconstruida la historia evolutiva de los elementos de cortejo, pude cuantificar también el número de cambios de estado (apariciones y desapariciones) por nodo, para finalmente calcular los valores ancestrales de: 1) número de elementos de cortejo por nodo y 2) número de cambios de estado por nodo. La reconstrucción de los valores ancestrales la realicé por medio del programa de cómputo Schluters ancestors (o ANCML; Schluter *et al.*, 1997), el cuál emplea máxima verosimilitud para obtener los valores ancestrales tomando en cuenta el largo de las ramas como medida de tiempo, para lo cual se requiere contar con un árbol ultramétrico (ver Ritchie *et al.* 2005).

Dado que el número de elementos de cortejo puede enmascarar cambios evolutivos (ver abajo), establecí una relación matemática que incluye información tanto del número de elementos, como de la cantidad de cambios de estado (pérdidas o ganancias) de elementos particulares de cortejo en cada nodo de la filogenia. Ambas variables se combinaron en la siguiente fórmula.

En cada nodo se calculó:

$$C_p = P_1 E + P_2 I$$

C_p = Cortejo ponderado

Donde **E** es igual a: $0 \leq \left(\frac{\# \text{elementos cortejo}}{\# \text{máx. elementos cortejo}} \right) \leq 1$

I es igual a: $0 \leq \left(\frac{\# \text{cambios estado}}{\# \text{máx. cambios estado}} \right) \leq 1$

Y donde la “importancia relativa” se representa como: $P_1 + P_2 = 1$

Asigné diferentes valores a P_1 y a P_2 , y evalué la asociación de la medida resultante de C_p con la tasa de especiación. Los valores asignados fueron:

$P_1 = 0$

$P_2 = 1$

$P_1 = 0.25$

$P_2 = 0.75$

$P_1 = 0.5$

$P_2 = 0.5$

$P_1 = 0.75$

$P_2 = 0.25$

$$P_1=1$$

$$P_2=0$$

Tomé este intervalo de valores para abarcar lo mejor posible el espectro de la “importancia relativa” con el menor número de intentos, por lo que dividí en 5 partes iguales dicho espectro ($1/4$ ó 0.25). El interés en variar los valores de P_1 y P_2 reside en que de esta forma puedo encontrar cuál es la variable con mayor peso, de ahí el nombre de “importancia relativa”. Al estar P_1 y P_2 asociados con la complejidad del cortejo (E) y con los cambios de estado (I), respectivamente, el que P_1 sea igual a 0 significa que se le está quitando todo el peso a la complejidad del cortejo y se le está dando a los cambios de estado ($P_2=1$), mientras que, cuando P_1 es igual a 1 toda la importancia reside en la complejidad del cortejo. Por ende, los valores intermedios ($0.25, 0.5, 0.75$) representan distintos niveles de importancia entra la complejidad y los cambios de estado.

Espero que tanto E como I tengan impactos distintos en el aislamiento reproductivo, puesto que todo cambio en E implica un cambio en I, pero no todo cambio en I conlleva un cambio en E, por eso es que los cambios evolutivos pueden estar “enmascarados” en el valor de la complejidad del cortejo. En otras palabras, si el número de elementos de cortejo cambia (por ejemplo, de 2 a 3) significa que hubo un cambio de estado. Pero una pérdida de un elemento, seguida de una aparición de otro (dos cambios de estado), no cambiará el número de elementos de cortejo en ese nodo. El tener dos elementos de cortejo compartidos, no debe tener el mismo efecto en generar barreras precigóticas, que tener dos elementos de cortejo nuevos.

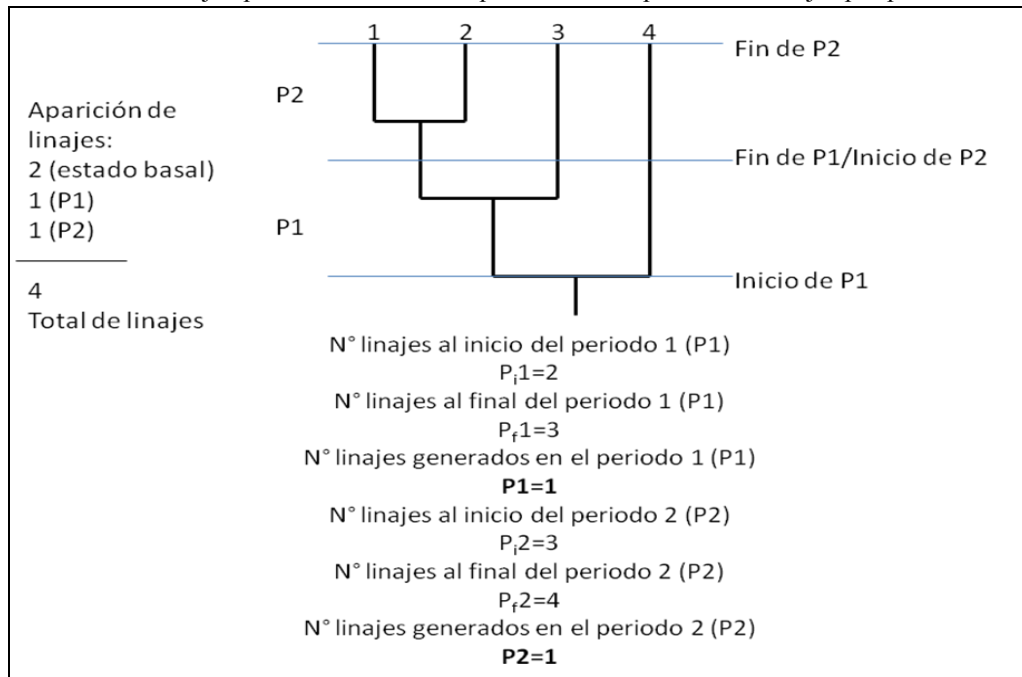
A manera de predicción, si los resultados sugieren que I tiene mayor peso que E, entonces es más probable que la selección sexual haya sido participe en los procesos de especiación de la Subfamilia. Pero si E tuviera más peso que I, ello implicaría que la selección sexual ha jugado un papel menor en la diversificación de los goodeinos, ya que no hay certeza de que dos especies con el mismo valor en E tengan un cortejo con distinta historia evolutiva, por lo que el proceso de selección que generó la divergencia de dichas especies no necesariamente fue la selección sexual).

Con los nuevos valores generados a partir de la fórmula evalué la asociación entre C_p y la rapidez con que se produjo el evento siguiente de cladogénesis (representada por el largo de las ramas). Marqué y cuantifiqué los nodos que apoyaban la hipótesis y los que no, y comparé sus frecuencias mediante una prueba de bondad de ajuste con la hipótesis nula de igual número de nodos apoyando y rechazando la hipótesis de trabajo. A falta de una hipótesis para determinar *a priori* el valor relativo de los cambios de estado y del número de elementos de cortejo en la construcción de una variable de complejidad de cortejo que incorpore a ambas, fue preciso asignar secuencialmente valores a las dos variables, lo que redujo con cada comparación el α a utilizar. Consideré un $\alpha = 0.01$ tras aplicar una corrección de comparaciones múltiples (o corrección de Bonferroni).

Finalmente, evalué la asociación entre la frecuencia de cambios de estado y la aparición de nuevos linajes en cinco periodos a partir de la separación de las dos Subfamilias de goodeidos (condición ancestral = un linaje y un elemento de cortejo). Este evento de cladogénesis ocurrió hace aproximadamente 16.8 millones de años

(Webb *et al.*, 2004), por lo que cada uno de los cinco segmentos en que dividí la filogenia (**Figura 1**) representa un periodo de cerca de 3,360,000 años. En cada periodo contabilicé el número de linajes que aparecían así como las apariciones/pérdidas de elementos de cortejo (cambios de estado), y evalué la asociación entre ambas variables (evolución del cortejo y especiación) mediante un análisis de regresión lineal. La aparición de linajes fue contabilizada como se ejemplifica en el **Cuadro 1**, donde el número de linajes del inicio del periodo se restan a los del final para obtener el número de linajes generados en el periodo.

Cuadro 1. Ejemplo del método usado para contar la aparición de linajes por periodo.



Distribución de discordancias entre pares

Considerando la naturaleza discreta de los datos, realicé un análisis de distribución de discordancias entre pares (mismatch distribution) por medio del programa Arlequin (Excoffier, Laval y Schneider, 2005). Aunque este programa se emplea para encontrar diferencias genéticas entre poblaciones, realicé una prueba con datos conductuales en lugar de genéticos con el fin de determinar si las diferencias en caracteres conductuales compartidos se distribuyen al azar, o si su distribución sugiere asociaciones de rasgos conductuales en diferentes clados. Para ello fue necesario llevar a cabo una matriz de presencia/ausencia con cada uno de los elementos de cortejo. Una vez obtenida la matriz, ubiqué y contabilicé los tipos de cortejo distintos y su frecuencia.

Resultados

Descripciones de los elementos de cortejo

A continuación enlisto todos los elementos de cortejo observados en los Goodeinos y su descripción. Las conductas tienen nombres tanto en español como en inglés; esto se debe, en primer lugar, a que varios de ellos fueron tomados de la literatura (en inglés), y en segundo lugar, algunas descripciones parecen más cercanas al significado de palabras en inglés, y otras al significado de palabras en español.

Overtaking (modificado de Macías García, 1991) (**Ilustración 1**)

El macho alcanza a la hembra por atrás aumentando la velocidad hasta que se coloca frente a ella en posición perpendicular (de tal forma que la hembra tiene de frente uno de los flancos del macho).

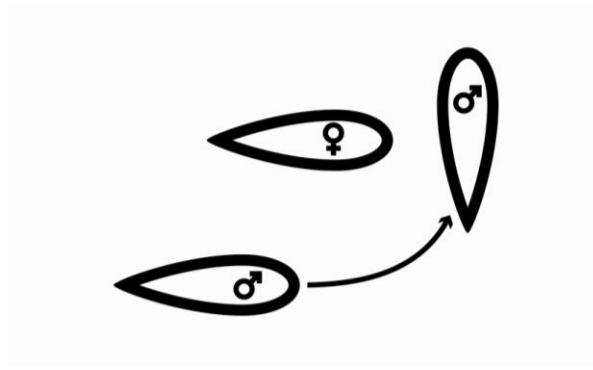


Ilustración 1. Overtaking (vista dorsal).

Fin display (modificado de Macías García, 1991) (**Ilustración 2**)

El macho despliega las aletas dorsal, anal y caudal sin realizar ningún movimiento con ellas. Este despliegue lo realiza frente o junto a la hembra, y también en presencia de otros machos.

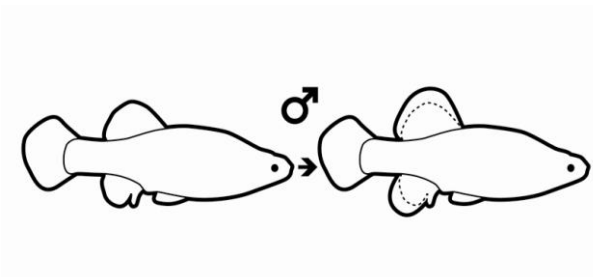


Ilustración 2. Macho (derecha) realizando Fin display (posición inicial de aletas = línea punteada; vista lateral).

Fin waving (Ilustración 3)

El macho se coloca frente a la hembra (perpendicular a ella y generalmente después de un **Overtaking**), despliega las aletas dorsal, anal y caudal y las agita ondulatoriamente con movimientos rápidos (alta frecuencia, baja amplitud). Al aumentar la intensidad el macho se inclina alternativamente hacia arriba y hacia abajo.

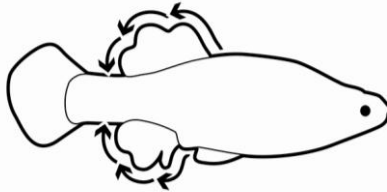


Ilustración 3. Macho realizando Fin waving (vista lateral).

Danza en forma de "X" (Ilustración 4)

Una vez colocado frente a la hembra (generalmente después de un **Overtaking**), el macho realiza un **Fin waving** mostrando alternativamente ambos flancos. Esta danza la elabora el macho en posición perpendicular con respecto a la hembra, y dependiendo de la intensidad de la conducta, de la respuesta de la hembra y de la presencia de otros machos el que ocurra o no desplazamiento; si éste se presenta dicha conducta se asemeja a la **Danza en forma de "8"** (ver abajo) que realiza *Girardinichthys multiradiatus*, con un desplazamiento de aproximadamente un cuerpo de distancia antes de cada giro.

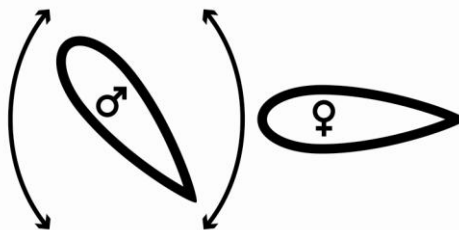


Ilustración 4. Danza en forma de "X" (vista dorsal).

Danza en círculos (Ilustración 5)

Después de un **Fin display** y con la hembra en posición vertical (inclinada hacia abajo), el macho nada en círculos alrededor de ella hasta que la hembra regresa a la posición horizontal. Esto sugiere que se trata de una conducta coordinada entre ambos.

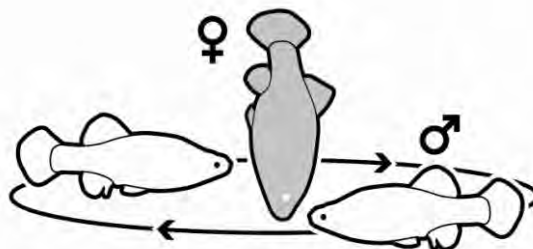


Ilustración 5. Danza en círculos (vista lateral).

Burbujas (Ilustración 6)

El macho se desplaza a la superficie y hace burbujas, abriendo la boca y sacándolas por el opérculo como si estuviera comiendo, la hembra se acerca hacia las burbujas como si buscara alimento, y el macho procede a realizar otras conductas de cortejo (p. ej. **Fin display**) e intenta copular con ella.

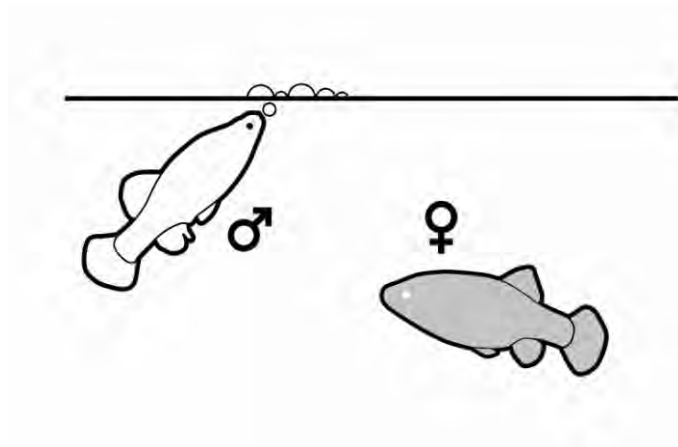


Ilustración 6. Burbujas (vista lateral).

Nuzzling (modificado de Kingston, 1979) (Ilustración 7)

El macho se coloca a un lado de la hembra y posteriormente se mueve bajo esta, con la parte dorsal de su cabeza en contacto con la parte ventral de la cabeza de la hembra (a la altura del opérculo), una vez ahí el macho nada hacia arriba empujando a la hembra, ascendiendo en la columna de agua. Esta conducta de empujar no es continua, sino que el macho realiza varios empujones suaves de manera intermitente.

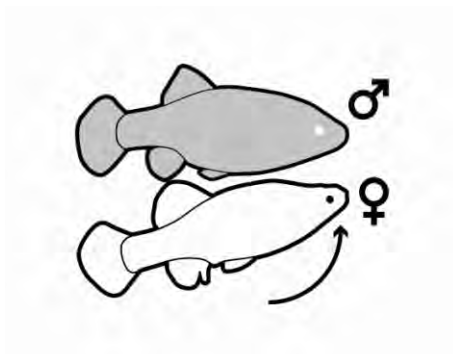


Ilustración 7. Nuzzling (vista lateral).

Círculos laterales (Ilustración 8)

El macho ubicado a un costado de la hembra, a un cuerpo de distancia aproximadamente, nada alejándose de la hembra y regresa a su posición original habiendo realizado la figura de un círculo. La posición del macho al realizar los círculos es ligeramente inclinada, con la cola más arriba que la cabeza. Si lo hace antes o después con la **Danza en forma de “X”** entonces el desplazamiento lo continúa desde donde se quedó al mostrar el flanco, y en este caso se desplaza hacia la hembra formando un círculo como el ya descrito.

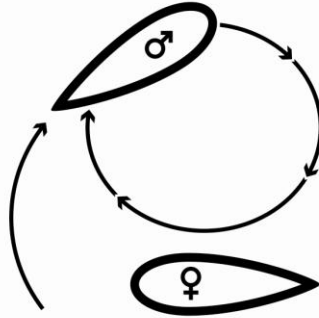


Ilustración 8. Círculos laterales (vista dorsal).

Errático

Conducta que aunque no es estereotipada se debe contemplar como cortejo, ya que puede proporcionarle información a la hembra acerca del interés del macho. Esta conducta consiste en cortejar a la hembra (con **Fin waving** y/o **Fin display**), retirarse y regresar con ella inmediatamente. La forma en la que nada alejándose y acercándose a la hembra pareciera ser errática y depende de la presencia de otras parejas potenciales, así como de competidores. Es posible que a partir de esta conducta se hayan ritualizado los **Círculos laterales** (cf. ritualización de la danza en zig-zag de *Gasterosteus aculeatus*; Tinbergen, 1951).

Fin folding G (modificado de Macías García, 1991) (Ilustración 9)

Con el macho mostrando un flanco a la hembra, éste dobla las aletas dorsal y anal al lado contrario del que está mostrando. Dicha conducta se realiza también en el Nado sincronizado (ver abajo). Es nombrado en este trabajo como **Fin folding G** pues la primera vez que fue observado en esta investigación fue en la especie *Girardinichthys multiradiatus*, por lo que para diferenciarlo del **Fin folding** de otras especies aumenté la letra “G” como referencia a *G. multiradiatus*.

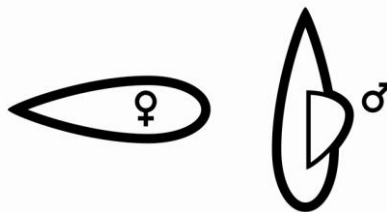


Ilustración 9. Fin folding G (vista dorsal).

Fin folding Z (Ilustración 10)

Es distinto al descrito a partir de *G. multiradiatus*, el macho en lugar de colocar las aletas dorsal y anal en el flanco opuesto a la hembra, *Zoogoneticus tequila* (y las otras especies que presentan esta conducta) dobla las aletas hacia la hembra, lo que hace evidente para ella los bordes blancos de dichas aletas, propios de las aletas anal y dorsal de los machos de *Z. tequila*. También dobla la aleta caudal “mostrando” la franja naranja sub-terminal. Dependiendo de la intensidad del cortejo, el macho puede vibrar un poco (a baja amplitud y alta frecuencia). Esta conducta es realizada por el macho frente a la hembra en prácticamente todas las posiciones y a distancias variables.

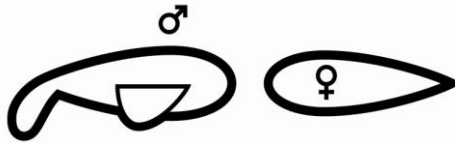


Ilustración 10. Fin folding Z (vista dorsal).

Danza en forma de “8” (modificado de Macías Garcia, 1991) (Ilustración 11)

El macho se coloca frente a la hembra en posición perpendicular, mostrando uno de los flancos, las aletas dorsal y anal se despliegan y doblan parcialmente de forma alternada; el macho avanza aproximadamente un cuerpo de longitud hacia el frente, gira hacia la hembra y avanza unos dos cuerpos y vuelve a girar hacia la hembra, de tal forma que el movimiento se asemeja a la figura del numeral 8 (ocho).

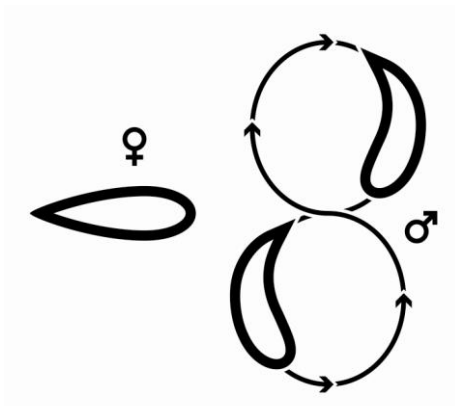


Ilustración 11. Danza en forma de "8" (vista dorsal).

Nado sincronizado (modificado de Macías García, 1991) (**Ilustración 12**)

El macho se coloca sobre la hembra (cabeza con cabeza orientados en la misma dirección) y nadando sobre ella toca la parte anterior y posterior de la hembra con su barbilla y vientre al mismo tiempo; mientras hace esto también realiza ligeras sacudidas con la cabeza y mantiene las aletas plegadas (**Fin folding G**).

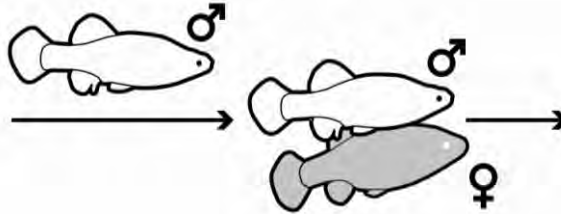


Ilustración 12. Nado sincronizado (dos posiciones consecutivas del mismo macho; vista lateral).

Abrazo precopulatorio (modificado de Saborío, 2002) (**Ilustración 13**)

El macho se aproxima a la hembra por un costado y coloca las aletas dorsal y anal sobre el dorso y vientre de la hembra, respectivamente.

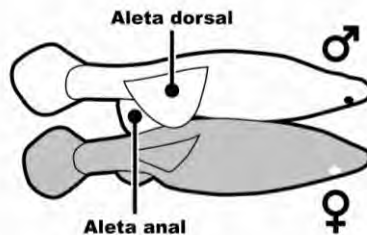


Ilustración 13. Abrazo precopulatorio (vista dorsal).

Fin waving a distancia con desplazamiento (Ilustración 14)

El macho se aproxima a la hembra aumentando notablemente la velocidad y se coloca (como en **Overtaking**) en frente y por debajo de ella a más de un cuerpo de distancia; realiza un **Fin waving** pero lo hace recostándose unos 45° sobre su eje longitudinal, dejando expuesta la parte ventral de uno de sus flancos. En esta conducta el macho realiza un desplazamiento hacia el fondo o hacia el frente si es que se encuentra en la superficie del agua, pero siempre lo hace alejándose de la hembra sin dejar de mostrar el flanco ni de agitar las aletas.

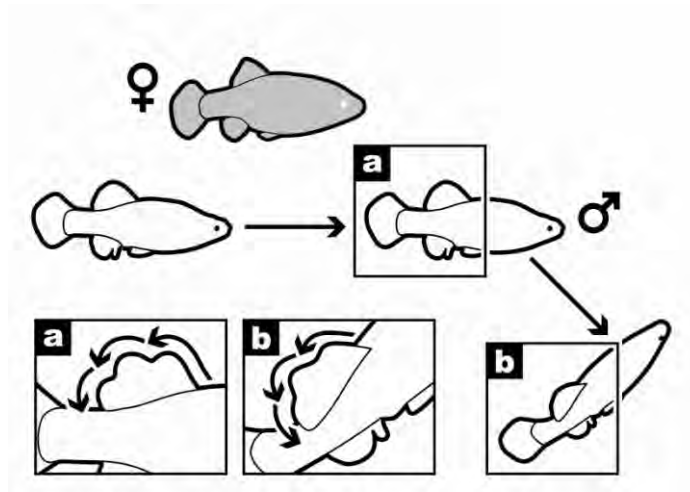


Ilustración 14. Fin waving a distancia con desplazamiento (vista lateral). Las casillas *a* y *b* son acercamientos al Fin waving que realiza el macho frente a la hembra y mientras se desplaza.

Fin waving a distancia (estático) (Ilustración 15)

Es similar al **Fin waving a distancia con desplazamiento** pero en este caso no existe tal desplazamiento, y cuando llega a suceder, el desplazamiento es en dirección a la hembra.

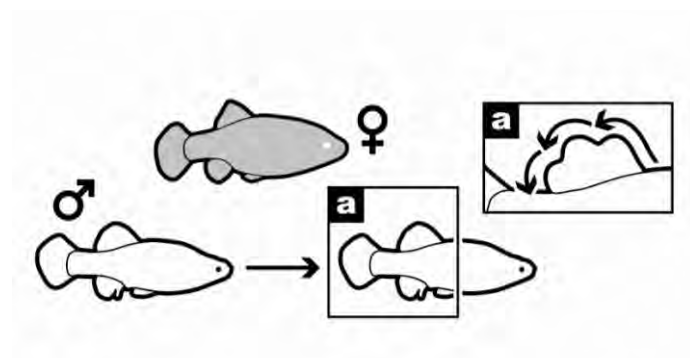


Ilustración 15. Fin waving a distancia (vista lateral). La casilla *a* es un acercamiento al Fin waving que realiza el macho.

Fast long-distance body waving (FALBW) (reverse and forward) (Ilustración 16)

El macho realiza ondulaciones del cuerpo de amplitud alta y frecuencia media, desplazándose hacia donde se encuentra la hembra. Generalmente va seguido de un **Fin waving a distancia** con o sin desplazamiento según la especie que lo realice.

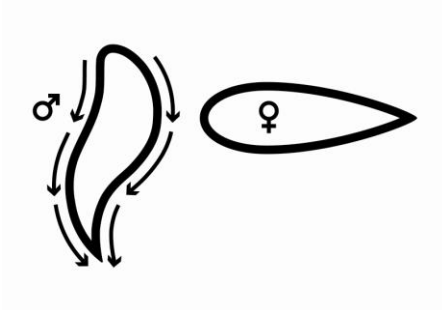


Ilustración 16. FALBW (vista dorsal).

Ondulaciones (Ilustración 17)

Las ondulaciones son movimientos del cuerpo de gran amplitud y baja frecuencia, en las que el macho toma forma de “C”. Son realizadas a un costado de la hembra y pueden o no involucrar desplazamiento. El macho se puede encontrar completamente paralelo a la hembra (cabeza-cabeza) o ligeramente inclinado formando un ángulo de 45° aproximadamente. En algunas ocasiones las ejecuta frente a la hembra mientras realiza **Fin display**.

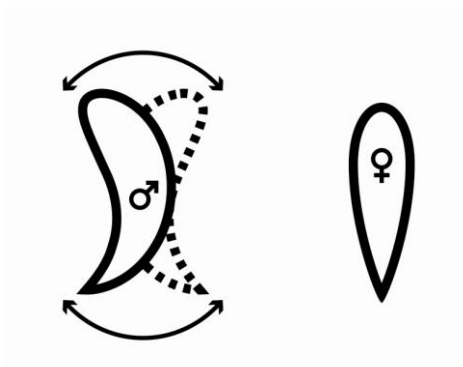


Ilustración 17. Ondulaciones (vista dorsal).

“X” laterales (Ilustración 18)

El macho realiza esta conducta a un costado de la hembra y en posición perpendicular con la cabeza viendo hacia uno de los flancos de ésta. Después se orienta hacia la parte posterior y luego hacia la anterior (o viceversa) repetidas veces, de tal forma que se puede dibujar una X. Esta conducta se observó al fondo de la pecera.

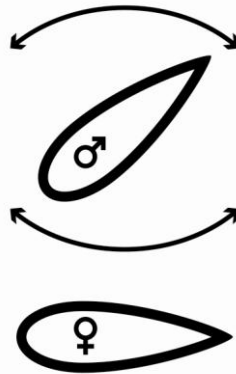


Ilustración 18. "X" laterales (vista dorsal).

Barridas (modificado de Ávila, 2002) (Ilustración 19)

Estando el macho frente a la hembra se aleja hasta el fondo, donde se coloca horizontalmente (con la región opercular hacia el sustrato). En esta posición mueve la aleta caudal de arriba hacia abajo, con movimientos que van de media a alta amplitud y de media a alta frecuencia; generando un desplazamiento a lo largo del sustrato.

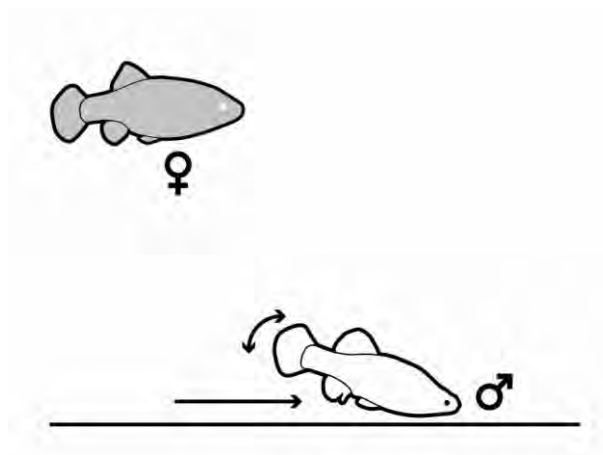


Ilustración 19. Barridas (vista lateral).

Tailing (Ilustración 20)

El macho permanece quieto en la columna de agua y con la aleta caudal realiza ondulaciones de alta amplitud y baja frecuencia. Las ondulaciones no son seguidas, deja pasar uno o dos segundos aproximadamente entre cada una, de tal forma que parecen movimientos esporádicos. Esta conducta sólo se observó en *Ameca splendens*, la cual cuenta con una franja amarilla terminal (FAT) que es la más conspicua de los goodeinos. Dicho atributo pudo haber surgido por un sesgo sensorial. En especies donde los machos no presentan FAT, las hembras tienen una respuesta alimenticia ante ésta prefiriéndola sobre el alimento (larvas de odonato) (Ramírez, 2003). Dado que las hembras de *A. splendens* están sometidas a un atributo altamente conspicuo ya no presentan una respuesta alimenticia y se ha convertido en un carácter bajo selección sexual. El **Tailing** entonces, parece ser una conducta elaborada a partir de un sesgo alimenticio, tanto por la coloración de la FAT, como por el movimiento, los cuales asemejan a las larvas de odonato.

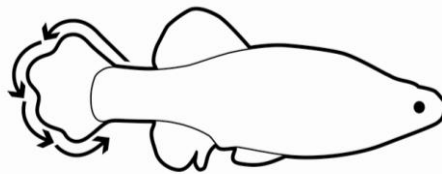


Ilustración 20. Tailing (vista lateral). Las flechas representan la ondulación de la aleta caudal.

Descripciones por especie

En la **Tabla 1** se encuentra un resumen de esta sección, la cual incluye las especies, el número y tipo de conductas observadas para cada una de ellas.

Characodon lateralis

El cortejo de esta especie fue descrito por Fitzsimons (1972), quien mencionó cinco conductas distintas (1. **Lateral T-formation**, 2. **Lateral Tailbeating**, 3. **Oblique display**, 4. **Lateral Head-down** y 5. **Lateral Head-up**). De éstas sólo dos (1 y 4) coinciden con las observadas en este estudio. El **Lateral T-formation** es equivalente a lo que yo llamo **Fin display**, la única diferencia es que Fitzsimons menciona que el cuerpo del pez asume una forma sigmoide y se inclina, lo que yo no presencié. En cuanto al **Lateral Head-down**, esta conducta resulta similar al **Fin waving**, pero difiere en que Fitzsimons no indica que ocurra movimiento de las aletas, lo cual es comprensible pues a simple vista pareciera que es el pez el que se agita, no sus aletas.

Kingston (1979) describió el cortejo de 27 especies de Goodeinos, y separó las conductas dependiendo la ubicación del macho con respecto a la hembra, como en el caso del **Quivering** y del **Headflicking**. Para fines de esta tesis ambas conductas no serán separadas por su ubicación, pues en mi criterio (para estas pautas en particular) el que el macho haga el movimiento de frente o de lado no justifica que sean dos conductas distintas, sino que el pez se acomoda con respecto a la posición cambiante de la hembra, la ubicación de otros machos y el medio donde se encuentra.

Quedan entonces tres elementos de cortejo que Kingston (1979) indica para esta especie: **Quivers**, **Headflicking** y **Frontal Wheeling**. El primero y el último corresponden a las conductas que describí como **Fin waving** y **Overtaking**. La conducta denominada **Headflicking** no tiene su equivalente con las conductas observadas en esta investigación.

Me parece que **Quivers** y **Fin waving** son equivalentes a pesar de que el primero se describe como ondulaciones del cuerpo de baja amplitud y el segundo como ondulaciones de las aletas. Esta semejanza ocurre porque el movimiento de las aletas se lleva a cabo con tal rapidez, frecuencia e intensidad que provocan como consecuencia el movimiento de todo el cuerpo.

Moyaho (2002) también describió el cortejo de *C. lateralis*, pero identificó el acercamiento del macho a la hembra, así como el contacto con la aleta anal, como la única pauta de cortejo.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Fitzsimos, 1972	En vivo (peceras y campo)	?	?
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Moyaho, 2002	En vivo	1	?
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	4	1-2 horas

Las conductas observadas en la presente investigación fueron: **Fin display**, **Fin waving** y **Fin folding G**.

En esta especie el **Fin folding G** es igual al de *Girardinichthys multiradiatus*, cuyas aletas se doblan hacia el costado opuesto a la hembra. Además, el cortejo generalmente se lleva a cabo junto a la hembra (en posición paralela con respecto a ésta).

Characodon audax

En esta especie observé **Fin display**, **Fin waving** y **Fin folding G**. El cortejo es igual al de su especie hermana *C. lateralis*.

Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
En video y en vivo (peceras)	4	1-2 horas

Ataenobius toweri

Kingston (1979) indicó que el cortejo de esta especie contiene los siguientes elementos: **Quivers**, **Headflicking** y **Frontal wheeling**. Siendo **Quivers** el único que coincide con mis observaciones, resultando equivalente al **Fin waving**.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video	1	30 minutos - 1 hora

Por mi parte, los elementos de cortejo que observé fueron: **Fin display**, **Fin waving** y **Burbujas**.

Skiffia multipunctata

Kingston (1979) encontró cinco conductas en esta especie: **Quivers**, **Frontal Wheeling**, **Zigzag dance**, **Headflicking** y **Nuzzling**. Las primeras tres coinciden con **Fin waving**, **Overtaking** y **Danza en forma de “X”**.

Moyaho (2002) describió el cortejo con las siguientes conductas: intercepta a la hembra y vibra con las aletas desplegadas, círculos frente a la hembra y círculos alrededor de ésta. Estas descripciones coinciden con parte del cortejo observado en esta especie.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Moyaho, 2002	En vivo	?	?
Este estudio	En video y en vivo (peceras y mesocosmos)	7	1-2 horas

Por mi parte observé las siguientes pautas: **Overtaking**, **Fin display**, **Fin waving**, **Danza en forma de “X”** y **Danza en círculos**.

Skiffia francesae

Kingston (1979) describió el cortejo de esta especie con las mismas cinco pautas que su especie hermana *S. multipunctata*, al igual que en la especie anterior, **Quivers**, **Frontal wheeling** y **Zigzag dance** coinciden con las observadas en esta investigación. Sólo en *Skiffia francesae* fue observado el **Nuzzling**.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	8	1-2 horas

Esta especie realiza cuatro de las cinco conductas que presenta *S.multipunctata*: **Overtaking**, **Danza en forma de “X”**, **Fin waving** y **Fin display**; la única pauta en la que difieren es la Danza en círculos, la cual no fue observada en ninguna de las parejas. Sin embargo, presentan un elemento que denominé **Nuzzling** para conservar el nombre que Kingston le dio a dicha conducta.

Skiffia lermæ

El cortejo de esta especie fue descrito por Kingston (1979), indicando que consta de cuatro elementos: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**. Las primeras tres empatan con nuestros **Fin waving**, **Overtaking** y **Danza en forma de “X”**, que también observamos en esta especie.

Moyaho (2002) reportó que el cortejo está compuesto de varias pautas: movimientos lentos en zigzag interceptando a la hembra, frecuentemente acompañados de vibraciones, círculos frente a la hembra, movimientos parecidos a espirales y danzas en forma de ocho. Por separado ninguna de estas conductas es igual a las descritas en el presente estudio, pero en conjunto se asemejan a las observadas en esta especie.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Moyaho, 2002	En vivo	?	?
Este estudio	En video y en vivo (peceras y en campo)	8	1-2 horas

Al igual que *S. multipunctata*, *S. lermæ* realiza las siguientes conductas: **Fin waving**, **Fin display**, **Overtaking** y **Danza en forma de “X”**. Identifiqué una conducta distinta que no realizan las otras especies del género a la que denominé **Círculos laterales**.

Skiffia bilineata

Para Kingston (1979) el cortejo de esta especie incluye los mismos cuatro elementos que el de las otras especies hermanas: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**. Pero sólo **Quivers** coincide con las observadas por mí.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video y en vivo (peceras y mesocosmos)	6	1-2 horas

En esta especie se observan las siguientes pautas: **Errático**, además de **Fin waving** y **Fin display** como en *S. multipunctata* pero sin ser precedidos por **Overtaking**. El macho sigue a la hembra conservando cierta distancia y se adelanta hasta que ella lo alcanza (al contrario del **Overtaking**, donde el macho le cierra el paso a la hembra). Con la hembra dirigiéndose hacia el macho, éste realiza las pautas de cortejo guardando una distancia de hasta más de dos cuerpos. En ocasiones simplemente el macho nada hasta donde se ubica la hembra y realiza el cortejo en cualquier ángulo en el que la hembra se encuentre.

Hubbsina turneri

No existen trabajos previos que describan el cortejo de esta especie. Esto puede deberse a que se trata de una especie sumamente tímida y es raro y difícil poder ver su cortejo.

Observaciones (en vivo o en video)	Condición de las observaciones	Tiempo aproximado de observación por pareja
En video y en vivo (peceras)	3	1-2 horas

En este trabajo pude observar que el cortejo consiste de: **Fin display** y **Fin waving**.

Girardinichthys multiradiatus

Kingston (1979) indicó que esta especie sólo presenta **Zigzag dance**, especulando que este género, por tener los cortejos menos complejos, debe ser el más primitivo de la Familia. En este caso el **Zigzag dance** también se asemeja a la **Danza en forma de 8**.

En contraste, la descripción de cortejo de esta especie elaborada por Macías García (1991) muestra lo opuesto: el cortejo de esta especie resulta ser uno de los más complejos de la Subfamilia, ya que está conformado por seis elementos: **Fin display**, **Flagging**, **Fin folding**, **Figure-of-eight dance**, **Overtaking** y **Synchronised swimming**. Todas estas conductas coinciden con las observadas en esta investigación.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Macías García, 1991	En vivo (peceras y campo)	4	Más de 1 hora
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	7	1-2 horas

Las pautas de cortejo que encontré en esta especie son: **Fin display**, **Fin waving** (equivale a **Flagging**), **Overtaking**, **Fin folding G** (igual al Fin folding descrito por Macías García), **Danza en forma de “8”** y **Nado sincronizado**.

Girardinichthys viviparus

Kingston (1979) mencionó que esta especie sólo presenta **Quivers**, lo cual no coincide con los elementos de cortejo que yo observé.

Díaz-Pardo y Ortiz-Jiménez (1986) mencionaron que el cortejo de esta especie consiste en acercarse a la hembra con las aletas dorsal y anal extendidas pero que al estar en contacto con ella las dobla y dirige hacia ella. Esta descripción de cortejo coincide con la presentada por Saborío (2002) y con la que cuenta esta investigación.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Días-Pardo, Ortiz-Jiménez, 1986	En vivo	?	?
Saborío, 2002	En vivo (peceras)	?	10 minutos
Este estudio	En video	2	30 minutos - 1 hora

Por mi parte encontré que al contrario de su especie hermana, *G. viviparus* sólo realiza **Fin display** y **Abrazo precopulatorio**; este abrazo puede ser muy prolongado dependiendo de la receptividad de la hembra y de la intensidad con que el macho es desafiado. La duración de este abrazo se correlaciona con la probabilidad de inseminación (Saborío, 2002).

Allotoca maculata

Moyaho (2002) describió el cortejo de *Allotoca* sp. compuesto de dos pautas, 1) movimientos lentos hacia adelante y atrás, y 2) vibraciones. En el caso de ambas conductas el macho se desplaza hacia el sustrato, característica que fue observada en la presente investigación. También menciona ocasionales **Danzas en forma de “8”**, pero yo no observé esta conducta.

Al igual que Moyaho, Kingston (1979) describió el cortejo del género *Allotoca*, en el cual el macho nada con ondulaciones de alta amplitud, lo que coincide con los movimientos observados en este trabajo; también mencionó un elemento de cortejo llamado **Lunge and retreat**, en el cual, como su nombre lo indica, el macho nada con intensidad hacia la hembra y después se desplaza en dirección opuesta. Conducta que también se parece a lo que observé (**Fin waving a distancia con desplazamiento y FALBW**).

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Moyaho, 2002 (<i>Allotoca</i> sp.)	En vivo	2	?
Este estudio	En video	2	30 minutos - 1 hora

En este estudio se observaron los siguientes elementos de cortejo: **Fin display**, **Fin waving a distancia con desplazamiento**, **Overtaking** y **Fast long-distance body waving (FALBW; reverse and forward)**.

Allotoca dugesi

Kingston (1979) indicó tres elementos de cortejo: **Quivers**, **Frontal wheeling**, y **Headflicking**. De los cuales sólo el **Frontal wheeling**, equivalente a **Overtaking**, coincide con las observaciones de esta investigación.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Moyaho, 2002	En vivo	4	?
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	5	1-2 horas

Son cuatro los elementos descritos en este estudio son: **Fin display**, **Fin waving a distancia con desplazamiento**, **Overtaking** y **Fast long-distance body waving (FALBW; reverse and forward)**.

Allotoca diazi

Kingston (1979) indicó cuatro elementos de cortejo: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**. Al igual que en la especie anterior, sólo el **Frontal wheeling**, equivalente a **Overtaking**, coincide con las observaciones de esta investigación.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Moyaho, 2002	En vivo	4	?
Este estudio	En vivo (peceras)	3	1-2 horas

Los elementos de cortejo observados en esta especie son cuatro: **Fin display**, **Fin waving a distancia**, **Overtaking** y **Fast long-distance body waving (FALBW; reverse and forward)**.

Goodea atripinnis

Kingston (1979) encontró cuatro elementos de cortejo: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**. De éstos, el que más se asemeja al observado en esta investigación es el **Headflicking**, ya que Kingston describió dicha pauta como ondulaciones erráticas del cuerpo.

El cortejo de esta especie también fue descrito por Nelson (1975), quien identificó cinco conductas para esta especie, de las cuales sólo una (**Tilting**) coincide con las descritas por mí (**Ondulaciones**).

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Nelson, 1975	En vivo (peceras)	25	?
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video	2	30 minutos - 1 hora

Las conductas descritas en el presente estudio son: **Fin display** y **Ondulaciones**.

Zoogoneticus tequila

Charreire (2006) describió el cortejo de *Z. tequila* como compuesto por dos elementos: despliegue de aletas y plegamiento de aletas. Ambas conductas fueron observadas en la presente investigación (como **Fin display** y **Fin folding Z**). En lo único que difieren es

en el sentido del plegamiento, ya que Charreire indicó que las aletas se pliegan en sentido contrario al individuo cortejado, lo que resulta opuesto a lo observado en este trabajo (ver descripción de **Fin folding Z**).

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Charreire, 2006	En video	9	30 minutos
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	5	1-2 horas

Como se mencionó arriba las conductas observadas fueron: **Fin display** y **Fin folding Z**.

Zoogoneticus quitzeoensis

Kingston (1979) indicó dos elementos de cortejo: **Quivers** y **Headflicking**, los cuales no coinciden con el cortejo observado en este trabajo.

Moyaho (2002) indicó que el cortejo de *Z. quitzeoensis* consiste en vibrar junto a la hembra a media frecuencia y alta amplitud, mostrando ambos extremos (cabeza y aleta caudal) a la hembra. Dicha descripción se asemeja a las **X laterales** y al **Fin folding Z**.

Charreire (2006) observó las mismas conductas que *Z. tequila*; el despliegue de aletas y el plegamiento. Al igual que su especie hermana, el plegamiento fue descrito por Charreire en sentido contrario al descrito en este estudio.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Moyaho, 2002	En vivo	5	?
Charreire, 2006	En vivo (peceras)	9	30 minutos
Este estudio	En video	2	30 minutos - 1 hora

En este estudio observé: **Fin display**, **Fin folding Z** y **X laterales**

Xenotoca (= *Xenotichthys*; Webb et al 2004) *eiseni*

El cortejo fue descrito anteriormente por Fitzsimons (1972), él describió cinco pautas de cortejo, de las cuales tres coinciden con las que describo en este trabajo: **Lateral T-formation** con **Fin display**, **Lateral Wheeling** con **Overtaking** y **Loop dance** con **Danza en forma de "8"**. Esta última Fitzsimons la describió como "loops" pero él

mismo mencionó que parecen ojos, a pesar de que su descripción no indica la dirección en la que el macho realiza las vueltas, la ilustración que acompaña al texto señala las vueltas en sentido opuesto a como son descritas en este trabajo.

Kingston (1979) encontró cuatro elementos de cortejo: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**, de las cuales, las primeras tres coinciden con **Fin waving**, **Overtaking** y **Danza en forma de “8”**.

Por otro lado, Moyaho (2002) describió 7 pautas de cortejo: círculos en espiral, movimientos en X, círculos alrededor de la hembra aleteando con la aleta caudal frente y detrás de ella, movimiento parecido a la **Danza en forma de “8”**; movimientos ondulatorios, zigzag y agitación de la aleta caudal.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Fitzsimons, 1972	En vivo (peceras y campo)	?	?
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Moyaho, 2002	En vivo	1	?
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	6	1-2 horas

Las pautas que encontré para esta especie son: **Fin display**, **Danza en forma de “8”**, **Fin waving**, **Fin folding Z** y **Overtaking**.

El **Fin waving** es como el de *Skiffia multipunctata*. Los machos ondulan las aletas con movimientos de baja amplitud y alta frecuencia, sin embargo, la demostración difiere ya que los radios frontales de la aleta dorsal son distintos en ambas especies (más cortos que el resto en las cuatro especies de *Skiffia*, y separados en *S. lermae*, *S. multipunctata* y *S. francesae*), de tal forma que en *X. eiseni* es menos notorio el movimiento de las aletas y pareciera que el pez está vibrando (lo que sucede en todos los otros géneros diferentes a *Skiffia*). En ocasiones realiza la **Danza en forma de “8”** junto con **Fin waving**.

Xenotoca* (= *Xenotichthys*; Webb et al 2004) *melanosoma

Fitzsimons (1972) describió el cortejo de esta especie, y encontró diferencias entre las dos poblaciones observadas en su investigación; describió un total de 8 conductas, de las cuales sólo tres coinciden con las descritas por mí. Al igual que en la especie anterior, dos de estas son **Lateral T-formation** y **Lateral Wheeling**, la que difiere es una que este investigador llama **Zig-zag dance**, la cual es muy parecida al **Loop dance**, y que según mi criterio, es la misma conducta.

Kingston (1979) encontró los mismos cuatro elementos de cortejo que en *X. eiseni*: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**, y al igual que la especie hermana, los primeros tres coinciden con lo observado en este trabajo.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Fitzsimos, 1972	En vivo (peceras y campo)	?	?
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Moyaho, 2002	En vivo	2	?
Este estudio	En video	2	30 minutos - 1 hora

Encontré las siguientes pautas de cortejo: **Fin display**, **Danza en forma de “8”**, **Fin waving**, **Fin folding Z** y **Overtaking**. Todo igual que en *X. eiseni*.

Xenoophorus captivus

Para esta especie Kingston (1979) observó cuatro elementos de cortejo: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**, pero sólo los primeros tres coinciden con **Fin waving**, **Overtaking** y **Danza en forma de X**, respectivamente.

Ávila (2002) describió el cortejo de esta especie. Sus observaciones sugieren que está conformado por 3 conductas: **Aletas exhibidas**, **Barrida** y **Flagging**. Estos elementos de cortejo coinciden con **Fin display**, **Barridas** y **Fin waving** observados en la presente investigación.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Ávila, 2002	En vivo (peceras)	7	30 minutos
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	10	1-2 horas

En este trabajo encontré: **Fin display**, **Fin waving**, **Fin folding Z**, **Overtaking**, **Danza en forma de “X”** (igual a la del género *Skiffia*) y **Barridas** (nombre que se mantuvo de las observaciones de Ávila, 2002).

Xenotoca variata

Aunque esta especie lleve el nombre del género *Xenotoca*, es especie hermana de *A. splendens*, por lo que pertenece a un clado distinto al de *X. eiseni*, *X. melanosoma* y *X. captivus*. Debido a esto, al género *Xenotoca* se le considera polifilético (Webb *et al.*, 2004). Dicha condición puede explicar diferencias en el cortejo, como la falta de **Fin folding Z** en *X. variata*.

El cortejo de esta especie fue descrito por Fitzsimons (1972), quien indica siete pautas de cortejo, de éstas, tres (**Lateral T-formation**, **Lateral Tiltitng** y **Lateral Wheeling**) coinciden con las descritas por mí (**Fin display**, **Fin waving** y **Overtaking**, respectivamente). La única distinción es que en el **Lateral Tilting** Fitzsimons no indicó el movimiento de las aletas, que sí ocurre, y la forma en “S” se observa sólo cuando el cortejo es muy intenso.

Kingston (1979) indicó tres elementos de cortejo: **Quivers**, **Frontal wheeling** y **Headflicking**. De éstos tres, los primeros dos coinciden con **Fin waving** y **Overtaking**, respectivamente.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Fitzimos, 1972	En vivo (peceras y campo)	?	?
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	5	1-2 horas

Por mi parte, encontré las siguientes pautas de cortejo: **Fin display**, **Fin waving**, **Overtaking**, **Danza en forma de “X”** y **Barridas**.

Ameca splendens

Kingston (1979) indicó que esta especie presenta cuatro elementos de cortejo: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**. Sin embargo, sólo **Quivers** coincide con lo que yo observé.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	5	1-2 horas

Por mi parte observé que esta especie ejecuta durante el cortejo **Fin display**, **Fin waving**, **Fin folding Z** y **Tailing**.

Chapalichthys pardalis

Kingston (1979) observó cuatro elementos de cortejo: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**, de los cuales los primeros dos coinciden con lo observado en esta investigación, semejando a **Fin waving** y **Overtaking**.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	5	1-2 horas

En esta investigación observé los siguientes elementos de cortejo: **Fin display**, **Overtaking**, **Fin folding Z** y **Fin waving**. Esta especie realiza el **Fin waving** con el macho enfatizando el movimiento de la aleta caudal, ya que una vez frente a la hembra, en posición perpendicular a ésta, inicia el **Fin waving** pero avanza medio cuerpo de distancia de tal forma que el pedúnculo y la aleta caudal quedan frente a la hembra. En algunas ocasiones en las que el macho no se encuentra completamente perpendicular, sino inclinado a casi 180° con respecto a la hembra, realiza un **Fin folding Z** junto con el **Fin waving**.

Chapalichthys encaustus

Kingston (1979) mencionó cuatro elementos de cortejo: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**, pero sólo **Quivers** coincide con lo observado en este trabajo.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	4	1-2 horas

En contraste sólo observé dos elementos de cortejo: **Fin display**, **Fin waving**.

Allophorus robustus

Kingston (1979) describió el cortejo de esta especie como compuesto por tres elementos: **Quivers**, **Frontal wheeling** y **Headflicking** pero ninguno de estos coincide con lo que observé.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y en campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	2	1-2 horas

Por mi parte sólo observé **Fin display**. Otra característica de esta especie es que la FAT (franja amarilla terminal) es tenue. Dada su posición en la filogenia, se sugiere que en *A. robustus* se ha perdido la elaboración del cortejo y de ornamentos (ver Figura 1 en Macías García, 1993).

Xenotaenia resolanae

Kingston (1979) observó cuatro elementos de cortejo: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**, pero ninguno de estos elementos coincide con lo observado en este trabajo.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video y en vivo (peceras)	4	1-2 horas

Por mi parte sólo observé **Fin display**.

Ilyodon whitei

Kingston (1979) describió cuatro elementos de cortejo para esta especie: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**, siendo el primero el único que coincide con lo observado en este trabajo.

Moyaho (2002) describió el cortejo de *I. whitei* como vibraciones de alta frecuencia y baja amplitud, cuya descripción coincide con la de **Fin waving** y **Fin display**, esto porque a simple vista la ondulación de las aletas se ve como un movimiento de todo el cuerpo.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Moyaho, 2002	En vivo	3	?
Este estudio	En video	2	30 minutos - 1 hora

Por mi parte, encontré las siguientes conductas: **Fin display** y **Fin waving** (producido a frecuencia muy alta; pareciera que vibrara). Durante esta conducta el macho se inclina hacia arriba, de tal manera que toma una posición perpendicular al fondo.

Ilyodon furcoidens

Kingston (1979) mencionó cuatro elementos de cortejo: **Quivers**, **Frontal wheeling**, **Zigzag dance** y **Headflicking**, de los cuales sólo el primero coincide con **Fin waving**, observado en este trabajo.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video	2	30 minutos - 1 hora

Observé dos elementos de cortejo: **Fin display**, **Fin waving**.

Allodontichthys tamazulae

Kingston (1979) encontró cuatro elementos de cortejo: **Quivers**, **Zigzag dance**, **Frontal wheeling** y **Headflicking**. Los primeros dos coinciden con **Fin waving** y **Danza en forma de X**, observados en este trabajo.

Estudio	Condición de las observaciones	Nº de parejas observadas	Tiempo aproximado de observación por pareja
Kingston, 1979	En vivo (peceras y campo)	?	30 minutos
Este estudio	En video	2	30 minutos - 1 hora

Por mi parte, observé las siguientes pautas: **Fin display**, **Fin waving** y **Danza en forma de "X"**. Cuando aumenta la intensidad del **Fin waving**, el macho se dobla formando una letra "S" con su cuerpo, mientras que la ondulación de las aletas aumenta en frecuencia y disminuye en amplitud. La forma en "S" se puede observar en los

goodeinos al momento de copular, pero en este caso también puede deberse a la posición que toma el cuerpo como consecuencia de la gran intensidad del movimiento de las aletas.

Grupo externo

Crenichthys baileyi

Esta especie que pertenece a la Familia Goodeidae y es hermana de la Subfamilia Goodeinae, su cortejo fue descrito por Kopec (1949), quien indicó que el macho se coloca frente a la hembra y se torna oscuro (esto ocurre en varios Goodeinos, un buen ejemplo es el género *Skiffia*). También describió la cópula, la cual se asemeja a la de los Goodeinos, pues menciona que los peces toman forma de “S”, vibran y el macho dobla su aleta anal colocándola en el ovopositor (cloaca para los Goodeinos) de la hembra. Una diferencia es que durante la cópula, la vibración de la hembra parece tener un fin distinto, pues en esta especie atrae al macho para fecundar los huevos, mientras que en la Subfamilia Goodeinae las hembras se quedan quietas cuando están receptivas y se agitan para impedir la cópula. Por otro lado, los Goodeidos suelen presentar vibraciones, que también pueden representar **Fin waving**, pues como se ha mencionado en descripciones anteriores, este elemento del cortejo se percibe como vibraciones del pez y no como ondulaciones de las aletas que traen como consecuencia mecánica el movimiento del pez en su totalidad. Si tomamos en cuenta que parte del cambio de coloración se da en las aletas, entonces no es de sorprenderse que los machos, además, las agiten; por esta misma razón se considerará a las vibraciones como un **Fin waving**. No me es posible hacer más aseveraciones respecto del cortejo de esta especie debido a que no fue posible observar su conducta.

Tabla 1. Listado de especies observadas, el tipo y número de elementos de cortejo que presentan. La clave de los elementos de cortejo se encuentra en la Tabla 2.

Especie	Elementos de cortejo	Nº de elementos de cortejo
<i>Characodon lateralis</i>	Fd, Fw, FfG	3
<i>Characodon audax</i>	Fd, Fw, FfG	3
<i>Ataenobius toweri</i>	Fd, Fw, Burbujas	3
<i>Skiffia multipunctata</i>	Fd, Fw, O, Dx, Dc	5
<i>Skiffia francesae</i>	Fd, Fw, O, Dx, Nuzzling	5
<i>Skiffia lermae</i>	Fd, Fw, O, Dx, Cl	5
<i>Skiffia bilineata</i>	Fd, Fw, Errático	3
<i>Hubbsina turneri</i>	Fd, Fw	2
<i>Girardinichthys multiradiatus</i>	Fd, Fw, O, FfG, D8, Ns	6
<i>Girardinichthys viviparus</i>	Fd, Ap	2
<i>Allotoca maculata</i>	Fd, O, Fwdd, FALBW	4
<i>Allotoca dugesi</i>	Fd, O, Fwdd, FALBW	4
<i>Allotoca diazi</i>	Fd, O, Fwd, FALBW	4
<i>Goodea atripinnis</i>	Fd, Ondulaciones	2
<i>Zoogoneticus tequila</i>	Fd, FfZ	2
<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	Fd, FfZ, XI	3
<i>Xenotoca eiseni</i>	Fd, Fw, FfZ, O, D8	5
<i>Xenotoca melanosoma</i>	Fd, Fw, FfZ, O, D8	5
<i>Xenoophorus captivus</i>	Fd, Fw, FfZ, O, Dx, Barridos	6
<i>Xenotoca variata</i>	Fd, Fw, O, Dx, Barridos	5
<i>Ameca splendens</i>	Fd, Fw, FfZ, Tailing	4
<i>Chapalichthys pardalis</i>	Fd, Fw, O, FfZ	4
<i>Chapalichthys encaustus</i>	Fd, Fw	2
<i>Allophorus robustus</i>	Fd	1
<i>Xenotaenia resolanae</i>	Fd	1
<i>Ilyodon whitei</i>	Fd, Fw	2
<i>Ilyodon furcidens</i>	Fd, Fw	2
<i>Allodontichthys tamazuale</i>	Fd, Fw, Dx	3

Trazo en la filogenia

Tracé los elementos de cortejo en la filogenia y con ellos pude reconstruir, por un lado, la historia evolutiva (apariciones y pérdidas) de los elementos de cortejo (**Tabla 2** y **Figura 1**), y por el otro, los valores ancestrales de complejidad del cortejo (**Figura 2**).

Tabla 2. Lista de elementos de cortejo.

N° en la filogenia	Elemento de cortejo (Abreviación)
1	Abrazo precopulatorio (Ap)
2	Barridos
3	Burbujas
4	Círculos laterales (Cl)
5	Danza en forma de 8 (D8)
6	Danza en círculos (Dc)
7	Danza en forma de X (Dx)
8	Nuzzling
9	Errático
10	Fast long-distance body waving (FALBW)
11	Fin display (Fd)
12	Fin folding Z (FfZ)
13	Fin folding G (FfG)
14	Fin waving (Fw)
15	Fin waving a distancia (Fwd)
16	Fin waving a distancia con desplazamiento (Fwdd)
17	Nado sincronizado (Ns)
18	Ondulaciones
19	Overtaking (O)
20	Tailing
21	X laterales (Xl)

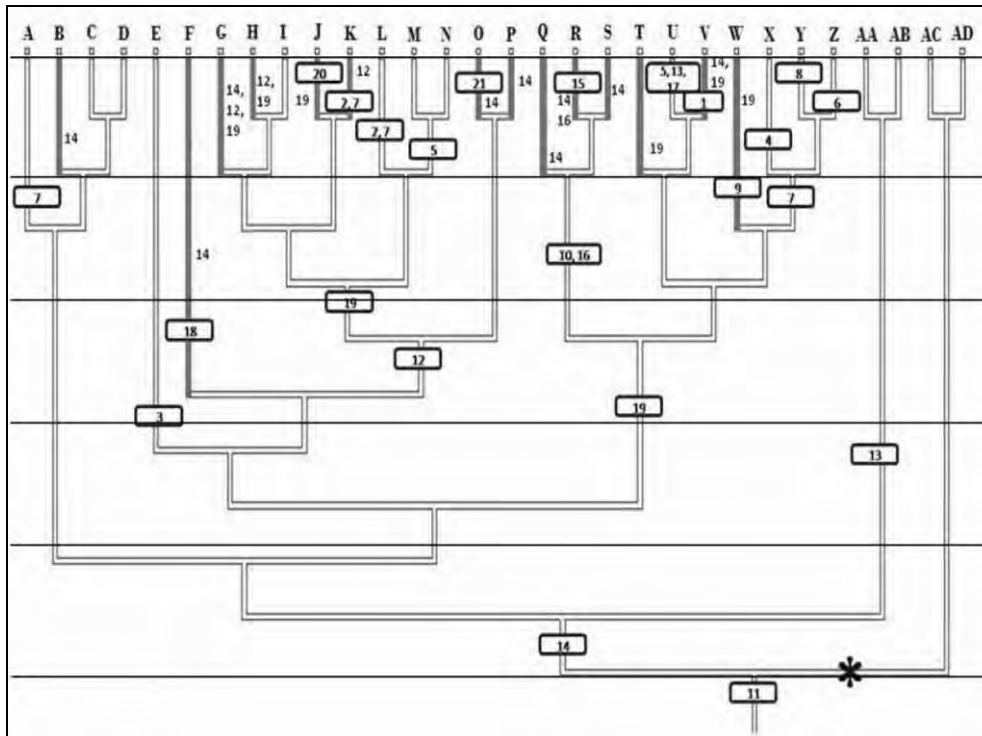


Figura 21. Historia evolutiva de las apariciones y pérdidas de elementos de cortejo (los números corresponden a los elementos de cortejo de la Tabla 2). Los números en recuadros son las apariciones, mientras que los que se encuentran al lado de una rama oscura son las pérdidas. Las seis líneas horizontales dividen la filogenia en cinco periodos de igual duración (3,360,000 años). Las especies son: A: *Allodontichthys tamazulae*; B: *Xenotaenia resolanae*; C: *Ilyodon furcidens*; D: *Ilyodon whitei*; E: *Ataenobius toweri*; F: *Goodea atripinnis*; G: *Allophorus robustus*; H: *Chapalichthys encaustus*; I: *Chapalichthys pardalis*; J: *Ameca splendens*; K: *Xenotoca variata*; L: *Xenophorus captivus*; M: *Xenotoca eiseni*; N: *Xenotoca melanosoma*; O: *Zoogoneticus quitzeoensis*; P: *Zoogoneticus tequila*; Q: *Allotoca maculata*; R: *Allotoca diazi*; S: *Allotoca duguesi*; T: *Hubbsina turneri*; U: *Girardinichthys multiradiatus*; V: *Girardinichthys viviparus*; W: *Skiffia bilineata*; X: *Skiffia lermæ*; Y: *Skiffia francesae*; Z: *Skiffia multipunctata*; AA: *Characodon audax*; AB: *Characodon lateralis*; AC: *Crenichthys baileyi*; AD: *Empetrichthys latos*. *Basado en una especie del grupo externo (*Crenichthys baileyi*).

En total encontré 21 conductas que los machos de Goodeinos utilizan durante el cortejo. Las especies ejecutan un promedio de 3.43 elementos distintos y las especies hermanas comparten un promedio de 2.66 conductas. En 14 casos la aparición de una nueva conducta ocurre en nodos que separan especies hermanas, en 7 casos en nodos que separan géneros hermanos y en 6 casos en nodos que separan linajes mayores. La conducta denominada **Círculos laterales** surge como una elaboración sucesiva de la conducta **Errático** a manera de ritualización (proceso evolutivo por el cual la función de un patrón conductual cambia, convirtiéndose en una señal nueva con un nuevo contexto; Grier, 1984; Wilson, 2000).

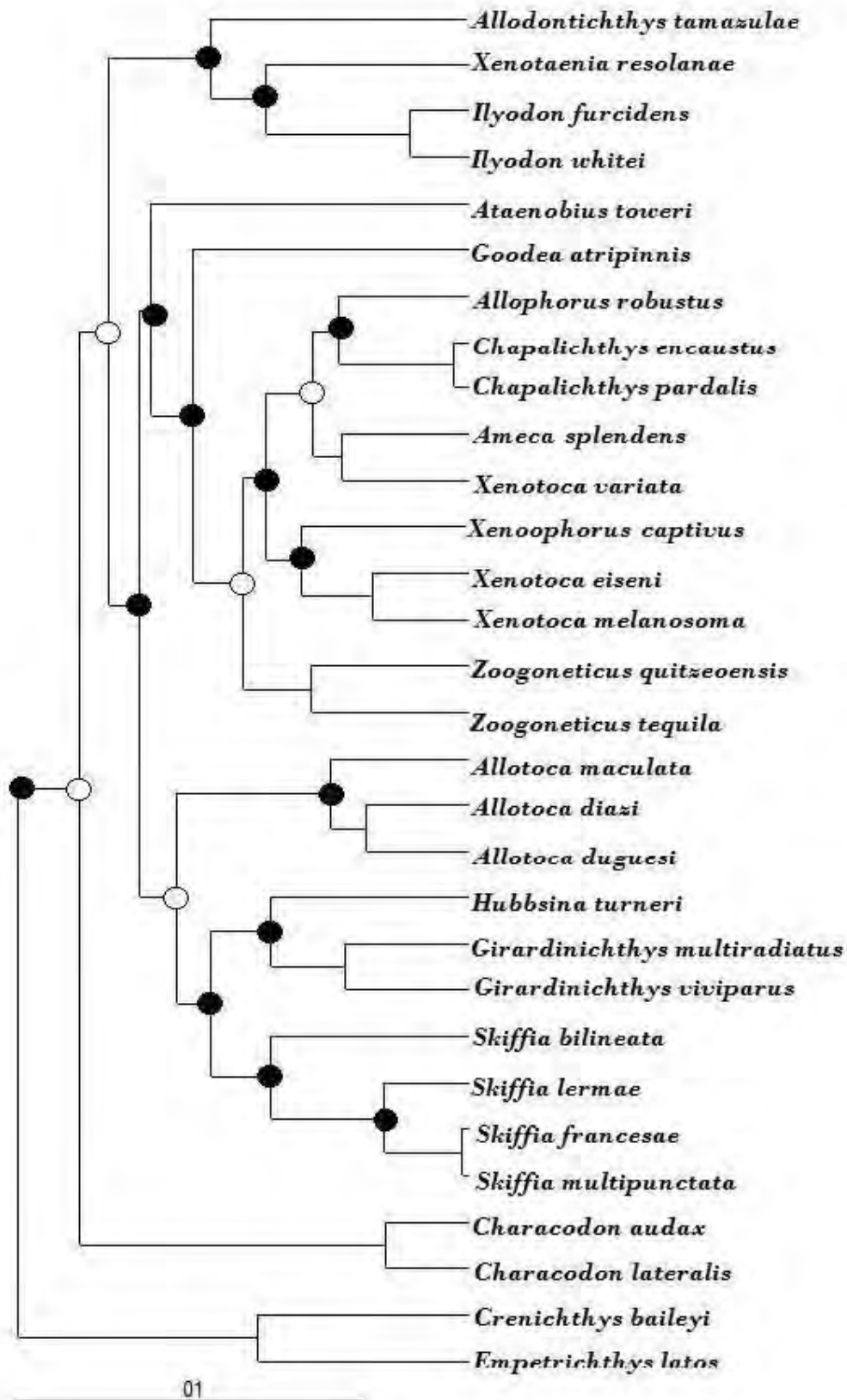


Figura 2. Filogenia. Puntos negros apoyan la hipótesis, puntos blancos la rechazan. Los puntos negros son aquellos nodos en los cuales, de sus dos nodos derivados, el que obtuvo el valor de C_p más alto también tuvo la mayor tasa de especiación (por lo que se cumple la predicción); mientras que los puntos blancos indican que la mayor tasa de especiación ocurrió en el nodo derivado con el menor valor de C_p .

La proporción de nodos a favor de la hipótesis entre el número total de nodos, fue mayor cuando la importancia relativa del cortejo (P_1) fue de 1/3 de la importancia relativa dada al número total de cambios de estado ($P_1=0.25$, $P_2=0.75$; **Figuras 2 y 3**), y fue mínima cuando $P_1=1$ (*i.e.* cuando se excluyó del análisis el número total de elementos de cortejo; **Figura 3**). Ello indica que ni el número total de elementos de cortejo, ni la ocurrencia de cambios (apariciones y deleciones) de alguno de ellos, explican *per-se* la tasa de especiación en nuestra reconstrucción filogenética, mientras que casi cualquier combinación de ambas variables sesga la proporción de nodos a favor de la hipótesis (el número de nodos a favor siempre fue mayor que el de nodos en contra), aunque el sesgo no alcanza significancia en ningún caso (ver **Tabla 3** y **Figura 3**). Cuando $P_1=0.25$, $\chi^2=4.263$, g.l. = 1, $p=0.04$, $\alpha=0.01$.

Tabla 3. Valores de P_1 y los valores de p obtenidos para cada uno de ellos.

Valor de P_1	p ($\alpha=0.01$)
0	0.108
0.25	0.04
0.5	0.108
0.75	0.108
1	0.483

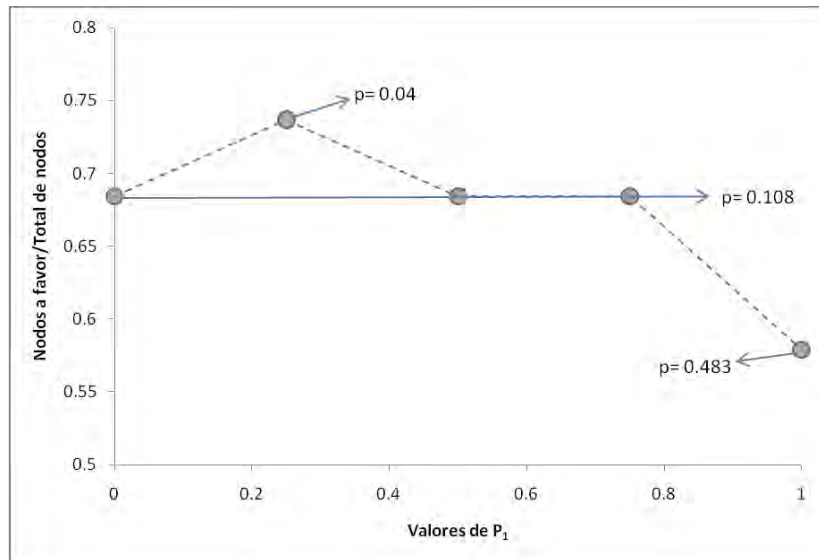


Figura 3. Gráfico de valores de P_1 . En el Eje X se encuentran los distintos valores de P_1 que se probaron (0, 0.25, 0.5, 0.75 y 1), los cuales están representados por círculos. Los números del eje Y representan el resultado de la división del número de nodos a favor de la hipótesis entre el total de nodos.

Encontré una relación muy estrecha y significativa ($p=0.0032$) entre el número de cambios de estado (aparición/pérdida de elementos de cortejo) y la aparición de linajes dentro de los periodos de poco más de tres millones y medio de años (**Figura 4**). En otras palabras, hay una fuerte asociación entre los cambios en el cortejo y la formación de especies.

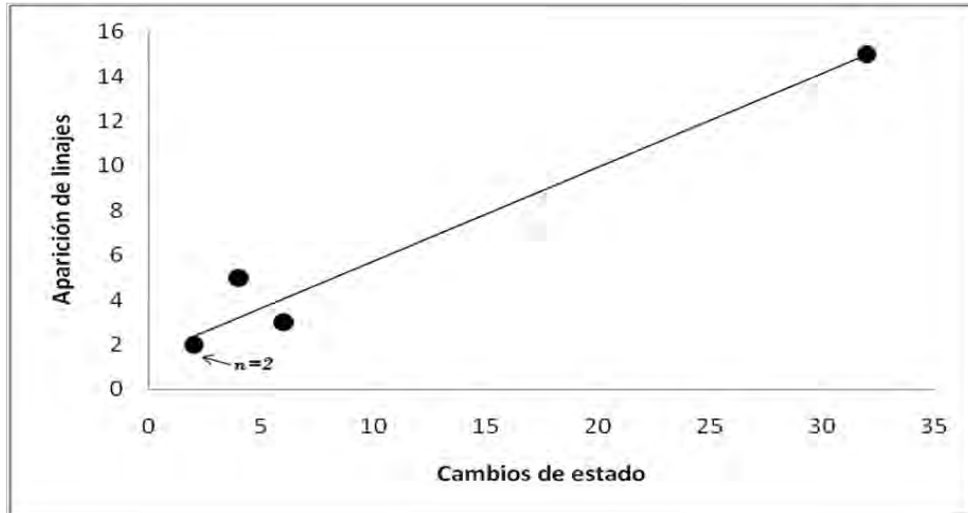


Figura 4. Relación entre los cambios de estado y la aparición de linajes en la filogenia. Los puntos representan los valores de cambios de estado y de aparición de linajes para cada uno de los periodos (segmentos) indicados en la Figura 1. $R^2 = 0.96$, $F_{(1,3)} = 76.37$, $p = 0.0032$.

Distribución de discordancias entre pares

En la **Figura 5** se muestran los resultados del análisis de Mismatch distribution o distribución de discordancias entre pares, que se elaboró para determinar si las diferencias en caracteres conductuales compartidos se distribuyen al azar, o si su distribución sugiere asociaciones de éstos caracteres en diferentes clados.

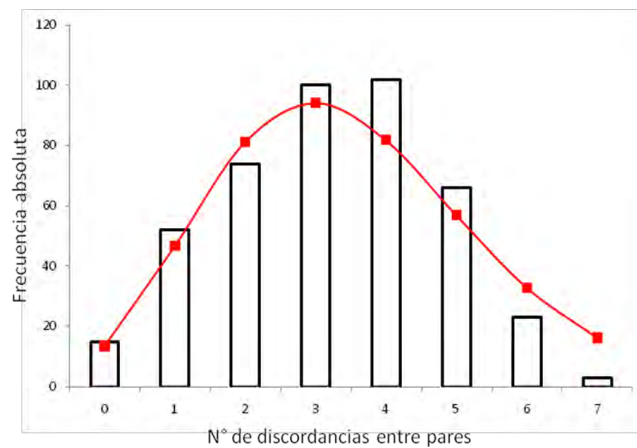


Figura 5. Distribución de discordancias entre pares (con $\alpha = 0.05$, $p = 0.423$ y 1000 iteraciones). La línea son los valores esperados por el modelo de Poisson y las barras son los valores observados.

Como es posible observar en la **Figura 5**, los resultados obtenidos son iguales a los esperados, por lo que las diferencias en los elementos de cortejo se encuentran distribuidas al azar.

Discusión

Análisis de resultados

El presente estudio representa la primera descripción de cortejo de algunas especies, así como la revisión de todas las descripciones previas que se han hecho para distintas especies de la subfamilia. El resultado es una descripción y cuantificación de los elementos de cortejo detallada.

Los resultados son de naturaleza diversa. La modificación gradual del peso otorgado al número de cambios de estado (apariciones o desapariciones) con respecto al número total de elementos de cortejo, sugiere que al menos una combinación de valores (0.25:0.75, ó 1:3) produce un sesgo sustancial a favor de la hipótesis de trabajo, mientras que la mayoría de las combinaciones de ambas variables producen sesgos menores en la misma dirección, aunque nunca significativos (tras aplicar una corrección de Bonferroni).

Estos resultados indican que en términos de especiación, la complejidad del cortejo por sí misma no tiene tanto peso, como la combinación de la complejidad con pérdidas de elementos de cortejo y surgimiento de innovaciones en el mismo. Esto se puede deducir a partir del número de nodos a favor cuando P_1 tomó el valor de 1 (cuando el número de elementos es considerado y el número de cambios de estado es ignorado), ya fue donde obtuve el valor de p más alto. Por lo tanto, la interacción de ambos factores (complejidad y cambios de estado) está bajo presiones de selección que podrían causar divergencias, lo cual no ocurre cuando se analizan por separado.

Podemos inferir que cualquier efecto de la complejidad del cortejo en la tasa de especiación es resultado tanto de la historia evolutiva del cortejo (ganancias y pérdidas de elementos), como de la complejidad medida solamente a partir del número de pautas conductuales y es posible que, aunque actúen de forma conjunta, los cambios de estado tengan un peso mayor que la complejidad inferida del cortejo.

Considerando que la aparición o desaparición de elementos de cortejo en una población o grupo de poblaciones puede constituir una barrera reproductiva instantánea (independientemente de la complejidad del cortejo), evalué la asociación entre ésta variable (cambios de estado) y la aparición de linajes en cinco periodos equivalentes a lo largo de la historia de la Subfamilia. Encontré una relación alta, positiva y significativa (**Figura 4**) entre ambas variables. Esto sugiere que la ocurrencia de cambios en el cortejo se asocia con la aparición de nuevos linajes (i.e. con especiación). Este resultado apoya la hipótesis planteada en el presente trabajo y justifica la idea de evaluar el efecto del cortejo -atributo particularmente importante en el proceso de formación de pareja- como proxy de la intensidad de selección sexual. Este resultado sugiere que la selección sexual está implicada en la especiación en la Subfamilia Goodeinae.

La distribución de discordancias entre pares, por otro lado, mostró que la distribución de frecuencias de las diferencias en elementos de cortejo entre pares de especies es indistinguible de la esperada por azar. Ello indica que existe la misma probabilidad de que aparezcan nuevas conductas en cualquier clado. Este resultado no

se relaciona directamente con la hipótesis planteada, pero sí con uno de los supuestos implícitos en la elección del objeto de estudio. Yo evalué el efecto de la selección sexual en la especiación en todos los linajes de la subfamilia Goodeinae, lo que supone que los procesos de selección sexual y de especiación son comunes a todos ellos, y utilicé como sucedáneo de intensidad de selección sexual la conducta de cortejo, de nuevo suponiendo que el papel de ésta variable en la elección de pareja es comparable en toda la Subfamilia, lo mismo que su efecto en la cladogénesis. Por ello, la distribución indistinguible del azar, de las diferencias en cortejo entre pares constituye una prueba de la validez de nuestros supuestos.

En cuanto a la distribución geográfica de las especies, se puede mencionar que de los tres pares de especies hermanas que son simpátricas, sólo dos tienen un cortejo distinto, el par restante (*Xenotoca eiseni* y *Xenotoca melanosoma*) no varía en el cortejo, pero sí en el color. Fitzsimons (1974) encontró evidencia de que estas especies no hibridizan en la naturaleza ni en el laboratorio (los híbridos únicamente surgieron en cruces forzadas o sin elección de pareja). Él infirió que el cortejo juega un papel primordial como barrera al flujo génico, pero nuestros resultados sugieren que no es el caso, pues el cortejo de *X. eiseni* y *X. melanosoma* es igual, por lo que no puede funcionar como barrera. De tal forma que además del cortejo operan otro tipo de señales en el reconocimiento, como el color, que sí difiere entre estas especies. Las especies hermanas restantes no son simpátricas y el cortejo entre ellas es distinto, a excepción de la pareja del género *Ilyodon*, donde el cortejo es igual.

Mis resultados sugieren que la complejidad del cortejo (el número de elementos) se relaciona con el surgimiento de nuevas especies. La relación entre la aparición o desaparición de elementos de cortejo y la aparición de linajes (**Figura 4**), hace evidente que nuestra hipótesis inicial era un tanto ingenua: no es la complejidad del cortejo *per se* lo que se relaciona con la cladogénesis, sino los cambios en el cortejo –que constituyen al menos potencialmente barreras instantáneas a la reproducción. El argumento entonces sería que la selección sexual, medida como la aparición de diferencias en el cortejo entre clados, conduce a especiación si en efecto esas diferencias tienen impacto en elección de pareja. El conocimiento que se tiene a la fecha sobre el papel del cortejo en algunas especies de goodeinos (e.g. Gonzalez-Zuarth y Macías García, 2006; González-Zuarth *et al.*, 2010; Macías García y Valero, 2010) sugiere que ese es el caso. Desde luego esto no descarta otras fuerzas que también afectan la especiación, como eventos vicariantes ocasionados por fenómenos geológicos o ecológicos que provoquen cladogénesis y que poco tienen que ver con el cortejo o con la preferencia de las hembras. De cualquier forma parece claro que la elección de pareja basada en el cortejo masculino refuerza la separación entre clados.

Se han llevado a cabo distintas investigaciones que proporcionen evidencia de la relación entre selección sexual y especiación. Hasta el momento dicha evidencia es complicada y poco contundente. Además, parece que la selección sexual es más fuerte cuando actúa de la mano de la selección natural que cuando lo hace por sí misma (Ritchie, 2007). El reto para estudios empíricos futuros es poder distinguir aquellos casos en los que la selección sexual es la causa directa del aislamiento reproductivo y los casos en los que actúa como fuerza secundaria; aunque como afirma Ritchie (2007) es poco probable que la selección sexual actúe sola.

Limitantes

Las siguientes limitantes, lejos de demeritar el trabajo, deben ser consideradas para trabajos a futuro que utilicen aproximaciones semejantes.

A pesar de que el número de parejas observadas fue un tanto limitado, mi estudio permitió aumentar la cantidad y/o calidad de las descripciones previas. Al aumentar la duración de las observaciones pudimos eludir algunas variables que pudieran afectar las observaciones de cortejo, como: la variación individual, la hora, la condición de la hembra (si era receptiva o no) y la condición de la pecera o cuerpo de agua donde fueron observados los peces. Además, de que dichas variables se controlaron casi en su totalidad (ver Métodos).

Una limitante diferente del estudio fue la ausencia de algunas especies de Goodeinos. Esto pudo tener dos tipos de consecuencias: 1) reducir el número de nodos (y por lo tanto el poder de nuestro análisis para detectar diferencias), y 2) sesgar la muestra. A pesar de esto, el número de especies observadas fue alto, pues se trató de abarcar el mayor número posible (28 de 34). Aunado a esto, el uso de un árbol ultramétrico le da soporte al análisis, pues a pesar de que algunas especies fueron removidas, dichos cambios se vieron reflejados en la longitud las ramas (tiempo de divergencia).

Otra limitante de la presente investigación reside en los métodos, pues a pesar de que el método comparativo ha sido ampliamente usado para encontrar la relación entre la selección sexual y la especiación (son 64 publicaciones las que emplean este método; Kraaijeveld *et al.*, 2010), la reconstrucción de valores ancestrales requiere cierta precaución, pues existe una incertidumbre de estos valores en los nodos más profundos (Ritchie *et al.*, 2005). Esto se debe a que las especies extintas no están incluidas en el estimado de la tasa de especiación, lo que hace el efecto de la selección sexual más difícil de detectar (Kraaijeveld *et al.*, 2010).

Relación entre dimorfismo y cortejo

Una forma de evidenciar el papel de la selección sexual en la especiación es por medio de una medida aún más completa que el cortejo, dicha medida podría ser obtenida al considerar varios caracteres sexuales secundarios (cortejo, dimorfismo en color y dimorfismo en tamaño de aletas), ya que cada uno de ellos podría funcionar como indicador de intensidad de selección sexual. El incluir varios caracteres seleccionados sexualmente podría resultar más informativo que la cuantificación de uno sólo porque: en primer lugar, puede representar un indicador de la intensidad de selección sexual más preciso bajo la hipótesis de mensaje múltiple propuesta por Møller y Pomiankowski (1993), quienes explican que cada ornamento es indicador de diferentes cualidades fenotípicas, por lo que la presencia de varios ornamentos sugiere que son también diversas las características fenotípicas que están sujetas a selección sexual. Y en segundo lugar porque dichos caracteres pudieran estar relacionados. En este contexto, Ritchie y colaboradores (2005) sugieren que existe una relación entre el dimorfismo de las aletas y la complejidad del cortejo en la Subfamilia.

Para corroborar lo propuesto por Ritchie y colaboradores (2005), calculé la relación entre dimorfismo y complejidad del cortejo. Los datos de dimorfismo fueron tomados de Ritchie *et al.* (2005), mientras que los datos de cortejo fueron obtenidos de

estudio presente. El objetivo fue determinar si existe una asociación entre ambas, y además conocer si tal asociación es proporcional (lineal). Encontré que existe una relación entre estos caracteres (**Figura 6**), por lo que ambos podrían usarse en un análisis nuevo, añadiendo por supuesto el color, que también es una forma de dimorfismo en estos peces. A pesar de que sí existe una relación lineal, ésta no es tan estrecha, lo cual es conveniente para estudios futuros, pues en este grado de relación cada caracter puede dar información distinta, por ejemplo, donde el cortejo no sea relevante, el dimorfismo puede serlo, o viceversa. Si esta relación fuera muy estrecha, no proporcionaría ninguna información, por lo que no importaría el proxy de selección sexual a utilizar.

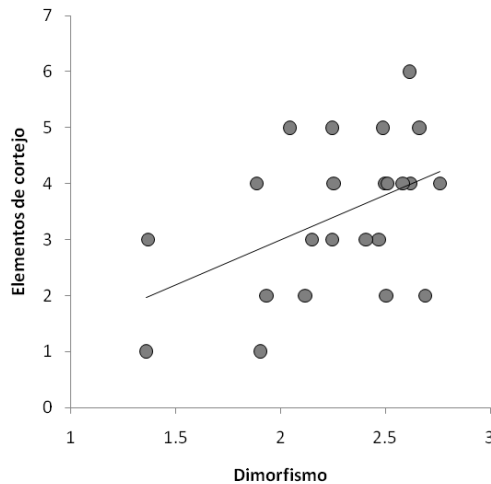


Figura 6. Regresión entre dimorfismo en tamaño de aletas y número de elementos de cortejo ($r = 0.465$, $R^2 = 0.2165$, $p = 0.025$).

En su reciente publicación, Kraaijeveld y colaboradores (2010) sugieren que para trabajos comparativos futuros, donde se busque evaluar la relación entre selección sexual y especiación, se incluyan tanto medidas de selección sexual como medidas de selección natural, ya que ambas fuerzas actúan tanto en el origen como en el mantenimiento de las especies. Incluir las en un mismo análisis podría ayudar a detectar y entender mejor la interacción entre éstas. Resultaría entonces interesante que, además de utilizar como medida de intensidad de la selección sexual una variable que agrupe varios caracteres sexuales secundarios, incorporar al análisis caracteres no asociados a la reproducción.

Conclusiones

Cuando modificamos la medida de selección sexual incorporando el número, la novedad y la pérdida de pautas de cortejo, los resultados obtenidos apoyan la idea de que la selección sexual promueve la especiación. Queda claro por tanto que la elección del proxy de selección sexual que se utilice determina en buena medida el resultado, y debe considerarse una decisión crucial en futuras investigaciones.

Descubrimos que más que el número de elementos de cortejo (complejidad inferida), es el contenido de éste (cambios de estado) lo que potencia la especiación. Por esta razón, el presente estudio es también un ejemplo sobre la importancia de la

exploración de los datos, pues gracias a dicha exploración fue posible descubrir qué característica del cortejo es la que juega un papel central en la divergencia.

Este trabajo describe un escenario sobre la evolución del cortejo, y sugiere que éste se relaciona con el origen de nuevas especies lo que apoya la hipótesis de especiación por selección sexual. Al mismo tiempo es un estudio novedoso porque utiliza una variable subrogada que no se había usado en este tipo de estudios (Kraaijeveld *et al.*, 2010), lo cual puede deberse a la complejidad de la descripción y cuantificación de la conducta, o también al taxón empleado, ya que hay organismos en los que la observación del cortejo es más accesible que en otros.

Nuestros resultados, además de su contenido y novedad, apoyan la idea de que la selección sexual está involucrada en los procesos de formación y mantenimiento de nuevas especies.

En conclusión, el cortejo es un carácter que además de estar bajo selección sexual (Macías García y Saborío, 2004), también coevoluciona con la morfología del individuo y con las características del medio donde habitan. Así, el cortejo puede ser considerado como un carácter de importancia taxonómica, una adaptación que fluctúa entre la preferencia femenina y la supervivencia, representando un equilibrio dinámico entre la selección natural y la sexual.

A manera de reflexión: Los goodeinos se encuentran actualmente frente a una gran cantidad de cambios antropogénicos, sufren la pérdida y fragmentación de su hábitat, así como la introducción de especies exóticas que afectan la supervivencia y reproducción de estos peces. Todos estos “nuevos” retos ambientales han provocado y provocarán extinciones, pero también nuevas adaptaciones, cambios en el cortejo de las especies e incluso nuevos procesos de especiación. Todos estos fenómenos proveerán nuevo material para investigaciones futuras.

Referencias

- Anderson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Ávila, E. 2002. *Ornamentos y cortejo como señales que indican calidad fenotípica en la especie Xenoophorus captivus*. Tesis profesional. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. 34 pp.
- Charreire, M. 2006. *La selección sexual como causa de extinción en Zoogoneticus tequila*. Tesis profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 69 pp.
- Coyne, J. Allen Orr, H. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates. E.U.A. 472 pp.
- Daly, M., Wilson, M. 1978. *Sex, evolution and behavior*. Duxbury Press. E.U.A. pp 77.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. W. W. Norton & Company. E.U.A. pp 438-766.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Princeton University Press. E.U.A. pp 253-320.
- Díaz-Pardo, E., Ortiz-Jiménez, D. 1986. Reproducción y ontogenia de *Girardinichthys viviparus* (Pisces:Goodeidae). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. 30:45-66.
- Drummond, H. 1984. *The nature and description of behavior patterns*; en: Bateson, P., Klopfer, P. *Perspectives in Ethology*. Plenum Press. pp. 1-33.
- Excoffier, L. G. Laval, and S. Schneider (2005) Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*. 1:47-50.
- Fisher, R. A. 1858. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover Publications, New York.
- Fitzsimons, J.M. 1972. A revision of two genera of goodeids fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican plateau. *Copeia*. (1972) 4:728-756
- Fitzsimons, J.M. 1974. Morphological and behavioral intermediacy in hybrids of two species of Goodeid fishes (Cyprinodontiformes: Osteichthys) from México. *Copeia*. (1974) 4:848-855.

- González-Zuarth, C., Macías Garcia, C. 2006. Phenotypic differentiation and pre-mating isolation between allopatric populations of *Girardinichthys multiradiatus*. *Proceedings of the Royal Society B*. 273:301-307.
- González Zuarth, C., Vallarino, A., Macías Garcia, C. Submitted for publication. Female responsiveness to male courtship underlies the evolution of dialects in allopatric populations of the Amarillo fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Journal of Evolutionary Ecology*. doi: 10.1007/s10682-010-9449-3
- Gould, J., Grant, C. 1997. *Sexual selection. Mate choice and courtship in nature*. Scientific American Library. E.U.A. pp 3, 4, 81, 93, 183, 192-195.
- Grier, J. 1984. *Biology of animal behavior*. Times Mirror/Mosby College Publishing. E.U.A. pp. 140-141.
- Kingston, D. 1979. *Behavioral and morphological studies of the Goodeid genus Ilyodon, and comparative behavior of fishes of the Family Goodeidae*. Tesis doctoral. University of Michigan. E.U.A. pp. 24-50.
- Kopec, J. 1949. Ecology, Breeding Habits and Young Stages of *Crenichthys baileyi*, a Cyprinodont Fish of Nevada. *Copeia*. (1949) 1:56-61.
- Kraaijeveld, K., Kraaijeveld-Smit, F., Maan, M. 2010. Sexual selection and speciation: the comparative evidence revised. *Biological Reviews*. doi: 10.1111/j.1469-185X.2010.00150.x
- Macías Garcia, C. 1991. *Sexual behaviours and trade-offs in the viviparous fish Girardinichthys multiradiatus*. Tesis doctoral. University of East Anglia. Reino Unido.
- Macías Garcia, C. Una panorámica sobre selección sexual; en: Nuñez-Farfán, J., Cordero, C. Ed. 1993. *Tópicos de biología evolutiva. Diversidad y adaptación*. Centro de Ecología, UNAM. México.
- Macías Garcia, C. Conducta, conflicto sexual y especiación. En: Martínez-Gómez, M., Velázquez-Moctezuma J. Ed. 1998. *Bases neurobiológicas y ecológicas de la conducta*. UAT, UAM, UV, UNAM. México. pp. 45-62
- Macías Garcia, C., Saborío, E., Berea, C. 1998. Does malebiased predation lead to male scarcity in viviparous fish? *Journal of Fish Biology*. 53: 104-117.
- Macías Garcia, C., Saborío, E. 2004. Sperm competition viviparous fish. *Environmental Biology of Fishes*. 70: 211–217.
- Macías Garcia, C., Ramírez, E. 2005. Evidence that sensory traps can evolve into honest signals. *Nature*. 434:501-504.

- Macías García, C., Valero, A. Sexual conflict and sexual selection in the Goodeidae, a family of viviparous fish with effective female mate choice. En: Macedo, R. H. Ed. 2010. *Advances in the study of behaviour*. Vol. 42. Academic Press. 54 pp.
- Martin, P., Bateson, P. 1993. *Measuring behaviour*. Cambridge University Press. 2° ed. UK. 222 pp.
- Martín-Vivaldi, M. Cabrero, J. Capítulo 13: Selección sexual. En: Soler, M. Ed. 2002. *Evolución. La base de la Biología*. Proyecto Sur de Ediciones, S.L. España. pp. 236-259.
- Mayr, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. Columbia Univ. Press, New York. 344 pp.
- Møller, A.P. Pomiankowski, A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32:167-176
- Moyaho, A. 2002. *The role of sexual selection in phenotypic variation within and amongst Goodeid species*. Tesis doctoral. Instituto de Ecología. UNAM. México. 112 pp.
- Nelson, G. G. 1975. Anatomy of the male urogenital organs of *Goodea atripinnis* and *Characodon lateralis* (Atheriniformes: Cyprinodontoidei) and *G. atripinnis* courtship. *Copeia*. (1975) 3:475-482.
- Panhuis, T.M., Butlin, R., Zuk, M., Tregenza, T. 2001. Sexual selection and speciation. *TRENDS in Ecology & Evolution*. 16:364-370.
- Parker, G. A, Partridge, L. 1998. Sexual conflict and speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 353:261-274.
- Partridge, L., Parker, G. A. *Sexual conflict and speciation*. En: Magurran, A., May, R. Ed. 1999. *Evolution of biological diversity*. Oxford University Press. EUA. pp. 131-146.
- Paterson, H.E.H. *The recognition concept of species*. En: Vrba, E.S. Ed. 1985. *Species and Speciation*. Transvaal Museum Monograph N°4. Pretoria, Sudáfrica. pp. 136-157.
- Ramírez, E. 2003. *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. 95 pp.
- Ritchie, M.G., Webb, S.A., Graves, J.A., Magurran, A.E., Macias García, C. 2005. Patterns of speciation in endemic Mexican Goodeid fish: sexual conflict or early radiation? *Journal of Evolutionary Biology*. 18:922-929.

- Ritchie, M.G. 2007. Sexual selection and speciation. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 38:79-102.
- Saborío, E. 2002. *Diferencias en la sustitución espermática en dos especies del género Girardinichthys (Familia: Goodeidae)*. Tesis professional. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 69 pp.
- Schluter, D., Price, T., Mooers, A. Ø. y Ludwig, D. 1997. Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution*. 51: 1699-1711.
- Swofford, DL. 1999. *PAUP 4.0: Phylogenetic Analysis Using Parsimony*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Tinbergen, N. 1951. *The study of instinct*. Oxford University Press. 228 pp.
- Webb, S.A., Graves, J.A., Macias-Garcia, C., Magurran A. E., Ó Foighil, D. and Ritchie, M.G. 2004. Molecular phylogeny of the livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 30: 527-544.
- West-Eberhard, M.J. 1983. Sexual selection, social competition, and speciation. *The Quarterly Review of Biology*. 58(2):155-183.
- Wilson, E. 2000. *Sociobiology. The new synthesis*. The Belknap Press of Harvard University Press. EUA. pp. 224.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*. 53:205-214.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*. 67:603-605.