



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Análisis del efecto de la experiencia social temprana sobre la expresión
adulta del cortejo en machos de dos poblaciones del pez *Girardinichthys*
multiradiatus

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

ORNELA DE GASPERIN QUINTERO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. CONSTANTINO DE JESÚS MACÍAS
GARCIA

2011





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.

Hoja de Datos del Jurado

1. Datos del alumno

De Gasperin

Quintero

Ornela

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

407009958

2. Datos del tutor

Dr

Constantino de Jesús

Macías

García

3. Datos del sinodal 1

Dr

Carlos

Cordero

Macedo

4. Datos del sinodal 2

Dr

José Jaime

Zúñiga

Vega

5. Datos del sinodal 3

Dra

Mónica

Garduño

Paz

6. Datos del sinodal 4

M en C

Elvia María

Ramírez

Carrillo

7. Datos del trabajo escrito

Análisis del efecto de la experiencia social temprana sobre la expresión adulta del cortejo en machos de dos poblaciones del pez *Girardinichthys multiradiatus*

95pp

2011

Agradecimientos

A Constantino Macías García, por la guía, apoyo y paciencia que me brindó durante el desarrollo de esta tesis.

A mis papás, Lisbeth Quintero Márquez y Roberto De Gasperin Sampieri, por todo el apoyo: desde económico hasta moral.

A mis tíos Ariel Quintero y Dora Moreno por todo su apoyo.

A Roxana Torres, ya que su asesoría durante el desarrollo del miniproyecto “¿Es el parche azul una señal social en la lagartija del mezquite, *Sceloporus grammicus microlepidotus?*” hizo que realizar una tesis me resultara mucho más fácil.

A mis sinodales, por todos sus comentarios.

A Marcela Méndez Janovitz, por registrar la conducta de mis peces.

Al Pablo Gesundheit Montero, y Jonás Aguirre Liguori por la ayuda en la captura de peces.

A Santiago Herce Castañón por la ayuda en la captura de peces, alimentación de peces, comentarios en la tesis, y ayuda en las gráficas.

A Édgar Ávila Luna, por el apoyo que me brindó durante el desarrollo de la tesis, desde la construcción de peceras hasta la captura y alimentación de peces.

A los miembros del laboratorio de conducta animal que trabajan con peces, principalmente a Yolitzi Saldívar Lemus, por la ayuda en la alimentación de los peces.

A todos los miembros del laboratorio de conducta animal, principalmente a René Beamonte por las asesorías estadísticas.

A mis amigos de la carrera, principalmente a Andrés Ojeda Laguna, Nora Villamil Buenrostro, Jonás Aguirre Liguori y a Víctor Manuel Saenger Amore por hacer de esta etapa una de las más felices de mi vida.

A Santiago Herce Castañón.

ÍNDICE

1. RESUMEN	7
2. INTRODUCCIÓN	9
2.1 Selección sexual.....	9
2.2 Selección sexual y especiación.....	11
2.3 Cortejo.....	15
2.4 Desarrollo de la conducta.....	16
2.5 Aprendizaje.....	18
2.6 Variación geográfica en la conducta y plasticidad fenotípica.....	22
2.7 Plasticidad fenotípica y evolución.....	24
3. JUSTIFICACIÓN	27
4. ESPECIE DE ESTUDIO	31
5. OBJETIVO	34
5.1 Objetivo general.....	34
5.2 Objetivos particulares.....	34
6. HIPÓTESIS	35
7. PREDICCIONES	35
8. MÉTODOS	36
8.1 Captura de hembras.....	36
8.2 Mantenimiento de críos.....	37
8.3 Mantenimiento de juveniles.....	37
8.4 Primer registro.....	40
8.5 Segundo registro de conducta.....	47
8.6 Análisis estadístico.....	48
9. RESULTADOS	53
9.1 Análisis discriminante.....	53
9.2 Análisis de componentes principales.....	53
9.3 Cortejo dinámico.....	57
9.4 Cortejo estático.....	58
9.5 Comparación entre los grupos controles de este estudio y los resultados de González Zuarth et al. (2010).....	59
9.6 Fertilidad intra e interpoblacional.....	62

10. DISCUSIÓN	64
10.1 ¿La experiencia social temprana influye sobre el cortejo de los machos.....	64
10.2 ¿La experiencia social temprana afecta igual el cortejo de los machos de ambas poblaciones?.....	65
10.3 ¿La experiencia social temprana afecta igual las distintas conductas de cortejo?.....	67
10.4 ¿Crecer en cautiverio afecta el cortejo de los machos?.....	67
10.5 ¿Las hembras pueden embarazarse de machos alopátricos con la misma frecuencia que con machos simpátricos al crecer con ellos?.....	70
11. FUTURAS DIRECCIONES	73
11.1 Híbridos.....	73
11.2 Cortejo de machos.....	73
11.3 Elección femenina de pareja.....	74
12. CONCLUSIONES	77
13. REFERENCIAS	79
14. APÉNDICES	88
14.1 Orden en que se registró a los machos.....	88
14.2 Comparación entre primer y segundo registro.....	89
14.2 Resultados del primer registro de conducta.....	93

1. RESUMEN

La selección sexual explica la presencia de características conspicuas en algunos organismos, que les proporcionan ventajas al competir por parejas. Un ejemplo de éstas es el cortejo, que determina la aceptación de la cópula por parte de la pareja potencial, y por tanto contribuye al sistema de reconocimiento específico de pareja. Como todo atributo fenotípico, el desarrollo de la conducta depende tanto del genotipo del individuo como del ambiente en el que se encuentre. En este proyecto evaluamos la influencia del origen de las parejas potenciales durante la ontogenia sobre la expresión adulta de los distintos patrones de cortejo de machos de dos poblaciones alopátricas del pez *Girardinichthys multiradiatus*. *Girardinichthys multiradiatus* es un pez vivíparo de la familia Goodeidae, con dimorfismo sexual morfológico y conductual. Se distribuye de manera fragmentada en el centro de México y sus poblaciones han divergido morfológica y conductualmente. Las hembras muestran preferencias por machos locales, y cuando los machos cortejan a hembras de otras poblaciones modifican su cortejo de forma impredecible. Permitimos a machos juveniles de ambas poblaciones crecer en compañía de hembras de su población o de la otra población. Evaluamos su cortejo con hembras de una tercera población en dos registros distintos: a los seis y a los ocho meses de edad. En ambas poblaciones encontramos diferencias significativas entre tratamientos en algunas de las conductas que conforman el cortejo en esta especie, lo que sugiere que la experiencia social temprana es un factor que influye sobre la conducta adulta de cortejo. También encontramos que la modificación de la conducta fue asimétrica; los machos de una población lograron cambiar más su cortejo al crecer con hembras de otra población que los machos de la segunda población. Encontramos que las hembras que crecen con machos de distinta población son más propensas a embarazarse de estos machos que las hembras que han crecido con machos de su población y que subsecuentemente se encuentran con machos de otras poblaciones. Esto podría deberse a un proceso de aprendizaje en las hembras y/o a que los machos, al crecer con estas hembras, logran ajustar suficientemente

bien su cortejo. Por último, encontramos diferencias entre peces que crecieron en campo y en cautiverio, y esta diferencia dependía de la población de origen, lo que sugiere que el fenotipo adulto depende de la interacción entre el genotipo y el ambiente.

2. INTRODUCCIÓN

2.1 Selección sexual

En 1859 Darwin propuso el término selección sexual para explicar ciertas características conspicuas presentes frecuentemente en los machos de algunas especies, que les proporcionan ventajas para conseguir parejas. La selección sexual surge a partir de diferencias en el éxito reproductivo como consecuencia de la competencia por parejas. Los efectos de la selección sexual dependen de la existencia de dos sexos distintos, cada uno con gametos distintivos; un sexo produciendo gametos grandes y costosos (hembras) y otros pequeños y baratos (machos, Trivers, 1972). Esta anisogamia, o diferencias en los tamaños de los gametos, subyace la evolución de diferencias sexuales en conducta y morfología. Al ser el gameto femenino más costoso las hembras pueden producir menor cantidad de gametos que los machos, por lo que estos últimos compiten entre sí para obtener acceso a los pocos gametos femeninos (Andersson, 1994). Otro aspecto muy importante en la selección sexual y que subyace las diferencias morfológicas y conductuales entre los sexos es la diferencia en las tasas reproductivas potenciales, ya que la de la hembra suele ser sustancialmente menor que la del macho, principalmente en especies con fecundación interna y/o cuidado parental (Clutton-Brock & Vincent, 1991; Sutherland & De Jong, 1991).

En las especies en las cuales opera la selección sexual frecuentemente es la hembra quien elige pareja, y los machos quienes portan características conspicuas y compiten entre ellos. Éstos pueden poseer atributos utilizados en combate, como cuernos y garras, o características que permitan a las hembras evaluarlos (Andersson, 1994). Algunos ejemplos de estas últimas son estructuras exuberantes como parches de colores, y conductas de cortejo como cantos y bailes (Zahavi, 1975, 1977; Hamilton & Zuk, 1982; Kotiaho, 2000). A este conjunto de características se les conoce como caracteres sexuales secundarios (CSS, los caracteres sexuales primarios son las gónadas y los genitales). Frecuentemente estas características son costosas de portar, puesto que no solamente vuelven a los machos más atractivos para las hembras, sino que también los hacen más conspicuos para los depredadores (Endler, 1980, 1988; Moyaho et al. 2004a),

dificultan su movilidad (Macías García et al. 1994) y/o conllevan costos fisiológicos y energéticos (Godin, 1995). En algunos grupos de organismos en donde la asimetría en inversión entre los sexos es mayor, por ejemplo, cuando existe fecundación interna u otro tipo de cuidado uniparental, la elección por parte de la hembra debe ser más cuidadosa, pues el costo de elegir un macho incompetente es alto y la competencia entre machos puede volverse más intensa (Andersson, 1994).

En muchos casos las hembras obtienen beneficios directos al aparearse con ciertos machos, como protección, acceso a un buen territorio, regalos nupciales, nidos y/o alimento (Reynolds & Gross, 1990). También pueden conseguir beneficios indirectos si los machos con los que se aparean otorgan genes de calidad a su descendencia, aumentando su supervivencia y/o reproducción (Zahavi, 1975, 1977; Kotiaho, 2000).

Existen otros escenarios en donde la hembra no obtiene beneficios del macho. Por ejemplo, el conflicto sexual surge cuando los sexos difieren en el resultado óptimo de una interacción (Parker, 1979). Los intereses reproductivos del macho y de la hembra pueden diferir, ya que ambos sexos no comparten por ascendencia reciente todos sus genes y ambos están siendo seleccionados para aumentar la reproducción con el menor costo posible (Dawkins, 1976). Por ejemplo, en especies en donde la hembra copula de manera múltiple, los machos pueden intentar disminuir la promiscuidad femenina (Trivers, 1972). Por otra parte, Holland y Rice (1998) propusieron un modelo llamado coevolución sexual antagonista, que implica una carrera armamentista entre los sexos (similar a la carrera armamentista entre predador y presa o entre parásito y huésped) en la evolución de ciertos rasgos utilizados para controlar los eventos reproductivos. Este modelo ha generado mucha controversia ya que parece implicar que la elección femenina es inexistente o al menos que es el resultado de resistencia a la manipulación, y no de preferencia por ciertos rasgos masculinos.

La explotación sensorial explica cómo pueden surgir los caracteres sexuales secundarios. Este modelo se basa en el supuesto de que características preexistentes en el sistema sensorial de las hembras predicen qué características

evolucionarán en los machos. Los machos desarrollan CSS que explotan canales sensoriales ya sesgados de forma preexistente en las hembras coespecíficas. Por ejemplo, la banda terminal amarilla (BTA) presente en la aleta caudal de machos de la familia Goodeidae evoca respuestas sexuales y alimentarias en las hembras, ya que la banda asemeja la forma, color y movimiento de una larva de un caballito del diablo. La preferencia en las hembras por machos con BTA existe inclusive en hembras de especies cuyos machos no presentan esta banda, lo que demuestra que el sesgo sensorial en las hembras se encuentra antes de que evolucione el CSS (Macías García & Ramírez, 2006). Los machos pueden obtener hembras utilizando estas características sin proporcionar necesariamente beneficios a las mismas (Ryan, 1990; Endler & Basolo, 1998), aunque hay evidencia que prueba que las hembras pueden escapar en tiempo evolutivo de esta manipulación (Macías García & Ramírez, 2006).

2.2 Selección sexual y especiación

La especiación es el proceso de formación de nuevas especies (Futuyma, 2005). Las especies nuevas se forman cuando las poblaciones quedan aisladas reproductivamente y continúan evolucionando independientemente. De acuerdo con Rice & Hostert (1993), el principal proceso de especiación es el del modelo geográfico. En este modelo, una especie queda dividida debida a alguna barrera geográfica (como un río o una montaña), la cual imposibilita el flujo génico dentro de la misma. Las poblaciones alopátricas (entre las cuales no hay flujo génico) evolucionan independientemente. La divergencia genética entre las poblaciones sucede como resultado de adaptación a las condiciones de cada ambiente o por azar (deriva génica). Entre dichas poblaciones pueden surgir aislamiento reproductivo precigótico (apareamientos concordantes positivos que reducen la producción de híbridos) y/o postcigótico (viabilidad y/o fertilidad reducida de los híbridos). Una vez que este aislamiento es completo, ha ocurrido especiación.

Cuando dos poblaciones se vuelven a encontrar en simpatria después de haber estado cierto tiempo en alopatria puede pasar una de cuatro cosas: extinción de alguna de las poblaciones, coexistencia estable con hibridización,

reforzamiento o desplazamiento de caracteres reproductivos (Butlin, 1987). En caso de que las poblaciones aún tengan un sistema de reconocimiento de parejas (MRS) suficientemente similar como para que haya entrecruzamiento y se produzcan híbridos, las diferencias entre poblaciones adquiridas durante alopatría pueden ser eliminadas mediante selección natural al encontrarse de nuevo estas poblaciones en simpatría, ya que la selección natural operará para restituir la variabilidad de los híbridos. Si los híbridos son inviables o estériles la selección favorecerá divergencia entre los sistemas de reconocimiento de parejas para reducir el desperdicio del esfuerzo reproductivo. Esto puede resultar en que las poblaciones previamente parapátricas puedan convivir en simpatría. A este proceso Butlin (1987) le llama desplazamiento de caracteres reproductivos. Por otra parte, cuando los híbridos resultan ser parcialmente estériles o inviables la selección podrá operar para reducir el flujo génico aumentando los apareamientos concordantes (*assortative mating*) dentro de las poblaciones, contribuyendo a la especiación. A este proceso Butlin (1987) le llama reforzamiento. Este proceso ha generado controversia ya que teóricamente los híbridos deberían tener una adecuación muy cercana a cero para que funcione.

Se ha propuesto que el aislamiento sexual (aislamiento precopulatorio relacionado a las preferencias por características del cortejo) es la causa más común de aislamiento reproductivo entre especies de animales (Ritchie, 2007). Por ejemplo, cambios evolutivos en los despliegues utilizados en el cortejo, en la elección de pareja o en otros aspectos de la reproducción pueden resultar en aislamiento precigótico y ultimadamente en especiación (Martins et al. 1998).

En muchas especies, la elección de pareja es influida por factores culturales, como el aprendizaje de elección de pareja (impronta sexual) o aprendizaje en la atracción de señales sexuales (como en el canto de aves, Servedio et al. 2009), y estos factores pueden promover aislamiento reproductivo en especies simpátricas (Alberts, 2005). Por ejemplo, Verzijden & ten Cate (2007) demostraron que el aprendizaje en forma de impronta sexual ayuda a mantener el aislamiento reproductivo entre especies cercanas de peces cíclidos. Al realizar un

experimento de crías cruzadas (*crossfostering*) demostraron que las hembras jóvenes desarrollan una preferencia sexual por machos de la especie de su madre adoptiva.

También se ha propuesto que el aislamiento reproductivo entre poblaciones puede evolucionar mediante mecanismos que involucran uno o dos alelos (Kirkpatrick & Ravigné, 2002; Servedio & Noor, 2003). Mecanismos con un alelo implican la fijación de éste en poblaciones divergentes, las cuales aumentan el aislamiento reproductivo como consecuencia de esta fijación (Alberts, 2005). Un ejemplo de este proceso es la preferencia por un hábitat particular cuando las poblaciones se encuentran en ambientes distintos. Por otra parte, mecanismos que incluyen dos alelos se presentan cuando se fijan dos alelos en el mismo o en distintos loci en poblaciones divergentes, por ejemplo, la fijación de un alelo que produce fenotipos más conspicuos en un macho, y un alelo en hembras que genera una preferencia por estos fenotipos (Servedio & Noor, 2003).

La impronta sexual es un ejemplo de mecanismo potencial de aislamiento reproductivo que involucra un alelo (Laland, 1994; Irwin & Price, 1999). Esto puede producir aislamiento reproductivo si un alelo que produzca o refuerce la impronta sexual se fija en poblaciones divergentes (Laland, 1994; Irwin & Price, 1999; Servedio & Noor, 2003). De esta manera, si dos poblaciones se encuentran en simpatría después de algún periodo de alopatría, la impronta sexual puede producir apareamientos concordantes si estas poblaciones difieren en alguna característica importante en la elección de pareja, como parches de colores o cantos.

El aprendizaje en las preferencias de pareja puede ser determinante en las últimas etapas de especiación, ya que ayuda a determinar con qué velocidad se alcanza el aislamiento precopulatorio total (Irwin & Price, 1999). El reconocimiento de pareja puede persistir durante toda la vida de un individuo, ya que los beneficios de reconocer co-específicos se mantienen a lo largo de la vida reproductiva (Irwin & Price, 1999).

Tomando en cuenta los modelos que se han propuesto para explicar cómo influye la selección sexual sobre la especiación, se considera que la forma más evidente mediante la cual la selección sexual puede acelerar la especiación es promoviendo la coevolución de caracteres masculinos y preferencias femeninas en poblaciones alopátricas, o bien incrementando la divergencia cuando caracteres involucrados en el reconocimiento de pareja se encontraran bajo selección ambiental. Rasgos conductuales que faciliten el apareamiento selectivo pueden actuar en conjunto con selección ecológica en simpatria. En este último caso no se sabe si la selección sexual es realmente una fuerza motora o si simplemente facilita la divergencia ecológica. De cualquier manera, parece ser muy probable que la selección y/o el conflicto sexual contribuyan en la divergencia de caracteres que influyen sobre el aislamiento sexual en alopatria. El rol de la selección sexual sobre la especiación simpátrica no es muy claro aún (Ritchie, 2007).

La hibridización entre especies es un fenómeno que puede producir cambios drásticos en la dirección de la selección sexual. La interacción entre genomas de dos especies o poblaciones genéticamente distantes puede cambiar el rango de fenotipos producidos. También puede cambiar el paisaje de preferencias de las hembras ya sea alterando la arquitectura genética que lo subyace o modificando las preferencias determinadas por aprendizaje social (Verzijden, datos sin publicar).

2.3 Cortejo

El cortejo es una forma de comunicación comúnmente heterosexual que utilizan algunos organismos para obtener apareamientos (Farr, 1989). Se han propuesto diversas funciones al cortejo, entre las cuales está el reconocimiento de la especie y reducir la agresividad en la formación de la pareja reproductora (Tinbergen, 1951). También se ha propuesto que provee información sobre la calidad del cortejante. Bajo esta visión el cortejo representa un mecanismo mediante el cual se emiten señales acerca de la identidad, disposición y/o calidad fenotípica de un organismo (Trivers, 1972; Zahavi, 1975; Knapp & Kovach, 1991; Kotiaho, 2000).

Existen otras visiones sobre la comunicación entre organismos y sobre el cortejo. Dawkins & Krebs (1978) han propuesto que la comunicación o señalización ocurre cuando un animal, el actor, hace algo que parece ser el resultado de selección para influir en los órganos de los sentidos de otro animal, el reactor. En consecuencia, el reactor actúa de manera tal que beneficia al actor. Como resultado inevitable del hecho de que los animales son seleccionados para responder al medio de manera benéfica para ellos, otros animales pueden ser seleccionados para transformar esta respuesta para su propio beneficio. Bajo esta perspectiva del cortejo, si el reactor se beneficia o no es incidental ya que la selección natural favorecerá individuos que manipulen exitosamente la conducta de otros individuos, sea o no benéfico para los otros reactores. De la misma manera, la selección actuará favoreciendo individuos que resistan a la manipulación si ésta les impone alguna desventaja. Los actores frecuentemente son exitosos manipulando el sistema nervioso de los reactores, y adaptaciones que permitan que esto ocurra son lo que observamos como señales en los animales.

En el caso del cortejo, la sincronización sexual es una consecuencia del cortejo, pero el significado último de vencer las inhibiciones masculinas y femeninas, al menos en especies con cuidado parental, puede involucrar evaluación mutua por parte de ambos sexos. Los anuncios no evolucionan por su capacidad de informar, sino de persuadir (Dawkins & Krebs, 1978; Rendall et al. 2009).

2.4 Desarrollo de la conducta

Cómo se desarrolla la conducta a lo largo de la vida de un organismo ha sido un tema que ha involucrado a psicólogos y a etólogos durante muchos años. La visión acerca de cuáles son las causas de que se exprese cierta conducta ha ido cambiando, desde una percepción enteramente ambiental (Skinner, 1938), hasta otra en donde se pensaba que los genes determinaban totalmente a la conducta, siendo ésta innata (Lorenz, 1965). Hoy en día se considera que existe una continua e íntima interacción entre los genes y el medio, en donde el ambiente y el aprendizaje pueden tener un gran impacto sobre la conducta, al mismo tiempo que la selección natural puede poner grandes restricciones sobre la capacidad de aprendizaje, siendo algunas especies más capaces de realizar ciertas tareas que otras (Bateson, 1983).

De acuerdo con Bateson (1983), es muy difícil concebir alguna conducta que no sea influida por factores genéticos, así como no existe conducta que no esté influida al menos parcialmente por la experiencia, inclusive si ésta produce únicamente efectos generales. En qué medida influyen cada uno de los elementos que producen una conducta es una pregunta complicada, y se conocen ejemplos de conductas que son mínimamente afectadas por el aprendizaje, hasta otras ampliamente influidas por el mismo.

La conducta puede representar una adaptación para realizar una función particular. La adquisición de una conducta se puede dar de distintas maneras: primero, al experimentar un organismo hasta toparse con la conducta necesaria. Segundo, copiando a otros organismos, seleccionando las acciones que resultan en un beneficio en el medio en el que se encuentre. Por último, a lo largo de la historia evolutiva, habiendo bases genéticas para dicha conducta. Estas tres maneras no son mutuamente excluyentes (Bateson, 1983).

Una manera de conocer en qué medida influyen los factores genéticos y ambientales sobre la conducta de los organismos es comparando individuos genéticamente relacionados entre sí. Cuando organismos emparentados entre sí presentan una conducta más parecida entre ellos que con otros organismos, es

posible concluir que las similitudes entre estos organismos son transmitidas genéticamente de una generación a la siguiente una vez que se controla el efecto de un ambiente común durante el desarrollo. De la misma manera, cuando organismos genéticamente idénticos presentan diferencias conductuales al crecer en distintos medios se pueden atribuir estas diferencias al efecto del ambiente sobre la expresión de la conducta (Bateson, 1983).

Gran parte de los animales forjan algunas de sus preferencias por condiciones externas a través de la experiencia. Muchas preferencias surgen cuando un organismo es joven, durante periodos conocidos como “periodo sensible”. En muchas especies los organismos jóvenes suelen tener predisposiciones y restricciones internas sobre lo que pueden aprender y cuándo pueden aprenderlo. Un animal en desarrollo es más sensible a ciertas cosas que a otras, y esta sensibilidad se modifica conforme crece (Bateson, 1983). La conducta también suele modificarse a lo largo de la vida de un organismo. Estos cambios se deben a diversas causas como efectos maternos, cambios en el medio, aprendizaje y modificaciones en la fisiología del organismo conforme madura o cambia la época del año (Foster & Endler, 1999).

La maduración conductual ocurre cuando la conducta se modifica conforme transita un organismo de etapas juveniles al estado adulto (Manning & Stamp Dawkins, 1998). La respuesta a ciertos estímulos puede cambiar con la maduración de los sistemas fisiológicos. Por ejemplo, los niveles hormonales tienen gran importancia sobre la conducta, ya que tienen un fuerte impacto sobre el estado motivacional y sobre la conducta. Esto es muy evidente en el caso de las hormonas sexuales, las cuales determinan los caracteres sexuales secundarios y las conductas relacionadas con la reproducción sexual. Tanto los niveles de hormonas sexuales como los efectos que éstos ejercen cambian a lo largo de la vida de un organismo (Barnard, 1983). Otro tipo de maduración es la maduración neuronal. Ésta puede mejorar las habilidades perceptuales o motores de los organismos.

La selección natural puede imponer patrones temporales sobre la conducta cuando los riesgos o beneficios en el ambiente interno o externo de los animales son predecibles. A este fenómeno se le conoce como pre-programación. Las respuestas conductuales rítmicas que son consistentes con caracteres ambientales reducen las posibilidades de cometer errores costosos que pueden surgir durante la toma de decisiones. Por ejemplo, los individuos no deberían entrar en destiempo al periodo reproductivo. La evolución de ritmos fisiológicos y conductuales apropiados previenen este tipo de errores (Barnard, 1983).

2.5 Aprendizaje

Se conoce como aprendizaje a la adquisición de representaciones neuronales de nueva información (Dudai, 2002). Al hablar de aprendizaje se supone la existencia de memoria, que es la capacidad de retener información nueva por un periodo corto (memoria a corto plazo) o largo (a largo plazo) de tiempo (Dudai, 2002). Como en otros aspectos de la conducta, la capacidad de aprendizaje está sujeta a selección natural, y puede haber variación entre especies, entre poblaciones o entre individuos en la habilidad para aprender (Foster, 1999). Un gen puede predisponer a un animal a aprender en mayor o menor medida, y un evento externo puede causar que dicho gen se exprese, mientras que sin el evento externo dicho gen se mantendría inactivo (Bateson, 1983). Por ejemplo, Narraway y colaboradores (2010) describieron recientemente la interacción entre genotipo y ambiente para las preferencias de las hembras por parejas en la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*. En este estudio se encontró que la preferencia de ciertas hembras por machos variaba dependiendo del ambiente, y que la varianza genética que subyace la preferencia difiere entre distintos ambientes.

El aprendizaje es considerado ventajoso ya que ahorra tiempo y energía gastados al interactuar con individuos heterospecíficos que no representan una amenaza, y porque permite reconocer rápidamente a una amenaza. Ayuda también a predecir qué puede suceder en el medio, a abandonar ciertas conductas que han dejado de proporcionar ventajas, a familiarizarse con las características

de otros individuos y con características locales del medio (Bateson, 1983; Moore, 2004). En la Tabla 1 se muestra una clasificación de los principales tipos de aprendizaje descritos en los animales.

Tabla 1. Principales tipos de aprendizaje en animales

<i>Aprendizaje no asociativo</i>	<i>Descripción</i>	<i>Ejemplo</i>
Habitación	Un estímulo deja de producir una respuesta en un organismo después de cierto número de repeticiones del estímulo. Al dejar pasar suficiente tiempo, el organismo se deshabituá al estímulo y el animal vuelve a responder al mismo.	Después de golpear ciertas veces una superficie por la que se desliza un caracol, éste dejará de esconderse dentro en su concha (Humphrey, 1933; Moore, 2004).
Sensibilización	Aumento en la probabilidad de una respuesta que normalmente es generada por un estímulo biológico como consecuencia de la presentación repetida de dicho estímulo.	La probabilidad de que los pulpos salgan de su escondite a atacar un estímulo neutral aumenta si ha recibido comida recientemente (Wells, 1978; Moore, 2004).
<i>Aprendizaje asociativo</i>	<i>Descripción</i>	<i>Ejemplo</i>
Condicionamiento Clásico	Formado mediante la relación temporal entre dos eventos, de modo que el evento 1 es seguido casi inmediatamente por el evento 2.	Tocar una campana e inmediatamente después ofrecer comida a un perro. Después de cierto tiempo éste salivará al escuchar la campana, aunque no se le dé comida (Pavlov, 1927; Moore, 2004).
Condicionamiento Operante	Uso de consecuencias para modificar la forma y ocurrencia de una conducta. A diferencia del condicionamiento clásico, este tipo de aprendizaje modifica conductas voluntarias.	Una rata aprieta una palanca y recibe alimento (Thorndike, 1911; Moore, 2004).
<i>Aprendizaje Social</i>	<i>Descripción</i>	<i>Ejemplo</i>
Impronta sexual	La preferencia en la elección de pareja de los individuos se forma durante el desarrollo temprano de los mismos, acorde con la apariencia de los padres o de otros individuos.	Machos pinzones zebra prefieren parejas con fenotipos parecidos al de la hembra que los crió más que con el de hembras parecidas a ellos (Oetting et al. 1995; Moore, 2004).
Aprendizaje social imitativo	Resulta de la observación o interacción de otros organismos (generalmente coespecíficos) o sus productos.	Periquitos (<i>Melopsittacus undulatus</i>) observaron a coespecíficos abriendo un recipiente usando ya fuera su pico o sus patas. Posteriormente al colocar a los observadores con un recipiente para abrir un recipiente similar utilizaban el mismo apéndice que habían observado utilizar a su coespecífico (Galef et al. 1986; Moore, 2004).
Aprendizaje social no imitativo	Los observadores aprenden a partir de estímulos, objetos o eventos en el ambiente, al distinguirlos de otra clase de estímulos. Puede generar una conducta o evitar cierta conducta.	El mono rhesus (<i>Macaca mulata</i>) evita a las serpientes después de observar que algún coespecífico le teme a las mismas (Cook et al. 1985; Moore, 2004).

Una forma de aprendizaje es la imitación. Este proceso se caracteriza por que lo aprendido es resultado directo de la observación de otros animales, principalmente coespecíficos, o sus productos (como marcas y madrigueras, Heyes, 1993; Moore, 2004). Al aprendizaje social por imitación que no involucra observación del resultado de la acción se le conoce como copiar (Galef et al. 1986). En el aprendizaje social no imitativo los observadores aprenden a partir de estímulos, objetos o eventos en el ambiente, al distinguirlos de otra clase de estímulos o categorizarlos como positivos o negativos. Este tipo de aprendizaje, a diferencia de la imitación, puede generar o evitar una conducta (Heyes, 1993).

Las tradiciones conductuales involucran la transmisión no genética de información social a través de generaciones o clases sociales (Helfman & Schutz, 1984). Algunos investigadores proponen que tanto el aprendizaje social como la imitación pueden producir tradiciones (Morgan, 1900; Roper, 1986), o mediar la transmisión cultural (Sherry & Galef, 1984) mientras que muchos otros argumentan que solamente la imitación soporta a la cultura (Huxley, 1963; Bruner, 1972, 1983; Dawkins, 1976, 1982; Dennett, 1990; Galef, 1992). Esta última visión se basa en que únicamente la imitación puede transmitir información entre individuos sociales, y en que la transmisión mediada por imitación puede producir tradiciones conductuales estables y acumulación de información dentro de poblaciones (Galef, 1992).

Una forma particular de aprendizaje es la impronta sexual (Klaus, 1972; Laland, 1994; Irwin & Price, 1999). Este proceso tiene lugar cuando la preferencia en la elección de pareja de los individuos se forma durante el desarrollo temprano de los mismos, acorde con la apariencia de los padres o de otros individuos (Irwin & Price, 1999; ten Cate & Vos, 1999). El trabajo de Konrad Lorenz (1937) demostró en qué medida es determinante la experiencia temprana de algunas aves para escoger pareja cuando son adultos. Actualmente se ha documentado este proceso en otras aves (ten Cate & Vos, 1999), en mamíferos (Kendrick et al. 1998), y en peces con cuidado parental (Verzijden & ten Cate, 2007). Además, las

preferencias forjadas por impronta sexual suelen ser difíciles de modificar por experiencia subsecuente (Lorenz, 1937; Bateson, 1966).

La experiencia social temprana puede tener grandes efectos sobre aspectos de la conducta adulta distintos a la elección de pareja. Por ejemplo, Arnold & Taborsky (2009) demostraron que en la especie cooperativa de cíclidos *Neolamprologus pulcher* la experiencia social temprana (en este caso la presencia de adultos durante el desarrollo temprano) tiene efectos sobre conductas adultas. En este estudio los autores dividieron camadas de estos peces en dos tratamientos: uno en la que los individuos sólo crecían con sus hermanos y otro en la que crecían con adultos. Posteriormente los autores probaron las habilidades competitivas de estos individuos en un ambiente sin adultos. Asignaban a los individuos en dos circunstancias: como dueños de un territorio o sin territorio. Los individuos que crecieron con adultos mostraron conductas menos agresivas al encontrarse como dueños de un territorio, mientras que al ser intrusos se comportaban más sumisamente que los individuos que no crecieron con adultos. La fuerza de estos efectos dependía del tratamiento del oponente con el que se encontraban. Los enfrentamientos terminaban más rápidamente cuando ambos individuos habían crecido con adultos.

2.6 Variación geográfica en la conducta y plasticidad fenotípica

Se ha reportado que entre distintas poblaciones de una misma especie existen variantes morfológicas y/o conductuales (Darwin, 1871). Diversos estudios han demostrado que existen diferencias intraespecíficas en los despliegues comunicativos en diversos grupos de animales, incluyendo insectos (Ritchie & Kyriacou, 1994; Butlin, 1996; Shaw, 1996), ranas (Gerhardt, 1994), pájaros (King et al. 1996) y reptiles (Martins et al. 1998). En el caso particular de los peces, diversos autores han reportado diferencias conductuales y/o morfológicas entre poblaciones de una misma especie (Endler & Houde, 1995; Foster & Endler, 1999; Moyaho et al. 2004b; González Zuarth & Macías Garcia, 2006; 2010).

De acuerdo con Endler (1986), y con Carroll & Corneli (1999) pueden existir dos causas generales que explican lo anterior; distintas pautas conductuales pueden reflejar:

- a) diferencias en la forma en que un mismo genotipo se expresa en distintos ambientes, o
- b) diferencias genéticas entre poblaciones que son o no influidas por la variación ambiental.

En el primer caso las diferencias se deben a la plasticidad fenotípica, o la extensión hasta la cual el medio puede modificar un fenotipo (Pigliucci, 2001; Dewitt & Scheiner, 2004), lo que en el caso de la conducta frecuentemente significa aprendizaje (Gause, 1947). Debido a que la respuesta fenotípica a cambios ambientales puede facilitar la explotación de ciertas circunstancias ambientales y proveer protección en otras, el nivel de plasticidad de un cierto carácter puede ser adaptativo y se considera moldeado por selección natural (Gause, 1947). El segundo caso se debe a diferencias genéticas entre poblaciones (Endler, 1978, 1980). En algunas situaciones en las que el flujo génico entre poblaciones sea suficientemente extenso es difícil encontrar diferencias genéticas entre las mismas, y en estos escenarios es más común hallar diferencias debidas a plasticidad fenotípica adaptativa entre poblaciones (Bradshaw, 1965).

Poblaciones alopátricas pueden estar expuestas a distintos rasgos ambientales afectando de esta manera el fenotipo de los individuos de cada población, tanto en su morfología como en su conducta. Endler (1980, 1988) mostró cómo ciertas características ambientales como el nivel de predadores pueden influir enormemente sobre la expresión de ciertas características fenotípicas, como la coloración en los machos. En los peces espinosos se han reportado diferencias genéticas entre poblaciones en las respuestas a depredadores independientes del ambiente en el que se desarrollan los individuos (Tulley & Huntingford, 1987). En el caso particular del cortejo se ha reportado que características ambientales, como el riesgo a ser depredado y la visibilidad del ambiente, pueden imponer limitaciones sobre las pautas de cortejo (Magurran & Seghers, 1990). Las respuestas que presentan las hembras al cortejo de los machos pueden diferir de acuerdo al ambiente en el cual se encuentren. Esta variación en las respuestas de las hembras puede llevar al surgimiento de “lenguajes” o “dialectos” específicos para cada población (González Zuarth & Macías García, 2010).

Entre poblaciones de una misma especie puede haber diferencias en el nivel de plasticidad fenotípica de ciertos caracteres. Por ejemplo, Seigel & Ford (2001) encontraron que poblaciones que se encuentran en ambientes variables de la especie de culebra *Thamnophis marcianus* presentan plasticidad fenotípica en ciertos caracteres como en el tamaño de la puesta de huevos y en la masa de los huevos dependiendo de características ambientales como la disponibilidad de alimento, mientras que individuos provenientes de poblaciones con ambientes más estables no mostraban esta plasticidad.

En un mismo sistema biológico pueden presentarse diferencias conductuales entre poblaciones debidas a plasticidad fenotípica, y otras debidas a diferencias genéticas. Por ejemplo, Luyten & Liley (1985) encontraron que las diferencias en conductas sexuales entre poblaciones del pez guppy *Poecilia reticulata* en Trinidad y Tobago se deben a diferencias genéticas entre las mismas. Por otro lado, en esta misma especie se ha demostrado que distintas respuestas

al ambiente social se deben a la plasticidad fenotípica de la conducta (Rodd et al. 1997).

2.7 Plasticidad fenotípica y evolución

La plasticidad fenotípica tiene un gran interés para el estudio de la evolución, ya que permite la producción de una diversidad de respuestas potencialmente adaptativas dadas por un solo genoma, cuya sensibilidad al ambiente es moldeada por la selección natural. Por ejemplo, en un estudio realizado por Groot et al. (2010), se describió plasticidad fenotípica en la producción de una hormona en una polilla nocturna de la especie *Heliothis subflexa*. Al colocar a hembras de esta especie en distintos tratamientos (presencia/ausencia de una hormona producida por otra especie cercana), encontraron que las hembras que estuvieron expuestas a la hormona heteroespecífica producían mayor cantidad de un acetato que inhibe la atracción de machos heteroespecíficos. De esta manera las hembras pueden reducir los apareamientos con machos heteroespecíficos.

La reacción y el grado de respuesta a factores ambientales son genéticamente variables, por lo que la plasticidad fenotípica tiene una base genética (West-Eberhard, 1989; Pigliucci, 2001; Dewitt & Scheiner, 2004). La plasticidad fenotípica puede generar cambios a lo largo de la vida de un individuo que resultan benéficos para el mismo. Estos cambios pueden ayudar a los individuos a desarrollarse mejor en el ambiente en el que se encuentren.

De acuerdo con West-Eberhard (1989), tanto el ambiente como el genoma juegan un papel muy importante en la producción y evolución de los fenotipos. El ambiente no es únicamente el agente de selección; también tiene efectos sobre el desarrollo, influyendo en el rango de fenotipos que serán expresados por un genotipo. Al afectar el rango de fenotipos expresados, el medio influye en cuáles fenotipos son expuestos a selección y modificados durante la evolución. Únicamente fenotipos expresados pueden ser genéticamente modificados por la selección.

La plasticidad fenotípica puede tener un gran impacto sobre la diversificación y la especiación (Pfennig et al. 2010). Algunos autores han argumentado que la plasticidad fenotípica puede limitar la diversificación por dos razones. Primero, ya que al producir distintos fenotipos a partir de un solo fenotipo la plasticidad no influye en que se den cambios genéticos para producir un fenotipo óptimo. Segundo, la plasticidad puede producir que la selección natural no diferencie entre distintos genotipos debido a que distintos genotipos pueden producir el mismo fenotipo por medio de respuestas plásticas (Schlichting, 2004). Sin embargo, existen distintos factores que influyen en si la plasticidad fenotípica impide o facilita el cambio evolutivo, como el grado de plasticidad fenotípica que muestra una población. Generalmente, la diversificación (cambios genéticos) ocurre en poblaciones que presentan niveles de plasticidad fenotípica moderados, ya que estos niveles permiten que una población persista en un ambiente nuevo (a diferencia de niveles de plasticidad fenotípica bajos) pero impone una presión para que ésta llegue a un pico adaptativo (a diferencia de niveles de plasticidad fenotípica altos, Pfennig et al. 2010).

Comúnmente, los rasgos fenotípicos más plásticos (como la conducta) evolucionan o cambian con mayor rapidez hacia nuevas direcciones o en llevar a una población a un nuevo hábitat o nicho más rápidamente que los menos plásticos (como la morfología). Esto se debe a diversos factores, por ejemplo, que es más probable que un rasgo plástico produzca una variante favorable para cierta circunstancia que uno menos plástico (West-Eberhard, 1989). Esto tiene varias razones, por ejemplo, para cierta morfología (que suele ser un carácter fenotípico poco plástico) puede haber distintas conductas posibles, por lo que la probabilidad de producir una variante favorable es mayor en la conducta que en la morfología. Entonces, patrones conductuales suelen establecerse primero, seguidos por cambios morfológicos (West-Eberhard, 1989). Por ejemplo, aprender a utilizar un nuevo nicho (cambios en conducta) puede exponer caracteres morfológicos a nuevas presiones selectivas (Pfennig et al. 2010). Por otro lado, la conducta durante el desarrollo puede influir fuertemente sobre la morfología, mientras que la

conducta puede expresarse de manera independiente a otros fenotipos (West-Eberhard, 1989).

Dos aspectos de la plasticidad facilitan el cambio fenotípico: la capacidad de cambios inmediatos en caracteres relacionados, mediante los cuales fenotipos adaptativos pueden originarse rápidamente y con poco cambio genético, como respuestas compensatorias, y la ocurrencia de la expresión fenotípica sensible a condiciones ambientales. Debido a esta última un nuevo fenotipo puede evolucionar junto con otros fenotipos establecidos sin expresarse en la misma situación. De esta manera, ciertos rasgos conductuales pueden expresarse únicamente en condiciones apropiadas (West-Eberhard, 1989).

En diversos sistemas tanto la plasticidad como la variación genética pueden contribuir a cambios genéticos adaptativos. Por ejemplo, recientemente Crispo & Chapman (2010) realizaron un experimento con un pez cíclido de la especie *Pseudocrenilabrus multicolor victoriae*, que presenta variación geográfica en el tamaño de las branquias y del cerebro. Colocaron a individuos de distintas poblaciones a crecer en uno de dos tratamientos: con alta o baja concentración de oxígeno. Encontraron que la mayor parte de la variación en el tamaño de las branquias se debía a plasticidad fenotípica, mientras que la variación en el tamaño de los cerebros se debía tanto a efectos genéticos como plásticos.

3. JUSTIFICACIÓN

González Zuarth & Macías García (2006) encontraron diferencias entre los patrones de conductas de cortejo de machos de cinco poblaciones alopátricas del pez *Girardinichthys multiradiatus* (Figura 1). Las conductas de cortejo de los machos son compartidas entre poblaciones, pero los patrones al efectuar cada conducta son específicas de cada población (la frecuencia y duración con que utilizan las conductas de cortejo). Asimismo notaron una fuerte preferencia por parte de las hembras de esta especie por machos de su población, siendo esto cierto para las hembras de las cinco poblaciones evaluadas (no se presentaban asimetrías en las preferencias de las hembras por los machos). Al hacer encuentros entre parejas heterogaméticas encontraron que los machos modifican sus pautas de cortejo, sin embargo, no lograron ajustar su cortejo al de los machos de las otras poblaciones. De igual manera registraron diferencias en las conductas de respuesta de las hembras al cortejo de machos de distintas poblaciones (González Zuarth et al. 2010). Dentro de los patrones de cortejo utilizados por los machos, las conductas más variables entre poblaciones resultaron ser las utilizadas únicamente durante cortejo (cortejo dinámico, véase Tabla 3), y no las utilizadas tanto en cortejo como en interacciones agonistas entre machos (cortejo estático). Esto sugiere que las diferencias en las tendencias de cortejo de los machos se debe a la elección femenina de pareja y no a la competencia entre machos (González Zuarth et al. 2010). Además, encontraron que únicamente una quinta parte de las hembras que eran cortejadas por machos de otras poblaciones lograban embarazarse (González Zuarth & Macías García, 2006). El nivel de fecundidad (el número de críos por camada) no difería entre cruza alopátricas/simpátricas (González Zuarth & Macías García, 2006).

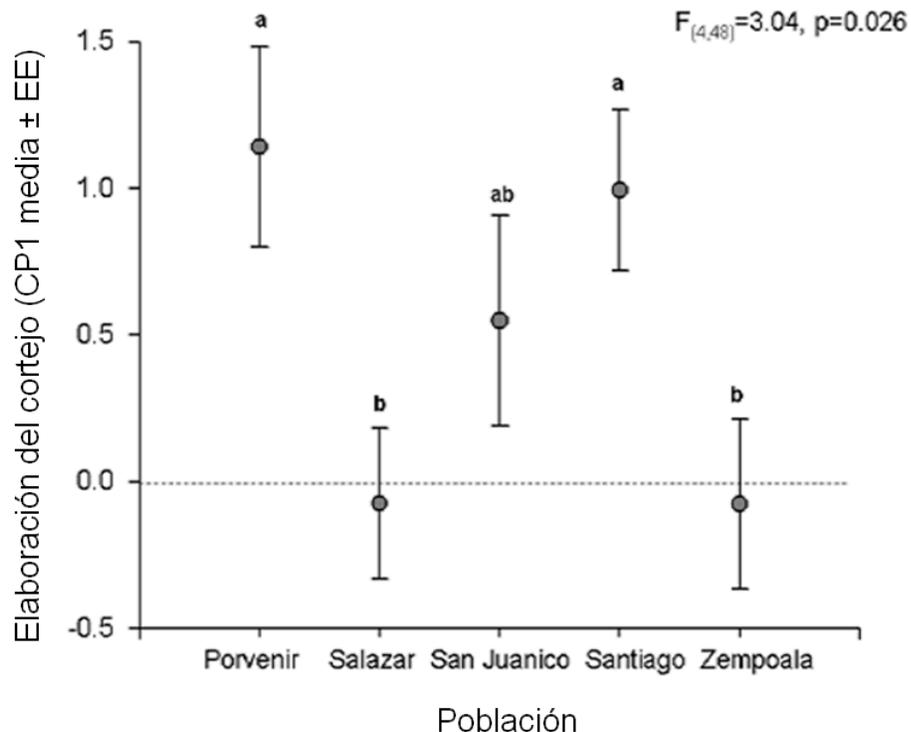


Figura 1. Elaboración del cortejo de cinco poblaciones alopátricas de *G. multiradiatus* (tomado de González Zuarth et al. 2010). El primer componente principal (CP1) está conformado por la frecuencia y duración de conductas dinámicas de cortejo (ver Tabla 3).

Las diferencias en cortejo y en elección de pareja reportados por González Zuarth & Macías García (2006) se basaron en experimentos utilizando machos adultos. No se evaluó el efecto que tenía sobre machos de estas poblaciones crecer con hembras de una población ajena a la suya sin haber tenido contacto previo con adultos. Por otro lado, Berea de la Rosa et al. (datos sin publicar) encontraron un componente congénito en el estilo de cortejo en dos poblaciones de este pez.

Por otra parte, Ritchie et al. (datos sin publicar) realizaron un análisis filogeográfico de las poblaciones de *G. multiradiatus* utilizando marcadores moleculares desarrollados para esta familia de peces (Hamil et al. 2007). Encontraron diferentes distancias genéticas entre poblaciones. También se obtuvo el índice F_{ST} de fijación de Wright (1943) y el promedio de diversidad génica entre poblaciones de Nei (1972), D_{ST} , entre estas poblaciones, de manera que se sabe qué poblaciones son genéticamente más distintas entre sí. En la Figura 2 se

muestran las regiones hidrológicas de México y en la Figura 3 la distribución de *G. multiradiatus*, y dentro de qué regiones hidrológicas de México se distribuye. Se marcan en morado todas las poblaciones de este pez y en amarillo las poblaciones que fueron utilizadas en este proyecto, con su respectiva distancia geográfica y genética.

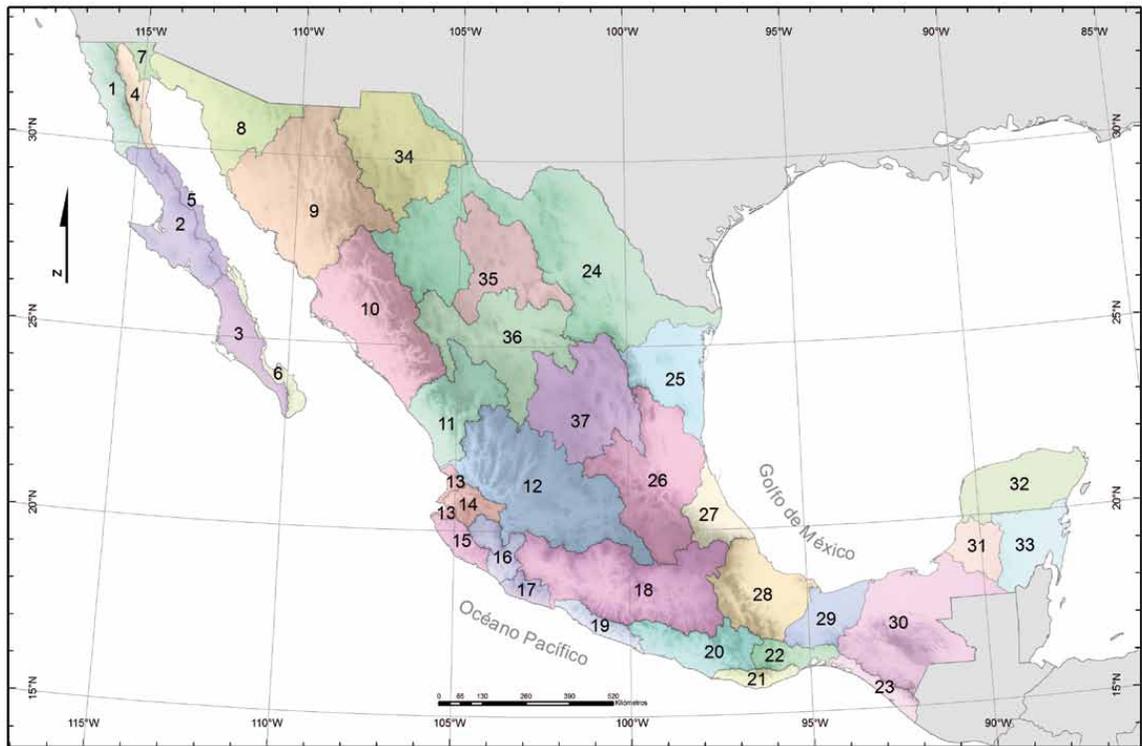


Figura 2. Mapa de las regiones hidrológicas de México. *Girardinichthys multiradiatus* se distribuye principalmente en la región 12 (Lerma), aunque también existen poblaciones en las regiones 18 (Balsas) y 26 (Pánuco). Tomado de:

<http://www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/Publicaciones/Publicaciones/SGP-25A-Atlas.pdf>

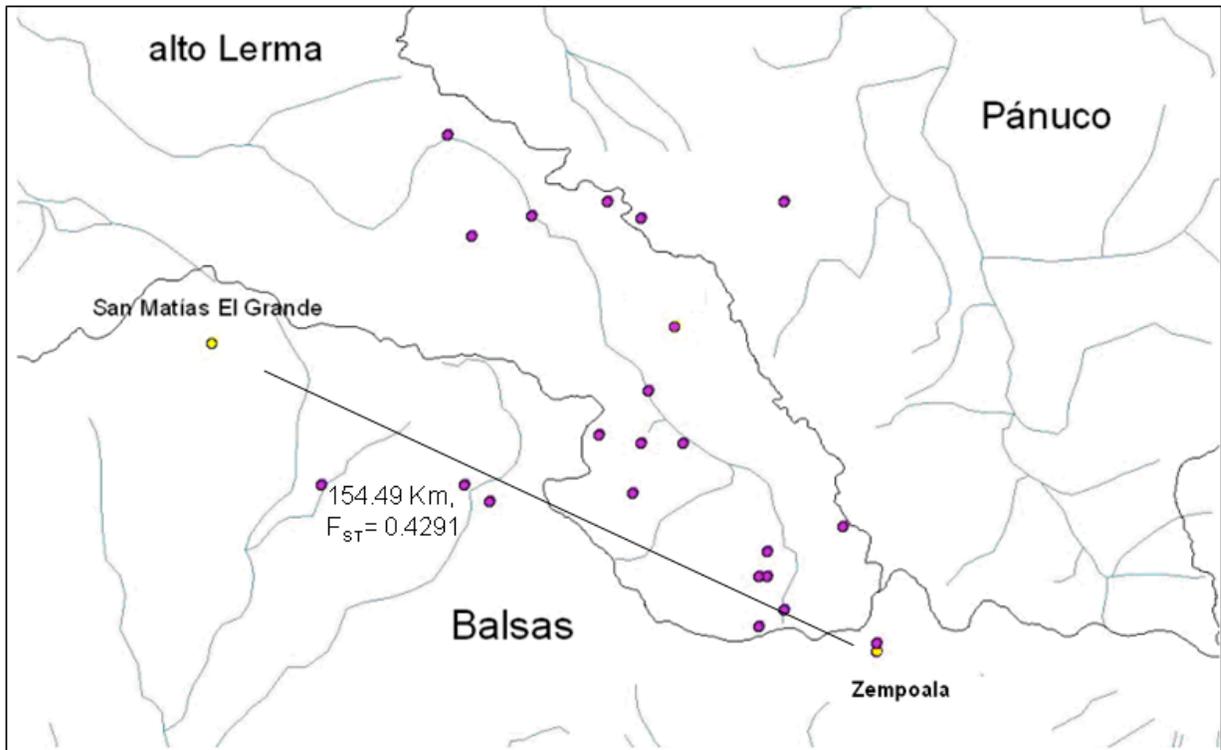


Figura 3. Mapa de la distribución de *G. multiradiatus*. Escala: 1:1 000 000. Los círculos amarillos representan las poblaciones utilizadas en este estudio, y las moradas el resto de las poblaciones. Las líneas color gris claro muestran ríos mientras que las de color negro muestran la separación de las regiones hidrológicas Pánuco, alto Lerma y Balsas.

4. ESPECIE DE ESTUDIO

Girardinichthys multiradiatus es un pez vivíparo perteneciente a los Goodeidae, una familia de peces endémicos del centro de México. Esta especie es dimórfica morfológica y conductualmente; los machos poseen aletas grandes y coloridas que despliegan a las hembras durante el cortejo (Macías García, 1994, 1998). Las hembras responden con vibraciones del cuerpo al cortejo de los machos (Valero et al. 2005). Tanto la morfología como la conducta masculina son características usadas por las hembras durante la elección de pareja, y la hembra puede producir camadas con paternidad múltiple (Macías García et al. 1994; Macías García & Saborío, 2004). La nutrición de los embriones durante la gestación se da mediante matrotrofia, proceso en el cual las hembras proveen directamente nutrientes durante la mayor parte de la gestación, en lugar de proveerlos al inicio de la gestación mediante vitelo (lecitotrofia, Wourms et al. 1988). Al carecer los machos de un gonopodio, las hembras deben cooperar durante la cópula para lograr la inseminación, por lo que existe elección femenina de pareja (Macías García & Saborío, 2004). La distribución de *G. multiradiatus* se encuentra fragmentada, lo que ha permitido que las poblaciones diverjan morfológica y conductualmente (González Zuarth & Macías García, 2006). La Figura 4 muestra dos individuos del pez *G. multiradiatus* de la población Zempoala, en la parte superior un macho y en la inferior una hembra.



Figura 4. Macho y hembra de *Girardinichthys multiradiatus*

En este estudio se utilizaron individuos de dos poblaciones alopátricas: Zempoala y San Matías el Grande (el Porvenir), ambas situadas en el Estado de México, entre las cuales existe una gran distancia genética ($F_{ST}= 0.4291$; $D_{ST}=0.4$, Smith et al. datos sin publicar). Los individuos de la población de Zempoala se localizan en las lagunas del Parque Nacional Lagunas de Zempoala, y los individuos de San Matías el Grande en un río localizado junto al pueblo San Matías el Grande. Tanto los machos como las hembras difieren físicamente entre sí, aunque los machos difieren más entre sí que las hembras, y difieren principalmente en características seleccionadas sexualmente (González Zuarth & Macías Garcia, 2006). El cortejo de los machos de estas dos poblaciones es muy distinto entre sí. Los machos de la población de Zempoala suelen utilizar muchas conductas estáticas (despliegues de aletas) cuando cortejan. Debido a que estas conductas son también utilizadas en encuentros agonistas, su cortejo es en general amenazante (Macías Garcia, 1994, Berea de la Rosa et al. no publicados, González Zuarth & Macías Garcia 2006; González Zuarth et al. 2010). Los machos de la población San Matías el Grande suelen usar conductas más elaboradas y menos agresivas durante el cortejo (cortejo dinámico) que los machos de Zempoala (González Zuarth & Macías Garcia, 2006; González Zuarth et al. 2010).

Las hembras adultas de ambas poblaciones difícilmente se embarazan de los machos de la otra población. De acuerdo con González Zuarth et al. (2010), sólo 1 hembra de cinco hembras de Zempoala se embarazó de un macho de San Matías el Grande, y ninguna hembra de cinco hembras de San Matías el Grande se embarazó de machos de Zempoala.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

El objetivo general de este proyecto es investigar la posible influencia de la experiencia social temprana sobre la expresión adulta de los distintos patrones de conducta de cortejo de machos de dos poblaciones alopátricas del pez “amarillo” *Girardinichthys multiradiatus*.

5.2 Objetivos particulares

Los objetivos particulares son:

- Conocer si el crecer con hembras de otra población influye en la expresión adulta del cortejo de machos de dos poblaciones alopátricas del pez *G. multiradiatus*.
- Determinar si ambas poblaciones son igualmente susceptibles a ajustes del cortejo como resultado de haber crecido con hembras de distinta población.
- En caso de que la experiencia social temprana influya el cortejo de los machos, saber qué aspectos del cortejo son influidos por la experiencia social temprana, y qué aspectos no son influidos, o si todas las partes del cortejo son igualmente influidas.
- Saber si las hembras que crecen con machos de distintas poblaciones logran embarazarse de esos machos con la misma frecuencia que lo logran las hembras de la población de los machos.

6. HIPÓTESIS

Existen dos escenarios posibles:

1. Las diferencias en los patrones de cortejo de los machos tienen una fuerte base genética.
2. Las diferencias en el cortejo son fuertemente influidas por el ambiente social durante el desarrollo.

7. PREDICCIONES

De acuerdo con los escenarios mencionados anteriormente, esperamos, respectivamente, que cuando los machos crezcan con hembras de otra población:

1. Encontramos menores diferencias entre el cortejo de machos de la misma población que cortejen a distintas hembras, que entre machos de diferentes poblaciones, o bien
2. Habrá diferencias en el cortejo de machos de la misma población que hayan crecido con hembras de distinta población.

8. MÉTODOS

8.1 Captura de hembras

En mayo del 2010 se colectaron hembras preñadas en las poblaciones mencionadas (Zempoala y San Matías el Grande). El 8 de mayo se colectó en Zempoala y el 11 de mayo en San Matías el Grande (SMG). En cada una de estas poblaciones se colectaron 30 hembras embarazadas. Fueron capturadas utilizando redes manuales y se colocaron en bolsas de plástico individuales que contenían agua del lugar de colecta. Al agua se le agregó zeolita para capturar el amonio y stress-coat para reducir el estrés de los peces y para producir una sustancia corporal sintética protectora. Las bolsas se colocaron en una hielera con agua para amortiguar el transporte y con hielos para reducir la temperatura y disminuir el metabolismo de los peces. Los peces fueron transportados al laboratorio de Conducta Animal (anexo), en el Instituto de Ecología de la U.N.A.M. Antes de soltar a las hembras dentro de las peceras se siguió el siguiente protocolo:

1. Se dejó reposar a los peces en su bolsa y dentro de la pecera durante 15 minutos para que se aclimataran a la temperatura de la pecera, con las bolsas abiertas para que entrara aire.
2. Posteriormente se dejó que entrara una poca de agua de la pecera a la bolsa para igualar las condiciones iónicas.
3. 15 minutos después se soltaron a los peces y se desechó el agua restante de las bolsas.
4. Al agua de las peceras se agregaron 5 gotas de stress-coat. En caso de que se encontraran muy maltratados también se agregó una cápsula de tetraciclina (para eliminar así enfermedades causadas por bacterias).

Las peceras en donde se introdujo a las hembras tenían una capacidad de 40L y se encontraban divididas en dos a lo largo por medio de una pared de policarbonato corrugado blanco. Cada hembra fue colocada sola en una mitad de pecera (capacidad 20L). Cada mitad de pecera contenía un filtro y plantas

naturales y artificiales. Se revisó diariamente a las hembras y se anotó la fecha en que comenzaban a parir. Se alimentaba a los peces con alimento para peces en hojuelas marca Tetra.

8.2 Mantenimiento de críos

A los cinco días de parir se retiró a la hembra de la pecera y se colocó en otra pecera con peces adultos de su población, dejando así a los críos solos en la mitad de pecera. Éstos se mantuvieron sin contacto tanto directo como indirecto (visual) con hembras ni machos adultos de ninguna población. Se alimentaron diariamente con el mismo alimento y fueron sometidos a un fotoperiodo de 12 hrs. luz/oscuridad (de las ocho de la mañana a las ocho de la noche). Aproximadamente al mes y medio de nacimiento se comenzó a separar a machos y hembras de la misma camada. Para esto se utilizó una pecera con capacidad de 40L dividida en dos por policarbonato corrugado blanco (en algunos casos la misma en la que crecieron, en otros no, esto se decidió aleatoriamente); de un lado se colocó a los machos y del otro a las hembras. En algunos casos los machos fueron colocados del lado izquierdo de la pecera y en otros del lado derecho. Se utilizaron peceras divididas debido a que sólo se tenían 40 peceras disponibles para realizar el experimento.

8.3 Mantenimiento de juveniles

Una vez que había al menos dos camadas de cada población totalmente separada en machos y hembras (aproximadamente a los tres meses de edad de dichas camadas) se comenzaron a establecer mezclas entre las camadas de ambas poblaciones. Las primeras camadas utilizadas (las que tenían en ese momento individuos de mayor tamaño) se numeraron a partir del número uno en adelante, para ambas poblaciones (Tabla 2).

Tabla 2. Arreglo de juveniles en los cuatro tratamientos

<i>Réplica</i>		♂ <i>de la Población Zempoala (Z)</i>	♂ <i>de la Población SMG (M)</i>	<i>Totales</i>
1	a	2♂Z1 con 2♀Z2	2♂M1 con 2♀M2	16 críos: 8♂, 8♀
	B	2♂Z1 con 2♀M1	2♂M1 con 2♀Z1	
2	a	2♂Z2 con 2♀Z1	2♂M2 con 2♀M1	16 críos: 8♂, 8♀
	B	2♂Z2 con 2♀M2	2♂M2 con 2♀Z2	
3	a	2♂Z3 con 2♀Z4	2♂M3 con 2♀M4	16 críos: 8♂, 8♀
	B	2♂Z3 con 2♀M3	2♂M3 con 2♀Z3	
4	a	2♂Z4 con 2♀Z3	2♂M4 con 2♀M3	12 críos: 6♂, 6♀
	B	2♂Z4 con 2♀M4	2♂M4 con 2♀Z4	
5	a	1♂Z5 con 1♀Z6	2♂M5 con 2♀M6	12 críos: 6♂, 6♀
	B	1♂Z5 con 1♀M6	2♂M5 con 2♀Z5	
6	a	1♂Z6 con 2♀Z5	2♂M6 con 2♀M8	12 críos: 6♂, 6♀
	B	1♂Z6 con 1♀M6	2♂M6 con 2♀Z6	
7	a	1♂Z7 con 1♀Z12	2♂M7 con 2♀M8	12 críos: 6♂, 6♀
	B	1♂Z7 con 2♀M11	2♂M7 con 2♀Z7	
8	a	1♂Z8 con 1♀Z"B"	2♂M8 con 2♀M7	12 críos: 6♂, 6♀
	B	1♂Z8 con 1♀M8	2♂M8 con 2♀Z7	
9	a	2♂Z9 con 2♀Z8	1♂M9 con 1♀M11	12 críos: 6♂, 6♀
	B	2♂Z9 con 2♀M7	1♂M9 con 1♀Z"R"	
10	a	1♂Z10 con 1♀Z9	2♂M10 con 2♀M9	12 críos: 6♂, 6♀
	B	1♂Z10 con 1♀M14	2♂M10 con 2♀Z16	
11	a	1♂Z11 con 1♀ZH	1♂M11 con 1♀M8	8 críos: 4♂, 4♀
	B	1♂Z11 con 1♀M10	1♂M11 con 1♀Z3	
12	a	1♂Z12 con 1♀Z17	1♂M12 con 1♀M11	8 críos: 4♂, 4♀
	B	1♂Z13 con 1♀M11	1♂M12 con 1♀Z12	
13	a	1♂Z14 con 1♀ZO	2♂M13 con 2♀M12	12 críos: 6♂, 6♀
	B	1♂Z15 con 1♀M19	2♂M13 con 2♀Z9	
14	a	2♂Z16 con 2♀ZAE	2♂M14 con 2♀M13	16 críos: 8♂, 8♀
	B	2♂Z16 con 2♀M9	2♂M14 con 2♀Z18	
15	a	1♂Z17 con 2♀Z8	1♂M15 con 1♀M20	8 críos: 4♂, 4♀
	B	1♂Z17 con 2♀P7	1♂M15 con 1♀Z13	
16	a	1♂Z18 con 1♀Z16	1♂M16 con 1♀M10	8 críos: 4♂, 4♀
	B	1♂Z18 con 1♀M11	1♂M16 con 1♀Z"H"	
17	a	1♂Z19 con 1♀Z13	2♂M17 con 2♀M11	12 críos: 6♂, 6♀
	B	1♂Z19 con 1♀M22	2♂M17 con 2♀Z17	
18	a		1♂M18 con 1♀M19	4 críos: 2♂, 2♀
	B		1♂M18 con 1♀Z12	
19	a		1♂M19 con 1♀M8	4 críos: 2♂, 2♀
	B		1♂M20 con 1♀Z"H"	
20	a		1♂M21 con 1♀M17	4 críos: 2♂, 2♀
	B		1♂M21 con 1♀Z"O"	
21	a		1♂M23 con 1♀M22	
	B		1♂M22 con 1♀Z"AE"	
Totales		92, 46♂ y 46♀	132, 66♂ y 66♀	224, 112♂ y 112♀

*Cada letra numerada (Z1, Z2, M1, M2, etc.) representa una camada. Las camadas fueron numeradas en el orden en que fueron sexadas.

Para acomodar a los individuos en sus respectivos tratamientos se dejó a los machos de cada camada en la pecera en la que crecieron, y se retiraron a sus hermanas a otra pecera (manteniendo su identidad). A continuación se colocaron machos en el lado en el que habían sido retiradas las hembras. En ambos lados de la pecera se colocó el mismo número de machos. Dependiendo del número de machos que había en cada camada, se acomodaron réplicas con dos densidades distintas: a) dos machos en cada tratamiento (control/experimental) o b) un macho en cada tratamiento. Si había más de cuatro machos en una camada se retiraron los machos sobrantes y se colocaron en una pecera aparte. Una vez que se había colocado a machos de una camada de ambos lados de una pecera, se prosiguió a colocar hembras con ellos. En un lado se colocaron hembras de la misma población que los machos (tratamientos controles), y del otro lado hembras de la otra población (tratamientos experimentales). Se colocaba el mismo número de machos que de hembras en cada réplica. Las hembras que se introducían eran hermanas entre sí. Nunca se colocaron machos con hembras que fueran sus hermanas. En la Figura 5 se muestra un esquema de las peceras en que crecieron los peces.

De esta manera, el experimento constó de cuatro tratamientos: dos grupos o tratamientos controles: Zempoala control (machos de Zempoala con hembras de Zempoala: ZZ), y San Matías el Grande control (machos de San Matías el Grande con hembras de San Matías el Grande: MM), y dos grupos o tratamientos experimentales: Zempoala experimental (machos de Zempoala con hembras de San Matías el Grande: ZM), y San Matías el Grande experimental (machos de San Matías el Grande con hembras de Zempoala: MZ).

Los machos tenían en promedio una edad de 100 días al ser colocados en el experimento (DE=16 días). El promedio de la edad de los machos de Zempoala al ser colocados en tratamiento fue de 106 días (DE=12 días), y de los machos de San Matías el Grande 96 días (DE=17 días). Colocamos a los machos a crecer únicamente con hembras alopátricas y no con machos alopátricos debido a que sólo queríamos saber si la elección femenina de pareja puede moldear el cortejo de los machos. Si hubiéramos colocado a nuestros peces a crecer también con

machos de la otra población podría haber habido un proceso de aprendizaje social imitativo, y hubiera sido imposible para nosotros saber si el ajuste de cortejo se debe a la preferencia de la hembra o al aprendizaje social imitativo.

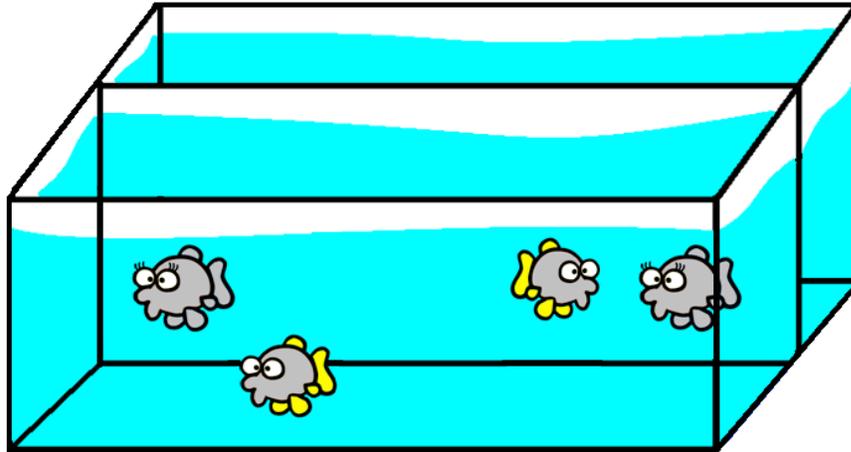


Figura 5. Esquema de las peceras divididas en las cuales crecieron los peces. Los peces con aletas amarillas representan machos. Cada mitad de pecera tenía una capacidad de 20L y tenía un filtro y plantas artificiales y naturales. De un lado se encontraban los individuos en el tratamiento control y del otro lado los individuos en el tratamiento experimental.

8.4 Primer registro de conducta (8-nov-10 al 16-dic-10)

Cuando los peces llevaban aproximadamente 3 meses en sus respectivos tratamientos, y tenían al menos 6 meses de edad (habían alcanzado la madurez sexual) se realizó el registro de conducta de cortejo. Para esto se capturaron hembras de una tercera población, San Juanico, para ser cortejadas por los machos. El método de colecta de estas hembras fue el mismo que el descrito para las hembras en las poblaciones de Zempoala y de San Matías el Grande. La población San Juanico se encuentra genética y geográficamente muy diferenciada tanto de San Matías el Grande ($F_{ST}= 0.45$, 93.34 Km) como de Zempoala ($F_{ST}= 0.2$, 107.82 Km, Figura 6), y las pautas conductuales de cortejo de los machos de San Juanico son intermedias entre las de Zempoala y las de San Matías el Grande (Figura 1, González Zuarth & Macías Garcia, 2006). Las hembras de San Juanico prefieren a los machos de su población que a los machos de el Porvenir o de Zempoala (González Zuarth & Macías Garcia, 2006).

Decidimos evaluar los machos con hembras de una tercera población para simplificar el registro de conducta y el análisis estadístico. La otra manera de evaluarlos hubiera sido observar a todos los machos con las hembras con las que crecieron y posteriormente evaluarlos con las hembras con las que crecieron sus hermanos. Haber hecho el registro de esta manera hubiera tomado el doble de tiempo y el análisis estadístico hubiera sido más complicado, ya que tendríamos datos del mismo individuo en distintas circunstancias y de hermanos en distintas circunstancias. Además, al tener más mediciones hubiéramos tenido menos grados de libertad en el análisis estadístico y por lo tanto menor poder estadístico.

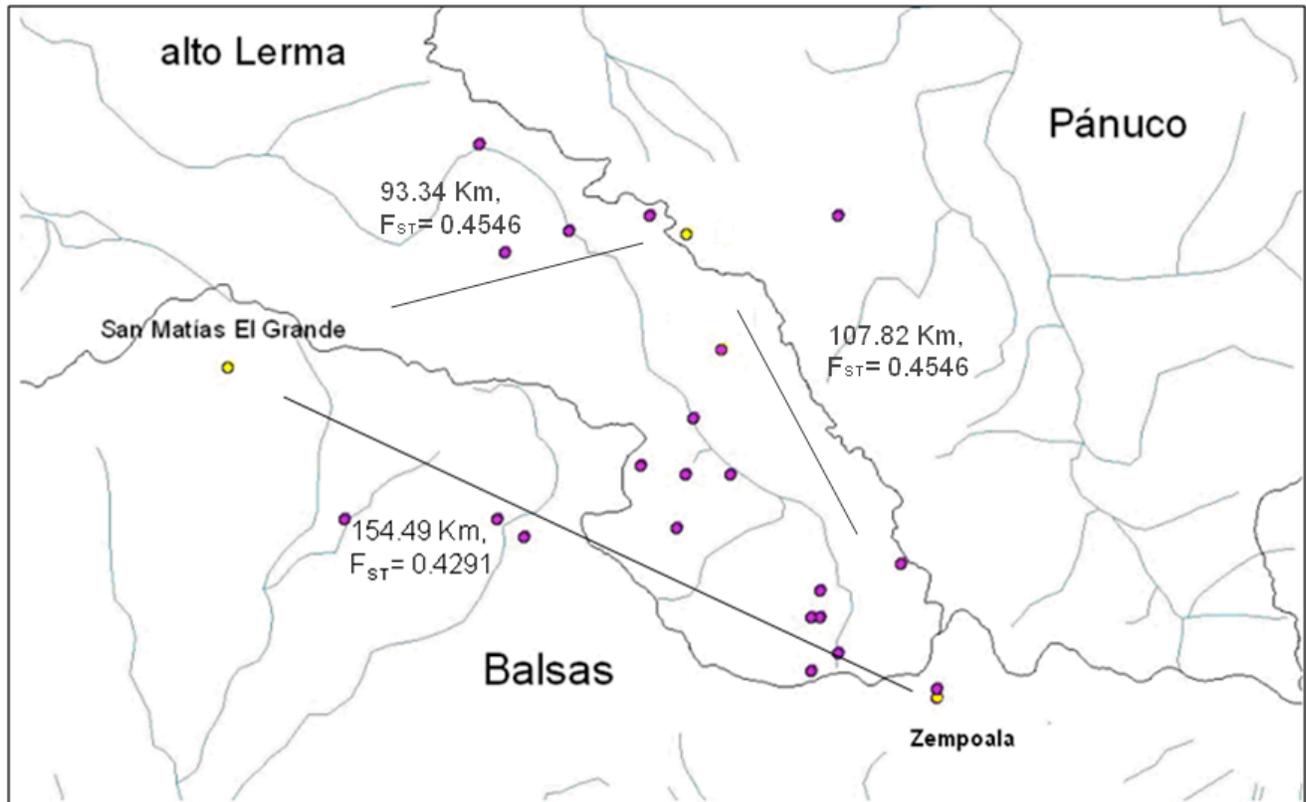
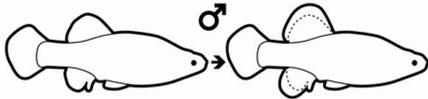
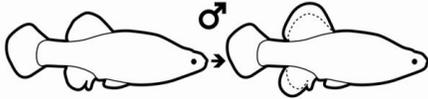
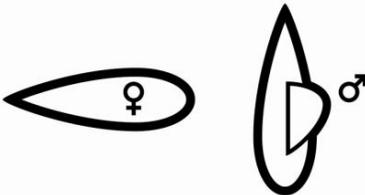


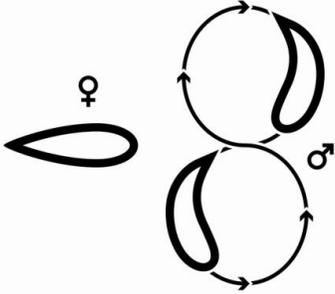
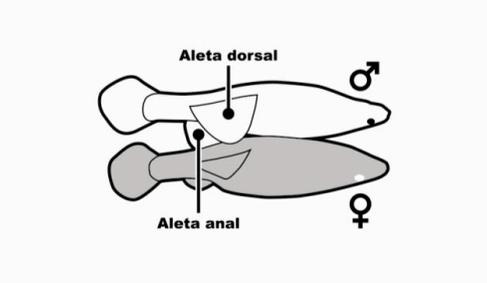
Figura 6. Distancia geográfica y genética entre las poblaciones de San Juanico, San Matías el Grande y Zempoala (amarillo). Escala 1:1 000 000.

El registro de conducta fue realizado por un observador que no conocía el proyecto, ni reconocía peces de distintas poblaciones. Cada macho fue evaluado dos veces, con una semana de separación entre evaluaciones. El promedio de edad al primer registro fue de 190 días (DE=15 días), y el promedio de los días que se encontraron en tratamiento hasta el primer registro fue de 89 días (DE=6 días). Las conductas registradas se muestran en la Tabla 3.

En los días de registro se alimentaba a los peces antes de comenzar las observaciones. La temperatura se mantenía alrededor de los 21° C utilizando un calentador eléctrico.

Tabla 3. Conductas registradas (descritas por Macías García, 1991).

Conducta	Descripción	Contexto	Esquema
<i>Fin display frontal</i> (Despliegue frontal de aletas)	Despliegue de las aletas dorsal, caudal y ventral, mientras que las aletas pélvicas se encuentran rígidas y separadas del cuerpo, y las aletas pectorales son utilizadas para maniobrar lentamente. Durante el despliegue de esta conducta el pez se mantiene horizontal o ligeramente inclinado hacia adelante. El pez se posiciona de manera frontal al pez al que le despliega.	Cortejo y encuentros agonistas (cortejo estático)	 <p>*El macho se coloca frente a la hembra</p>
<i>Fin display lateral</i> (Despliegue lateral de aletas)	Despliegue de las aletas dorsal, caudal y ventral, mientras que las aletas pélvicas se encuentran rígidas y separadas del cuerpo, y las aletas pectorales son utilizadas para maniobrar lentamente. Durante el despliegue de esta conducta el pez se mantiene horizontal o ligeramente inclinado hacia adelante. El pez se posiciona de manera lateral al pez al que le despliega.	Cortejo y encuentros agonistas (cortejo estático)	 <p>*El macho se coloca paralelo a la hembra</p>
<i>Fin folding</i> (Doblamiento de aletas)	Las aletas ventral y dorsal del macho son dobladas y presionadas hacia el cuerpo, o se esconden en el lado opuesto al otro pez. Las aletas pélvicas se presionan contra el cuerpo y las pectorales se utilizan para maniobrar. El cuerpo puede colocarse horizontalmente o inclinado hacia el frente.	Cortejo (cortejo dinámico)	 <p>*Vista dorsal de los peces</p>
<i>Flagging</i> (Ondulaciones de aletas)	El pez se coloca en frente de otro pez y despliega y dobla las aletas dorsal y ventral alternativamente. Sin aproximación, comúnmente ocurre antes de realizar la danza en figura de ocho.	Cortejo (cortejo dinámico)	

<i>Figure of eight dances</i> (Danza en figura de ochos)	Un macho se coloca frente a otro pez, y las aletas dorsal y ventral se despliegan y doblan de manera alterna, mientras que el pez nada hacia adelante aproximadamente un cuerpo de extensión, regresa, avanza dos cuerpos, regresa, y repite el patrón descrito. Estos movimientos producen un resultado similar al número arábigo 8. Comúnmente va acompañado de flagging.	Cortejo (cortejo dinámico)		*Vista dorsal de los peces
Cópula	Un macho se acerca a una hembra lateralmente en una posición cabeza a cabeza, dobla la aleta dorsal sobre el dorso y la aleta ventral sobre el estómago de la hembra. De esta manera la pareja se une, y puede mantenerse en esta posición durante algunos segundos. El espermatopodio del macho se adhiere a la cloaca de la hembra. La conducta termina con una separación abrupta, iniciada por la hembra.	Cortejo		*Vista dorsal de los peces
<i>Overtaking</i>	Un macho se mueve hacia una hembra aceleradamente y se coloca enfrente de la misma. Después comúnmente realiza el baile de la figura 8.	Cortejo		
<i>Latencia</i>	Tiempo que pasa entre que se coloca a la hembra dentro de la pecera con el macho y él comienza a desplegar conductas hacia ella.			
<i>Latencia para cortejar</i>	Tiempo que pasa entre que se coloca a la hembra dentro de la pecera con el macho y él comienza a desplegar conductas específicas de cortejo (no se consideran los despliegues de aletas).			

*Todos los esquemas mostrados en esta tabla fueron tomados de Méndez Janovitz, 2011.

Para realizar las observaciones se dividieron las peceras en las que vivían los machos a lo ancho con un material de policarbonato corrugado blanco, dejando una sección más pequeña con orientación hacia el exterior, que facilitaba la observación de los peces, y otra sección de mayor tamaño en la parte de atrás (Figura 7). La sección de menor tamaño era de aproximadamente una tercera parte de la longitud total de la pecera. En la sección pequeña, o de observación, se colocó a los machos que fueron evaluados.

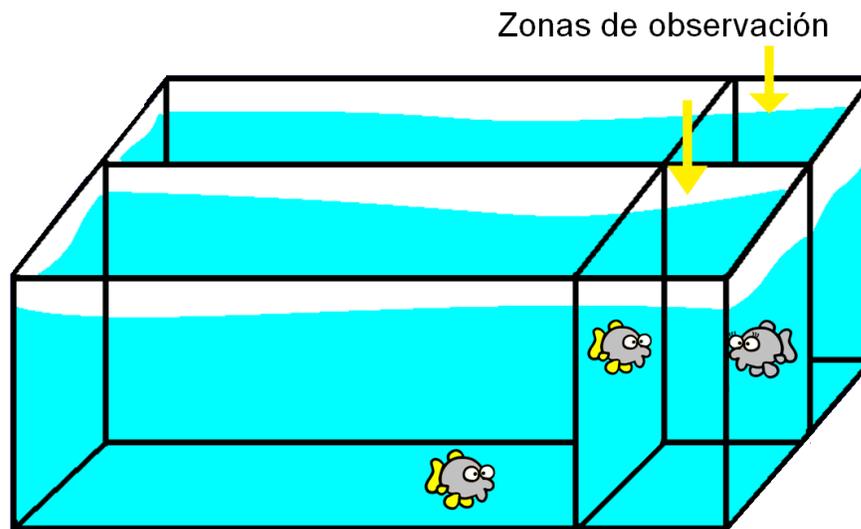


Figura 7. Esquema de las peceras en las cuales se observó a los machos. Las peceras eran las mismas en las que crecieron los machos. Un día antes de observarlos se retiraba a las hembras con las que crecieron. Antes de observar a los machos se colocaba una división transversal que formaba una zona pequeña al frente de la pecera (zona de observación). Cada macho fue observado solo y durante diez minutos en esta zona. Al finalizar los registros se retiraba la división y se reintroducía a las hembras con las que crecieron.

Un día antes de evaluar a los individuos de una pecera se retiraba a las hembras de esa pecera y se colocaban en otra pecera, manteniendo su identidad. De esta manera se aumenta la motivación de los peces para cortejar (González Zuarth & Macías García, 2006). Al finalizar las observaciones se regresaba a las hembras a su pecera. Cada macho fue evaluado por separado. Cuando había dos machos en la pecera se registraba cuál individuo era dominante y cuál subordinado. Para determinar esto se observaba a los individuos cuando comían y

se registraba cuál excluía al otro (en todos los casos había un macho que excluía o atacaba al otro), y se anotaba su descripción física para poder identificarlo durante las observaciones.

Para observar a los individuos se colocaba al macho que se iba a registrar en la sección de observación de la pecera solo durante cinco minutos de aclimatación. Al finalizar este periodo se colocaba a una hembra de la población de San Juanico con él. Esta hembra se eligió de acuerdo a su talla, intentando disminuir las diferencias en tamaño entre los machos que la cortejaron y ella. La hembra se introdujo dentro de una bolsa de plástico de aproximadamente 4 cm de diámetro. La bolsa se colgaba con un hilo blanco de un tubo que pasa encima de la pecera para mantenerla en posición vertical. Dentro de la bolsa se introdujo una manguera pequeña que le suministraba oxígeno a la hembra. El agua dentro de la bolsa provenía de la pecera de la hembra. Una vez introducida la bolsa con la hembra se esperaba a que el macho viera a la hembra (orientara su cabeza en dirección a ella) antes de poner a correr el cronómetro. Una vez que la había visto se iniciaba el cronómetro y se registraban las conductas de cortejo que efectuaba el macho hacia la hembra durante 10 minutos.

Al finalizar el periodo de observación se regresaba al macho a la sección grande de la pecera, y se introducía al segundo macho a la sección de observación, si había uno, y se repetía el método previamente descrito para registrar su conducta. Las hembras fueron cortejadas por entre 8 y 10 machos en un mismo día, algunos de los cuales eran de la población Zempoala y otros de San Matías el Grande. En algunos casos cortejaron primero machos de Zempoala, y en otros machos de San Matías el Grande (Apéndice 1). Cuando había dos machos por tratamiento, se anotaba cuál macho era dominante y cuál subordinado y se decidía aleatoriamente cuál cortejaba primero a la hembra y cuál después. El registro de conducta se realizó entre las 11:00 y 14:00 hrs., periodo de máxima actividad en esta especie (Macías Garcia, comunicación personal). Cada día de observación se registraban entre dos y cuatro peceras, dependiendo de la cantidad de machos en ellas, todos los individuos de una pecera eran evaluados el

mismo día. Las hembras se utilizaron como máximo dos veces en todo el registro, y nunca se presentó la misma hembra a los machos en sus dos registros.

Para analizar los datos se tomó el promedio de las conductas de cada individuo entre ambos registros (en caso de que hubieran cortejado en ambos registros). En caso de que sólo hubieran cortejado en uno de los dos registros, se utilizó ese registro para el análisis. En la Tabla 4 se muestra cuántos peces de cada tratamiento cortejaron en cada registro (primero/segundo/ambos/ninguno), así como el total de peces registrados por tratamiento. En este registro de conducta se obtuvieron pocos resultados; cerca del 10% de los individuos registrados no desplegaron conductas hacia la hembra, y en general, aquéllos que cortejaron, cortejaron muy poco. En las tablas y en la sección de resultados y de apéndices se abreviarán los tratamientos de la siguiente manera: San Matías el Grande control=MM, San Matías el Grande experimental=MZ, Zempoala control=ZZ y Zempoala experimental=ZM.

Tabla 4. Frecuencia de peces que cortejaron en cada registro por tratamiento

<i>Registro</i>	<i>ZZ</i>	<i>ZM</i>	<i>MM</i>	<i>MZ</i>
1°	3	7	4	7
2°	5	4	5	5
Ambos	10	8	9	8
Ninguno	4	1	4	0
<i>Total</i>	22	20	22	20

*ZZ= Zempoala control; ZM= Zempoala Experimental;
MM=SMG control; MZ=SMG experimental.

8.5 Segundo registro de conducta (26-ene-11 al 5-feb-11)

En enero se realizó un segundo registro de conducta. El procedimiento seguido fue el mismo al descrito en la sección 8.4, excepto que en este caso se evaluó únicamente una vez a cada pez, y esta vez se dejó a la hembra suelta con el macho. Debido a que en el primer registro de conducta se obtuvieron pocos datos se decidió dejar a la hembra suelta en el segundo registro de conducta para aumentar las posibilidades de que cortejaran los peces. El registro fue más corto que el primero debido a que había menos machos que registrar y a que sólo observamos una vez a cada macho. Las hembras utilizadas para el registro

también fueron de la población San Juanico, y fueron hembras distintas a las utilizadas en el primer registro. En este registro la temperatura se logró mantener entre los 22 y los 23° C. El orden en que se registró a los individuos se muestra en el Apéndice 1.

Los machos tenían en promedio 256 días de edad y 159 días de estar en experimento. Los individuos de Zempoala tenían en promedio 261 días de edad (DE=12 días), y un promedio de 154 días (DE=9 días) desde que estaban en experimento. Los individuos de San Matías el Grande tenían en promedio 252 días de edad (DE=18 días), y 161 días de edad de estar en experimento (DE=7 días).

8.6 Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa SPSS 15.0, o en el programa NCSS 7.1.16. Algunos de los machos, principalmente de la población San Matías el Grande, sufrían de malformaciones (nadaban con dificultad, tenían la espalda curvada, etc.). Los datos de esos peces no fueron utilizados en los análisis. En el primer análisis se removieron nueve datos de peces con malformaciones, y en el segundo siete. Las conductas analizadas fueron: duración y frecuencia total de despliegues de aletas (incluyendo los despliegues de aletas lateral y frontal), frecuencia y duración total de conductas (incluyendo todas las conductas) y frecuencia y duración total de conductas usadas exclusivamente en el cortejo (todas las conductas sin incluir los despliegues de aletas, ya que estas conductas también son utilizadas en interacciones agonísticas). La descripción de las conductas se encuentran en la Tabla 3.

8.6.1 Comparación entre el primer y el segundo registro de conducta

Se compararon los resultados de los mismos peces entre los dos registros de conductas. Para este análisis se utilizaron únicamente a los individuos que habían sido evaluados en ambos registros (que no habían muerto antes del segundo registro). Se analizaron los datos de cada tratamiento por separado. Se realizó una prueba Kolmogorov-Smirnov para determinar si los datos seguían una distribución normal, en cuyo caso fueron analizados con una prueba de t para dos

muestras relacionadas; de lo contrario se analizaron con una prueba no paramétrica para dos muestras relacionadas (Wilcoxon). Cuando había dos datos de hermanos en el mismo tratamiento, se sacaba un promedio de éstos y ese dato se utilizaba en el análisis para evitar tener pseudoréplicas, ya que la conducta de peces hermanos no es independiente entre sí debido a similitudes influidas genéticamente (Berea de la Rosa et al. datos sin publicar). Los resultados y discusión de esta sección se encuentran en el Apéndice 2. En la Tabla 5 se muestran los peces totales e independientes registrados por tratamiento y por registro. En el caso de los datos independientes sólo se consideraba un dato cuando había dos hermanos. Los datos del primer registro incluyen los dos registros que conforman al primer registro. Cerca del 30% de los peces murieron entre ambos registros. En la población de San Matías el Grande muchos desarrollaron escoliosis, una enfermedad que les deforma la columna vertebral. Muchos de estos peces murieron entre el primer y el segundo registro. Entre ambos registros pasaron los meses más fríos del año, si la temperatura bajó demasiado algunos días entre estos registros esto pudo haber causado que varios peces murieran.

Tabla 5. Número de peces utilizados en los análisis de cada registro, tanto totales como independientes (considerando sólo un dato cuando había dos hermanos dentro del mismo tratamiento).

	<i>Peces Totales por Tratamiento</i>				<i>Peces Independientes por Tratamiento</i>				<i>Totales</i>	
	MM	MZ	ZZ	ZM	MM	MZ	ZZ	ZM	Total	Independientes
<i>Primer Registro</i>	22	20	22	20	16	15	17	14	84	62
<i>Segundo Registro</i>	14	16	16	16	12	11	15	13	62	51

*ZZ= Zempoala control; ZM= Zempoala Experimental; MM=SMG control; MZ=SMG experimental.

8.6.2 Primer registro de conducta (8-nov-10 al 16-dic-10)

Se realizó una prueba Kolmogorov-Smirnov para determinar si los datos seguían una distribución normal. Todos los resultados diferían de la distribución normal. Se intentó modificarlos utilizando $\text{Log}(x+1)$, y los resultados que lograron comportarse de manera normal se analizaron mediante un modelo lineal general mixto,

utilizando como variables dependientes la frecuencia total, la duración total y la frecuencia total de despliegues de aletas (la suma de despliegues lateral y frontal de aletas). Se utilizó como factor fijo el tratamiento, como covariable el rango social de los machos (dominante/subordinado/solo), y como variable aleatoria la identidad de las camadas de los machos (para controlar efectos genéticos ya que había hermanos dentro y entre tratamientos).

Las variables que no lograron modificarse para que siguieran una distribución normal fueron analizadas utilizando una prueba no paramétrica para dos muestras relacionadas (Wilcoxon) para comparar los tratamientos dentro de las poblaciones (los grupos control y experimental). Cuando había dos datos de hermanos en el mismo tratamiento, se sacaba un promedio de éstos y ese dato se utilizaba en el análisis para evitar tener pseudoréplicas. Las conductas analizadas de esta manera fueron: duración total de despliegues de aletas (incluyendo los despliegues de aletas lateral y frontal) y frecuencia y duración total de conductas usadas exclusivamente en el cortejo (todas las conductas sin incluir los despliegues de aletas). Los resultados del primer registro de conducta se muestran en el Apéndice 3.

8.6.3 Segundo registro de conducta (26-ene-11 al 5-feb-11)

Los datos del segundo registro de conducta se analizaron mediante un análisis de discriminantes y un análisis de componentes principales. Para realizar estos análisis se estandarizaron los datos (a cada dato se le restó el promedio y el resultado se dividió entre la desviación estándar). Para que todos los datos fueran independientes en donde había hermanos en ambos tratamientos se eliminó uno de los dos de manera aleatoria: la computadora generaba un número entre 0 y 1, y si ese número era mayor a 0.5 eliminaba el hermano del tratamiento experimental, y si era menor a 0.5 eliminaba el hermano del tratamiento control. Quedaron ocho datos independientes de San Matías el Grande control, nueve datos independientes de San Matías el Grande experimental, ocho datos independientes de Zempoala control y nueve datos independientes de Zempoala experimental. Los tres primeros componentes fueron utilizados como variable de respuesta en

un modelo lineal general, explicados únicamente por el factor fijo tratamiento. Posteriormente se aplicó una prueba post hoc para saber qué tratamientos diferían entre sí.

Posteriormente comparamos la duración y frecuencia total de despliegues de aletas (incluyendo los despliegues de aletas lateral y frontal), la frecuencia y duración total de conductas (incluyendo todas las conductas) y la frecuencia y duración total de conductas usadas exclusivamente en el cortejo (todas las conductas sin incluir los despliegues de aletas, ya que estas conductas también son utilizadas en interacciones agonísticas) entre los grupos control y experimental de las mismas poblaciones mediante pruebas de *t*. Cuando había dos datos de hermanos en el mismo tratamiento, se sacaba un promedio de éstos y ese dato se utilizaba en el análisis.

8.6.4 Comparación entre los grupos controles de este estudio y los resultados de González Zuarth et al. (2010)

Debido a que no se encontraron diferencias significativas entre los grupos controles de este trabajo, se realizó una comparación entre los grupos controles de este estudio y los datos obtenidos por González Zuarth et al. (2010) para saber cuál de los dos grupos controles había cambiado su cortejo al haber crecido en cautiverio, o si ambos grupos habían cambiado su cortejo. Para hacer esto se utilizaron los datos de la segunda toma de datos ya que en este registro obtuvimos más datos, y los datos de los machos de San Matías el Grande y de Zempoala que cortejaron a hembras de San Juanico de González Zuarth et al. (2010). Se estandarizaron las variables de este estudio y del estudio de González Zuarth et al. (2010) por separado, y se realizó un análisis de componentes principales con los datos de los cuatro grupos. Posteriormente se realizó un modelo lineal general para saber si la interacción entre la población de origen y el haber crecido en cautiverio o no tenía un efecto sobre los dos primeros componentes principales.

8.6.5 Fertilidad intra e interpoblacional

Se realizaron dos pruebas de ji-cuadrada para saber si había diferencias significativas en la cantidad de hembras embarazadas entre los distintos tratamientos. Ya que estos peces son vivíparos se puede registrar si una hembra está preñada o no con observarla, ya que aumenta enormemente el tamaño de su estómago. Además, la mayor parte de las hembras embarazadas parieron durante este estudio (en algunos casos las hembras pueden reabsorber a los críos). En la primera ji-cuadrada se compararon los cuatro tratamientos, y en la segunda se comparó la cantidad de hembras embarazadas en los tratamientos homogaméticos (machos con hembras de la misma población; los dos controles) con la cantidad de hembras embarazadas en los tratamientos heterogaméticos (machos con hembras de distinta población; los dos tratamientos experimentales).

Posteriormente se comparó la frecuencia de hembras embarazadas registradas en este estudio y en el trabajo de González Zuarth & Macías Garcia (2006). Para esto se utilizaron las hembras de este estudio que crecieron con un solo macho (ya que González Zuarth y Macías Garcia a una pareja sola y posteriormente registraban si la hembra lograba o no embarazarse). Para analizar estos datos juntamos los datos de las hembras de los grupos controles y de los grupos experimentales por estudio. Los comparamos mediante una prueba de probabilidad exacta de Fisher para saber si habían diferencias en la proporción de hembras embarazadas entre los tratamientos controles y entre los experimentales de ambos estudios.

Ya que González Zuarth & Macías Garcia (2006) no encontraron diferencias en la fecundidad de estas cruzas (en el número de críos que nacían por camada), en este estudio no analizamos esta variable.

9. RESULTADOS

9.1 Análisis de discriminantes

El análisis discriminante logró clasificar correctamente a cinco individuos del grupo Zempoala control (ZZ), mientras que tres fueron clasificados en otros tratamientos (uno en cada tratamiento). Seis individuos del tratamiento Zempoala experimental (ZM) fueron clasificados correctamente, dos fueron clasificados con Zempoala control, y uno en San Matías el Grande control. Seis individuos del tratamiento San Matías el Grande control (MM) fueron clasificados correctamente, y dos fueron clasificados en Zempoala experimental. Por último, todos los individuos de San Matías el Grande experimental (MZ) fueron clasificados correctamente en San Matías el Grande experimental (Tabla 6). Cabe destacar que el análisis no confundió ningún individuo entre los tratamientos de San Matías el Grande.

Tabla 6. Análisis discriminante: Tabla de Clasificación por tratamiento

		Clasificados				Total
		ZZ	ZM	MM	MZ	
Pertenecieron	ZZ	5	1	1	1	8
	ZM	2	6	1	0	9
	MM	0	2	6	0	8
	MZ	0	0	0	9	9
	Total	7	9	8	10	34

*Las clasificaciones correctas se encuentran en la diagonal y en negritas.

9.2 Análisis de componentes principales

En el análisis de componentes principales, el principal componente le dio peso mayoritariamente al cortejo dinámico, el cual está conformado por conductas que son utilizadas únicamente durante el cortejo (Tabla 7). Este componente explicó el 26.94% de la varianza. El segundo componente le dio peso principalmente a las conductas que conforman el cortejo estático (conformado por conductas que ocurren en más de un contexto, conductas de cortejo y agonísticas). Este componente explicó el 18.93% de la varianza, y en conjunto el primer y el segundo componente explicaban el 45.86% de la varianza. El tercer componente explicaba

el 13.40% de la varianza y en conjunto los primeros tres componentes explicaron el 59.26% de la varianza. Este componente le dio peso a variables utilizadas exclusivamente en cortejo.

En el análisis de componentes principales encontramos que, en general, para el primer componente principal, los dos grupos controles se distribuyen en valores positivos, y los dos grupos experimentales en valores negativos. El primer componente engloba principalmente al cortejo dinámico, y parece ser que en estas conductas son similares los tratamientos controles entre sí y los experimentales entre sí. En cuanto al segundo componente principal los dos tratamientos que pertenecen a la población de Zempoala se distribuyen en los valores positivos del segundo componente principal y los dos tratamientos de San Matías el Grande se distribuyen en los valores negativos (aunque los dos grupos controles están muy poco separados en este componente).

No se encontraron diferencias significativas entre los cuatro tratamientos en el modelo lineal general que comparó el primer componente principal entre los cuatro tratamientos, ni en el que comparó el tercer componente. Sí se encontraron diferencias significativas en el segundo componente entre los cuatro tratamientos ($F_{3,30}=4.28$; $p=0.014$), y una prueba *post hoc* mostró que las diferencias se encuentran entre los dos grupos experimentales (machos de Zempoala con hembras de San Matías el Grande y machos de San Matías el Grande con hembras de Zempoala, DHS de Tukey=1.39; $p=0.013$).

En la Figura 8 se muestran los promedios y los errores estándar para cada tratamiento, para el primer (eje x) y el segundo (eje y) componente principal. Se muestra en azul oscuro Zempoala control (ZZ), en azul claro Zempoala experimental (ZM), en rojo San Matías el Grande control (MM) y en amarillo San Matías el Grande experimental (MZ). Nótese la amplia variación en el primer componente; con éste es imposible distinguir los tratamientos. Con el segundo componente es posible distinguir a los dos grupos experimentales. Los dos controles son muy similares entre sí, y son distinguibles de los dos grupos experimentales, aunque estas diferencias no fueron significativas. Los dos tratamientos que pertenecen a la población de Zempoala se distribuyen en los

valores positivos del segundo componente principal y los dos tratamientos de San Matías el Grande se distribuyen en los valores negativos de este componente. En cuanto al primer componente los dos grupos controles se distribuyen en valores positivos, y los dos grupos experimentales en valores negativos. En la Tabla 8 se muestran las variables que conforman el segundo componente principal para cada tratamiento.

Tabla 7. Variables que conforman los tres primeros componentes principales.

Variables	CP1	CP2	CP3
Latencia	0.149721	0.423959	0.391138
Latencia a cortejo	0.059475	-0.281891	-0.372551
Duración doblamientos de aletas	-0.673496	0.342532	-0.418660
Frecuencia doblamientos de aletas	-0.674713	0.300821	-0.381409
Duración ondulaciones de aletas	-0.629399	-0.258927	0.293836
Frecuencia ondulaciones de aletas	-0.732161	-0.347627	0.275833
Duración despliegue frontal de aletas	0.115736	-0.777604	-0.375940
Frecuencia despliegue frontal de aletas	0.112216	-0.822819	-0.294368
Duración despliegue lateral de aletas	0.611594	-0.439677	-0.022977
Frecuencia despliegue lateral de aletas	0.509880	-0.303884	-0.057007
Duración danza en figura de 8	-0.613639	-0.435902	0.413815
Frecuencia danza en figura de 8	-0.604463	-0.442608	0.428404
Cópulas	-0.422078	0.123439	-0.653960
Overtaking	-0.569072	-0.162928	-0.294705
Porcentaje de la varianza que explican:	26.94%	18.93%	13.40%

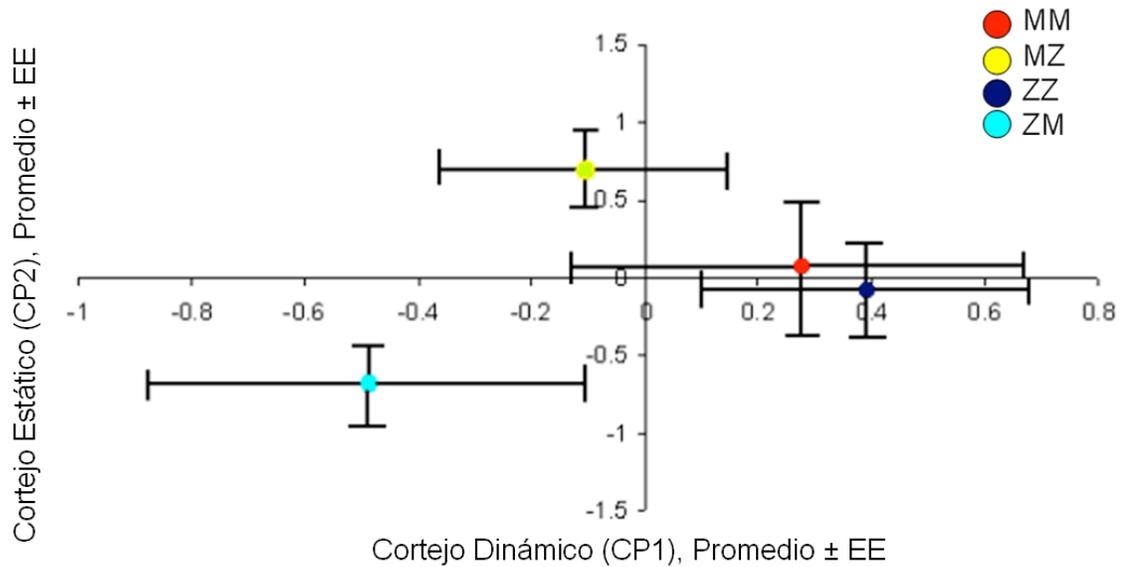


Figura 8. Estilo de cortejo de machos de los diferentes tratamientos expuestos a hembras de una tercera población (San Juanico) cuyo estilo de cortejo es intermedio entre el de Zempoala y el de San Matías el Grande. Los círculos representan promedios y las barras de error errores estándar.

Tabla 8. Variables que conforman el segundo componente principal por tratamiento.

Variable	Tratamiento							
	MM		MZ		ZZ		ZM	
	Prom.	DE	Prom.	DE	Prom.	DE	Prom.	DE
Frecuencia de despliegue frontal de aletas	1.31	1.27	2.33	2.44	0.8	1.36	2.22	2.43
Duración de despliegue frontal de aletas (seg.)	27.37	38.61	49.72	59.7	12.3	30.25	35.77	47.89
Duración de despliegue lateral de aletas (seg.)	76.6	51.14	120.83	69.07	85.06	102.19	89.33	84.59
Latencia	32.5	28.87	30.61	25.49	92.18	101.85	89.55	91.141
Duración danza en figura de 8 (seg.)	0.68	1.94	3.16	4.35	0.75	1.48	0	0
Frecuencia danza en figura de 8	0.12	0.35	0.77	1.09	0.18	0.37	0	0

9.3 Cortejo dinámico

En el segundo registro de conducta no se encontraron diferencias entre el grupo de Zempoala control y experimental en la frecuencia total de conductas de cortejo ($t_{15}=.960$; $p=.352$), en la duración total de conductas de cortejo ($t_{15}=1.336$; $p=.202$), en la frecuencia total de conductas ($t_{15}=.427$; $p=.675$), ni en la duración total de conductas ($t_{15}=.627$; $p=.54$). Tampoco encontramos diferencias entre el grupo de San Matías el Grande control y experimental en la frecuencia total de cortejo ($t_{16}=-1.138$; $p=.272$), en la frecuencia total de conductas ($t_{16}=-2.072$; $p=.055$) ni en la duración total de cortejo ($t_{16}=-1.223$; $p=.239$). Únicamente se encontraron diferencias significativas en la duración total de conductas ($t_{15}=-2.73$; $p=0.015$), entre el grupo de San Matías el Grande experimental y San Matías el Grande Control (Figura 9). El tratamiento de San Matías el Grande experimental presentaba mayor duración de conductas.

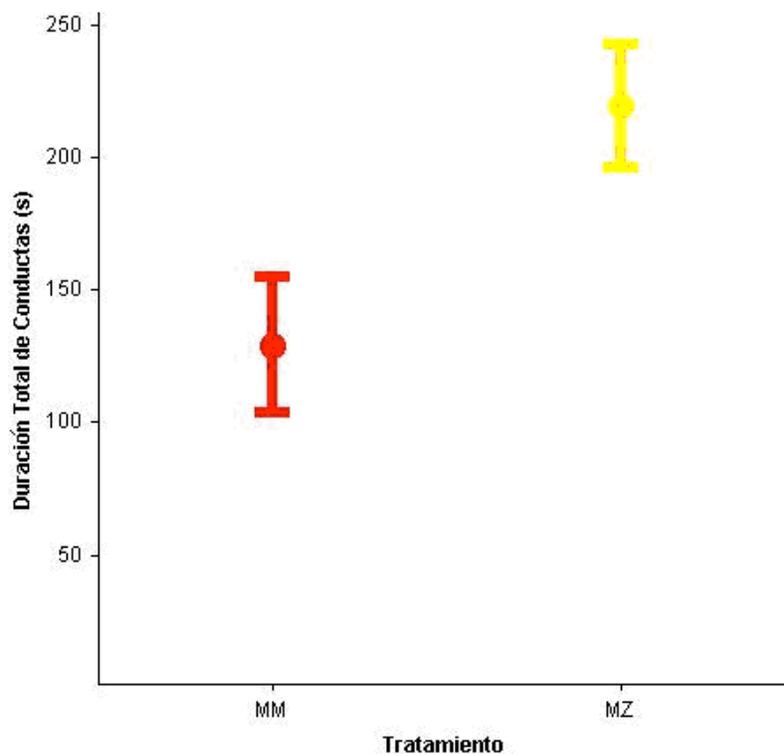


Figura 9. La duración total de conductas es mayor en machos de San Matías el Grande experimental que de San Matías el Grande control expuestos a hembras de una tercera población (San Juanico).

9.4 Cortejo estático

En el segundo registro de conducta se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de despliegues totales de aletas ($t_{15}=-2.46$; $p=0.024$) entre el grupo de San Matías el Grande control y experimental. El tratamiento de San Matías el Grande experimental presentaba mayor frecuencia de despliegues de aleta (Figura 10). No se encontraron diferencias en la duración total de despliegues de aleta ($t_{16}=-2.062$; $p=.056$) entre el grupo de San Matías el Grande experimental y San Matías el Grande Control. Tampoco encontramos diferencias en la duración total de despliegues de aleta ($t_{15}=-.462$; $p=.651$), ni en la frecuencia total de despliegues de aleta ($t_{15}=-.840$; $p=.414$) entre el grupo de Zempoala control y Zempoala experimental.

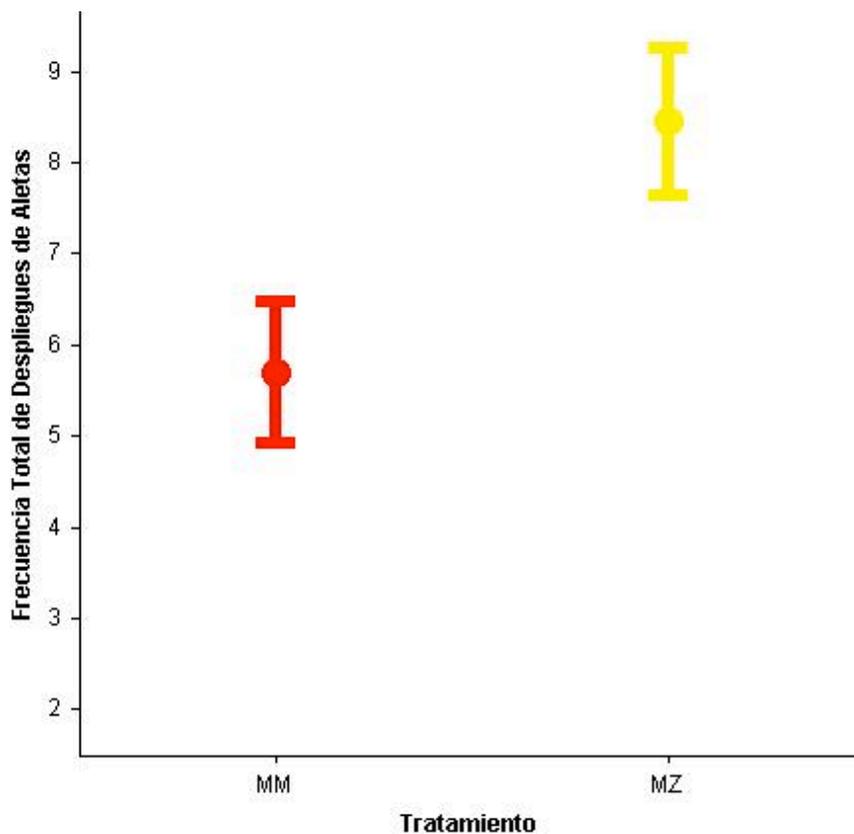


Figura 10. La frecuencia total de despliegues de aletas es mayor en machos de San Matías el Grande experimental que de San Matías el Grande control expuestos a hembras de una tercera población (San Juanico).

9.3 Comparación entre los grupos controles de este estudio y los resultados de González Zuarth et al. (2010)

En el análisis de componentes principales encontramos que el primer componente principal le dio mucho peso a las variables que conforman el cortejo dinámico (Tabla 9). Este componente explicaba el 39.62% de la varianza. El segundo componente principal le dio mucho peso a las conductas que conforman el cortejo estático. Este componente explicaba el 21.41% de la varianza, y en conjunto ambos componentes explicaban el 61.03% de la varianza. En la Figura 11 se muestran en el eje x los valores del primer componente principal y en el eje y los del segundo componente principal para los cuatro grupos controles. Se les llamó “Campo” a los datos de González Zuarth et al. 2010 y “Cautiverio” a los datos controles de este estudio.

Tabla 9. Variables que componen los primeros dos componentes principales

Variables	CP1	CP2
Duración doblamientos de aletas	-0.639928	-0.182574
Frecuencia doblamientos de aletas	-0.785683	0.015811
Duración ondulaciones de aletas	-0.489103	0.094781
Frecuencia ondulaciones de aletas	-0.614412	0.190249
Duración despliegue frontal de aletas	0.713670	0.255812
Frecuencia despliegue frontal de aletas	0.702163	0.164439
Duración despliegue lateral de aletas	0.459094	0.752472
Frecuencia despliegue lateral de aletas	0.359611	0.792514
Duración danza en figura de 8	-0.689224	0.633129
Frecuencia danza en figura de 8	-0.707706	0.612225
Porcentaje que explicaban:	39.62%	21.41%

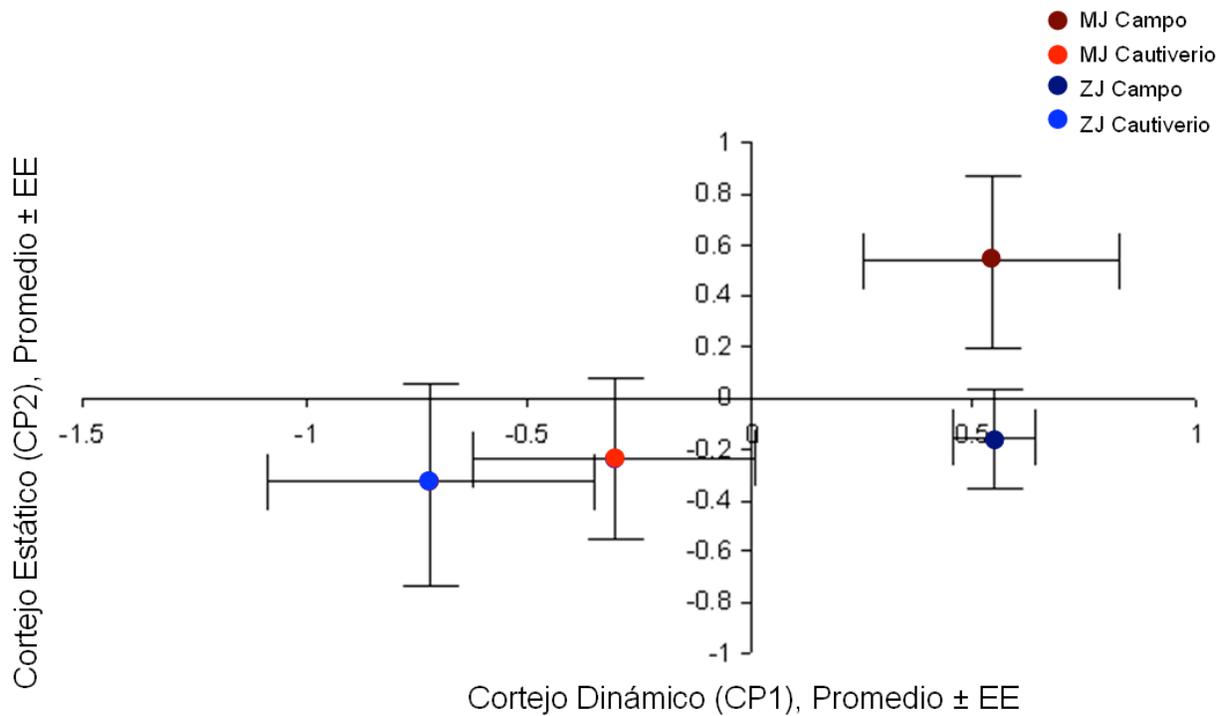


Figura 11. Estilo de cortejo de machos de los diferentes tratamientos expuestos a hembras de una tercera población (San Juanico) cuyo estilo de cortejo es intermedio entre el de Zempoala y el de San Matías el Grande. Los datos de campo provienen del estudio de González-Zuarth et al. (2010) y los de cautiverio corresponden a los grupos control del presente estudio.

Encontramos diferencias significativas en el primer componente principal en la interacción entre la población de origen y el modo en que crecieron ($F_{2,28}=6.17$; $p=0.006$; Tabla 10). No encontramos diferencias en el segundo componente principal. En la Figura 12 se muestra la interacción entre el modo en que crecieron y la población de origen en el primer componente principal.

Tabla 10. Tabla de Anova. La variable de respuesta es el primer componente principal, y está explicada por la interacción entre la población de origen (factor fijo) y el modo en que crecieron (covariable).

<i>Fuente</i>	<i>Suma de cuadrados tipo III</i>	<i>Gl</i>	<i>Media cuadrática</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Modelo corregido	9.179(a)	2	4.590	6.172	.006
Intersección	7.116	1	7.116	9.570	.004
Población origen * Crecieron	9.179	2	4.590	6.172	.006
Error	20.821	28	.744		
Total	30.000	31			
Total corregida	30.000	30			

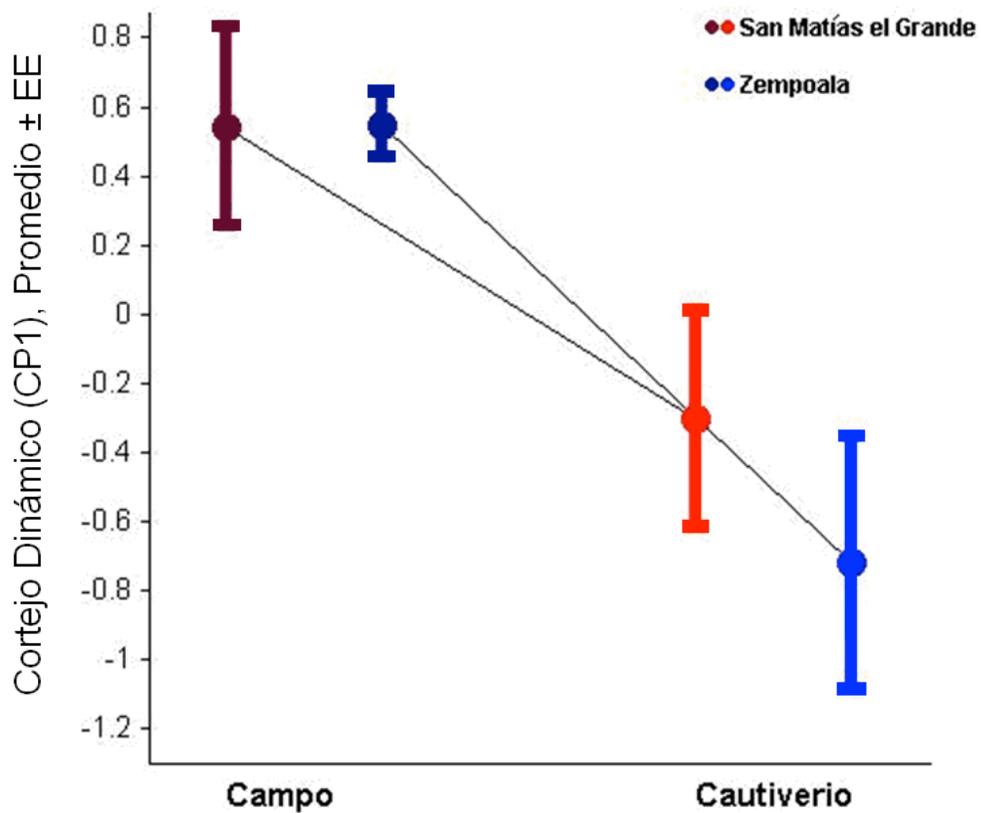


Figura 12. La cantidad de cortejo activo de machos de ambas poblaciones no difiere cuando cortejan a hembras de San Juanico, aunque es reducida en los machos criados en cautiverio (sólo controles) de ambas poblaciones. Esta diferencia es mayor en el caso de los peces de Zempoala (interacción población X origen y modo en que crecieron, $F_{2,28}=6.17$; $p=0.006$).

9.4 Fertilidad intra e interpoblacional

No se encontraron diferencias significativas en la cantidad de hembras embarazadas entre los cuatro tratamientos, ni entre los tratamientos heterogaméticos y los homogaméticos (Figura 13). El 75% de las hembras de San Matías el Grande que se encontraban con machos de San Matías el Grande lograron embarazarse, el 58% de las hembras de Zempoala que se encontraban con machos de Zempoala lograron embarazarse. El 50% de las hembras de Zempoala que se encontraban con machos de San Matías el Grande lograron embarazarse, y el 65% de las hembras de San Matías el Grande que se encontraban con machos de Zempoala lograron embarazarse. Aunque estos porcentajes fueron ligeramente menores al porcentaje de hembras embarazadas en tratamientos control, estas diferencias no fueron significativas.

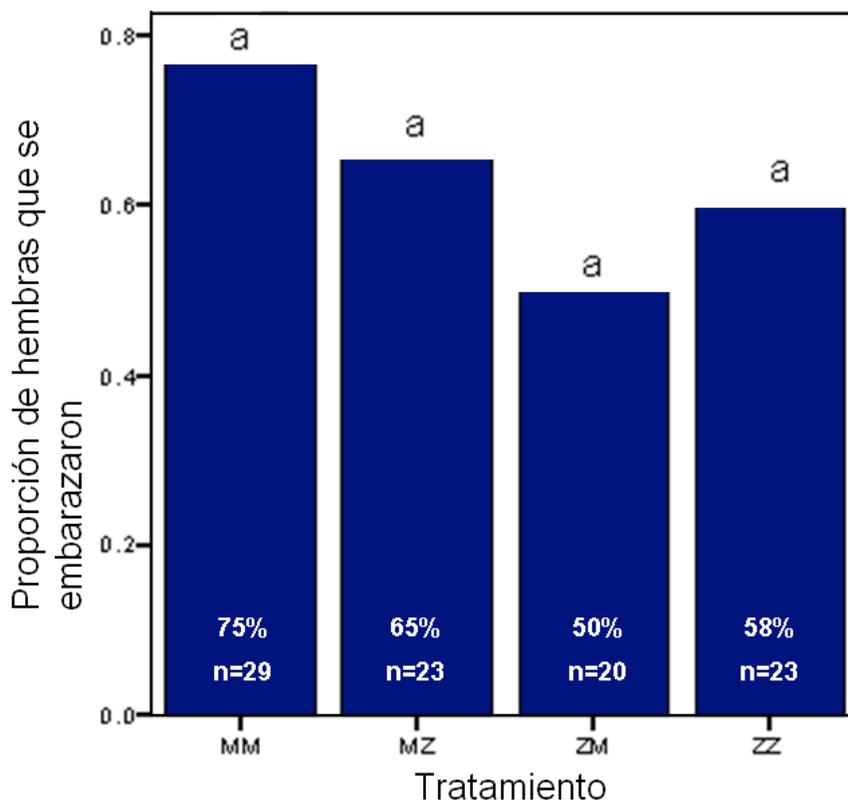


Figura 13. Proporción de hembras embarazadas por tratamiento.

Se encontraron diferencias significativas en la frecuencia de hembras embarazadas que crecieron únicamente con un macho simpátrico entre los tratamientos control de este estudio y del estudio de González Zuarth & Macías Garcia (2006), y una diferencia marginalmente significativa en el caso de las hembras que crecieron con un macho alopátrico (Tabla 11). En ambos casos la frecuencia de hembras embarazadas fue mayor en este estudio que en el de González Zuarth & Macías Garcia (2006).

Tabla 11. Proporción de hembras embarazadas en este estudio y en González Zuarth & Macías Garcia (2006). Se muestra el porcentaje de hembras preñadas por tratamiento y entre paréntesis el tamaño de muestra.

	Tratamiento					
	<i>MM</i>	<i>ZZ</i>	<i>Homoga- méticos</i>	<i>MZ</i>	<i>ZM</i>	<i>Heteroga- méticos</i>
González Zuarth & Macías Garcia (2006)	40% (5)	40% (5)	40% (10)	20% (5)	0% (5)	10% (10)
Este estudio	86% (7)	78% (9)	81% (16)	50% (4)	67% (6)	60% (10)
Probabilidad exacta de Fisher	P=0.046			p=0.057		

10. DISCUSIÓN

10.1 ¿La experiencia social temprana influye sobre el cortejo de los machos?

Encontramos evidencia que indica que la experiencia social temprana influye sobre la expresión adulta del cortejo de los machos de ambas poblaciones. El análisis de discriminantes separó totalmente a los dos tratamientos de San Matías el Grande, y, aunque con mayor frecuencia de error, separó a la mayoría de los individuos de la población de Zempoala. También encontramos diferencias entre el cortejo de ambos grupos experimentales. Estas diferencias sugieren que las hembras tienen un efecto sobre el cortejo de los machos de estas dos poblaciones. Si únicamente se dieran cambios en uno de los dos grupos experimentales, éstos no diferirían entre sí. Los machos de San Matías el Grande realizaron más cortejo estático como resultado de crecer con hembras de Zempoala y los machos de Zempoala realizaron menos cortejo estático como resultado de crecer con hembras de San Matías el Grande. Estos resultados son consistentes con lo reportado por Macías García en 1994, y con otros reportes de conducta de la población Zempoala (Berea de la Rosa et al. no publicados, González Zuarth & Macías García, 2006; González Zuarth et al. 2010). Estos autores describieron cómo los machos de la población de Zempoala suele cortejar con muchas conductas estáticas, y los de San Matías el Grande con más conductas dinámicas, lo que sugiere que las diferencias que encontramos se deben a lo que prefieren las hembras.

Una manera en que las hembras pueden estar modulando el cortejo de los machos es mediante la respuesta que ellas presentan a su tipo de cortejo. Los individuos de la población de Zempoala suelen cortejar utilizando con mayor frecuencia conductas estáticas o amenazadoras. Las hembras de San Matías el Grande, al encontrarse con machos tan agresivos, podrían cambiar rápidamente su conducta y empezar a comportarse de manera sumisa. Cuando las hembras comienzan a realizar vibraciones con el cuerpo es que toman una posición sumisa (Valero et al. 2005). Las hembras de San Matías el Grande que se encontraban

con machos de Zempoala pudieron reaccionar de manera sumisa más rápidamente que las hembras de Zempoala. Entonces los machos de Zempoala podrían cambiar más rápidamente su conducta a una posición menos agresiva (utilizando cortejo dinámico). Por su parte, los machos de San Matías el Grande que se encontraban con hembras de Zempoala no lograban que ellas optaran por una posición sumisa rápidamente, como suele suceder al encontrarse con hembras de San Matías el Grande. Entonces, cortejaban utilizando conductas estáticas, o más amenazantes, para que ellas optaran por una posición sumisa.

Una posible explicación de por qué sólo los grupos experimentales difirieron es que las hembras tengan preferencias muy fuertes por el aspecto visual de los machos de su población. Esta preferencia podría estar genéticamente determinada, o puede surgir desde un momento muy temprano en el desarrollo por algún proceso de aprendizaje (ya que las hembras estuvieron con sus hermanos hasta que logramos separarlas por su sexo cerca de los tres meses de edad no podemos excluir esta opción). También puede ser que no haya una fuerte preferencia por el aspecto visual de los machos de su población, sino que simplemente ven a los machos de otras poblaciones como “raros” físicamente. En los grupos control las hembras estaban con machos “guapos” o “comunes” para ellas, mientras que las hembras que estaban con machos de otras poblaciones estaban con machos “extraños” o “feos” físicamente. Los machos extraños tuvieron que cortejar de manera distinta para lograr convencer a estas hembras que se aparearan con ellos. Las hembras que estaban en los tratamientos controles tal vez se “conformaron” con un cortejo intermedio en sus machos, pero las hembras que estaban con machos extraños les “exigieron” enfatizar las partes del cortejo que preferían, respectivamente, y de esta manera las conductas que conforman el segundo componente principal, en el caso de los machos de Zempoala que crecieron con hembras alopátricas disminuyeron mientras que en los machos de San Matías el Grande que crecieron con hembras alopátricas se dispararon.

10.2 ¿La experiencia social temprana afecta igual el cortejo de los machos de ambas poblaciones?

Los resultados sugieren que el efecto de la experiencia social temprana sobre el cortejo de los machos es más fuerte en machos de la población San Matías el Grande que de Zempoala. Los resultados del análisis de discriminantes fueron más consistentes para los machos de San Matías el Grande que de Zempoala. Además, en ambos registros de conducta encontramos diferencias significativas en la frecuencia de despliegues de aletas entre los dos tratamientos de San Matías el Grande. Esto sugiere que este efecto es fuerte y consistente a través del tiempo y a través de al menos algunos contextos (cortejando en distintas épocas del año, con temperaturas ligeramente distintas, y con hembras presentadas dentro y fuera de la bolsa).

Ya que no encontramos diferencias entre el cortejo de los dos tratamientos de Zempoala suponemos que el efecto de crecer con hembras alopátricas debe de ser menor que en los machos de la población San Matías el Grande. Esto sugiere que el nivel de plasticidad fenotípica en el cortejo es distinto entre estas poblaciones: los individuos de San Matías el Grande tienen un cortejo más sensible a ciertos aspectos durante el desarrollo. No obstante, esta diferencia en la plasticidad entre las dos poblaciones también podría explicarse si las hembras de una población fueran más selectivas que otras. De esta manera, si las hembras de Zempoala fueran más selectivas que las hembras de San Matías el Grande, los machos de San Matías el Grande que crecieron con hembras de Zempoala *tendrían* más presión para ajustar su cortejo que los machos de Zempoala que se encuentren con hembras de San Matías el Grande, si estas hembras aceptan más fácilmente a los machos de Zempoala.

En el trabajo realizado por González Zuarth & Macías García (2006), encontraron que las hembras adultas de estas poblaciones prefieren a los machos de su población de origen sobre machos de otras poblaciones. Sin embargo, no se ha estudiado cómo se desarrolla la preferencia de las hembras por los machos de su población. No se sabe si hay bases genéticas que subyacen esta preferencia, y/o si se desarrolla a lo largo de la vida de las hembras (aunque un estudio de

repetibilidad sugiere que al menos en cuanto al cortejo, las preferencias de las hembras son heredables; Macías Garcia & Valero, 2010), y tampoco se sabe si hay diferencias entre poblaciones en cómo se desarrolla esta preferencia.

10.3 ¿La experiencia social temprana afecta igual las distintas conductas de cortejo?

En general encontramos más diferencias en las partes estáticas del cortejo que en las dinámicas, lo que podría significar distintas cosas: una es que las hembras les den más importancia a esta parte del cortejo, y no tanto la parte dinámica del cortejo. De esta manera, podían “presionar” a los machos alopátricos a que aumentaran/disminuyeran la frecuencia y duración de despliegues de aletas, sin importar cómo es la parte dinámica de su cortejo. La parte dinámica del cortejo puede ser igual de (o inclusive más) plástica que la parte estática, y los machos podrían cambiar esa parte si tuvieran la presión necesaria (si las hembras sólo hubieran aceptado a machos con un cortejo dinámico distinto al que normalmente efectúan ellos). También es posible que la parte dinámica del cortejo sea menos plástica que el cortejo estático en esta población, y, aunque existiera la presión de las hembras sobre ese cortejo en particular de los machos, ellos no puedan cambiarlo. Estas dos opciones no son mutuamente excluyentes y son indistinguibles con nuestros resultados.

10.4 ¿Crecer en cautiverio afecta el cortejo de los machos?

Al comparar nuestros resultados con los de González Zuarth et al. 2010 encontramos que los machos de ambas poblaciones parecen reducir el cortejo dinámico como resultado de crecer en cautiverio, aunque lo reducen más los machos de Zempoala. En algunos estudios se han encontrado diferencias entre conductas de individuos que crecen en cautiverio de las de individuos que crecen en el hábitat natural. Metcalfe y colaboradores (2003) demostraron que salmones que crecieron en libertad solían volverse dominantes sobre los individuos que crecieron en cautiverio (esto sucedió en el 72% de las parejas probadas). Berejikian y colaboradores (2001) encontraron resultados muy similares en la

trucha cabeza de arco iris. En el caso particular del cortejo, Kelley et al. (2005) mostraron que individuos criados en cautiverio de la especie *Skiffia multipunctata* aumentaban el cortejo y presentaban mayor agresividad que individuos que crecieron en el campo. Algo semejante pudo haber sucedido con nuestros peces y tal vez el efecto de crecer en cautiverio no es igual para ambas poblaciones.

Al graficar nuestros grupos controles con los datos de González Zuarth et al. (2010) de San Matías el Grande y de Zempoala cuando cortejaban a hembras de San Juanico descubrimos que el cortejo de los machos de Zempoala y de San Matías el Grande que crecieron en campo y cortejaron a hembras de San Juanico es muy similar entre sí. Esto puede deberse a que ambos machos cambien de manera opuesta su cortejo al encontrarse con hembras de San Juanico (o con hembras alopátricas en general); los machos de Zempoala aumentando el cortejo dinámico y los de San Matías el Grande disminuyéndolo. Debido a que el cortejo de los machos de San Juanico es intermedio entre el de San Matías el Grande y el de Zempoala, este patrón parece lógico cuando estos machos se encuentran con una hembra de San Juanico. Esto podría explicarnos por qué no encontramos diferencias en el cortejo de nuestros peces controles.

Sin embargo, encontramos una tendencia en los individuos de ambas poblaciones que crecieron en cautiverio a realizar menos cortejo dinámico que los individuos que crecieron en campo, y este cambio era más abrupto en los individuos de Zempoala. Esto sugiere que crecer en cautiverio afecta el cortejo de estos peces de manera diferencial dependiendo de la población de origen, lo que sugiere que la interacción genoma-ambiente influye en el fenotipo adulto. Este resultado podría deberse total o parcialmente a diferencias en los registros de González Zuarth et al. (2010) y los de este estudio, ya que distintas personas registraron el cortejo en ambos estudios, y no se realizaron confiabilidades entre los observadores. Si crecer en cautiverio sí afectó el cortejo de los peces, diversos factores pudieron haber influido en este resultado. Dado que no encontramos diferencias en el segundo componente principal suponemos que no existe un efecto de crecer en cautiverio sobre el cortejo estático de los machos de ambas poblaciones, o si existe no parece ser muy fuerte.

Debido a que los individuos de ambas poblaciones estuvieron desde que nacieron en condiciones altamente controladas, todos los factores ambientales (bióticos y abióticos) que pueden influir diferencialmente en el desarrollo del cortejo de estos peces en el campo fueron homogeneizados. Si estos factores influyen de alguna manera sobre el cortejo, esta variación fue eliminada, y al homogenizar las condiciones en las que crecieron estos organismos, respondieron disminuyendo el cortejo dinámico.

Un factor que puede influir en el desarrollo del cortejo de estos individuos es el aprendizaje social imitativo. Este tipo de aprendizaje ha sido demostrado en peces para distintas conductas, como conductas anti-predador, migración, orientación y forrajeo (Brown & Laland, 2003). Podría existir un proceso de aprendizaje social imitativo, en donde individuos juveniles observan el cortejo de los adultos de su población e imitan en cierta medida lo que ellos hacen. Este fenómeno podría actuar en conjunto con otros procesos, como el aprendizaje de qué es lo que prefieren las hembras.

También es posible que crecer en cautiverio no influya directamente sobre el cortejo de los machos, pero sí influya sobre la conducta de las hembras y esto produzca cambios indirectos sobre el cortejo de los machos.

En el caso de los machos de la población Zempoala, esta población se ha visto invadida en los últimos años por un poecílido; *Heterandria bimaculata* (Ramírez-Carrillo, datos sin publicar). El cortejo de *Girardinichthys multiradiatus* en esta población pudo haber cambiado en los últimos años debido a la presencia de esta especie invasora. Esto podría explicar el que la disminución del cortejo activo de los machos cautivos de Zempoala fuese mayor que la de los machos cautivos de San Matías el Grande (ver Figura 12).

10.5 ¿Las hembras pueden embarazarse de machos alopátricos con la misma frecuencia que con machos simpátricos al crecer con ellos?

En este estudio encontramos que las hembras que crecen con machos alopátricos se embarazan de ellos con la misma frecuencia que con machos simpátricos. Este hallazgo puede significar distintas cosas: primero, dicha preferencia podría tener una fuerte base genética por ciertas características de los machos de su población de origen (por ejemplo, el cortejo). De ser así, para que ellas hayan logrado embarazarse de machos alopátricos entonces los machos deben de haber logrado ajustar suficientemente bien su cortejo a lo que las hembras querían. Tenemos evidencia de que en ambas poblaciones los individuos en tratamientos experimentales cambian sus conductas, y de que estos cambios se deben a lo que las hembras preferían.

El ajuste de cortejo de los machos no necesariamente debe de ser total para que las hembras los aceptaran. Es posible que las hembras acepten machos con un cortejo suficientemente similar al que ellas prefieren. También podría haber un ajuste de ciertas conductas del cortejo, y no de todas, como parece suceder. Las hembras podrían darle más importancia a algunas de todas las conductas de cortejo, y con que los machos ajusten estas conductas podrían ser suficientes para que ellas las acepten.

Segundo, las hembras podrían definir sus preferencias sexuales (preferencia por cierto tipo de macho) a lo largo de su desarrollo. Esta preferencia podría darse por el aspecto visual y/o por el cortejo de los machos con los que crecen. Entre estas dos poblaciones se han registrado diferencias significativas entre ciertos aspectos visuales de los machos, principalmente en los rasgos que son elegidos por las hembras durante la elección de pareja. González Zuarth & Macías García (2006); González Zuarth et al. (2010) reportaron que las hembras de cinco poblaciones alopátricas, entre ellas San Matías el Grande y Zempoala, preferían a los machos de su población de origen sobre los machos de otras poblaciones. Esta preferencia podría basarse en el cortejo de los machos homogaméticos, en el físico de los machos homogaméticos o en ambos rasgos.

Si el físico de los machos es un factor importante en la elección de pareja, es posible que esta preferencia también se obtenga durante la ontogenia, y que no tenga una base genética muy fuerte. También es posible que, aunque la preferencia de estas hembras por el aspecto visual de machos homogaméticos tenga una fuerte base genética, ellas le den mayor importancia al cortejo de los machos con los que están. Hay evidencia que apoya esto último; Macías Garcia y Saborío (2004) encontraron que la tasa de cortejo de los machos está más fuertemente correlacionada con el porcentaje de hijos que obtenían de una hembra (existe paternidad múltiple en este pez), más que el tamaño de los machos. Esto sugiere que el cortejo predice mejor la paternidad que el tamaño de los machos. Por último, si la preferencia por el aspecto visual de los machos se adquiere durante el desarrollo, ellas pueden haber aprendido a preferir a los machos homogaméticos, por su aspecto visual y/o por su cortejo. Cualquiera de estos procesos podría estar actuando, e inclusive podrían actuar ambos al mismo tiempo en mayor o menor medida: así como los machos podrían ajustar su cortejo durante el desarrollo acorde con lo que las hembras prefieren, también las hembras podrían ajustar sus preferencias.

No podemos asegurar que el aspecto visual de los machos no haya cambiado nada al haber crecido con hembras de otra población. Sin embargo, sí podemos asegurar que, si su físico cambió, este cambio no logra ser suficientemente grande como para que se parezcan a los machos de la otra población. Es posible para nosotros saber a qué población pertenece un macho con verlo.

Al comparar la frecuencia de hembras embarazadas reportadas en el trabajo de González Zuarth & Macías Garcia (2006) encontramos que las hembras que crecen con un solo macho se embarazan de ellos con mayor frecuencia que las hembras que crecen en campo y posteriormente se encuentran con un solo macho. Esto puede deberse a que las hembras que crecen en campo se vuelven menos receptivas al encontrarse con un solo macho, tal vez por estar acostumbradas a elegir entre varios machos, y/o a que las hembras que crecen con un solo macho se vuelven más receptivas a ellos. El que este efecto haya sido

más fuerte para hembras que crecen con machos simpátricos que con alopátricos puede deberse a que el físico del macho no les agrade y/o a que los machos no logren cortejar exactamente como ellas prefieren.

11. FUTURAS DIRECCIONES

11.1 Híbridos

El primer paso a seguir sería investigar a los híbridos de ambas cruzas experimentales (machos San Matías el Grande con hembras de Zempoala y machos de Zempoala con hembras San Matías el Grande). Tanto en el caso del cortejo como para saber qué tan cercanas están a especiar estas poblaciones, estudios sobre los híbridos son indispensables. Evaluar el cortejo de los híbridos una vez que alcancen la etapa adulta (suponiendo que son viables), y sin que hayan observado o convivido con otros individuos más que con sus hermanos híbridos nos ayudaría a entender qué tan heredable es el cortejo en estas poblaciones, y si lo heredan del padre o de la madre. Para esto tendrían que usarse híbridos de las dos cruzas (padre de Zempoala con madre San Matías el Grande y padre de San Matías el Grande con madre de Zempoala).

Si los híbridos presentan una viabilidad y/o fertilidad reducida (muy cercana a cero), podemos pensar que estas dos poblaciones están cercanas a especiar. En caso de que volvieran a encontrarse en simpatria (cosa que es poco probable, ya que estas poblaciones se encuentran muy alejadas geográficamente), podría ocurrir un proceso de especiación por reforzamiento.

Por último, con los híbridos se puede analizar si está ocurriendo un proceso de impronta sexual en esta especie. Este proyecto está siendo llevado a cabo en este momento.

11.2 Cortejo de machos

Para excluir la posibilidad de que los machos no son capaces de ajustar su cortejo una vez adultos, habría que colocar a machos adultos que crecieron cierto tiempo con hembras homogaméticas con hembras heterogaméticas por un periodo de tiempo largo (aproximadamente 6 meses). González Zuarth & Macías Garcia (2006) reportaron que cuando machos adultos de estas poblaciones cortejaban a hembras de otras poblaciones éstos cambiaban su cortejo de manera azarosa (sin lograr cortejar de manera semejante al de los machos de las hembras de su población de origen). Sin embargo, esos machos no pasaron mucho tiempo con

hembras heterogaméticas. Tal vez si machos adultos que hayan convivido previamente con hembras homogaméticas pasan después suficiente tiempo con hembras heterogaméticas, éstos logren cambiar su cortejo de manera no azarosa y puedan lograr que las hembras se embaracen de ellos. Sin embargo, González Zuarth & Macías Garcia (2006) reportaron que las hembras muchas veces dejaban de ser receptivas por el resto de su vida como resultado de haber convivido con machos heterogaméticos. Es posible que, aunque con suficiente tiempo los machos adultos logren ajustar su cortejo a lo que las hembras quieren, éstas ya no logren embarazarse. De cualquier manera, podría compararse el cortejo de estos machos con el cortejo de machos de la población de la hembra para saber qué tan similares son

Uno de los primeros objetivos planteados en este proyecto era calcular la heredabilidad del cortejo en estas dos poblaciones. El método que se iba a seguir era el propuesto por Falconer (1981), para medios hermanos (ya que existe paternidad múltiple en esta especie). Sin embargo, en el último registro de datos sólo quedaron dos grupos de peces de cada población en donde había dos individuos hermanos entre sí en el tratamiento control. Por lo tanto, no fue posible hacer el cálculo de heredabilidad con una muestra tan pequeña. Para lograr calcular la heredabilidad del cortejo en estas poblaciones se tendría que repetir el experimento, y colocar a) más réplicas b) mayor número de peces machos en los tratamientos control c) ambas cosas. Esto nos dejaría saber qué tan genéticamente influido está el cortejo.

11. 3 Desarrollo de la elección femenina de pareja

Para saber si las hembras que crecieron con machos de otra población prefieren el aspecto visual y/o el cortejo de los machos con los que crecieron, y en qué medida prefieren estos dos rasgos, habría que colocarlas a elegir entre machos homogaméticos y heterogaméticos. Algunas hembras deberían ser evaluadas para que eligieran a un macho considerando únicamente el físico de dos machos, uno homogamético y otro heterogamético, éstos divididos entre sí, sin que la cortejen y sin que sean machos conocidos (como hermanos o los machos con los

que crecieron). Para esto se podría utilizar una pecera con cristal de doble vista colocada de manera tal que la hembra pueda observar a dos machos sin que ellos la vean o la huelan. Por otra parte, diferenciar si las hembras eligen cierto cortejo sin considerar el físico es más complicado, pero podría colocarse a la hembra a elegir entre dos machos que estén cortejándola, ellos divididos y sin que se puedan observar, ambos de su población de origen, pero uno que haya crecido con hembras homogaméticas y otro que haya crecido con hembras heterogaméticas, y de preferencia ambos machos hermanos entre sí o muy semejante visualmente entre sí. Con este experimento se podría saber si las hembras prefieren a) a los machos heterogaméticos con los que crecieron sobre machos homogaméticos, b) si prefieren sólo el físico del macho o el físico más el cortejo. Para controlar el aspecto visual de los machos también es posible utilizar distintas luces que no permitan distinguir los colores de los machos.

Otro aspecto que sería interesante evaluar es la receptividad de las hembras que estuvieron con machos de otra población por machos de su población de origen. Debido a que las hembras, al igual que los machos, no coexistieron con machos adultos de ninguna población hasta que fueron colocadas en el experimento, si estas hembras no lograran embarazarse de los machos de su población de origen podríamos suponer que, más que tener una fuerte base genética, las preferencias de las hembras se desarrollan a lo largo de la ontogenia, y que las preferencias que se han registrado previamente en hembras adultas por machos de su propia población (González Zuarth & Macías Garcia, 2006; González Zuarth et al. 2010) son preferencias aprendidas por el tipo de machos con los que conviven. Este resultado ayudaría a entender cómo se genera el aislamiento reproductivo que encontramos entre individuos de poblaciones alopátricas que crecieron en el campo. Si encontrásemos que las hembras que crecieron con machos heterogaméticos no logran embarazarse de los machos de su población de origen (o sólo una pequeña proporción de ellas logra hacerlo), podemos suponer que el aislamiento reproductivo surge durante el desarrollo, al aprender las hembras cómo es el fenotipo (conductual y/o físico) de

los machos con los que crecen. Esto podría en el largo plazo favorecer la adaptación local si las hembras favorecen a los morfos que tienen un buen desempeño en la localidad en que viven. Si por el contrario encontrásemos que las hembras logran embarazarse de los machos de su población de origen con la misma frecuencia con que lo hacen al haber crecido con ellos, podríamos suponer que existe una base genética para esta preferencia que debe estar actuando en conjunto con el aprendizaje para generar el aislamiento reproductivo, y por lo tanto sobre la especiación.

11. CONCLUSIONES

1. Existe un efecto de la experiencia social temprana sobre la expresión adulta de algunas de las conductas de cortejo en los machos de ambas poblaciones. Las diferencias en el cortejo estático entre los dos grupos experimentales sugieren que, al menos durante el desarrollo, los machos de ambas poblaciones sí pueden ajustar su cortejo en menor o mayor medida. El patrón resultante sugiere que los cambios se deben a lo que prefieren las hembras ya que los machos de San Matías el Grande al estar con hembras de Zempoala aumentan la parte estática del cortejo mientras que los individuos de Zempoala que están con hembras San Matías el Grande lo disminuyen. Este patrón no se esperaría si los machos cambiaran estas partes del cortejo de manera azarosa, y es consistente con lo reportado en distintos estudios de la conducta de peces en Zempoala (Macías García, 1994; Berea de la Rosa et al. datos no publicados; González Zuarth & Macías García 2006; González Zuarth et al. 2010).
2. El efecto de la experiencia social temprana sobre la expresión adulta de algunas de las conductas de cortejo es más fuerte en los machos de la población de San Matías el Grande que de la población de Zempoala. Es posible que el cortejo de los machos de Zempoala sea menos plástico que el de machos de San Matías el Grande, y/o que las hembras de San Matías el Grande sean menos selectivas al elegir machos, y por lo tanto los machos de Zempoala que crecieron con hembras de San Matías el Grande no tuvieron que cambiar su cortejo tan drásticamente como lo hicieron los individuos de San Matías el Grande.

3. Encontramos más diferencias en las partes estáticas del cortejo (despliegue de aletas) que en las partes dinámicas (ondulaciones de aletas, doblamiento de aletas, danza en figura de ocho). Esto puede deberse a que estas conductas son las más plásticas del cortejo (la parte del cortejo que los machos eran capaces de cambiar), y/o que a las hembras les importa más esta parte del cortejo.

4. El crecer en cautiverio disminuyó el cortejo dinámico de los machos de ambas poblaciones, y este efecto fue más fuerte para los machos de Zempoala. Esto sugiere que no solamente la elección femenina influye en cómo cortejan los machos, sino que diversos factores abióticos y bióticos pueden influir también en cómo cortejan. También sugiere que la interacción genotipo-ambiente determina el fenotipo adulto.

5. El aislamiento precopulatorio se disminuye fuertemente como resultado de crecer con individuos alopátricos. Esto podría deberse a un proceso de aprendizaje en las hembras sobre sus preferencias sexuales y/o a que los machos, al crecer con estas hembras, logran cortejar como hembras prefieren.

12. REFERENCIAS

- Alberts. 2005. Mate choice, sexual imprinting and speciation: A test of a one-allele isolation mechanism in sympatric sticklebacks. *Evolution*, 59(4): 927–931.
- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton: Princeton University Press.
- Arnold, C. & B. Taborsky. 2009. Social experience in early ontogeny has lasting effects on social skills in cooperatively breeding cichlids. *Anim. Behav.* 79: 621–630.
- Barnard, C. J. 1983. Animal Behaviour, Ecology and Evolution. Croon Helm, London. 229pp.
- Bateson, P. 1966. The characteristics and context of imprinting. *Biol. Rev.* 41: 177–220.
- Bateson, P. 1983. Genes, Environment and the development of behaviour. En Animal Behaviour, Vol 2. Genes, Development and Learning. Editado por: Halliday, T. R. & P. J. B. Slater. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London. 52-81 pp.
- Berejikian, B. A., Tezak, E. P., Risley, S. C. & A. LaRae. 2001. Competitive ability and social behaviour of juvenile steelhead reared in enriched and conventional hatchery tanks and a stream environment. *J. of Fish Biol.* 59: 1600–1613. doi: 10.1006/jfbi.2001.1789.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 12: 115-155.
- Brown, C. & K. N. Laland. 2003. Social learning in fishes: a review. *Fish and Fisher.* 4: 280–288.
- Bruner, J. S. 1972. Nature and uses of immaturity. *Am. Psychol.* 27: 687-707.
- Butlin, R. 1987. Speciation by reinforcement. *TREE*, 2(1): 8-12.
- Butlin, R. K. 1996. Coordination of the sexual signalling system and the genetic basis of differentiation between populations in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Heredity*, 77: 369–377.
- Carroll, S. P & P. S. Corneli. 1999. The evolution of behavioral norms of reaction as a problem in ecological genetics: theory, methods, and data. En

- Geographic Variation in Behavior. Editado por: Foster, S. A. & J. A. Endler. Oxford: Oxford University Press. 52-68pp.
- Clutton-Brock, T. H. & A. C. J. Vincent. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature*, 351: 58-60.
- Cook, M., Mineska, S., Wolkenstein, B. & K. Laitsch. 1985. Observational conditioning of snake fear in unrelated rhesus monkeys. *L. Abnorm. Psychol.* 92: 255-272.
- Crispo, E. & L. J. Chapman. 2010. Geographic variation in phenotypic plasticity in response to dissolved oxygen in an African cichlid fish. *J. Evol. Biol.* 23(10): 2091-2103.
- Darwin, C. 1859. On the Origin of Species by means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life, 1^a ed. John Murray, London. 502pp.
- Darwin, C. 1871. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. New York: Appleton.
- Dawkins, R. 1976. The Selfish Gene. Oxford: Oxford University Press. 266pp.
- Dawkins, R. 1982. The Extended Phenotype. Oxford: Freeman. 307pp.
- Dawkins, R. & J. R. Krebs. 1978. Animal signals: information or manipulation? En Behavioural Ecology. Editado por: J. R. Krebs & N. B. Davies. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 282-309 pp.
- Dennett, D. C. 1990. Memes and the exploitation of imagination. *J. Aesth. Art Crit.* 48: 127-125.
- DeWitte, T. J. & Scheiner, S. M. 2004. Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches. Oxford University Press, Oxford.
- Dudai, Y. 2002. Memory from A to Z: Keywords, Concepts, and Beyond. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Endler, J. A. 1978. A predator's view of animal color patterns. *Evol. Biol.* 11: 219–264.
- Endler, J. A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 24: 76–91.

- Endler, J. A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Endler, J. A. 1988. Sexual selection and predation risk in guppies. *Nature*, 222: 592-594.
- Endler, J. A. & A. L. Basolo. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *TREE*, 12: 415–420.
- Endler, J. A. & A. E. Houde. 1995. Geographic variation in female preferences for male traits in *Poecilia reticulata*. *Evolution*, 49: 456–458.
- Falconer, D. S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. 2^a ed. Longman Inc, Ny.Ed. Editorial Longman. 151-169 pp.
- Farr. 1989. Sexual selection and secondary sexual differentiation in poeciliids: determinants of male mating success and the evolution of female choice. En *Ecology and Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)*. Editado por: Meffe, G. K. & f. F. JR. Snelson. New Jerser: Prentice Hall. 91-122pp.
- Foster, S. A. 1999. The geography of behaviour: an evolutionary perspective. *TREE*, 14(5): 190-195.
- Foster, S. A. & J. A. Endler. 1999. Thoughts on geographic variation in behavior. En *Geographic Variation in Behavior: Perspectives on Evolutionary Mechanisms*. Editado por: Foster, S. A. & J. A. Endler. Oxford: Oxford University Press. 287–207pp.
- Futuyma, D. J. 2005. *Evolution*. Sinauer Associates Inc. 542pp.
- Galef, B. G., Manzing, L. A. & R. M. Field. 1986. Imitation learning in budgerigars: Dawson & Foss (1965) revisited. *Behav. Proc.* 12: 191-202.
- Galef, B. G. 1992. The question of animal culture. *Human Nat.* 2: 157-178.
- Gause, G. F. 1947. Problems of evolution. *Trans. Conn. Acad. Sci.* 27: 17-68.
- Gerhardt, H. C. 1994. Reproductive character displacement of female mate choice in the grey treefrog, *Hyla chrysoscelis*. *Anim. Behav.* 47: 959–969.
- Godin, J-G.J. 1995. Predation risk and alternative mating tactics in male Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*). *Oecologia*, 102: 224-229.

- González Zuarth, C. & C. Macías Garcia. 2006. Phenotypic differentiation and pre-mating isolation between allopatric populations of *Girardinichthys multiradiatus*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 272:201-207.
- González Zuarth, C., Vallarino A., & C. Macías Garcia. 2010. Female responsiveness underlies the evolution of geographic variation in male courtship patterns between allopatric populations of the fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Evol. Ecol.* DOI: 10.1007/s10682-010-9449-3.
- Groot, A. T., Claben, A., Staudacher, H., Schal, C. & D. G. Heckel. 2010. Phenotypic plasticity in sexual communication signal of a noctuid moth. *J. Evol. Biol.* 23(12): 2731-2738.
- Hamil, R. M., Webb, S. A., Macías Garcia, C., Graves, J. A., Magurran, A. E. & M. G. Ritchie. 2007. Comparison of genetic diversity at microsatellite loci in near-extinct and non-endangered species of Mexican goodeine fishes and prediction of cross-amplification within the family. *J. Fish Biol.* 70: 16–22.
- Hamilton, W. D. & M. Zuk. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science*, 218: 284-287.
- Helfman, G. S. & E. T. Schutz. 1984. Social transmission of behavioural traditions in a coral reef fish. *Anim. Behav.* 32(2): 379-384.
- Heyes, C. M. 1993. Imitation, culture and cognition. *Anim. Behav.* 46: 999-1010.
- Holland, B. & W. R. Rice. 1998. Chase-away selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution*, 52: 1-7.
- Humphrey, G. 1933. The nature of learning. Routledge & Kegan Paul, London.
- Huxley, J. 1963. Evolution: The Modern Synthesis. Science editions. John Wiley and Sons Inc. New York. 645pp.
- Irwin, D. E. & T. Price. 1999. Sexual imprinting, learning and speciation. *Heredity*, 82: 347–354.
- Kelley, J. L., Magurran, A. E. & C. Macías Garcia. 2005. The influence of rearing experience on the behaviour of an endangered Mexican fish, *Skiffia multipunctata*. *Biol. Cons.* 122(2): 223-230.
- Kendrick, K. M., Hinton, M. R., Atkins, K., Haupt, M. A. & J. D. Skinner. 1998. Mothers determine sexual preferences. *Nature*, 295: 229–220.

- King, A. P., Freeberg, T. M. & M. J. West. 1996. Social experience affects the process and outcome of vocal ontogeny in two populations of cowbirds (*Molothrus ater*). *J. of Comp. Psych.* 110: 276–285.
- Kirkpatrick, M. & V. Ravigné. 2002. Speciation by natural and sexual selection: Models and experiments. *Am. Nat.* 159: S22–S25.
- Knapp, R. A. & J. T. Kovach. 1991. Courtship as an honest indicator of male parental quality in the bicolor damselfish, *Stegastes partitus*. *Behav. Ecol.* 2: 295–300.
- Kotiaho, J. S. 2000. Testing the assumptions of conditional handicap theory: costs and condition dependence of a sexually selected trait. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48:188–194.
- Laland, K. N. 1994. On the evolutionary consequences of sexual imprinting. *Evolution*, 48: 477–489.
- Lorenz, K. 1937. The companion in the bird's world. *Auk*, 54: 245-273.
- Lorenz, K. 1965. *Evolution and Modification of Behaviour*. University of Chicago Press, Chicago.
- Luyten, P. H. & N. R. Liley. 1985. Geographic variation in the sexual behaviour of the guppy, *Poecilia reticulata* (peters). *Behaviour*, 95(1-2): 164-179.
- Macías Garcia, C. 1991. Sexual behaviours and trade-offs in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. Tesis de doctorado, University of East Anglia, Norwich, UK.
- Macías Garcia, C. 1994. Social behavior and operational sex ratios in the viviparous fish *Girardinichthys multiradiatus*. *Copeia*, 4: 919-925.
- Macías Garcia, C., Jiménez, G & B. Contreras. 1994. Correlational evidence of a sexually-selected handicap. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 35(4): 253-259.
- Macías Garcia, C., Saborio, E. & C. Berea. 1998. Does male-based predation lead to male scarcity in viviparous fish? *J. Fish Biol.* 52: 104-117.
- Macías Garcia, C. & E. Saborío. 2004. Sperm competition in a viviparous fish. *Env. Biol. Fish.* 70: 211–217.
- Macías Garcia, C. & E. Ramírez, 2006. Evidence that sensory traps can evolve into honest signals. *Nature*, 434: 501-505.

- Macías Garcia, C. & A. Valero. 2010. Sexual Conflict and Sexual Selection in the Goodeinae, a Clade of Viviparous Fish with Effective Female Mate Choice. En *Advances in The Study of Behavior*, Vol. 42. Editado por: Regina Macedo, Burlington: Academic Press, 1-54pp.
- Magurran, A. E. & B. H. Seghers. 1990. Risk sensitive courtship in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Behaviour*, 112: 194–201.
- Manning, A. & M. Stamp Dawkins. 1998. *An introduction to Animal Behaviour*. 5^a ed. Cambridge University Press. 428 pp.
- Martins, E. P., Bissell, A. N. & K. K. Morgan. 1998. Population differences in a lizard communicative display: evidence for rapid change in structure and function. *Anim. Behav.* 56: 1113–1119.
- Méndez Janovitz, M. 2011. Relación entre la complejidad del cortejo y la tasa de especiación en la Subfamilia Goodeinae (Pisces: Cyprinodontiformes). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 55pp.
- Metcalfe, N. B., Valdimarsson, S. K. & I. J. Morgan. 2003. The relative roles of domestication, rearing environment, prior residence and body size in deciding territorial contests between hatchery and wild juvenile salmon. *J. App. Ecol.* 40: 535–544.
- Moore, B. R. 2004. The evolution of learning. *Biol. Rev.* 79: 301-335.
- Morgan, C. L. 1900. *Animal Behaviour*. London: Edward Arnold.
- Moyaho, A., Macías Garcia, C. & E. Ávila Luna. 2004a. Predation risk is associated with the geographic variation of a sexually selected trait in a viviparous fish (*Xenotoca variata*). *J. Zool. Lon.* 262: 265-270.
- Moyaho, A., Macías Garcia, C. & E. Ávila Luna. 2004b. Mate choice and visibility in the expression of a sexually dimorphic trait in a goodeid fish (*Xenotoca variata*). *Can. J. Zool.* 82: 1917-1922.
- Narraway, C., Hunt, H., Wedell, N. & D. J. Hosken. 2010. Genotype-by-environment interactions for female preference. *J. Evol. Biol.* 23(12): 2031-2045.

- Nei, M. 1972. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 70 (12) Parte I: 2221-2222.
- Oetting, S., Proeve, E. & H-J. Bischof. 1995. Sexual imprinting as a two-stage process: mechanisms of information storage and stabilization. *Anim. Behav.* 50(2): 393-403.
- Parker, G. A. 1979. Sexual selection and sexual conflict. En *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. Editado por: Blum, M. S. & N. B. Blum. New York: Academic Press. 123-166 pp.
- Pavlov, I. P. 1927. *Conditioned Reflexes: An investigation of the Physiological Activity of the Cerebral Cortex* (traducido por G.V. Anrep). London: Oxford University Press.
- Pfennig, D. W., Wund, M. A., Snell-Rood, E. C., Cruickshank, T., Schlichting, C. D. & A. P. Moczek. 2010. Phenotypic plasticity's impacts on diversification and speciation. *TREE*, 25: 459-467.
- Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic Plasticity: beyond Nature and Nurture*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, MD.
- Rendall, D., Owren, M.J. & M. J. Ryan. 2009. What do animal signals mean? *Anim. Behav.* 78: 233-240.
- Reynolds, J. D. & M. R. Gross. 1990. Costs and benefits of female choice: Is there a lek paradox? *Am. Nat.* 126: 220-242.
- Rice, W. R. & E. E. Hostert. 1993. Laboratory experiments on speciation: What have we learned in 40 years? *Evolution*, 47: 1637-1653.
- Ritchie, M. G. & C. P. Kyriacou. 1994. Genetic variability of courtship song in a population of *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.* 48: 425-434.
- Ritchie, M. G. 2007. Sexual selection and speciation. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 28: 79-102.
- Rodd, F. H., Reznick, D. N. & M. B. Sokolwski. 1997. Phenotypic plasticity in the life history traits of Guppies: Responses to social environment. *Ecology*, 78(2): 419-422.
- Roper, T. J. 1986. Cultural evolution of feeding behavior in animals. *Science Prog. Oxf.* 70: 571-582.

- Ryan, M. J. 1990. Sexual selection, sensory systems, and sensory exploitation. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 7: 157–195.
- Schlichting, C. D. 2004. The role of phenotypic plasticity in diversification. En *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches*. Editado por: DeWitt, T. J. & S. M. Scheiner. Oxford University Press. 191–200pp.
- Seigel, R. A. & N. B. Ford. 2001. Phenotypic plasticity in reproductive traits: geographical variation in plasticity in a viviparous snake. *Fun. Ecol.* 15: 36–42.
- Servedio, M. R. & M. A. F. Noor. 2003. The role of reinforcement in speciation: Theory and data. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 24: 229–264.
- Servedio, M. R., Sæther, S. A. & G. P. Sætre. 2009. Reinforcement and learning. *Evol. Ecol.* 23: 109–123.
- Shaw, K. L. 1996. Polygenic inheritance of a behavioural phenotype: interspecific genetics of song in the Hawaiian cricket genus *Laupala*. *Evolution*, 50: 256–266.
- Sherry, D. F. & B. G. Galef. 1984. Cultural transmission without imitation: milk bottle opening by birds. *Anim. Behav.* 22: 927-928.
- Skinner, B. F. 1938. *The behaviour of organismis*. Appleton-Century-Crofts, New York.
- Solomon, D. J. 1977. A review of chemical communication in freshwater fish. *J. Fish Biol.* 11(4): 363-376.
- Sutherland, W. J. & M. C. M. De Jong. 1991. The evolutionarily stable strategy for secondary sexual characters *Behav. Ecol.* 2: 16–20.
- ten Cate, C. & D. R. Vos. 1999. Sexual imprinting and evolutionary processes in birds: A reassessment. *Adv. Stud. Behav.* 28: 1–21.
- Thorndike, E. L. 1911. *Animal intelligence*. Macmillan, New York.
- Tinbergen, N. 1951. *The study of insect*. Oxford University Press. Oxford.
- Trivers, R. L. 1972. Parental investment and sexual selection. En *Sexual Selection and the Descent of Man*. Editado por: B. Campbell. Chicago: Aldine. 129–179pp.

- Tulley, J. J. & F. A. Huntingford. 1987. Age, experience and the development of adaptive variation in anti-predator responses in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ethology*, 75: 285-290.
- Valero, A., Hudson, R., Ávila Luna, E. & C. Macías Garcia. 2005. A cost worth paying: energetically expensive interactions with males protect females from intrasexual aggression. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59: 262-269.
- Verzijden, M. N. & C. ten Cate. 2007. Early learning influences species assortative mating preferences in Lake Victoria cichlid fish. *Biol. Lett.* 2: 124-126.
- Wells, M. J. 1978. Physiology of an advance invertebrate. Chapman & Hall, London.
- West-Eberhard, M. J. 1989. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 20: 249-278.
- Wourms, J. P., Grove, B. D. & J. Lombardi. 1988. The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes, *Fish Physiol.* XI B: 1-124.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics*, 28: 114-138.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection-a selection for a handicap. *J. Theor. Biol.* 52: 205-214.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *J. Theor. Biol.* 67: 602-605.

14. APÉNDICES

14.1 Apéndice 1. Orden en que se evaluaron los machos a las hembras en el primer (Tabla 12) y en el segundo (Tabla 13) registro.

Tabla 12. Orden en que se presentaron los machos a las hembras para ser cortejadas en la primera toma de datos. Cada día se utilizó una hembra.

Registro	Machos Z	Machos SMG	Machos de Z	Machos de SMG	Orden en que se presentaron a las hembras
1	Z1	M1	4	4	MZ MM ZM ZZ
1	Z2	M2	4	4	MC ZM ZZ MZ
1	Z3	M3	4	4	ZM ZZ MZ MM
1	Z4	M4	4	4	ZZ ZM MM MZ
1	Z5, Z6	M5	4	4	ZM MM MZ ZZ
2	Z1	M1	4	4	MZ MM ZM ZZ
2	Z2	M2	4	4	MM ZM ZZ MZ
2	Z3	M3	4	4	ZM ZZ MZ MM
2	Z4	M4	4	4	ZZ ZM MM MZ
2	Z5, Z6	M5	4	4	ZM MM MZ ZZ
1	Z7, Z8	M6	4	4	ZZ MZ MM ZM
1	Z9	M7	4	4	MZ ZZ ZM MM
1	Z10, Z11	M8, M9	4	6	MM MZ ZZ ZM
1	Z12, Z13, Z14, Z15	M10, M11	4	6	ZM MZ MM ZZ
1	Z16	M12, M13	4	6	MZ ZM ZZ MM
2	Z7, Z8	M6	4	4	ZZ MZ MM ZM
2	Z9	M7	4	4	MZ ZZ ZM MM
2	Z10, Z11	M8, M9	4	6	MM MZ ZZ ZM
2	Z12, Z13, Z14, Z15	M10, M11	4	6	ZM MZ MM ZZ
2	Z16	M12, M13	4	6	MZ ZM ZZ MM
1	Z17, Z18	M14	4	4	MM ZZ MZ ZM
1	Z19	M15, M16, M17	2	8	ZZ MM ZM MZ
1	0	M18, M19, M20, M21, M22, M23	0	8	MM MZ
2	Z17, Z18	M14	4	4	MM ZZ ME ZE
2	Z19	M15, M16, M17	2	8	ZZ MM ZM MZ
2	0	M18, M19, M20, M21, M22, M23	0	8	MM MZ
			92	132	

*ZZ= Zempoala control, ZM= Zempoala experimental, MM= SMG control, MZ= SMG experimental.

Tabla 13. Orden en que se registró a los machos durante el segundo registro

<i>Día</i>	<i>Machos Z</i>	<i>Machos SMG</i>	<i>Machos de Z</i>	<i>Machos de SMG</i>	<i>Orden en que se presentaron a la hembra</i>			
1	Z1, Z2	M1, M2	4	6	ZZ	ZM	MM	MZ
2	Z3, Z4	M3, M4	4	4	ZM	ZZ	MZ	MM
3	Z5, Z6, Z7	M5, M6	6	4	MM	ZM	ZZ	MZ
4	Z8	M7, M8	1	7	MZ	MM	ZM	ZZ
5	Z9, Z11	M9, M10, M11, M13	5	5	ZM	MZ	ZZ	MM
6	Z12, Z14, Z15, Z16	M14	4	4	MM	ZZ	MZ	ZM
7	Z17, Z18	M15, M16, M17	3	6	ZZ	MZ	MM	ZM
8	Z19	M18, M19, M20, M21	3	5	MZ	MM	ZM	ZZ
Machos totales de cada población:			30	41				

*ZZ= Zempoala control, ZM= Zempoala experimental, MM= SMG control, MZ= SMG experimental.

14.2 Apéndice 2. Resultados y discusión de la comparación entre el primer y el segundo registro de conducta (Tabla 14).

Tabla 14. Promedios, valores de T y Z y significancia para las conductas en las que difieren los individuos de los cuatro tratamientos.

<i>Conducta</i>	<i>Registro 1 MM</i>	<i>>/<</i>	<i>Registro 2 MM</i>	<i>T</i>	<i>Z</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>
Frecuencia de ondulaciones de aletas	0.25	<	0.38		-2.023	10	0.043
Duración de ondulaciones de aletas	0.71 seg	<	1.46 seg		-2.023	10	0.043
Cópulas					-2.383	10	0.017
Latencia	179.11 seg	>	73.8 seg	2.98		10	0.014
Frecuencia de doblamiento de aletas	1.96	<	3.42	-2.28		10	0.045
Frecuencia de despliegue lateral de aletas	2.0	<	4.4	2.6		10	0.016
Frecuencia total	5.92	<	12.6	-3.29		10	0.008
Frecuencia total de conductas de cortejo	3.32	<	6.2	-2.81		10	0.08
Frecuencia total de despliegue de aletas	2.59	<	6.34	-2.31		10	0.043

<i>Conducta</i>	<i>Registro 1 MZ</i>	<i>>/<</i>	<i>Registro 2 MZ</i>	<i>T</i>	<i>Z</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>
Frecuencia de ondulaciones de aletas	0.45	<	2.08	-2.38		11	0.036
Latencia	103.72 seg	>	41.41 seg	2.29		11	0.042
Duración de despliegue lateral de aletas	41.29 seg	<	115.95 seg	-2.46		11	0.032
Frecuencia de despliegue lateral de aletas	2.85	<	6.41	-2.94		11	0.013
Frecuencia total	7.72	<	15.3	-2.48		11	0.031
Duración total	86.9 seg	<	196.5 seg	-2.48		11	0.031
Duración total de despliegue de aletas	64.25 seg	<	154.37 seg	-3.01		11	0.012
<i>Conducta</i>	<i>Registro 1 ZZ</i>	<i>>/<</i>	<i>Registro 2 ZZ</i>	<i>T</i>	<i>Z</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>
Duración de despliegue lateral de aletas	40.8 seg	<	100.8 seg	-2.3		14	0.037
Frecuencia total	8.4	<	14.8	-2.26		14	0.040
Duración total	101.13 seg	<	241.8 seg	-2.85		14	0.013
<i>Conducta</i>	<i>ZM registro 1</i>	<i>>/<</i>	<i>ZM registro 2</i>	<i>T</i>	<i>Z</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>
Overtaking	0	<	0.6		-2.06	12	0.039
Latencia	179.11 seg	>	73.8 seg	2.29		12	0.013
Duración de despliegue frontal de aletas	5.6 seg	<	30.38 seg	-2.34		12	0.037
Frecuencia de despliegue frontal de aletas	0.57	<	1.92	-2.75		12	0.017
Frecuencia de despliegue lateral de aletas	2.01	<	4.42	-4.6		12	0.001
Frecuencia total	5.9	<	12.6	-3.82		12	0.002
Frecuencia de despliegues totales de aletas	2.59	<	6.34	-4.59		12	0.001
Duración de despliegues totales de aletas	42.6 seg	<	136.34 seg	-2.48		12	0.029

Discusión:

En el segundo registro de conducta los peces de los cuatro tratamientos aumentaron la frecuencia y la duración de las conductas que desplegaban a la hembra, y disminuyeron la latencia de cortejo (comenzaban a cortejar más rápidamente una vez que habían visto a la hembra). En el grupo de Zempoala control fue en el que se encontraron menor número de diferencias significativas entre el primer y el segundo registro, siendo Zempoala una población cuyos machos cortejan poco.

Debido a que los peces de todos los tratamientos aumentaban la duración y frecuencia del cortejo, podemos suponer que ciertas características del primer registro hacían que los peces cortejaran menos, o del segundo hacían que cortejaran más. Hubo tres diferencias principales entre ambos registros: la hembra presentada dentro o fuera de la bolsa, la temperatura, y la fecha. La temperatura ideal para que los machos de la población de Zempoala cortejen es de 23° C (Ramírez-Carrillo, comunicación personal). No sabemos cuál es la temperatura ideal para que cortejen los machos de San Matías el Grande (aunque cuando los capturamos del campo el agua estaba a 21° C, y era la época reproductiva, por lo que suponemos que no debe ser muy lejana a 21° C). En el primer registro no fue posible mantener la temperatura a los 23° C, debido a que la temperatura fuera del cuarto de registro se encontraba muy baja. De hecho, normalmente estaba a 21° C, y en el segundo se mantuvo cerca de los 22° C. Es posible que esta diferencia de aproximadamente 1° C haya influido en lo que los peces hacían.

La reducción en la latencia de los peces de San Matías el Grande control y experimental y de Zempoala experimental sugiere que los peces responden con menor rapidez al estímulo de una hembra presentada dentro de una bolsa, o al tener el agua con menor temperatura son menos propensos a cortejar. La bolsa podría disminuir la claridad y nitidez con que los machos lograban observar a la hembra, y/o la ausencia de comunicación química entre ellos (al estar la hembra dentro de una bolsa los machos no podrían olerla) podría aumentar la latencia a cortejar. No sabemos si en esta especie la comunicación química es muy importante, sin embargo, este tipo de comunicación ha sido demostrada en

diversas especies de peces (Solomon, 1977). La bolsa utilizada era del plástico más delgado que se encontró. Las hembras eran perfectamente visibles para nosotros, aunque no sabemos qué tan visibles eran para los peces. Este método ha sido utilizado previamente en el laboratorio, sin embargo, no se habían registrado diferencias en el cortejo de machos al encontrarse con hembras dentro y fuera de la bolsa. Como ambas tomas de datos fueron realizadas en distinto momento, no podemos asegurar que la bolsa haya influido realmente en este resultado, aunque suponemos que sí. Sin embargo, sería importante comprobar que al presentar a la hembra en una bolsa los machos no cambian significativamente su cortejo.

Por otro lado, la temporada reproductiva de esta especie comienza en febrero (Macías García, comunicación personal). Es probable que, ya que el segundo registro de conducta se realizó en fechas más cercanas a la época reproductiva de esta especie, los machos cortejaran con mayor intensidad en este registro (existan bases fisiológicas que subyacen el aumento en cortejo en el segundo registro).

Por último, el segundo registro fue realizado casi tres meses después del primero. Todos los individuos eran más maduros, y habían pasado más tiempo cortejando hembras. Todos los factores previamente mencionados pudieron haber influido en que encontráramos tantas diferencias entre la primera y la segunda toma de datos.

Ya que todos tratamientos cortejaron con mayor frecuencia y duración en la segunda toma de datos, podemos suponer que los factores que influyeron en que cortejaran más o menos en estos registros de conducta son iguales –en mayor o menor medida- para los individuos de ambas poblaciones.

14.3 Apéndice 3. Resultados del primer registro de conducta

14.3.1 Cortejo dinámico

No encontramos diferencias en la duración total de conductas, en la frecuencia total de conductas, ni en la frecuencia total de conductas de cortejo entre los cuatro tratamientos (Tablas 15-17). En los tres casos sólo la identidad de los hermanos tiene un efecto sobre las variables de respuesta. No encontramos diferencias en la duración total de conductas de cortejo entre San Matías el Grande control y experimental ($Z=-.711$; $p=.477$), ni entre Zempoala control y experimental ($Z=-1.177$; $p=.239$).

Tabla 15. Tabla de Anova. La variable de respuesta es la duración total de conductas, explicada por el tratamiento, los hermanos y la interacción entre los hermanos y el tratamiento.

Fuente		Suma de cuadrados tipo III	Gl	Media cuadrática	F	Significación
Intersección	Hipótesis	154.919	1	154.919	252.390	.000
	Error	25.222	41.091	.614(a)		
Tratamiento	Hipótesis	1.436	2	.718	2.313	.119
	Error	8.104	26.109	.310(b)		
Hermanos	Hipótesis	23.435	36	.651	2.088	.024
	Error	8.652	27.748	.312(c)		
Tratamiento * Hermanos	Hipótesis	6.745	22	.307	.858	.638
	Error	7.505	21	.357(d)		

Tabla 16. Tabla de Anova. La variable de respuesta es la frecuencia total de conductas, y está explicada por el tratamiento, los hermanos y la interacción entre los hermanos y el tratamiento.

Fuente		Suma de cuadrados tipo III	Gl	Media cuadrática	F	Significación
Intersección	Hipótesis	36.416	1	36.416	236.270	.000
	Error	6.120	39.708	.154(a)		
Tratamiento	Hipótesis	.385	2	.193	2.656	.090
	Error	1.796	24.778	.072(b)		
Hermanos	Hipótesis	5.994	36	.166	2.311	.015
	Error	1.866	25.906	.072(c)		
Tratamiento * Hermanos	Hipótesis	1.621	22	.074	1.277	.289
	Error	1.212	21	.058(d)		

Tabla 17. Tabla de Anova. La variable de respuesta es la frecuencia total de conductas de cortejo, y está explicada por el tratamiento, los hermanos y la interacción entre los hermanos y el tratamiento.

Fuente		Suma de cuadrados tipo III	Gl	Media cuadrática	F	Significación
Intersección	Hipótesis	35.027	1	35.027	194.447	.000
	Error	7.647	42.453	.180(a)		
Tratamiento	Hipótesis	.500	2	.250	3.147	.058
	Error	2.345	29.537	.079(b)		
Hermanos	Hipótesis	7.169	37	.194	2.425	.007
	Error	2.502	31.307	.080(c)		
Tratamiento * Hermanos	Hipótesis	1.862	24	.078	.784	.725
	Error	2.673	27	.099(d)		

14.3.2 Cortejo estático

Se encontraron diferencias significativas en el modelo lineal general que comparó la frecuencia total de conductas de despliegue de aletas explicadas por la interacción del tratamiento con la identidad de los machos ($F_{2,22}=2.42$; $p=0.028$, Tabla 18). Una prueba *post hoc* mostró que las diferencias se encontraban entre los grupos MM y MZ (DHS de Tukey=.2238; $p=0.027$), siendo que los individuos de la población SMG que estuvieron en el tratamiento experimental hicieron en promedio más despliegues de aletas que los individuos que estuvieron en el tratamiento control (Figura 14). El rango social de los individuos (dominante/subordinado/solo) no tuvo un efecto significativo sobre esta conducta. No encontramos diferencias en la duración de despliegues de aleta totales entre MM y MZ ($Z=-.845$; $p=.398$), ni entre ZZ y ZM ($Z=-.175$; $p=.861$).

Tabla 18. Tabla de Anova. La variable de respuesta es la frecuencia total de despliegues de aletas, y está explicada por el tratamiento, por el rango social de los individuos (dominante/subordinado/solo), por la identidad de los hermanos y por la interacción entre los hermanos y el tratamiento.

Fuente		Suma de cuadrados tipo III	gl	Media cuadrática	F	Significación
Intersección	Hipótesis	3.698	1	3.698	66.229	.000
	Error	1.857	33.249	.056(a)		
Rango	Hipótesis	.072	1	.072	1.489	.237
	Error	.923	19	.049(b)		
Tratamiento	Hipótesis	.356	2	.178	1.574	.228
	Error	2.645	23.427	.113(c)		
Hermanos	Hipótesis	3.369	36	.094	.851	.676
	Error	2.677	24.347	.110(d)		
Tratamiento * Hermanos	Hipótesis	2.596	22	.118	2.428	.028
	Error	.923	19	.049(b)		

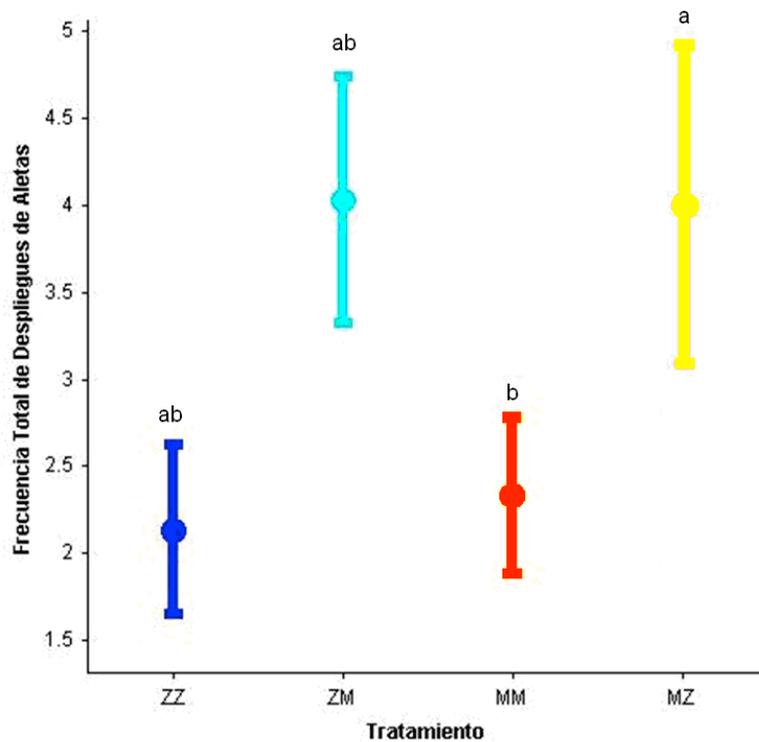


Figura 14. La frecuencia total de despliegues de aletas difiere entre los machos de los tratamientos de San Matías el Grande expuestos a hembras de una tercera población (San Juanico).